



HAL
open science

L'extensification : chance ou défi pour les exploitations agricoles ?

Jean-Claude Tirel

► **To cite this version:**

Jean-Claude Tirel. L'extensification : chance ou défi pour les exploitations agricoles ?. Productions Animales, 1991, 4 (1), pp.5-12. hal-02712541

HAL Id: hal-02712541

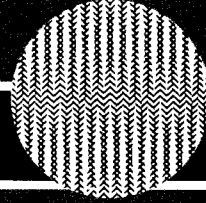
<https://hal.inrae.fr/hal-02712541v1>

Submitted on 1 Jun 2020

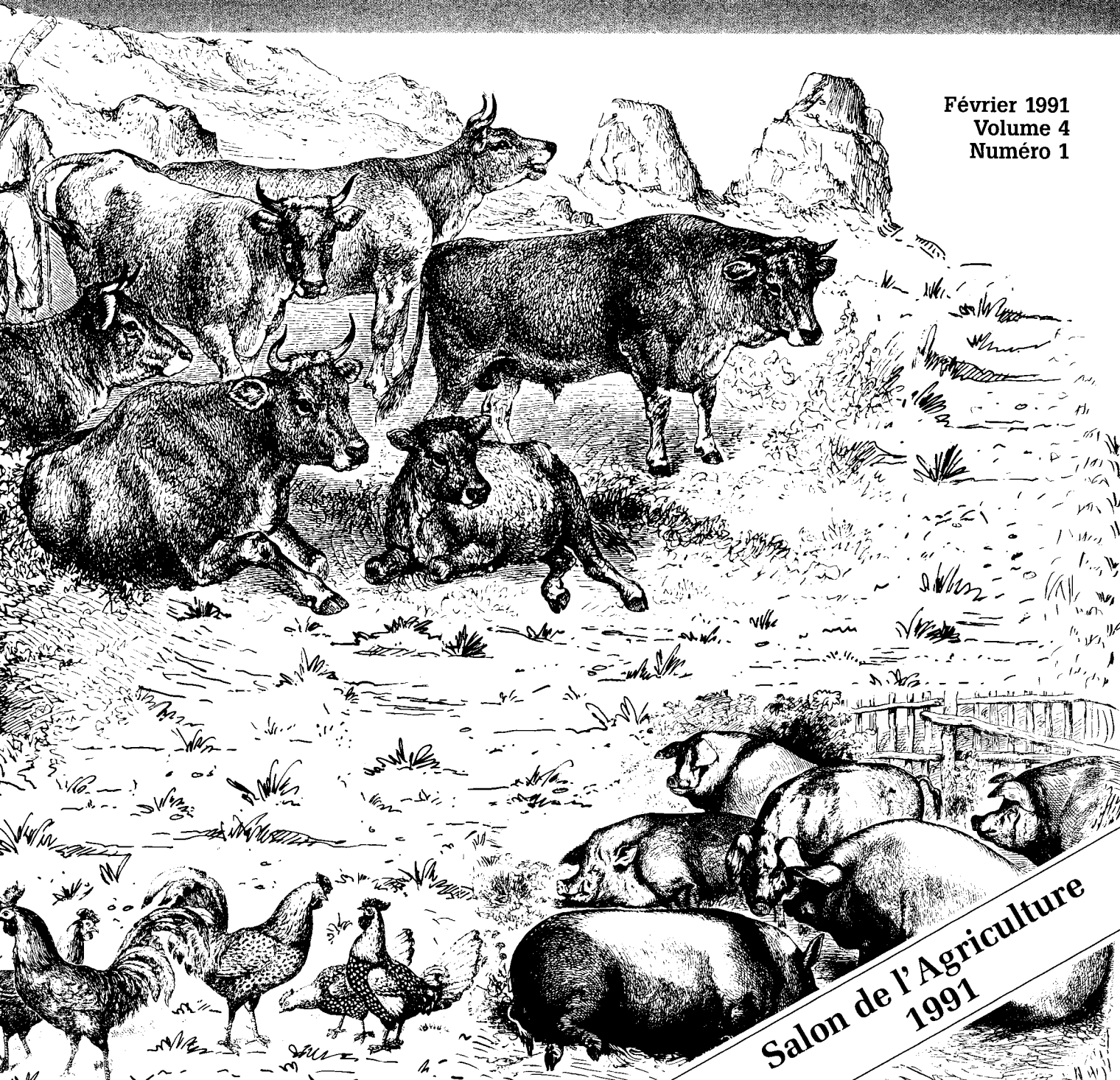
HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

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.

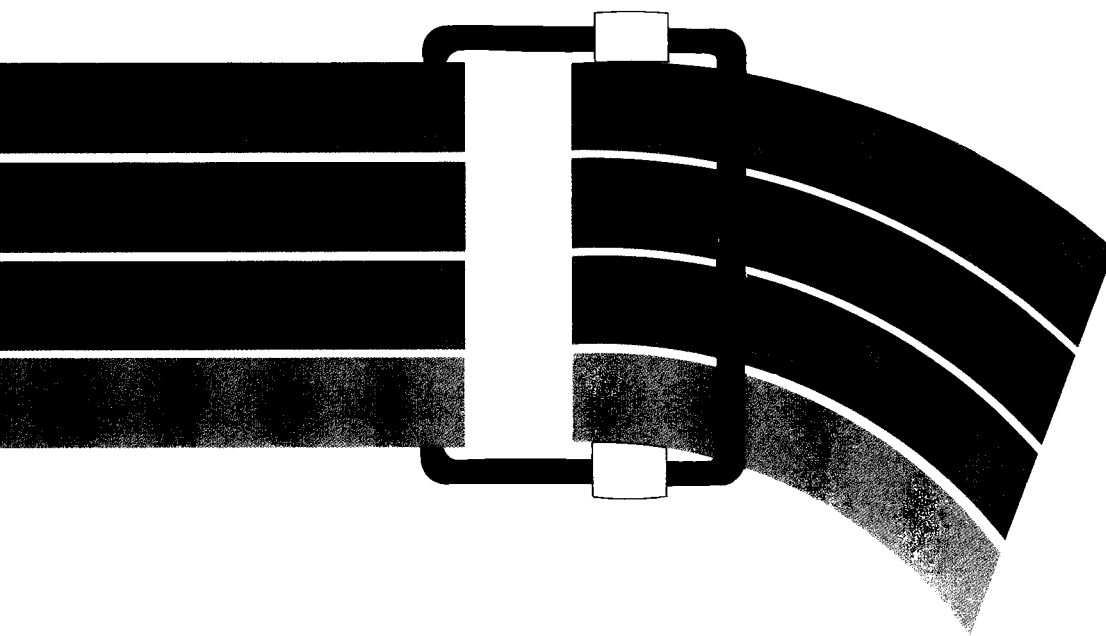
PRODUCTIONS ANIMALES



Février 1991
Volume 4
Numéro 1



Salon de l'Agriculture
1991



PRODUCTIONS ANIMALES

Revue éditée par l'INRA
5 numéros par an

Directeur de la publication :

Jeannine Hommel

Directeurs scientifiques :

Camille Demarquilly, Didier Micol,
Bernard Sauveur

Responsable de la rédaction :

Marie-Hélène Farce

Comité de rédaction :

Gilles Aumont, Michel Bonneau,
Gérard Brulé, Philippe Chemineau,
Yves de Fontaubert, André Hoden,
Bernard Leclercq, Gérard Maise,
Claude Malterre, Jean-Pierre Melcion,
François Meschy, Gabriel Monin,
Jean-Marc Perez, Michel Petit, Marc
Roux, Pierre Sellier

Secrétariat de rédaction :

Eliane Rocher
INRA Centre de Clermont-Fd Theix,
63122 Saint-Genès-Champanelle

N° ISSN 0990-0632

Commission paritaire n° 2158 ADEP

**Composition, maquette
et photogravure :**

Queyriaux Communication
Clermont-Ferrand

Impression :

Imprimerie de Bussac
Clermont-Ferrand

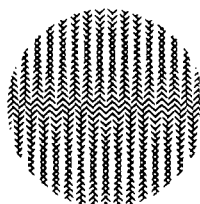
Copyright © 1991

Reproduction même partielle interdite
sans l'autorisation des auteurs
et de l'Institut National
de la Recherche Agronomique,
à l'exception des résumés.

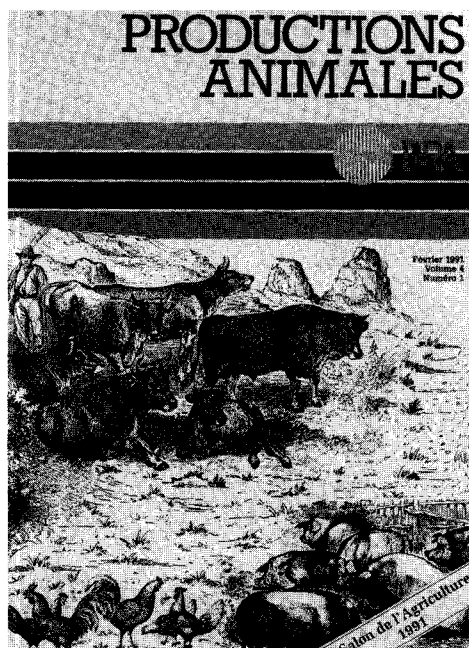
Institut National
de la Recherche Agronomique
147, rue de l'Université
75341 Paris Cedex 07

Abonnements :

INRA Service des Publications
Route de St-Cyr
78026 Versailles Cedex
Tarif 1991 :
France : 280 F
Etranger : 360 F (par avion : 432 F)
Le numéro : 80 F



INRA



SOMMAIRE

Février 1991 / Volume 4 / Numéro 1

Avant-propos		3
L'extensification : chance ou défi pour les exploitations agricoles ?	<i>J.-C. Tirel</i>	5
Le comportement de l'animal domestique et les techniques modernes d'élevage	<i>J.-P. Signoret</i>	13
Conduite de la reproduction des mammifères domestiques : présent et futur	<i>M. Courrot Patricia Volland-Nail</i>	21
Stratégies pour de nouveaux progrès techniques et économiques en aviculture	<i>B. Sauveur</i>	31
Possibilités d'améliorer la productivité et la qualité des produits de la filière viande bovine	<i>Y. Geay G. Renand J. Robelin C. Valin</i>	41
Réponses de la production et de la composition du lait de vache aux variations d'apports nutritifs	<i>J.-B. Coulon B. Rémond</i>	49
Influence de la température ambiante sur les performances de croissance du porc	<i>Dominique Rinaldo J. Le Dividich</i>	57
L'aquaculture : un problème pour l'environnement ?	<i>J. Petit</i>	67
Les biotechnologies animales	<i>L.-M. Houdebine</i>	81
Les vaccins vétérinaires de nouvelle génération	<i>J.-M. Aynaud</i>	89
Analyse du génome des espèces d'élevage : projet d'établissement de la carte génétique du porc et des bovins	<i>J. Gellin F. Grosclaude</i>	97
Bulletin d'abonnement		107
Nouvelles de la Recherche		109
Congrès, Colloques, Journées		111

Ce numéro comporte un supplément gratuit intitulé « Index des articles publiés en 1988-89-90 ».

Cliché Ministère de l'Agriculture / J. Verney



A V A N T - P R O P O S

A l'occasion du centenaire du concours agricole de Paris, un éclairage particulier est apporté à l'élevage et aux productions animales lors du salon de l'agriculture 1991. L'INRA a décidé d'y participer en présentant des résultats de recherche autour du thème : « Préparer l'élevage de demain » et en publiant ce numéro spécial de Productions Animales. La majorité des articles de ce numéro fait le point des réflexions et des recherches effectuées dans certains secteurs de ces productions à l'INRA et présente les perspectives et les retombées à moyen terme de ces recherches.

L'extensification : chance ou défi pour les exploitations agricoles ?

La réorientation de la Politique Agricole Commune marquée par la volonté de limiter la production globale et le niveau des garanties de prix, constitue un véritable défi lancé aux exploitations agricoles et notamment celles de nombreuses zones vivant médiocrement de la transformation de ressources fourragères, sur des structures de type familial.

Après avoir réduit progressivement les quantités de travail intégrées au processus de production, peut-on envisager de limiter aujourd'hui l'apport de capital pour aboutir à un processus classique d'extensification ?

La libération de terres par de nombreux exploitants sans successeurs peut certes, offrir une chance à cette évolution dans le cadre de structures élargies... par contre les difficultés techniques, économiques et financières laissent encore la porte ouverte à un processus de déprise agricole posant de redoutables problèmes d'aménagement de l'espace rural.

1 / L'extensification : un cliché qui fait l'objet d'une mise au point progressive

La plupart de nos concitoyens souffrent de quelques lacunes en matière de formation économique ; faute d'en maîtriser les concepts, ils en utilisent néanmoins le vocabulaire... néces-

sité oblige ! Le langage moderne privilégiant par ailleurs les dichotomies simplistes, l'opposition intensification/extensification s'est rapidement imposée dans les analyses sur le devenir de l'agriculture, au cours de la deuxième partie de la décennie, dès que les premières mesures concrètes (en l'occurrence la mise en place des quotas laitiers au niveau européen) aient marqué une volonté politique de bloquer l'expansion de l'offre des grands produits agricoles.

L'alternative ainsi posée était de nature à provoquer des débats aussi houleux que stériles et il est apparu qu'il ne serait pas inutile de rappeler que, si l'extensification s'opposait bien à l'intensification, celle-ci ne recouvrait pas exactement ce que l'on pensait (Tirel 1987).

Sans reprendre dans le détail l'analyse empruntée à la théorie de la production, il convient de rappeler le contenu de ces notions.

Toute activité productive agricole met en jeu trois grandes catégories de facteurs : la terre, le travail et le capital. Un voyage dans le temps ou dans l'espace montre à l'évidence que les différentes formes de production reposent sur des combinaisons variables de ces trois facteurs, selon l'abondance ou la rareté relative de chacun d'eux, et la nécessité plus ou moins grande

Résumé

L'évolution des systèmes de production au cours des trois dernières décennies recouvre à la fois un processus d'intensification à base de capital et d'extensification par rapport aux quantités de travail utilisées. La productivité du travail restera, pour l'avenir, la condition nécessaire de la compétitivité du secteur agricole. Mais la réforme de la PAC induit de nouvelles tendances : baisse des prix, limitations quantitatives de l'offre, incitations financières à une moindre production...

Pour des raisons démographiques, beaucoup d'exploitations sont appelées à disparaître au cours des prochaines années, les anticipations pessimistes des agriculteurs peuvent conduire parallèlement à une forte diminution de la superficie agricole utilisée. Des systèmes d'élevage plus extensifs peuvent-ils constituer des solutions viables au niveau des exploitations et de la gestion de l'espace rural ? Certes l'agrandissement des exploitations peut constituer une voie, mais de nouveaux types d'aides resteront nécessaires à court et moyen termes, en attendant que la Recherche soit en mesure d'offrir des solutions plus stables.

d'obtenir une forte quantité de production alimentaire, par exemple.

Des pays comme l'Australie, l'Argentine ou la Nouvelle-Zélande qui comptent respectivement 3, 15 et 19 habitants à nourrir pour 100 hectares de Superficie Agricole Utilisable, n'ont pas de raisons majeures d'adopter les mêmes voies que l'Europe qui en compte 268, et a fortiori le Japon qui en compte 2200 !

Pour guider ce choix, la théorie économique suggère de viser le maximum de productivité du facteur qui se révèle relativement le plus limitant, c'est-à-dire le plus rare ou le plus coûteux. Ce résultat ne peut généralement se concevoir sans une consommation accrue de l'un au moins des autres facteurs.

La recherche de la productivité d'un facteur, rejoint ici la notion d'intensification qui consiste à combiner à l'unité de ce facteur des quantités accrues d'autres facteurs.

Réciproquement, et se plaçant par rapport à un facteur relativement abondant, on peut parler d'extensification si on lui combine des doses moindres d'autres facteurs.

Ces notions sont de portée générale. Ainsi peut-on illustrer l'intensification en matière de capital lorsqu'un industriel instaure un système d'organisation du travail continu (les 3 x 8) autour d'un équipement lourd. Ces notions, en agriculture, se réfèrent souvent à la terre qui, dans la plupart des régions européennes a longtemps constitué le facteur limitant. Une exploitation intensive mettait en jeu traditionnellement beaucoup de travail et de capital (bétail par exemple) à l'hectare. La petite exploitation de polyculture-élevage des Flandres en était une illustration classique. Réciproquement l'image d'une agriculture extensive utilisant peu de travail et de capital par hectare peut être donnée par une exploitation céréalière australienne ou l'élevage dans les pampas d'Argentine.

Une dernière remarque apparaît aussi importante s'agissant d'intensification ou d'extensification. Ces notions recouvrent une évolution et non un état. Il s'agit de traduire une orientation en fonction d'une hiérarchie nouvelle entre les facteurs. Même après extensification, beaucoup de nos systèmes de production conserveront par exemple une productivité de la terre que nous envierions encore bien des pays en mal de développement. Dans beaucoup de nos petites structures de l'Ouest, la marge de manoeuvre reste faible ; dans les zones de la périphérie du Massif central, l'inflexion sera sans doute plus sensible sans pour autant atteindre les frontières du domaine de l'extensif.

2 / Trente ans de course à la productivité du travail... mais l'objectif demeure

Par ses côtés spectaculaires, l'évolution des systèmes de production au cours des dernières décennies a été rapidement identifiée au pro-

cessus d'intensification : accroissement des rendements des cultures et des animaux, recours à des volumes d'intrants industriels de plus en plus importants (engrais, pesticides, énergie, aliments du bétail), investissements en bâtiments, équipements, motorisation...

Une analyse réalisée sur un ensemble de systèmes de production de 1960 à 1984 peut confirmer cette première impression. Toutes exploitations confondues, il apparaît que la production en volume par hectare a augmenté au rythme annuel de 3,3 % par an au cours de la période, ce qui a conduit globalement à la multiplier par 2,2. Parallèlement le volume de capital par hectare de terre s'accroissait au taux annuel de 3,4 %, soit une amplification comparable, s'établissant dans un rapport de 2,3 en fin de période.

S'arrêtant à cette analyse partielle, et assimilant cette évolution de l'agriculture au processus d'intensification, beaucoup pouvaient légitimement penser que toute idée d'extensification portait en germe un retour en arrière, une régression selon les cheminements d'expansion allégrement suivis par le passé. Cette évolution ayant été par ailleurs sociologiquement amalgamée à l'idée de progrès, on comprend la réaction de rejet que pouvait susciter cette notion d'extensification.

Toutefois, poussant plus loin l'analyse des transformations des systèmes de production, on s'aperçoit que parallèlement les quantités de travail combinées à la terre ont sérieusement diminué puisque la Superficie Agricole Utile par unité-travailleur : SAU/UTH, a régulièrement augmenté au cours de la période au rythme de 2,9 % par an, ce rapport étant multiplié par 2 en vingt-cinq ans !

Ainsi l'ensemble du processus ne répond-il qu'imparfaitement à la notion théorique d'intensification de la terre. Les anglo-saxons qui utilisent des termes différents pour ces deux formes d'évolution qualifient à la fois ce processus de « capital-intensif » et de « labor-extensif ». Dans cette optique l'extensification par rapport au facteur terre n'apparaît plus comme s'opposant diamétralement à l'évolution en cours, mais comme en conservant l'une des modalités principales à savoir la réduction des quantités de travail intégrées dans le processus productif.

La réalité est que dès la fin des années 50 le facteur travail est devenu progressivement le plus rare et le plus difficile à rémunérer. C'est la productivité du travail qui est devenue l'élément moteur de l'évolution, et l'exploitation intensive du travail, la caractéristique principale.

La production en volume par travailleur a augmenté au rythme de 6,3 % par an, le capital/UTH au taux de 6,4 % et la superficie par travailleur, nous l'avons vu, au taux de 2,4 %. Le tableau 1 retrace ces évolutions pour quelques grands systèmes de production.

Ces résultats appellent toutefois quelques remarques. Quelle que soit l'évolution future de l'agriculture, sa compétitivité en tant que secteur productif exigera une juste rémunération des facteurs, et notamment de la main-d'œuvre.

Tableau 1. Evolutions de quelques systèmes de production entre 1960 et 1984. L'effet « agrandissement des exploitations » se surajoute à ces évolutions, calculées ici dans le cadre d'une même classe de superficie des exploitations pour les différents systèmes.

Systèmes	1960	1984	Taux annuel de croissance
Systèmes laitiers 30 à 50 hectares			
ha SAU / travailleur	14	23,1	2,11 %
Production (hl lait) / travailleur	479	1 530	4,96 %
Capital (équiv. hl lait) / travailleur	869	2 977	5,26 %
Systèmes viande bovine 70 à 100 hectares			
ha SAU / travailleur	29,2	50,0	2,27 %
Production (kg carcasse) / travailleur	3 796	12 400	5,06 %
Capital (équiv. kg carc.) / travailleur	9 986	35 900	5,48 %
Céréales 100 ha et plus			
ha SAU / travailleur	36,5	68,1	2,63 %
Production (qx de blé) / travailleur	1 297	4 915	5,71 %
Capital (équiv. qx de blé) / travailleur	1 619	6 316	5,83 %

Tableau 2. Evolution des ratios SAU/travailleur, production/ha et capital/ha en fonction de la taille relative des exploitations.

La base 100 correspond, pour les différents systèmes, à la superficie moyenne des exploitations, au volume de sa production par hectare et au volume de son capital d'exploitation par hectare. L'ajustement des données est pratiquement linéaire dans la plage des superficies étudiée pour 1984. Il confirme que la productivité physique du travail croît très vite avec la dimension des unités de production. L'intensification de la terre (production, capital) baisse de façon sensible avec la dimension des exploitations.

Indices de tailles	50	100	150	200
SAU / travailleur	62	100	138	176
Production / ha	114	100	83	68
Capital / ha	110	100	89	78

Dans une conjoncture de baisse tendancielle des prix, il est clair que la productivité physique du travail restera une condition nécessaire de la reproduction des systèmes de production. En cela les tendances à moyen terme ne marquent pas de rupture par rapport aux évolutions des dernières décennies (voir schéma 1).

Si l'on ne note pas de différences sensibles quant à l'évolution globale de la production et du capital par travailleur selon les systèmes et les structures, il apparaît toutefois que les voies empruntées ont été différentes selon les tailles d'exploitation. D'une façon générale les grandes exploitations à main-d'œuvre salariée ont surtout joué sur le rapport terre/travail, quitte à simplifier leurs systèmes de production en abandonnant des cultures et des élevages caractéristiques d'une exploitation intensive du sol (spécialisation vers les cultures céréalières en plaine, ou la production de viande en zone herbagère). Les exploitations de taille plus modeste, atteignant rapidement le volume incompressible de la force de travail familial minimum, ont été amenées à accorder plus de poids à la conduite intensive des cultures ou des productions animales (concentration des étables ou des ateliers hors-sol). Les chances d'une certaine extensification des systèmes de

production apparaissent donc d'autant plus crédibles que les possibilités d'agrandissement des exploitations se présenteront dans l'avenir (tableau 2).

La troisième remarque qui s'impose est liée aux conséquences mêmes de cette évolution. L'augmentation rapide de la quantité de capital d'exploitation mobilisée par unité travailleur (près de 5 fois plus qu'en 1960) crée des difficultés particulières.

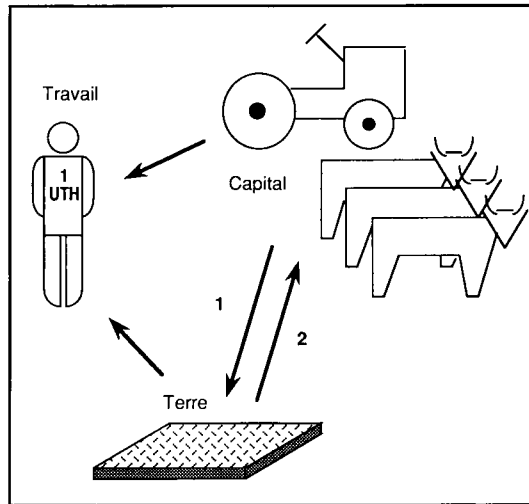
Le rapport entre le revenu du travail (familial pour l'essentiel) et la quantité de capital à investir s'est largement amenuisé. Là où le capital nécessaire à un fermier pour s'installer représentait, en 1960, 6 ans de revenu dans un système laitier et 8 ans dans un système à viande, il en représente 12 à 15 aujourd'hui. Cette situation a des implications sur l'endettement, sur l'écart souvent important existant entre le revenu dégagé et le revenu réellement disponible pour les prélèvements de la famille et l'autofinancement potentiel, sur les difficultés de transmission des exploitations d'une génération à l'autre (à termes, sans doute, sur le statut juridique à donner à l'entreprise agricole), enfin sur les capacités de financement de l'agrandissement des structures.

Dès la fin des années 50, le facteur travail est devenu le plus rare. C'est donc la productivité du travail qui est devenue l'élément moteur de l'évolution des systèmes de production.

Schéma 1. Exploitation intensive du travail.

On voit, dans le cas relatif à la flèche 1, que l'accroissement du capital à l'hectare sera amplifié par l'extension de surface par travailleur pour aboutir à une forte croissance du capital par homme.

Dans le cas relatif à la flèche 2, une certaine régression du capital par hectare n'empêche pas une augmentation du capital par travailleur compte tenu d'une forte croissance de la superficie par homme.



Par rapport à l'exploitation intensive du travail, l'extensification, relative au facteur terre, n'apparaît pas comme une rupture brutale.

Ces difficultés, inhérentes aux transformations des conditions de production, risquent de prendre un poids prépondérant dans le nouveau contexte économique de l'agriculture européenne.

3 / Contraintes et enjeux du nouveau contexte économique et social

L'essentiel du budget de la Politique Agricole Commune (PAC) est consacré au maintien de prix garantis aux agriculteurs de la Communauté : protection par rapport à des importations par prélèvement aux frontières de droits permettant d'en ramener le coût au niveau des prix intérieurs garantis ; pour certains produits déficitaires : aides spécifiques à l'utilisation de la production intérieure payée à un prix supérieur à celui qui reste accessible sur le marché mondial ; enfin restitutions aux exportateurs de la différence entre le prix d'achat des produits sur le marché intérieur et le prix d'écoulement sur les marchés des pays tiers.

Ces mécanismes ont permis un développement spectaculaire de l'agriculture européenne, et notamment de l'agriculture française dont la vocation exportatrice, liée à l'importance de son territoire agricole et à sa relativement faible densité de consommateurs, s'est concrétisée peu à peu jusqu'à obtenir un excédent annuel de 50 Milliards de Francs de sa balance des échanges agro-alimentaire. L'Europe, marché solvable de près de 340 Millions d'habitants, objet de convoitise des grands pays exportateurs, a non seulement réduit fortement le

solde négatif de ses échanges agricoles, mais intervient très largement sur certains marchés à l'exportation.

L'effet conjugué des pressions internationales (GATT), des tensions internes à la CEE devant le développement du coût budgétaire de la PAC, enfin des disparités inhérentes au système d'intervention face aux pays du Sud de l'Europe, a conduit depuis le milieu des années 1980 à une révision profonde de la PAC.

Ce nouveau contexte se traduit pour les agriculteurs par toute une série de mesures visant pour l'essentiel à réduire le montant des aides communautaires à la production. Les dernières années ont été marquées par une baisse tendancielle des prix des produits agricoles. Si cette tendance à long terme a été palliée par le passé par les progrès de productivité des cultures et des espèces animales, cette voie est désormais étroite dans la mesure où les contraintes nouvelles portent aujourd'hui sur les volumes : baisse de prix pour des productions végétales dont l'offre communautaire dépasse une Quantité Maximale Garantie (QMG) et quotas de production laitière. Des aides incitatives se mettent en place pour la mise en jachères de terres consacrées à des productions végétales faisant l'objet d'une organisation communautaire des marchés, ou pour la diminution volontaire des volumes de production mis en marché ne faisant pas par ailleurs l'objet de quotas (lait, betteraves à sucre).

L'ensemble de ces mesures réduit singulièrement les choix des agriculteurs tant au niveau des volumes produits, qu'au niveau des possibilités de diversification des systèmes de production : le cas de la gestion dynamique de l'évolution des systèmes laitiers dans le cadre des quotas est assez illustratif.

D'autres contraintes nouvelles apparaissent - et pourraient se matérialiser plus fortement dans l'avenir - liées à la protection de l'environnement. Le recours progressivement accru à des intrants industriels (engrais, pesticides), la concentration de certains élevages (lait, porcs), font apparaître des nuisances qui sont de plus en plus fréquemment dénoncées et qui supposent une révision des itinéraires techniques (à opérer intelligemment aujourd'hui, ou pouvant être aveuglément imposée demain) (Bonnieux et Rainelli 1989).

Mais l'un des enjeux les plus déterminants, et notamment s'agissant de l'élevage d'herbivores, est incontestablement celui de la gestion de l'espace rural. La raison est avant tout d'ordre démographique. Beaucoup d'agriculteurs âgés quitteront la direction de leur exploitation au cours de la décennie : un sur deux, dans beaucoup de petites régions.

Un premier arbitrage intervient à ce niveau quant au sort de ces exploitations en tant qu'unités économiques. Le paramètre le plus important est ici l'existence d'un successeur potentiel. Or, non seulement le déficit est important en la matière (75 à 80 % dans certaines zones), mais l'ensemble des éléments de conjoncture évoqués, auxquels s'ajoutent les besoins importants de capitaux lors d'une reprise d'exploitation, peuvent accélérer encore

la réduction du nombre des exploitations qui, en tout état de cause, semble inéluctable.

Intervient ici un second arbitrage : les terres libérées par des exploitations sans successeurs peuvent être soit reprises par les agriculteurs restants, nous nous situons dans une problématique d'agrandissement des structures, soit laissées à d'autres usages et nous nous situons dans une problématique de déprise agricole.

L'agrandissement peut être l'occasion d'une mise en place de systèmes de production mieux adaptés à la conjoncture nouvelle ; mais les problèmes du financement d'une part, ou le poids des charges fixes liées au foncier d'autre part, constitueront deux handicaps à franchir.

La déprise agricole déplace la question sur le domaine de l'aménagement global de l'espace rural. Quelles sont les capacités d'intégration d'autres activités comme la forêt, les espaces de loisirs, les réserves naturelles ? L'enjeu est d'importance car il concerne plus particulièrement un certain nombre de zones peu productives. Il est par contre certain que sans un minimum d'activité productive agricole, il sera sans doute difficile d'entretenir des espaces ouverts à d'autres activités (les incendies de forêt, les avalanches en montagne sont déjà des risques bien recensés).

Ainsi, en dehors même des réflexions à mener sur l'adoption des systèmes d'élevage classiques face au nouveau contexte socio-économique (Cavailhès *et al* 1989), la nécessité apparaît d'envisager des systèmes originaux dont la particularité serait de combiner des activités productives à un objectif d'occupation d'espaces en complémentarité avec d'autres usages du territoire.

4 / L'extensification est-elle une voie de solution ?

Parmi les éléments majeurs de cette situation il faut retenir, d'une part, la volonté de la Communauté Européenne de maîtriser l'offre agricole pratiquement dans toutes les branches de production par une pression sur les prix ou les quantités. Par ailleurs, la situation démographique, qui peut présenter des aspects positifs en offrant une possibilité d'agrandissement des exploitations dans un certain nombre de zones, mais qui accentue le risque de déprise agricole en accélérant l'afflux de terres libérées dans un contexte général d'anticipations pessimistes chez les exploitants. Enfin, il faut tenir compte de nouvelles formes d'aides communautaires (indemnités pour le retrait de terres arables, incitations à l'extensification, soutien aux zones fragiles ou défavorisées) qui peuvent, dans un certain nombre de cas, favoriser les transitions.

Les grandes lignes de l'évolution peuvent être raisonnées à partir de relations globales très simples. Si nous considérons la production P et la superficie agricole utilisée S, une présentation sous la forme :

$$P = P/S \times S$$



Cliché INRA/L. Vidal

L'agrandissement des exploitations peut être une solution à la libération des terres, avec toutefois 2 handicaps : les problèmes de financement et le poids des charges du foncier.

permet de voir que si l'on entend maîtriser P on peut soit réduire les superficies productives S soit réduire la production à l'unité de surface P/S. La première voie présente quelques aspects facilement réversibles comme la jachère assolée en matière de production végétale par exemple (Blanchet *et al* 1991). Elle présente par contre le risque d'une déprise non maîtrisée. D'une façon générale, il existe une forte réticence à utiliser ce mécanisme de réduction des surfaces, même s'il apparaît difficile d'en éviter toute manifestation. Jouer sur le



Cliché INRA/M. Étienne

Entretien de pare-feu par les moutons. Les terres libérées et non reprises par d'autres exploitants posent le problème de l'aménagement de l'espace rural : un minimum d'activité agricole est indispensable pour l'entretien des espaces ouverts à d'autres activités comme la forêt ou les espaces de loisirs.

deuxième terme, renvoie bien évidemment à notre propos sur l'extensification.

Notons toutefois que l'on se place ici dans l'hypothèse où la maîtrise de l'offre porte sur la production globale. La solution qui consisterait pour la CEE à limiter ses contraintes à la seule production alimentaire, en transférant une partie de son budget actuel sur des productions destinées à des fins industrielles et surtout énergétiques (glucides, oléagineux) serait de nature à modifier sensiblement la situation en matière de production végétale (Réquillart *et al* 1989). Il en serait de même dans une solution visant à réduire les avantages des pays-tiers en matière d'approvisionnement des industries d'alimentation du bétail (substituts de céréales, et oléoprotéagineux). Mais ces deux hypothèses ne sont pas actuellement les plus vraisemblables dans l'état des négociations des accords du Gatt.

On a signalé également le rôle central que devrait conserver la productivité du travail P/UTH. Là encore en décomposant, nous obtenons :

$$P/UTH = P/S \times S/UTH.$$

Si l'on veut maintenir ou augmenter la productivité du travail dans une hypothèse où la production à l'unité de surface diminue, il est nécessaire de jouer sur le rapport terre/homme : les deux paramètres vont dans le sens d'une extensification. Soulignons à ce propos que si l'agrandissement des structures offre des possibilités, d'autres formes comme le temps partiel à superficie égale peuvent aussi contribuer à l'objectif recherché. Cette pratique existe dans certaines régions de la Communauté ; elle pourrait être aussi l'une des formes des systèmes à vocation multiple des zones menacées de déprise.

Enfin on a eu l'occasion de souligner les contraintes liées au volume du capital à mobiliser par travailleur agricole C/UTH. Là encore la relation décomposée :

$$C/UTH = C/S \times S/UTH$$

fait apparaître que si l'on admet une tendance à l'accroissement de la superficie gérée par un travailleur, seule une réduction du capital par unité de surface peut éviter une nouvelle envolée du rapport Capital/Travail. Là encore, les deux paramètres sont liés à l'extensification. La composition du capital d'exploitation suggère de nombreuses voies : révision à la baisse des chargements, gestion des bâtiments, des équipements, des intrants... La Recherche ne disposant pas immédiatement de l'ensemble des réponses à ces problèmes, l'utilisation judicieuse de certaines formes d'aides sera nécessaire pour atteindre les objectifs correspondants.

Toutefois, avant de passer à quelques illustrations, il convient de répéter qu'un niveau d'intensification ou d'extensification n'est pas un objectif en soi. Aucune solution ne fera l'économie d'une analyse de gestion des exploitations, saisies dans leur contexte propre, dans la diversité de leurs structures, de leurs milieux, et des objectifs et aspirations des hommes qui y travaillent et qui les gèrent.

5 / Des voies à explorer pour des exploitations d'élevage

Les systèmes de culture basés sur la combinaison de productions annuelles se prêtent plus facilement à l'illustration de la notion d'extensification à partir de fonctions de production simples liant la quantité de produit au volume des différents intrants (Tirel 1989).

Au niveau de la parcelle, l'optimum économique d'utilisation d'un intrant est atteint quand la productivité marginale en valeur, décroissante avec le volume utilisé, est égale au coût du facteur. Plus trivialement parlant, dès que le facteur rapporte moins qu'il ne coûte. Dans une période de baisse tendancielle des prix des produits, l'ajustement, en théorie, va donc dans le sens d'une moindre utilisation d'intrants par hectare. Jusqu'à présent le phénomène de lente dégradation des prix réels en agriculture, qui pour être moins brutal n'en a pas moins été régulier, a toujours été compensé par la mise au point par la Recherche de nouvelles fonctions de production, déplaçant le rendement optimal vers le haut. L'effet volume comblait, et au-delà, les défaillances des prix.

Dans le contexte actuel cette voie est moins évidente s'agissant de limiter l'offre, voire de limiter l'usage de certains intrants dans une optique de protection de l'environnement. A court terme le choix d'un objectif sensiblement plus faible que le niveau économiquement optimal suppose une aide compensatoire (c'est le but des aides communautaires prévues en cas d'extensification). Mais à moyen terme la Recherche est invitée à orienter ses travaux vers la mise au point de fonctions de production permettant de retrouver des marges économiques satisfaisantes pour des valeurs plus modestes des rendements et des consommations d'intrants. L'INRA et l'ITCF se sont largement engagés dans cette voie (Papy et Viaux 1990).

Les systèmes fourragers se prêtent plus difficilement à ce type d'analyse, même si les principes économiques de base restent valables. En fait il suffit d'évoquer la production d'une prairie, dont la production s'étale dans le temps, en fonction même des techniques d'utilisation (foin, ensilage, pâture) et de leur chronologie, dont la qualité évolue selon les périodes, et dont la valorisation réelle dépendra du type et de l'importance des besoins d'un troupeau aux différentes périodes. Seules des analyses nombreuses et fouillées (Lherm *et al* 1990), des modélisations très fines, permettent d'évaluer l'intérêt de modifier la conduite de ces systèmes. Même si de nombreuses zones d'élevage n'avaient pas jusqu'à présent suivi les voies de l'intensification, un énorme travail de recherche et d'expérimentation reste nécessaire pour baliser les voies de l'extensification de références technico-économiques fiables (Thériez *et al* 1990).

Ceci demande aussi un effort important de formation et d'information des éleveurs visant à leur expliquer que des indicateurs technico-économiques partiels, simplistes mais peu dangereux dans une période favorable à la crois-

sance de la production, ne constituent plus systématiquement des repères garantis : le rendement physique par hectare ou par animal, le chargement de bétail de la superficie fourragère peuvent très bien ne plus être corrélés à la réussite économique d'un système d'élevage.

Mais au-delà même des difficultés de mesure au niveau des unités techniques (parcelle de fourrages, animal), les systèmes d'élevage d'herbivores se caractérisent par l'imbrication étroite de l'ensemble de leurs éléments : conduite de la production fourragère, conduite des troupeaux, bâtiments, équipements, main d'œuvre... Par exemple l'introduction d'une pratique d'ensilage de l'herbe, changera non seulement l'équipement (matériel, silos) mais aussi le calendrier des ressources fourragères et l'organisation des chantiers de récolte (on peut par exemple s'interroger sur les répercussions d'une trop faible densité d'agriculteurs dans une zone quant à la possibilité d'organiser une entr'aide pour certains chantiers de récolte...).

La recherche des possibilités offertes par l'extensification pour des systèmes d'élevage nécessite donc une analyse globale de l'exploitation. La conséquence est qu'il n'existe pas de recette en la matière, mais une multiplicité de voies à étudier dans le contexte de chaque type de situation.

Un récent colloque à Dijon (Béranger 1990) a montré la prolifération des observations et expérimentations en cours actuellement et surtout la diversité des contextes dans lesquels elles se situent. On peut à titre d'illustration citer quelques problématiques.

Dans une exploitation herbagère de taille moyenne ayant un quota laitier défini, mais où le progrès génétique se poursuit, faut-il peu à peu libérer des superficies et les orienter vers une production de viande, voire les convertir en cultures (ce qui correspond à un processus d'intensification en travail et capital, et à une augmentation de la production globale) ? Ou bien faut-il gérer le quota à surface égale sur la base d'un chargement plus faible, exigeant une moindre fertilisation, mais une gestion plus fine des ressources fourragères disponibles pour répondre aux besoins des animaux sans recours excessifs aux achats d'aliments du bétail ? Ce cas peut être extrapolé à celui d'une exploitation laitière ayant l'opportunité de reprendre des terres, sans modification de son quota.

On peut évoquer de la même façon le cas d'une exploitation gérant un troupeau de vaches allaitantes et s'interrogeant sur l'opportunité d'engraisser ses produits (processus intensif par accroissement du travail et du capital), ou au contraire d'alléger son système de production, éventuellement en accroissant ses superficies s'il en a l'occasion. Dans ce cas l'aide à l'extensification, permettant d'accroître des superficies à effectif constant, peut permettre de régler certains problèmes liés au financement de cet agrandissement.

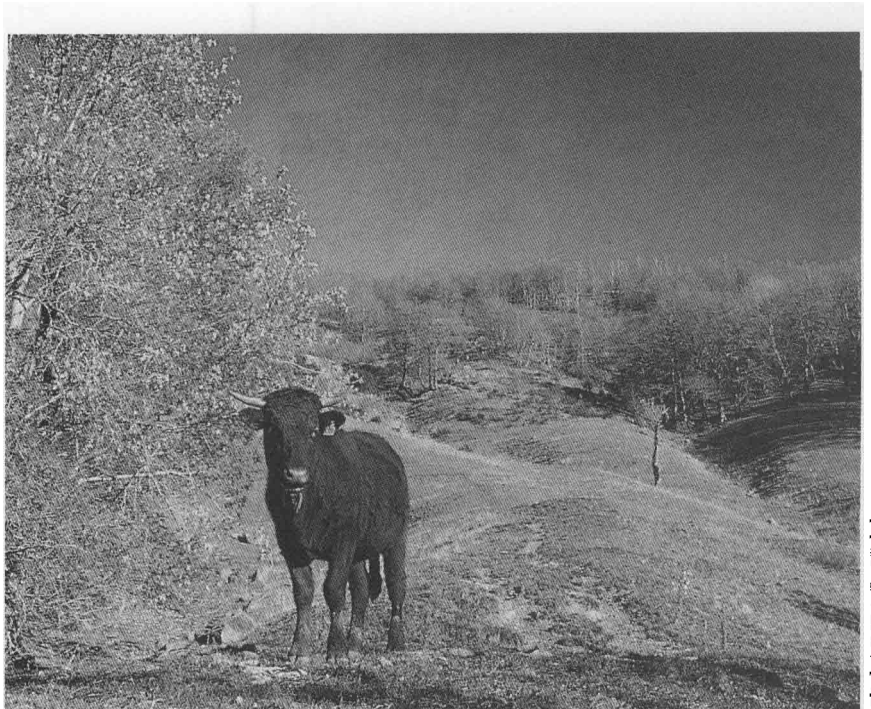
Dans d'autres cas, où l'occupation d'un maximum d'espace devient progressivement un objectif en soi, et où un chargement minimum est nécessaire pour maîtriser la gestion de l'es-

pace, d'autres voies sont recherchées (espèces et rusticité des animaux, maîtrise des techniques de plein air, voire semi-liberté des troupeaux).

Ce qui frappe à l'analyse approfondie de ces démarches c'est que, contrairement à ce que l'on pourrait penser, elles reposent souvent sur une très haute technicité de l'éleveur. Si manifestement certaines techniques sophistiquées n'ont pas leur place dans de tels systèmes, - parce que mises au point pour des objectifs différents où la productivité en valeur des superficies et des animaux supportait facilement des dépenses non négligeables en main-d'œuvre et en capital -, d'autres peuvent être facilement intégrées dans ce cadre. Là encore pour le moyen terme la Recherche est interpellée dans la mesure où ses produits (matériel vivant, technologies de conduite des productions fourragères et animales) devront être adaptés à des modes nouveaux de fonctionnement d'exploitation. Sur ce point nous reviendrons sur le fait que le maintien d'une forte productivité du travail en matière d'élevage, impliquera la gestion de surfaces et de troupeaux importants. Ceci renforce, par exemple, la nécessité d'approfondir les études de comportement de l'animal, précisant les conditions des relations homme/animal compatibles avec ces formes de production. D'une façon plus générale, l'enjeu est la mise au point de techniques dont le faible coût, la simplicité, la fiabilité, seraient compatibles avec des systèmes qui risquent d'être la seule chance de très vastes régions.

Il y a sans doute là un thème de réflexion pour les responsables de disciplines scientifiques, dont la portée dépasse le cadre des problèmes de l'agriculture européenne, et qui pourrait facilement être transposé au rôle de la recherche agronomique dans un processus plus global d'émergence d'un développement dans de très nombreuses parties du Monde.

*Vaches Salers.
L'occupation d'un maximum d'espace peut devenir un objectif. Les choix portent alors sur les espèces et les races animales, plus ou moins adaptées aux conditions d'élevage de plein-air.*



Cliché INRA/L. Vidal

Références bibliographiques

- BERANGER C., 1990. L'extensification : l'évolution des réflexions, les acquis et les problèmes. Compte rendu de séminaire sur l'extensification des systèmes d'exploitation agricole Dijon 23-24 oct. 1990, sous presse.
- BLANCHET J., HAUTCOLAS J.C., SOURIE J.C., 1991. Retrait des terres et cultures non-alimentaires : une analyse économique par simulation. INRA Grignon, série Notes et documents.
- BONNIEUX F., RAINELLI P., 1989. Pratiques agricoles et environnement dans les pays riches. INRA Economie rurale n° 189, 65-72.
- CAVAILHES J. et al, 1989. L'économie du Charolais. Système productif régional. Modèles d'élevage. Extensification. Cahiers d'Economie et Sociologie rurales n° 12.

LHERM M., BEBIN D., LIENARD G., 1990. Exploitations peu intensives en Charolais herbager. Séminaire sur l'extensification, Dijon 23-24 oct. 1990, sous presse.

PAPY F., VIAUX P., 1990. Des systèmes extensifs en grande culture ? Problématique et méthodes d'approche. Séminaire sur l'extensification, Dijon 23-24 oct. 1990, sous presse.

REQUILLART V., 1989. L'énergie : un nouveau marché pour l'agriculture ? INRA/Economica - 264 p.

TIREL J.C., 1987. Intensification hier ? Extensification demain ? Un essai d'analyses d'images sur des clichés flous... Doc. INRA - 98 p.

TIREL J.C., 1989. Extensification ? Intensification ? Quelle productivité pour l'agriculture ? Compte Rendu Acad. Agri. Fr., 75, numéro 2 - pp 19-36.

THERIEZ M., DE MONTARD F.X., LIENARD G., 1990. Comment concilier une utilisation plus extensive du territoire et un élevage ovin performant ? Premiers résultats d'une expérience en Massif central humide. Séminaire sur l'extensification, Dijon 23-24 oct. 1990, sous presse.

Summary

Extensive farming : opportunity or challenge for agriculture ?

For three decades, the evolution of agricultural systems can be read as a capital-intensive and labor-extensive process. Labor productivity will remain, in the future, the main condition of agricultural competitiveness as an economic sector. But new trends are coming to light with CAP's reform : decreasing prices, supply limitations, less production incentives... As a consequence of demographic process, a large number of farms will disappear during the next years. But, pessimistic antici-

pations of farmers are likely to induce, also, large reductions of agricultural area.

Are less capital-intensive systems of animal production able to give credible solutions at farm and regional levels ?

Enlargement of farms may be one way, but new types of subsidies will be necessary in the near future, until research is able to supply sounder solutions.

TIREL J.C., 1991. L'extensification : chance ou défi pour les exploitations agricoles ? INRA Prod. Anim., 4(1), 5-12.

Le comportement de l'animal domestique et les techniques modernes d'élevage

Les techniques modernes de productions animales intègrent les progrès des connaissances sur la biologie de la nutrition, de la reproduction, sur l'hygiène et les exigences socio-économiques de prix de revient, de conditions de travail, de relation à l'environnement. Elles sont caractérisées à la fois par la mise en œuvre de techniques complexes et raffinées et par une réduction considérable du temps consacré par l'homme à chaque animal.

Mais l'animal, qui en est l'objet et le but, est aussi acteur de la production : il n'est pas un organisme passif de transformation des aliments, il intervient activement. Au fil des siècles, l'éleveur a joué un rôle décisif : c'est grâce à sa connaissance des capacités comportementales de l'animal que toutes les techniques d'élevage ont pu apparaître. Cependant, la rapidité et l'importance des changements actuels ne permettent pas toujours les adaptations nécessaires. Par ailleurs, nombreux sont ceux, dans le public comme au sein du monde agricole, qui se préoccupent des conditions de vie imposées à l'animal. La connaissance du comportement des espèces domestiques permet de déterminer objectivement les besoins fondamentaux des animaux et leurs capacités naturelles d'adaptation, et, par là, d'améliorer les méthodes d'élevage ou de proposer des techniques nouvelles.

Résumé

La connaissance du comportement peut contribuer à la mise au point de techniques nouvelles ou améliorées prenant en compte l'adaptation et le bien-être des animaux domestiques.

Les études développées, notamment à l'INRA, ont permis de connaître les mécanismes d'organisation des relations entre les animaux.

Le comportement maternel repose essentiellement sur une reconnaissance olfactive. L'établissement du lien maternel implique la sécrétion des oestrogènes, mais aussi les stimulations sensorielles chez la mère.

L'organisation sociale implique des relations de dominance-subordination qui résolvent les conflits. Cependant, des liens sélectifs maintiennent la cohésion du groupe et accroissent la tolérance mutuelle.

La sélection sur des critères de production fait évoluer les caractéristiques comportementales vers une adaptation plus facile aux contraintes de l'élevage.

Ces résultats, ainsi que la connaissance des mécanismes du comportement sexuel peuvent être utilisés pour améliorer l'adaptation et le bien-être des animaux dans les conditions de l'élevage moderne.

La relation entre l'homme et les animaux domestiques n'est qu'un cas particulier des rapports interspécifiques, où toutes les situations peuvent se retrouver : association, commensalisme, parasitisme. L'animal domestique trouve protection et nourriture, mais ses productions sont détournées au bénéfice de l'homme. Il occupe ainsi une niche écologique définie par l'éleveur. Dès le début de l'histoire de la domestication, des contraintes importantes ont été imposées à l'animal. Elles ont porté sur l'environnement physique : limitation des déplacements ou contention, logement dans des bâtiments spécialisés, etc. Les relations interindividuelles sont, elles aussi, bouleversées. Or, dans la vie de l'animal, la relation aux congénères est un aspect essentiel. Elle organise la reproduction, l'élevage des jeunes et le fonctionnement de tous les groupes. Pour s'adapter à ces

contraintes, les espèces qui ont été domestiquées possèdent des caractéristiques qui sont susceptibles de rendre compte de leur aptitude à une relation de domestication.

L'empirisme des éleveurs traditionnels a permis la mise au point de méthodes assurant les fonctions essentielles de l'animal, sa production et sa reproduction. Dans l'élevage intensif moderne, le milieu artificiel, les conditions de logement, la mécanisation imposent des contraintes nouvelles et parfois accrues. L'élevage extensif, malgré des conditions apparemment « naturelles » n'est pas exempt de problèmes. Une utilisation inadéquate du pâturage peut dégrader profondément le milieu, l'animal peut ne pas réussir à survivre à des conditions climatiques difficiles, etc.

Nous passerons en revue quelques travaux récents sur les différents aspects du comportement des espèces domestiques. La première relation sociale est celle du jeune avec sa mère. Ensuite vient son intégration dans la structure des adultes et le jeu des relations sociales, enfin, la participation à la reproduction. Nous envisagerons ensuite les possibilités offertes par l'évolution des races et la sélection. Dans chaque cas, nous tenterons de voir comment les connaissances acquises permettent d'expliquer les succès et les limites de l'adaptation des espèces domestiques, mais aussi de proposer une évolution vers de nouvelles méthodes tenant compte objectivement du « point de vue de l'animal ».

1 / Les relations interindividuelles

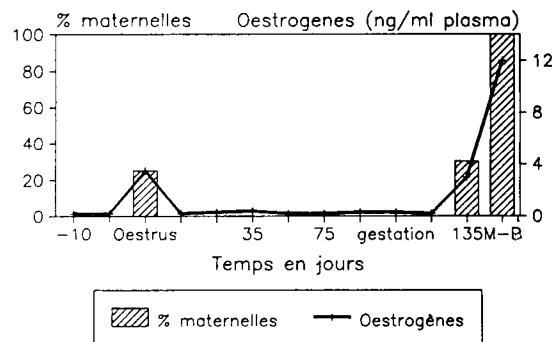
1.1 / La relation mère-jeune

Les jeunes de presque toutes les espèces domestiques atteignent à la naissance un stade de développement leur permettant une autonomie motrice précoce. Le comportement maternel s'y exprime par un lien sélectif, dont l'importance est la plus grande chez les mammifères, puisque la survie dépend de l'allaitement. La mise en place de ce lien est à la fois très rapide et efficace, les mécanismes sensoriels et physiologiques en ont été étudiés en détail chez les Ovins.

a / Mise en place et évolution du lien maternel chez les Ovins

Lors de la naissance de leurs jeunes, les femelles s'isolent pour une période variant de quelques heures à quelques jours, au maximum, puis rejoignent rapidement le groupe où elles vivent habituellement. Au sein du troupeau le lien exclusif qui associe la mère à son petit se manifeste aussitôt : elle repousse, souvent avec violence, un agneau étranger. La formation du lien mère-jeune repose sur l'identification individuelle du jeune par son odeur. La brebis privée de l'odorat perd toute sélectivité : elle accepte d'allaiter n'importe quel agneau. La brebis et son agneau restent proches au sein du troupeau et cette association persiste, le cas échéant, après le sevrage.

Figure 1. Réaction maternelle de la brebis en fonction de son état physiologique (d'après Poindron et Le Neindre 1980).



b / La motivation maternelle et ses mécanismes

Jusqu'à l'approche de la mise bas, la brebis est indifférente ou même agressive envers un agneau nouveau-né. La situation change alors brusquement. L'apparition de la motivation maternelle est associée à l'équilibre hormonal qui caractérise la parturition (Poindron et Le Neindre 1980, figure 1). Il a pu être démontré que la sécrétion massive d'oestrogènes qui se produit à ce moment en est une condition essentielle. Il est possible, par un traitement approprié, d'en induire l'apparition chez une femelle non gestante.

La première prise de contact de la mère et du nouveau-né est la conséquence d'une attraction très forte de la mère envers les fluides foetaux. Ces produits, qui sont ordinairement répulsifs, deviennent subitement attractifs dès avant la naissance elle-même, pendant les quelques heures où ont lieu les contractions utérines. Il en résulte un léchage très actif du nouveau-né qui facilite la prise de contact et l'établissement du lien maternel. En l'absence de ces fluides, si, par exemple, l'agneau est lavé dès sa naissance, le comportement de la mère est très perturbé (Lévy et Poindron 1987, figure 2).

La mère n'est pas sélective au moment de la naissance, mais elle le devient très rapidement, en moins de deux heures. Cependant, lorsqu'une brebis ne peut pas avoir de contact avec son agneau nouveau-né, sa capacité de réaction maternelle disparaît rapidement (Poindron et Le Neindre 1980, figure 3).

c / Conclusion et applications

Le comportement maternel des Ovins se manifeste par un lien sélectif qui persiste au-delà de l'allaitement. Sa mise en place repose sur le jeu de mécanismes neuroendocriniens. Sa persistance, au contraire, met en jeu la permanence des communications sensorielles, en particulier à distance. Il semble en être de même chez les autres ruminants. Par contre, la truie est beaucoup plus passive : les jeunes choisissent en quelques jours une mamelle et la défendent contre les autres. En éliminant éventuellement un étranger, ils jouent un rôle important dans l'établissement du lien mère-jeune.

Chez la brebis, le comportement maternel apparaît au moment de la mise bas, sous la dépendance de la sécrétion d'oestrogènes. Par la suite, le lien mère-jeune dépend essentiellement de la reconnaissance olfactive.

La brièveté de la période de motivation maternelle rend facile et sans conséquences majeures la séparation d'avec le jeune. La capacité de production de la vache ou de la chèvre laitière n'est que peu ou pas modifiée et peut être exploitée aisément.

Le jeune établit un lien avec les individus avec qui il est en contact lors de ses premiers jours. Pour réaliser une adoption, la précocité est donc un facteur critique pour les ruminants, ainsi que les manipulations des signaux olfactifs. En revanche, elle est plus aisée et peut être plus tardive chez la truie.

Chez les oiseaux l'apparition du comportement de couvain pose des problèmes importants pour la production d'oeufs. L'étude des mécanismes neuroendocriniens de ce phénomène et son déterminisme génétique est entreprise afin d'envisager sa suppression.

1.2 / Les relations sociales

Les animaux domestiques appartiennent à des espèces qui vivent en permanence en groupes. Chez les ongulés sauvages, l'unité de base est constituée par un groupe de femelles d'origine matriarcale. Les mâles y sont associés d'une manière beaucoup plus lâche et forment souvent des groupes indépendants.

Figure 2. Effet de la présence de liquide amniotique sur la réaction de la brebis à l'agneau nouveau-né (d'après Lévy et Poindron 1987).

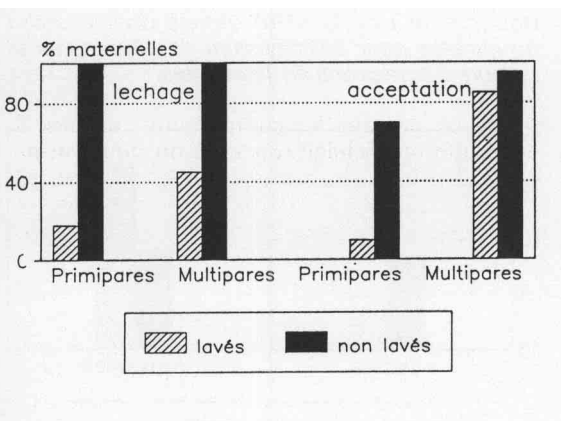


Figure 3. Evolution de la sélectivité maternelle de la brebis (d'après Poindron et Le Neindre 1980).

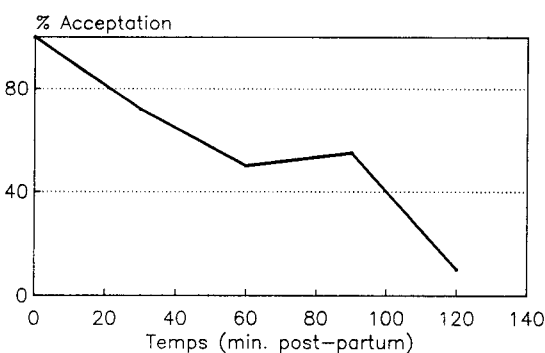
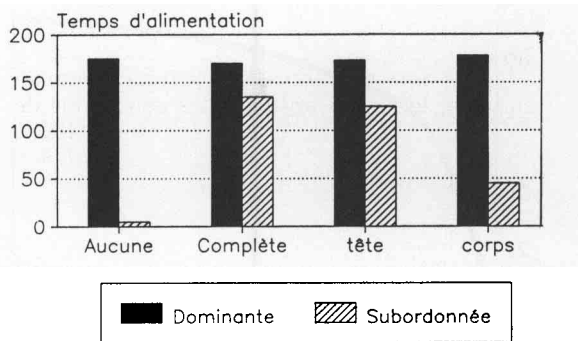


Figure 4. Compétition alimentaire chez les génisses. Effets des séparations, partielles ou complètes, sur le temps d'alimentation (en secondes pour un maximum de 180). (d'après Bouissou 1985).



a / Facteurs généraux

Chez tous les animaux, il existe une distance minimum en deçà de laquelle la présence d'un congénère est considérée comme une agression et entraîne des menaces, coups ou combats. Les caractères spécifiques ou individuels d'agressivité en font varier l'importance. Chez toutes les espèces domestiques, cette distance est très faible. Le porc ou la poule peuvent même rechercher un contact corporel avec un congénère.

Par ailleurs, chez des espèces qui vivent en permanence en groupes, les occasions de conflit sont nombreuses : accès à l'aliment, à un lieu de gîte, à un partenaire sexuel, etc. Elles sont résolues par l'existence d'une hiérarchie sociale qui assure la solution non violente des conflits ce qui permet la permanence du groupe. Le fonctionnement en a été étudié en détail chez les bovins.

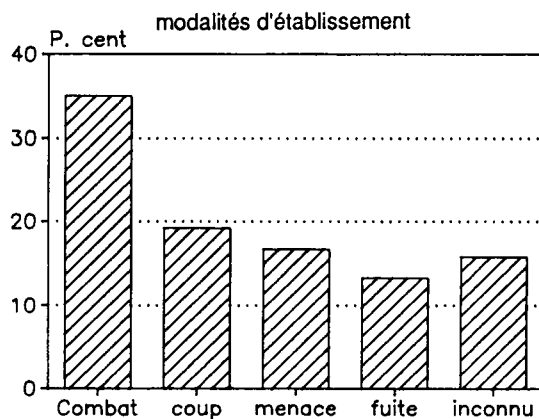
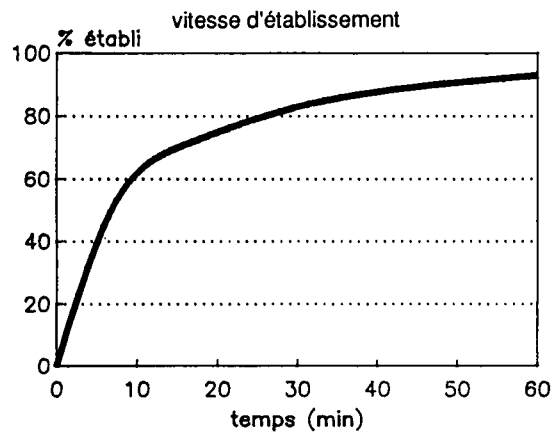
b / Fonctionnement du groupe social des Bovins

L'observation d'un groupe de bovins met en évidence l'existence de relations de dominance-subordination entre tous les individus pris deux à deux. Les manifestations comportementales sont unidirectionnelles : le subordonné ne dirige ni coup ni menace vers le dominant. Toutefois les manifestations agressives sont rares. La plupart des situations de conflit - compétition alimentaire, préséance - sont résolues par de simples menaces, ou un évitement spontané du subordonné. Les coups sont rares et les véritables combats exceptionnels.

Dans une situation de compétition, en l'absence de manifestations agressives, la seule présence du dominant suffit donc à maintenir à distance le subordonné. Cette distance apparaît particulièrement importante au niveau de la tête de l'individu. Un obstacle placé entre deux Bovins et limité à cette partie du corps suffit à permettre au subordonné l'accès à l'objet de la compétition (Bouissou 1985, figure 4).

La réunion d'animaux ne s'étant jamais rencontrés auparavant a permis de constater que les relations de dominance-subordination s'éta-

Figure 5. Etablissement de la hiérarchie dans un groupe de génisses (d'après Bouissou 1974).



blissent très rapidement, pour la quasi-totalité en moins d'une heure. Les combats sont rares, ils concernent environ le tiers des animaux pris deux à deux. Les relations de dominance-subordination ne sont donc pas, dans leur majorité, déterminées par la mise à l'épreuve de la force respective, ou par l'aptitude au combat des individus. Plus surprenant, beaucoup de ces relations sont d'emblée efficaces sans contact physique, après une simple menace, ou même un évitement spontané (Bouissou 1974, figure 5).

Les relations ainsi établies sont très stables. La majorité d'entre elles sont inchangées après plusieurs années. Leur stabilité apparaît d'autant plus grande qu'elles ont été établies de manière moins violente. Celles qui ont été établies à la suite de combats sont le plus fréquemment remises en cause.

Lorsqu'il s'agit d'un groupe d'animaux réunis depuis la naissance, les relations de dominance-subordination apparaissent approximativement lors de la puberté chez les femelles. Cependant, en ce qui concerne les mâles, leur apparition est beaucoup plus tardive, souvent après l'âge de deux ans. Les relations de dominance-subordination n'expliquent qu'une partie de l'organisation d'un groupe de Bovins : celle qui concerne la solution des conflits. Des liaisons fortes entre les individus rendent compte de la cohésion du groupe. Ainsi, les

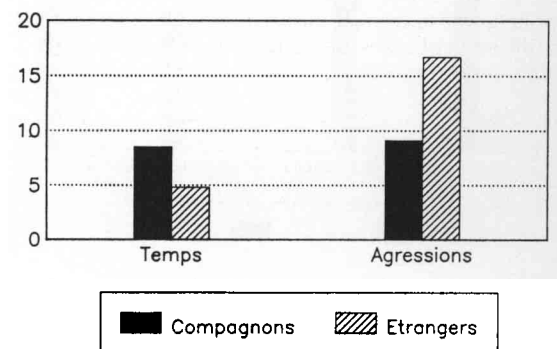
premiers contacts ont une importance décisive pour la formation d'associations sélectives : lorsque des jeunes Bovins femelles sont élevés ensemble, ils établissent entre eux des liens qui persistent à l'âge adulte et se manifestent par une association étroite et une grande tolérance en situation de compétition (Bouissou et Hövels 1976, figure 6).

c / Conclusion et application

Les relations sociales sélectives qui s'établissent au cours du développement permettent la constitution de groupes stables et tolérants dans les compétitions. Toutefois, des animaux inconnus sont capables d'établir une organisation de troupeau d'une manière efficace et rapide. Les modalités de maintien des relations peuvent être utilisées pour proposer un système de distribution alimentaire qui assure par des séparations adéquates la protection vis-à-vis d'un voisin dominant et permet ainsi une régularisation des quantités consommées (figure 6).

La modification des groupes entraîne des perturbations résultant de l'établissement de la hiérarchie. La stabilité des groupes d'élevage est donc un facteur favorable. Dans le cas des oiseaux, il est possible de définir une taille optimale du groupe - quelques individus seulement - qui permet l'établissement d'une hiérarchie stable et évite combats et blessures.

Figure 6. Effet d'un contact social précoce (compagnons = animaux élevés ensemble depuis la naissance) sur la compétition alimentaire (d'après Bouissou et Hövels 1976). Temps d'alimentation en minutes pour un maximum de 10 minutes et nombre d'agressions en 10 minutes.



1.3 / La reproduction

Chez les ongulés domestiques, mâles et femelles ont une structure sociale relativement indépendante. Il n'existe pas de lien permanent entre eux, leur rencontre est limitée à la période de l'activité sexuelle. Lors de la période de reproduction, une recherche mutuelle du partenaire sexuel a lieu. Elle donne lieu à compétition entre les mâles, tandis que les femelles se rassemblent en harems temporaires autour des dominants. Chez les Porcins, comme chez les Ovins et les Bovins, la femelle joue un rôle décisif dans la rencontre du partenaire. Le mâle recherche le contact, mais de manière bien

Lors de la constitution d'un groupe de bovins, des relations hiérarchiques se mettent en place très rapidement, et elles sont d'autant plus stables qu'elles ont été établies de façon moins violente.

moins sélective. Une fois en contact direct, la posture copulatoire de la femelle est induite lors de ses interactions avec le mâle. L'odeur du verrat, mais aussi ses émissions sonores, ont un effet cumulatif pour faciliter l'apparition de cette posture. Le contact direct avec le mâle n'a qu'une importance mineure. La réaction sexuelle de celui-ci est déclenchée par la posture d'immobilisation caractéristique de la réceptivité sexuelle de la femelle (Signoret 1972). Bien qu'il n'y ait pas de lien permanent, des préférences existent de la part des mâles pour certaines femelles, sans que les mécanismes n'en aient pu être élucidés.

Les phénomènes de la reproduction se déroulent normalement chez des sujets des deux sexes isolés ou élevés en ségrégation sexuelle. Un environnement social appauvri lors du développement - isolement, absence de contact avec des femelles - peut, dans certains cas, apporter un léger retard dans la mise en place de l'activité sexuelle du jeune mâle (Orgeur et Signoret 1984, figure 7).

Les interactions socio-sexuelles peuvent moduler le déroulement temporel ou l'intensité des fonctions physiologiques aussi bien chez la femelle que chez le mâle. Lors de l'anoestrus saisonnier de la brebis ou de la chèvre, la présentation du mâle peut provoquer la reprise des cycles (Prud'hon et Denoy 1969, figure 8).

Conclusions et applications

Le comportement sexuel des espèces d'ongulés domestiques est caractérisé par la facilité de mise en oeuvre des réponses sexuelles, et l'indépendance qu'elles présentent par rapport aux facteurs sociaux : absence de liens sélectifs chez les adultes, et développement des capacités comportementales indépendamment de l'environnement social. Ces résultats sont utilisés pour gérer la reproduction artificielle des mammifères : collectes de semence, détection d'œstrus. Ils peuvent aussi être appliqués en élevage extensif pour optimiser l'utilisation des reproducteurs. Enfin, les interactions socio-sexuelles (effet mâle) permettent de disposer de méthodes « naturelles » de maîtrise et de synchronisation de la reproduction.

2 / Domestication et évolution des capacités adaptatives des races

L'animal domestique occupe une niche écologique dont les contraintes sont définies par l'homme. Les espèces qui ont été domestiquées possèdent, dans leurs relations sociales, des caractéristiques qui sont susceptibles de rendre compte de cette aptitude à une relation de domestication. De plus, chaque type de production constitue une niche écologique particulière. Par exemple, la recherche d'une production laitière comporte des contraintes spécifiques dans le domaine du comportement maternel. La différenciation de races spécialisées pour une production correspond à une forme d'évolution adaptative.

Cette hypothèse peut être mise à l'épreuve en comparant les réactions comportementales

Figure 7. Effet des conditions d'environnement précoce (pendant l'« enfance » = avant 3 mois, pendant l'« adolescence » = entre 3 et 6 mois) sur la mise en place du comportement sexuel chez le bélier (d'après Orgeur et Signoret 1984). Réalisation de 10 tests successifs de mise en présence d'une femelle lors de la puberté du bélier.

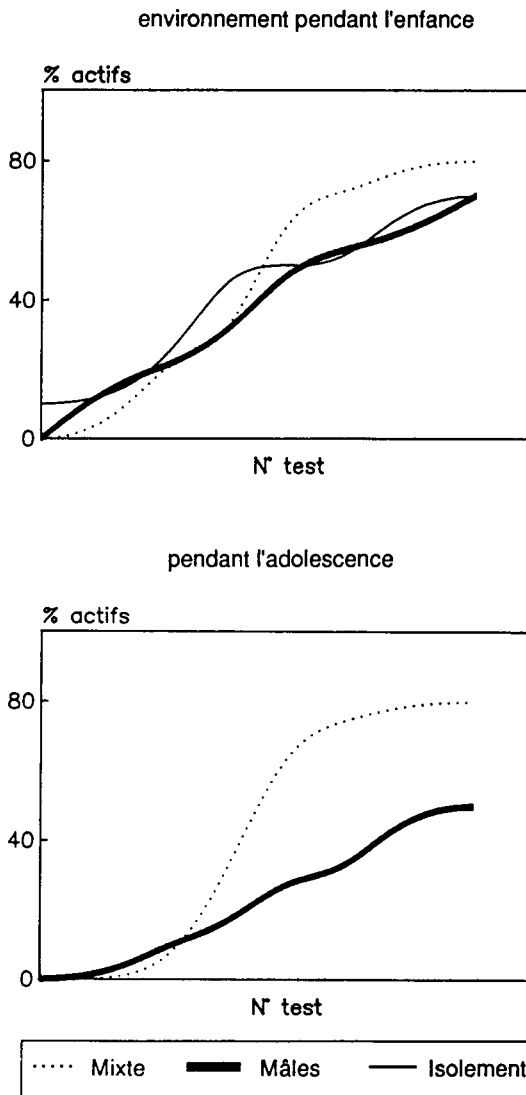


Figure 8. Effet de l'introduction du bélier sur l'induction de l'œstrus chez des brebis Mérinos en repos sexuel (d'après Prud'hon et Denoy 1969).

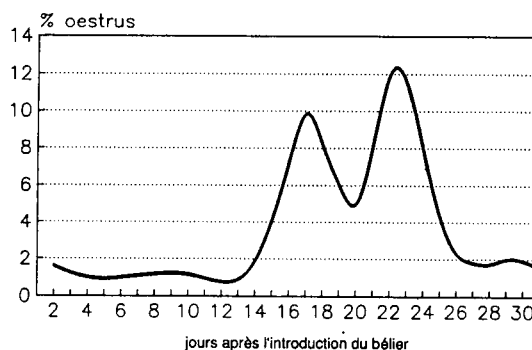
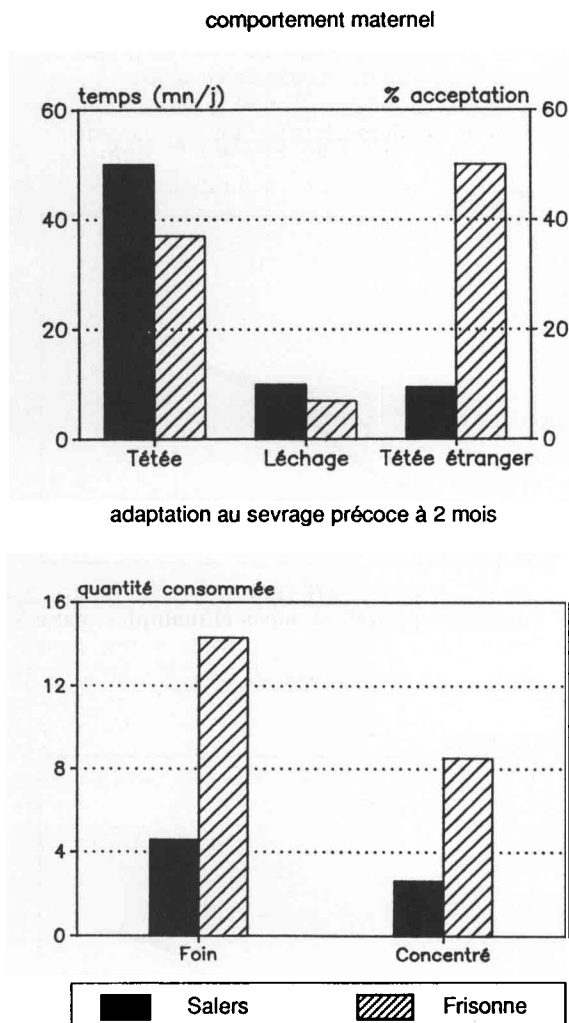


Figure 9. Réactions comportementales chez 2 races bovines (d'après Le Neindre 1984).



dans des races adaptées à différentes productions et en tentant de réaliser des expériences de sélection sur des critères d'adaptation aux contraintes de l'élevage.

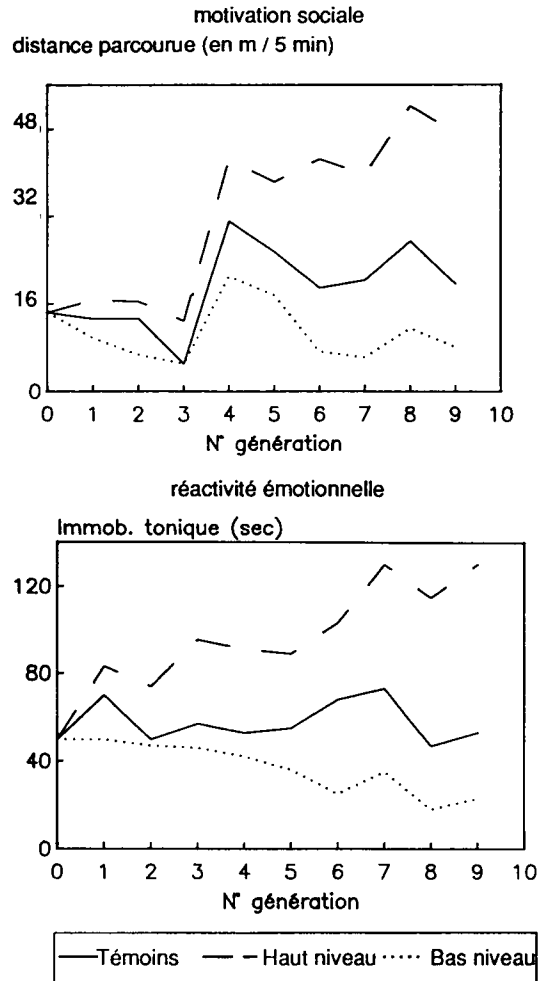
Ainsi, des animaux de deux races bovines : la Frisonne, spécialisée dans la production laitière, et la Salers, race rustique peu spécialisée, ont été comparées (Le Neindre 1984, figure 9). Dans les conditions de l'allaitement artificiel, les veaux frisons isolés apparaissent dès la naissance plus vigoureux que ceux de race Salers. Ils ingèrent en plus grande quantité le colostrum, ce qui est essentiel pour leur survie, puis boivent plus facilement le lait distribué au seau, et consomment plus d'aliments solides. Au contraire, allaitement naturel et en vêlage en plein-air, les Salers réagissent mieux que les Frisons. En cours de lactation, les Frisonnes sont moins sélectives et sont plus fréquemment tétées par des veaux étrangers. Après une expérience d'allaitement naturel, les vaches frisonnes peuvent être traitées sans difficulté. Par contre, les Salers refusent activement de « donner leur lait » ce qui conduit à une baisse importante par rapport à leur production potentielle.

Deux types de comportements semblent particulièrement mal adaptés dans les conditions de l'élevage : les réactions de peur et les conduites agressives. Par rapport à leurs congénères sauvages, les animaux domestiques se révèlent à la fois très calmes, peu émotifs et très tolérants envers leurs congénères. L'hypothèse de la possibilité d'une évolution adaptative de ces comportements a été mise à l'épreuve par des expériences de sélection divergente entreprises sur le modèle de la caille (Mills et Faure 1991, figure 10). L'une porte sur la motivation sociale, l'autre sur la réactivité émotionnelle. La réactivité émotionnelle peut être mesurée par le temps pendant lequel l'animal, à qui on a imposé une immobilisation, maintient spontanément cette posture (immobilité tonique). La motivation sociale est quantifiée par la distance parcourue par un animal placé sur un tapis roulant qui le maintient à distance constante d'un groupe de congénères. Ces deux caractères répondent facilement à la sélection.

Conclusions et applications

Le choix des races pour une méthode d'élevage est critique car les capacités d'adaptation

Figure 10. Effets d'une sélection divergente chez la caille sur la réactivité émotionnelle et la motivation sociale (voir texte pour les critères mesurés). (d'après Mills et Faure 1991).



peuvent être très différentes. Ainsi le veau Salers est plus rustique pour des mise bas en liberté, mais le Frison s'adapte mieux à un élevage artificiel. La sélection sur la performance a entraîné des changements dans les réactions comportementales. Les poules modernes produisent davantage en batterie qu'en liberté alors que le contraire était vrai avec les souches disponibles voici trente ans. Il est possible d'imaginer introduire des paramètres de comportement dans les critères de sélection pour un type donné de production.

3 / Le bien-être de l'animal d'élevage et la relation homme-animal

Pour évaluer les conditions d'entretien de l'animal d'élevage, la première démarche est une recherche d'objectivité : il convient donc d'éviter l'anthropomorphisme qui consiste à prêter à l'animal des réactions qui seraient les nôtres. La base de l'évaluation est alors constituée par la connaissance des comportements exprimés dans des conditions optimales. En pratique, cependant, chaque système d'élevage implique des contraintes dont l'importance et les conséquences doivent être estimées.

Les critères du bien-être de l'animal d'élevage sont multiples.

- Le premier, et le plus évident, est l'intégrité physique de l'animal : absence de blessures ou de lésions diverses qui pourraient résulter de conditions de logement ou de contention inadéquates.

- La présence de perturbations dans les comportements traduit une inadaptation. Il peut s'agir de stéréotypies (mouvements répétés) mais aussi de perturbations dans les rythmes d'activité, dans les postures.

- Si les réactions de peur ou de douleur sont facilement détectables, il est plus difficile de mettre en évidence une situation de stress chronique qui n'apparaîtrait que par des mesures physiologiques fines (dosages hormonaux par exemple).

- Enfin, la notion de confort ou de préférence peut être mesurée objectivement par des épreuves de conditionnement opérant : l'animal est mis en situation d'exprimer son choix pour un type de logement, un aliment, etc. Si elles paraissent séduisantes, ces techniques ne peuvent être utilisées sans précautions. Par exemple, une limitation de la consommation spontanée est souvent nécessaire à la santé de l'animal. Par ailleurs, les choix dépendent souvent de l'expérience : si l'on propose à des poulets le choix entre un sol de grillage ou de sciure, ils choisiront le type de sol sur lequel ils ont été élevés. Enfin, il importe de quantifier la notion de confort/inconfort. Pour ce faire, des épreuves demandent à l'animal d'effectuer une manœuvre, par exemple d'appuyer un certain nombre de fois sur un levier, pour obtenir une « récompense ». En faisant varier la quantité de « travail » demandé au sujet, il est possible de mesurer l'importance pour l'animal de la

récompense qu'il peut en obtenir. C'est ainsi que peuvent être estimés les besoins en longueur de mangeoire ou en espace disponible pour des poules en cages.

Cependant, l'élevage ne se limite pas aux interactions de l'animal avec son environnement, l'homme y joue un rôle essentiel. Il intervient de manière décisive : un bon éleveur réussira, même dans des conditions difficiles, à entretenir des animaux équilibrés et en bonne santé, tandis qu'un mauvais ne mettra pas à profit les meilleures installations. L'évaluation d'un système d'élevage ne peut se faire valablement qu'en prenant en compte ce facteur. Pour cela, l'approche de type épidémiologique, qui prend en compte l'interaction de tous les facteurs, y compris le rôle de l'éleveur, est seule capable d'apporter une solution. C'est par une telle approche que pourront être déterminés avec sécurité les problèmes posés par un système d'élevage.

Les contraintes sont sans doute plus évidentes en élevage intensif : limitation de l'espace, isolement, mais elles sont également présentes dans les conditions « naturelles » de l'extensif : prédation, aléas climatiques, parasitisme. Le niveau de contrainte a des conséquences souvent importantes sur le coût de la production. La définition du niveau de contrainte acceptable est, en fin de compte, un choix de société face au coût des produits alimentaires. Les études de comportement fournissent des instruments de mesure, mais ne peuvent permettre de prendre la décision définitive.

Références bibliographiques

- BOUISSOU M.F., 1974. Etablissement des relations sociales chez les Bovins domestiques. II Rapidité et mode d'établissement. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 14, 757-768.
- BOUISSOU M.F., HÖVELS J., 1976. Effet des conditions d'élevage sur le comportement de génisses dans une situation de compétition alimentaire. Ann. Zootech., 25, 213-219.
- BOUISSOU M.F., 1985. Contribution à l'étude des relations interindividuelles chez les Bovins domestiques femelles. Thèse d'Etat. Université de Paris VI. 2 vol. 357 pp.
- LE NEINDRE P., 1984. La relation mère-jeune chez les Bovins : influence de l'environnement social et de la race. Thèse d'Etat. Université de Rennes. 274 pp.
- LEVY F., POINDRON P., 1987. Importance of amniotic fluids for the establishment of maternal behaviour in relation with maternal experience in the sheep. Anim. Behav., 35, 1188-1192.
- MILLS A.D., FAURE J.M., 1991. Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behaviour in Japanese quail chick. J. Comp. Psychol. 105. In press.
- ORGEUR P., VENIER G., SIGNORET J.P., 1984. Effets de l'environnement social au cours du développement sur l'apparition et l'intensité de l'activité sexuelle du jeune bélier. Ann. Zootech., 33, 1-18.
- POINDRON P., LE NEINDRE P., 1980. Endocrine and sensory regulations of maternal behaviour in the ewe. Advances in the study of behaviour. 11, 75-119.
- POINDRON P., LEVY F., 1990. Physiological, sensory, and experiential determinants of maternal behavior in sheep. In "Maternal parenting". N. A. Krasgenor & R. S. Bridges ed. Oxford Univ. Press Publ. pp 133-156.

Les études de comportement permettent de quantifier le niveau des contraintes appliquées à l'animal, contraintes qui existent tant en élevage intensif (limitation de l'espace...) que dans les conditions naturelles (climat, prédateurs...).

PRUD'HON M., DENOY I., 1969. Effets de l'introduction de béliers vasectomisés dans un troupeau Mérinos d'Arles quinze jours avant le début de la lutte de printemps, sur l'apparition des oestrus, la fréquence des erreurs de détection des ruts et la fertilité des brebis. *Ann. Zootech.*, 18, 95-106.

SIGNORET J. P., 1972. Contribution à l'étude des mécanismes éthologiques et endocriniens du comportement

sexuel de la Truie. Thèse d'Etat. Université de Paris VI, 180 pp.

SIGNORET J. P., 1990. The influence of the ram effect on the breeding activity of ewes and its underlying physiology. in « Reproductive physiology in merino sheep: Concepts and consequences » C. M. Oldham, G. B. Martin & I. W. Purvis eds. University of Western Australia Publ. p.59 - 70.

Summary

Domestic animal behaviour and modern management techniques.

Knowledge of behaviour can contribute to the development of improved or new methods of husbandry taking in account adaptation and welfare of domestic animals.

Research, especially in INRA, has led to an understanding of the mechanisms of interindividual relations: maternal behaviour in ruminants mostly relies on olfactory recognition. The establishment of the maternal bond involves the production of oestrogens by the parturient female together with the sensory stimulations of parturition. Social organization involves dominance-submission relation-

ships which provide a solution to competition, but selective bonds between individuals maintain the cohesion of the social group together with increasing mutual tolerance.

The selection for production criteria results in an evolution of domestic animal breeds towards better adaptation.

Such results, could be used to improve the adaptation of domestic animals and to take in account animal welfare under modern husbandry conditions.

SIGNORET J.P., 1991. Le comportement de l'animal domestique et les techniques modernes d'élevage. *INRA Prod. Anim.*, 4 (1), 13 - 20.

Conduite de la reproduction des mammifères domestiques : présent et futur*

Le principal objectif de la reproduction des animaux domestiques est d'assurer le renouvellement des générations dans un but économique déterminé : la production de viande, de lait ou de laine selon les espèces ou les races et, dans certains cas particuliers, la fourniture d'animaux de haute valeur individuelle comme les chevaux de course. Les éleveurs cherchent donc à maîtriser au mieux la reproduction à la fois chez le mâle et chez la femelle pour fournir le plus grand nombre de jeunes de la qualité potentielle voulue au meilleur moment et au moindre coût. Au cours des dernières décennies, de nombreuses techniques ont été mises au point et développées dans ce but.

Chez le mâle, des méthodes assurant une disponibilité continue de semence, comme l'insémination artificielle avec de la semence congelée, sont maintenant utilisables dans toutes les espèces domestiques. La production permanente de semence chez les espèces dont la reproduction est saisonnée, comme les ovins et

les caprins, peut aussi être obtenue par une maîtrise appropriée des conditions de l'environnement.

Chez la femelle, les méthodes développées permettent de maîtriser le moment de la reproduction et d'augmenter le nombre de descendants par femelle grâce au contrôle du moment et du taux d'ovulation, associé ou non aux techniques de fécondation *in vitro* et/ou de transfert d'embryons.

De nouveaux développements dans la maîtrise de la reproduction vont être apportés avec la manipulation des embryons. Parmi ces techniques nouvelles, certaines sont déjà disponibles, comme la section des blastocystes, alors que d'autres, comme le clonage ou le transfert de gènes, sont encore du domaine du futur, au moins en ce qui concerne leur utilisation courante.

Résumé

Les techniques modernes de reproduction appliquées aux mammifères domestiques ont pour but d'accroître l'efficacité de la production de jeunes dans les conditions choisies par les éleveurs. Cette revue présente les différentes techniques disponibles pour atteindre un tel objectif. Pour les mâles, en plus de l'utilisation de semence par insémination artificielle désormais possible chez toutes les espèces domestiques, l'accent est mis sur deux stratégies : d'une part, distribuer par insémination intra-utérine un petit nombre de spermatozoïdes des meilleurs reproducteurs (sur un plan génétique) à un maximum de femelles avec les plus grandes chances de fécondation, d'autre part, maintenir en permanence les mâles d'espèces saisonnées au maximum de leurs capacités de production spermatique par un régime photopériodique approprié. Pour les femelles, des techniques efficaces de contrôle de l'oestrus et de l'ovulation étant maintenant disponibles pour toutes les espèces domestiques, la reproduction peut être conduite au moment choisi par l'éleveur. Des techniques de reproduction plus complexes ont été développées avec la manipulation des embryons dans le but de diffuser plus largement le haut potentiel génétique des meilleurs reproducteurs. Si le transfert d'embryons est parvenu à un stade de développement commercial, la fécondation *in vitro* et les techniques de sexage ou de clonage des embryons sont encore au stade des études de laboratoire. Ces techniques sont néanmoins présentées car elles modifieront certainement la pratique de l'élevage dans l'avenir. En vue d'objectifs peut-être plus lointains, la transgénèse est aussi abordée chez les animaux domestiques. Enfin, une brève réflexion prospective évoque plusieurs aspects qui font déjà l'objet de recherches afin de mieux maîtriser ou rendre plus efficace la reproduction animale.

1 / Technologie du sperme : insémination artificielle

L'insémination artificielle est devenue une technique de routine largement répandue pour la reproduction animale, mais dans des condi-

* Texte français d'une conférence donnée lors du Symposium sur « Les Production Animales à l'orée du 3^e millénaire », réunion FEZ Toulouse, Juillet 1990. A paraître en anglais chez PUDOC, Hollande (1991) ; les lecteurs pourront s'y reporter pour une bibliographie plus complète.

tions particulières propres à chaque espèce. L'utilisation de sperme congelé est couramment pratiquée chez les bovins dans les pays où l'azote liquide est facilement disponible; elle se développe chez les caprins pour lesquels une technique efficace de congélation de la semence a été récemment mise au point (Corteel *et al* 1988), mais elle reste encore assez limitée chez les ovins et les porcins où le sperme est plus difficile à congeler (Bélier: Colas 1975; Verrat: Paquignon *et al* 1980). Cependant, pour ces dernières espèces, l'insémination artificielle s'est développée dans certains pays grâce à l'usage de la semence fraîche diluée: elle est utilisée immédiatement (moins d'une demi-journée après la récolte) chez des brebis synchronisées ou pendant une période un peu plus longue chez les porcins, dans des conditions particulières d'élevage (conduite en bandes); dans cette espèce, la semence ainsi préparée donne, en effet, de bons taux de fertilité jusqu'à 3 jours après la récolte.

Chez les ovins, la nécessité d'inséminer les femelles avec un grand nombre de spermatozoïdes est une limite importante au développement de l'insémination artificielle. Pour cette espèce, plusieurs chercheurs ont tenté d'inséminer les brebis directement dans la cavité utérine en réduisant de manière importante le nombre de spermatozoïdes déposés, tout en maintenant un niveau élevé de fécondation. Diverses expériences ont permis de préciser le meilleur moment d'insémination (48 ou même 60 h après l'enlèvement de l'éponge) et la dose optimale de semence congelée (au moins $20 \cdot 10^6$ spermatozoïdes dans chaque corne utérine), les deux facteurs dépendant d'ailleurs l'un de l'autre. L'insémination intra-utérine sous endoscopie au travers de la paroi abdominale (laparoscopie) avec de la semence congelée est devenue efficace chez les ovins (55 à 60 % d'agnelage). Elle peut maintenant être considérée comme une technique de reproduction utilisable en élevage, mais dans des conditions bien précises. Des résultats prometteurs ont été obtenus récemment chez les caprins par insémination laparoscopique de petits nombres de spermatozoïdes.

2 / Production permanente de semence chez les espèces à reproduction saisonnière : contrôle photopériodique

Sous les latitudes moyennes et élevées, les ovins et les caprins sont des espèces saisonnières, dont la période principale d'activité sexuelle se situe en automne. Leur reproduction est contrôlée par l'amplitude de la variation de la durée du jour au long de l'année (Revue: Ortavant *et al* 1985). Les effets de la photopériode s'exercent par le relais du système nerveux central qui module la sécrétion des hormones gonadotropes (pulsatilité de LH, niveau de FSH). Chez le mâle, ces changements hormonaux contrôlent la production de spermatozoïdes par les testicules, avec un maxi-

mum en automne et un minimum au printemps.

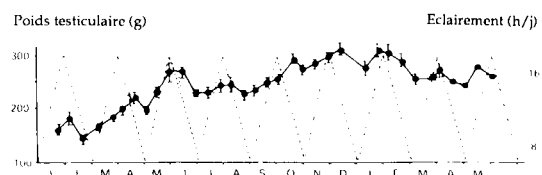
La durée du jour et la photopériode sont les principaux facteurs d'entraînement de l'activité testiculaire. Ceci est très bien montré dans les expériences où les variations annuelles de la photopériode sont contractées en cycles de 8, 6 ou même 4 mois. Dans ces conditions, béliers et boucs présentent une stimulation de l'activité gonadotrope et de la croissance testiculaire à chaque période « automnale », suivie d'une régression à chaque période de jours « longs ». Lorsque le rythme de changement photopériodique est encore plus accéléré, pour atteindre 3 ou 2 mois, la cyclicité testiculaire est alors supprimée: le poids des testicules est constamment élevé et la production spermatique atteint un niveau comparable à celle normalement observée en saison sexuelle (figure 1). L'effet de la lumière ne dépend pas du type des changements photopériodiques, progressifs ou abrupts, mais de la période du cycle lumineux. Des béliers et des boucs peuvent donc ainsi être transformés en reproducteurs capables de produire en grande quantité de la semence de bonne qualité et de s'accoupler tout au long de l'année (Pelletier et Almeida 1987).

3 / Contrôle du cycle œstrien, induction de l'ovulation et superovulation

Pour une meilleure conduite de la reproduction, le cycle ovarien des femelles doit être maîtrisé et l'ovulation induite aux périodes souhaitées. Plusieurs techniques, telles que certains traitements hormonaux, le contrôle photopériodique ou « l'effet mâle », sont couramment utilisées dans des programmes modernes de reproduction. Leur objectif principal est une meilleure gestion du travail et une répartition des parturitions mieux adaptée aux conditions technico-économiques.

Les développements récents des techniques de fécondation *in vitro*, de transfert d'embryons et de manipulations d'oeufs ou d'embryons ont créé des besoins nouveaux dans ce domaine de la maîtrise de la reproduction. En effet, le succès de ces techniques dépend non seulement d'un excellent contrôle de l'oestrus et de l'ovu-

Figure 1. Contrôle de la taille des testicules par la photopériode chez le bélier. Une alternance mensuelle de jours « courts » (8 h) et de jours « longs » (16 h) permet le maintien des testicules de bélier au maximum de leurs capacités de taille et donc de production spermatique (adapté de Pelletier et Almeida 1987, avec permission des éditeurs).



lation mais aussi d'une production accrue d'ovocytes. De ce fait, l'induction de la superovulation chez les meilleures femelles devient un nouvel objectif pratique pour les éleveurs.

3.1 / Contrôle du cycle oestrien, induction de l'ovulation

Certaines techniques décrites ci-dessous sont couramment utilisées en élevage alors que d'autres sont encore à l'essai mais elles seront bientôt disponibles.

a / Traitements hormonaux

Les progestagènes et/ou les prostaglandines sont largement utilisés pour l'induction ou la synchronisation des cycles oestriens chez les animaux domestiques. De nombreux produits sont à la disposition des éleveurs, avec indication précise de leur mode d'emploi pour chaque espèce.

Les **progestagènes** peuvent être administrés par différentes voies : éponges intravaginales, implants sous-cutanés, injection ou addition dans les aliments. On peut aussi utiliser la progestérone déposée sur des supports en élastomère tels le CIDR (Controlled Internal Drug Release) chez les ovins ou le PRID (Progesterone Releasing Intravaginal Device) chez les bovins.

Les analogues des **prostaglandines F2 α** , en tant qu'agents lutéolytiques, sont administrés par injection intramusculaire mais avec une limite très importante à leur utilisation, à savoir qu'elle n'est possible que chez les femelles cycliques.

Les **gonadotropines** (PMSG ou hCG) ou l'hormone de libération des gonadotropines (GnRH) sont aussi très largement utilisées pour induire l'ovulation chez les mammifères domestiques (voir Short *et al* 1988, pour une revue générale).

b / Photopériode et mélatonine

Les ovins, les caprins et les équins sont des espèces domestiques à reproduction saisonnière chez qui la photopériode est le principal facteur de l'environnement qui contrôle la reproduction (Revue : Ortavant *et al* 1985). L'utilisation de lumière artificielle supplémentaire pour induire l'oestrus chez les brebis, les chèvres et les juments a été largement étudiée durant ces dernières années. Toutefois, ce procédé nécessite des bâtiments étanches à la lumière, donc coûteux.

Une alternative a été proposée récemment en traitant les animaux avec de la mélatonine, l'hormone « donneur de temps », qui transmet le message photopériodique au système hypothalamo-hypophysaire (Revue : Collin *et al* 1986). La sécrétion nocturne de cette hormone par la glande pinéale indique la durée du jour à l'animal. Un traitement par la mélatonine est interprété comme un « jour court », stimulant l'ovaire. Chez la brebis, la mélatonine permet d'avancer l'activité ovarienne saisonnière sans provoquer d'effets secondaires indésirables sur la fertilité. De ce fait, cette hormone peut jouer un rôle essentiel dans les programmes de ma-

trise de la reproduction dans les pays producteurs d'ovins (Poulton 1988). La mélatonine peut être donnée de différentes manières : dans la nourriture, par injection, par infusion ou encore par implants.

L'efficacité des diverses voies d'administration de la mélatonine a été démontrée chez la chèvre où elle peut aussi devenir un nouveau moyen de maîtrise de la reproduction (Chemineau *et al* 1988). Chez la jument, la mélatonine exogène corrige les effets des jours longs sur le moment de l'ovulation au terme de l'inactivité ovarienne et pourrait aussi devenir un outil de contrôle de la reproduction.

c / L'effet mâle

La relation entre l'introduction d'un mâle dans un groupe de femelles préalablement séparées des mâles, et le moment de leur ovulation a d'abord été observée chez les ovins. Depuis, « l'effet bélier » a été très étudié (Revue : Martin *et al* 1986). C'est par l'intermédiaire de phéromones que les béliers stimulent l'activité de reproduction des brebis en augmentant la fréquence des décharges de LH et, par voie de conséquence, la croissance de follicules ovariens aboutissant à l'ovulation. L'effet mâle est un moyen efficace et peu onéreux dans la conduite de la reproduction ovine mais il présente des limites car les capacités de réponse des femelles varient avec la race, la saison et leur état nutritionnel.

Des mécanismes analogues ont été décrits chez les caprins, les bovins et les porcins.

3.2 / Superovulation

Le taux d'ovulation des femelles peut être légèrement augmenté pour améliorer leur prolificité naturelle, ou fortement stimulé (c'est la superovulation) pour produire soit un grand nombre d'ovocytes en vue de la fécondation *in vitro*, soit plusieurs embryons pour les programmes de transfert d'embryons.

La superovulation est provoquée par un traitement hormonal à base de gonadotropines (FSH, PMSG, hMG) ou de GnRH (figure 2). La réponse obtenue présente une grande variabilité qui dépend des individus, de leur activité ovarienne au moment du traitement, de la race, de la saison et de l'origine des hormones.

- **Bovins** : Divers traitements avec des préparations de FSH contenant un taux connu de LH, des analogues de GnRH ou du liquide folliculaire bovin ont été essayés pour déterminer celui qui provoquerait la superovulation mais avec le moins possible d'effets secondaires sur les profils endocriniens des animaux. PMSG, maintenant appelée eCG (equine Chorionic Gonadotropin), n'induit qu'une superovulation limitée chez les bovins. Cependant, lorsqu'un anticorps anti-PMSG spécifique est utilisé pour limiter la durée d'action de PMSG, le nombre d'embryons de bonne qualité produits par vache donneuse est comparable à celui obtenu avec FSH (Revue : Chupin 1988).

- **Ovins** : La réponse ovulatoire à FSH dépend de la population des follicules ovariens au début du traitement. Un prétraitement avec un

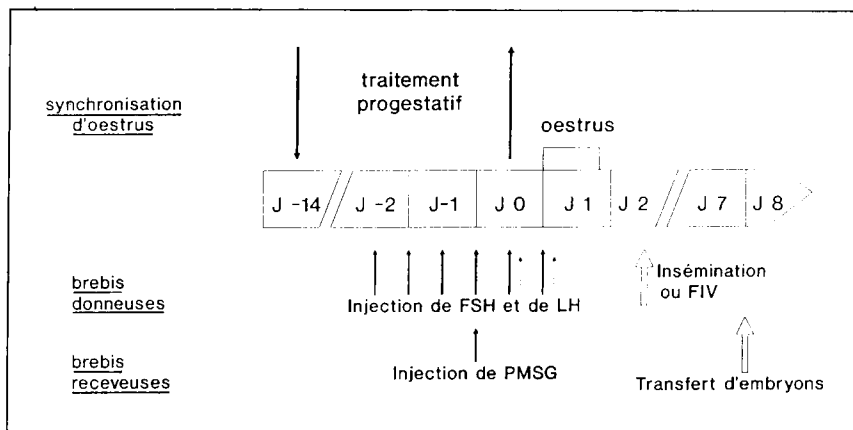
Les traitements hormonaux provoquant la superovulation sont utilisés pour obtenir soit un grand nombre d'ovocytes, destinés à la fécondation *in vitro*, soit plusieurs embryons qui seront ensuite transplantés.

Figure 2. Ovulation multiple en vue de la fécondation *in vitro* ou du transfert d'embryons. Exemple des ovins.

Chronologie de traitement des femelles donneuses et receveuses. Les événements sont centrés autour du jour d'arrêt du traitement progestatif (J 0 : retrait d'éponge vaginale ou d'implant sous-cutané chez les brebis donneuses).

- Brebis donneuses d'ovocytes ou d'embryons : elles sont traitées avec FSH 2 fois par jour de J - 2 à J 0 avec une dose décroissante de FSH (↑) à laquelle est ajoutée une dose croissante de LH en fin de traitement (↑, 2 dernières injections).

- Brebis receveuses : la fin du traitement progestatif, associé à une injection de PMSG, est avancée de 12 h afin de mieux les synchroniser avec les donneuses. En cas de FIV, le transfert d'œufs fécondés se fait au stade pronucléaire soit le lendemain de la FIV.



analogue de GnRH, en supprimant les grands follicules, augmente le taux d'ovulation et réduit la variabilité de la réponse (Brébion et Cognié 1989). L'addition de LH aux dernières injections de FSH augmente aussi le taux d'ovulation des brebis. Une combinaison de PMSG et FSH est également efficace pour augmenter le nombre des ovulations chez la brebis.

- **Caprins** : Les préparations hormonales les plus utilisées chez la chèvre sont PMSG en une seule injection et FSH en injections multiples (Revue : Amoah et Gelaye 1990) mais, comme chez les bovins, FSH tend à modifier de manière défavorable les profils endocriniens des animaux.

- **Equins** : Il est très difficile d'obtenir des ovulations multiples chez la jument. Les extraits hypophysaires équins semblent les plus appropriés pour stimuler la croissance d'un petit nombre de follicules ovariens (Squires *et al* 1986).

La superovulation peut donc être obtenue chez les animaux domestiques avec des traitements adaptés à chaque espèce. Ils peuvent être répétés à intervalle régulier toutes les 6 à 10 semaines augmentant ainsi la production d'œufs ou d'embryons par donneuse. Toutefois, il existe une importante variabilité individuelle dans la réponse aux traitements hormonaux, réponse qui tend à diminuer avec leur répétition, peut-être à cause de la formation d'anticorps contre les hormones exogènes injectées.

4 / Fécondation *in vitro*

La fécondation *in vitro* (FIV) est un très bon outil d'étude des mécanismes biologiques mis en jeu dans la fécondation et le développement embryonnaire précoce des mammifères. Son

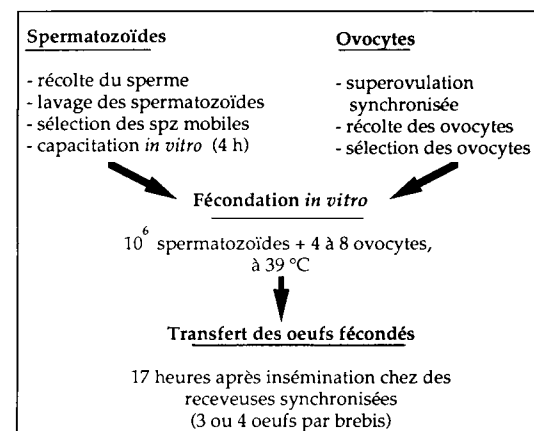
application en élevage doit permettre la multiplication intensive des lignées les plus intéressantes, la production d'animaux transgéniques et le pronostic de la fertilité des mâles. La fécondation *in vitro* n'a été réussie que récemment chez les mammifères domestiques et les premiers jeunes nés après FIV sont âgés de moins de 10 ans chez les bovins (Brackett *et al* 1982), 5 ans chez les ovins (Cheng *et al* 1986), les caprins (Hanada 1985) et les porcins (Cheng *et al* 1986), et 1 an chez les équins (Palmer *et al* 1990). Pour la réussite de la FIV, il faut préparer convenablement à la fois les ovules (ovocytes) et les spermatozoïdes (figure 3).

Les ovocytes doivent être récoltés soit par chirurgie, directe ou sous endoscopie, soit à l'abattage. Ils le sont au moment de l'ovulation après maturation *in vivo* ou bien ils peuvent être prélevés directement dans les follicules ovariens avant l'ovulation et maturés *in vitro* dans un milieu approprié.

Les spermatozoïdes doivent provenir de mâles donnant des éjaculats de très bonne qualité avec un pouvoir fécondant élevé (Fukui *et al* 1988). Ils sont préparés spécialement pour la FIV (Thibault et Crozet 1988). Leur ultime maturation, ou « capacitation », qui intervient après l'éjaculation, a longtemps représenté une difficulté majeure qui n'a pu être surmontée *in vitro* qu'après l'essai de nombreux milieux et de conditions techniques variées (Revue : First et Parrish 1988). En bref, des milieux efficaces pour la capacitation doivent préserver une motilité élevée, faciliter la maturation membranaire et augmenter le pourcentage de spermatozoïdes qui entreprennent spontanément la réaction acrosomique (fusion de la membrane cellulaire et de la membrane externe de l'acro-some). De fortes concentrations de spermatozoïdes sont nécessaires pour obtenir la capacitation *in vitro*. C'est un processus long (6 heures ou plus pour le sperme de taureau ou de bélier) mais, lorsqu'il est accompli, les spermatozoïdes pénètrent dans l'œuf dans les minutes qui suivent le mélange des gamètes (Crozet *et al* 1987). Avec des conditions convenables de température, de milieu, de concentration en spermatozoïdes et un rapport numérique spermatozoïdes/ovocytes correct, des taux

La fécondation *in vitro* n'a été réussie que récemment chez les mammifères domestiques. Elle a nécessité de très nombreux essais afin de définir les conditions précises de récolte et de maturation des gamètes.

Figure 3. Fécondation *in vitro* chez les mammifères domestiques. Exemple des ovins.



élevés de fécondation peuvent maintenant être obtenus chez la plupart des animaux domestiques.

5 / Transfert et manipulation des embryons

Les embryons obtenus à partir d'ovocytes superovulés et fécondés *in vivo* ou *in vitro* sont transplantés dans des femelles receveuses pour se développer normalement jusqu'à la naissance. Grâce à cette technique, il devient possible d'utiliser des femelles d'un haut niveau génétique comme donneuses d'ovocytes ou d'embryons. Ces « mères génétiques » peuvent ainsi produire un grand nombre de descendants par des traitements répétés de superovulation ; les gestations sont ensuite poursuivies chez des « mères biologiques » receveuses.

5.1 / Transfert d'embryons

Le transfert est pratiqué avec des embryons de 5-8 jours, soit chirurgicalement par laparotomie chez toutes les espèces domestiques, soit de manière non chirurgicale par les voies naturelles (vagin, col utérin) chez les bovins et les équins. Des techniques de laparoscopie ont été proposées récemment chez les petits ruminants avec des embryons de 5 à 7 jours (Revue : Kraemer 1989). Elles ont été améliorées pour être utilisables avec des embryons de 1 ou 2 jours chez les ovins (Vallet *et al* 1989). Les programmes commerciaux de transfert d'embryons, mis en place chez les bovins, les ovins et les caprins, montrent que la technique est disponible en élevage même si des améliorations sont encore nécessaires. Le taux de réussite de l'implantation des embryons transférés devrait pouvoir être augmenté par co-transfert d'embryons et de vésicules trophoblastiques (obtenues à partir d'annexe (trophoblaste) de jeunes embryons en voie d'allongement) comme cela a été fait chez les bovins. Cette amélioration est probablement due à une meilleure « communication » entre la femelle receveuse et le matériel embryonnaire grâce à un signal plus efficace de ce dernier (Thatcher *et al* 1985).

5.2 / Traitement des embryons

En respectant des conditions techniques précises, les embryons peuvent être stockés avant leur transfert. Ils peuvent aussi être traités pour des objectifs spécifiques entrant dans le cadre de programmes d'amélioration génétique.

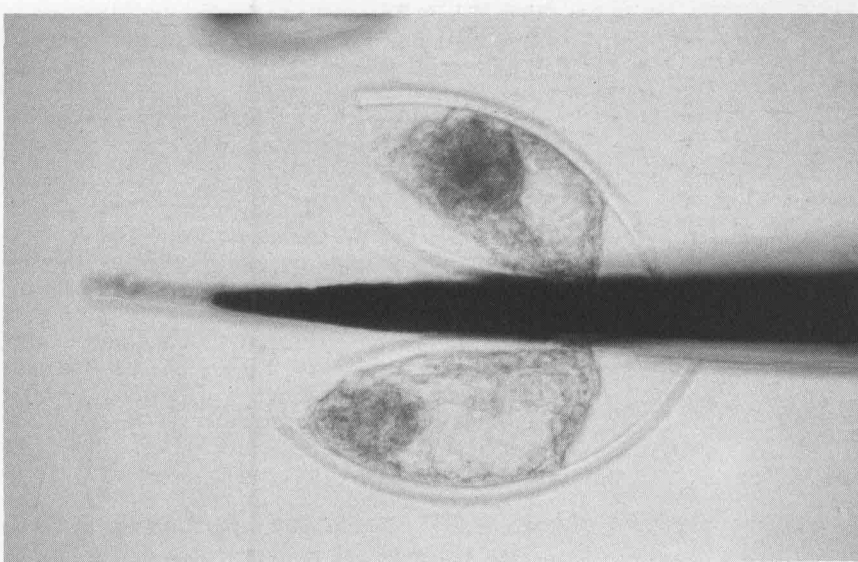
- **Congélation** : La congélation d'embryons de 6-8 jours est d'usage courant chez les bovins depuis plusieurs années. Elle est possible chez les ovins et les caprins et des jeunes sont nés du transfert d'embryons congelés-décongelés, mais très peu d'articles ont rapporté des taux de mise-bas supérieurs à 50 % chez les petits ruminants (Heyman *et al* 1987, Baril *et al* 1989). Pour les équins et les porcins, la congélation des embryons est encore au stade du laboratoire. La congélation d'embryons plus jeunes n'est pas encore faisable mais il est possible d'obtenir le développement *in vitro* d'œufs

fécondés jusqu'au stade morula ou blastocystes par culture sur des cellules de l'épithélium des trompes ou des cornes utérines (Revue : Rexroad 1989). Ces blastocystes pourraient alors être congelés mais ceci n'a pas encore été publié.

- **Culture des embryons** : La mise au point de méthodes de culture des embryons donne non seulement une information appréciable sur la biologie du développement embryonnaire précoce des mammifères, mais elle apporte aussi les moyens d'un tri *in vitro* des embryons en fonction de leur qualité. Avec la culture *in vitro*, on pourra évaluer l'aptitude des embryons à survivre à la congélation et à la décongélation, aux divers traitements de section ou de clonage, ainsi que leurs capacités à se développer après transfert dans des femelles receveuses. Des tests efficaces de tri des embryons après l'utilisation de ces techniques ne sont cependant pas encore disponibles (Revue : Butler et Biggers 1989). La culture *in vitro* des embryons sera aussi très utile dans les programmes de transgénèse pour trier les embryons et ne transférer que ceux qui auront effectivement incorporé des gènes étrangers (cf. infra).

- **Section des embryons** : Toutes les cellules qui proviennent des premières segmentations après la fécondation, depuis les stades les plus précoces jusqu'au stade morula, sont capables de redonner des embryons normaux. Aussi, la section des très jeunes embryons a été pratiquée chez la plupart des espèces domestiques (figure 4) afin d'augmenter le nombre de descendants grâce à un plus grand nombre de demi-embryons disponibles pour le transfert soit isolément, soit par paires. En effet, lorsque des paires de demi-embryons sont transférées dans une receveuse, la production totale de nouveau-nés augmente et, dans les meilleures conditions, elle peut même dépasser 100 % (Bovins : Seike *et al* 1989 ; Ovins : Chesné *et al* 1987), sans entraîner de free-martins chez les bovins puisque les demi-embryons d'une paire donnée sont du même sexe.

Figure 4. Section d'un embryon bovin. L'expérimentateur a pris soin de couper l'embryon en répartissant le bouton embryonnaire (masse sombre) et le trophoblaste (masse plus claire) de manière équivalente dans chaque demi-embryon.



Cliché INRA/F. Chesné

- **Sexage** : Il est possible aussi de prélever quelques cellules des embryons pour connaître le sexe des futurs produits. Les éleveurs apprécieront certainement de pouvoir transférer des embryons de sexe connu. Bien des méthodes ont été proposées pour déterminer le sexe des embryons. La plus prometteuse est celle qui fait appel à des sondes d'ADN spécifiques du chromosome Y (Vaiman *et al* 1988). La méthode permet de n'utiliser qu'un tout petit nombre de cellules embryonnaires sur lesquelles est appliquée la technique dite de « PCR » (Polymerase Chain Reaction) qui amplifie l'ADN (multiplication *in vitro* de la fraction intéressante d'ADN). On regarde si les cellules lient la sonde spécifique du chromosome Y : une réaction positive n'est obtenue que chez les embryons mâles. Cette méthode est fiable et rapide. Elle devrait se développer pour être largement utilisée dans un proche avenir.

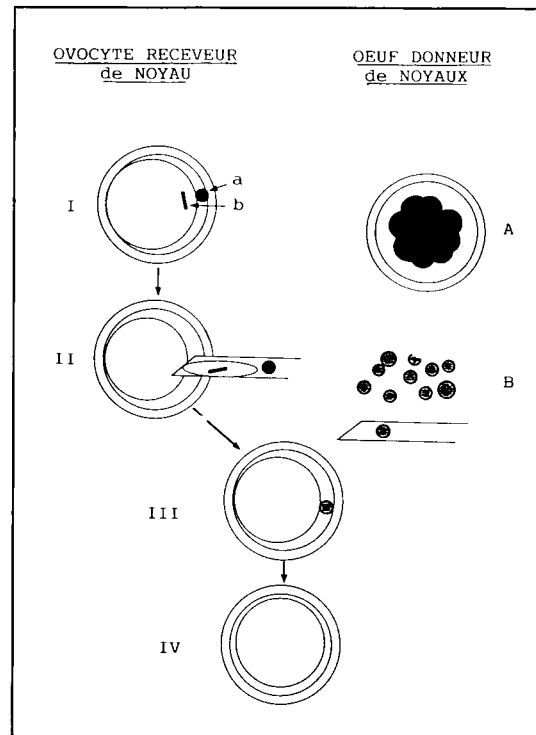
La technique de « sexage » peut aussi être appliquée aux spermatozoïdes, non pour séparer ceux qui sont porteurs du chromosome X ou du chromosome Y mais pour vérifier l'efficacité des méthodes destinées à les séparer. Jusqu'à présent, celles-ci se sont toutes avérées inefficaces chez les animaux domestiques (Amann 1989). Toutefois, le sexage des spermatozoïdes devrait devenir une réalité lorsque la technique de tri réussie par Johnson *et al* (1989) chez le lapin à l'aide de la cytométrie en flux (cellules circulant dans une veine liquide, séparées selon leur contenu individuel en ADN) sera adaptée au sperme des autres espèces domestiques, ou lorsque les techniques immunologiques (Booman *et al* 1989) seront rendues plus performantes.

6 / Clonage animal par transplantation embryonnaire

La multiplication des meilleurs animaux d'une population est essentielle pour la diffusion rapide du progrès génétique. Toutefois, le transfert d'embryons n'est pas encore assez efficace pour atteindre ce but, même associé à la superovulation répétée des meilleures femelles et à la section de leurs embryons pour augmenter le nombre de descendants. Le développement récent des connaissances sur l'embryologie des mammifères a permis de proposer de nouvelles techniques qui devraient permettre la replication d'un grand nombre d'animaux par la voie du clonage.

Il a été montré que les noyaux des cellules résultants des premières divisions de l'œuf ou même de celles de la masse cellulaire interne des jeunes blastocystes peuvent redonner un embryon normal lorsqu'ils sont transplantés dans un ovocyte fraîchement ovulé dont le propre noyau a été retiré (figure 5). Des nouveaux nés issus de transplantation nucléaire embryonnaire ont été obtenus récemment chez les bovins (Prather *et al* 1987), les ovins (Wilsen 1986) et les porcins (Prather *et al* 1989). C'est l'aboutissement d'une série de techniques complexes de micromanipulation de cellules. Leur efficacité est, pour le moment, très limitée

Figure 5. Clonage animal par transfert de noyaux de cellules embryonnaires totipotentes (d'après Wooliams et Wilmot 1989).



Un ovocyte « receveur » fraîchement ovulé est prélevé (I). Il est débarrassé de ses chromosomes, 1^{er} globe polaire (a) et plaque métaphasique (b), par aspiration dans une micropipette (II). Les cellules d'un œuf « donneur » de noyaux (A), au stade 8 à 32 cellules, sont séparées (B). Une de ces cellules est placée sous la zone pellucide du cytoplasme receveur (III). Sa fusion avec le cytoplasme (IV), sous l'effet d'un champ électrique, donne un nouvel embryon qui se développera comme un œuf normalement fécondé.

et doit être considérablement améliorée. En outre, il faut souligner que le clonage animal n'est possible qu'à partir des cellules embryonnaires qui ont conservé toutes leurs capacités de différenciation, cellules dites « totipotentes ». Il ne l'est pas avec des cellules d'animaux adultes.

Des améliorations ont déjà été apportées à la technologie du clonage pour en augmenter l'efficacité globale et il est permis de penser que cette technique va prendre sa place dans l'économie des productions animales. Le clonage contribuera largement au gain génétique, même s'il ne crée pas lui-même de nouvelles combinaisons de gènes mais produit des séries d'animaux génétiquement identiques. Il permettra, en effet, (i) de réduire le temps de passage du noyau central de sélection vers les troupeaux d'utilisation, (ii) d'augmenter l'efficacité de l'évaluation des caractères génétiques intéressants comme ceux qui touchent à la production laitière, et (iii) d'étudier les interactions entre la génétique et les facteurs de l'environnement, tels que la nutrition ou les conditions d'élevage. Ainsi, le clonage animal devrait contribuer sans limite théorique à un plus

Le transfert est pratiqué avec des embryons de 5 à 8 jours. Différents procédés peuvent être utilisés pour sélectionner les embryons à transplanter, sexage par exemple, ou pour les modifier, mais ces techniques sont encore au stade des études de laboratoire.

grand développement du progrès génétique. Il est même possible de cloner des embryons eux-mêmes produits de clonage (Bondioli *et al* 1990). Par contre, il faudra être particulièrement attentif dans le choix des animaux qui seront à l'origine des clones et avoir le maximum de moyens pour en vérifier la qualité afin d'éviter tout risque de diffusion de gènes dont les effets seraient défavorables.

7 / Animaux transgéniques

Le transfert de gènes ne peut pas être considéré comme une technique de reproduction en soi puisqu'il consiste à manipuler des oeufs au moment de la fécondation ou très peu de temps après (microinjection d'ADN dans l'un des pronoyaux des oeufs fécondés ou dans les noyaux d'embryons au stade 2 cellules). Il semble toutefois normal d'en discuter dans cet article car les progrès de la technologie de l'ADN recombinant rendent possible l'insertion de gènes étrangers dans le génome d'animaux domestiques pour modifier leur potentiel génétique. L'objectif est d'introduire des gènes nouveaux qui amélioreraient certaines caractéristiques importantes au plan économique, telles que la résistance aux maladies, la production de viande, de lait ou de laine... Chacun a en mémoire les souris géantes obtenues par l'insertion du gène de l'hormone de croissance d'une autre espèce au moment de la fécondation (Palmiter *et al* 1982). Certains ont pensé que des changements comparables pourraient être obtenus chez les mammifères domestiques. Plusieurs expériences ont été conduites chez les ovins et les porcins pour produire des animaux de plus grande taille et pour améliorer la qualité des carcasses. C'était une vue optimiste des choses dans la mesure où le taux de succès est extrêmement faible, environ 1/100, et que très peu d'animaux transgéniques ont pu être produits jusqu'à présent chez les espèces intéressantes sous l'angle économique. Plus important, l'ingénierie moléculaire mal adaptée de ces gènes a eu des conséquences physiologiques défavorables sur les animaux chez qui ils ont été introduits (Pursel *et al* 1990). En effet, les gènes étrangers doivent être convenablement placés et leur expression correctement contrôlée pour donner les résultats attendus. Jusqu'à présent, ceci est extrêmement difficile et la maîtrise de l'ingénierie moléculaire des gènes devra être beaucoup plus avancée pour que des changements significatifs des performances animales puissent être obtenus de manière régulière (Pursel *et al* 1990, Wilmut *et al* 1990). Cependant, des succès notoires ont été obtenus récemment avec l'obtention de brebis transgéniques dont le lait contenait des composants qui normalement ne s'y trouvent pas, comme des protéines humaines d'intérêt thérapeutique qui peuvent ainsi être produites en grande quantité (Wilmut *et al* 1990).

8 / Perspectives

Cette revue a présenté les progrès d'intérêt fondamental ou appliqué réalisés en reproduc-

tion animale au cours des dernières décennies. De nouvelles techniques sont régulièrement mises en œuvres dans les programmes d'amélioration génétique du bétail de nombreux pays, même si certaines ne sont encore que modérément efficaces au titre de la reproduction comme l'insémination artificielle des bovins où les taux de réussite en première insémination artificielle restent voisins de 50-55 % en dépit des nombreux travaux réalisés pour les améliorer. Certaines techniques nécessitent encore d'importants progrès avant d'être largement utilisées en production animale, comme le sexage ou le clonage des embryons, et leur coût par rapport au profit attendu conditionnera leur utilisation.

Chez le mâle, la congélation de la semence nécessite des recherches complémentaires pour la plupart des espèces et la réduction du nombre des spermatozoïdes par dose est un objectif pratique important. Dans l'avenir, le sexage des spermatozoïdes sera demandé chez tous les animaux domestiques, après les premiers résultats prometteurs qui viennent d'être obtenus chez le lapin (Johnson *et al* 1989). Une meilleure conservation du pouvoir fécondant des spermatozoïdes après leur dépôt dans les voies génitales femelles permettrait de pratiquer l'insémination artificielle indépendamment de la période d'œstrus (une fois en début de saison de reproduction, ou une fois au hasard à chaque cycle œstrien). Cela rendrait possible l'amélioration génétique par le recours à l'insémination artificielle en conditions d'élevage extensif. Tout progrès dans l'appréciation précoce de l'aptitude à la reproduction des mâles ou de leurs éjaculats aurait aussi des répercussions considérables. Une vue plus futuriste encore de l'insémination artificielle serait l'utilisation de sperme déshydraté, évitant la technologie lourde et onéreuse de la congélation dans les pays où l'azote liquide n'est pas facilement disponible. Toutefois, le seul résultat positif obtenu il y a de nombreuses années avec cette technique n'a jamais pu être répété, même par ses auteurs (Meryman et Kafig 1963), et aucune percée réelle n'a été enregistrée sur ce sujet.

Chez la femelle, en plus d'une bonne maîtrise de l'œstrus qui demeure un objectif pratique important, la faible efficacité de la production d'ovocytes pour le transfert d'embryons, la fécondation *in vitro* ou le clonage animal, est un facteur limitant de l'amélioration génétique par la voie femelle. Des progrès dans la connaissance de la biologie de l'ovaire (follicules ovariens et ovocytes) seront déterminants. Il est permis de penser qu'au siècle prochain les meilleures femelles seront régulièrement traitées pour donner un grand nombre d'ovocytes congelables et de bonne qualité en vue du transfert d'embryons après fécondation avec des spermatozoïdes sexés, ou pour produire des séries d'embryons clonés... Pour accroître leurs chances d'implantation chez les femelles receveuses, les embryons seront transférés par paires, avec des vésicules trophoblastiques additionnelles obtenues *in vitro* par culture de cellules du trophoblaste, afin d'augmenter le signal embryonnaire nécessaire à l'établissement de la gestation. Les mères pourraient

recevoir des injections d' α interferon recombinant, analogue à la protéine trophoblastique 1, pour améliorer le taux de gestation. Par ailleurs, certains des clones pourront aussi être stockés sous la forme d'embryons congelés jusqu'à ce que les résultats des tests de performances de leurs propres jumeaux soient connus. Seuls, les meilleurs d'entre eux seraient alors utilisés pour créer les générations futures...

Conclusion

Si l'on revient à des situations plus concrètes et moins futuristes, les différents aspects des techniques de reproduction animale considérés dans cette revue montrent l'étendue des possibilités mises à la disposition, des éleveurs et de leurs techniciens. Ceux-ci peuvent décider comment et quand commencer ou organiser la reproduction de leurs troupeaux. L'énorme pression économique et technique qui pèse sur les productions animales donne l'assurance que les meilleurs mâles et les meilleures femelles seront utilisés dans les conditions les plus propices pour créer et diffuser le progrès génétique. La plupart des technologies de la reproduction exigent une conduite plus intensive que le simple « élevage de cueillette ». Elles sont onéreuses mais toutes peuvent être adaptées aux conditions économiques locales et à l'environnement technologique dans lequel elles seront utilisées. L'objectif ultime est d'améliorer les productions animales pour fournir les produits de l'élevage indispensables à l'alimentation d'une population humaine mondiale toujours croissante.

Références bibliographiques

Cette liste a été volontairement limitée à des articles de synthèse et aux premières références des résultats les plus nouveaux.

AMANN R.P., 1989. Treatment of sperm to predetermine sex. *Theriogenology*, 31, 49-60.

AMOAH E.A., GELAYE S., 1990. Superovulation, synchronization and breeding of does. *Small Ruminant Res.*, 3, 63-72.

BARIL B., CASAMITJANA P., PERRIN J., VALLET J.C., 1989. Embryo production, freezing and transfer in Angora, Alpine and Saanen goats. *Zuchthygiene*, 24, 101-115.

BONDIOLI K.R., WESTHUSIN M.E., LOONEY C.R., 1990. Production of identical bovine offspring by nuclear transfer. *Theriogenology*, 33, 165-174.

BOOMAN P., KRUIJT L., VEERHUIS R., HENGST A.M., TIEMAN M., RUCH F.E., 1989. Sexing bovine embryos with monoclonal antibodies against the H-Y antigen. *Livest. Prod. Sci.*, 23, 1-16.

BRACKETT B.G., BOUSQUET D., BOICE M.L., DONAWICK W.J., EVANS J.F., DRESSEL M.A., 1982. Normal development following in vitro fertilization in the cow. *Biol. Reprod.*, 27, 147-158.

BREBION P., COGNIE Y., 1989. Increased superovulation in the ewe following 14 days of Gn-RH agonist pre-treatment. 5^e Réunion de l'Association Européenne de Transfert Embryonnaire, 8-9 Septembre 1989, Lyon (France). Abstract p.106.

BUTLER J.E., BIGGERS J.D., 1989. Assessing the viability of preimplantation embryos in vitro. *Theriogenology*, 31, 115-126.

CHEMINEAU P., PELLETIER J., GUERIN Y., COLAS G., RAVAUULT J.P., TOURE G., ALMEIDA G., THIMONIER J., ORTAVANT R., 1988. Photoperiodic and melatonin treatments for the control of seasonal reproduction in sheep and goats. *Reprod. Nutr. Dév.*, 28, 409-422.

CHENG W.T.K., MOOR R.M., POLGE C., 1986. In vitro fertilization of pig and sheep oocytes matured in vivo and in vitro. *Theriogenology*, 25, 146.

CHESNE P., COLAS G., COGNIE Y., GUERIN Y., SEVELLEC C., 1987. Lamb production using superovulation, embryo bisection, and transfer. *Theriogenology*, 27, 751-757.

CHUPIN D., 1988. Superovulation par PMSG ou FSH pour le transfert embryonnaire. In: Les hormones et leurs analogues dans la reproduction. Pharmacologie et pharmacocinétique. Masson, Paris. Colloque de la Société Française pour l'Etude de la Fertilité, 26, 213-232.

COLAS G., 1975. Effect of initial freezing temperature, addition of glycerol and dilution on the survival and fertilizing ability of deep-frozen ram semen. *J. Reprod. Fert.*, 42, 277-285.

COLLIN J.P., ARENDT J., GERN W.A., 1988. Le « troisième oeil ». *La Recherche*, 203, 1154-1165.

CORTEEL J.M., LEBOEUF B., BARIL G., 1988. Artificial breeding of adult goats and kids induced with hormones to ovulate outside the breeding season. *Small Ruminant Res.*, 1, 19-35.

CROZET N., HUNEAU D., DESMEDT V., THERON M.C., SZOLLOSI D., TORRES S., SEVELLEC C., 1987. In vitro fertilization with normal development in the sheep. *Gamete Res.*, 16, 159-170.

FIRST N.L., PARRISH J.J., 1988. Sperm maturation and in vitro fertilization. 11th International Congress on Animal Reproduction and Artificial Insemination, 26-30 June 1988, Dublin (Ireland). Vol. 5, p. 161-168.

FUKUI Y., GLEW A.M., GANDOLFI F., MOOR R.M., 1988. Ram-specific effects on in-vitro fertilization and cleavage of sheep oocytes matured in vitro. *J. Reprod. Fert.*, 82, 337-340.

HANADA A., 1985. In vitro fertilization in goats (in Japanese). *Jap. J. Anim. Reprod.*, 31, 21-26.

HEYMAN Y., VINCENT C., GARNIER V., COGNIE Y., 1987. Transfer of frozen-thawed embryos in sheep. *Vet. Rec.*, 120, 83-85.

JOHNSON L.A., FLOOK J.P., HAWK H.W., 1989. Sex preselection in rabbits: Live births from X and Y sperm separated by DNA and cell sorting. *Biol. Reprod.*, 41, 199-203.

KRAEMER D.C., 1989. Embryo collection and transfer in small ruminants. *Theriogenology*, 31, 141-148.

MARTIN G.B., OLDHAM C.M., COGNIE Y., PEARCE D.T., 1986. The physiological responses of anovulatory ewes to the introduction of rams. A review. *Livest. Prod. Sci.*, 15, 219-247.

MERYMAN H.T., KAFIG E., 1963. Freeze-drying of bovine spermatozoa. *J. Reprod. Fert.*, 5, 87-94.

ORTAVANT R., PELLETIER J., RAVAUULT J.P., THIMONIER J., VOLLAND-NAIL P., 1985. Photoperiod: main proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm mammals. *Oxford Rev. Reprod. Biol.*, 7, 305-345.

PALMER E., BEZARD J., MAGISTRINI M., DUCHAMP G., 1990. In vitro fertilisation in the horse: a retrospective study. Vth International Symposium on Equine Reproduction, 1-7 July 1990, Deauville (France). *J. Reprod. Fert., Suppl.* 44, In press.

PALMITER R.D., BRINSTER R.L., HAMMER R.E., TRUMBUE M.E., ROSENFELD M.G., BIRNBERG N.C., EVANS R.M., 1982. Dramatic growth of mice that develop from eggs microinjected with metalloproteinase-growth hormone fusion genes. *Nature*, 300, 611-615.

PAQUIGNON M., BUSSIÈRE J., BARITEAU F., COUROT M., 1980. Effect of frozen boar semen under practical conditions of artificial insemination. *Theriogenology*, 14, 217-226.

PELLETIER J., ALMEIDA G., 1987. Short light cycles induce persistent reproductive activity in Ile-de-France rams. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 34, 215-226.

POULTON A.L., 1988. The proposed use of melatonin in controlled sheep breeding. *Aust. J. Biol. Sci.*, 41, 87-96.

- PRATHER R.S., BARNES F.L., SIMS M.M., ROBL J.M., EYESTONE W.H., FIRST N.L., 1987. Nuclear transplantation in the bovine embryo: Assessment of donor nuclei and recipient oocyte. *Biol. Reprod.*, 37, 859-866.
- PRATHER R.S., SIMS M.M., FIRST N.L., 1989. Nuclear transplantation in early pig embryos. *Biol. Reprod.*, 41, 414-418.
- PURSEL V.G., BOLT D.J., MILLER K.F., PINKERT C.A., HAMMER R.E., PALMITER R.D., BRINSTER R.L., 1990. Expression and performance in transgenic pigs. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 40, 235-245.
- REXROAD C.E., 1989. Co-culture of domestic animal embryos. *Theriogenology*, 31, 105-114.
- SEIKE N., SAEKI K., UTAKA K., SAKAI M., TAKAKURA R., NAGAO Y., KANAGAWA H., 1989. Production of bovine identical twins via transfer of demi-embryos without zonae pellucidae. *Theriogenology*, 32, 211-220.
- SHORT R.E., STAIGMILLER R.B., BELLOWS R.A., 1988. Hormonal treatments to induce ovulation. 11th International Congress on Animal Reproduction and Artificial Insemination, 26-30 June 1988, Dublin (Ireland). Vol. 5, p. 146-154.
- SQUIRES E.L., GARCIA R.H., GINTHER O.J., VOSS J.L., SEIDEL G.E., 1986. Comparison of equine pituitary extract and follicle stimulating hormone for superovulating mares. *Theriogenology*, 26, 661-670.
- THATCHER W.W., KNICKERBOCKER J.J., BARTOL F.F., BAZER F.W., ROBERTS R.M., DROST M., 1985. Maternal recognition of pregnancy in relation to the survival of transferred embryos: endocrine aspects. *Theriogenology*, 23, 129-143.
- THIBAUT C., CROZET N., 1988. La fécondation in vitro des ovocytes de brebis et de vache peut-elle entrer dans la pratique de l'élevage? 3rd World Congress on Sheep and Beef Cattle Breeding, 19-23 Juin 1988, Paris (France). Vol. 1, p.79-91.
- VAIMAN M., COTINOT C., KIRSZENBAUM M., LEONARD M., CHESNE P., HEYMAN Y., STINNAKRE M.G., BISHOP C., FELLOUS M., 1988. Sexing of bovine embryos using male-specific nucleic acid probes. 3rd World Congress on Sheep and Beef Cattle Breeding, 19-23 Juin 1988, Paris (France). Vol. 1, p. 93-105.
- VALLET J.C., FOLCH J., POULIN N., COGNIE Y., 1989. Surgical or laparoscopic embryo transfer in sheep before or after the first cleavages. 5^e Réunion de l'Association Européenne de Transfert Embryonnaire, 8-9 Septembre 1989, Lyon (France). Abstract p. 188.
- WILLADSEN S.M., 1986. Nuclear transplantation in sheep embryos. *Nature*, 320, 63-65.
- WILMUT I., ARCHIBALD A.L., HARRIS S., Mc CLENAHAN M., SIMONS J.P., WHITELAW C.B.A., CLARK A.J., 1990. Methods of gene transfer and their potential use to modify milk composition. *Theriogenology*, 33, 113-123.
- WOOLIAMS J.A., WILMUT I., 1989. Embryo manipulation in cattle breeding and production. *Anim. Prod.*, 48, 3-30.

Summary

Management of reproduction in farm animals: present and future.

Modern techniques applied to reproduction of domestic mammals aim at increasing the efficiency of production of offspring under the conditions of management best suited to the farmers. This report presents the different techniques now available to achieve this objective. For the male, in addition to the use of semen in artificial insemination now possible in all species of farm animals, emphasis will first be on the possibility to deliver a small number of spermatozoa from the best pedigree sires to a maximum number of females with the best chance of fertilization and, second, to keep the males of seasonal breeders (like sheep and goats) permanently at the top of their potential sperm production. For the female, as oestrus and ovulation can now be

efficiently controlled, reproduction may be managed in the different species of farm animals at any chosen period of the year. Sophisticated methods of reproductive technology have also been developed with embryo manipulation in order to further improve the rate of genetic gain. If embryo transfer is now at the stage of commercial development, techniques for in vitro fertilization, sexing and cloning of embryos, as well as gene transfer, are still being developed in research laboratories. These techniques will also be considered in this report as they will certainly change the future of the farm animal industry.

COUROT M., VOLLAND-NAIL Patricia, 1991. Conduite de la reproduction des mammifères domestiques: présent et futur. *INRA Prod. Anim.*, 4 (1) 21 - 29.

Stratégies pour de nouveaux progrès techniques et économiques en aviculture

Les viandes de volailles connaissent depuis vingt ans une progression enviable : produites aujourd'hui avec une technicité élevée, elles satisfont de nombreux aspects de la demande des consommateurs. Des possibilités de progrès existent cependant encore. De nouvelles stratégies scientifiques (apports de la génétique quantitative et moléculaire, de la nutrition, des techniques de reproduction ...) et structurelles (organisation de la production, élaboration des produits ...) devraient permettre une diffusion encore plus large des produits avicoles futurs.

Résumé

La réunion d'arguments scientifiques, techniques et économiques peut permettre d'élaborer encore de nombreuses stratégies de progrès pour l'aviculture. Ainsi, les améliorations à attendre de la génétique quantitative classique sont loin d'être terminées. Des critères nouveaux (anatomiques ou physiologiques) de sélection sont en préparation et ils pourront être complétés par des études de polymorphismes d'ADN utilisés comme indicateurs de caractères économiques, notamment de résistance à certaines maladies. Ces méthodes sont cependant coûteuses, de même que la transgénèse qui n'en est encore, quant à elle, qu'au stade des études méthodologiques. Elles ne seront donc mises en place que si la possibilité d'amélioration d'un critère économique important est démontrée. Dans l'entre temps, toute modification de la croissance par administration de somatotropine paraît exclue.

L'utilisation métabolique des matières premières alimentaires devra de son côté être de mieux en mieux connue et quelquefois accrue par utilisation d'enzymes afin de réduire les rejets dans l'environnement (azote et phosphore). L'obtention d'aliments bactériologiquement irréprochables devra aussi être assurée. L'avenir de la reproduction est fortement lié à la maîtrise de la consommation alimentaire des animaux reproducteurs et, ultérieurement, à l'usage généralisé de l'insémination artificielle qui permettra une gestion totalement séparée des deux sexes.

La pathologie se diversifie avec l'apparition de syndromes complexes (anémie infectieuse, troubles locomoteurs ...) tandis que le portage sain de bactéries pathogènes pour l'homme constitue désormais l'autre source principale de préoccupations. Les techniques de recombinaison génique devraient permettre, en juxtaposant les gènes de différents épitopes à l'intérieur d'une même bactérie ou virus, la création de vaccins multipotents qui, autre innovation, seront peut-être administrés *in ovo* à l'embryon.

Les modes d'élevage ont encore à s'adapter aux spécificités des pays (et même des régions) en privilégiant toujours la qualité, notamment microbiologique, des produits obtenus (volailles et oeufs) et les problèmes de bien-être animal. Les produits avicoles eux-mêmes seront de plus en plus souvent l'objet d'une première, voire d'une seconde transformation améliorant sans cesse leur commodité d'emploi et leurs caractéristiques diététiques ; ils seront valorisés par une politique de marque et d'« image-qualité ». Globalement, la gestion par résultat économique vrai intégrant l'ensemble d'une filière est probablement appelée à se développer.

Grâce aux progressions remarquables de volume qu'elles ont connues au cours des trois dernières décennies, les viandes de volaille produites en France représentent aujourd'hui le même tonnage que chacune des viandes bovine et porcine. Cette évolution est certainement loin d'être achevée puisqu'on prévoit à l'échelon mondial un doublement de la production avicole entre 1986 et l'an 2000 et, dans la seule CEE, une augmentation de + 38 %.

Cette évolution s'est accompagnée, surtout depuis 1988, d'une spectaculaire concentration des moyens de production. Aujourd'hui 58 % du tonnage français de viande de volaille sont produits par 10 groupes industriels et 36 % par 3 seulement d'entre eux. Cette concentration et le développement de liaisons verticales de plus en plus étroites au sein des filières de production devraient permettre à l'Aviculture de réfléchir à des stratégies de progrès nouvelles dont certains éléments, tant scientifiques ou techniques qu'économiques sont présentés ici.

1 / Efficacité de la génétique quantitative

1.1 / Le progrès génétique n'est pas mort !

Contrairement à ce qui est affirmé quelquefois, il n'existe aucune preuve d'un plateau dans le gain génétique des performances de croissance des poulets de chair. Les coefficients d'héritabilité continuent à être de grandeur moyenne et les progrès enregistrés à chaque

Tableau 1. Estimations des gains génétiques annuels sur différents critères de croissance du poulet de chair.

Société	ISA (1987)	Arbor Acres (1989)
Croissance (g)	+ 45	+ 40
Age à l'abattage (j)	- 0,8	- 0,4
Indice de consommation (g aliment/g poids vif)	- 0,03	- 0,02
Rendement en viande (% du poids vif)	+ 0,25	+ 0,20

génération montrent que la variabilité génétique contribuant à augmenter le poids corporel est loin d'être épuisée. Une estimation du gain génétique annuel effectuée par deux sociétés de sélection différentes est donnée, dans le tableau 1, à titre d'exemple. Les nouvelles méthodes de calcul (BLUP, modèle animal) qu'ont développé les généticiens des grosses espèces animales n'apporteront pas de révolution à la sélection avicole mais contribueront, en permettant une prise en compte plus complète des parentés, à la poursuite du progrès.

1.2 / Prise en compte de nouveaux critères de sélection

Dès 1979, Van der Eyden prévoyait la nécessité de prendre en compte des caractères tels que la teneur en graisse des carcasses, la résistance du squelette, la réponse au stress ou la part de filets sur la carcasse. La création de génotypes maigres est un bon exemple où l'introduction de critères de sélection nouveaux, mais simples, a permis une évolution décisive du produit (Leclercq 1989). Elle aboutit en effet à un rendement accru en viande consommable des carcasses, à une augmentation de l'efficacité alimentaire d'environ 5 %, et de l'efficacité protéique de 3 % avec pour conséquence une économie de protéines et une diminution de rejet d'azote dans l'environnement. Un autre pas décisif dans la progression des rendements en viande sera constitué dans un avenir proche par l'usage de mesures physiques (tomographie à ultra-sons et peut-être conductibilité totale) qui permettront d'apprécier directement la valeur des candidats à la sélection plutôt que de devoir s'adresser à leurs collatéraux.

D'autres caractères doivent aussi être pris en compte de façon urgente, à savoir :

- dans les lignées lourdes, la fertilité des mâles reproducteurs du fait de l'existence de corrélations génétiques négatives entre ce critère et la vitesse de croissance. Sans sélection, on risquerait de connaître d'ici 10 ans une baisse moyenne de fertilité proche de 5 % (figure 1).
- dans les lignées de poules pondeuses, des caractères de qualité de l'oeuf tels que l'homogénéité de coloration de la coquille, la structure physique de l'albumen ou l'existence d'inclusions, tous critères qui participent à des degrés divers à l'acceptabilité du produit.

Des étapes suivantes de sélection pourraient être la prise en compte de critères réellement nouveaux tels que l'intensité de réponse immunitaire après vaccination, caractère dont l'héritabilité paraît comprise entre 0,06 et 0,53

(Cheng et Lamont 1990) ou bien, dans les lignées à croissance rapide, les taux d'IGF1 circulants qui semblent pouvoir en constituer un éventuel critère de prédiction.

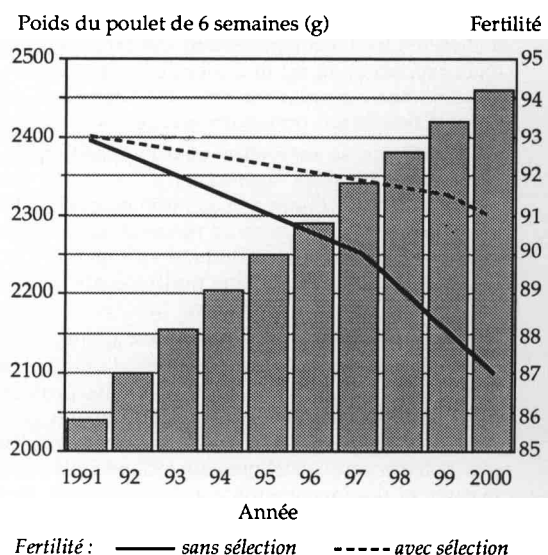
La résistance génétique à la chaleur estimée par les performances de croissance en environnement chaud ne s'avère pas être un caractère facile à sélectionner (Picard 1990, communication personnelle). A l'inverse, la sélection sur des critères sociaux d'adaptation à l'élevage en groupes a été réalisée à la Station de Recherches Avicoles de l'INRA (Mills et Faure 1991) et constitue un modèle intéressant de ce qui pourrait être développé dans le futur.

2 / Les promesses de la génétique moléculaire

2.1 / Utilisation de gènes majeurs

A côté du jugement global des effets d'un grand nombre de gènes que constitue la génétique quantitative, l'exploitation de gènes majeurs pour lesquels sont connues des mutations affectant des caractères économiques est

Figure 1. Préviction du progrès génétique concernant le poids vif des poulets âgés de 6 semaines et le taux de fertilisation des oeufs entre 1990 et 2000. L'évolution de la fertilité est indiquée dans deux hypothèses : avec et sans prise en compte de ce critère dans les index de sélection (Reddy et Sadjardi 1990).



une pratique déjà ancienne : exemples du gène récessif de nanisme *dw*, des gènes d'emplumement permettant l'autosexabilité ou du gène « cou nu » très utilisé chez le poulet « Label ».

L'identification plus récente de nouvelles liaisons entre des critères de production et certaines parties du génome, notamment le Complexe Majeur d'Histocompatibilité (CMH) et des gènes viraux endogènes, est tout à fait prometteuse. Les gènes du CMH sont les plus connus et on sait par exemple que les populations portant l'allèle B21 sont résistantes à la maladie de Marek alors que l'haplotype B1 est le plus déficient dans la production d'anticorps contre *Salmonella pullorum* (Nordskog 1983). Le mode d'action des gènes viraux endogènes (*ev*) reliés au virus de la leucose est encore mal connu ; une des découvertes les plus intéressantes a été la démonstration d'une liaison très étroite, sur le chromosome sexuel mâle, entre *ev* 21 et la mutation d'emplumement lent, expliquant chez les animaux porteurs de cette dernière une plus grande sensibilité à la leucose. De même, le gène *ev* 12 serait associé au taux d'ovulation et même au poids de coquille (Kuhlein et Zadworny 1990).

2.2 / Etude des polymorphismes d'ADN

Dans la situation très répandue où l'on ne connaît pas de gènes directement responsables d'un caractère quantitatif, on est conduit à rechercher plutôt les liaisons existant de façon statistique entre ce caractère et certains gènes marqueurs. Les progrès réalisés en biochimie moléculaire permettent de rechercher aujourd'hui des polymorphismes de l'ADN et non plus seulement ceux des protéines synthétisées. De tels polymorphismes d'ADN sont révélés par exemple par les techniques dites de RFLP (« polymorphisme de longueur de fragments de restriction » mis en évidence par électrophorèse des fragments après usage d'enzymes de restriction). Lorsqu'une association statistique est démontrée avec un caractère quantitatif, on donne à la zone d'ADN correspondante l'appellation de Q.T.L. (Quantitative Trait Loci) et, si son effet est suffisamment fort, ce Q.T.L. peut être traité comme un gène majeur (Mallard 1990).

Les avantages potentiels promis par ces approches sont énormes puisqu'elles devraient permettre, une fois les cartes de liaison établies :

- d'identifier les génotypes « supérieurs » sans avoir à mesurer systématiquement les performances zootechniques ;
- de sélectionner la plupart des caractères chez les deux sexes, y compris chez celui où il ne s'exprime pas ;
- d'évaluer très tôt la valeur d'un individu pour un caractère qui ne s'exprime que tardivement, etc. (Siegel 1990).

Néanmoins, l'établissement de ces liaisons est aujourd'hui encore extrêmement coûteux et il n'est donc pas démontré qu'il pourra être amorti dans le contexte d'une sélection commerciale. Par ailleurs et surtout, les liaisons ainsi établies risquent de ne pas être retrouvées de façon stable d'une génération à la suivante.

2.3 / Transfert de gènes

Différentes stratégies de transfert sont aujourd'hui envisageables :

- l'usage de vecteurs rétro-viraux rendus non pathogènes et utilisés en début de développement embryonnaire a été le plus envisagé chez les volailles car ces vecteurs peuvent assurer la diffusion du gène introduit jusque dans la lignée germinale. Ils présentent cependant plusieurs inconvénients liés en particulier au risque de recombinaison avec un gène viral endogène du poulet qui redonnerait au virus un pouvoir pathogène.
- l'infection de cellules germinales primordiales par un rétrovirus et leur ré-introduction dans le système circulatoire embryonnaire autour de 48 h est une variante améliorée de la technique précédente.
- la micro-injection d'ADN dans le disque germinale, bien que difficile, a été réalisée et suivie d'un développement embryonnaire dans une coquille étrangère. Cependant, des pertes progressives des séquences étrangères d'ADN introduites semblent intervenir.
- l'insertion de gènes étrangers dans des spermatozoïdes soit *in vitro*, soit *in vivo* (par voie intratesticulaire) et leur transmission à la descendance est également une voie qui mérite d'être étudiée.

Si le choix de la méthode de transfert ne va donc pas de soi, celui des gènes à transférer reste aussi très ouvert à discussion. Ainsi Bosselman *et al* (1990) ont réussi chez le poulet un transfert de gène de GH (hormone de croissance) induisant une élévation du taux circulant d'hormone, mais on sait que l'apport de GH exogène ne modifie pas la croissance du poulet (cf. plus loin). On dispose de même de plusieurs des gènes codant pour les protéines de l'oeuf, mais aucune application n'est actuellement envisageable par défaut de connaissance des mécanismes physico-chimiques par lesquels ces protéines interviennent dans la qualité de l'oeuf (Bulfield et Mc Kay 1987).

C'est donc certainement la transmission d'un facteur de résistance à une maladie qui risque d'être la première application de la transgénèse chez les oiseaux. Il pourrait s'agir soit d'un gène de résistance proprement dit, soit d'un gène de l'agent pathogène ; Freeman et Bumsstead (1987) ont ainsi proposé le transfert du gène *env* du virus de la leucose lymphoïde dont la protéine induite, en saturant les récepteurs cellulaires de l'hôte, empêcherait l'adhésion des particules virales exogènes.

A plus long terme, on peut imaginer de modifier des caractéristiques métaboliques ; ainsi l'absence d'enzyme(s) rendant indispensables certains acides aminés, pourrait être surmontée par le transfert du ou des gènes correspondant(s) (par exemple la β asparto-kinase ; Larbier 1986, communication personnelle). Certains des gènes codant pour les enzymes de la lipogenèse hépatique (Acetyl CoA-carboxylase par exemple) pourraient également, selon Mallard (1990), faire l'objet d'une transfection.

Compte-tenu du coût élevé et de la complexité (au moins actuels) des opérations de génie génétique, il est clair que, de toutes

façons, seuls certains gènes à action réellement déterminante seront manipulés en pratique et ce, chez un nombre faible d'animaux constituant un noyau à partir duquel des schémas classiques de rétro-croisement permettront la diffusion du progrès obtenu.

3 / Modifications physiologiques de la croissance

Contrairement à ce qui a été décrit chez plusieurs espèces de mammifères, aucune accélération de la croissance ne peut être obtenue chez le poulet par simple administration d'hormone de croissance, même homologue. De même, les peptides hypothalamiques contrôlant la sécrétion de GH sont sans effet. Probablement ce défaut de réponse est-il attribuable au non respect de la pulsativité naturelle de la décharge de GH dont l'amplitude et la fréquence des pics varie avec l'âge et le sexe (Johnson 1989). On pourrait par ailleurs s'intéresser à l'administration d'IGF ou de différents facteurs de division cellulaire (FGF, EGF ...) ou bien provoquer des réponses immunitaires contre la somatostatine.

On se souvient cependant avec inquiétude des dégâts causés il y a 30 ans par l'utilisation d'« hormones » stéroïdiennes dans l'élevage du poulet. Ceci impose une grande circonspection avant de revenir à des interventions de type hormonal, même très éloignées des précédentes, le consommateur ne semblant pas prêt à faire la distinction. La même réticence devrait s'appliquer à l'usage des β -agonistes dont les effets sont faibles et discutés chez les volailles.

4 / De nouvelles stratégies alimentaires sont-elles encore possibles ?

Si la connaissance des besoins alimentaires des volailles est aujourd'hui satisfaisante, des progrès restent réalisables grâce à une meilleure connaissance des matières premières, des traitements à leur appliquer et de leur utilisation par les animaux. De nouvelles stratégies d'alimentation peuvent en résulter.

4.1 / Les matières premières et leurs traitements

Au-delà de la composition chimique classique, on exige maintenant de connaître la fraction digestible, voire « métabolisable » ou « disponible » de chaque nutriment contenu dans une matière première et ce à l'état natif ou après divers traitements physiques (broyage, cuisson, extraction, extrusion, etc...) ou enzymatiques. L'exemple des farines de viandes montre aussi que la digestibilité d'un nutriment (ici les graisses saturées) peut diminuer lorsque le taux d'incorporation dans un aliment composé augmente. Enfin, des critères analytiques nouveaux peuvent venir s'ajouter, tels que les teneurs en facteurs anti-nutritionnels de tous genres (anti-enzymes par exemple, ou facteurs

complexants), en enzymes naturels (phytases), voire en toxines dans les matières premières les moins connues. Le nombre d'études à réaliser en ce domaine reste donc considérable.

Une nouvelle demande apparaît aussi aujourd'hui pour des aliments composés bactériologiquement sains ; le procédé dit APC (Anaerobic Pasteurising Conditioning) permettant d'augmenter la température de la farine sans qu'elle ne devienne trop humide offre de ce point de vue des perspectives intéressantes.

4.2 / Stratégies alimentaires

Les années 80 auront marqué, en aviculture, la fin des mélanges alimentaires simplifiés de type maïs-tourteau de soja. Pour des raisons économiques, les « formules » de demain utiliseront un grand nombre de sous-produits des industries alimentaires ou non (distillerie, amidonnerie, huilerie), soit sous leur forme brute soit après transformation par des enzymes ou des micro-organismes (Blum 1990).

Les soucis de protection de l'environnement conduisent à rechercher une diminution des rejets, notamment azotés et, en conséquence, à promouvoir la notion de protéine alimentaire « idéale » dont la composition en acides aminés serait la mieux adaptée possible aux besoins des animaux. Ceci peut favoriser le développement de nouveaux acides aminés de synthèse ou issus de fermentations, notamment du tryptophane et surtout de la thréonine dont la production à partir d'*E. coli* modifié est actuellement à l'essai pour un marché français estimé aux environs de 2000 tonnes (soit la moitié de celui de la lysine).

Des stratégies alimentaires quasiment opposées peuvent être envisagées lorsque la concentration géographique des élevages est faible. En aviculture tropicale par exemple on pense non seulement utiliser les matières premières originales (après détoxification) mais également les incorporer dans des mélanges granulés de faible densité énergétique. Ceux-ci contiennent forcément une fraction indigestible élevée, mais offrent aux poules une meilleure régulation de leur ingéré et, partant, des performances plus élevées en présence de stress thermiques (Picard 1990). L'usage d'aliments à composition variable au cours de la journée et de systèmes dits de libre-choix (apport de calcium séparé par exemple) mérite également d'être développé pour les poules pondeuses (Sauveur et Clavreul 1984).

5 / La reproduction des espèces avicoles n'est pas optimale

La prolificité des espèces de volailles destinées à la production de viande (poules lourdes, dindes, canes de Barbarie) est encore limitée par de nombreux facteurs tels que :

- Une maturité sexuelle relativement tardive (5 à 10 semaines de plus que chez la poule pondeuse) ;
- Une mauvaise persistance de production d'oeufs ou de spermatozoïdes (20 à 25

Les stratégies alimentaires dépendront des zones d'élevage et de leur environnement : adapter au mieux les protéines alimentaires aux besoins des animaux afin de diminuer les rejets azotés, utiliser les sous-produits industriels comme nouvelles sources alimentaires.

semaines au lieu de 50) ;

- L'existence de phases de repos d'origine saisonnière ou autre (ex. la couvaison).

A côté des progrès génétiques, on attend donc beaucoup des études des mécanismes neuroendocriniens sous-jacents à ces phénomènes pour tenter de les modifier ; ainsi la suppression de la rétroaction négative des stéroïdes sur l'hypothalamus des coqs ou l'inhibition de la prolactine des dindes constituent des voies de recherche prometteuses, mais la durée même des expérimentations (souvent un seul cycle par an) interdit d'espérer des progrès très rapides (de Reviers 1990).

On connaît par ailleurs les liaisons négatives existant entre le poids des coqs adultes et leur fertilité et, en conséquence, l'importance du rationnement alimentaire pour le maintien de leur production spermatique (de Reviers et Seigneurin 1990). Ce problème, joint à celui des besoins différentiels d'éclairage, conduit à envisager de plus en plus la séparation des deux sexes d'animaux reproducteurs afin de pouvoir appliquer à chacun, tant en phase juvénile qu'à l'âge adulte, les conditions d'élevage permettant d'optimiser maturité sexuelle et persistance de production.

Cette situation rend évidemment obligatoire l'insémination artificielle dont l'usage en élevage industriel n'est encore systématique que pour la dinde, la pintade et, partiellement, pour la production de canards mulards. Cette technique est en revanche déjà utilisée pour les troupeaux de sélection de toutes les espèces, au moins pour les lignées « femelles ». Certains sélectionneurs sont en effet encore réticents à utiliser l'I.A. au sein de lignées « mâles » dont les descendants auront à se reproduire par fécondation naturelle (Reddy et Sadjadi 1990). C'est là un des choix les plus importants à effectuer pour l'avenir, mais il est d'ores et déjà indispensable de développer d'une part une sélection des coqs et des poules en vue de leur utilisation en I.A., d'autre part des techniques de conservation du sperme à court et moyen terme qui permettent de gérer séparément les troupeaux adultes de mâles et de femelles.

6 / Evolution de la pathologie et révolutions de la prophylaxie

Dans le contexte des élevages hors sol, la définition même de la maladie a évolué « au point que toute anomalie ayant une incidence sur les performances zootechniques ..., toute contamination des produits obtenus (viande ou oeuf) par des micro-organismes affectant la santé humaine sont, à la limite, assimilées au fait pathologique, que la santé des animaux soit affectée ou non » (Bennejean 1990). Le champ de la « pathologie » aviaire s'en trouve élargi d'autant.

6.1 / Des pathologies nouvelles

A côté des grandes maladies aujourd'hui éradiquées (maladie de Newcastle, Pullorose ...) ou maîtrisées (coccidiose, maladies de Gumboro et



Cliché INRA

La généralisation de l'insémination artificielle, encore peu utilisée en élevage industriel pour l'espèce poule, permettra de gérer séparément les troupeaux de mâles et de femelles.

de Marek ...) se développent des maladies nouvelles telles que l'anémie infectieuse du poulet, le syndrome de la mort subite ou les troubles locomoteurs. Les stratégies à mettre en oeuvre face aux maladies infectieuses impliqueront des contrôles de plus en plus précis et rapides pour lesquels l'évolution des méthodes de diagnostic est fondamentale (voir ci-dessous paragraphe 6.5). La situation des autres maladies est sans doute plus complexe dans la mesure où elles paraissent souvent liées aux progrès réalisés sur la vitesse de croissance. Sans doute constituent-elles, dans l'état actuel des connaissances, le frein le plus important à ce progrès.

6.2 / Le problème dit du « portage sain »

L'épisode britannique des oeufs contaminés par *Salmonella enteritidis* en décembre 1988 a fait ressortir de façon exacerbée l'importance indubitable que tiendra la qualité microbiologique des produits dans les prochaines années. Le problème est complexe dans la mesure où les contaminations sont faibles (moins de 10 bactéries par oeuf et seulement 3 à 4 semaines après une contamination expérimentale) et où les animaux ne montrent aucun signe clinique.

Les stratégies de lutte doivent donc revêtir de nombreux aspects complémentaires comme cela a déjà été développé en Grande Bretagne ou par l'Union des Groupements de Producteurs d'oeufs de Bretagne, à savoir : contrôle systématique des couvoirs et des matières premières alimentaires (avec retrait des aliments contaminés) ; contrôle des poules avant maturité sexuelle, ainsi qu'à 30 et 60 semaines d'âge et ... abattage éventuel des troupeaux infectés.

La mise en place d'un système d'assurance-qualité tel que celui construit par le CIDEF (Comité Interprofessionnel de la Dinde Française) pour la viande de dinde relève de la

La détection des infections bactériennes est un problème majeur puisque les animaux peuvent être porteurs sains. Le contrôle des élevages et des produits exige la mise au point de méthodes rapides de détection et devra être complété par l'étude de la résistance génétique au portage.

même philosophie. Ces mesures draconiennes doivent par ailleurs s'accompagner de programmes de recherche portant sur la résistance génétique au portage (un modèle existe chez le mouton et la souris) et, encore plus rapidement, sur les méthodes de détection et de caractérisation des salmonelles (antigènes et sondes spécifiques de certains acides nucléiques).

D'autres moyens de lutte envisageables sont :

- L'usage d'une flore de compétition qui pourrait au moins diminuer la multiplication de la bactérie. L'intervention *in ovo* n'est peut-être pas sans intérêt de ce point de vue (cf paragraphe 6.4 ci-dessous) ;
- L'administration de certains sucres (mannose et α -méthyl D mannoside) qui paraissent s'opposer à la fixation de la bactérie sur la paroi intestinale ; l'excrétion fécale serait réduite d'un facteur 100 à 1000 (De Loach 1990).

6.3 / Apparition de vaccins « recombinants »

Avant que nous ne disposions d'animaux génétiquement résistants à certaines maladies, les vaccins vont être un terrain d'application privilégié des techniques de recombinaison génique. Ces techniques permettront par exemple de produire des vaccins dits de « sous-unité » où les seules protéines immunogènes seront mises en œuvre, produites par des bactéries « recombinantes ». Un exemple de projet de ce type est développé en Australie pour la production d'un vaccin contre la maladie de Gumboro utilisant la protéine virale VP2 produite chez *E. Coli* et induisant, chez la poule, une réponse immunitaire protectrice du poussin.

Simultanément on cherche à développer des vaccins multipotents qui résulteraient par exemple de l'introduction chez un même virus porteur (lui-même neutralisé par le retrait d'un gène de virulence) de gènes codant pour des protéines immunogènes d'autres virus, voire de bactéries ou de parasites. Un tel montage est en cours avec le virus de la variole aviaire pour inclure une protection contre la Bronchite Infectieuse et la maladie de Newcastle (Anonyme 1990).

6.4 / Mise en œuvre des vaccins

Les avantages de tels vaccins et, plus tard, de véritables vaccins de synthèse, sont évidents : efficacité, sécurité, induction d'anticorps différents de ceux consécutifs à une infection, multipotence ... Tout vaccin avicole doit cependant posséder aussi les deux autres qualités indispensables que sont le faible prix de revient et la facilité d'administration. On soulignera de ce point de vue l'apparition de la vaccination *in ovo* qui a été présentée pour la première fois en 1989 pour un vaccin contre la maladie de Marek après que les capacités de réponse immunitaire de l'embryon aient fait l'objet de longs débats. Une automatisation des opérations de transfert en éclosoir, jointe à cette vaccination, assure le traitement de 20 à 30.000 œufs/heure/machine et permettra sans doute au procédé de s'imposer. On peut d'ailleurs

penser à d'autres applications telles que l'administration *in ovo* de nutriments ou d'une flore spécifique.

6.5 / Moyens de diagnostic

Deux des plus importants outils de base de diagnostic sont dès aujourd'hui les anticorps monoclonaux et les tests ELISA (Enzyme Linked ImmunoSorbent Assay). Les premiers peuvent permettre par exemple de distinguer les souches vaccinales de virus de la bronchite infectieuse de ce qui est isolé chez des troupeaux lors de « passages » de la même maladie. L'introduction de tests ELISA comme outils précis et rapides de suivi sérologique peut permettre, quant à elle, le suivi des anticorps maternels transférés à la descendance ou celui d'un programme d'immunisation. Selon Shane (1990) les bénéfices issus des décisions qui pourront être prises à la suite de tels contrôles (traitements, vaccinations, changement de fournisseur de poussins ...) devraient couvrir environ 5 fois le coût de l'intervention.

Il n'en reste pas moins que, lorsque les taux de contamination et la réponse immunitaire sont très faibles (comme c'est le cas pour *Salmonella enteritidis*) la détection reste un problème majeur qui est encore loin d'être résolu.

7 / De la technique à l'économie : satisfaire le consommateur

Cette règle d'or n'est pas une nouveauté en aviculture. C'est précisément parce que les produits avicoles ont su répondre à l'évolution de la demande qu'ils ont connu une évolution soutenue au cours des années 80. Aujourd'hui cette satisfaction doit être comprise dans un sens de plus en plus large et s'appliquer non seulement aux caractéristiques du produit fini, mais également à la façon de l'obtenir en incluant les notions de protection des animaux et de l'environnement.

7.1 / Evolution des produits

La filière avicole française se caractérise par une très large diversification des produits qu'elle offre à différents segments de marchés bien identifiés. Cette diversification concerne :

- les espèces produites (poulets, dindes, canards, pintades, etc ...)
- les modes de production (industriels ou de type « label ») ;
- les présentations des produits finis.

L'évolution récente de ce dernier point est particulièrement frappante. Ainsi, en 1980, 62 % des poulets vendus en Grande-Bretagne étaient congelés et 38 % présentés à l'état frais ; dix ans plus tard, la proportion est pratiquement inversée. Un autre exemple est fourni par l'évolution de la découpe des carcasses qui, à peu près inconnue en Europe il y a 10 ans (sauf pour la dinde), connaît une croissance comparable à celle observée aux Etats-Unis, illustrée par les chiffres du tableau 2. En outre, cette découpe ne constituera dans le futur qu'une première étape qui devra être suivie d'une

Tableau 2. Evolution de la présentation des poulets aux USA (% de la consommation totale).

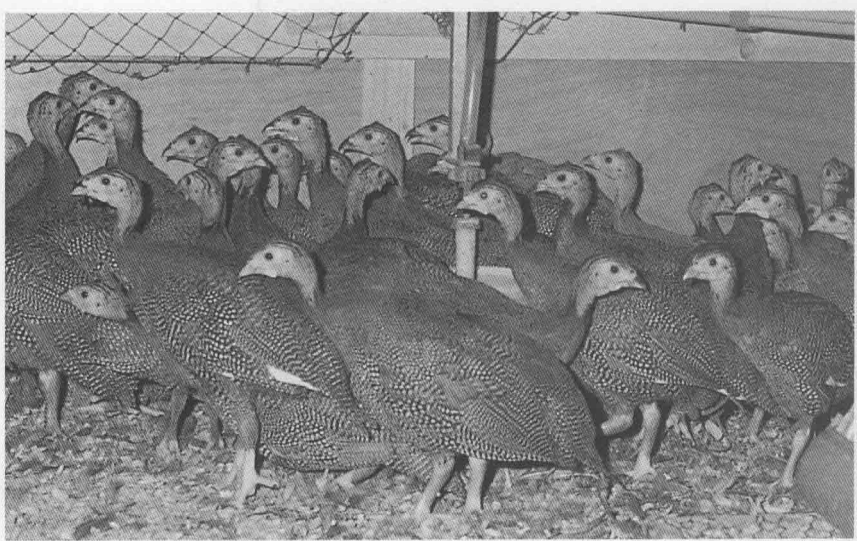
Année	Poulets entiers	Portions	Préparations élaborées
1963	81	17	2
1989	20	59	21
Prévision 2000	10	60	30

seconde, voire d'une troisième transformation aboutissant à des produits sans doute différents d'un pays à l'autre : hamburgers, nuggets, saucisses, viandes marinées, mousses ... puis plats cuisinés complets, tous produits pour lesquels salubrité et commodité seront les maître-mots de la qualité (à côté des critères de prix). Il convient donc bien désormais de considérer les viandes de volailles comme une matière première qui, selon Lescoat (1990, communication personnelle), « possède des qualités technologiques remarquables (pouvoir liant et émulsifiant) supérieures à celles de la viande de porc bien qu'avec une teneur en lipides plus faible ».

La forme de commercialisation des œufs connaît une évolution plus discrète mais néanmoins réelle : on estime aujourd'hui à 20 % la part des œufs transformés en ovoproduits aux USA avec une progression relative de 22 % au cours des cinq dernières années. La nature des ovoproduits fabriqués varie également (tableau 3), au profit de ceux « frais pasteurisés » et « poudre » offrant des garanties microbiologiques supérieures à celles des ovoproduits congelés. Un autre avantage dont disposeront sans doute les ovoproduits futurs est de pouvoir surmonter le handicap du cholestérol (cf paragraphe suivant) grâce à des procédés d'extraction encore trop coûteux aujourd'hui. Enfin, la préparation, pour les collectivités, d'œufs durs écoqués et d'omelettes connaît en France un succès croissant.

7.2 / Prise en compte des soucis nutritionnels

Naber (1990) note à juste titre que nous sommes entrés dans une phase de « cholestérophobie » irraisonnée qui risque de porter à l'œuf un préjudice injustifié. La première précaution à prendre est donc d'afficher des teneurs de l'œuf en cholestérol qui ne soient pas surévaluées : depuis qu'aux USA les teneurs moyennes publiées ont été, à juste titre, abaissées, la recommandation de consommation de l'American Heart Association est passée de 3 à 4 œufs/semaine, soit une augmentation de 33 % ! Pour le reste, aucune voie d'action



Pintadeaux en croissance.

Cliché INRA



Filets de canards de Barbarie.

Cliché Père Dodu



Exemples de produits élaborés de dinde.

Tableau 3. Evolution de la présentation des ovoproduits aux USA (en % du total).

Année	Frais Pasteurisés	Congelés	Poudre
1952	3	84	13
1987	30	34	36

génétique ou nutritionnelle pour réduire, via la poule, la teneur de l'œuf en cholestérol ne paraît pouvoir être retenue de façon sérieuse. A l'inverse les teneurs du jaune en acides gras poly-insaturés ou en vitamines liposolubles pourraient être facilement augmentées.

Un autre secteur sensible est celui des additifs (antibiotiques, anticoccidiens, antioxydants...) dont il n'est pas exclu que le consommateur souhaite voir disparaître toute trace dans certains produits « hauts de gamme » de demain. Le développement d'animaux génétiquement résistants à des maladies sera, de ce point de vue, un atout positif.

7.3 / Vers une éthique de production

Les objections éthiques à la production animale intensive englobent à la fois les problèmes liés au confinement ou à certaines manipulations des animaux et des aspects plus indirects tels que les éventuelles répercussions sur la santé animale et humaine (Lindgren 1976). Une attitude positive face à cette « demande » semble être :

- d'écouter la critique et de développer des études qui permettent d'apprécier objectivement les bases du « bien-être » animal ; en ce domaine, l'INRA conduit depuis quinze ans un programme de recherche sur les « besoins en environnement » de la poule ;
- en s'appuyant sur des résultats concrets, de multiplier les occasions d'éducation d'un public urbanisé qui, tout en vivant loin de la production animale, pense savoir, à partir de raisonnements anthropomorphiques, comment élever des animaux ;
- d'élaborer des règlements internationaux qui, tout en tenant compte du bien-être animal, permettent de maintenir une juste concurrence entre pays producteurs.

8 / Des stratégies de production et de commercialisation

Toute réflexion sur l'organisation d'une production doit prendre en compte des exigences aussi diverses que l'approvisionnement et le coût des intrants (aliments, énergie ...), la protection des animaux et de l'environnement, l'existence ou non de débouchés locaux ... et l'assurance d'un profit suffisant pour chaque acteur de la filière. C'est donc une démarche difficile dont seuls quelques éléments sont apportés ici à titre d'exemples.

8.1 / Où et comment produire ?

Les années 70 ont vu s'implanter un grand nombre de bâtiments clos à ventilation dynamique pour la production de poulets. Des poulaillers dits « ouverts » se développent en Bretagne depuis quelques années : leur coût d'investissements est plus faible et l'utilisation de l'espace par les animaux est meilleure, au moins durant les premières semaines. Cette évolution, réservée, il est vrai, à des conditions climatiques spécifiques, montre que des solutions traditionnelles d'élevage peuvent être ré-actualisées et permettre des performances commerciales satisfaisantes.

Dans le même contexte s'est développé l'usage d'une litière dite « accumulée » qui apporte certainement des éléments de confort, mais pourrait être une source de transmission horizontale de certains microorganismes. L'assurance-qualité voulue dans le futur devra précisément estimer l'impact de chacun de ces points.

Les grands élevages de poules pondeuses d'œufs de consommation gagneraient, quant à eux, à travailler de plus en plus avec des bandes d'animaux d'âge unique, mais ceci conduira nécessairement à spécialiser aussi les circuits de distribution des œufs. La stratégie des « fermes de ponte » utilisant leurs propres céréales est un modèle intéressant malgré les limitations inhérentes au système concernant les marges possibles d'optimisation des formules alimentaires et l'impossibilité d'appliquer certains traitements technologiques aux aliments. Le retour à l'élevage de poules au sol est également une alternative possible pour une partie de la production à condition que, là encore, la qualité bactériologique de l'œuf obtenu soit rigoureusement surveillée (Sauveur 1991).

8.2 / Prise en compte de résultats économiques

Bien que, comme cela était rappelé en introduction, l'aviculture française bénéficie d'une organisation en filière structurée, il ne semble pas que la pratique d'une gestion par résultats économiques vrais prenant en compte la totalité d'une chaîne de production ait été suffisamment développée à ce jour. Il est clair par exemple que l'attention longtemps maintenue sur l'indice de consommation comme critère principal d'efficacité en production de viande est le fait d'une gestion parcellisée. Des modèles d'analyse plus globaux seraient aujourd'hui bienvenus.

Un exemple en est donné par la construction de Belyavin (1990) appliquée à la poule pon-

deuse qui tente de guider les choix concernant trois facteurs d'élevage des poulettes et deux facteurs d'élevage des poules adultes en fonction du prix de l'aliment et de l'œuf (voir tableau 4).

Un autre exemple typique est celui de la taille optimale que devra avoir le poulet de demain. Une réponse souvent entendue est qu'il devra être le plus gros possible (3,5 kg par exemple) pour permettre une découpe automatique de morceaux d'épaisseur constante dont le coût serait diminué de 25 à 50 %. Une étude récemment conduite en Géorgie intégrant l'indice de consommation, la mortalité, le taux de déclassement et le coût d'abattage de poulets pesant 1,6, 2,3 ou 2,9 kg montre cependant que le coût de l'unité de poids vif s'accroît de 30 % entre le plus léger et le plus lourd. Qu'en serait-il à 3,5 kg ? Et si l'on intégrait dans le calcul le coût du logement, le rendement d'abattage, etc... ? Il paraît plus prudent d'affirmer que l'optimum économique reste aujourd'hui à déterminer.

8.3 / Les stratégies commerciales d'appui

Deux stratégies strictement commerciales, parmi d'autres, sont intéressantes à rapporter ici : la prise en compte de « l'image qualité » et le développement des marques.

« L'image-qualité » met l'accent sur la qualité telle qu'elle est perçue et non telle qu'elle existe

intrinsèquement (Panigyrakis 1986). Elle intègre donc le fait que les sentiments du consommateur l'emportent sur la logique, que les propriétés technologiques réelles du produit sont peu comprises et que l'acceptation sociale d'un produit modifie la perception de sa qualité. « Pour ces raisons, un changement de qualité peut être réel ou imaginaire ... Un changement léger de qualité combiné à une importante publicité peut être beaucoup plus profitable que l'inverse ».

Le développement d'une politique de marques et de marketing a permis qu'en France la consommation d'œufs continue à croître entre 1982 et 1987 alors qu'elle diminuait dans tous les pays développés. Plusieurs auteurs estiment que la politique de marque est également profitable pour le poulet et qu'elle permettra de préserver, dans certains créneaux, des marges relativement stables. Elle est en tous cas cohérente avec le développement des différentes formes de certification qui devraient se mettre en place au cours des prochaines années.

En conclusion, l'aviculture peut être définie comme un ensemble d'industries appliquées à des êtres vivants complexes, les oiseaux domestiques. Son évolution est donc guidée à la fois par les motivations financières des groupes industriels et par les révolutions que connaissent les sciences biologiques. C'est l'interaction de ces deux courants qui assure le dynamisme d'une filière aujourd'hui enviée. Peut-être doit-on cependant réfléchir à d'éventuelles évolu-

Tableau 4. Modèle théorique de choix entre différentes alternatives d'élevage des poulettes et des poules pondeuses selon les prix d'achat de l'aliment et de vente de l'œuf (Belyavin 1990).

Les alternatives d'élevage envisagées sont les suivantes :

- pour les poulettes alimentation : AL : ad libitum R : restreinte
 programme lumineux : C : conventionnel (abaissement à 8 h/jour en fin de 1^{re} semaine), Pr : progressif (abaissement à 8 h/jour étalé sur 8 semaines)
- pour les poules en ponte
 aliments à concentration : H : haute (18 % MAT, 11,7 MJ/kg), M : moyenne, B : basse (15,5 % MAT, 10,8 MJ/kg)
- programme lumineux : N : normal, Fr : fractionné en blocs réguliers

			Prix de l'œuf			
			Haut		Bas	
			Ecarts larges	Ecarts faibles	Ecarts larges	Ecarts faibles
Prix de l'aliment	Haut	Ecarts larges	1 AL. Pr M. Fr	5 Al. C M. N	9 R. Pr B. Fr	13 R. C B. N
		Ecarts faibles	2 Al. Pr M/H Fr	6 Al. C M. N	10 R. Pr M. Fr	14 R. C. B. N.
	Bas	Ecarts larges	3 Al. Pr M/H Fr	7 Al. C M. N	11 R. Pr M. Fr	15 R. C M. N
		Ecarts faibles	4 Al. Pr H. N	8 Al. C H. N	12 R. Pr M/H Fr/N	16 R. C H. N

16 solutions sont proposées selon que les prix d'aliment et d'œufs sont hauts ou bas et selon que les plages de variation de ces prix sont importantes ou non (on considère comme « importante » une variation de prix de plus de 5-6 % entre 2 aliments H et B et une variation de prix de plus de 5 c. entre 2 œufs de calibre 1 et 3).

tions structurelles qui lui permettraient de mieux intégrer encore l'ensemble des progrès techniques dans les choix économiques de production.

Remerciements

L'auteur adresse ses remerciements à Madame Catherine Beaumont dont les notes de lecture ont été très appréciées.

Principales références bibliographiques

La liste complète peut être obtenue auprès de l'auteur.

- ANONYME, 1990. Australian biotechnology challenges disease. *Poult. Int.*, 29(6), 14-16.
- BELYAVIN C., 1990. Flexible approach to managing layers. *Poult. Int.*, 29(6), 18-22.
- BENNEJEAN G., 1990. Les contraintes sanitaires en aviculture. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 76, sous presse.
- BLUM J.C., 1990. Les aliments et l'alimentation. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 76, sous presse.
- BULFIELD G., MC KAY J.C., 1987. Genetic manipulation of egg quality. In : « Egg quality - Current problems and recent advances » (Wells R.G., Belyavin C.G. ed.) Butterworths (Seven oaks), 195-200.
- DE LOACH J.R., 1990. Salmonella prevention with carbohydrates. *Poult. Int.*, 29(4), 36-37.
- FREEMAN B.M., BUMSTEAD N., 1987. Transgenic poultry : theory and practice. *World's Poult. Sci. J.*, 43, 180-189.
- JOHNSON R.J., 1989. Growth physiology and biotechnology : potential to improve broiler production. *World's Poult. Sci. J.*, 46, 228-240.

KUHLEIN U., ZADWORNY D., 1990. Molecular aspects of poultry breeding. 4th World Cong. Genet. Appl. Livest. Prod., Edinburgh, XVI, 21-30.

LECLERCQ B., 1989. Possibilités d'obtention et intérêt des génotypes maigres en aviculture. *INRA Prod. Anim.*, 2, 275-286.

LINDGREN N.O., 1976. The conflict between technical advances and ethics in animal production. *World's Poult. Sci. J.*, 32, 243-256.

MALLARD J., DOUAIRE M., 1990. Evolution de la sélection avicole. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 76, sous presse.

NABER E.C., 1990. Cholesterol content of eggs : can and should it be changed ? *Feedstuffs*, 62(5), 46-52.

NORDSKOG A.W., 1983. Immunogenetics as an aid to selection for disease resistance in the fowl. *World's Poult. Sci. J.*, 39, 199-209.

PANIGYRAKIS G., 1986. La qualité perçue et le comportement d'achat. *Econom. Gest. Agro. Alim.*, 2, 28-34.

PICARD M., 1990. Des recherches pour lever les contraintes de l'alimentation des volailles. *L'Aviculteur*, 513, 49-51.

REDDY R.P., SADJADI M., 1990. Selection for growth and semen traits in the poultry industry : what can we expect in the future. In : « Control of Fertility in Domestic Birds », Les Colloques de l'INRA n° 54, INRA Ed., Paris, 47-60.

De REVIERS M., 1990. La reproduction des oiseaux domestiques. Quelles chances pour l'avenir ? *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 76, sous presse.

SAUVEUR B., 1991. Effets du mode de production sur les caractéristiques de l'œuf. Mise au point bibliographique : *INRA Prod. Anim.*, 4, sous presse.

SHANE S.M., 1990. Elisa technology and flock health. *Poult. Int.*, 29(4), 24-26.

SIEGEL P.B., 1990. Poultry breeding. 4th World Cong. Genet. Appl. Livest. Prod., Edinburgh, XVI, 3-4.

VAN DEN EYDEN G.P.A., 1979. La génétique et l'industrie du broiler en l'an 2000. *NRA Bull.*, Sept-Oct. 1979.

Summary

Strategies for further technical and economic progress in poultry production.

The combination of scientific, technic and economic arguments can still contribute to the elaboration of numerous progress strategies in poultry production. Thus, improvements induced by classical quantitative genetics are far from being ended. New selection criteria are in progress (both in anatomy and physiology). These can be complemented by studies of DNA polymorphisms used as predictors of economic characters such as resistance to illness. However these methods are expensive such as transgenesis which is still limited to the methodological study stage. These methods will be applied practically only if the feasibility to increase an economic trait is clearly demonstrated. In the meantime, any somatotropin induced growth stimulation seems to be excluded.

The metabolic utilization of feedstuffs will require an evaluation which is increasingly precise. It may be sometimes enhanced by enzymes in order to decrease environment pollution (nitrogen and phosphorus). The achievement of safe (without pathogenic bacteria) complete feed will be also required. The future of reproduction depends on the control of the breeders' feed intake and, later, on a

general use of artificial insemination which will allow a totally separated management of the two sexes.

Poultry pathology is diversifying on account of new complex syndromes such as infectious runting or leg weakness. The animal transport of pathogenic (for man) bacteria will be the other main concern henceforth. Multivalent vaccines can be prepared by gene recombination techniques which will place side by side genes of different antigenic sites inside a bacteria or a virus. An other innovation may be the administration in ovo of some vaccines during the egg transfer to the hatcher.

Rearing techniques have still to be adapted to the specificities of each country and even of each area; they must take first into account the bacteriological quality of the final products and the animal welfare problem. Poultry products will be increasingly submitted to a first, and even to a second transformation which will continually increase their practicability and dietetic value. They will be promoted by trade-mark and advertising politics. As a whole, economic optimization studies integrating all the operations of a network production have still to be developed.

SAUVEUR B., 1991. Stratégies pour de nouveaux progrès techniques et économiques en aviculture. *INRA Prod. Anim.*, 4 (1), 31-40.

INRA Laboratoire Croissance et
Métabolismes des Herbivores
Theix 63122 St-Genès-Champanelle

* INRA Station de Génétique
Quantitative et Appliquée
78352 Jouy-en-Josas Cedex

** INRA Département
de Technologie de la Viande
Theix 63122 St-Genès-Champanelle

Possibilités d'améliorer la productivité et la qualité des produits de la filière viande bovine

La filière viande bovine traverse une crise grave. Sans vouloir faire dépendre son salut des seuls résultats de la Recherche, une meilleure connaissance des mécanismes biologiques, des recherches en cours et des innovations envisageables peut aider à une meilleure maîtrise des processus d'élaboration et de transformation du muscle en viande.

La filière viande bovine est actuellement confrontée à de très sérieuses difficultés économiques. En effet, le coût d'élaboration de cette viande demeurant élevé, quelles qu'en soient les étapes, les marges bénéficiaires sont faibles pour les divers acteurs de la filière et la viande est jugée trop chère par les consommateurs, comparativement à la viande de porc et de volaille et compte tenu de la satisfaction qu'ils en tirent ou de l'usage qu'ils veulent en faire.

L'amélioration de la situation économique passe donc par un effort important de réduction des coûts et d'amélioration de la qualité des produits.

Des progrès sans doute appréciables peuvent être envisagés pour réduire les coûts de production : d'une part durant la vie des animaux par un effort de sélection et d'amélioration de la nutrition ; d'autre part, après l'abattage, par un effort de mécanisation et d'automatisation intense : la filière viande bovine reste une grande consommatrice de main d'œuvre.

Le maintien de la consommation de viande passe aussi par une amélioration de la qualité. Encore faut-il que les divers acteurs de la filière s'accordent sur cette notion. Elle ne recouvre pas, en effet, les mêmes critères pour le producteur, le transformateur, le distributeur ou le consommateur. Il importe donc que les qualités recherchées soient mieux connues des divers partenaires de la filière et pour cela que des liaisons s'établissent entre eux ou se resserrent. La filière doit sortir de l'ère de la cueillette pour mettre en place une élaboration de produits soumis à des cahiers des charges précis. La Recherche peut aider à les établir.

La viande bovine présente cependant une caractéristique avantageuse pour le consommateur, lui permettant un choix très vaste : sa diversité d'origine, tant par la race de l'animal, son type (veau, taurillon, génisse, bœuf, vache) que par le muscle dont elle est issue. Toutefois, l'acheteur, à quelque endroit qu'il soit dans la filière, recherche une garantie de constance de qualité pour un produit considéré. Encore faut-il que l'effort qu'il exige de la part du fournisseur en amont se traduise par une valeur ajoutée. C'est l'absence de valeur ajoutée, à tous les niveaux de la filière, qui explique en partie les

Résumé

La filière viande est confrontée à un double problème de réduction des coûts de production, et d'amélioration de la qualité des produits. Parmi les principaux axes explorés par la Recherche dans ce domaine, l'attention a été focalisée sur la physiologie de la croissance, sa maîtrise par la nutrition et la sélection et enfin la technologie de la viande.

Les caractéristiques biologiques des fibres musculaires conditionnent en partie les caractéristiques qualitatives des muscles. Il est donc important de bien connaître les mécanismes de mise en place des différents types de fibres au cours de la différenciation. Par ailleurs, l'étude du contrôle nutritionnel et hormonal et du déterminisme génétique de l'évolution des fibres, au cours du développement, doit permettre de proposer des méthodes d'élevage adaptées à l'élaboration d'un produit capable de satisfaire la filière et le consommateur.

Un effort important est consacré à la mise au point de méthodes d'appréciation de la qualité du produit pour remplacer le système de cotation actuel reposant sur une appréciation subjective de la carcasse. Il s'agit de mesurer plus précisément le rendement en muscles, mais aussi les caractéristiques de cette matière première qui déterminent les qualités organoleptiques et hygiéniques de la viande.

La maîtrise des procédés de transformation, depuis la technologie d'abattage, le ressuyage, l'automatisation de la découpe et du dessossage, jusqu'aux techniques de conditionnement et de restructuring de la viande sont autant de secteurs de recherches générateurs de progrès à moyen terme. Enfin, la maîtrise de la qualité nécessite une connaissance approfondie de la biochimie de la transformation du muscle en viande après l'abattage.

difficultés financières qu'elle rencontre. Mais cet effort ne pourra se développer que quand on disposera d'outils fiables, et de mise en œuvre simple, pour mesurer cette qualité et la contrôler tant au niveau de la carcasse que de la viande.

Les multiples facteurs qui déterminent la qualité de la viande sont cependant aujourd'hui mieux cernés. Les uns semblent étroitement liés à l'animal, plus particulièrement aux caractéristiques biologiques du muscle (Valin 1988) (type de fibres, teneur et nature du collagène, teneurs en pigments et en lipides intramusculaires, teneur en glycogène...), les autres dépendent des conditions de transformation du muscle en viande, plus particulièrement de sa maturation (Ouali 1990). Maîtriser l'ensemble de ces facteurs en associant les voies génétiques, nutritionnelles et technologiques, devrait permettre d'améliorer les qualités organoleptiques des viandes consommées en l'état (viandes à griller). Elles ne représentent toutefois que 30 à 40 % de la musculature chez un bovin. Le reste (viande à braiser et à bouillir) voit aussi sa consommation baisser (Mainsant 1990) car son temps de cuisson trop long s'accorde mal avec un changement de mode de vie des consommateurs. Par ailleurs son prix de revient trop élevé, comparativement à la viande de porc et de volaille, condamne son emploi comme matière première dans des préparations à base de viande. Il doit donc être revalorisé soit par l'acquisition d'un statut recherché de « viande de bœuf » dans des plats cuisinés portant cette appellation, soit par la mise au point de nouveaux procédés de préparation tels que la restructuration.

Ce panorama de la situation montre que le salut de la filière dépend en partie d'une meilleure connaissance des mécanismes biologiques, des résultats des recherches en cours et des innovations envisageables.

Notre objectif n'est pas de dresser un tableau exhaustif de l'ensemble de ces travaux, mais de présenter les principaux axes explorés par la Recherche, principalement à l'INRA, tout au long de la filière et destinés à réduire les coûts de production, à améliorer la productivité des animaux et des outils industriels et la qualité des produits proposés aux consommateurs. Ils portent essentiellement sur la physiologie de la croissance, sur sa maîtrise par la sélection et la nutrition et sur la technologie de la viande.

1 / Physiologie de la croissance

C'est durant la vie fœtale que se mettent en place les tissus musculaires et osseux. Mieux appréhender chez le bovin, durant ce stade, l'ontogénèse de ces tissus, et par suite le déterminisme de leurs caractéristiques biologiques ultérieures, paraît fondamental si l'on veut mieux comprendre et maîtriser leur développe-

ment dans le sens d'une amélioration de la croissance musculaire et de la qualité de la viande. D'autant que le développement tissulaire durant cette phase est aussi méconnu chez les autres espèces de mammifères.

Le tissu musculaire est constitué de fibres dont les caractéristiques contractiles et métaboliques conditionnent en partie la transformation du muscle en viande (Robelin 1990), bien que la nature et l'importance des relations entre qualité de la viande et types de fibres soient encore à préciser. C'est ainsi qu'il existe une corrélation positive significative entre la proportion de fibres rouges et la saveur et la jutosité, entre la teneur en lipides intramusculaires et la saveur : les muscles à plus forte teneur en fibres rouges ont une teneur plus élevée en lipides intramusculaires, accompagnée d'une intensité de saveur supérieure (Valin *et al* 1982). Par ailleurs, les muscles à plus forte proportion de fibres glycolytiques, à contraction rapide présentent, après l'abattage, une chute de pH plus rapide et mûrissent plus vite (Valin 1988). Des travaux de recherches sont donc en cours pour préciser, durant la vie fœtale, la chronologie de la différenciation de ces fibres et les mécanismes de régulation. Ils tentent, notamment, de préciser si les différentes populations de fibres observées après la naissance ne sont pas issues de différentes lignées cellulaires, tel que cela a été décrit chez le poulet, et par suite déterminées génétiquement. Ces travaux seront complétés par l'étude de la différenciation d'autres cellules présentes dans le tissu musculaire (adipocytes, fibroblastes) pouvant jouer un rôle dans l'élaboration des qualités de la viande telles que la saveur et la tendreté. Ils permettront de faire la part, à la naissance, du déterminisme génétique et de ce qui peut être modifié au cours de la période d'élevage.

L'état de développement du squelette à la naissance conditionne, quant à lui, le format adulte de l'animal et donc, indirectement, sa vitesse de croissance et sa composition corporelle à un poids donné. S'assurer d'un développement optimal du squelette durant la vie fœtale représente donc un objectif nécessaire pour envisager une croissance musculaire maximale ultérieurement. Des recherches ont donc été mises en place sur ce tissu, à deux niveaux : les premières visent à préciser les mécanismes de régulation des transports phosphocalciques placentaires qui conditionnent la minéralisation du squelette fœtal ; les secondes approfondissent les mécanismes de régulation de l'activité des cellules osseuses. Des méthodes d'évaluation de plus en plus spécifiques (histomorphométrie et dosage sérique de l'ostéocalcine, peptide synthétisé uniquement par les ostéoblastes, cellules qui élaborent la matrice osseuse) sont mises au point pour apprécier le rôle de divers facteurs de régulation de la croissance osseuse (Pastoureau 1990).

Ainsi, d'ici quelques années, on devrait être en mesure de préciser non seulement ce qui relève du déterminisme génétique, mais également ce qui peut-être modifié durant la vie fœtale, soit par l'intermédiaire de la mère soit directement par action exogène sur le fœtus.

La qualité de la viande est fonction des caractéristiques des fibres musculaires. L'étude de leur différenciation au cours de la vie fœtale permettra de faire la part du déterminisme génétique et de ce qui peut être modifié ultérieurement par les conditions d'élevage.

2 / Maîtrise du développement tissulaire et des caractéristiques biologiques des muscles au cours de la période d'élevage

2.1 / Par le biais de la sélection

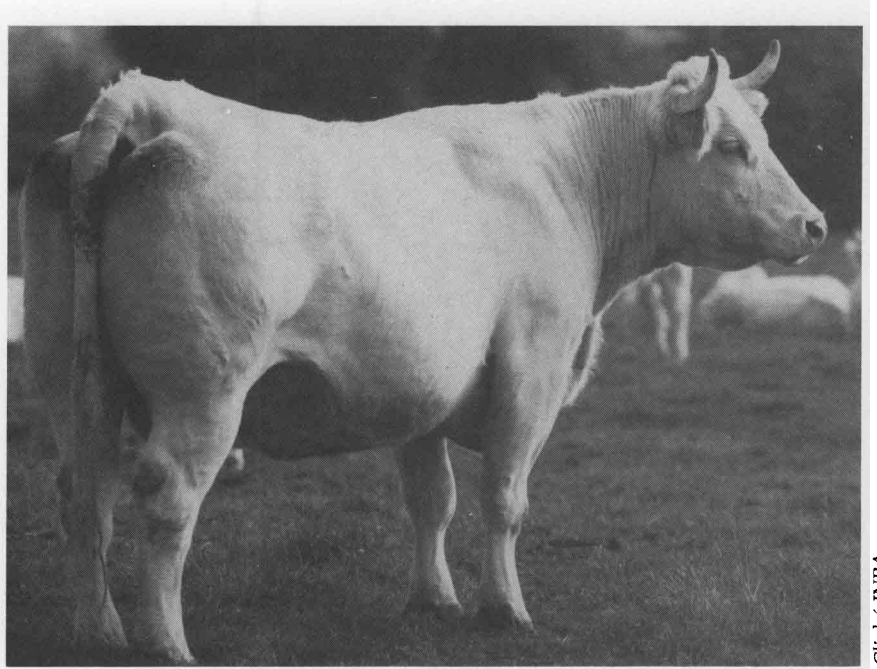
La mise en place d'une sélection permettant d'améliorer la qualité de la viande suppose l'existence d'une variabilité génétique et d'une héritabilité suffisantes des caractéristiques biologiques des muscles. Or, l'analyse des principales études réalisées dans le monde (Renand 1990) montre qu'il existe bien une variabilité d'origine génétique non négligeable pour les qualités de la viande. Elle autorise l'idée qu'une amélioration génétique de ces caractéristiques est possible. C'est notamment le cas de la tendreté - principale qualité recherchée pour la viande bovine - pour laquelle une amélioration est envisageable, simultanément à une amélioration de la croissance musculaire.

Des travaux ont donc été engagés à l'INRA pour tenter d'analyser expérimentalement, en race à viande (Charolaise), les répercussions d'une sélection de la capacité de croissance musculaire sur les aptitudes bouchères des bovins. Ils ont pour objectif d'approfondir les connaissances du déterminisme génétique des mécanismes qui régissent les relations entre la croissance musculaire et les caractéristiques biologiques des muscles, conditionnant la qualité de la viande. Ils permettront ainsi, de raisonner un choix d'objectifs de sélection pertinents et de proposer pour le futur des méthodes de sélection adaptées aux races à viande.

Il est important par ailleurs, dans le prolongement des études sur l'évolution des caractéristiques biologiques musculaires, de quantifier la transmission de ces caractéristiques au niveau de la descendance. Cette connaissance permettrait notamment d'orienter le choix des futurs reproducteurs vers la production d'une viande de meilleure qualité. Des programmes importants de recherches sont donc mis en place à l'INRA, soutenus par le Ministère de la Recherche et de la Technologie et les Organisations professionnelles des races Limousine et Charolaise, qui visent à préciser l'héritabilité de ces caractéristiques musculaires.

2.2 / Par le biais de la nutrition

Le nombre de fibres musculaires étant pratiquement déterminé à la naissance, l'amélioration de la croissance musculaire post-natale ne peut s'envisager que par une synthèse protéique intense (le poids de protéines à la naissance, comme le poids de muscle, peut être multiplié par 30 au stade adulte) et un accroissement du diamètre des fibres musculaires (Robelin 1990). Il y a toutefois, pour chaque fibre, une taille maximale imposée par la fonction normale du muscle. Les facteurs d'élevage tels que la nutrition (énergétique et azotée) sont donc prépondérants pour révéler au maximum



Cliché INRA

Des travaux sont engagés à l'INRA pour analyser, en race Charolaise, les répercussions d'une sélection de la capacité de croissance musculaire sur les aptitudes bouchères.

le potentiel génétique de l'animal. Les lois générales d'action du niveau nutritionnel sur la croissance musculaire, mais aussi sur le développement des tissus adipeux, ont été précisées (Micol *et al* 1990). Des tables d'apports alimentaires recommandés (Geay et Micol 1988) et de la valeur des aliments ont été proposées par l'INRA, permettant de satisfaire au mieux les besoins de croissance de l'animal. Il est dès lors possible de conduire mieux que par le passé un animal d'une race donnée, en modulant sa vitesse de croissance, selon l'âge, par le biais du niveau alimentaire. On peut, ainsi, limiter la formation excessive des dépôts adipeux, tout en assurant une qualité de carcasse suffisante et une croissance musculaire proche du potentiel. Une meilleure maîtrise de la répartition tissulaire pourrait toutefois être envisagée par le biais d'un contrôle hormonal de la croissance (Geay 1990).

Diverses études récentes mettent aussi en évidence l'importance de la qualité des nutriments énergétiques (acétate, corps cétoniques, acides gras longs, triglycérides, glucose...) et azotés (acides aminés) mis à la disposition du muscle sur la protéinogénèse; l'équilibre de ces nutriments pouvant jouer également sur l'état hormonal de l'animal et orienter le métabolisme protéique et lipidique. C'est ainsi que chez le veau préruminant la substitution partielle d'acétate, de glucose ou d'acides gras à chaîne moyenne à une partie des acides gras longs de l'aliment d'allaitement a permis d'accroître de 12 % la fixation de protéines et de réduire d'autant le dépôt de lipides (Vermorel *et al* 1974; Aurousseau 1989). C'est dans cette voie que se développent maintenant les recherches. Réalisées à la fois sur animal entier et, de plus en plus, sur les principaux organes (tractus digestif, foie) et les groupes de muscles, ces études visent à mieux comprendre les

mécanismes mis en jeu. Il s'agit d'orienter l'utilisation des nutriments énergétiques vers la fourniture d'énergie libre (ATP) pour la protéinogénèse plutôt que pour la lipogénèse. L'objectif est de définir les besoins spécifiques du tissu musculaire en croissance, de maîtriser l'orientation du métabolisme des nutriments, notamment au niveau du foie, afin de mieux satisfaire ces besoins et, enfin, de préciser la nature des nutriments absorbables au niveau intestinal, capables d'orienter ce métabolisme et de satisfaire les besoins musculaires. Ces études devraient également déboucher sur une meilleure maîtrise de l'importance et de la nature des lipides intramusculaires. Ceux-ci, comme on l'a vu précédemment, participent étroitement à la flaveur et à la jutosité de la viande. Toutefois, seuls les phospholipides semblent en être la cause, les triglycérides devant être limités car plutôt néfastes à la santé du consommateur.

Si le nombre de fibres musculaires paraît fixé à la naissance, sur le plan qualitatif leurs caractéristiques métaboliques et fonctionnelles pourraient être modifiées, comme le sont d'autres caractéristiques musculaires (teneur en lipides, en collagène, solubilité du collagène..) par les facteurs d'élevage : niveau nutritionnel induisant le rythme de croissance, facteurs hormonaux endogènes ou exogènes, mode de stabulation entravant plus ou moins les mouvements des animaux. C'est ainsi que des boeufs de 2 ans soumis à une implantation de stéroïdes durant 60 jours, ont présenté à l'abattage une modification de la composition et du typage des fibres, qui s'est traduite par une maturation moins rapide et une moindre tendreté de la viande (Ouali *et al* 1988). Un vaste ensemble

d'études a été mis en place, en race à viande (Limousine), pour analyser l'évolution de l'ensemble de ces caractéristiques musculaires durant la vie post-natale ainsi que l'importance relative de différents facteurs d'élevage tels que l'âge, la gestation suivie de la parturition, les rythmes de croissance et les facteurs hormonaux exogènes. L'ensemble de ces études va permettre tout d'abord de préciser ce qui est acquis à la naissance. Cela pourrait ainsi conduire à proposer une méthode de prévision des aptitudes à la production de viande chez le veau nouveau-né. Par ailleurs, ces études servent de base à l'élaboration de stratégies de conduites, d'itinéraires de productions, intégrant les contraintes de l'élevage et les objectifs de la production de viande : diminuer les coûts et améliorer la qualité. D'autres travaux sont aussi engagés à l'INRA sur cet axe. Ils visent une meilleure valorisation de la viande bovine en s'appuyant sur son image de qualité, tout en prospectant les processus d'extensification des ressources herbagères. Le ruminant est, certes, un mauvais transformateur des protéines végétales en viande consommable, comparativement au monogastrique (6 à 7 g de protéines animales consommables produites par un boeuf de 3 ans pour 100 g de protéines ingérées, contre 20 à 22 g produites par un poulet). Le ruminant, en revanche, présente l'avantage de pouvoir utiliser les parties végétatives des plantes fourragères et de valoriser ainsi et entretenir les surfaces nécessairement couvertes d'herbe. C'est dans cet esprit qu'ont été mis en place divers travaux de recherches. Les uns visent à préciser les modalités d'élaboration d'une viande capable de satisfaire un consommateur gourmet (20 % de la population consommatrice de viande) à partir de génisses et de jeunes vaches de race à viande (Limousines), conduites selon des schémas de plus en plus étalés dans le temps (de 24 à 43 mois), incluant pour certaines un vêlage avant l'abattage. Les autres cherchent à définir les possibilités de mise en place d'une production de viande de qualité à partir d'animaux laitiers, valorisant des ressources en herbe avec peu d'intrants complémentaires. Cette prospective se situe dans les conditions herbagères de l'Ouest, en complémentarité d'une production laitière spécialisée.

L'ensemble de toutes ces études devrait donc permettre, dans les prochaines années, de mieux maîtriser la production et la composition des muscles dans des conditions économiques d'élaboration.

3 / Estimation de la qualité des carcasses et des viandes

Un des freins à l'effort de qualité de la filière est, comme nous l'avons signalé précédemment, l'ignorance dans laquelle elle se trouve de la composition de sa matière première et de la qualité des produits qu'elle met sur le marché. Ceci est dû à l'absence de moyens permettant de les caractériser objectivement.

Les systèmes de cotation en vigueur pour définir la valeur des carcasses, et par suite leur



De nombreuses études ont été mises en place pour analyser, en race Limousine, l'évolution des caractéristiques musculaires au cours de la vie de l'animal et l'importance relative des différents facteurs d'élevage.

prix, reposent en effet sur une appréciation subjective de la conformation et de l'état d'engraissement de ces carcasses. Ces systèmes sont critiquables à bien des égards : ils manquent de reproductibilité dans le temps et l'espace ; la variabilité intraclasse du rendement en viande peut surpasser la variabilité interclasse ; mis à part l'introduction d'animaux culards dans la comparaison, la relation conformation/répartition des masses musculaires et la relation entre ce classement et la qualité de la viande dans l'assiette du consommateur sont faibles. Dans un premier temps des travaux ont été réalisés au Danemark et en France visant à automatiser, à l'aide d'un robot, le jugement de la conformation et de l'état d'engraissement, selon les normes de la cotation EUROPA, assurant ainsi l'homogénéité des jugements dans le temps et l'espace. Ces travaux sont arrivés au stade de la réalisation de prototypes actuellement testés en sites industriels. Ils déboucheront à court terme sur des applications.

La prédiction précise de la mesure du rendement en viande de la carcasse est difficile à atteindre dans le cas des bovins, alors que ce problème est relativement bien résolu dans le cas des porcins. La difficulté avec l'espèce bovine provient de la spécificité des caractéristiques des carcasses des animaux, qui se traduit par une distribution diffuse des tissus adipeux compliquant la mise en œuvre de techniques indirectes d'estimation de la composition. Théoriquement, l'utilisation de scanner X ou RMN permet de résoudre le problème avec une très grande précision. Mais l'utilisation en abattoir de ces techniques n'est guère envisageable à moyen terme, compte tenu de leur coût et de l'absence de développement de ces outils en dehors des applications médicales. Les recherches en cours explorent plusieurs pistes, toutes relatives à la mise en œuvre de méthodes indirectes, donc nécessitant des étalonnages. Ainsi au Danemark sont testées des techniques dérivant de celles utilisées sur les carcasses de porc, et en Grande Bretagne la possibilité d'une mesure du pourcentage de tissus adipeux par le biais d'une technique ultrasonore. Dans l'état actuellement connu de leur développement, la précision de ces techniques n'est pas encore suffisante pour que leur utilisation soit possible dans la pratique. D'autres voies sont également explorées, en particulier à l'INRA, qui reposent sur une analyse quantitative de la conformation et de la charnure des carcasses, relevant, pour une application en continu, de la mise en œuvre de techniques d'analyses d'images. Cette approche permettrait d'accéder, au moins dans un premier temps, à la détermination du rapport muscle sur os ; ceci améliorerait très sensiblement le système de cotation en vigueur.

Le démontage, de plus en plus précoce après l'abattage, de tout ou partie de la carcasse fournit une matière première destinée à être plus ou moins profondément transformée et dont on doit connaître assez précisément la composition élémentaire (teneur en protéines, lipides...) pour pouvoir ajuster la composition des produits finaux. A cette fin, des essais de méthodes optiques indirectes ont déjà été tentés qui ont donné le jour à des applications. Les efforts des chercheurs de l'INRA portent main-

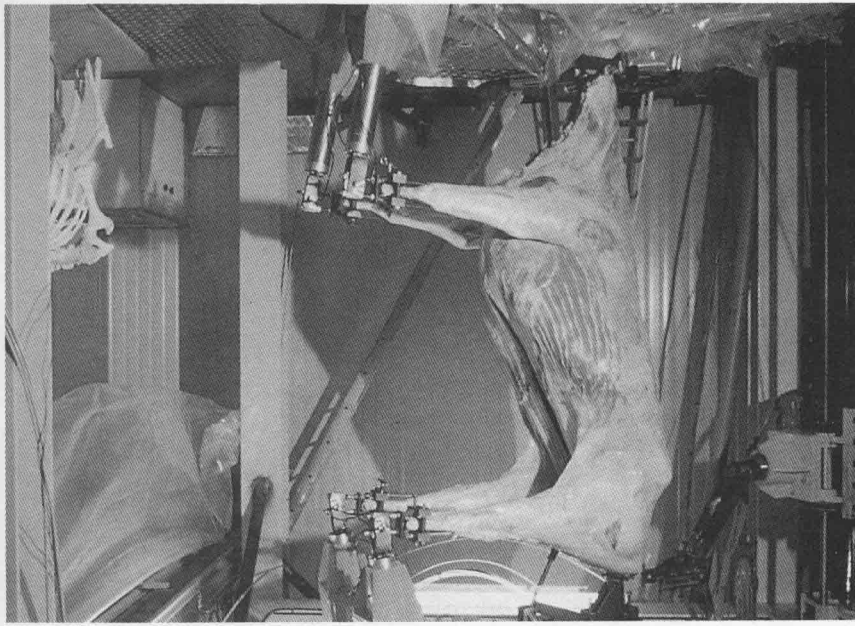
tenant sur le développement de méthodes directes utilisables en continu et reposant soit sur l'utilisation des rayons X soit sur des techniques de RMN bas champ pour certaines matières premières ou produits intermédiaires. La faisabilité de ces méthodes est déjà largement démontrée, la réalisation des prototypes est tout à fait envisageable à moyen terme.

Enfin, l'appréciation de caractéristiques qualitatives de la matière première, telles que la qualité hygiénique de celle-ci et ses qualités organoleptiques, en particulier la tendreté dans le cas des bovins, font l'objet de travaux importants. Certains visent à doter l'industrie des sondes nécessaires à la caractérisation des flores polluant les carcasses. L'aboutissement de ces travaux est tout à fait probable à court terme. En revanche, la mesure de la texture et donc de la tendreté potentielle de la viande, d'une manière non destructive et très rapide, voire en continu, ne sera pas réalisable à court terme compte tenu de la difficulté du problème. Mais des recherches intensives sont consacrées à ce thème tant en France (INRA) qu'aux Etats Unis et certains progrès sont facilement concevables. Ainsi, certaines caractéristiques qualitatives du tissu conjonctif comme sa tendreté dépendent de la maturité des animaux c'est à dire de leur âge physiologique à l'abattage. La caractérisation de cette maturité physiologique peut s'appuyer sur la mesure de la teneur en pigments des muscles par l'intermédiaire de sondes et/ou sur l'appréciation du degré d'ossification de certains cartilages, pouvant relever de la mise en œuvre de techniques d'analyse d'images. Dans le cas des bovins il serait particulièrement utile de disposer d'une méthode non destructive de mesure de la valeur absolue du degré de maturation *post-mortem* de la viande. Cela revient pratiquement à estimer la tendreté potentielle des muscles nobles (à griller), pauvres en tissu conjonctif. Les travaux récents réalisés à l'INRA (Lepetit *et al* 1986) ont permis de mettre au point une telle méthode de mesure, non destructive pour l'échantillon sur lequel elle est appliquée. Le développement, à partir de cette méthode, d'un test utilisable en site industriel paraît envisageable à moyen terme. Compte tenu de la très grande variabilité de vitesse de maturation qui existe entre animaux, un tel test permettra de trier les animaux sur ce caractère et d'optimiser le temps de maturation.

4 / Maîtrise des procédés

Comme nous le faisons remarquer dans l'introduction, la réduction des coûts dans la filière nécessite un effort important de mécanisation et d'automatisation. Toutefois, l'introduction d'innovations doit tenir compte de l'ensemble des contraintes qui s'imposent à cette filière, afin d'éviter que l'amélioration d'une opération unitaire puisse engendrer des effets pervers sur certaines autres. Ainsi, optimiser le ressuyage en ne tenant compte que de la limitation des pertes de poids a eu des conséquences néfastes sur la tendreté de la viande. Son correctif, la stimulation électrique, a pu paraître décevant à bon nombre alors que cette

Actuellement, la valeur des carcasses est basée sur leur conformation et leur état d'engraissement. De nouvelles méthodes d'estimation des critères tels que le rapport muscle/os ou le pourcentage de tissu adipeux permettront une appréciation plus objective de leur qualité.



Cliché INRA/P. Salé

Installation pour l'étude du désossage automatique de la carcasse de bovin.

technique peut potentiellement permettre de maîtriser la biochimie de la transformation du muscle en viande. Un nouveau procédé de stimulation électrique pilotée vient d'être réalisé par l'INRA en collaboration avec un équipementier.

Alors que la filière maîtrise les chaînes d'abattage à cadence élevée, il apparaît maintenant nécessaire d'aborder les problèmes de technologie de l'abattage en tenant compte de la physiologie de l'animal, tant pour maîtriser les conséquences du stress dû à cette opération sur la qualité de la viande, que pour minimiser la souffrance de l'animal, dans des conditions compatibles avec les contraintes économiques. Des travaux dans ce sens sont entrepris dans plusieurs pays qui visent en particulier la mise au point de méthodes d'abattage électrique. De telles méthodes permettent en effet de provoquer une mort instantanée et d'assurer une efficacité de l'abattage indépendante de la précision ou de la technicité de l'homme ou de la machine qui réalisent la saignée. Les façons de réaliser un arrêt cardiaque immédiat à l'abattage sont maintenant très largement documentées, mais l'insertion d'une telle opération sur la chaîne implique encore des travaux de développement (problème de cadence, conditions de la saignée...).

Le ressuyage est une opération très sensible pour la filière. Or, si on sait limiter les pertes de poids durant cette opération par une réfrigération rapide, c'est le plus souvent au détriment de la qualité de la viande et en particulier de la tendreté. Les recherches entreprises visent donc à maîtriser la perte de poids, tout en préservant la qualité du produit, par une bonne gestion de l'évolution des profils de température ou de concentration en eau des viandes au cours de leur réfrigération et de leur stockage. Ces recherches se focalisent plus particulièrement sur l'étude des échanges à l'interface air/

produit, l'obtention des coefficients de transfert chaleur-matière et la mesure de la diffusivité de l'eau dans la viande. La qualité hygiénique des produits réfrigérés dépendant de la prolifération microbienne à la surface des produits, cette dernière peut être contrôlée par la maîtrise de l'activité de l'eau de cette surface. Ces études doivent donc permettre d'acquiescer des bases scientifiques suffisantes pour optimiser le ressuyage traité jusqu'ici sur la base d'extrapolation de données obtenues dans des conditions par trop éloignées de celles qui prévalent dans l'industrie de la viande.

Le désossage et la découpe, gros consommateurs de main d'oeuvre, constituent un point de la filière où des gains de productivité sont tout à fait indispensables. Au cours des dernières années, on a vu en France apparaître et se développer avec l'aide de spécialistes de l'équipement des techniques d'aide au désossage manuel qui connaissent des applications pratiques. Cette approche du problème est intéressante car elle engendre des gains de productivité tout à fait significatifs, tout en s'intégrant assez facilement dans l'organisation classique des structures existantes. A plus long terme, la robotisation des opérations de découpe et de désossage constituera certainement une solution élégante de ce problème. Toutefois l'automatisation totale du désossage est une tâche très compliquée, compte tenu de l'extrême variabilité de forme, de composition, de résistance mécanique des carcasses. Ceci implique le développement d'un outil capable de s'adapter aux contraintes imposées par les différentes carcasses. Les études en cours, à l'INRA en particulier, ont démontré la faisabilité d'une robotisation de cette opération. Elles devraient permettre à court terme d'aborder la réalisation de prototypes dédiés, qu'il conviendra alors de tester en site industriel pour résoudre, entre autre, les problèmes de cadence.

L'utilisation des techniques de conditionnement a énormément progressé au cours des dernières années. Outre la protection - et la conservation des produits, la filière a commencé à utiliser l'emballage en tant qu'outil privilégié du marketing, destiné à mettre en valeur le produit. Conservation sous vide et en atmosphère contrôlée ont progressé en fiabilité au point que la filière viande bovine a pu mettre en oeuvre des techniques de conditionnement dans lesquelles la viande n'est plus visible. Ceci impose alors d'être certain de la qualité du produit à l'ouverture des emballages. Mais des progrès sont encore possibles, y compris dans le cas des viandes bovines. En particulier, des études ont montré que la conservation et le stockage des viandes bovines à pH élevé était envisageable sous atmosphère de CO₂ pur, permettant alors un très bon contrôle de la microbiologie du produit ainsi que de sa couleur. Les recherches en cours sur les méthodes de conservation sous vide visent surtout à améliorer la sûreté du procédé en l'associant à l'utilisation de flores microbiennes assurant une meilleure inhibition du développement des bactéries d'altérations, voire de certains germes pathogènes susceptibles d'être

présents sur les produits. Par ailleurs, des efforts de recherches très importants sont actuellement consacrés à réduire les risques de recontamination lors du processus d'emballage. La filière viande accède maintenant au concept de salle blanche.

Au chapitre des procédés, il convient enfin d'évoquer la restructuration des viandes. On a vu qu'une part importante de la musculature (60 à 70 %) ne peut, en l'état, fournir une viande à cuisson rapide (viande à griller ou à rôtir) du fait des caractéristiques du collagène qu'elle comporte. Une véritable innovation technologique était nécessaire pour réduire cette proportion, voire pour l'annuler. Une invention française a permis de breveter un procédé de destruction des types de muscles précédents, permettant dans un second temps, de reconstituer un produit possédant la structure fibreuse de la viande et pouvant être cuit sur le grill ou au four. L'INRA participe activement à l'industrialisation de ce procédé.

5 / Biochimie de la transformation du muscle en viande

Dans le cas des viandes bovines, deux étapes importantes de leur élaboration vont conditionner leur qualité : la période précédant l'abattage et la période qui le suit, durant laquelle a lieu le phénomène de maturation. Les problèmes qu'elles soulèvent retiennent particulièrement l'attention des chercheurs.

Sous l'effet du stress du transport avant l'abattage, certains animaux épuisent leurs réserves énergétiques en glycogène musculaire. Après l'abattage, cette insuffisance se traduit par une trop faible acidification des muscles conduisant à des défauts de couleur, à une mauvaise conservation à l'état réfrigéré et à une insuffisance, voire une absence, de maturation. S'il est possible de pallier en partie ces défauts par le biais de techniques de conditionnement ad hoc, il serait toutefois préférable de disposer de procédés permettant aux animaux de reconstituer rapidement leurs réserves glycoliques avant d'être abattus. Par exemple, l'ITEB a récemment mis au point une technique nutritionnelle qui repose sur la distribution de sorbitol aux animaux, avant l'abattage.

Le phénomène de maturation, quant à lui, est de toute première importance puisqu'il conditionne la tendreté de la viande proposée au consommateur. Des travaux importants ont été entrepris, afin de comprendre les mécanismes biochimiques de la maturation (Ouali 1990). Ces recherches ont bien mis en évidence, comme on l'a évoqué au début de cet article, l'influence des caractéristiques musculaires - type de fibres - sur la vitesse et l'intensité de la maturation et révéla l'existence de mécanismes enzymatiques et non enzymatiques d'attendrissement post-mortem de la viande. Ils ont également montré l'importance de la phase d'acidification, qui suit immédiatement l'abattage, sur la cinétique de l'attendrissement ultérieur. L'en-

semble des connaissances acquises devrait permettre, à moyen terme, de modéliser ces transformations. Ceci peut conduire soit à adapter l'outil d'abattage en vue de l'optimisation de la maturation, soit pour un outil industriel donné, à définir les conditions optimales de son utilisation afin de fournir une viande tendre aux consommateurs.

Mais, au cours de la maturation, d'autres modifications biochimiques se déroulent, qui n'ont pas des retombées bénéfiques sur les caractéristiques du produit. En particulier, la myoglobine, pigment de la viande, s'oxyde progressivement, ce qui altère la couleur du produit jusqu'à le rendre impropre à la mise en vente. Si, sur le plan technologique, il est possible de retarder l'apparition de ce phénomène, il existe une variabilité très importante, entre animaux et entre muscles, dans la stabilité de la couleur qui, à technologie identique, conduit à des résultats très différents. Les recherches en cours, tant en France qu'aux Etats Unis, visent à améliorer la connaissance du mécanisme d'oxydation de la myoglobine. Celui-ci dépend beaucoup de l'environnement du pigment dans la fibre, donc du type de fibre et il est lié au mécanisme d'oxydation des lipides. Ces recherches doivent permettre d'identifier les caractéristiques biologiques des muscles les plus favorables à la stabilité de la couleur ; mais elles doivent également permettre de développer des techniques de conditionnement sur des bases moins empiriques.

Conclusion

Ce tour d'horizon bien qu'incomplet montre néanmoins que la filière viande bovine peut espérer profiter à court et à moyen termes de percées scientifiques nouvelles qui devraient lui permettre de continuer à améliorer sa productivité et les qualités de ses produits et, fait nouveau, à mieux prendre en compte et à maîtriser les contraintes nouvelles que lui impose son environnement.

Les progrès de la filière viande bovine ne dépendent cependant pas uniquement des recherches évoquées. D'autres recherches, passées sous silence, y contribuent : non seulement dans les 3 domaines évoqués (Génétique, Elevage, Technologie de la Viande), mais encore en Pathologie, en Economie et en Physiologie de la Reproduction. Certaines d'entre elles sont présentées dans cette revue. Elles doivent être confortées simultanément par des recherches dans le domaine de la nutrition humaine, afin que soit parfaitement cerné le statut nutritionnel des viandes, bovines en particulier, et par des recherches sur le comportement des consommateurs vis à vis de ces viandes. Nous ne sommes plus, en effet, à l'époque où il faut apprendre aux consommateurs à manger ce que l'on produit, mais bien à celle où l'on doit produire ce qu'ils souhaitent acheter.

Connaître les mécanismes biochimiques de la transformation du muscle en viande permettra de définir les conditions conduisant à une tendreté maximum.

Références bibliographiques

- AUROUSSEAU B., 1989. Application à l'alimentation du jeune préruminant des acides gras à chaîne moyenne : conséquences sur la croissance et la composition corporelle du veau et de l'agneau de boucherie. Thèse de l'Université de Bourgogne. 565 pp.
- GEAY Y., 1990. Diverses possibilités pharmacologiques de modifier la croissance et l'efficacité alimentaire des bovins. In : Croissance des bovins et qualité de la viande. R.G. Guilhermet et Y. Geay (Ed.) ENSAR Publ., Rennes.
- GEAY Y., MICOL D., 1988. Alimentation des bovins en croissance et à l'engrais. In : Alimentation des Bovins, Ovins et Caprins. R.Jarrige (Ed), INRA Publ. p.213-249.
- LEPETIT J., SALE P., OUALI A., 1986. Post-mortem evolution of rheological properties of the myofibrillar structure. *Meat Sci.*, 16, 161-179.
- MAINSANT P., 1990. Perspectives sur le marché C.E.E. et facteurs de la consommation. In : Croissance des bovins et qualité de la viande. R.G. Guilhermet et Y. Geay (Ed). ENSAR Publ., Rennes, p.273-289.
- MICOL D., ROBÉLIN J., 1990. Evolution de la Composition Corporelle et Facteurs Zootechniques de Variation. In : Croissance des bovins et qualité de la viande. R.G. Guilhermet et Y. Geay (Ed). ENSAR Publ., Rennes, p.15-30.
- OUALI A., ZABARI M., RENOUE J.P., TOURAILLE C., KOPP J., BONNET M., VALIN C., 1988. Anabolic Agents in Beef Production : Effects on Muscle Traits and Meat Quality. *Meat Sci.*, 24, 151-161.
- OUALI A., 1990. Meat tenderization : Possible causes and mechanisms. A review. *Journal of Muscle Foods*, 1, 129-165.
- PASTOUREAU P., 1990. Physiologie du développement du tissu osseux. In : Croissance des Bovins et Qualité de la Viande. R.G. Guilhermet et Y. Geay (Ed). ENSAR Publ., Rennes, p. 117-132.
- RENAND G., 1990. Déterminisme génétique des caractéristiques des carcasses et des viandes. In : Croissance des bovins et qualité de la viande. R.G. Guilhermet et Y. Geay (Ed). ENSAR publ., Rennes, p. 31-42.
- ROBÉLIN J., 1990. Différenciation, Croissance et Développement Cellulaire du Tissu Musculaire. In : Croissance des bovins et qualité de la viande. R.G. Guilhermet et Y. Geay (Ed). ENSAR Publ., Rennes, p.153-176.
- VALIN C., 1988. Différenciation du tissu musculaire. Conséquences technologiques pour la filière viande. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 28, 845-856.
- VALIN C., TOURAILLE C., VIGNERON P., ASHMORE C.R., 1982. *Meat Sci.*, 6, 257-264.
- VERMOREL M., BOUVIER J.C., THIVEND P., TOULLEC R., 1974. Utilisation énergétique des aliments d'allaitement par le veau préruminant à l'engrais à différents poids. In : Proc. -th Symp. Energy Metabolism of Farm Animal. K.M. Menke (Ed), EAAP n°14, p. 143-146

Summary

Ways of improving productivity and quality in beef meat production and transformation.

It is necessary for the whole process of meat production, from animal husbandry to the meat industry, to try to reduce costs and increase quality. Among the major aspects taken into account by researchers, attention is focused in this article on growth physiology, its control by nutrition and breeding, and finally meat technology.

Biological characteristics of muscle fibers are closely related to meat quality. As a consequence, the knowledge of the ontogeny of various kinds of muscle fibers in the fetal calf is particularly relevant. Studies on nutritional and hormonal control of muscle growth as well, as the genetic basis of the development of muscular tissue may help to develop beef finishing systems able to produce meat acceptable for the industry and the consumers.

Objective methods of estimation of carcass and meat quality are also studied, in order to replace the subjective system based on carcass conformation which is still now currently used. The aim is to measure at slaughter, as accurately as possible, the meat yield of the carcass and also the biochemical characteristics of muscle which are responsible for meat quality.

Better processing control, from slaughtering, deboning, to conditioning and meat restructuring, also aids progress in the meat industry. Finally, a lot of research programs are devoted to biochemical transformation of muscle into meat after death.

GEAY Y., RENAND G., ROBÉLIN J., VALIN C., 1991. Possibilités d'améliorer la productivité et la qualité des produits de la filière viande. *INRA Prod. Anim.*, 4 (1), 41-48.

Réponses de la production et de la composition du lait de vache aux variations d'apports nutritifs

La production et la composition du lait varient en fonction des apports nutritifs, en particulier énergétiques. Mais quelle est la forme de ces réponses et sont-elles différentes selon le stade de lactation et le potentiel de production des animaux ?

Une augmentation du niveau d'alimentation énergétique des vaches laitières, très généralement réalisée par une distribution plus libérale d'aliment concentré, entraîne une augmentation de production laitière, qui suit la loi des rendements décroissants (Wiktorsson 1979, Gordon 1980, Broster et Thomas 1981, Rémond 1985, Leaver 1988). La diminution progressive de l'efficacité marginale des apports alimentaires a 2 causes principales : 1) Un accroissement de plus en plus faible de la quantité d'énergie réellement mise à la disposition des animaux, au fur et à mesure que l'apport de concentré s'accroît. Ce ralentissement est lié d'une part à la diminution de plus en plus

importante de la quantité de fourrage ingérée lorsqu'il est distribué à volonté (phénomène de substitution, Dulphy *et al* 1987), et d'autre part à l'accroissement de plus en plus faible de la digestibilité de la ration par suite de l'augmentation du niveau d'ingestion et de la proportion de l'aliment concentré dans la ration (Doreau et Rémond 1983, Vermorel *et al* 1987). 2) Une proportion décroissante de l'énergie supplémentaire réellement mise à la disposition de la mamelle. En effet, au fur et à mesure que la capacité maximale de production laitière est approchée, une part croissante de l'énergie disponible pour la production est déposée dans l'organisme de l'animal, essentiellement sous forme de lipides (Broster et Broster 1984). Inversement, pour des apports inférieurs à la couverture stricte des besoins, une partie de l'énergie utilisée pour la production laitière provient des réserves corporelles.

Résumé

L'objectif de cette étude bibliographique a été de préciser l'influence du stade de lactation, de l'âge, du niveau de production des animaux et de la durée de la sous(sur)-alimentation, sur la réponse de la production laitière et du taux protéique à des apports variables d'énergie. Soixante-six essais d'alimentation réalisés sur des vaches laitières produisant entre 9 et 29 kg/j (6 à 30 vaches/lot expérimental) et comportant au moins 3 niveaux d'apports énergétiques ont été utilisés. Ces apports énergétiques ont été exprimés en énergie réellement disponible pour l'animal (énergie nette de lactation, UFL). En début de lactation, la réponse de production laitière aux apports énergétiques a été linéaire et élevée (+ 0,9 kg de lait/UFL). En milieu de lactation et dans les essais de longue durée, cette réponse a été curvilinéaire. Lorsque les apports étaient inférieurs aux besoins, elle a été plus forte dans les essais de longue durée que dans ceux réalisés sur de courtes périodes en milieu de lactation (2,2 kg/UFL contre 1,3 kg/UFL, $P < 0,01$). La réponse du taux protéique aux apports énergétiques a été linéaire quelles que soient la période et la durée des essais. Elle a été 2 fois plus faible en début de lactation (0,3 g p.1000/UFL) qu'en milieu de lactation ou qu'au cours des essais de longue durée (0,6 g p.1000/UFL). La relation entre les variations de la production laitière et du taux protéique a été curvilinéaire et a dépendu du stade de lactation et du niveau de couverture des besoins énergétiques. Il n'a pas été possible de mettre en évidence d'effet important du niveau de production des animaux sur les réponses de la production laitière ou du taux protéique aux variations d'apports énergétiques.

Ces modifications de la digestion et de l'utilisation métabolique de l'énergie liées à des changements du niveau d'alimentation sont sujettes à des variations importantes d'un essai à l'autre (Gordon 1980). Différentes causes de cette variabilité ont déjà été mises en évidence ou suggérées. Elles relèvent soit des caractéristiques des animaux : stade physiologique (Broster *et al* 1985) ; état corporel (Larnicol 1984, Garnsworthy 1988, Jones et Garnsworthy 1989) ; capacité de production laitière (Wiktorsson 1971 et 1979, Johnson 1979, Gordon 1984, Coulon *et al* 1987), soit de leur nutrition autre qu'énergétique et en particulier de la satisfaction des besoins azotés. Il a en effet été montré (Rémond 1985, Vérité 1989) que la réponse de production laitière aux apports alimentaires azotés suivait également la loi des rendements décroissants. Enfin, la durée d'expérimentation peut aussi être un facteur de variation de la réponse de la production laitière aux apports énergétiques.

L'influence des apports énergétiques sur la teneur en protéines du lait est sujette aux mêmes variations. Elle a cependant fait l'objet de travaux de synthèse beaucoup moins nombreux et complets (Emery 1978, Rémond 1985, Sutton 1989, Spörndly 1989).

L'objectif de cette étude est de préciser la courbe de réponse de la quantité de lait produite et de ses teneurs en matières grasses et en protéines à des apports variables d'énergie, selon les caractéristiques des animaux et de leur alimentation, ainsi que selon la durée d'expérimentation. Elle a été réalisée avec des résultats bibliographiques, à partir desquels les variations d'apports énergétiques ont été exprimées dans le système d'énergie nette le plus récent et donc a priori le plus précis (Vermorel 1989).

1 / Données utilisées

1.1 / Origine et caractéristiques des données

Soixante-six essais d'alimentation, français (13) et étrangers (53) dans lesquels au moins 3 niveaux d'apports énergétiques (soit 216 lots expérimentaux) étaient comparés, ont été utilisés. Leurs caractéristiques détaillées sont précisées dans les tableaux 1 et 2. Dans chacun de ces essais, un des niveaux d'apport pouvait être considéré comme proche des recommandations proposées par Faverdin *et al* (1987) : pour les

Tableau 1. Description des essais utilisés.

Douze des 66 essais utilisés avaient été conduits en début de lactation (8 à 13 premières semaines, essais D), 33 en milieu de lactation (après le pic de production) sur une durée de 4 à 11 semaines (essais M), et 21 sur une durée de 18 à 40 semaines (essais L). Les lots expérimentaux étaient constitués de 6 à 30 vaches (primipares dans 13 essais ; multipares dans les autres) selon les essais. Le niveau de production des lots d'animaux a varié entre 9 et 29 kg/j de lait à 4 % de matières grasses (lait 4 %). Les rations utilisées étaient à base de foin (23), d'ensilage d'herbe (37) ou d'ensilage de maïs (6), très généralement offerts à volonté (51 essais). Elles étaient complémentées avec des aliments concentrés, composés dans la majorité des cas d'un mélange de céréales et de tourteaux, dont la proportion était comprise entre 0 et 80 % (40 % en moyenne) de la ration totale sur la base de la matière sèche (MS).

Dans tous les essais, les quantités d'aliments ingérées et de lait produites avaient été mesurées individuellement. Dans 53 d'entre eux (soit 172 lots expérimentaux), on disposait aussi du taux protéique (ou d'azote) du lait ou (pour 10 essais) de la teneur en MS délipidée du lait, dont les variations ont été assimilées à celles du taux protéique.

essais en milieu de lactation (M) et de longue durée (L), l'écart entre les besoins et les apports corrigés était en moyenne faible, de même que les variations de poids vif, lorsqu'elles étaient disponibles (tableau 2). Dans les essais réalisés en début de lactation (D), le déficit énergétique observé dans le lot témoin était en moyenne comparable à celui proposé dans les dernières recommandations françaises. Dans la plupart des essais, les besoins azotés des animaux étaient constamment couverts. Seuls 26 lots expérimentaux (conduits en milieu de lactation) ont reçu des rations avec des teneurs en MAT faibles (< 13 %) et croissant avec le niveau des apports énergétiques d'un lot à l'autre dans le même essai ; ils ont été analysés séparément.

Sur l'ensemble des lots expérimentaux initialement disponibles, 7 n'ont pas été utilisés pour l'analyse des variations de la production laitière, et 5 pour l'analyse des variations du taux protéique. Leurs résultats se situaient très largement en dehors de l'évolution générale observée (écart entre la valeur réelle et la valeur estimée supérieure à 2 écart-types).

1.2 / Analyse des données

Pour chaque lot expérimental de chaque essai, les apports et les besoins énergétiques ont été calculés en Unités Fourragères Lait (1 UFL = 7,1 MJ) d'énergie nette = 11,7 MJ d'énergie métabolisable) (Vermorel *et al* 1987). Les besoins ont été calculés à partir du poids vif des animaux et de la production de lait 4 %, les apports à partir des quantités ingérées d'aliments et de leur valeur énergétique. Celle-ci a été estimée, selon les informations disponibles dans chaque publication, à partir de leur teneur en énergie digestible ou métabolisable, selon les relations proposées par Vermorel *et al* (1987), de la composition chimique des aliments ou des tables de la valeur nutritive (INRA 1988). Ces apports ont ensuite été corrigés pour tenir compte de l'effet du niveau alimentaire et de la proportion de concentré dans la ration sur la valeur énergétique des rations (interactions digestives et métaboliques) (Vermorel *et al* 1987).

Les écarts de production laitière (lait 4 %) et de composition du lait (taux butyreux et taux protéique lorsqu'ils étaient disponibles) entre les lots sur(sous)-alimentés et le lot moyen ont d'autre part été calculés pour chaque essai. Ils ont été mis en liaison avec les écarts d'apports énergétiques corrigés correspondants. De cette manière, les erreurs d'estimation de la valeur des aliments n'ont qu'une influence marginale sur les résultats de la liaison entre les écarts de performances et les écarts d'apports énergétiques.

Cette liaison a été calculée par régression non linéaire selon le modèle mononucléaire simplifié : $Y = a(1 - b^x)$, où Y représente les variations de production laitière ou de taux protéique, et X les variations d'apports énergétiques corrigés. Lorsqu'il était plus approprié, le modèle linéaire : $Y = aX + b$ a été utilisé. Les différentes équations obtenues sont précisées au tableau 3.

Tableau 2. Principales caractéristiques des essais utilisés (les données de ce tableau sont des moyennes inter-essais qui ne peuvent être valablement utilisées pour calculer des rendements marginaux : tous les essais ne sont en effet pas représentés avec le même nombre de lots dans chaque niveau d'apport)

groupe d'essai	lot	n (1)	teneur en MAT de la ration (%)	concentré		fourrage (kg MS/j)	apports (UFL/j)	apports corrigés (UFL/j)	besoins (UFL/j)	lait 4 % (kg/j)	variation de poids (g/j)	variation par rapport au lot moyen			
				(kg MS/j)	(% MST)							lait 4 % (kg/j)	TB (g/kg)	TP (g/kg)	apports énergét. corrigés (UFL/j)
début de lactation primipares	B	5	15,7	5,2	49	5,7	9,7	8,3	12,1	17,4	-518	-1,5	1,5	-0,3	-1,9
	M	4	16,2	7,6	61	5,0	11,9	10,1	12,7	18,8	-300				
	H	4	17,2	9,2	64	5,2	14,1	12,2	13,7	20,9	43	1,1	-0,3	0,3	1,7
début de lactation multipares	B	7	15	5,0	39	8,4	12,6	11,5	14,0	21,1	-474	-2,1	0,8	-1,1	-1,8
	M	8	15,8	6,9	47	8,3	14,4	12,9	15,2	23,7	-309				
	H	6	15,8	8,6	53	7,9	15,9	14,1	16,1	25,6	-256	1,1	-1,0	0,8	1,2
milieu de lactation (2)	B	24	15,1	3,5	24	11,4	12,6	12,1	13,1	18,9	-139	-1,3	0,2	-0,8	-1,2
	M	25	15,7	5,4	34	11,0	14,5	13,6	13,7	20,2	53				
	H	30	15,6	7,7	45	9,8	16,1	14,7	13,9	20,8	182	0,8	-1,3	0,7	1,1
milieu de lactation (3)	B	10	10,1	2,3	18	12,6	11,9	11,4	12,3	17,2	-96	-2,6	1,2	-1,0	-2,2
	M	9	11,5	5,1	29	12,8	14,8	14,0	13,6	19,9	106				
	H	7	12,9	8,6	44	11,2	17,2	15,8	13,8	20,4	127	1,2	-0,6	1,4	1,6
lactation totale	B	28	15,9	4,2	33	9,0	11,6	10,8	12,3	17,4	-13	-1,9	0,6	-0,8	-1,3
	M	20	16,3	6,2	44	8,2	13,3	12,0	12,8	18,6	105				
	H	23	16,6	8,1	50	8,1	15,6	14,0	13,7	20,6	237	1,0	-0,8	0,7	1,3

- (1) : essais renseignés pour la production laitière
- (2) : essais où les besoins azotés étaient constamment couverts
- (3) : essais où les apports azotés n'étaient pas constamment couverts (variables d'un lot à l'autre d'un même essai)

L'influence du stade de lactation et de la durée de la période de sur(sous)-alimentation a été analysée en comparant les essais réalisés en début de lactation (D), en milieu de lactation (M) ou sur une longue durée (L). En raison du nombre réduit d'essais M et L réalisés avec des primipares, et de la faible plage de variation des apports énergétiques dans ces essais, l'effet de l'âge des animaux n'a pu être étudié qu'en début de lactation. Dans les essais M et L, les résultats observés sur primipares et multipares ont donc été traités ensemble. L'effet du niveau des apports azotés a été étudié en milieu de lactation, en comparant les essais où les besoins azotés étaient constamment couverts à ceux où la couverture de ces besoins n'était pas constamment réalisée. L'effet du niveau de production a été étudié sur les essais M et L conduits avec des multipares et où les besoins azotés étaient constamment couverts : les essais où le niveau de production du lot moyen était supérieur à 22 kg/j ont été comparés à ceux où ce niveau moyen était inférieur à 22 kg/j. Pour cette comparaison, la plage de variation des

apports énergétiques a été restreinte à celle pour laquelle des essais des 2 types étaient disponibles.

La signification statistique des écarts d'évolution de la production laitière et du taux protéique en fonction des apports énergétiques selon les différents facteurs étudiés, a été appréciée par comparaison des pentes de régression des variables étudiées. Cette comparaison a été réalisée sur l'ensemble de la plage de variation des apports énergétiques lorsque la relation était linéaire ; lorsque ce n'était pas le cas, cette comparaison a été réalisée sur les intervalles où elle pouvait être considérée comme linéaire.

2 / Résultats

2.1 / Variations de la quantité de lait produite

En début de lactation, la réponse de production laitière à une variation de l'apport d'éner-

Tableau 3. Equations de prévision des variations de la production laitière (dLA, kg/j) et du taux protéique (dTTP, g p. 1000), en fonction des variations d'apports énergétiques (dUF, UFL/j).

	Production laitière		Taux protéique	
	R ²	n	R ²	n
Début de lactation				
- Primipares	dLA = 0,73*dUF ± 0,4	0,95 9	dTTP = 0,16*dUF ± 0,1	0,93 8
- Multipares	dLA = 1,06*dUF ± 1,1	0,80 13	dTTP = 0,54*dUF ± 0,4	0,85 11
Milieu de lactation				
- Besoins azotés couverts	dLA = 3,2*(1 - 0,795 ^{dUF}) ± 0,6	0,73 54	dTTP = 0,64*dUF ± 0,5	0,77 54
- Besoins azotés non constamment couverts	dLa = 1,14*dUF ± 1,0	0,86 17		
Essais de longue durée	dLA = 2,8*(1 - 0,712 ^{dUF}) ± 0,7	0,82 51	dTTP = 0,64*dUF ± 0,7	0,69 30

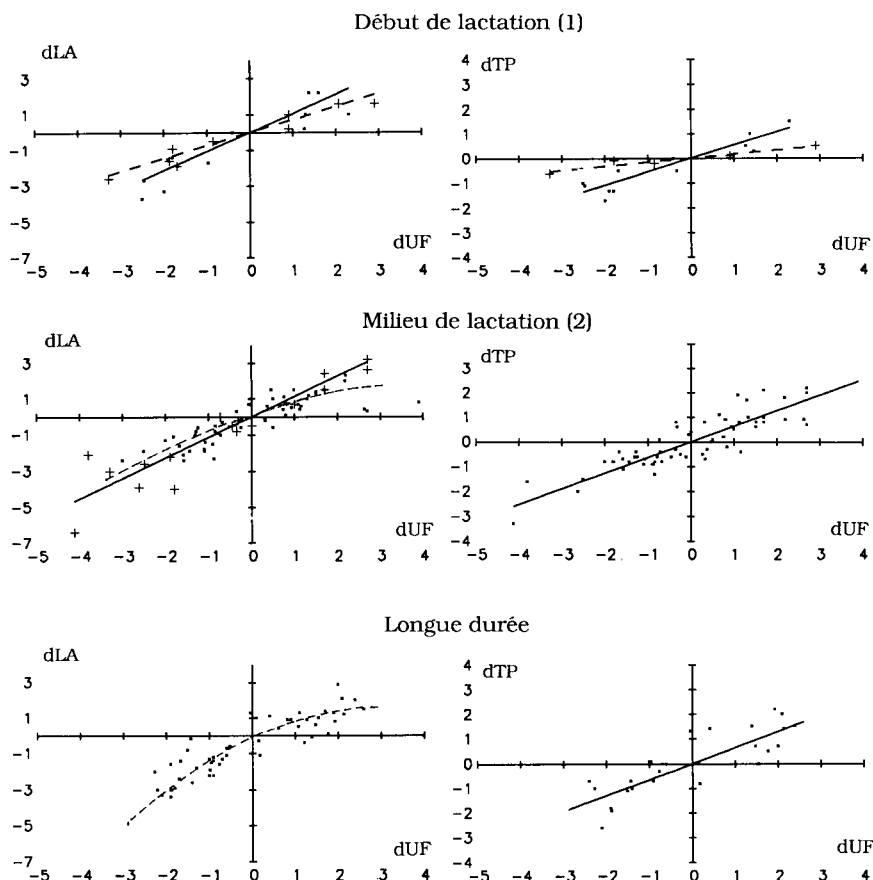
En milieu de lactation ou sur la lactation totale, la réponse de la production laitière à des apports énergétiques croissants est curvilinéaire.

gie nette a été linéaire et un peu plus forte, mais de manière non significative, chez les multipares que chez les primipares (+ 1,0 contre + 0,7 kg /UFL, $P > 0,05$) (figure 1). En milieu de lactation, lorsque les besoins azotés étaient couverts (79 lots), cette réponse a été curvilinéaire (1,3 kg/UFL entre -3 et -2 UFL contre 0,4 kg/UFL entre +2 et +3 UFL; figure 1). Dans les essais de longue durée, cette réponse a aussi été curvilinéaire: lorsque les apports étaient supérieurs aux besoins, elle a été semblable à celle observée en milieu de lactation dans la même plage de sur-alimentation; lorsque les apports étaient inférieurs aux besoins, cette réponse a été supérieure ($P < 0,01$) à celle observée en milieu de lactation (2,2 kg/UFL entre -2 et -3 UFL contre 1,3 kg/UFL) et voisine de la réponse maximale possible qui est de 2,3 kg/UFL (1 UFL/0,44 UFL par kg de lait).

En milieu de lactation, le niveau de production des animaux n'a pas eu d'effet sur la réponse de production laitière aux variations d'apports énergétiques. Dans les essais de longue durée, cette réponse a été légèrement plus élevée, mais de manière non significative, chez les vaches fortes productrices que chez les vaches faibles productrices (1,1 contre 0,9 kg/UFL entre -2 et +2 UFL, $P > 0,05$).

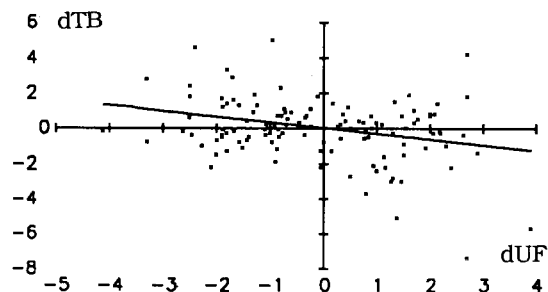
Figure 1. Réponse de la production laitière (dLA, kg/j) et du taux protéique (dTP, g/kg) aux variations des apports énergétiques (dUF, UFL/j), dans les différents types d'essais.

(1) --+ : primipares ; -· : multipares
(2) pour la production laitière
---· : essais où les besoins azotés étaient toujours couverts ;
-+ : essais où les besoins azotés n'étaient pas toujours couverts.



Lorsque les apports azotés variaient conjointement aux apports énergétiques (analyse réalisée sur 26 lots expérimentaux en milieu de lactation, cf origine des données), la réponse de production laitière à ces apports a été linéaire et plus élevée ($P < 0,01$) que dans les essais où les besoins azotés étaient constamment couverts (figure 1): en particulier, la production laitière a continué d'augmenter fortement (+ 1,1 kg/UFL) au delà de la couverture des besoins énergétiques.

Figure 2. Réponse du taux butyreux (dTB, g/kg) aux variations des apports énergétiques (dUF, UFL/j).



2.2 / Variations de la composition chimique du lait

La réponse du taux protéique aux apports énergétiques a été linéaire dans les trois groupes d'essais (D, M et L) analysés (figure 1). En début de lactation, elle a été plus élevée ($P < 0,01$) chez les multipares (0,5 g p.1000/UFL) que chez les primipares (0,2 g p.1000/UFL). En moyenne, cette réponse a été 2 fois plus faible en début de lactation (0,3 g p. 1000/UFL) qu'en milieu de lactation ou qu'au cours des essais de longue durée (0,6 g p.1000/UFL). Cette réponse, mesurée en milieu de lactation, a été significativement plus élevée ($P < 0,05$) chez les faibles productrices (0,8 g p.1000/UFL) que chez les fortes productrices (0,4 g p.1000/UFL); à l'inverse, dans les essais de longue durée, elle a été supérieure chez les vaches fortes productrices (1,0 g p.1000/UFL contre 0,5 g p.1000/UFL, $P < 0,01$).

Les variations du taux butyreux en fonction du niveau des apports énergétiques ont été relativement faibles: en moyenne, l'augmentation de ces apports s'accompagne d'une diminution du taux butyreux de 0,3 g p. 1000/UFL ($R = -0,30$, $P < 0,01$), voisine dans les 3 types d'essais (D, M et L), mais avec des variations très importantes d'un essai à l'autre (figure 2) (écart-type résiduel de la régression de 1,7 g p. 1000).

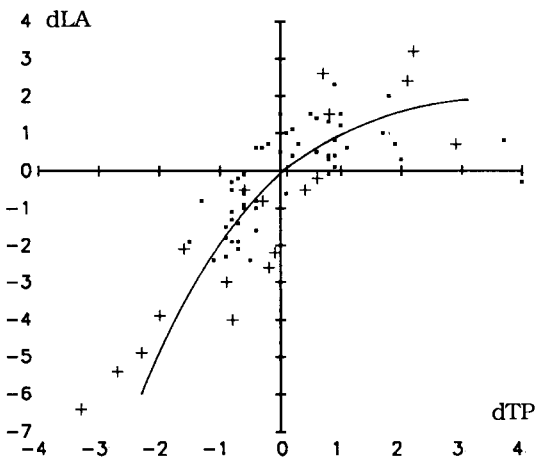
2.3 / Liaisons entre les variations de la production et de la composition du lait

Les variations du taux butyreux ont été pratiquement indépendantes de celles de la production laitière et du taux protéique.

En début de lactation, les variations du taux protéique sous l'effet du niveau des apports énergétiques ont été faibles comparativement à celles de la production laitière (le taux protéique augmente de 0,6 g p.1000 pour 1 kg/j d'augmentation de la production laitière). Cette augmentation du taux protéique est un peu plus importante dans les essais de longue durée (0,8 g p.1000 pour 1 kg/j d'augmentation de la production laitière). En milieu de lactation, la relation entre les variations du taux protéique et de la production laitière a été curvilinéaire : en dessous de la couverture des besoins énergétiques, la diminution du taux protéique est faible comparativement à celle de la production laitière (-0,5 g p.1000 par kg de lait en moins), alors qu'au dessus des besoins l'augmentation du taux protéique est en moyenne importante (1,8 g p. 1000 par kg de lait en plus), mais très variable d'un essai à l'autre (figure 3). Cette variabilité est due en partie aux différences de niveau d'apport azoté d'un lot à l'autre. Dans la majorité des lots où l'augmentation des apports énergétiques s'accompagnait d'une augmentation des apports azotés (essais où les besoins azotés n'étaient pas toujours couverts), un accroissement important a été observé à la fois sur la production laitière et sur le taux protéique. Dans les essais où les besoins azotés étaient toujours couverts, cet accroissement porte essentiellement sur le taux protéique.

Figure 3. Variations de la production laitière (dLA, kg/j) en fonction de celles du taux protéique (dTP, g/kg) dans les essais réalisés en milieu de lactation.

· : essais où les besoins azotés étaient toujours couverts ;
+ : essais où les besoins azotés n'étaient pas toujours couverts.



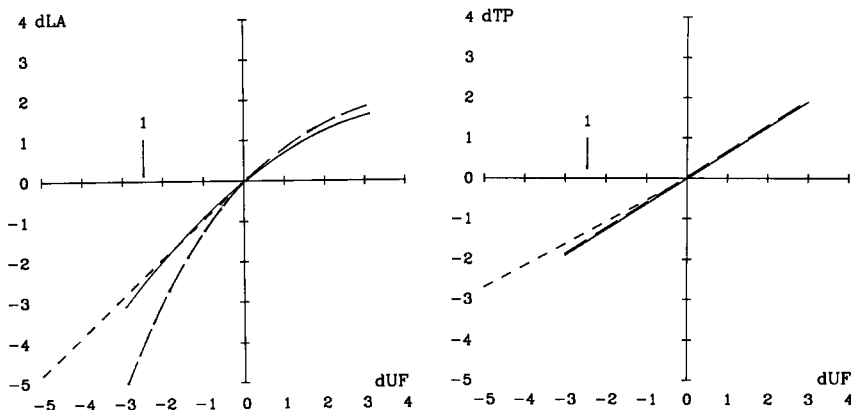
3 / Discussion et conclusions

Les réponses de production laitière obtenues dans cette étude sont légèrement supérieures à la plupart de celles observées dans d'autres études bibliographiques, en raison de la correction des apports énergétiques pour tenir compte des phénomènes d'interactions digestives et métaboliques. Calculés sans faire cette correction, ils s'inscrivent tout à fait dans la

Figure 4. Influence des variations d'apports énergétiques par rapport à la satisfaction des besoins (dUF, UFL/j) sur la production laitière (dLA, kg/j) et le taux protéique (dTP, g/kg) dans les différents types d'essais.

(1) Déficit énergétique accepté en début de lactation sur une vache produisant 25 kg/j de lait 4 % (Faverdin et al, 1987).

--- : essais en début de lactation (multipares) ;
— : essais en milieu de lactation (besoins azotés couverts) ;
- - : essais de longue durée.



gamme des valeurs moyennes proposées par Ekern (1972), Wiktorsson (1979) ou Rémond (1985).

L'utilisation de l'énergie métabolisable pour la production laitière est maintenant bien connue (environ 0,60) et constante sur une large plage de production, qu'il s'agisse de variations entre animaux de potentiels de production différents, ou d'animaux recevant des niveaux d'alimentation différents (Flatt et al 1972, Van Es 1975). Les rendements marginaux toujours inférieurs au rendement maximal théorique (2,3 kg de lait à 4 % de matières grasses/UFL) que nous avons observés résultent donc de l'effet de la variation de la quantité d'énergie apportée aux animaux, à la fois sur la sécrétion de lait et sur la quantité de réserves corporelles.

Dans ces conditions, cette étude a permis de confirmer et de préciser les résultats obtenus ou les hypothèses émises par différents auteurs. En début de lactation, la réponse de la production laitière est en moyenne supérieure à celle observée en milieu de lactation, comme cela a été couramment observé (Broster et Broster 1984). Cela s'explique d'abord par le fait que le niveau de couverture des besoins énergétiques à cette période n'est pratiquement jamais réalisé. La réponse observée chez les multipares en début de lactation est ainsi voisine de celle observée en milieu de lactation pour un déficit énergétique de 2 UFL (figure 4), ce qui correspond à peu près au déficit moyen observé dans les lots « moyens » en début de lactation (tableau 2). D'autre part, il est possible que la concentration en MAT des rations distribuées dans les essais en début de lactation, bien que plus élevée que dans les essais en milieu de lactation, n'ait pas été suffisante à une période où la réponse de production aux apports azotés est importante (Vérité 1983). Le fait que cette réponse soit linéaire est certainement dû en partie à la plage de variation des données (Broster et al 1985), plus restreinte en début de lactation qu'en milieu de lactation ou que dans les

La réponse du taux protéique du lait à des variations d'apports énergétiques est linéaire, mais plus faible en début qu'en milieu de lactation.

essais de longue durée. D'ailleurs, pour ces 2 périodes, la réduction de cette plage de variation rend la relation pratiquement linéaire.

La réponse de production laitière supérieure sur les essais de longue durée comparativement aux essais de courte durée, surtout lorsque le niveau des apports est éloigné des besoins, confirme les observations de Broster et Broster (1984). Cela signifie que le rôle tampon joué par les réserves corporelles diminue avec le temps, en raison de leur épuisement progressif et, corrélativement, d'une régulation du métabolisme de l'animal qui restreint ses dépenses (lait) afin de maintenir son homéostasie. Cette situation est généralement plus rapidement atteinte chez les vaches fortes productrices (dont l'état corporel est souvent inférieur à celui de vaches plus faibles productrices), ce qui expliquerait la tendance observée dans cette étude à une plus forte diminution de la production à long terme chez ces animaux, et confirmerait les observations faites dans le même sens dans certaines comparaisons intrasaisonnaires (Wiktorsson 1979, Kroll *et al* 1986, Coulon *et al* 1987). Les résultats concernant l'effet du niveau de production sur le rendement marginal en lait restent cependant contradictoires : d'autres auteurs ont ainsi montré l'absence d'effet de ce facteur (Wiktorsson 1971, Johnson 1979, Gordon 1984). Cette divergence, au moins apparente, peut avoir 2 explications :

- comme le signale Leaver (1988), la réponse marginale de production laitière à un apport supplémentaire de concentré dépend de la distribution à volonté ou non du fourrage ; lorsque celui-ci est offert à volonté, les réponses marginales à l'apport de concentré sont les mêmes pour des vaches fortes ou faibles productrices, alors que lorsque le fourrage est restreint, les fortes productrices présentent des réponses marginales plus importantes (Leaver 1988) ;

- il est probable que lorsque des vaches de différents potentiels de production étaient comparées dans les mêmes essais, les vaches faibles productrices avaient tendance à être mieux ali-

mentées relativement à leurs besoins que les vaches fortes productrices : la loi des rendements décroissants entraîne alors une réponse plus importante des vaches moins bien alimentées.

La réponse de production laitière plus élevée lorsque les apports azotés étaient faibles et s'accroissaient en même temps que les apports énergétiques pourrait être liée 1) à un accroissement des apports énergétiques supérieur à celui que nous avons calculé et qui résulterait de l'amélioration de la digestibilité de la ration (et donc de sa valeur énergétique) apportée par son enrichissement en azote. Vérité (1978) et Rémond (1985) ont en effet observé des accroissements de valeur énergétique compris entre 0,01 et 0,02 UFL par kg MS de ration et par point p. 100 de MAT supplémentaires jusqu'à des teneurs de 18 % de MAT dans la ration, 2) à une meilleure utilisation des nutriments absorbés pour la production laitière, due soit à une amélioration de l'efficacité de la synthèse du lait, soit à un partage de l'utilisation des nutriments plus favorable à la production laitière.

La réponse de taux protéique a été linéaire sur la plage des apports énergétiques considérée, ce qui confirme les observations de Emery (1978), Rémond (1985) et Spörndly (1989). Elle a été supérieure (sauf en début de lactation) à celle observée par ces auteurs (0,35 à 0,50 g/UFL) pour la même raison que celle évoquée pour la production laitière. Elle a été plus faible en début de lactation qu'en milieu. Il semblerait donc qu'en début de lactation l'augmentation des apports énergétiques stimule plus la production des matières protéiques, en les concentrant peu, alors que par la suite, ce serait la concentration de ces matières qui serait favorisée. Ceci est peut-être lié au niveau de couverture des besoins énergétiques en début de lactation. La relation curvilinéaire obtenue entre ces 2 paramètres en milieu de lactation semble montrer que lorsque les apports sont inférieurs aux besoins, la production laitière augmente plus que le taux protéique, alors qu'au-delà, c'est plutôt l'inverse.

En pratique, ces résultats permettent de mieux raisonner les conséquences de différentes stratégies de rationnement sur la production et la composition du lait (tableau 4). Ils mettent principalement en évidence l'importance de la durée de la période de sur-(sous)alimentation énergétique et de son association ou non à une sous-alimentation azotée.

Par ailleurs, ils semblent montrer que l'effet du niveau de production des animaux, s'il existe, est complexe (variable suivant la durée de la sous-alimentation). Il doit être interprété avec prudence, en raison de la liaison probable entre ce facteur et le niveau des réserves corporelles, liaison qui n'a pas pu être quantifiée dans cette étude. En effet, l'absence, dans la majorité des essais, de la notation de l'état corporel des animaux, n'a pas permis de tenir compte de ce facteur, dont on sait pourtant qu'il interagit fortement avec le niveau d'apport énergétique dans la réponse de production laitière à la sous-alimentation (Garnsworthy 1988).

Lorsque les besoins ne sont pas couverts, la réponse de la production laitière à des apports énergétiques croissants est d'autant plus importante que la sous-alimentation est de plus longue durée.



Tableau 4. Conséquences d'une sous-alimentation énergétique (par rapport à la couverture stricte des besoins) à court ou à long terme sur la production laitière et le taux protéique.

Exemple d'une vache laitière en milieu de lactation produisant 30 kg/j de lait, recevant, à volonté, une ration de base de qualité excellente (0,9 UFL et 1,03 UEL/kg MS) ou moyenne (0,7 UFL et 1,1 UEL/kg MS), complétement à l'aide d'un concentré à 1 UFL/kg. Dans toutes les situations les besoins azotés sont supposés couverts.

Qualité du fourrage	excellente		moyenne	
	-2	-3	-2	-3
Variation d'apport de concentré (kg/j) par rapport à la couverture des besoins énergétiques				
Variation de la production laitière (kg/j)				
- à court terme (< 3 mois)	-0,7	-1,3	-1,1	-1,8
- à long terme (> 3 mois)	-1,0	-1,9	-1,6	-2,6
Variation du taux protéique (g/kg)	-0,6	-1,0	-0,9	-1,2

Références bibliographiques

- BROSTER W.H., THOMAS C., 1981. The influence of level and pattern of concentrate input on milk output. In « Recent advances in animal nutrition », pp 49-69. Ed W. Haresign.
- BROSTER W.H., SUTTON J.D., BINES J.A., BROSTER V.J., SMITH T., SIVITER J.W., JOHNSON V.W., NAPPER D.J., SCHULLER E., 1985. The influence of plane of nutrition and diet composition on the performance of dairy cows. *J. Agric. Sci.*, 104, 535-557.
- BROSTER W.H., BROSTER V.J., 1984. Reviews of the progress of dairy science : long term effects of plane of nutrition on the performance of the dairy cow. *J. Dairy Res.*, 51, 149-196.
- COULON J.B., PETIT M., D'HOOR P., GAREL J.P., 1987. The effect of level and distribution of concentrate supplementation on performance of dairy cows. *Livest. Prod. Sci.*, 17, 117-133.
- FAVERDIN P., HODEN A., COULON J.B., 1987. Recommandations alimentaires pour les vaches laitières. *Bull. Tech. CRZV Theix, INRA*, 70, 133-152.
- DOREAU M., REMOND B., 1983. Capacité digestive et niveau de production laitière. *Bull. Tech. CRZV Theix, INRA*, 53, 17-26.
- DULPHY J.P., FAVERDIN P., MICOL D., BOCQUIER F., 1987. Révision du système des Unités d'Encombrement (UE). *Bull. Tech. CRZV Theix, INRA*, 70, 35-48.
- EMERY R.S., 1978. Feeding for increased milk protein. *J. Dairy Sci.*, 61, 825-828.
- FLATT W.P., MOE W.P., MOORE L.A., BREIREM K., EKERN A., 1972. Energy requirements in lactation. In *Handbuch der tierernahrung*. Ed W. Lenkef and K. Breirem. Verlag Paul PAREY Hambourg and Berlin. pp 341-392.
- GARNSWORTHY P.C., 1988. The effect of energy reserves at calving on performance of dairy cows. In *Nutrition and lactation in the dairy cow*. Ed P.C. Garnsworthy, Butterworth, London. pp 157-170.
- GORDON F.J., 1984. The effect of level of concentrate supplementation given with grass silage during the winter on the total lactation performance of autumn-calving dairy cows. *J. Agric. Sci.*, 102, 163-179.
- GORDON F.J., 1980. Feed input-milk output relationships in the spring calving dairy cow. In *Recent advances in animal nutrition*. Ed W. Haresign, Butterworth, London, pp 15-31.
- INRA, 1988. Alimentation des bovins, ovins et caprins. Ed R. Jarrige, INRA Publications.
- JONES G.P., GARNSWORTHY P.C., 1989. The effects of dietary energy content on the response of dairy cows to body condition at calving. *Anim. Prod.*, 49, 183-191.
- KROLL O., OWEN J.B., WHITAKER, 1987. Grouping and complete diet composition in relation to parity and potential yield in dairy cows. *J. Agric. Sci.*, 108, 281-291.
- LARNICOL S., 1984. Etat d'engraissement des vaches laitières à la mise bas : effet sur quelques paramètres zootechniques selon le niveau d'alimentation en début de lactation. Thèse docteur ingénieur, ENSA Montpellier. 103 pp.
- LEAVER J.D., 1988. Level and pattern of concentrate allocation to dairy cows. In *Nutrition and lactation in the dairy cow*. Ed P.C. Garnsworthy, Butterworth, London. pp 315-326.
- REMOND B., 1985. Influence de l'alimentation sur la composition du lait de vache 2. Taux protéique : facteurs généraux. *Bull. Tech. CRZV Theix, INRA*, 62, 53-67.
- SPÖRNDLY E., 1989. Effects of diets on milk composition and yield of dairy cows with special emphasis on milk protein content. *Swedish J. Agric. Res.*, 19, 99-106.
- SUTTON J.D., 1989. Altering milk composition by feeding. *J. Dairy Sci.*, 72, 2801-2814.
- VERITE R., 1983. Particularités de la nutrition azotée. *Bull. Techn. CRZV Theix, INRA*, 53, 65-74.
- VERITE R., PEYRAUD J.L., 1989. Protein : the PDI systems. In *Ruminant Nutrition : recommended allowances and feed tables*. Ed R. Jarrige, John Libbey Eurotext. pp 33-48.
- VERMOREL M., COULON J.B., JOURNET M., 1987. Révision du système des unités fourragères (UF). *Bull. Tech. CRZV Theix, INRA*, 70, 9-18.
- WIKTORSSON H., 1971. Studies on the effects of different levels of nutrition to dairy cows. *Swedish J. Agric. Res.*, 1, 83-103.
- WIKTORSSON H., 1979. General plane of nutrition for dairy cows. In *Feeding strategy for the high yielding dairy cow*. Ed W.H. Broster and H. Swan, St Albans, Granada. pp 149-169.

La version initiale de ce texte, en langue anglaise, est en cours de publication dans la revue *Livestock Production Science*.

Summary

Variations in milk output and milk fat and protein content in response to the level of energy supply to the dairy cow : a review.

The purpose of this review was to determine with accuracy the effect of the lactation stage, length of under/over-feeding, age and production potential of the animals on the milk output and milk protein content response to variations in the energy supply. Sixty-six feeding trials on dairy cows producing 9 to 29 kg/d (6 to 30 cows/experimental group) and including at least 3 levels of energy supply were compared. The energy supply was expressed as an energy unit effectively available to the animal (Feed Unit for Lactation, UFL). In early lactation, the milk yield response to energy supply was linear and large (+ 0.9 kg of milk/UFL). In mid-lactation and in long-term trials this response was curvilinear. When the supply was below the requirements, the response was

higher in long-term trials than in short-term trials performed in mid-lactation (2.2 kg/UFL versus 1.3 kg/UFL, $P < 0.01$). The protein content response to energy supply was linear whatever the stage of lactation or the length of the trials. In early lactation, it was half that in mid-lactation or in long-term trials (0.6 g p. 1000/UFL). The relation between variations in milk yield and in milk protein content was curvilinear and depended on the stage of lactation and on the level of feeding proportional to the energy requirements. It was not possible to demonstrate any significant effect of the production potential on milk yield and milk protein content responses to variations in energy supply.

COULON J.B., REMOND B., 1991. Réponses de la production et de la composition du lait de vache aux variations d'apports nutritifs. INRA Prod. Anim., 4 (1), 49-56.

Influence de la température ambiante sur les performances de croissance du porc

Les performances du porc en croissance-finition dépendent largement des conditions thermiques offertes à l'animal, mais il est difficile d'optimiser simultanément tous les critères de production. Une température ambiante trop basse n'est pas limitante pour la croissance mais le coût alimentaire est nécessairement augmenté. En élevage intensif sur caillebotis, une température de 24-25°C réduit à la fois l'indice de consommation et l'adiposité des carcasses.

Au cours de ces dernières décennies, l'intensification de la production porcine s'est manifestée par une augmentation de la taille des ateliers, de la densité d'animaux dans les bâtiments et la généralisation de l'élevage du porc en croissance sur sol en caillebotis. Parallèlement, la réduction de l'état d'engraissement,

par voie génétique (sélection, croisement) et par une meilleure adéquation des apports nutritionnels aux besoins, a accentué la sensibilité du porc à son environnement thermique. L'optimisation des performances de croissance et de l'utilisation des aliments sont ainsi, de plus en plus, tributaires des conditions thermiques offertes à l'animal. Elles déterminent en effet, pour une large part, l'importance des échanges de chaleur entre l'animal et son milieu environnant et par conséquent le devenir de l'énergie alimentaire. Par ailleurs, elles ont une influence directe sur le niveau de consommation spontanée et, de ce fait, sont susceptibles de modifier les équilibres nutritionnels.

Résumé

L'objectif de cet article est de préciser les effets de la température ambiante sur le métabolisme énergétique, les performances de croissance et les besoins nutritionnels du porc en croissance-finition en élevage intensif et d'estimer son optimum thermique. Au plan énergétique, la température critique est estimée à environ 20°C en croissance et 15°C en finition. Elle correspond à une utilisation maximale de l'énergie alimentaire et sa signification zootechnique est discutée. La température ambiante influence la nature des dépôts tissulaires, l'accrétion lipidique étant la plus affectée. Pour ce qui est des performances, en alimentation libérale, la consommation spontanée d'aliment d'un porc de 60 kg diminue de 22 g/j/°C entre 10 et 20°C, sans effet sur le gain de poids. Entre 20 et 30°C, cette diminution est plus marquée (73 g/j/°C) et s'accompagne d'une réduction du gain de poids (40 g/j/°C) et de l'adiposité corporelle. L'indice de consommation décroît de 0,044 unité/°C entre 10 et 20°C et est minimal vers 25°C. En tenant compte des objectifs de réduction du coût alimentaire et de l'état d'engraissement des carcasses, la température optimale pour le porc en croissance-finition élevé sur caillebotis béton est de 24-25°C. Les études d'interaction avec l'alimentation ont montré qu'au froid les animaux valorisent bien les aliments riches en fibres alors qu'au chaud les meilleures performances sont obtenues avec des rations concentrées en énergie. Ces études ont également permis d'estimer l'accroissement du besoin énergétique à 25 kJ EM/kg^{0,75}/j/°C entre 20 et 12°C et de montrer que, pour un même gain de poids ou de muscle, le besoin journalier en acides aminés est indépendant de la température ambiante.

Plusieurs revues bibliographiques ont été consacrées aux effets de l'environnement thermique sur le métabolisme énergétique (Close 1981) et l'état sanitaire (Thomas 1984) du porc. En revanche, les effets sur les performances de croissance sont moins connus (Verstegen *et al* 1978). L'objectif de cet article est précisément de faire le point des acquisitions récentes sur l'influence de l'environnement thermique et notamment de la température ambiante sur les performances du porc en croissance. Après avoir brièvement rappelé l'effet de la température ambiante sur le métabolisme énergétique, nous préciserons son influence sur les performances de croissance et la composition corporelle. Enfin, nous ferons état des interactions alimentation-milieu climatique.

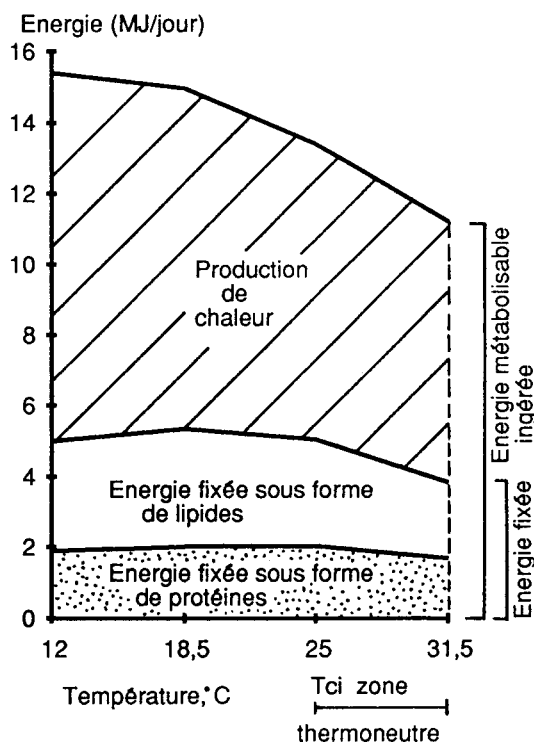
1 / Influence de la température ambiante sur le métabolisme énergétique

1.1 / Production de chaleur et signification de la température critique

La relation entre la production de chaleur chez le porc et la température ambiante est schématiquement représentée à la figure 1. La production de chaleur est minimale dans la zone de neutralité thermique limitée par les températures critiques, inférieure (T_{ci}) et supérieure (T_{cs}). D'un point de vue nutritionnel, il est particulièrement intéressant, dans nos régions à climat tempéré, de connaître la température critique inférieure, plus généralement dénommée température critique. Elle est déterminée par calorimétrie et correspond chez l'animal à une dépense énergétique minimale. D'après les travaux réalisés pour la plupart en Grande-Bretagne (Close 1981) et aux Pays-Bas (Verstegen *et al* 1978), la température critique dépend de l'animal (poids, âge, niveau alimentaire, taille du groupe) et des paramètres de l'environnement climatique (vitesse de l'air, humidité relative, nature du sol et des parois). Concrètement, en conditions d'alimentation à volonté et d'élevage en groupe sur sol en caillebotis béton partiellement humide, la température critique est de l'ordre de 18 à 20°C au cours de la croissance et de 14 à 15°C en période de finition (NRC 1981).

La température critique correspond à une utilisation maximale de l'énergie alimentaire mais pas nécessairement à des performances optimales.

Figure 1. Utilisation de l'énergie par le porc de 10 à 30 kg de poids vif, en relation avec la température ambiante (adapté de Rinaldo 1989).



Cependant, la température critique a une signification essentiellement énergétique puisqu'elle représente la température minimale permettant une utilisation maximale de l'énergie alimentaire et, par conséquent, une fixation maximale d'énergie sous forme de protéines et de lipides. Au plan zootechnique, elle correspond au « besoin thermique optimal » du porc à 2 stades où il manifeste une sensibilité particulière au froid : la naissance et la période de sevrage. A ces deux stades, il s'agit en effet de favoriser l'accrétion lipidique, chez le nouveau-né pour améliorer rapidement son isolation thermique et, chez le porcelet au stade du sevrage, pour éviter un amaigrissement excessif et, par conséquent, limiter la sensibilité de l'animal au froid. A l'exception de ces 2 périodes, la température critique a une signification zootechnique limitée dans la mesure où une fixation maximale d'énergie ne correspond pas nécessairement à un gain de poids maximal et où l'objectif est de réduire l'adiposité des carcasses. Néanmoins, on peut s'interroger sur les conséquences de la recherche d'une croissance musculaire maximale, par voie génétique ou grâce aux manipulations hormonales, sur la température critique. Dans la mesure où une réduction supplémentaire de l'état d'engraissement ne peut être que marginale chez ces animaux à fort développement musculaire ou traités à l'hormone de croissance, la température critique représente alors une bonne estimation de la température optimale.

1.2 / Rendement d'utilisation de l'énergie pour la croissance

L'énergie métabolisable ingérée (EMi) se partitionne en énergie retenue ou fixée (ER) et en énergie perdue sous forme de chaleur et donc improductive, selon l'équation suivante :
 $EMi = ER + \text{Production ou pertes de chaleur.}$

La transformation de l'EMi en ER fait intervenir le rendement (K) d'utilisation de l'EMi pour la croissance. Les résultats obtenus sur porcelets sevrés (Noblet et Le Dividich 1982), sur porc en croissance (Verstegen *et al* 1973, Close 1978, Noblet *et al* 1985) et sur truie (Noblet *et al* 1988) indiquent une augmentation significative de ce rendement en conditions froides (tableau 1). En réalité, cette amélioration traduit une participation de l'extra-chaleur associée à l'utilisation de l'EMi pour les synthèses, à la dépense énergétique de thermorégulation. En d'autres termes, l'extra-chaleur, qui doit être totalement dissipée à la neutralité thermique, couvre une partie de l'accroissement du besoin énergétique provoqué par l'abaissement de la température ambiante. Comme nous le verrons par la suite, ce résultat a été largement utilisé pour tenter de tirer profit des propriétés thermogéniques des aliments.

1.3 / Rétention énergétique sous forme de protéines et de lipides

Sur ce point, les auteurs s'accordent à reconnaître que l'environnement thermique a davantage d'effet sur l'accrétion lipidique que sur le dépôt protéique (figure 2). En alimentation éga-

Tableau 1. Effet de la température ambiante sur le rendement (K) de transformation de l'énergie métabolisable ingérée en énergie fixée chez le porc en croissance.

Intervalle de température, °C			Références
8 - 13	20 - 25	30	
0,80	0,72	-	Fuller et Boyne 1972
0,99	0,67	-	Verstegen <i>et al</i> 1973
0,79	0,71	0,63	Close 1978

lisée, l'accrétion lipidique croît avec la température ambiante (Verstegen *et al* 1973, Close *et al* 1978, Noblet et Le Dividich 1982), mais, en alimentation à volonté, elle diminue aux fortes températures en raison de l'abaissement du niveau d'ingestion spontanée (Campbell et Taverner 1988, Rinaldo et Le Dividich 1991). En revanche, l'effet de la température ambiante sur le dépôt protéique dépend du stade physiologique de l'animal. Jusqu'au sevrage, ce dépôt est indépendant de la température ambiante même lorsque le porcelet est en bilan énergétique négatif (Le Dividich *et al* 1980). Toutefois, chez l'animal en croissance-finition, les protéines peuvent être utilisées comme source d'énergie au froid lorsque l'apport énergétique est limitant. Les travaux de Bershauer *et al* (1983) et de Campbell et Taverner (1988) sont très significatifs à cet égard. Ils montrent qu'en alimentation égalisée, lorsque l'apport énergétique est élevé, soit 1300 kJ d'EM/kg^{0,75}/jour, l'accrétion protéique ne décroît que de 0,13 g/kg^{0,75}/j et par °C de réduction de température entre 22 et 10°C, mais elle diminue de 0,26 g/kg^{0,75}/j/°C lorsque le niveau d'ingestion est plus faible (800 kJ d'EM/kg^{0,75}/j). Ces résultats suggèrent donc que, chez le porc en croissance-finition, l'influence des conditions climatiques sur le métabolisme azoté dépend essentiellement de l'apport énergétique.

2 / Influence de la température ambiante sur les performances de croissance

2.1 / Consommation d'aliment

Le porc, comme tout homéotherme, modifie son niveau d'ingestion alimentaire en réponse aux variations de la température ambiante. Cet ajustement représente un mécanisme essentiel d'adaptation aux conditions climatiques d'élevage (Herpin 1988). Il est rapide puisque, chez le porc acclimaté à 20°C, la consommation se stabilise en 6 jours lorsqu'on abaisse la température ambiante à 15°C.

Selon les mesures effectuées par Rinaldo (1989) au cours de la période 10 à 30 kg de poids vif et par Nienaber et Leroy Hahn (1983) au cours de la période 40-85 kg de poids vif, la quantité d'aliment spontanément ingéré (Y) diminue de manière curvilinéaire avec l'augmentation de la température ambiante (T) selon les équations suivantes :

- Période 10-30 kg :

$$Y (g/j) = 1163 + 16,80 T - 0,82 T^2 \quad (R^2 = 0,73)$$

- Période 40-85 kg :

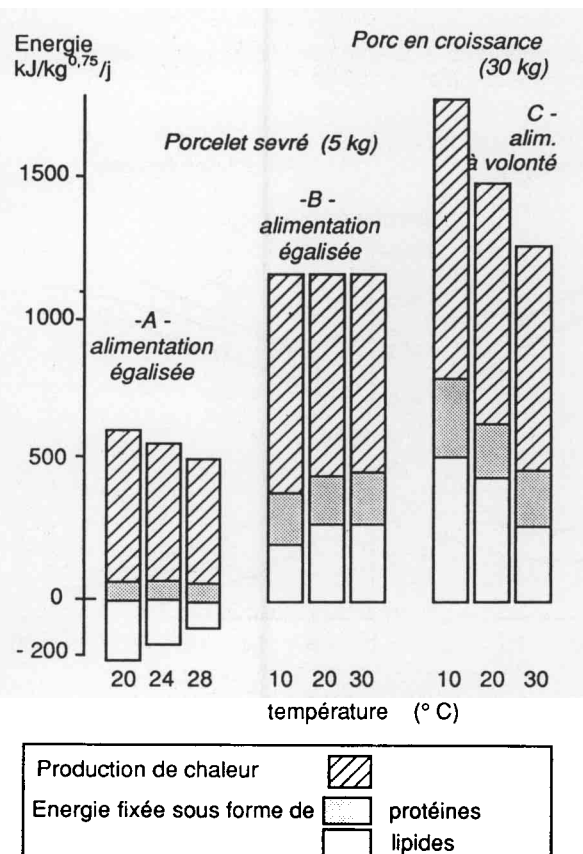
$$Y (g/j) = 1520 + 10,57 P + 54,6 T - 2,57 T^2 \quad (R^2 = 0,67)$$

où P représente le poids vif (kg) de l'animal. Concrètement, chez le porc de 20 kg de poids vif, la quantité d'aliment consommé diminue d'environ 8 g/j et par °C d'augmentation de la température dans l'intervalle 10-20°C et de 23 g/j/°C, entre 20 et 30°C. Les valeurs correspondantes pour un porc de 60 kg de poids vif sont de 22 et 73 g/j/°C, respectivement.

Le comportement alimentaire est également susceptible de varier avec la température ambiante. Chez le rat, par exemple, l'hyperphagie

La température ambiante a peu d'effet sur le dépôt protéique.

Figure 2. Influence de la température ambiante sur la production de chaleur et la partition de l'énergie fixée sous forme de protéines et de lipides selon le mode d'alimentation et le stade physiologique (d'après Le Dividich *et al* 1980 (A), Verstegen *et al* 1973, Close *et al* 1978 et Campbell et Taverner 1988 (C)).



gie nocturne s'étend à la phase diurne lors d'une adaptation au froid. Il en résulte que l'extra-chaleur associée aux processus de digestion et de synthèse tissulaire est mieux répartie sur le nyctémère et par conséquent mieux utilisée pour la thermorégulation. Chez le porc adapté au froid, Herpin (1988) n'observe cependant aucune modification de la répartition nyctémérale de la prise alimentaire. En revanche, selon Rinaldo *et al* (1989) un abaissement nocturne de la température ambiante entraîne une augmentation de la proportion d'aliment consommé au cours de la nuit. Par ailleurs, relativement à des animaux maintenus à température constante élevée (33°C), ceux soumis à une température cyclique de même moyenne journalière consomment une plus forte proportion d'aliment au cours des périodes fraîches du nyctémère. Quoi qu'il en soit, l'effet de la température ambiante sur le comportement alimentaire est moins net chez le porc que chez d'autres espèces, sans doute, parce que les rythmes biologiques sont naturellement peu marqués dans l'espèce porcine.

2.2 / Croissance journalière et indice de consommation

Les performances de croissance de porcs recevant un régime équilibré sont avant tout liées aux quantités d'aliment ingérées, qui, pour une large part, dépendent de la température ambiante. De ce fait, ces performances varient considérablement avec les conditions climatiques selon que le mode d'alimentation est libéral ou restreint (figure 3).

En alimentation à volonté, les recommandations moyennes de température ambiante sont de l'ordre de 20 à 23°C au cours de la phase initiale de croissance (entre 10 et 30 kg de poids vif, Le Dividich *et al* 1982) et de 18 à 21°C au cours de la phase ultérieure (entre 30 et 100 kg de poids vif, NRC 1981). Cependant, sur une plage de 8 à 10°C inférieure à ces recommandations, le gain de poids journalier reste relativement constant chez le porc en croissance tout comme chez l'animal plus âgé. En revanche, aux températures supérieures aux recommandations, il diminue d'environ 15 g/°C chez le porc en croissance et de 40 g/°C chez le porc plus lourd.

En alimentation égalisée, la vitesse de croissance augmente avec la température ambiante. L'accroissement est en moyenne de 11 g/°C entre 18 et 25°C chez le porc en croissance et de 15-17 g/°C entre 5 et 20°C chez l'animal plus lourd. Entre 20 et 25-28°C, la seule donnée existante fait état d'une amélioration de 8 g/°C.

Enfin, l'indice de consommation dépend étroitement de la température ambiante et du mode d'alimentation, à volonté ou égalisé. Entre 30 et 100 kg de poids vif, il augmente de 0,044 unité en moyenne par degré inférieur aux recommandations lorsque l'alimentation est du type libéral, et de 0,070 unité lorsque l'alimentation est égalisée. La différence, qui s'explique par la réduction de la température critique chez l'animal nourri à volonté, souligne donc la nécessité de tenir compte du niveau alimentaire dans l'estimation de la température optimale.

2.3 / Composition corporelle

L'influence de la température ambiante sur la composition corporelle dépend essentiellement, comme pour la vitesse de croissance, du niveau alimentaire. A niveau alimentaire constant, la diminution de la température ambiante a, sur la composition corporelle, un effet comparable à celui d'une restriction alimentaire (tableau 2). A même gain de poids, c'est-à-dire lorsque l'abaissement de la température ambiante est compensé par un apport supplémentaire d'aliment, nos résultats (Le Dividich *et al* 1987) et ceux de Lefaucheur *et al* (1989) ne mettent en évidence aucun effet de la température sur les caractéristiques des carcasses. Enfin, en alimentation à volonté, les carcasses sont plus grasses au froid (Nienaber et Leroy Hahn 1983, Verstegen *et al* 1985, Campbell et Taverner 1988). En revanche, selon Rinaldo et Le Dividich (1991), l'augmentation de la température ambiante dans la zone de thermoneutralité entraîne une réduction importante de l'adiposité des carcasses consécutive à la réduction de la consommation d'aliment. D'après ces auteurs, cette réduction correspond à un rationnement vrai de l'animal dans la mesure où le niveau d'ingestion spontanée diminue de manière importante alors que le besoin énergétique d'entretien reste constant.

L'effet de la température ambiante se manifeste par ailleurs sur la morphologie et la conformation du porc. Ainsi, au froid, les animaux sont plus courts et plus compacts (Lefaucheur

Figure 3. Influence de la température ambiante sur les performances du porc en croissance-finition selon le mode d'alimentation.

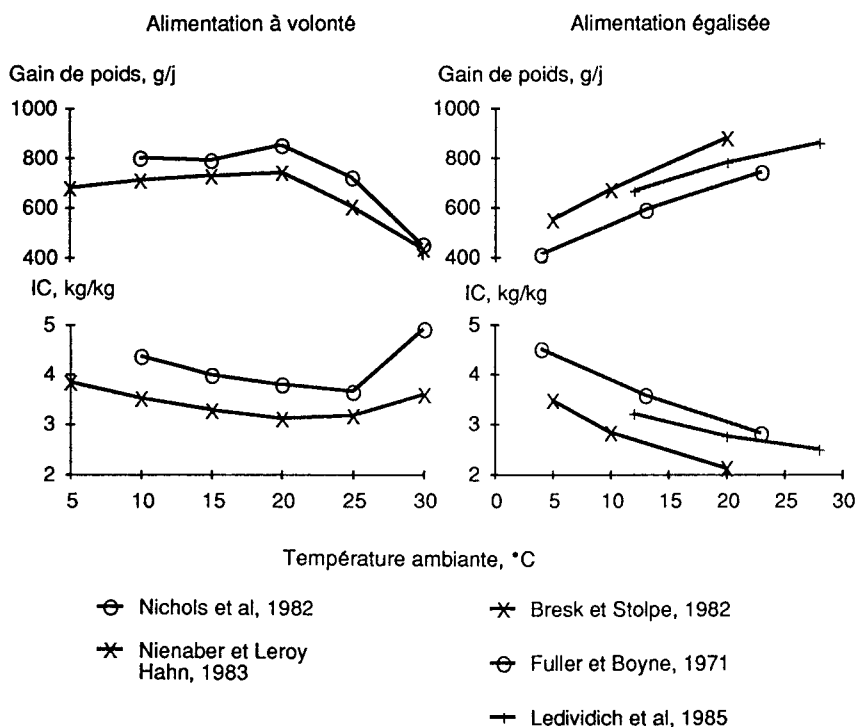


Tableau 2. Influence de la température ambiante sur la composition corporelle à l'abattage (base 100 = résultats obtenus à 20°C) (d'après Le Dividich et al 1985, 1987).

Température ambiante, °C	12	20	28
A même niveau de rationnement			
% muscle	103	100	98
% gras	91	100	104
Longe : Bardière	115	100	95
% Bardière	92	100	105
% Panne	85	100	117
A même gain de poids journalier			
% muscle	97	100	98
% gras	103	100	101
Longe : Bardière	88	100	104
% Bardière	109	100	95
% Panne	83	100	120

Tableau 3. Influence de la température ambiante d'élevage sur le degré d'insaturation des graisses de la bardière.

Critère	Température ambiante, °C			Références
	12 - 13	20 - 23	28	
Indice d'iode	67,2	64,1	-	Fuller <i>et al</i> 1974
Acide gras Insaturés (%)	62,8 57,4	60,8 -	58,0 53,6	Le Dividich <i>et al</i> 1987 Lefaucheur <i>et al</i> 1989

L'indice d'iode est une mesure du degré d'insaturation des graisses : plus il est élevé, plus elles sont insaturées.

cheur *et al* 1989, Rinaldo 1989), la taille des extrémités (queue, oreilles) est réduite et la pilosité plus importante. En outre, pour un même état d'engraissement, les résultats de Verstegen *et al* (1985) et Le Dividich *et al* (1987) suggèrent un effet de la température ambiante sur la répartition de la masse adipeuse : davantage de gras externe au froid et interne au chaud. Cette « redistribution » est liée, au chaud, d'une part, à une diminution de la lipogénèse qui est particulièrement marquée dans le tissu adipeux externe et, d'autre part, à une plus forte activité de la lipoprotéine lipase dans le tissu adipeux interne entraînant une captation plus importante de triglycérides dans ce tissu (Rinaldo 1989).

Ces modifications morphologiques et métaboliques sont le reflet d'une adaptation au milieu climatique. Il est enfin intéressant de noter une réduction du poids des organes, et notamment du foie, du coeur, et du tube digestif, avec l'augmentation de la température (Lefaucheur *et al* 1989), ce qui a pour conséquence d'améliorer le rendement en carcasse.

Pour ce qui concerne les caractéristiques qualitatives des tissus, l'influence de la température ambiante se manifeste notamment sur la composition en acides gras du tissu adipeux externe. Il est en effet établi qu'il existe une relation inverse entre le degré d'insaturation des dépôts adipeux sous-cutanés et la température ambiante (tableau 3). L'indice d'iode (Fuller *et al* 1974) ou le pourcentage d'acides gras insaturés (Le Dividich *et al* 1987, Lefaucheur *et al* 1989) diminuent avec l'augmentation de la

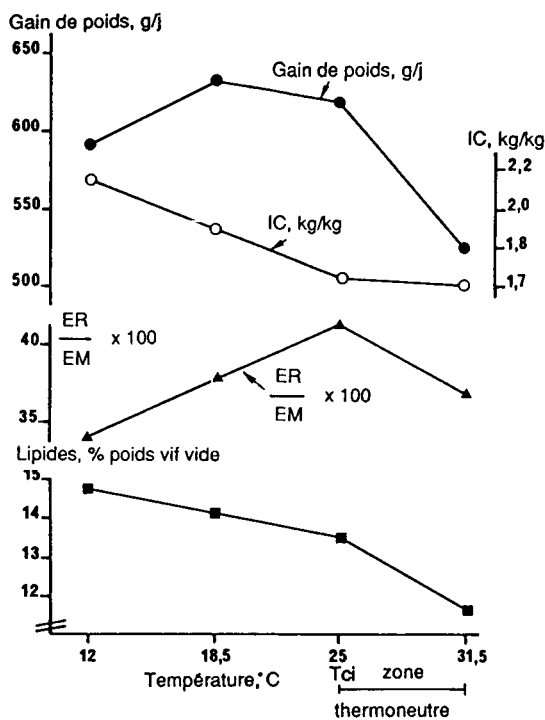
température ambiante. Le lard des porcs maintenus à une température élevée est donc plus ferme et présente une meilleure aptitude à la conservation et aux transformations technologiques.

2.4 / Température optimale

Nous avons rassemblé dans la figure 4 les principaux critères d'estimation de la température optimale en prenant comme modèle le porc de 10 à 30 kg de poids vif élevé individuellement et nourri à volonté (Rinaldo et Le Dividich 1991). Il est clair que l'optimum thermique dépend de l'objectif recherché et, par conséquent, du critère considéré. Ainsi, par exemple, l'indice de consommation est minimal dans la zone de thermoneutralité, entre 25 et 31,5°C tandis que l'utilisation de l'énergie est maximale à la température critique (25°C). Toutefois, dans la mesure où l'obtention d'une carcasse maigre et d'un coût alimentaire réduit sont des objectifs prioritaires, les résultats indiquent qu'en alimentation à volonté, la température optimale est supérieure à la température critique tout en demeurant dans la zone de neutralité thermique. Comme nous l'avons déjà souligné, elle ne correspond donc pas à une utilisation maximale de l'énergie. Mais, à cette température, il convient d'accepter une réduction, toutefois limitée, de la vitesse de croissance. Pour le porc en croissance-finition élevé en groupe sur caillebotis béton intégral, cette température optimale est de 24-25°C, ce qui est notablement supérieur aux 18-21°C préconisés par le NRC (1981).

La température ambiante influence l'état d'engraissement des animaux, la répartition en acides gras des lipides déposés.

Figure 4. Influence de la température ambiante sur les performances de croissance, l'utilisation de l'énergie et la teneur en lipides du gain de poids vif vide du porc de 10 à 30 kg alimenté à volonté : signification d'une température optimale (d'après Rinaldo et Le Dividich 1991).



décroît de 1°C dans l'intervalle 25-20°C, ce besoin s'élève en moyenne à 12 kJ EM/kg^{0,75}/j ; la valeur correspondante dans l'intervalle 20-12°C est de l'ordre de 25 kJ EM/kg^{0,75}/j (Le Dividich *et al* 1985, 1987). Concrètement, pour un porc pesant 60 kg, ceci représente 20 et 42 g d'aliment/°C/jour respectivement.

En alimentation à volonté, il existe une interaction entre le taux de protéines, et notamment le taux d'acides aminés indispensables, et la température ambiante sur les performances de croissance. Cette interaction repose sur le fait que l'augmentation de la consommation d'aliment avec l'abaissement de la température ambiante permet de compenser, selon le degré de déficit, un taux de protéines ou d'acides aminés qui s'avère insuffisant en conditions de thermoneutralité. Ainsi, un taux suboptimal de protéines (Seymour *et al* 1964) ou de lysine (Stahly et Cromwell 1987) a des répercussions moins importantes sur les performances du porc élevé au froid relativement à la thermoneutralité (tableau 4). A même niveau alimentaire, nos résultats (Rinaldo 1989) indiquent que l'augmentation du taux de lysine améliore le gain de poids journalier d'autant plus que la température est plus élevée en raison d'une plus grande disponibilité de l'énergie pour la croissance. En revanche, lorsque les dépenses de thermorégulation sont couvertes par un apport correspondant d'énergie, les résultats présentés dans le tableau 5 montrent que pour une même quantité de lysine ingérée, les performances (gain de poids, composition corporelle, sont semblables au froid (12°C) et à la thermoneutralité (20°C).

En définitive, seul le besoin énergétique dépend de la température ambiante. En revanche, le besoin azoté pour un même gain de poids ou de muscle est indépendant de l'environnement thermique lorsque l'apport énergétique n'est pas limitant. Toutefois, relativement à l'énergie, il augmente avec la température ambiante par suite d'une plus grande disponibilité de l'énergie pour les synthèses. Selon nos résultats (Rinaldo 1989), à 1°C d'augmentation de la température ambiante entre 12 et 20°C, correspond un accroissement du besoin en lysine de 0,009 g/MJ EM ; entre 20 et 25°C, l'accroissement est de 0,005 g/MJ EM.

3.2 / Concentration en énergie du régime

L'utilisation de matières premières riches en constituants celluloseux et en matières

3 / Interactions alimentation - température ambiante

3.1 / Apport d'énergie, de protéines et d'acides aminés

Chez le porc en croissance, les dépenses énergétiques de thermorégulation sont couvertes principalement au détriment des glucides et des lipides comme le montrent la plupart des études de bilans (Close 1981) et l'augmentation du turn-over du glucose et des acides gras observée au froid chez l'animal de 20 kg (Herpin 1988). C'est donc essentiellement le besoin énergétique qui varie avec la température ambiante. Pour un même gain de poids journalier, lorsque la température ambiante

Pour un même gain de poids ou de muscle, la quantité totale de lysine ingérée est indépendante de la température ambiante.

Tableau 4. Influence du taux de lysine de l'aliment sur les performances du porc alimenté à volonté, en relation avec la température ambiante (d'après Stahly et Cromwell 1987).

	Température ambiante °C	Lysine, % ¹	
		0,50	0,95
Gain de poids/j	10	95	100
	22,5	86	100
Indice de consommation	10	107	100
	22,5	114	100
Gain de muscle/j	10	91	100
	22,5	86	100

1 - A chaque température la valeur 100 est attribuée aux performances obtenues avec le taux de 0,95 % de lysine.

Tableau 5. Effet de la température ambiante et du taux de lysine de la ration sur les performances de croissance du porc lorsque le « froid » est compensé par un apport supplémentaire d'énergie (d'après Rinaldo 1989).

Température ambiante, °C	12		20		Sx ¹
	0,65 0,55	0,80 0,70	0,65 0,55	0,80 0,70	
Aliment ingéré, g/j					
Régime de base ²	2198	2200	2231	2220	
Amidon de maïs	268	273			
Gain de poids, g/j	738	770	730	776	7,0 ; L**
Indice de consommation	3,34	3,21	3,06	2,86	0,03 ; L**T**
Lysine ingérée, g/MJ EM	0,40	0,50	0,47	0,58	
Caractéristiques des carcasses					
Pourcentage de gras	28,4	27,6	28,2	28,5	2,9
Pourcentage de muscle	48,3	50,1	48,6	49,3	2,4

1 - Ecart-type de la moyenne ; L, effet lysine ; T, effet température, **, P < 0,01.

2 - Régime à base de blé et de tourteau de soja à 16 % de protéines brutes en période de croissance et 13 % en période de finition.

Tableau 6. Influence de la température ambiante et de la concentration en énergie de l'aliment sur la production de chaleur et la partition de l'énergie fixée (kJ/kg^{0,75}/j) chez le porc en croissance (d'après Noblet *et al* 1985) (Données ajustées à une même quantité d'EM ingérée, soit 1 323 kJ/kg^{0,75}/j).

Température ambiante, °C	13		23	
Aliment ¹	C	D	C	D
Production de chaleur	797	809	663	759
Energie fixée	526	514	660	564
Protéines fixées	128	127	174	186
Lipides fixés	398	387	486	378

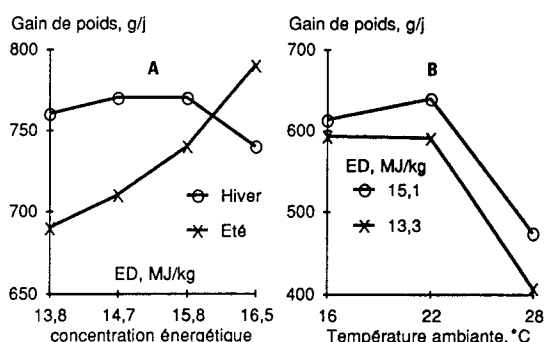
1 - C, aliment concentré en énergie ; D, aliment dilué en énergie.

grasses par le porc est, dans une certaine mesure, liée à la température ambiante par le biais de l'extra-chaleur qui leur est associée. Cette dernière participe aux dépenses de thermorégulation chez l'animal exposé au froid (Verstegen *et al* 1973), alors qu'en conditions de thermoneutralité elle est obligatoirement évacuée. Par ailleurs, son importance dépend notamment de la teneur en constituants celluloseux et en matières grasses du régime. Les travaux de Just (1982) montrent, à cet égard, une augmentation de la production d'extra-chaleur avec le taux de cellulose brute du régime qui s'explique à la fois par la chaleur associée à la dégradation microbienne de la cellulose dans le gros intestin et par le faible rendement des produits terminaux de la digestion (A.G.V.) pour les synthèses. A l'inverse, la production d'extra-chaleur est faible pour les aliments riches en matières grasses qui se déposent avec un minimum de remaniements biochimiques. Il en ressort que l'utilisation par le porc de régimes peu concentrés en énergie par incorporation de matières premières riches en constituants celluloseux serait ainsi améliorée au froid relativement aux aliments fortement concentrés.

Les résultats obtenus sur le porcelet et le porc en croissance-finition nourris à volonté font état d'une interaction entre la température ambiante et la concentration en énergie des régimes sur les performances de croissance (Coffey *et al* 1982, Le Dividich et Noblet 1986). Au froid, ces performances sont relativement indépendantes de la concentration en énergie

des aliments, alors qu'au chaud, elles sont améliorées par l'utilisation de rations concentrées en énergie par addition de matières grasses (figure 5). La similitude des performances obtenues au froid avec les régimes dilués et concentrés en énergie est due essentiellement au fait que la quantité d'énergie digestible ingérée ne varie pas avec la concentration énergétique de l'aliment. En outre, les travaux de Noblet *et al* (1985) montrent une participation de l'extra-chaleur liée à l'utilisation des régimes dilués à la thermorégulation (tableau 6). En effet, relativement à la thermoneutralité (23°C), l'augmen-

Figure 5. Influence de la saison ou de la température ambiante et de la concentration en énergie de l'aliment sur les performances du porc en croissance (A) et du porcelet (B) (d'après Coffey *et al* 1982 (A) et Le Dividich et Noblet 1986 (B)).



tation de la production de chaleur au froid (13°C) est moins élevée avec un régime dilué qu'avec un régime concentré en énergie. Néanmoins, l'énergie ainsi épargnée est intégralement fixée sous forme de lipides, augmentant l'adiposité des carcasses. En revanche, au chaud, les meilleures performances obtenues avec des rations enrichies en matières grasses sont liées à l'augmentation de la consommation d'énergie digestible.

En définitive, on peut supposer une meilleure valorisation au froid des aliments peu concentrés en énergie. Néanmoins, si l'on tient compte de leur effet sur l'état d'engraissement des animaux et de la diminution de 1 à 2 points du rendement en carcasse, il est clair que l'utilisation en période froide de régimes riches en constituants celluloseux a un intérêt limité chez le porc en croissance. Malgré tout, en période hivernale, l'emploi de ces régimes s'avère intéressant chez la truie en gestation (Noblet *et al* 1988).

Conclusion

En conclusion, il est intéressant de souligner l'importance des conditions climatiques de logement sur les performances de croissance du porc et l'économie de la production. A 1°C d'augmentation de la température ambiante

entre 10 et 20°C correspond une économie d'environ 3,3 kg d'aliment par porc produit ; entre 20 et 24-25°C une économie de 1,2 à 1,4 kg peut être escomptée. La maîtrise des conditions d'environnement thermique peut donc contribuer, de manière importante, à la réduction des coûts de production et notamment du coût alimentaire. Si l'on ajoute à cela que le rendement en carcasse varie dans le même sens que la température ambiante, on a intérêt, dans les conditions actuelles d'élevage sur caillebotis à maintenir dans les bâtiments une température ambiante élevée (24-25°C). En période hivernale, l'intérêt d'un chauffage artificiel dépend des coûts relatifs de l'énergie thermique et alimentaire. Mais, avant tout, il est essentiel de conserver la chaleur dissipée par les animaux grâce notamment à l'isolation thermique des locaux et à un renouvellement adéquat de l'air. Dans ce domaine, il est donc important de connaître les effets des constituants de l'air, notamment de l'hygrométrie et de certains gaz nocifs comme l'ammoniac, sur les performances et la santé des animaux afin de définir un taux minimum de renouvellement de l'air. Par ailleurs, compte tenu de l'influence prépondérante de la température ambiante sur la consommation et l'utilisation métabolique de l'énergie, il est nécessaire de poursuivre les travaux sur le réajustement des apports nutritionnels, en protéines et acides aminés notamment, dans les aliments du porc placé dans les conditions climatiques optimales.

Références bibliographiques

- BERSCHAUER F., CLOSE W.H., STEPHENS D.B., 1983. The influence of protein/energy value of the ration and level of feed intake on the energy and nitrogen metabolism of the growing pig. 2- N metabolism at 2 environmental temperatures. *Br. J. Nutr.*, 49, 271-283.
- BRESK B., STOLPE J., 1982. Fattening performance tests for assessment of critical temperature of swine. *Mh. vet.-Med.* 37, 374-380.
- CAMPBELL R.G., TAVERNER M.R., 1988. Relationships between energy intake and protein and energy metabolism, growth and body composition of pigs kept at 14 or 32°C from 9 to 20 kg. *Livest. Prod. Sci.*, 18, 289-303.
- CLOSE W.H., 1978. The effects of plane of nutrition and environmental temperature on the energy metabolism of the growing pig. 3- The efficiency of energy utilization for maintenance and growth. *Br. J. Nutr.*, 40, 433-438.
- CLOSE W.H., 1981. The climatic requirements of the pig. In *Environmental aspects of housing for animal production*, CLARK J.A. (Ed.), Butterworths, London, 149-166.
- CLOSE W.H., MOUNT L.E., BROWN D., 1978. The effects of place of nutrition and environmental temperature on the energy metabolism of the growing pig. 2- Growth rate, including protein and fat deposition. *Br. J. Nutr.*, 40, 423-431.
- COFFEY M.T., SEERLEY R.W., FUNDERBUKE D.W., Mc CAMPBELL H.C., 1982. Effect of heat increment and level of dietary energy and environmental temperature on the performance of growing-swine. *J. Anim. Sci.*, 54, 95-105.
- FULLER M.F., BOYNE A.W., 1971. The effects of environmental temperature on the growth and metabolism of pigs given different amounts of food. 1- Nitrogen metabolism, growth and body composition. *Br. J. Nutr.*, 25, 259-272.
- FULLER M.F., BOYNE A.W., 1972. The effects of environmental temperature on the growth and metabolism of pigs given different amounts of food. 2- Energy metabolism. *Br. J. Nutr.* 28, 373-384.
- FULLER M.F., DUNCAN W.R.H., BOYNE A.W., 1974. Effect of environmental temperature on the degree of unsaturation of depot fats of pigs given different amounts of food. *J. Sci. Food. Agric.*, 25, 205-210.
- HERPIN P., 1988. Mécanismes et régulation de la thermogénèse chez le jeune porc exposé au froid. Thèse de Docteur-Ingénieur en Sciences Agronomiques, INA Paris-Grignon, 131 pp.
- JUST A., 1982. The net energy value of balanced diets for growing pigs. *Livest. Prod. Sci.*, 8, 541-555.
- LE DIVIDICH J., NOBLET J., 1986. Effect of dietary energy level on the performance of individually housed early-weaned piglets in relation to environmental temperature. *Livest. Prod. Sci.*, 14, 255-263.
- LE DIVIDICH J., VERMOREL M., NOBLET J., BOUVIER J.C., AUMAITRE A., 1980. Effects of environmental temperature on heat production, energy retention, protein and fat gain in early-weaned piglets. *Br. J. Nutr.*, 44, 313-323.
- LE DIVIDICH J., NOBLET J., AUMAITRE A., 1982. Environmental requirements of early-weaned intensively reared piglets. In *Proceedings of the 2nd International Livestock Environment Symposium*, April 20-23, 1982, A.S.A.E. (Ed.), Urbana, Illinois, 353-361.
- LE DIVIDICH J., DESMOULIN B., DOURMAD J.Y., 1985. Influence de la température ambiante sur les performances du porc en croissance-finition en relation avec le niveau alimentaire. *J. Rech. Porcine en France*, 17, 275-282.
- LE DIVIDICH J., NOBLET J., BIKAWA T., 1987. Effect of environmental temperature and dietary energy concentration on the performance and carcass characteristics of growing-finishing swine fed to equal rate of gain. *Livest. Prod. Sci.*, 17, 235-246.
- LEFAUCHEUR L., LE DIVIDICH J., KRAUSS D., ECOLAN P., MOUROT J., MONIN G., 1989. Influence de la température d'élevage sur la croissance, le métabolisme musculaire, et la qualité de la viande. *Journées Rech. Porcines en France*, 21, 231-238.

- NICHOLS D.A., AMES D.R., HINES R.H., 1982. Effect of temperature on performance and efficiency of finishing swine. Proceedings of the 2nd International Livestock Environment Symposium April 20-23, 1982, Urbana, Illinois, ASAE (Ed.), 376-379.
- NIENABER J.A., LE ROY HAHN G., 1983. Performance of growing-finishing swine in response to the thermal environment. ASAE Mid-Central meeting, March 16, 1983, St-Joseph, Missouri, paper n° MCR 83-137.
- NOBLET J., LE DIVIDICH J., 1982. Effect of environmental temperature and feeding level on energy balance traits of early-weaned piglets. *Livest. Prod. Sci.*, 9, 619-632.
- NOBLET J., LE DIVIDICH J., BIKAWA T., 1985. Interaction between energy level in the diet and environmental temperature on the utilization of energy in growing pigs. *J. Anim. Sci.*, 61, 452-459.
- NOBLET J., DOURMAD J.Y., DUBOIS S., LE DIVIDICH J., 1988. Influence de la température ambiante sur les dépenses énergétiques de la truie gravide. Interaction avec la nature du régime (paille, luzerne). *Journées Rech. Porcines en France*, 20, 345-350.
- N.R.C., 1981. Effect of environment on nutrient requirements of domestic animals. Nat'l Research Council Nat'l Academy of Sciences, Washington D.C., 152 pp.
- RINALDO D., 1989. Influence de la température ambiante sur le métabolisme énergétique et tissulaire et le besoin en lysine du porc en croissance. Mise en évidence de l'intérêt d'une température élevée. Thèse de l'Université de Rennes I, 124 pp.
- RINALDO D., LE DIVIDICH J., 1991. Assessment of optimal temperature for performance and chemical body composition of growing pigs. *Livest. Prod. Sci.* (sous presse).
- RINALDO D., SALAUN M.C., LE DIVIDICH J., 1989. Influence d'une réduction de la température ambiante ou d'un abaissement nocturne de la température ambiante sur les performances du porcelet sevré. *Journées Rech. Porcine en France*, 21, 239-244.
- SEYMOUR E.W., SPEER V.C., HAYS V.W., MANGOLD D.W., HAZEN T.E., 1964. Effects of dietary protein level and environmental temperature on performance and carcass quality of growing-finishing swine. *J. Anim. Sci.*, 23, 375-379.
- STAHLY T.S., CROMWELL G.L., 1987. Optimal dietary lysine levels for pigs as influenced by the thermal environment. Swine Research Report, University of Kentucky, Department of Anim. Sci., Lexington, Report n°299, 15-18.
- THOMAS P., 1984. The influence of housing design and some management systems on the health of the growing pig, particularly in relation to pneumonia. *Pig News Inf.*, 5, 343-349.
- VERSTEGEN M.W.A., CLOSE W.H., START I.B., MOUNT L.E., 1973. The effects of environmental temperature and plane of nutrition on heat loss, energy retention and deposition of protein and fat in groups of growing pigs. *Br. J. Nutr.*, 30, 21-35.
- VERSTEGEN M.W.A., BRASCAMP E.W., VAN DER HEL W., 1978. Growing and fattening of pigs in relation to temperature of housing and feeding level. *Can. J. Anim. Sci.*, 58, 1-13.
- VERSTEGEN M.W.A., BRANDSMA H.A., MATEMAN G., 1985. Effect of ambient temperature and feeding level on slaughter quality in fattening pigs. *Neth. J. Agric. Sci.*, 33, 1-15.

Summary

Influence of environmental temperature on growth performance in pigs.

The aim of the present paper is to present the effects of environmental temperature on energy balance, growth performance and nutritional requirements of growing-finishing swine and to assess the optimal temperature. The critical temperature is estimated at to about 20°C for growing pigs and to 15°C for finishing ones. The critical temperature corresponds to a maximal utilization of feed energy and its significance is discussed in terms of animal performance. Environmental temperature mainly affects fat deposition. In ad-libitum conditions, voluntary feed intake decreases by 22 g/d/°C between 10 and 20°C, without any effect on daily weight gain. Between 20 and 30°C, this decrease is more pronounced (73 g/j/°C) and involves a reduc-

tion in daily weight gain (40 g/°C) and in body fatness. On the basis of reduced production costs and body fatness, the optimal temperature for growing-finishing swine reared on concrete slatted floors is assessed at 24-25°C. Studies on the interactions between temperature and nutritional requirements suggest that, in warm conditions, performance is improved in pigs fed high energy diets whereas, in the cold, growth is independent of feed energy concentration. The increase in energy requirement between 20 and 12°C is assessed at 25 kJ EM/kg0.75/d/°C. The daily amount of essential amino acids required for a given weight gain or muscle gain does not vary with environmental temperature.

RINALDO Dominique, LE DIVIDICH J., 1991. Influence de la température ambiante sur les performances de croissance du porc. *INRA Prod. Anim.*, 4 (1), 57-65.

J. PETIT

INRA Laboratoire de Physiologie
et Ecologie des Poissons
Campus de Beaulieu
35042 Rennes Cedex

L'aquaculture : un problème pour l'environnement ?

L'augmentation rapide de la production aquacole, et donc de son impact polluant, a nécessité la mise en place d'une législation concernant les rejets des piscicultures. L'estimation de l'impact polluant est complexe du fait des volumes d'eau mis en jeu et de la difficulté de quantifier les stocks de poissons dont dépendent les quantités d'aliment déversé.

L'aquaculture, par nature, est utilisatrice d'eau. Cette eau a une fonction d'usage : sustentation de l'animal, apport thermique, apport d'oxygène, évacuation des déchets. Elle est donc entièrement restituée au milieu naturel. Au contraire, l'irrigation, principal compétiteur de l'aquaculture dans l'utilisation des eaux de surface, consomme l'eau par évaporation : un champ de maïs à la floraison mâle évapore de 30 à 50 m³/ha/j pour une production de 100 à 200 kg de matière sèche.

Les besoins en eau pour le maintien d'un stock de poissons sont relativement importants : 15 à 50 m³/h/t en stock, selon la tempé-

rature et les équipements d'oxygénation mis en jeu, mais restent globalement modestes (figure 1) compte tenu de la production réalisée (30 000 tonnes par an pour les salmonicultures françaises). Ces besoins ont en commun avec les autres secteurs agricoles d'être importants en période estivale. Une caractéristique propre à l'aquaculture, la poikilothermie des animaux, aggrave ce phénomène : l'élévation de la température entraîne l'augmentation rapide des besoins nutritionnels et respiratoires, accroissant ainsi les débits d'eau nécessaires à la production.

Comme pour les autres activités utilisatrices d'eau, le passage de celle-ci dans l'exploitation aquacole modifie ses caractéristiques physico-chimiques. La qualification de « pollution » est engendrée par les conflits d'usages de l'eau : l'industriel, le plaisancier, le pêcheur ou l'ostréiculteur pourront avoir des conceptions différentes de ce qui est ou n'est pas pollution. Ce problème général de l'évaluation de ce qui est ou n'est pas nuisance est particulièrement ambigu en aquaculture : un élevage de poissons, par sa dépendance vis-à-vis de la qualité de l'eau, peut être un facteur de protection du milieu. Un élevage de saumons en cage peut être bénéfique par ses apports en nutriments dans un écosystème pauvre en phyto et zooplancton, ou au contraire entraîner, par son intensification excessive, une eutrophisation du milieu et donc s'avérer polluant (figure 2). Le cas de la conchyliculture est encore plus difficile à cerner : l'activité de filtration des mollusques joue un rôle d'épuration du milieu, mais la concentration des parcs à huîtres ou à moules peut entraîner des épizooties préjudiciables pour la faune sauvage elle-même.

C'est pourquoi l'analyse de l'impact sur l'environnement d'un élevage aquacole comporte

Résumé

L'aquaculture intensive est considérée comme une source de pollution. Les interactions étroites entre le milieu d'élevage et l'écosystème où est implanté l'élevage confèrent des caractères particuliers à cette pollution.

Les formes de pollution par l'aquaculture sont variées : pollutions organique, chimique, bactériologique, génétique etc. Les flux polluants peuvent être importants localement et géographiquement. On estime que la production d'une tonne de saumons implique 1 km² marin, et que les élevages norvégiens contribuent pour 8 % et 14 % de l'azote et du phosphore respectivement en mer du Nord.

La législation n'est pas adaptée aux problèmes tels qu'ils se posent en pisciculture. Une législation européenne plutôt axée sur le contrôle des intrants dans l'aliment semble se profiler avec l'exemple danois.

Le moyen le plus rapide de réduire la pollution générée par l'aquaculture semble être, pour l'instant, d'abaisser la quantité d'aliments déversés par augmentation de la valeur énergétique de ceux-ci (ce qui diminuera la quantité de matières en suspension), et de remplacer une partie des protéines par des lipides. La mise en oeuvre de ce type d'aliment demande toutefois une technicité élevée.

L'avenir des traitements en aval semble limité par le caractère très dilué des polluants et les grands volumes d'eau à traiter.

L'aquaculture en tant que production dépendante de l'Environnement peut être un lien privilégié pour des études sur le coût de l'Environnement.

Figure 1. Les usages de l'eau en France. Adapté d'après Brodhag 1990. (Source : Etat de l'Environnement 1988).

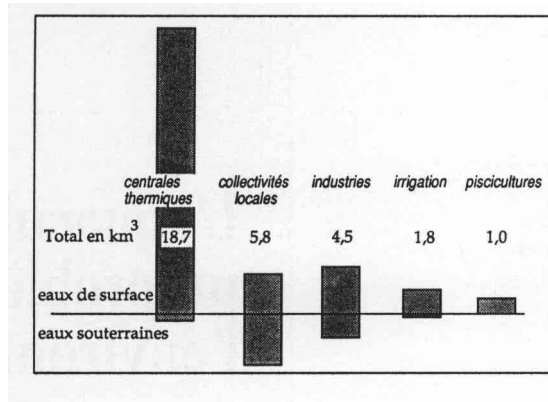
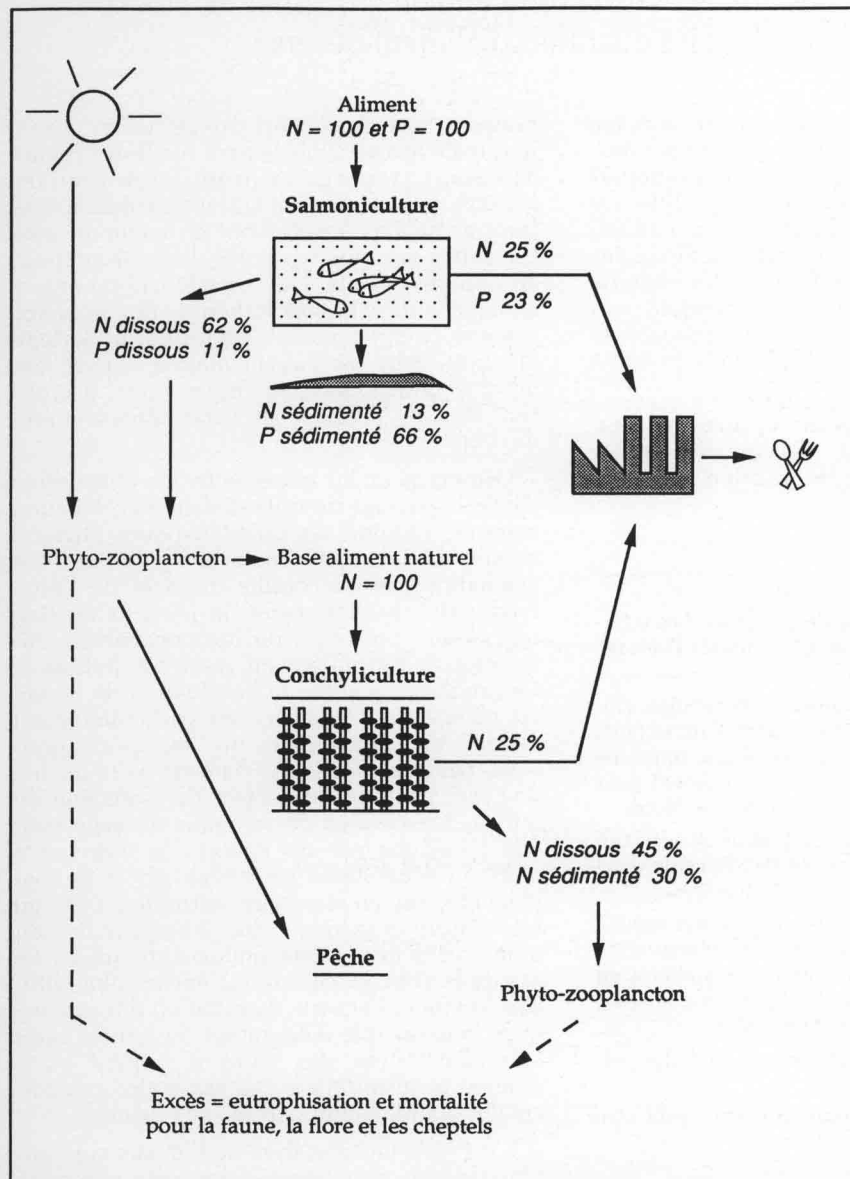


Figure 2. Rôle de l'aquaculture dans l'écosystème côtier.

L'aquaculture a des impacts très différents sur le milieu naturel suivant le mode d'alimentation des animaux. Dans tous les cas on a rejet d'azote et de phosphore pouvant entraîner une eutrophisation. Le risque est moindre pour la conchyliculture : les mollusques consomment le plancton. Schéma adapté de Folke 1988.



1 / L'aquaculture source de pollution ? ... ou l'histoire du pollueur pollué

Il était une fois, voilà une dizaine d'années, une rivière bretonne, le Leguer, sur laquelle on dénombrait onze éleveurs de truites installés les uns derrière les autres, et qui encombraient le Tribunal Administratif de plaintes concernant le voisin situé en amont. Celui-ci polluit l'eau paraît-il... Ceci éveilla l'attention de l'Administration, ce qui donna lieu en 1981, aux premières « Prescriptions Générales » définissant ce qui serait désormais considéré comme une pollution dans un rejet de pisciculture.

Le rapport de Juin 1989 de la NORSK-HYDRO, l'une des plus importantes compagnies norvégiennes d'aquaculture, fait état de la pollution, par l'industrie norvégienne, de ses zones d'élevages, et cherche à s'assurer contre ce risque auprès de la LLOYDS Register. Le rapport d'octobre 1990 de la même société fait état d'un programme destiné à protéger... l'environnement menacé par les rejets de la ferme « Golden Sea Produce » que la NORSK-HYDRO a installée en Ecosse.

Ces deux exemples montrent que, si le caractère polluant d'un élevage aquacole intensif n'est pas contestable, il se différencie des autres élevages hors-sol par son étroite dépendance de l'écosystème où il s'est implanté. Le tableau 1 récapitule les différences entre élevage classique en milieu aérien et élevage en milieu aquatique.

Les formes de pollution dont relève l'aquaculture sont également très variées. Outre les déchets du métabolisme et les résidus des produits de traitements (antibiotiques, sulfate de cuivre, etc), que l'on trouve dans les autres rejets d'élevage industriel, la particularité des sites destinés à l'aquaculture (eaux calmes et propres, habitat naturel de variétés sauvages de

Tableau 1. Contraintes et avantages liés à la nature du milieu d'élevage (adapté de Boeuf 1988).

	EAU (pisciculture)	AIR (porcherie, poulailler)
Densité	Economie de sustentation (densité 800 fois celle de l'air)	Energie de maintien importante
Ventilation de l'enceinte d'élevage	Coût élevé : renouvellement du bassin	Energie de ventilation coût faible
Oxygène	Faiblement disponible	Non limitant (30 à 40 fois plus que dans l'eau)
Conductivité thermique	Importante : perte de chaleur pour les animaux	Faible : conservation de la chaleur
Interface avec l'être vivant	Eau - eau (branchies) perte de sels	Eau - air (poumons) pas de perte de sels

l'espèce élevée) conduit à prendre en compte des pollutions génétiques, bactériologiques et esthétiques.

Ainsi le Nature Conservancy Council (G.B.) veut déplacer les élevages en cage implantés dans le Loch Sween (Ecosse) alors que les études d'impact ont mis en évidence l'innocuité de ces élevages vis-à-vis de l'écosystème : il s'agit simplement de les mettre « hors vue » !

Souhaitant devancer les problèmes, la NORSK-HYDRO précédemment citée a repeint équipements et bâtiments d'exploitation, étudié des formes de cages profilées, espérant ainsi rendre l'élevage particulièrement discret dans des sites, certes propices à l'aquaculture industrielle, mais qui n'ont rien d'une zone industrielle.

Traitement des effluents, recyclage des déchets d'usine, stérilisation U.V. avant décharge, lutte passive contre les prédateurs (et non plus destructive) sont des conséquences de la pression écologique que subissent les aquaculteurs.

Ces actions de dépollution ont le plus souvent un double effet : sur l'environnement d'une part, sur les pratiques d'exploitation d'autre part. Le coût de la dépollution pourra éventuellement être compensé par un gain d'exploitation : l'eau épurée peut ainsi être recyclée pour un meilleur confort du cheptel. L'éradication de germes pathogènes tel que le « pou du Saumon » ou la furunculose a diminué les risques d'épizooties au niveau des élevages de saumons norvégiens.

2 / Le mode d'action, les effets des pollutions aquacoles

2.1 / Nature des flux polluants

L'encadré ci-contre présente les coefficients spécifiques de pollution aquacole retenus par l'Agence de bassin Loire-Bretagne suite à l'étude menée par Faure en 1979-1980 dans le cadre de l'opération « Salmoniculture et Environnement » confiée au CEMAGREF.

Evaluation des flux polluants en salmoniculture

La quantification des rejets de pisciculture s'appuie sur les données collectées en pisciculture, tant aux USA qu'en France, qui établissent une relation stricte entre alimentation et pollution, pour l'ammoniac et les matières en suspension (MES). Les valeurs ainsi obtenues sont à considérer comme des moyennes journalières pouvant fluctuer largement en valeurs instantanées. Les évaluations prises en compte par les services administratifs français se font de la manière suivante : A étant le poids d'aliments, les valeurs des coefficients à appliquer en salmoniculture (nourrissage à l'aliment sec 45 % de protéines) sont (Crouzet 1983, Faure 1983) :

Ammoniac $(\text{NH}_3 + \text{NH}_4) = 0,03 A \times K_s$

K_s est une valeur comprise entre 1 et 2 lorsque l'on dépasse 1 mg/l d'ammoniac dans l'eau. K_s est un facteur prenant en compte le fait que la présence d'ammoniac au-dessus de 1mg/l entraîne une augmentation de la production d'ammoniac par kg de truites.

Calcul de K_s ou coefficient de stress : ce coefficient est calculé à partir du nombre N de réutilisations de l'eau après désoxygénation: $K_s = 0,875 + 0,125 N$

Azote Kjeldahl (azote total) $\text{NTK} = A (0,012 + 0,03 K_s)$

Matières en suspension (bassins sans décantation)

$\text{MES} = A \times (32 \times \text{IC} - 20) / 100$

La quantité de matières solides émises varie fortement avec l'indice de conversion (IC) de l'aliment.

Matière organique $\text{DBO}_5 = 0,15 A$ $\text{DCO} = 3,7 \text{ DBO}_5$
 DBO_5 = Demande biochimique en oxygène après 5 jours. Mesure la quantité de matières organiques biodégradables.
 DCO = Demande chimique en oxygène. Mesure la quantité totale de matières organiques.

Pour l'évaluation des redevances à la pollution, le calcul est fait à raison de :

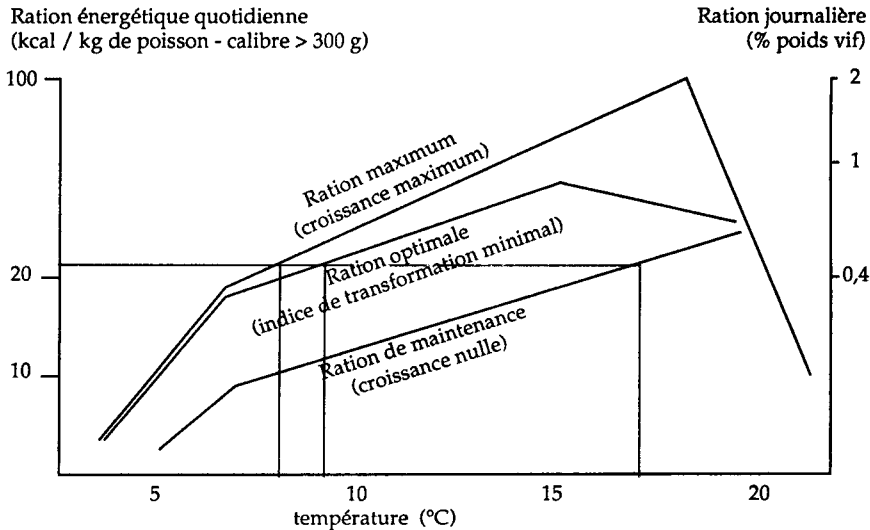
$\text{MO} = (2 \text{ DBO}_5 + \text{DCO}) / 5$

(Le secteur agricole ne paie pas de redevance)

Phosphates $\text{PO}_4 = 0,014 A$ PT (phosphate total) = $0,025 A$

Extrait de Petit J., 1985 : L'Approvisionnement en eau, le traitement de l'eau et le recyclage en Aquaculture, in «L'Aquaculture», éditions Lavoisier - Paris.

Figure 3. Gestion de l'aliment en fonction de la température en aquaculture : ration maximale, optimum et d'entretien (d'après Brett et al 1969). Pour une même ration énergétique on peut se trouver en situation de croissance minimale ou maximale. Lorsque la température s'élève, les besoins énergétiques augmentent rapidement. (Les valeurs sont indicatives : la valeur énergétique varie suivant les aliments).



Ces coefficients permettent l'évaluation des flux polluants engendrés par le métabolisme des poissons à partir de corrélations établies entre ces flux et des facteurs techniques, c'est-à-dire essentiellement la quantité d'aliment distribué, et la qualité du milieu d'élevage intégrée sous forme de « coefficient de stress ».

Parmi les pollutions liées à l'usage de produits de traitement sanitaire, le chloramphénicol, le sulfate de cuivre (qui s'accumule dans les boues), le vert malachite (considéré comme dangereux pour l'homme en Allemagne) sont des produits cités comme indésirables dans les directives européennes.

La pollution bactérienne, en dehors de la pathologie associée à l'élevage intensif, peut prendre des proportions inquiétantes pour le produit aquacole : l'accumulation de coliformes et des streptocoques dans les élevages de « catfish » américains (Bennett 1982) ou les élevages de truites finlandais (Niemi 1985) conduit à modifier les pratiques d'élevage. Ainsi, contrairement à ce qu'on aurait pu imaginer, c'est lorsque le taux de nourrissage est faible que la pollution bactérienne est la plus forte : la vitesse du transit intestinal, l'activité des animaux (qui évite les dépôts) sont stimulés par des apports alimentaires et les risques de prolifération bactérienne sont ainsi limités.

2.2 / Profil journalier et saisonnier de la pollution aquacole. Prédiction de la concentration au rejet

Les flux polluants étant essentiellement corrélés à l'alimentation, elle-même corrélée aux stocks de poissons en place, les pollutions au rejet vont s'accroître avec le rapport stock-débit.

Des régions comme la Bretagne voient ainsi les niveaux de pollution augmentés fortement au printemps du fait de la montée des flux polluants liés à l'augmentation de température : l'éleveur, pour maintenir un indice de transformation optimum, doit constamment augmenter la ration (figure 3). Le grossissement du stock et la baisse de débit des rivières accentuent le phénomène de concentrations des polluants dans l'eau du rejet (figure 4).

Toutes les techniques visant à atténuer les fluctuations des stocks : étalement des pontes par photopériode, alevinage décalé par thermorégulation (figure 5), diminueront les pics de pollution (Petit 1989).

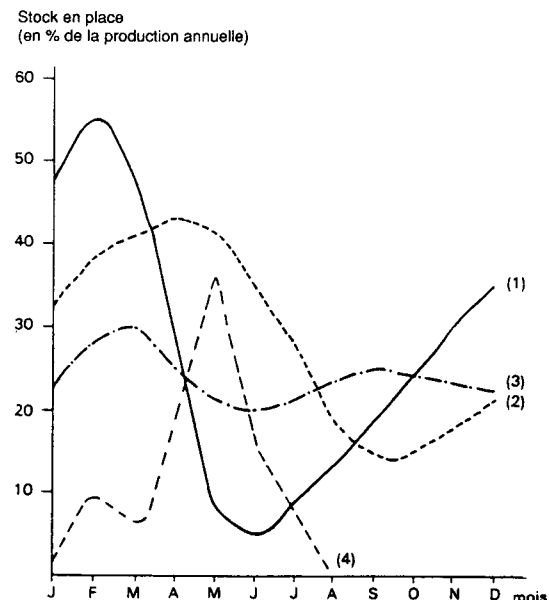
L'augmentation du rejet azoté en fonction de la température a fait l'objet de nombreux travaux qui donnent les taux d'excrétion applicables à la truite (Kaushik 1980), à la carpe (Kaushik 1980 et 1990), à l'anguille (Degani et Levanon 1988, Durillon 1988), à la daurade (Porter et al 1987), au turbot (Poxton et Allouse 1987) ou encore aux crevettes péneïdes (Dall et Smith 1986).

Malgré ces nombreux travaux, la prévision du rejet azoté en vue de respecter une norme exprimée en concentration d'ammoniac à ne pas dépasser reste extrêmement complexe.

Ceci tient aux nombreux facteurs mis en jeu : si l'incidence de la température et de la composition de l'aliment (notamment en protéines) est relativement bien cernée, l'effet du stress (lié à un milieu d'élevage dégradé par exemple) qui augmenterait la production d'azote excrété, les effets de certains paramètres de l'eau : oxygène, gaz carbonique, titre alcalimétrique ; le

Figure 4. L'importance de l'impact polluant des truiticultures est en relation avec la fluctuation des stocks mensuels moyens (Crouzet 1983).

- (1) Exemple de croissance rapide 13-14 mois en Bretagne
- (2) Exemple de croissance lente 17-19 mois dans les Pyrénées
- (3) Exemple de production étalée en zone côtière landaise
- (4) Courbe moyenne des ventes en pourcentage de la production dans une pisciculture bretonne.



lébit disponible (difficile à prévoir, et souvent pris en compte sur la base de moyennes), viennent rendre la modélisation du phénomène inextricable. De plus certains mécanismes sont encore mal expliqués : balance urée - ammoniac, sodium - ammoniac, etc (Fromm 1963, Randall et Wright 1987).

Autant les modèles destinés à prévoir les flux polluants en moyenne journalière peuvent donc être considérés comme satisfaisants (production de matières en suspension, d'azote, etc, en kg/jour) autant la prévision des concentrations instantanées au rejet reste difficile à établir. Les fluctuations des paramètres physiologiques avec la température, la complexité des échanges au niveau de la branchie, le caractère probabiliste des températures et débits pris en compte, ne permettent pas de savoir si un élevage donné sera ou ne sera pas en dessous d'un seuil de pollution pour lequel il aura été autorisé à produire (ex : 0,5 mg/l d'azote ammoniacal).

2.3 / Les nuisances provoquées

La notion de nuisances reste relative à la fonction d'usage ou à des objectifs de société (zone protégée, parc naturel, etc).

Ainsi dans le Sud-Est asiatique on utilise des pesticides dans les étangs d'aquaculture. Certains, tels que le Gusathion (organophosphate), visent à éliminer les escargots. Dans les étangs à crevettes ce sont des biocides destinés à tuer les tilapias, gobis, etc, qui sont utilisés (Apud 1985).

Ces produits, dont certains sont biodégradables (nicotine, saponine), sont largement utilisés sans étude d'impact sur la flore et la faune. L'absence de compétition pour l'eau dans les zones occupées par l'aquaculteur, et le caractère relativement secondaire de la protection de la nature par rapport à des besoins plus immédiats, expliquent cette situation.

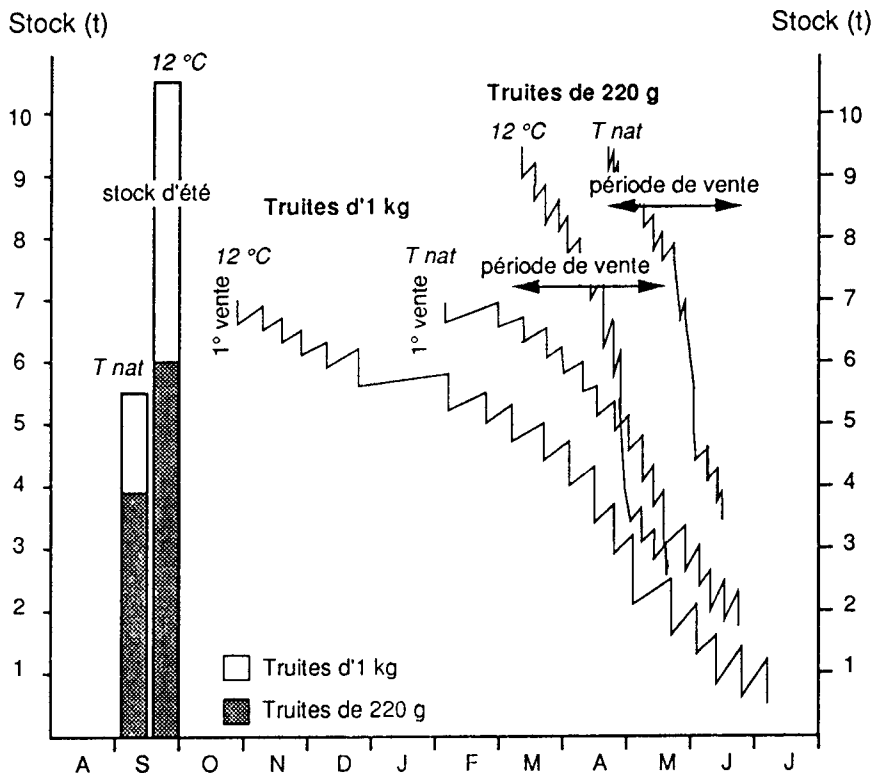
En Malaisie, l'élimination de la mangrove pour l'implantation d'étangs destinés à l'aquaculture a entraîné une acidification des sols avec une succession de nuisances en chaîne : mort des poissons, eau non potable, etc (Poernomo et Singh 1982, Simpson *et al* 1983). D'une manière plus directe, les quelques 5 330 ha de fermes aquacoles (crevettes) de Sutat Thani (Thaïlande) entraînent, par leurs rejets organiques, la disparition des ostréiculteurs installés dans la baie de Ban Don qui reçoit ces eaux (Chua et Paw 1987).

La conchyliculture, malgré son action de filtration du milieu et des risques moindres d'eutrophisation par surcharge organique, puisque le plancton est consommé, entraîne d'importants dépôts organiques par la réduction des mouvements de l'eau dans les parcs. En Suède, ce dépôt a été évalué à 7 kg de matière sèche par m² de ferme et par cycle d'élevage (1,5 - 2 ans) ou encore à 10 t pour 1 500 m² de parc.

Les risques associés à la charge organique sont relativement modérés en pisciculture d'eau douce courante : c'est surtout la localisation de celle-ci sur des cours d'eau de bonne qualité (catégorie 1B, 1A) qui entraîne la prise

Figure 5. Alevinage chauffé et commercialisation (Petit 1989).

Le maintien en eau chauffée à 12°C des juvéniles de truites accélère de manière significative leur croissance. La vente des animaux de 220 g se trouve avancée de 1,5 mois et celle d'animaux de 1 kg de 3 mois. D'autre part la période de vente se trouve allongée, ce qui est favorable pour le producteur (meilleure tenue des prix) et permet de diminuer le rapport stock-production par un décalage judicieux des bandes.



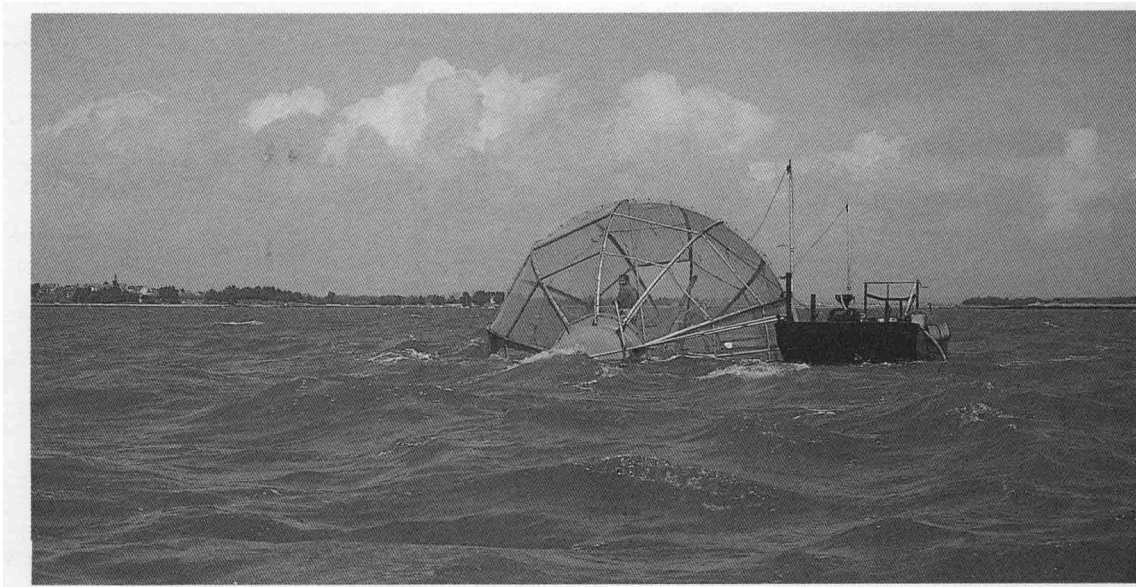
en compte de cette nuisance (dépôts en aval de la pisciculture, développement d'algues et champignons filamenteux inesthétiques, etc). La qualité d'eau minimum nécessaire à la survie de l'élevage lui-même ne permet pas d'atteindre des niveaux de concentrations des polluants comparables aux autres élevages. Si l'on s'en tient au flux polluant on arrive à des équivalences vite impressionnantes : 1 tonne de truites en stock équivaut à 40 à 50 équivalent habitant⁽¹⁾, c'est-à-dire, pour un élevage moyen, 2 000 à 2 500 équivalent habitant. La tonne de truites reçoit un débit d'eau journalier de l'ordre de 1000 à 1200 m³ contre 6 à 25 m³ pour son équivalent-habitant : le caractère dilué de la pollution piscicole lui confère un tout autre impact sur l'environnement.

Signalons toutefois que les piscicultures situées en haut de bassin versant, à cause des phosphates qu'elles émettent, perturbent le fonctionnement des stations de traitement pour la production d'eau potable, qui se trouvent fréquemment dans la même zone.

En mer, la pollution organique entraîne des risques d'eutrophisation et de dépôts sur le

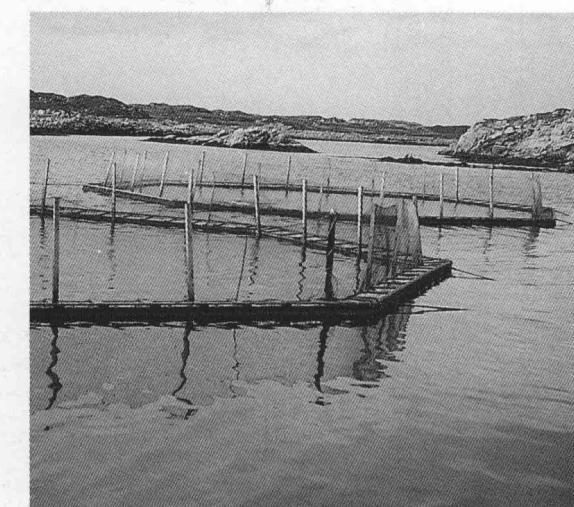
(1) L'équivalent-habitant exprime le volume de pollution rejeté, par jour, par habitant « moyen », c'est-à-dire 90 g de matières en suspension (après dégrillage et désablage) et 57 g de matières organiques.

Les environnements concernés par l'aquaculture vont de la mer ouverte (photo 1) ou fermée (photo 2) aux plans d'eau continentaux (photo 3) et aux rivières (photo 4).



Cages à Salmonidés

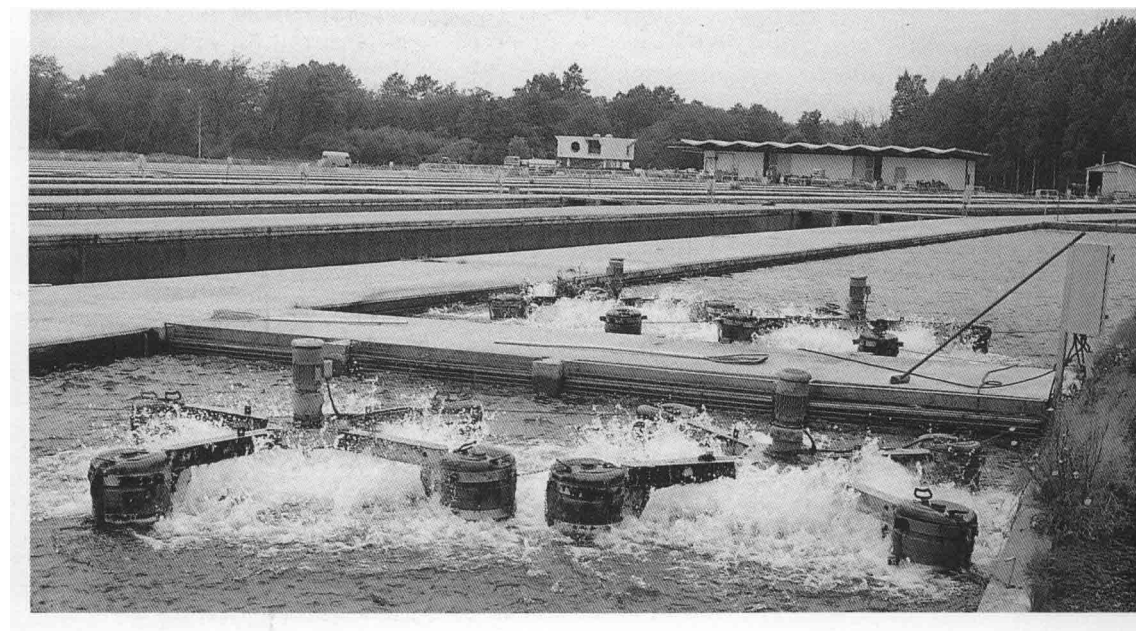
dans le golfe du Morbihan



dans un fjord norvégien



dans un lac de barrage espagnol



Bassins « couloirs » de 300 m de long alimentés par un captage d'eau de rivière de 2 à 3 m³/s (Salmonidés d'Aquitaine). Noter le turbinage nécessaire à la fourniture d'oxygène : les 500 tonnes de poissons en stock consomment environ 300 g d'oxygène dissous par kg d'aliment ingéré.

fond avec fermentation anaérobie (Takayanagi 1990). Par nécessité les élevages aquacoles recherchent des eaux calmes : baies, étangs marins plus ou moins ouverts sur la mer. Dans ces conditions, les études menées par les océanographes ont montré que le renouvellement du milieu était un leurre : même dans les mers à marée, et avec des courants violents, la durée d'un renouvellement complet est au minimum de 12 h.

Folke (1988) estime ainsi que l'épuration des effluents d'une ferme norvégienne à Saumon en cages, nécessite 1 km² de l'écosystème marin (énergie solaire et phytoplancton) par tonne de saumons produits. Il calcule également que l'énergie ainsi puisée dans l'écosystème est six fois celle que l'on a investi pour produire ! Globalement l'aquaculture norvégienne rejette 14 % du phosphore et 8 % de l'azote que reçoit la mer du Nord (Bergheim *et al* 1990). Les dépôts sur le fond sont propres aux élevages en cages flottantes fixes. D'autres systèmes de contention (Barges à saumons SALMOR, en Bretagne) plus mobiles évitent les problèmes liés à ces accumulations de déchets qui relarguent phosphates et nitrates (Kaspar 1988) voir de l'H₂S et du CH₄ si aucune action n'est entreprise (irrigation, curage, oxygénation, etc).

En dehors des pollutions d'ordre organique, chimique, l'aquaculture engendre, comme les autres activités, des perturbations pour la faune sauvage par les aménagements qu'elle nécessite (obstacles aux migrateurs notamment, au niveau des prises d'eau).

Pour terminer cette revue des nuisances liées à l'aquaculture, signalons les pollutions liées aux industries associées : transformation, abattoirs, etc (Jacobsen *et al* 1989), pollutions organiques bien sûr, mais aussi sources de dissémination d'agents pathogènes.

3 / Contrôle et maîtrise de la pollution aquacole

L'aquaculture représente environ 10 % des ressources aquatiques mondiales (8.10⁶ tonnes). Les élevages intensifs de poissons, utilisant des aliments en granulés ou en pâte, se situent dans les pays industriels. C'est donc dans ces pays, notamment en Europe, que l'on va trouver une législation contraignante concernant les rejets, et une recherche, à laquelle participe l'INRA, concernant les procédés par lesquels la pollution peut être réduite.

3.1 / La législation

a / L'arsenal juridique actuel

Les établissements de pisciculture en eaux continentales sont soumis à l'ensemble de la juridiction concernant l'eau, juridiction complexe dont l'application est du ressort de différentes administrations. Depuis 1978, les piscicultures étaient considérées comme Etablissements Classés (polluants) soumis à déclaration : l'utilisation systématique d'aliment sec

avait fait perdre son caractère de nuisances aiguës (odeur) à la pisciculture.

En 1982, sur intervention du Secrétariat d'Etat à l'Environnement et à la Qualité de la Vie, la pisciculture a été rattachée au régime de l'autorisation en ce qui concerne les Etablissements Classés. L'autorisation, pour être délivrée, nécessite l'avis de la Mission Déléguée de Bassin, du Conseil d'Hygiène Public de France, du Conseil Supérieur des Etablissements Classés. Dans les cas simples (niveau de pollution très faible), le Préfet peut délivrer directement l'autorisation.

L'une des pièces essentielles du dossier est l'Etude d'Impact dont le contenu est défini à l'article 3, 4^e du décret 77-1133 du 21.09.77. Cette étude comporte l'évaluation des flux polluants et les solutions techniques proposées pour respecter les objectifs de qualité des eaux du cours d'eau sur lequel le pisciculteur sera ou est (régularisation de situation) installé. Ces objectifs sont référencés à des ensembles de seuils polluants à ne pas dépasser pour respecter certains usages (eau potable, industries...).

Le durcissement de l'attitude des pouvoirs publics à l'égard des pisciculteurs à partir de 1982 a deux origines : l'augmentation rapide de la production, et en conséquence l'aggravation de son impact polluant (figure 6), et le constat de l'application très laxiste des procédures applicables à ce secteur, au titre de la protection de l'Environnement. Cet apparent laxisme s'expliquait aisément par la perplexité des agents de l'Etat devant appliquer une juridiction plus adaptée aux porcheries qu'à la pisciculture : évaluer un stock, identifier son rejet, sont choses relativement faciles dans un élevage aérien, mais beaucoup plus floues en pisciculture. En effet, il faut savoir que des éleveurs très performants font encore des erreurs

Figure 6. Evolution de la production de truite d'eau douce en France et événements principaux.

L'aliment complet granulés permet le développement de la pisciculture à l'intérieur des terres. La sécheresse de 1976 accélère la prise en compte des pollutions d'une activité devenue conséquente en tonnage. En 1982 la pisciculture est soumise au régime des Etablissements Classés soumis à autorisation.

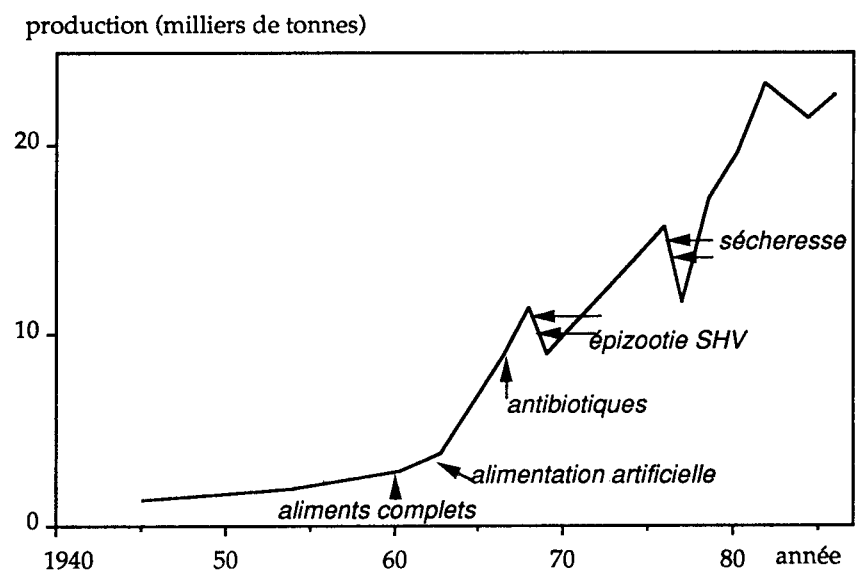


Tableau 2. Législation danoise sur l'utilisation des aliments piscicoles (d'après Jensen et Alsted 1990).

Date de mise en vigueur	01/08/89	01/01/90	01/01/92
Indice de transformation maximum	1,2	1,1	1,0
Energie Brute minimum (Mcal/kg MS)	5,6	5,7	6,0
Digestibilité minimum	70 %	74 %	78 %
Azote max. en % MS	9 %	9 %	8 %
Protéine Max/aliment	50 %	50 %	45 %
Phosphore Max. en % MS	1,1 %	1,1 %	1,0 %
Phosphore Max./aliment	1,0 %	1,0 %	0,9 %

Tableau 3. Résultats techniques et économiques attendus pour 100 t « d'aliment écologique » consommées par an (d'après Jensen et Alsted 1990).

Type d'aliment	Standard	« Anti-pollution » actuel	« Ecologique » ⁽¹⁾
Indice de transformation	1,3	1,0	0,8
Production (tonnes)	77	100	125
Chiffre d'affaire	1 000	1 300	1 625
Profit (kF)	570	870	1 120
Azote (kg)	5 428	4 800	4 198
Azote abattement réalisé par rapport à l'aliment standard	0	11,6 %	24,1 %
Phosphore (kg)	650	550	438
Phosphore abattement réalisé par rapport à l'aliment standard	0	15,9	33,1

(1) 47 % de protéines, 7,5 % d'Azote, 1 % de Phosphore, au prix d'environ 4,40 F le kg, et un prix de vente du poisson de l'ordre de 13 F/kg.

de 10 à 20 % sur leurs stocks en place : comptage automatique, pesée en continu sont encore des techniques très peu usitées du fait de leur complexité et de leur coût.

Ce sont les actions des Fédérations Départementales des Associations de Pêche et de Pisciculture, et plus généralement les Associations de Protection de la Nature, qui ont incité l'Administration à revenir au régime de « l'autorisation » : non que le caractère polluant de la pisciculture se soit aggravé particulièrement en 1982, mais cette procédure a « obligé », en quelque sorte, les diverses Administrations à traiter les dossiers de piscicultures, le postulant étant là, dans ce cas, pour faire pression en vue de l'obtention de son autorisation.

Un autre intérêt de cette procédure est d'avoir incité à la mise au point de prescriptions techniques particulières à la pisciculture, sur la base d'études menées par le CEMAGREF.

b / Les obstacles à l'application de la législation

En dehors de la lourdeur administrative accrue, trois facteurs défavorables sont apparus depuis 1982 qui font qu'aujourd'hui l'objectif de « régularisation » administrative de la pollution piscicole est loin d'être réalisé.

- La pisciculture étant une activité de fait, l'application sereine de la procédure d'agrément s'est trouvée perturbée : il est relativement facile d'interdire une création, il est plus difficile de demander à un producteur de diviser sa

production par 2 ou par 3, voire de l'arrêter... Il ne s'agit pas d'un cas d'école : en Bretagne certains projets d'arrêtés limitent la production à 50 t pour des établissements réalisant 150 t annuelles, en Normandie sur des rivières classées 1B, voire 1A (0,1 mg/l d'azote ammoniacal) le pisciculteur devrait éliminer la totalité de la pollution qu'il produit, la rivière en amont étant déjà au niveau maximum de pollution.

- D'autre part, les études menées pour évaluer le coût du traitement d'eau de rejet ont montré qu'il était incompatible avec la rentabilité des exploitations. La charge polluante, bien que significative, est trop diluée. Quels que soient les paramètres de pollution pris en compte, les rendements d'épuration restent faibles et il faut augmenter la taille ou la sophistication du dispositif pour atteindre une dépollution satisfaisante.

- Enfin, liées toujours à la dilution du flux polluant, les prescriptions techniques subordonnant les autorisations d'exploitation, en ce qui concerne la pollution, font état de seuil à ne pas dépasser au demi-ppm près. Ce qui nécessiterait, au niveau de l'étude d'impact prévisionnelle, des données d'ordre zootechnique et des précisions sur les conditions climatiques futures dont on ne dispose pas.

Pour terminer ce volet concernant la législation sur les pollutions applicables à la pisciculture, signalons que depuis le 29 juin 1984, les Associations de Protection de la Nature ont la capacité juridique de se porter partie civile ou de transiger, dans le cadre de la loi-pêche et son article 406 (ex 434-1) qui permet de sanctionner les pollueurs (ces actions étaient antérieurement le monopole des fédérations de pêcheurs).

Plusieurs actions sont en cours à l'encontre de pisciculteurs, et la jurisprudence qui suivra permettra peut être de lever le flou artistique (et technique !) de la législation actuelle. Regrettons ici que de nombreux articles de lois, n'ayant jamais fait l'objet de décrets ou d'arrêtés, ne soient pas applicables (ceci est valable pour la loi-pêche de 1984 et la loi sur l'Eau de 1964).

c / La législation européenne, les tendances évolutives de la loi : l'exemple danois

Le géant norvégien de l'aquaculture NORSK-HYDRO, déjà cité pour sa politique d'avant-garde en ce qui concerne la recherche d'une intégration de son outil de production à l'écosystème qui l'entoure, vient de pénétrer en France, par le biais du rachat d'AQUALIM, jusqu'alors principale firme française d'aliment poisson, par DANSK ORREFORDER (membre de K.F.K., groupe danois contrôlé par la N.H.)

Depuis 1987, la DANSK commercialise et exporte (45 % de la production) une gamme d'aliments dits « écologiques », baptisée Ecoline. Cette percée commerciale est peut être significative : les qualités « anti pollution » de l'aliment vont devenir un atout important pour s'imposer sur le marché de l'aquaculture.

En accordant à la législation danoise, sinon une avance, du moins une spécificité plus grande dans la prise en compte des nuisances

d'origine piscicole (Quincy 1990), on peut s'attendre à ce qu'elle serve de modèle pour une législation cette fois européenne.

Les tableaux 2 et 3, présentés par Jensen et Alsted (Société DANSK) au colloque international sur l'aquaculture de Vancouver (1990) résument bien les deux axes de l'argumentation qui se dessinent :

- Démontrer aux pisciculteurs qu'il est possible d'être moins polluant tout en étant rentables
- Imposer par la loi, non seulement des objectifs de qualité d'eau, mais aussi des seuils techniques dans l'exploitation, tel que l'indice de transformation des aliments.

A noter que, contrairement à ce qui se passe en France, les normes au rejet sont considérées uniquement en terme de différentiel de concentrations entrée-sortie de l'exploitation et non pas à respecter en valeur absolue à la sortie comme c'est le cas en France. Cette situation a le mérite de faciliter considérablement l'obtention de l'adhésion de l'exploitant : on ne lui demande pas de rendre l'eau plus propre à la sortie qu'à l'entrée.

3.2 / Le traitement de la pollution organique par la maîtrise des intrants

En analysant la pollution résultant du métabolisme des animaux en stock dans un élevage aquacole, on constate que les problèmes tournent d'une part autour de deux éléments indésirables, l'azote et le phosphore, qui se présentent sous des formes diverses, et d'autre part sur l'émission de résidus solides (Kaushik 1990).

Ce résultat n'est pas propre à la pisciculture, ce qui lui est propre, c'est que les concentra-



Distribution mécanisée d'aliment sur une salmoniculture. Les quantités d'aliment distribué, la fréquence des repas, la durée des repas (liée à la vitesse de passage de l'engin) doivent être programmés quotidiennement en fonction des conditions climatiques.

tions d'azote et de phosphore sont très faibles (quelques ppm) même si les flux polluants (kg-j) sont importants et que les matières solides sont très hydratées (donc peu ou pas décantables, et difficilement valorisables lorsqu'elles sont captées).

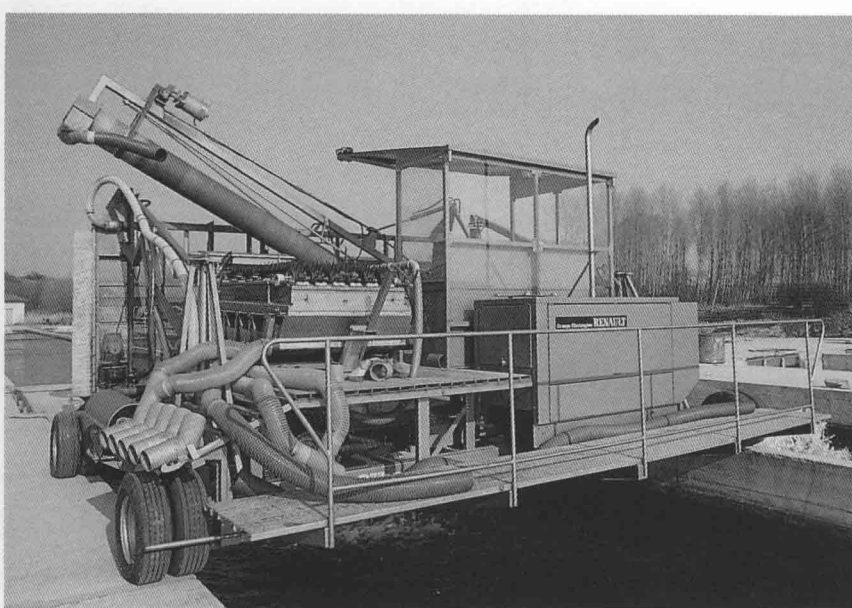
L'ensemble des agents économiques (producteurs, fabricants d'aliments, administrateurs) en sont arrivés à la conclusion qu'il y avait plus à gagner à tenter de limiter la quantité d'azote et phosphore au niveau de l'aliment et à essayer de réduire la quantité d'aliment déversé en augmentant sa valeur énergétique, qu'à tenter de dépolluer au rejet.

Les principes de l'analyse énergétique appliquée à la pisciculture (Alavoine 1981) ont permis, avec les recherches sur les bilans azotés et phosphorés, d'avoir une idée précise sur le devenir de l'azote et du phosphore ingérés par le poisson.

L'INRA a contribué largement à l'acquisition des données en ce qui concerne les salmonidés (Kaushik 1985, Cho et Kaushik 1990), l'esturgeon (Kaushik et Luquet 1989), le tilapia (Luquet 1989).

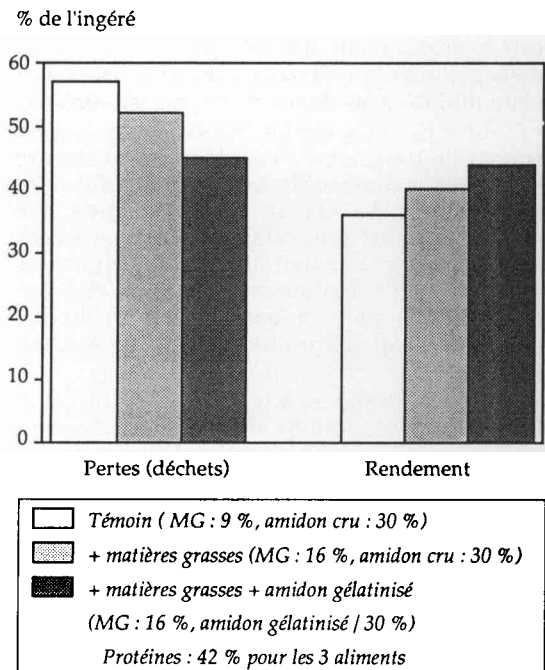
La plupart des espèces intéressant l'aquaculture ont été étudiées : le clarias (Madu et Ajibola 1989), le silure (Hilge et Gropp 1985), la carpe (Watanabe *et al* 1987, Gongnet *et al* 1987, Cui et Liv 1990), les crevettes (Cuzon 1978), les huîtres (Filia Médoni 1983). En pisciculture marine, le mullet et la daurade (Krom *et al* 1985) ont également été soumis à ce type de bilan.

En terme de lutte contre la pollution, l'idée directrice retenue est la relativité des besoins en protéines, même pour les espèces considérées comme carnivores : une part non négligeable des protéines distribuées (qui représentaient jusqu'à 50 % et plus de la ration) servaient en fait à fournir de l'énergie.



Engin automoteur et pêche, tri et calibrage des poissons. Une ration alimentaire précise suppose un contrôle mécanisé des stocks, très coûteux (valeur de l'engin ci-dessus : 1 MF).

Figure 7. Effets d'augmentation de l'énergie digestible sur les déchets piscicoles (féces et ammoniacque) et sur la rétention chez la truite (Kaushik 1989).



Une approche prometteuse de ce problème consiste à remplacer cette fraction « énergétique » des protéines par d'autres substances n'entraînant pas d'émission d'azote et de phosphore lors de leur dégradation. Les chercheurs se sont donc efforcés de remplacer une partie des protéines (provenant essentiellement de farine de poisson) par des lipides ou des glucides.

Les glucides (notamment l'amidon des céréales) se sont avérés être d'une très mauvaise utilisation digestive. Cette digestibilité peut être améliorée par la cuisson ou l'incorporation d'enzymes (Kaushik et Luquet 1989, Bouchez et Navarre 1990, Carter et Houlihan 1990). Mais les lipides peuvent être utilisés jusqu'à des taux de 30 % dans l'alimentation des poissons, la difficulté se situant au niveau de la fabrication de l'aliment : le passage à l'extrusion est considéré aujourd'hui comme obligatoire, avec des coûts d'investissement très importants pour les fabricants d'aliments (Kaushik 1990) (figure 7).

Malgré les avantages, tant sur le plan de l'environnement que de l'exploitation (gain d'indice de transformation), ces aliments, disponibles sur le marché, ont du mal à s'implanter, tout du moins en France. Deux écueils entraînent leur généralisation (Le Gouvello 1990, Kaushik 1990) :

- Ils sont plus chers que l'aliment « standard ».
- Ils impliquent un ajustement très précis de la ration : un excès de 4 % du régime peut entraîner une diminution de la croissance. Cet ajustement précis de la ration implique au moins trois autres conséquences lourdes, du point de vue technique et financier, pour le pisciculteur :

- une connaissance parfaite de ses stocks nécessitant des trieurs équipés de compteurs à poisons. Ces équipements sont chers (100 kF et plus) et délicats d'utilisation. Les tris fréquents, outre qu'ils aggravent les charges de travail, stressent les poissons (risques de retard de croissance)
- des équipements d'oxygénation assurant une disponibilité sans faille d'oxygène au poisson qui reçoit un aliment hyperénergétique
- des équipements de distribution automatique de l'aliment, la fréquence et la durée des repas n'étant pas sans influence sur l'efficacité alimentaire (Luquet *et al* 1981, Faure 1983, Choubert *et al* 1984, Fauconneau 1984, Hudon et de La Noue 1984, Cochran et Knutsen 1988, Kausvik 1988,).

La non prise en compte de cet ensemble de conditions pour l'utilisation des aliments dits « non polluants » conduit à un surcroît de pollution (on peut voir des dépôts graisseux et organiques en surface de l'eau, à la sortie du bassin et sur les parois). Au niveau des animaux, on observe, en cas de ration mal calculée, des arrêts de croissance, une surcharge des graisses viscérales sous cutanées (profil « carpe »), des dégénérescences hépatiques, etc (Le Gouvello 1990).

Ces problèmes n'enlèvent rien à l'intérêt de ce type d'aliment, lorsqu'il est utilisé correctement. S'il se révèle être le passage obligé pour la mise en conformité avec la législation sur l'environnement, les conséquences socio-économiques seront lourdes : les investissements et la technicité associés à leur mise en oeuvre risquent de sonner le glas pour un bon nombre d'exploitants déjà confrontés à un marché où les prix baissent en francs constants : les rachats et concentrations d'entreprises pourraient s'en trouver accélérés.

3.3 / Le traitement de la pollution organique au niveau du rejet

Nous avons déjà fait allusion aux difficultés engendrées par un effluent très dilué : l'efficacité des décanteurs reste faible (Faure 1983), de plus ils ne font que déplacer le problème, le devenir des boues très hydratées n'étant pas résolu (Arroyo 1983).

D'autres voies de traitement des MES sont actuellement en cours d'essais : le tamisage avec « essorage » des boues, le lagunage (qui requiert de la surface - Bailly *et al* 1989) et la flottation (captage des matières en suspension par microbullage).

L'élimination de l'azote pose des problèmes du même ordre : la nitrification biologique reste d'un coût très élevé, bien que ce soit le procédé le moins cher. L'inconvénient majeur de cette technique réside dans le fait que l'azote n'est pas éliminé, le produit final étant les nitrates qui sont eux aussi facteur de pollution.

Les limites technico-économiques d'un contrôle complet du milieu ont été cernées à travers les études sur les circuits fermés (Maurel 1983, Petit et Maurel 1983, Van De Wijdeven 1989).

Différentes techniques d'épuration, du décanteur aux échangeurs d'ions (zéolithes) en passant par les boues activées et les lits bactériens, ont été étudiées en vue du recyclage de l'eau et de son contrôle thermique pour l'accélération de la croissance dans les éclosiers de saumons, carpes, poissons marins, mais aussi pour des cycles d'élevage complets tel qu'en anguilliculture (Petit *et al* 1989). Les tentatives d'application de ces techniques au rejet n'ont pas donné lieu à développement : le coût de l'épuration, acceptable dans un élevage en circuit « fermé » (gain de calories, gain en rotation de stock) ne l'est plus en circuit « ouvert » (débit d'eau important, peu ou pas de gains d'exploitation associés à l'épuration de l'eau).

Ces études ont également démontré que la transposition des techniques d'analyse de l'élevage hors sol classique, à la pisciculture était limitée. L'usage de l'eau implique une interaction déterminante économiquement entre milieu d'élevage et environnement.

Les problèmes d'environnement posés par la pisciculture intensive amènent à envisager des formes différentes de piscicultures. Citons les essais menés par de Courson en Champagne-Ardenne (avec le concours de l'ITAVI et du SRAE) pour réaliser un élevage en eaux closes produisant 3 t/ha, donc sans rejets polluants (Marcel 1990).

Si l'on veut que le traitement des eaux en pisciculture vienne compléter les mesures prises par l'exploitant pour diminuer sa pollution, il faudra probablement adapter la réglementation au cas spécifique de la pisciculture d'eau douce. N'oublions pas que les objectifs de Qualité des Eaux, issus de la loi du 16.12.64, fixent une obligation de résultats souhaitables, mais ne prévoient pas de sanctions pour non respect de dépollution : ce sont les arrêtés d'autorisation de déversement qui fixent des limites de rejets assortis de sanctions. (Il s'agit donc d'un acte administratif pouvant donner lieu à recours).



Décanteur lamellaire équipant la sortie d'eau d'une salmoniculture bretonne (vue à sec). Les ouvrages permettant d'atteindre une dépollution, même limitée en taux (20 à 40 % d'abattement), sont souvent volumineux, complexes et coûteux.

Ainsi les normes concernant l'ammoniac pourrait en être assouplies en fonction de sa toxicité réelle qui varie considérablement (de 1 à 10) en fonction des facteurs du milieu tel que le pH, l'oxygène, la salinité, etc (Lloyd et Herbert 1960, Alabaster *et al* 1979, Baird *et al* 1979, Erikson 1985, Meade 1985). La présence d'ammoniac n'aurait d'ailleurs pas que des effets négatifs, comme le montrent les travaux réalisés à l'INRA : la résistance à la SHV (maladie virale de la truite) est meilleure chez les poissons « pollués » que chez les autres ! (Boutry 1984).

Conclusion

L'aquaculture, un lieu de rencontre entre la Biosphère et la Technosphère ?

C'est dans les pays développés que l'on trouve une aquaculture intensive qui utilise, sous forme de farine de poisson, 3 à 5 kg de poissons pêchés pour produire 1 kg de poisson d'élevage avec une proportion importante d'azote rejeté dans le milieu. Si l'aquaculture doit compenser la baisse des ressources halieutiques et se développer, il faudra faire aboutir et passer dans la pratique les recherches sur les protéines végétales de substitution (Luquet et Kaushik 1978). D'autre part il faudra revoir tous les intrants dans l'exploitation piscicole, en vue du respect de l'environnement (programme AGROTECH « AGIR » de l'INRA).

En ce qui concerne l'intégration de l'aquaculture en tant qu'activité humaine à l'écosystème, on se trouve dans une situation particulière puisque la frontière entre milieu d'élevage et milieu naturel n'existe pratiquement pas pour la majorité des pratiques aquacoles. L'aquaculteur a autant à redouter la pollution que l'écologiste dans bien des cas. L'aquaculture même dite « industrielle », est peut-être le lieu d'étude idéal pour analyser les conditions d'un équilibre entre ce qu'on appelle parfois la Technosphère et la Biosphère.

Le coût de l'environnement a d'abord été évalué par comparaisons (équivalent surface, énergie etc... voir paragraphe « nuisances provoquées »). C'était ce qu'on appelait les « comptes satellites » de la Nation, ou comptes socio-démographiques. Cette méthode reste parlante mais non péremptoire.

En aquaculture l'interaction d'intérêts entre la production et le respect de l'environnement, même dans ses aspects les plus « affectifs » comme la conservation d'espèces, paraît plus facile à appréhender que pour d'autres productions. La pluralité d'espèces dans un écosystème marin côtier, par exemple, accroît son pouvoir « tampon » vis-à-vis de la perturbation liée à l'implantation d'un élevage aquacole. Le producteur y trouve son compte par un milieu d'élevage moins sujet au déséquilibre, et la ressource naturelle est alors préservée au profit de la qualité de la vie de tous.

Les conflits entre producteurs et tenants de l'écologie, tendent à assimiler production et

pollution. Il est certain que des pénalités peu dissuasives incitent certains écologistes à faire de la surenchère pour obtenir des sanctions proportionnées à l'infraction. Nous avons tenté de montrer que si l'on prend le problème dans sa globalité : « comment trouver un équilibre dans un écosystème où l'entreprise humaine aurait sa place ? », la compréhension des interactions est complexe (chasse et équilibre prédateurs-proies, nutriments organiques issus de l'activité humaine et chaîne trophique, etc). L'aquaculture paraît être un modèle où la rapidité des effets liés aux interactions production - écosystème naturel permet de faire progresser rapidement les connaissances. L'étroite dépendance de la production au milieu, permet en outre de relativiser le débat d'un classement visant à désigner qui est pollueur, qui est pollué.

Références bibliographiques

- ALABASTER J.S., SHURBEN D.G., KNOWLES G., 1979. The effect of dissolved oxygen and salinity on the toxicity of ammonia to smolts of Salmon, *Salmo Salar*. L. J. Fish Biol. 15, 705-712.
- ALAVOINE F., 1981. Analyse énergétique et salmoniculture intensive. Mémoire d'études. ENSSAA. Chaire de Zootechnie - 26 Bd du Dr Petitjean - 21016 DIJON Cédex. 92 pages.
- APUD F.D., 1985. Extensive and semi-intensive culture of prawn and shrimp in the Philippines. Proceedings of the First International Conference of the Culture of Penacid Prawns/Shrimps - 105-113. Aquaculture Department. Southeast Asian Fisheries Development Center - Iloilo - Philippines.
- ARROYO G., 1983. Comment valoriser les baies de décantation. La Pisciculture Française. N° 72 - p.41-42.
- BAILLY F., COPIN Y., FRANCOIS C., ROLS S., 1989. Lagunage et aquaculture. Aqua Revue N° 26 - p. 25-30.
- BAIRD R., BOTTOMLEY J., TAITZ H., 1979. Ammonia toxicity and pH control in fish toxicity broassays of treated wastewaters. Water Research. 13 (2), p. 181-184.
- BENNETT D.W., 1982. Sanitary significance of increases in fecal coliform counts across a catfish aquaculture system. Proc. 37 th Ind. Waste Conf. Purdue Univ. p. 39-45.
- BERGHEIM A., AABEL J.P., SEYMOUR E.A., 1990. Past and present approaches to aquaculture waste management in Norwegian net pen culture operations. International Symposium. University of Guelph. Canada
- BOEUF G., 1988. Le facteur température et la physiologie des poissons. La Pisciculture Française N° 91 - p. 15-30.
- BOUCHEZ P., NAVARRE O., 1990. Biotechnology : use of hydrolytic enzymes in pre-processing of feedstuffs. Feeding Fish in our water. International Symposium. University of Guelph. Canada.
- BOUTRY E., 1984. Influence de doses sublétales d'ammoniac sur l'injection de la truite arc-en-ciel par le virus d'EGTVED. Mémoire de DEA. Univ. des Sciences et Techniques de Lille.
- BRETT J.R., SHELBOURN J.E., SHOOP C.T., 1969. Growth rate and body composition of Fingerling Sockage Salmon, *Concorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration sire. J. Fish. Res. Board of Canada, 26 (9), 2363-2393.
- BRODHAG C., 1990. Objectif terre. 325 pages. Edition du Félin - Paris.
- CARTER C.G., HOULIHAN D.F., 1990. Supplementary enzymes in Salmonid feeds and their influence on nitrogen balance. Feeding Fish in our water. International Symposium. University of Guelph. Canada.
- CHO C.Y., KAUSHIK S.J., 1990. Nutritional Energetics in Fish : Energy and protein utilization in Rainbow trout (*Salmo gairdneri*). World Review of Nutrition and Diagnostics. Vol. 61. pp. 132-172.

- CHOUBERT G., BLANC J.M., LUQUET P., 1984. Influence de la modification de la fréquence de distribution des repas sur la digestibilité du régime alimentaire chez la truite arc-en-ciel. *Ann. Zootech.* 33 (2), 225-262.
- CHUA T.E., PAW J.N., 1987. Aquaculture development and coastal zone management in Southeast Asia : conflicts and complementarity. *Proceedings of the 5th Symposium on Coastal and Ocean management.* Seattle-USA.
- COCHRAN P.A., KNUTSEN K.J., 1988. Error in estimation of feedings ratio from changes in Mean Body Mass. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* - Vol. 45.
- CROUZET P., 1983. Pollution produite par les salmonicultures intensives : Evaluation de la pollution rejetée. *La Pisciculture Française* N° 73 - p. 5-17.
- CUI Y., LIU J., 1990. Comparison of energy budget among six teleosts - IV. Individual differences in growth and energy budget. *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 97 A N° 4, pp. 551-554.
- CUZON G., 1978. Results of experiments on shrimp rearing in tropical countries from 1973 - 1976. Growth tests of shrimps on compound diet in France *Oceanis* 4 (1), 63-71.
- DALL W., SMITH D.M., 1986. Oxygen consumption and ammonia - N. Excretion in Fed and starved tiger Prawns, *Penaeus esculentus*, Haswell. *Aquaculture*, 55, p. 23-33.
- DEGANI G., LEVANON D., 1988. The relationship between ammonia production and oxygen concentration in water and the biomass of eals and level of protein in the diet of *Anguilla anguilla* L. *Aquacultural Engineering* 7, 235-244.
- DURILLON M., 1988. Pilote expérimental d'anguilles de Nogent sur Seine : bilan *Aqua Revue* N° 20, p. 26-29.
- ERICKSON R.J., 1985. An evaluation of mathematical models for the effects of pH and temperature on ammonia toxicity to aquatic organisms. *Water Res.* V. 19, N° 8, p. 1047-1058.
- FAUCONNEAU B., LUQUET P., 1984. Influence de la fréquence de distribution des protéines sur la croissance et l'efficacité alimentaire chez la truite arc-en-ciel (*Salmo Gairdneri* R.). *Ann. Zootech.* 33 (2), p. 245-254.
- FAURE A., 1983. L'épuration est-elle la solution miracle. *La Pisciculture Française* N° 72, p. 9-13.
- FAURE A., 1983. L'épuration en Salmoniculture : Problèmes et perspectives. *La Pisciculture Française* N° 73, p. 18-23.
- FAURE A., ANGELI D., GABIGNON Y., 1983. Intérêt et pratique de l'alimentation libre-service en salmoniculture intensive.
- FILIA MEDONI, 1983. Trophic relations of oyster with environment influence of the concentration and the size of particles. *BBA - Actes Colloque IFREMER* N° 1, p. 63-74.
- FROMM P.O., 1963. Studies on renal and extra renal excretion in a freshwater teleost, *Salmo Gairdneri*. *Comp. Biochem. Physiol.* V 10, pp. 121-128.
- GONGNET G.P., MEYER-BURGDORFF K.H., BECKER K., GUENTHER K.D., 1987. Zum Einfluss eines unterschiedlichen Protein Energie. Verhältnisse und steigender fütterungsintensität auf die stickstoff-ausscheidung des wachsenden spiegelkarpfens (*Cyprinus Carpio*). *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr. Z. Tierphysiol. Tierernähr. Futtermittelkd.* Vol. 58, N° 4, p. 173-188.
- HILGE V., GROPP H.J., 1985. Protein and fat requirements of European catfish (*Silurus glanis*). *Inf. Fischwirtsch.* vol. 32, N° 2, p. 74-77.
- HUDON B., de la NOUE J., 1984. Influence de la fréquence des repas sur la digestibilité apparente des nutriments chez la Truite arc-en-ciel. *Salmo Gairdneri*. *Bull. Fr. Piscic.* 293-294, p. 49-51.
- JACOBSEN P., LILTVED H., EFRAIMSEN H., 1989. Disinfection of effluent from Fish Slaughteries. *Aquacultural engineering*, Vol. 18 - N° 3, p. 209-216.
- JENSEN P., ALSTED N., 1990. Communication au Colloque International d'Aquaculture, Vancouver 04/07-09-90 AGB-HEIGWAY éd.
- KASPAR H.F., GRAHAME H.H., HOLLAND J., 1988. Effects of sea-cage salmon farming on sediment nitrification and dissimilatory nitrate reductions. *Aquaculture*, 70, 333-344.
- KAUSHIK S.J., 1980. Influence of a rise in temperature on the nitrogen excretion of rainbow trout (*Salmo Gairdneri*) Symposium on new developments in the utilization of heated effluents and of recirculation systems for intensive aquaculture. Stavanger-EIFAC FAO éd.
- KAUSHIK S.J., 1985. Effect of digestible energy on nitrogen and energy balance in rainbow trout. *Aquaculture* - Vol. 50, N° 1-2, pp. 89-101.
- KAUSHIK S.J., 1988. Effect of frequency of feeding on nitrogen and energy balance in rainbow trout under maintenance conditions. *Aquaculture* 73, p. 207-216.
- KAUSHIK S.J., CHEVASSUS B., 1989. Aquaculture continentale : état de nos connaissances et perspectives. *Aqua Revue* N° 20, p.
- KAUSHIK S.J., LUQUET P., 1989. Studies on the nutrition of siberian sturgeon *Acipenser baeri* - 1 - Utilization of digestible carbohydrates by sturgeon. *Aquaculture* Vol. 76 N° 1-2, p. 97-107.
- KAUSHIK S.J., 1990. Importances des lipides dans l'alimentation des poissons. *Aqua Revue* N° 29, p. 9-16.
- KAUSHIK S.J., 1990. Nutrition et alimentation des poissons et contrôle des déchets piscicoles. *La Pisciculture Française* N° 101, p. 14-23.
- KROM M.D., PORTER C., GORDIN H., 1985. Nutrient budget of a marine fish pond in Eilat, Israël. *Aquaculture* 51, p. 65-80.
- LE GOUVELLO R., 1990. Aliments et pollution. *Aqua Revue* N° 31, p. 33 - 34.
- LLOYD R., HERBERT D.W.N., 1960. The influence of carbon dioxide on the toxicity of unionized ammonia to rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.). *Ann. appl. Biol.* 48 (2), 399-404.
- LUQUET P., KAUSHIK S.J., 1978. Progrès récents dans le domaine de l'alimentation protéique des Salmonidés, épargne des protéines et matières premières de substitution à la farine de poisson. *La Pisciculture Française* 53-54, 14-16.
- LUQUET P., RENO P., KAUSHIK S.J., 1981. Influence du nombre de repas journaliers et du jeûne hebdomadaire sur la croissance chez la truite arc-en-ciel. *Ann. Zootech.* 30, p. 411-424.
- LUQUET P., 1989. Practical considerations on the protein nutrition and feeding of tilapia. *Aquat. Living Ressour.* Vol. 2 N° 2, p. 99-104.
- MADU C.T., AJIBOLA R.F., 1989. Dietary protein requirements of mudfish (*Clarias anguillaris*) fingerlings. *Annu. Rep. Natl. Inst. Freshwat. Fish. Res. (Nigeria)*, p. 110-116.
- MARCEL J., 1990. L'aquaculture en eau douce stagnante. *Aqua Revue* N° 31, p. 35-37.
- MAUREL P., 1983. Les circuits fermés en aquaculture. Technologie et domaines d'applications. *La Pisciculture Française* N° 71, p. 5-17.
- MEADE J.W., 1985. Allowable ammonia for fish culture. *The Progressive Fish Culturist* (1985). vol. 47, N° 3, 135-145.
- NIEMI M., 1985. Fecal indicator bacteria of fishwater Rainbow trout (*Salmo gairdneri*) farms. *Publications of the Water Research Institute. Vesinallitus, National Board of Waters, Finland - Helsinki* - 49 pages.
- PETIT J., MAUREL P., 1983. L'épuration des eaux en pisciculture d'eau douce : ses méthodes à travers le monde. *Pisciculture Française* N° 72, p. 21-31.
- PETIT J., DURET J., VAN de WIJDEVEN F., 1989. Document de synthèse sur l'élevage intensif de l'anguille en France. Ministère de l'Agriculture. Mission aquaculture de la DIAME. 27 pages.
- PETIT J., 1989. Stock management and sale's target : optimization of production planning in fish farming. p. 1183-1195. *Aquaculture. A biotechnology in progress.* EAS, Bredene, Belgique.
- POERNOMO A., SINGH V.P., 1982. The problems field identification and practical solutions of acid sulfate soils for brackishwater fishponds. In Report of Consultation / Seminar on Coastal Fishpond Engineering 4-12 August 1982, Surabaya, Indonesia, p. 49-61.
- PORTER C.B., KROMM M.D., ROBBINS M.G., BRICKELL L., DAVIDSON A., 1987. Ammonia excretion and total N budget for gilthead seabream (*Sparus auratus*) and its effect on water quality conditions. *Aquaculture*, 66, p. 287-297.

POXTON M.G., ALLOUSE S.B., 1987. Cyclidal fluctuations in ammonia and nitrite nitrogen resulting from the feeding of turbot, *Scophthalmus maximus*, in recirculating systems. *Aquacultural Engineering* 6, 301-322.

QUINCY D., 1990. Règlements et pollution piscicole. Le vent du Nord ? *Aqua Revue* N° 32, p. 7-9.

RANDALL D.J., WRIGHT P.A., 1987. Ammonia distribution and excretion in fish. *Fish Physiology and Biochemistry* vol. 3, N° 3, p. 107-120.

TAKAYANAGI K., 1990. L'aquaculture peut-elle être une source de pollution ? L'expérience japonaise. *Equinoxe* N° 31, p. 39-43.

VAN de WIJDEVEN F., 1989. Thèse. L'anguilliculture intensive en France. Etats et Perspectives. ENSA de Rennes. Chaire d'Halieutique. 172 pages.

WATANABE T., TAKEUCHI T., SATOH S., IDA T., YAGUCHI M., 1987. Development of low protein high energy diets for practical carp culture with special reference to reduction of total nitrogen excretion. *Nippon Suisan Gakkaishi. Bull. jap. Soc. Sci. Fish.* Vol. 53 N° 8, p. 1413-1423.

Summary

Aquaculture - a problem for the environment ?

Aquaculture is often considered as a source of pollution. The pollution associated with aquaculture has special features due to the fact that the fish-farming environment and the surrounding ecosystem are inextricably linked.

There are a variety of forms of pollution connected with aquaculture : organic pollution, chemical pollution, bacteriological pollution, genetic pollution etc...

The amount of pollutants may be high in the near vicinity of the fish farm and also relatively high, in proportion to the total pollution, further afield. It is estimated that the production of a metric ton of salmon involves a sea area of 1 sq km and that Norwegian fish farms contribute 8 % of nitrogenous and 14 % of phosphates discharged into the North Sea.

The law is not adapted to such problems as those encountered in fish-farming. European

regulations, inspired by Danish legislation, primarily seeking to control the composition of foodstuffs seem to be in preparation.

The quickest way to reduce pollution produced by aquaculture seems for the moment to be by reducing the quantity of food used, by increasing its calorific value (thereby reducing the quantity of suspended solids) and by replacing a part of the proteins with lipids. The introduction of this type of food stuff however demands a high degree of technical know-how.

The future of downstream water treatment seems to be limited by the difficulty of treating the low levels of pollutants and the large volumes involved.

Environment sensitive aquaculture can serve as a model for studies on environmental cost.

PETIT J., 1991. Aquaculture : un problème pour l'environnement ? *INRA Prod. Anim.*, 4 (1), 67-80.

Les biotechnologies animales

Les biotechnologies ouvrent des perspectives considérables pour l'élevage en permettant une maîtrise sans précédent du vivant. Des techniques dont la mise au point est en cours vont permettre de connaître beaucoup mieux les gènes des différentes espèces animales, de reproduire plus rapidement les animaux par clonage et de leur transférer des gènes nouveaux, d'accélérer et d'affiner les programmes de sélection.

L'amélioration spectaculaire des productions animales à laquelle on assiste depuis les cinquantes dernières années est le résultat d'une double démarche : d'une part une meilleure utilisation des techniques traditionnelles d'élevage (alimentation, hygiène, reproduction...), d'autre part une application rapide de nouvelles techniques issues de la recherche (sélection génétique, contrôle de la reproduction, vaccination, alimentation...). Les très impor-

tants progrès que la recherche a accomplis dans la plupart des domaines de la biologie depuis vingt ans, et plus particulièrement depuis dix ans dans la génétique moléculaire, ont conduit à repenser profondément les programmes de recherches appliqués aux êtres vivants. Il ne fait en effet plus de doute que l'exploitation des organismes vivants, micro-organismes, végétaux et animaux, va, d'une manière ou d'une autre, être bouleversée par l'apport de ces nouvelles découvertes et plus particulièrement par l'ingénierie génétique qui a fait son entrée dans de multiples secteurs de la biologie (étude de l'expression génétique, biologie cellulaire, ingénierie des protéines, physiologie...). Il est d'ores et déjà possible de classer ces nouvelles approches en plusieurs catégories : 1°) l'observation fine des caractères génétiques des animaux à l'aide de sondes d'acide nucléique, suivie d'une sélection déterminée par ces caractères, 2°) l'intervention sur les animaux par l'administration de protéines recombinantes (antigènes d'agents pathogènes, hormones, facteurs de croissance, facteurs de différenciation, anticorps monoclonaux...), 3°) la diffusion accélérée du génome entier des animaux par la maîtrise de techniques de la reproduction 4°) le transfert d'un caractère génétique nouveau à un organisme entier par l'intermédiaire de la thérapie génique et de la transgénèse.

La révolution dans l'élevage des animaux que laissaient prévoir les découvertes de la biologie est désormais en marche. La complexité même des organismes animaux rend toutefois cette démarche relativement lente et difficile sans pour autant inciter au pessimisme. Il est possible de faire le point sur les réalisations en cours et de dresser un inventaire des perspectives qui s'offrent d'ici la fin de ce siècle.

Résumé

Les progrès récents de la biologie et notamment ceux réalisés dans le domaine des acides nucléiques et des protéines permettent d'envisager de nouvelles stratégies très prometteuses pour l'élevage des animaux domestiques. Des sondes d'acide nucléique permettent la détermination du sexe chez l'embryon bovin précoce. Plus généralement la multitude de sondes qui vont être progressivement disponibles et la cartographie des génomes vont donner une bien meilleure connaissance des animaux. Il en résultera de nouvelles stratégies de sélection beaucoup plus fines et beaucoup plus rapides. La préparation en masse de peptides recombinants (antigènes d'agents pathogènes, hormones, cytokines, anticorps monoclonaux...), laisse envisager des interventions sur les animaux jusqu'alors réservées à des cas très particuliers. Les nouvelles techniques liées à la reproduction des mammifères (maturation des ovocytes *in vitro*, fécondation *in vitro*, développement des embryons précoces *in vitro*, duplication des embryons par clivage et par clonage) vont progressivement se superposer aux techniques déjà existantes (insémination artificielle, transfert d'embryons) et contribuer à raccourcir les cycles de reproduction et la durée des programmes de sélection génétique.

L'ingénierie génétique va permettre, dans les cas les plus favorables, de transmettre une protéine à un organisme entier sous la forme d'un gène actif. Des gènes peuvent être transférés dans les cellules somatiques des organismes entiers (thérapie génique) ou dans les embryons précoces (transgénèse). La thérapie génique peut permettre de ne plus devoir administrer un polypeptide de manière répétée à un animal et la transgénèse conduit à l'obtention de nouvelles lignées d'animaux présentant des caractères génétiques nouveaux définis par les transgènes. Ces interventions, qui sont les plus radicales et les plus prometteuses, ne pourront devenir une réalité significative dans les élevages qu'à la fin de ce siècle.

L'observation des animaux à l'aide des sondes moléculaires

La sélection génétique repose essentiellement sur le repérage d'un caractère nouveau chez les individus d'un troupeau, suivi de la transmission de ce caractère à la descendance par les techniques classiques de reproduction. Toute l'efficacité de cette méthode tient dans la perception que l'on peut avoir des caractères génétiques étudiés. Une fonction biologique est contrôlée dans la grande majorité des cas par un relativement grand nombre de gènes qui ne s'expriment pas forcément dans la même cellule ou le même tissu. Les communications intercellulaires assurées entre autres par les hormones assurent la cohérence de l'ensemble. Un caractère génétique donné a donc lui-même peu de chance de ne dépendre que d'un seul gène au sens moléculaire du terme.

L'examen des protéines, en particulier à l'aide d'électrophorèse, permet d'établir dans certains cas favorables des corrélations entre un caractère génétique donné et la présence d'une bande dans un électrophorogramme.

Des sondes d'acide nucléique qui peuvent, à la base près, révéler aisément une mutation dans un gène constituent des outils incomparablement plus précis pour procéder à une sélection génétique fine.

Il convient de ce point de vue de faire des distinctions entre les différents types de sondes que l'on peut utiliser. Certaines correspondent directement à la séquence d'un gène codant pour une protéine bien définie tandis que d'autres détectent des régions non fonctionnelles ou supposées telles du génome. Les informations apportées par ces deux types de sondes ne seront évidemment pas tout à fait de même nature. Dans les cas les plus favorables, les sondes RFLP (restriction fragment length polymorphism) peuvent être utilisées. Cette méthode repose sur la présence d'un site de restriction (site où une nucléase coupe spécifiquement l'ADN) différant entre deux variants de même gène. Plus généralement, les sondes ASO (allele specific oligonucleotides) permettent de faire une distinction entre deux séquences du même gène ne différant que par un seul nucléotide (Caskey 1987). Il existe dans le génome de la plupart des eucaryotes des séquences qui sont répétées un grand nombre de fois (ADN satellite) et qui sont réparties apparemment au hasard dans l'ADN cellulaire. Ces séquences, qui n'ont-semble-t-il pas de fonction précise, en tout cas en ce qui concerne l'expression génétique, ne sont pas soumises à une forte pression de sélection. Elles varient donc d'un individu à l'autre. Elles peuvent être repérées à l'aide de sondes qui sont quasi-universelles (Jeffrey *et al* 1985) et donc permettre ainsi de suivre très finement et avec une remarquable précision la filiation entre individus.

Les méthodes d'hybridation moléculaire dans lesquelles sont utilisées ces sondes sont d'une très grande sensibilité et quelques microgrammes d'ADN d'un individu suffisent pour le caractériser. Des quantités encore beaucoup plus faibles peuvent même être utilisées lors-

que la technique d'amplification spécifique de gènes PCR (Polymerase chain reaction) est utilisée. Théoriquement une seule cellule peut alors suffire à détecter un gène donné présent à l'état d'une seule copie par génome haploïde. Il est donc théoriquement possible avec les sondes nucléiques de déterminer un caractère génétique donné, ou tout au moins une séquence spécifique d'ADN, à n'importe quel moment de la vie d'un animal, à partir de la semence, d'un embryon, du sang ou d'un organe. Cette nouvelle manière d'observer les animaux permet potentiellement d'atteindre une précision sans précédent et de gagner un temps considérable dans les processus de sélection puisque le produit d'un gène ou son effet phénotype n'a plus besoin d'être mesuré dès lors qu'une corrélation a pu être établie entre la séquence d'un fragment d'ADN donné repérable par une sonde spécifique et un caractère génétique donné (Bechmann et Soller 1987). Les caractéristiques d'un géniteur pourront donc dans le meilleur des cas être connues dès sa naissance. La cartographie systématique du génome de quelques animaux domestiques comme le porc et le bovin qui a été entreprise va donner une dimension encore supérieure à la connaissance que nous avons de ces animaux (voir l'article de J. Gellin et F. Grosclaude dans ce numéro). La multiplication des sondes qui vont être mises progressivement à la disposition des généticiens va rapidement rendre extrêmement complexe la gestion de ces informations. Une gestion informatisée d'un type nouveau va donc devoir être mise en place.

Quelques sondes sont d'ores et déjà disponibles et commencent à faire l'objet d'applications.

Les sondes ADN spécifiques du chromosome Y bovin

Il est évidemment souhaitable de connaître le plus tôt possible le sexe d'un embryon de mammifère pour pouvoir gérer au mieux un troupeau. Des recherches ont été entreprises il y a plusieurs années pour tenter d'identifier des antigènes de surface spécifiques des cellules des embryons mâles de mammifères. Ces recherches se sont avérées délicates et la notion même d'antigène spécifique de l'embryon mâle chez les mammifères est incertaine. Le chromosome Y, spécifique du mâle, doit évidemment contenir des séquences qui lui sont spécifiques. Une recherche systématique a permis à plusieurs groupes d'identifier de telles séquences qui ne sont pas toutes identiques. Des sondes spécifiques de l'embryon mâle bovin et porcine sont maintenant disponibles (Léonard *et al* 1987, Mc Gran *et al* 1988). Une telle sonde doit pouvoir être utilisée d'une manière simple n'impliquant pas l'usage de marqueurs radioactifs. Elle doit également pouvoir donner la réponse en quelques heures seulement à partir de quelques cellules prélevées sur l'embryon, de manière à permettre son transfert ou sa congélation sans perte de viabilité. Ces problèmes sont résolus grâce à l'utilisation de la technique de PCR évoquée précédemment et un diagnostic du sexe est donc possible pour les bovins (figure 1). Une application à des ani-

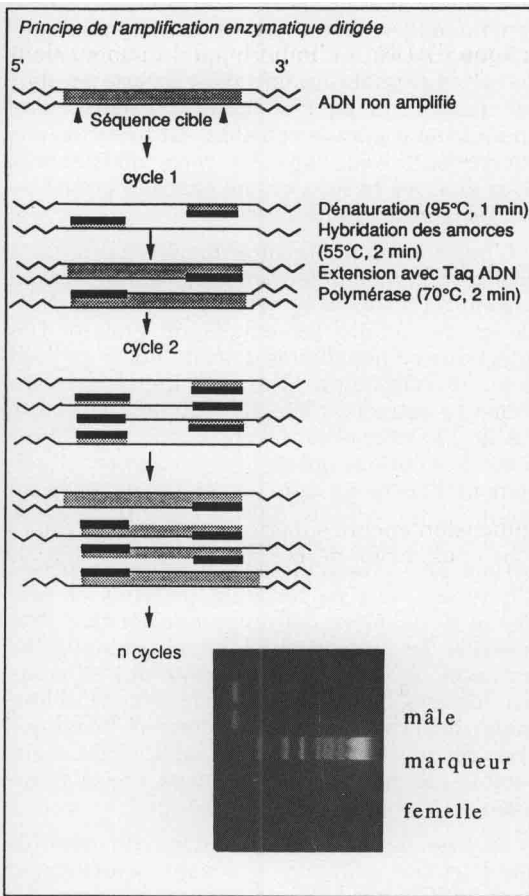
Les sondes d'acide nucléique vont permettre de définir de nouvelles stratégies de sélection génétique.

Sonde moléculaire : Molécule marquée par un groupement radioactif, fluorescent ou autre et qui permet de reconnaître spécifiquement une autre molécule in situ ou dans un système in vitro. Ex : les ADN et les ARN marqués qui reconnaissent des séquences nucléiques complémentaires ; les anticorps monoclonaux...

ASO (Allele specific oligonucleotide) : sonde d'ADN de synthèse permettant de reconnaître spécifiquement une courte séquence d'ADN (environ 20 nucléotides) au nucléotide près.

Hybridation moléculaire : Association spécifique de chaînes d'acides nucléiques complémentaires simple brin pour former des doubles brins.

Figure 1. Utilisation de la sonde d'acide nucléique spécifique du chromosome Y de bovin pour le sexage des embryons. Une séquence spécifique de l'ADN provenant de quelques cellules de l'embryon est amplifiée spécifiquement par la technique de PCR et visualisée par électrophorèse.



maux de plus petite taille peut se heurter au prix de revient du test.

Les gènes des protéines du lait

Le lait représente 20-30 % des protéines consommées dans les pays développés. Les protéines du lait des ruminants existent sous la forme de plusieurs variants dont les propriétés sont différentes et confèrent au lait des qualités variables, en particulier pour préparer les fromages. L'inventaire de ces variants a été fait pour un certain nombre de races et une sélection génétique est possible (Grosclaude 1988). La stratégie classique de sélection impose que le caractère génétique de la protéine examinée soit déterminé par examen du lait. Un tel examen ne peut évidemment se faire que chez des femelles en lactation. La technique d'évaluation des variants repose par ailleurs sur des électrophorèses qui peuvent ne pas révéler certaines variations dans la composition des protéines et dans la structure des gènes correspondants. Des sondes d'acide nucléique sont maintenant disponibles et elles permettent de révéler la présence de tel ou tel variant aussi bien chez le mâle que chez la femelle dès les stades précoces de leur vie. Ainsi peuvent être potentiellement sélectionnés les animaux portant les variants KB et β B des caséines qui confèrent au

lait une meilleure aptitude fromagère et le variant β -lactoglobuline B qui est moins abondant que le variant A et qui s'accompagne d'une plus haute teneur du lait en caséine.

Les gènes de résistance aux maladies

Il est bien connu qu'une certaine proportion d'individus d'un troupeau présente spontanément une résistance à certaines maladies. Cette protection naturelle est en général héréditaire. Une corrélation entre la présence de certains gènes et le caractère de résistance a pu être établie dans quelques cas. Une telle corrélation ne signifie pas nécessairement que le gène repéré a un lien fonctionnel direct avec le caractère de résistance. Il permet néanmoins de procéder à une sélection. C'est le cas des poulets résistants spontanément à la maladie de Marek. Ces poulets ont l'haplotype B21 et ils sont résistants lorsqu'ils sont homozygotes B21/B21. Une sélection sur le caractère B21 est donc possible grâce à une sonde nucléique spécifique (Cauchy *et al* 1987). L'identification des gènes responsables de cette résistance est en cours. Elle pourrait permettre de pouvoir conférer la résistance à des lignées d'oiseaux par la transgénèse et non plus seulement par la voie classique de la transmission à la descendance.

Les séquences virales des génomes d'oiseaux

Un certain nombre d'animaux portent dans leur génome des séquences virales et en particulier rétrovirales qui sont des reliquats d'infections et qui ont perdu leurs caractères pathogènes ou fonctionnels à la suite de mutations spontanées. Des corrélations ont pu être établies entre la présence de certaines de ces séquences et le taux de croissance des animaux. Certaines séquences virales, qu'elles soient exprimées ou non, doivent donc, pour des raisons inconnues, légèrement perturber l'expression génétique des cellules qui les portent. La détection de ces séquences est possible à l'aide de sondes nucléiques spécifiques et une élimination progressive des animaux porteurs peut être envisagée.

Le diagnostic de gestation

La bonne gestion d'un troupeau est facilitée si l'on peut savoir rapidement si une femelle est gestante ou non. Des diagnostics fiables existent déjà. Ils reposent sur la mesure des hormones de la gestation et en particulier de la progestérone. Ces tests ne sont pas tous utilisables dans les premiers stades de la gestation. Une détermination des signaux délivrés précocement par l'embryon est susceptible de donner une réponse plus satisfaisante à cette question. Une famille de protéines présente exclusivement dans le sang des vaches gestantes a été récemment mise en évidence. Un test radioimmunologique permet un diagnostic de gestation (Camous *et al* 1989).

D'autres sondes basées sur l'utilisation d'anticorps polyclonaux ou monoclonaux sont utilisables pour de multiples usages en particulier pour déceler la présence d'agents pathogènes. Ces sondes constituent un complément intéres-

Enzyme de restriction : Nucléase qui coupe l'ADN en un site spécifique défini par la séquence des bases ; les fragments d'ADN obtenus par ces enzymes sont appelés fragments de restriction.

RFLP (restriction fragment length polymorphism) : Propriété qu'a l'ADN de différents allèles de générer des fragments de restriction de taille variable. Ce polymorphisme reflète directement des variations de la séquence primaire de l'ADN.

PCR (polymerase chain reaction) : Amplification spécifique *in vitro* d'une séquence d'acide nucléique à l'aide d'une polymérase et de deux amorces oligonucléotidiques qui encadrent la région à amplifier.

sant aux sondes nucléiques étant donnée leur excellente spécificité et leur relative facilité d'utilisation.

L'utilisation des protéines recombinantes à usage vétérinaire

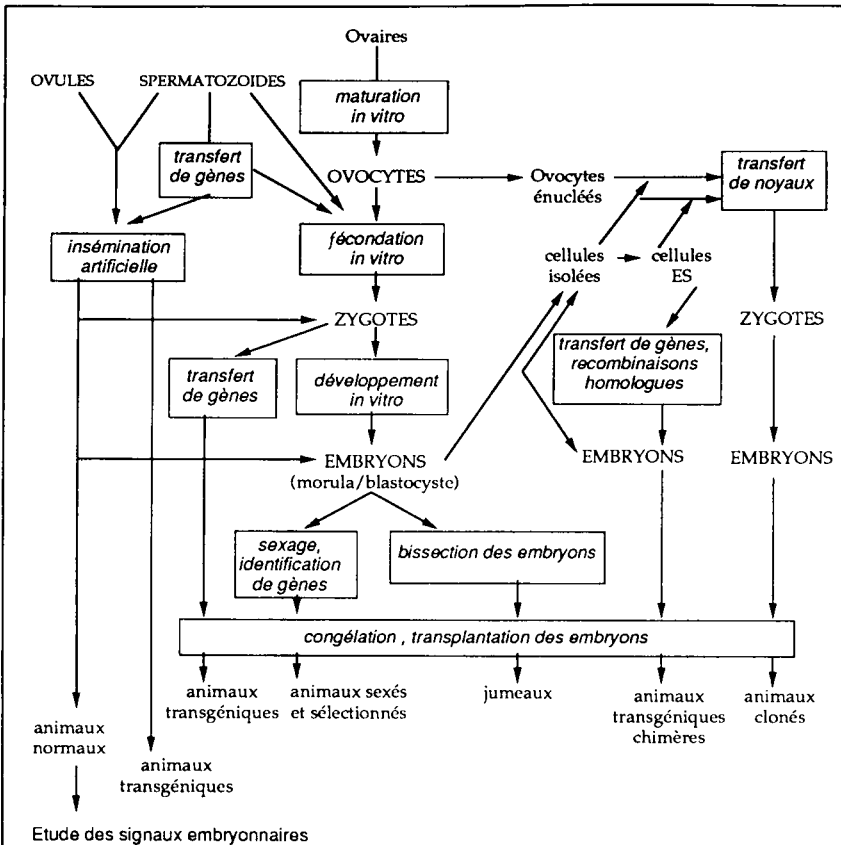
L'utilisation de molécules ayant une activité biologique comme les hormones excluait presque totalement les protéines jusqu'au développement du génie génétique. Les hormones protéiques sont en effet relativement difficiles à préparer massivement à partir des organes animaux en raison de leur rareté. Les hormones gonadotropes sont toutefois déjà largement utilisées. La synthèse chimique des peptides est possible mais son prix de revient devient rapidement très prohibitif au delà de 40 acides aminés. Il est cependant possible de fabriquer industriellement des facteurs de libération des hormones hypophysaires comme le TRH, le LHRH ou le GRF. Les techniques de clonage des gènes permettent de plus d'identifier beaucoup plus facilement des facteurs de régulation de l'activité cellulaire et de disposer des séquences d'ADN correspondantes. Des protéines recombinantes (insuline, hormone de croissance, etc...) sont fabriquées industriellement pour des usages cliniques. Le nombre de ces protéines est en très rapide développement. Ces protéines peuvent être obtenues à partir de bactéries de levures, de champignons, de plantes, de cellules d'insectes, du sang et du lait de mammifères transgéniques. Une applica-

tion aux animaux est devenue possible. Il est admis depuis 50 ans que des injections d'hormone de croissance augmentent très significativement la production laitière des ruminants domestiques (15-25 %). Cette observation n'a pu avoir de développement significatif tant que la protéine n'avait pu être obtenue par génie génétique. Il est admis que ce gain de productivité, qui devrait se traduire par un abaissement du prix de revient du lait, n'est néfaste ni pour les animaux ni pour les consommateurs. Une application à grande échelle n'est toutefois pas encore autorisée dans les pays occidentaux pour diverses raisons qui ne sont pas pour l'essentiel d'ordre scientifique.

L'hormone de croissance injectée à des porcs favorise légèrement leur croissance. Elle permet surtout de favoriser le développement du muscle et de réduire les dépôts de graisse. Des injections systématiques de cette hormone sont donc envisageables. Elles sont toutefois relativement contraignantes étant donnée la courte vie de l'hormone dans l'organisme. Des injections de solutions qui ne libèrent que progressivement l'hormone sont en cours de mise au point. La transgénèse qui est capable de générer des animaux exprimant le gène de la GH permet de s'affranchir des injections répétées d'hormone. Elle ne résoudra toutefois ce problème de manière définitive que lorsque l'expression des transgènes GH sera bien maîtrisée, un excès de GH altérant la santé des animaux (Houdebine 1990). Une surabondance d'hormone de croissance est également bénéfique pour des poissons comme les salmonidés, mais, semble-t-il, pas pour les oiseaux et les ruminants.

La maîtrise des techniques de la reproduction va raccourcir les cycles de reproduction et les programmes de sélection génétique.

Figure 2. Schéma récapitulatif des différentes techniques appliquées aux embryons des mammifères domestiques.



Les vaccins de la nouvelle génération

Ce chapitre est traité dans l'article de J.M. Aynaud, page 89.

Le contrôle de la reproduction

Un certain nombre de techniques contribuent déjà en routine à améliorer la reproduction des animaux domestiques et à accélérer la sélection génétique (insémination artificielle, synchronisation des chaleurs et des mise-bas, transfert, congélation et clivage des embryons). De nouvelles techniques permettant d'obtenir des embryons précoces en très grand nombre sont en passe d'être maîtrisées chez plusieurs espèces domestiques, en particulier chez les ruminants. Ces embryons pourront être utilisés pour des études à caractère fondamental, pour

la sélection génétique, pour le clonage des embryons par transfert nucléaire et pour la transgénèse (figure 2).

La fécondation *in vitro*

Les embryons produits *in vivo* après superovulation et fécondation peuvent être obtenus en relative abondance. Ce matériel biologique est toutefois hétérogène dans la mesure où les moments précis de l'ovulation et de la fécondation ne peuvent être connus avec précision *in vivo*. Les embryons produits de cette manière sont de plus d'un prix relativement élevé. Il est possible d'obtenir *in vitro* une maturation des ovocytes à partir d'ovaires collectés sur des vaches à des stades physiologiques quelconques au moment de l'abattage. Il est de même possible de réaliser *in vitro* la capacitation du sperme, la fécondation et le développement précoce jusqu'au stade de morula (8-32 cellules) chez les ruminants domestiques (Crozet 1990). Le rendement de cet ensemble d'opérations s'il est encore relativement faible est en constante amélioration et tout laisse penser qu'il est en passe d'avoir un véritable impact sur l'élevage.

Le clonage des embryons

Le transfert du noyau d'une cellule d'un embryon précoce dans le cytoplasme d'un embryon au stade une cellule ou d'un ovocyte peut conduire au développement de cet embryon reconstitué et à la génération d'un organisme entier. Cette opération qui consiste à cloner un animal (et donc à le multiplier à l'infini sans passer par le cycle normal de la reproduction) a été réalisée depuis longtemps chez les batraciens et beaucoup plus récemment chez les mammifères. Il est généralement admis que c'est la différenciation du noyau beaucoup plus rapide chez les vertébrés supérieurs qui rend le clonage plus difficile chez ces espèces. Le mécanisme de la reprogrammation du noyau qui passe d'une cellule d'un embryon dans le cytoplasme d'un ovocyte est, pour l'essentiel, inconnu. Le clonage chez les mammifères comprend les étapes suivantes : énucléation de l'ovocyte par microchirurgie, introduction d'une cellule embryonnaire dans l'embryon au voisinage de l'ovocyte par micromanipulation, fusion des membranes de l'ovocyte et de la cellule embryonnaire par un choc électrique, activation du nouvel embryon (qui mime l'activation normalement provoquée par le spermatozoïde et qui induit le développement de l'embryon). Cette technique a été réalisée avec succès chez les bovins, les porcins, les ovins et le lapin (Marx 1988 ; Prather *et al* 1989). Elle deviendra une réalité dans les élevages lorsque son rendement global aura été amélioré.

La congélation des ovocytes receveurs de noyaux et des noyaux de cellules donneuses avant l'opération de transfert apporterait par ailleurs une grande souplesse à l'ensemble des opérations si elle arrivait à être maîtrisée. Les caractéristiques génétiques d'un individu ne sont en effet que très partiellement connues avant sa naissance. Une mise en réserve par congélation des blastocystes donneurs de

noyaux, jusqu'à l'évaluation des propriétés du patrimoine génétique de ces noyaux chez un animal adulte, permettrait de ne réaliser le clonage que pour les individus les plus intéressants.

La transgénèse chez les animaux

Il y a bientôt 10 ans, la preuve a été donnée qu'il était possible d'introduire un gène isolé dans un embryon et de faire en sorte que ce gène étranger soit exprimé chez l'animal adulte et transmis à sa descendance. Cette opération, appelée transgénèse, a maintenant été réalisée chez toutes les catégories d'animaux : insectes, vers, mollusques, poissons, poulets, petits et gros mammifères.

Les méthodes de transgénèse (figure 3)

La microinjection directe du gène en solution dans l'un des pronucléi de l'embryon de mammifère au premier stade de son développement a été la première méthode utilisée avec succès. Elle reste la seule pratiquée à grande échelle. Cette méthode est néanmoins pénible puisqu'elle implique que les embryons aient été isolés, microinjectés puis réintroduits dans une mère adoptive. Elle reste relativement peu efficace puisqu'environ 2 % seulement des embryons de souris manipulés deviennent des adultes transgéniques. Le rendement devient nettement plus faible chez les autres espèces de mammifères et il est admis que pour obtenir un animal transgénique, il faut en moyenne 10 souris (donneuses et receveuses d'embryons) 20 truies, 20 brebis et 40 vaches. Ces rendements sont loin d'être atteints en routine dans tous les laboratoires. Il ne faut pas oublier par ailleurs qu'une partie non négligeable des animaux transgéniques n'a qu'un intérêt très réduit dans la mesure où ils n'expriment pas ou très peu le transgène qui s'insère dans des régions totalement imprévisibles du génome des animaux hôtes (Pursel *et al* 1989 ; Brem 1990).

Chez les invertébrés et les vertébrés inférieurs et notamment chez les poissons, des injections d'ADN en grande quantité dans le cytoplasme des embryons au stade une cellule permet d'obtenir des animaux transgéniques avec un très haut rendement. Ces animaux sont cependant mosaïques dans presque tous les cas (Chourrout *et al* 1990).

L'utilisation de rétrovirus jouant le rôle de vecteur a été proposée comme alternative indispensable chez des espèces comme les oiseaux chez lesquels la manipulation des embryons précoces n'est pas assez maîtrisée pour que des microinjections directes de gène puissent être envisagées. (Bosselman *et al* 1989). Une technique permettant le développement des embryons de poulet *in vitro* a toutefois ouvert des perspectives prometteuses (Sang et Perry 1989).

L'utilisation de vecteurs non viraux mais capables de se répliquer de manière autonome à une haute fréquence sans être intégrés au génome de l'animal hôte ouvrirait des perspectives intéressantes dans la mesure où elle améliorerait de manière considérable le rendement

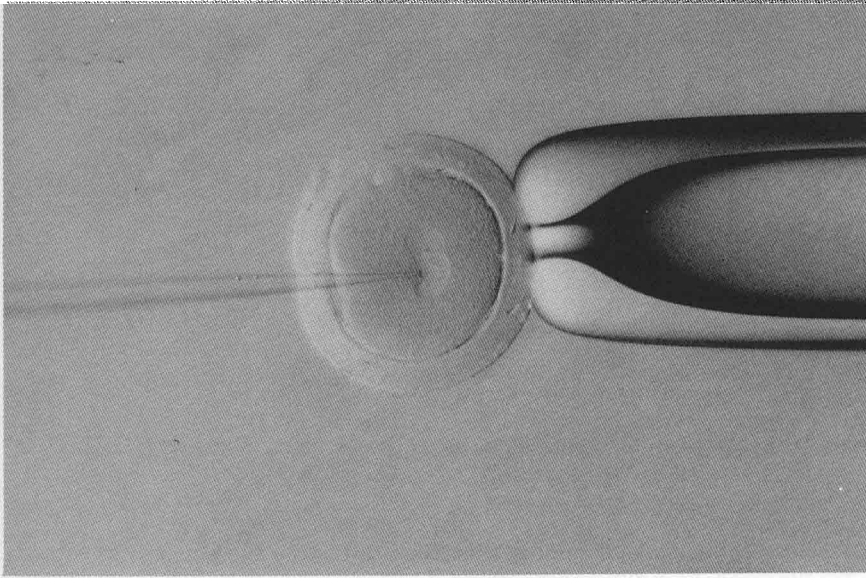
La transgénèse offre beaucoup de possibilités mais elle se heurte à des problèmes techniques et à la relative méconnaissance des gènes à transférer.

Protéine recombinante : Protéine synthétisée par un organisme vivant sous la direction d'un gène qui lui a été transféré.

Mosaïque : Un animal est mosaïque pour un transgène si une partie seulement de ses cellules (y compris de ses cellules germinales) abrite le transgène. De même, un animal chimère qui a reçu des cellules d'un autre animal au stade embryonnaire est un animal mosaïque puisque ses cellules n'ont pas toutes le même génome.

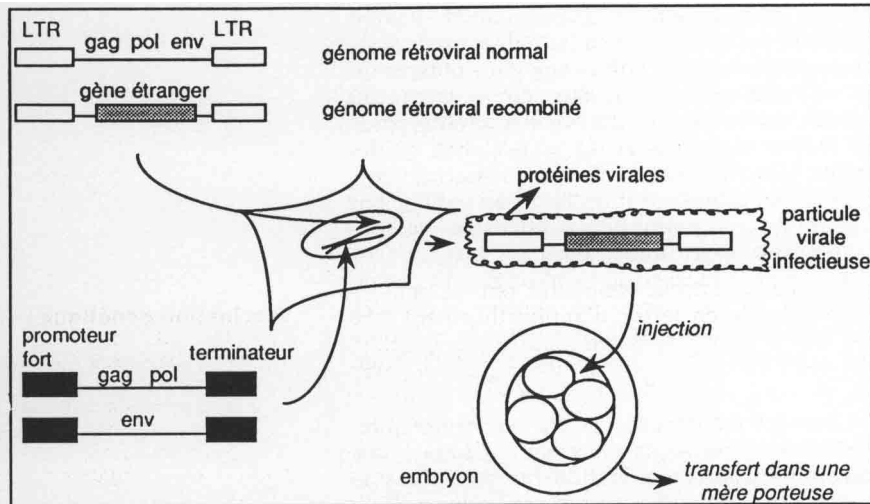
Figure 3. Les différentes méthodes utilisables pour obtenir des animaux transgéniques.

- La microinjection. L'embryon est maintenu par une pipette dans le champ d'un microscope. La microinjection consiste à introduire, à l'aide d'une aiguille en verre, le gène étranger dans un des pronoyaux.

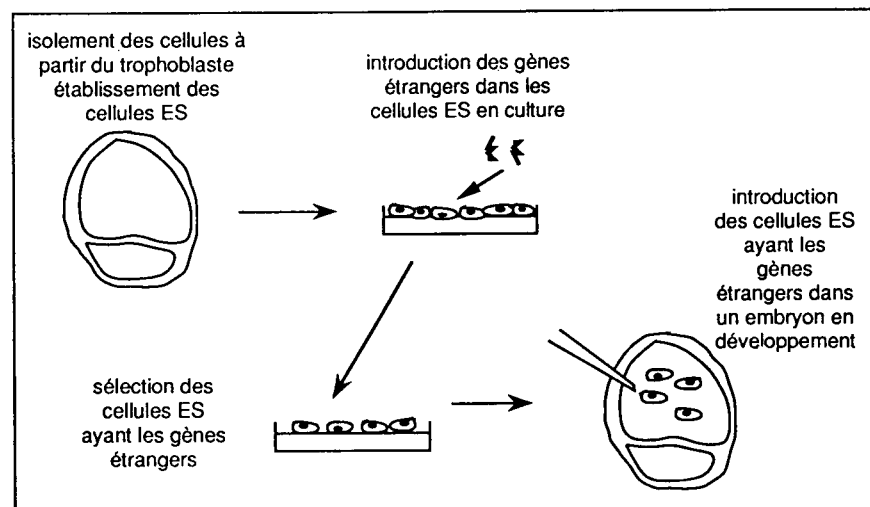


Cliche INHA/J.F. Uzil

- Utilisation des vecteurs rétroviraux.



- Utilisation des cellules souches embryonnaires (ES).



de la transgénèse. Les vecteurs de ce type actuellement disponibles ne sont pas d'une efficacité suffisante pour être réellement utilisables.

Une autre méthode qui a été couronnée de succès chez la souris consiste à utiliser des cellules souches embryonnaires (cellules ES) qui peuvent être cultivées dans des conditions où elles ne se différencient pas et où elles gardent donc leur totipotence. Ces cellules peuvent *in vitro* recevoir un gène étranger, être sélectionnées puis réintroduites au milieu des cellules d'un embryon en cours de développement. Cette opération conduit à la génération d'animaux chimères et donc mosaïques pour le transgène dans la mesure où au mieux une partie seulement des cellules de l'adulte (y compris de ces cellules germinales) a le gène étranger. Les animaux transgéniques de la génération suivante sont homogènes de ce point de vue et toutes leurs cellules ont le transgène (Robertson *et al* 1986). Tout laisse à penser que cette technique est transposable aux gros mammifères. L'utilisation des cellules ES paraît de plus actuellement la seule qui permette de substituer très précisément un gène endogène par un gène homologue muté plutôt que de surajouter un gène étranger au génome de l'hôte (Mansour *et al* 1988). Chez les oiseaux, des chimères réalisées à partir de cellules d'oeufs fraîchement pondus permettent d'envisager des choses semblables (Petitte *et al* 1990).

L'introduction directe d'un gène dans les spermatozoïdes avant la fécondation a été proposée mais ne peut être reproduite telle qu'elle a été décrite (Brinster *et al* 1989). Des modifications basées sur l'utilisation d'un tampon particulier et de l'électroporation semblent donner des résultats très prometteurs respectivement chez le poulet (E. Revel, résultats non publiés) et chez les bovins (C.M.A. Sirard, résultats non publiés).

Les applications possibles de la transgénèse

La transgénèse est devenue un outil de tout premier ordre pour des études fondamentales sur les mécanismes de contrôle de l'expression des gènes et sur leurs rôles dans le développement et le fonctionnement des organes. C'est essentiellement la souris qui est utilisée pour ces études. La souris et plus rarement d'autres animaux transgéniques commencent également à être considérés comme d'excellents modèles vivants pour des études cliniques et pharmacologiques.

Il est maintenant prouvé que des animaux transgéniques peuvent être utilisés comme fermenteurs vivants pour produire des protéines rares d'intérêt clinique ou vétérinaire dans leur lait (Clark *et al* 1989) ou leur sang (Massoud *et al* 1990). Si ce procédé devait atteindre le stade industriel il donnerait sans aucun doute une grande valeur aux animaux concernés. Un nombre relativement très faible suffirait toutefois à produire les protéines recombinantes et il est vraisemblable que ce sont les industries pharmaceutiques plutôt que les éleveurs qui tireraient un véritable profit de cette opération.

Le véritable impact de la transgénèse sur l'élevage aura lieu lorsque les caractéristiques phénotypiques des animaux auront pu être modifiées par cette technique. Le transfert de gènes conférant aux animaux une résistance contre les maladies (vaccination génétique) paraît actuellement de ce point de vue l'opération la plus abordable. L'expression de ces gènes de résistance ne modifie pas de manière notable la physiologie des animaux dans la majorité des cas. Il n'en est pas de même des gènes codant pour les hormones de croissance par exemple. L'expression incontrôlée des transgènes des hormones de croissance perturbe en effet grandement la vie des animaux transgéniques chez la plupart des espèces (Houdebine 1990).

Un transgène contrôlé à volonté pour ne s'exprimer qu'à certains moments de la vie de l'animal est de toute évidence nécessaire. Il n'existe aucune impossibilité théorique à cet égard mais force est de constater que ce problème n'est pas encore résolu.

Parmi les projets qui sont à l'étude et qui ont des chances raisonnables de conduire à l'obtention de nouvelles lignées d'animaux on peut mentionner les expériences qui visent à augmenter la production de laine chez les moutons. La croissance de la laine est en effet limitée par la disponibilité de la cystéine chez l'animal. Le transfert des gènes de microorganismes permettant la transformation de la sérine en cystéine rendrait les moutons moins dépendant de la cystéine de la ration (Rogers 1990).

Des études conduites chez les animaux monogastriques permettent d'envisager le transfert des gènes bactériens qui permettraient la synthèse des acides aminés essentiels comme la lysine (Rees *et al* 1990).

La composition du lait (qui représente 20 à 30 % des protéines consommées dans les pays riches) peut être changée par la transgénèse. La transgénèse peut théoriquement permettre

- 1°) de modifier la proportion des différentes caséines et ainsi d'augmenter la qualité fromagère des laits,
- 2°) d'abaisser le taux de lactose et de β -lactoglobuline qui provoquent des réactions allergiques,
- 3°) de materniser les laits en y exprimant le gène de la transferrine,
- 4°) d'abaisser le taux de lipides ou de modifier leurs compositions en réduisant l'expression du gène de l'acétyl CoA carboxylase et en transférant le gène de la Δ -2-désaturase,
- 5°) d'augmenter l'état sanitaire de la glande mammaire en y faisant s'exprimer des protéines qui ont la propriété d'inactiver des agents bactériens (lysozyme, lysostaphine, anticorps monoclonaux, etc...).

Plus généralement, il paraît concevable de transférer par la transgénèse à des animaux autres que des moutons des gènes comme le gène *Borooola* de proliféricité. Il est bien clair toutefois que ceci ne sera possible que lorsque la séquence du ou des gènes qui confèrent le caractère *Borooola* aura été identifiée et isolée. Il n'est pas certain pour autant que le transfert de ce ou ces gènes se traduira automatiquement par une proliféricité accrue des animaux transgéné-

riques. En effet, trop peu de choses sont encore connues en ce qui concerne le mécanisme d'action du gène *Borooola* en terme cellulaire et moléculaire et les effets les plus inattendus sont possibles avec un tel transgène.

Le transfert de gènes aux animaux domestiques ne doit pas être restreint à la transgénèse. Il est en effet concevable de transférer des gènes aux cellules somatiques d'un animal adulte qui bénéficie alors des protéines pour lesquelles il code. Une autre approche applicable aux ruminants peut consister à modifier les bactéries du rumen par génie génétique. Cette opération potentiellement très efficace est délicate à plusieurs titres. Rien ne prouve en effet que les bactéries recombinées s'implanteront durablement dans le rumen. Il sera par ailleurs difficile de contrôler la diffusion dans l'environnement de ces bactéries.

Conclusion

Cet inventaire des recherches en cours n'est certainement pas complet. Il n'en est pour autant probablement pas moins excessif. Il est en effet probable que certains des projets actuels ne conduiront à aucune application parce que trop difficilement réalisables ou rendus inutiles en face d'autres techniques plus simples. La sélection génétique, en particulier chez les espèces animales dont le cycle de reproduction est court, peut avoir conduit aux changements attendus avant que la transgénèse ou les vaccins de la nouvelle génération ne soient devenus une réalité. Il n'en reste pas moins vrai qu'un gène n'est transférable d'une espèce animale à une autre autrement que par la transgénèse.

Le peu de succès rencontré par la transgénèse animale en terme d'application peut laisser planer des doutes sur l'importance potentielle réelle de cette approche. Les succès remportés chez les animaux de laboratoire pour des études fondamentales et chez les plantes pour certaines applications invitent plutôt à l'optimisme. Relativement peu de tentatives n'ont encore été faites chez les animaux domestiques et les investissements dans ce domaine restent donc justifiés. La prochaine décennie verra donc très probablement des changements dans la plupart des domaines des biotechnologies animales. Ces changements ne seront que relativement progressifs et les retombées des études actuelles n'atteindront probablement leur véritable dimension qu'au début du siècle prochain (Massey 1990).

Références bibliographiques

- BECKMANN J.S., SOLLER M., 1987. Molecular markers in genetic improvement of farm animals. *Biotechnology*, 5, 573-576.
- BOSSSELMAN R.A., HSU R.Y., BOGGS T., HU S., BUSZEWSKI J., OU S., LOZAR L., MARTIN F., GREEN C., JACOBSEN F., NICOLSON M., SCHULTZ J.A., SEMON K.M., RISHHELL W., STEWART R.G., 1989. Germe line transmission of exogenous genes in the chicken. *Science*, 243, 533-535.

Vaccination génétique : Opération qui consiste à transférer un gène de résistance à une maladie qui agit depuis l'intérieur de la cellule sans faire nécessairement intervenir le système immunitaire de défense.

Electroporation : Opération qui consiste à créer des pores dans la membrane des cellules à l'aide d'impulsions électriques qui permettent à l'ADN en solution de pénétrer dans les cellules.

- BREM G., 1990. State of the art, limitations and prospective of gene transfer in domestic mammals. 6^e Réunion de l'Association Européenne de Transfert d'Embryons, 97-103.
- BRINSTER R.L., SANDGREN E.P., BEHRINGER R.R., PALMITER R.D., 1989. No simple solution for making transgenic mice. *Cell*, 59, 239-241.
- CAMOUS S., CHARPIGNY G., GUILLOMOT M., MARTAL J., SASSER R.G., 1989. Purification d'une protéine bovine spécifique de la gestation chez la vache par chromatographie liquide à haute performance. XXVI^e Réunion de la Société Française pour l'Etude de la Fertilité (sous presse).
- CASKEY C.T., 1987. Disease diagnosis by recombinant DNA methods. *Science*, 236, 1223-1228.
- CHOURROUT D., GUYOMARD R., HOUEBINE L.M., 1990. Techniques for the development of transgenic fish : a review. *UCLA Symposium on Transgenic Models in Medicine and Agriculture*. pp. 89-99. Edité par R. Church, Wiley-Liss Inc.
- CLARK A.J., BESSOS H., BISHOP J.O., BROWN P., HARRIS S., LATHE R., Mc CLENAGHAN M., PROWSE C., SIMONS J.P., WHITELAW C.B.A., WILMUT I., 1989. Expression of human anti-hemophilic factor IX in the milk of transgenic sheep. *Biotechnology*, 7, 487-492.
- CROZET N., 1990. Manipulation of oocytes and *in vitro* fertilization. *J. Reprod. Fert.* (sous presse).
- GROSCLAUDE F., 1988. Le polymorphisme génétique des principales lacto-protéines bovines. *INRA. Prod. Anim.*, 1, 5-17.
- HOUEBINE L.M., 1990. Les manipulations génétiques : comment améliorer la croissance. *INRA. Prod. Anim.*, 3, 207-214.
- JEFFREY A.J., WILSON V., THEIN S.L., 1985. Individual specific fingerprints of human DNA. *Nature*, 316, 76-79.
- JENNINGS P.A., MOLLOY P.L., 1987. Inhibition of SV40 replicase function by engineered antisense RNA transcribed by RNA polymerase III. *Embo J.* 6, 3043-3046.
- LEONARD M., KIRSZENBAUM M., COTINOT C., CHESNE P., HEYMAN Y., STINNAKRE M.G., BISHOP C., DELOUIS C., VAIMAN M., PELLOUS M., 1987. Sexing bovine embryos using Y chromosome specific DNA probe. *Theriogenology*, 27, 248.
- MANSOUR S.L., THOMAS K.R., CAPECCHI M.R., 1988. Disruption of proto-oncogenic int-2 in mouse embryo-derived stem cells ; a general strategy for targeting mutations to non-selectable genes. *Nature*, 336, 348-352.
- MARX J.L., 1988. Cloning sheep and cattle embryos. *Science*, 239, 463-464.
- MASSEY J.M., 1990. Animal production in the year 2000. *A.D. J. Reprod. Fert. Suppl.* 41, 199-208.
- MASSOUD M., BISCHOFF R., DALEMANS W., POINTU H., ATTAL J., SCHULTZ H., CLESSE D., STINNAKRE M.G., PAVIRANI A., HOUEBINE L.M., 1990. Expression of active recombinant human α 1 antitrypsin in transgenic rabbits. *J. Biotech.* (sous presse).
- Mc GRAN R.A. JACOBSON R.J., AKAMATSU M., 1988. A male-specific repeated DNA sequence in the domestic pig. *Nucleic Acids Res.* 16, 10389.
- PETITTE J.N., CLARK M.E., LIU G., GIBBINS A.M., ETCHES R.J., 1990. Production of somatic and germ line chimeras in the chicken by transfer of early blastodermal cells. *Development*, 108, 185-189.
- PRATHER R.S., SIMS M.M., FIRST N.L., 1989. Nuclear transplantation in early pig embryos. *Biol. Reprod.* 41, 414-418.
- PURSEL V.G., PINKERT E.A., MILLER K.F., BOLT D.J., CAMPBELL R.G., PALMITER R.D., BRINSTER R.L., HAMMER R.E., 1989. Genetic engineering of livestock. *Science*, 244, 1281-1288.
- REES W.D., FLINT H.J., FULLER M.F., 1990. A molecular biological approach to reducing dietary amino acid needs. *Biotechnology*, 8, 629-633.
- ROBERTSON E., BRADLEY A., KUEHN M., EVANS M., 1986. Germ-line transmission of genes introduced into cultured pluripotential cells by retroviral vector. *Nature*, 323, 445-448.
- ROGERS G.F., 1990. Improvement of wool production through genetic engineering. *Tibtech.* 8, 6-11.
- SANG H., PERRY M.M., 1989. Episomal replication of cloned DNA injected into the fertilized ovum of the hen *gallus domesticus*. *Mol. Reprod. Develop.* 1, 98-106.
- SARVER N., CANTIN E.M., CHANG P.S., ZAIA J.A., LADNE P.A., STEPHENS D.A., ROSSI J.J., 1990. Ribozymes as potential anti-HIV 1 therapeutic agents. *Sciences* 247, 1222-1225.

Summary

Animal biotechnologies.

Recent progress in biology, namely those related to nucleic acids and proteins function offer new very promising strategies for domestic animals breeding. Nucleic acid probes allow sex determination in early bovine embryo. More generally, the numerous probes which are progressively becoming available and genome mapping will give a much better knowledge of animals. New strategies for selection which will be more subtle and faster will appear. The bulky preparation of recombinant peptides (antigens from pathogenic agents, hormones, cytokines, monoclonal antibodies...) suggests that new treatments of animals will be used routinely. New techniques related to mammals reproduction : *in vitro* oocyte maturation, *in vitro* fertilization, *in vitro* early embryo development, duplication of embryos through cleavage and cloning) will

be progressively added to the already existing techniques (artificial insemination, embryo transfer). They will contribute to shorten the reproductive cycle and selection programmes. Genetic engineering in the best situation will allow to administer a protein to animals through gene transfer to somatic cells (gene therapy) or to early embryos (transgenesis). Gene therapy may give the possibility to be no more obliged to inject a peptide repeatedly whereas transgenesis leads to the generation of new animal breeds exhibiting new genetic properties provided by the transgenes. These methods which are the most potent and the most promising will not become a reality for animal breeding before the end of this century.

HOUEBINE L.M., 1991. Les biotechnologies animales. *INRA, Prod. Anim.*, 4 (1), 81 - 88.

Les vaccins vétérinaires de nouvelle génération

L'objectif de la vaccination de l'animal domestique de rente est essentiellement la réduction des pertes économiques causées aux productions animales par les maladies infectieuses et parasitaires. Dans un environnement à risque pour les troupeaux, la vaccination contribue directement à maintenir l'intégrité des fonctions de l'organisme intervenant dans la production de viande, de lait et d'œufs. Les vaccins vétérinaires constituent un outil privilégié pour la prévention des maladies des animaux domestiques qu'ils soient de rente ou de compagnie.

Les premiers vaccins vétérinaires ont été mis au point il y a déjà plus d'un siècle par Louis Pasteur qui, en hommage à Jenner (1798), a créé les concepts de vaccin et de vaccination. Avec l'aide des vétérinaires Galtier et Chauveau de l'Ecole vétérinaire de Lyon, Bouley, Nocard et Delafond de l'Ecole vétérinaire d'Alfort et enfin Toussaint de l'Ecole vétérinaire de Toulouse, Louis Pasteur s'est intéressé à la mise au point de vaccins contre le choléra des poules (1880), la fièvre charbonneuse du mouton (1880), la péripneumonie des bovins (1882) et enfin le rouget du porc (1883). A la faveur de ces travaux menés dans un délai de 3 ans, Pasteur a jeté les bases scientifiques à partir desquelles tous les vaccins ultérieurs ont été préparés jusqu'au milieu des années 50. Peu de temps après Pasteur, les bases scientifiques de l'immunité humorale et de l'immunité cellulaire étaient respectivement découvertes par Von Behring et Paul Erlich, et par Elie Metchnikoff.

Résumé

Les vaccins vétérinaires doivent non seulement être efficaces et totalement inoffensifs, mais répondre à des contraintes économiques strictes imposées par les éleveurs en amont des filières productrices de viande, de lait et d'œufs. Le contrôle des maladies virales et bactériennes dévastatrices telles la fièvre aphteuse, la peste porcine et la brucellose a été réalisé grâce à des vaccins conventionnels dont la plupart sont encore largement utilisés dans le monde. Les nouvelles technologies issues de la fusion cellulaire et de la recombinaison génétique offrent la possibilité d'éliminer certains inconvénients qui peuvent subsister dans les préparations actuelles.

L'un des atouts majeurs des vaccins de la nouvelle génération sera la possibilité de différencier animaux infectés et vaccinés.

C'est un vétérinaire, Gaston Ramon, qui, à l'Institut Pasteur, a découvert en 1923 le principe des anatoxines ainsi que celui des adjuvants de l'immunité. Enfin, aux Pays-Bas en 1952, Frenkel mit au point la méthode pour préparer le premier vaccin à virus inactivé contre la fièvre aphteuse, produit à partir de virus cultivé sur l'épithélium lingual de bovin maintenu en survie. La méthode Frenkel fut le départ de la vaccinologie vétérinaire, nouvelle technologie industrielle qui prit son essor à Lyon (Institut Français de la Fièvre aphteuse) et diffusa ensuite dans de nombreux pays pour faire face aux terribles épizooties de fièvre aphteuse qui ravageaient alors périodiquement les populations de bovins, d'ovins, de caprins et de porcins. Récemment, en 1989, la Faculté vétérinaire de l'Université d'Utrecht (Pays-Bas) a créé, pour la première fois en Europe, une Chaire pour l'enseignement de la vaccinologie.

Le développement des technologies nouvelles dérivées de la fusion cellulaire et de la recombinaison d'ADN a entraîné toute une série d'innovations dans les vaccins vétérinaires au niveau de leur conception, de leur préparation et de leur utilisation.

L'objectif de cet article est d'examiner, de façon critique, l'évolution des concepts et des approches qui ont conduit aux vaccins actuels, ou qui, à partir des technologies nouvelles, vont conduire à court terme aux vaccins dits de nouvelle génération et à des méthodes de vaccination plus performantes pour l'animal domestique de rente qu'il soit un mammifère, un oiseau ou un poisson.

Contraintes propres aux vaccins vétérinaires

Les vaccins destinés à l'animal domestique de rente souffrent de nombreuses contraintes dont ne font pas l'objet les vaccins destinés à l'animal domestique de compagnie, ou à l'espèce humaine.

L'utilisateur de vaccins vétérinaires au sein d'une filière de production animale (filière porc, filière lait, etc.) considère ces derniers comme un des moyens d'améliorer la productivité de son élevage en réduisant les pertes dues aux maladies infectieuses (viroses, bactérioses, mycoplasmoses, chlamydioses) et parasitaires (fasciolose, helminthoses, coccidioses, hypodermose). Les qualités exigées par un tel utilisateur sont les suivantes :

- coût minimum acceptable de la dose vaccinale
- interventions réduites au minimum, compte tenu du manque croissant de main d'œuvre disponible dans les élevages à caractère industriel
- présentation et administration parfaitement adaptées aux conditions actuelles de l'élevage
- totale innocuité à court et long terme
- efficacité en terme de protection.

Le contrôleur officiel du Ministère de l'Agriculture, sur qui repose toute la garantie d'un bon vaccin pour l'utilisateur, exige les qualités suivantes pour accorder l'autorisation de mise sur le marché :

- innocuité et efficacité conformes aux réglementations en vigueur au niveau national et au niveau de la CEE
- stabilité génétique des vaccins vivants
- respect des normes pour la protection de l'environnement (vaccins vivants recombinants)
- détection des animaux vaccinés des animaux infectés par un test sérologique de routine.

Pour l'industriel de la vaccinologie vétérinaire, la mise au point de bons vaccins possédant l'ensemble des qualités exigées par les différents partenaires en production animale est une opération qui demande du temps (5 à 10 ans en moyenne entre l'idée et la mise sur le marché), beaucoup de matière grise et des investissements lourds en laboratoires et en installations expérimentales « étanches » pour les animaux, indispensables pour mettre en œuvre les tests de « challenge » pour l'évaluation du pouvoir protecteur des vaccins.

Pour l'industriel, la rentabilité financière d'une telle opération est souvent faible, compte tenu des contraintes d'ordre économique ou réglementaire. Le marché du médicament vétérinaire est en effet étroit (moins de 5 % du marché du médicament humain). De plus, à l'intérieur de ce marché, celui des vaccins vétérinaires est éclaté en plusieurs sous-secteurs liés à la multiplicité des espèces animales de rente (5 de mammifères, 5 d'oiseaux, poissons : salomoniculture) et aussi à la diversité des agents pathogènes responsables de maladies dans chacune de ces espèces. L'aide financière n'existe

pas et, de ce fait, le coût unitaire de la dose vaccinale doit être nécessairement très faible (autour d'un centime pour le poulet, quelques francs pour un porc) compte tenu des marges bénéficiaires des éleveurs, qui sont de plus en plus étroites. Dans certains cas (coccidioses des poulets), les vaccins antiparasitaires potentiels vont se trouver en compétition avec les molécules antiparasitaires introduites dans les aliments distribués aux animaux. Il faut, par ailleurs, rappeler les nombreuses contraintes tenant au développement de réglementations restrictives imposées par les comités d'éthique concernant les conditions des essais sur le terrain des vaccins recombinants issus du génie génétique.

Cependant, par rapport aux vaccins destinés à l'homme, les vaccins vétérinaires bénéficient d'un avantage considérable concernant les conditions de l'évaluation de l'innocuité et de l'efficacité. Ces deux qualités vaccinales sont en effet obligatoirement contrôlées directement sur l'espèce animale à laquelle le vaccin est destiné et ceci sur des lots importants d'animaux homogènes et standardisés. Cet avantage constitue pour les utilisateurs une excellente garantie de qualité.

Tableau 1. De l'idée au laboratoire à la seringue dans l'étable : les 10 étapes successives de la mise au point d'un vaccin vétérinaire.

- | |
|--|
| 1 - Le vaccin est-il nécessaire ? |
| 2 - Choix d'une approche technologique appropriée. |
| 3 - Estimation de la faisabilité, compte tenu des différentes contraintes. |
| 4 - Recherche de l'antigène à potentialité vaccinale. |
| 5 - Préparation d'un immunogène prototype. |
| 6 - Mise au point du vaccin et contrôle des qualités exigées. |
| 7 - Mise au point des conditions de la production industrielle. |
| 8 - Mise au point de la méthode de vaccination adaptée aux conditions de la pratique (voie, dose, calendrier). |
| 9 - Essais sur le terrain. |
| 10 - Demande d'autorisation de mise sur le marché (AMM). |

Enfin, donnée importante, la durée de l'utilisation d'un vaccin vétérinaire est d'autant plus brève que le vaccin s'est avéré efficace en termes de protection et de réduction des pertes économiques.

Pour le chercheur situé en amont, la mise au point de vaccins est, en soi, une finalité de recherches, mais le plus souvent c'est une retombée majeure du progrès des connaissances et des technologies concernant les propriétés *in vitro* (biologie moléculaire, antigénicité) et *in vivo* (réponse immunitaire de l'ani-

mal hôte) des agents pathogènes responsables des maladies.

La mise au point de bons vaccins vétérinaires est largement conditionnée par les progrès accomplis au niveau des concepts et des technologies dans les différentes disciplines telles que la virologie, la microbiologie, la parasitologie, l'immunochimie et l'immunologie.

Des vaccins vétérinaires : pourquoi, pour protéger contre quoi et comment ?

Si elle permet de contrôler efficacement les maladies, la vaccination n'empêche souvent pas les agents pathogènes de continuer à persister et à circuler à bas bruit dans la population animale. Aussi, le contrôle d'une maladie par la vaccination est considérée comme la première étape du processus d'éradication. Ultérieurement, quand la maladie a disparu d'un territoire du fait de l'efficacité de la vaccination, l'interdiction de cette dernière est une mesure nécessaire pour des raisons sanitaires et surtout commerciales. C'est, par exemple, le cas en France, comme au Royaume-Uni, de la Peste porcine et de la Fièvre aphteuse.

La protection vaccinale de l'animal contre des maladies virales ou bactériennes où l'immunité est de caractère plutôt systémique (Fièvre aphteuse, Peste porcine, Peste bovine, Rouget du porc, Maladie d'Aujeszky du porc, Rhinotrachéite infectieuse des bovins, etc.) a été obtenue relativement facilement en raison de la bonne efficacité des vaccins disponibles. En revanche, de nombreuses difficultés subsistent pour induire une protection immunitaire de niveau égal contre les maladies où l'immunité est essentiellement locale (entérites, mammites). Il n'existe pas encore de bons vaccins capables de protéger efficacement la glande mammaire de la vache laitière contre les infections bactériennes. Par ailleurs, certaines maladies virales à caractère systémique ne bénéficient pas encore de solution satisfaisante en matière de vaccins, et ceci, bien que les connaissances des propriétés de l'agent pathogène responsable ou des mécanismes immunitaires aient progressé de façon spectaculaire ces dernières années ; c'est le cas de toutes les rétrovirus animales (leucose bovine, leucoses aviaires, rétrovirus du mouton et de la chèvre, anémie infectieuse du cheval, rétrovirus félines), de la maladie de Marek des poulets et de la Peste porcine africaine.

Tout reste à faire pour les nouvelles maladies apparues très récemment ; c'est le cas de la maladie hémorragique du lapin, qui est un fléau pour les élevages et dont on n'a pas encore réussi à cultiver le virus responsable.

Enfin, les maladies parasitaires qui restent encore des pathologies préoccupantes en Europe (coccidioses aviaires, fasciolose et hypodermose des ruminants) et, le plus souvent, dominantes dans les zones tropicales des pays en développement (trypanosomiasés), sont plus ou moins bien contrôlées par des molé-

cules antiparasitaires dont certaines sont soupçonnées avoir des effets indésirables sur la faune sauvage (arthropodes) de l'environnement. De bons vaccins antiparasitaires restent donc à mettre au point. Ils pourraient constituer une alternative intéressante aux molécules antiparasitaires. Mais de grandes difficultés subsistent tenant à la complexité de l'antigénicité du parasite vis-à-vis duquel la réponse immunitaire de l'animal hôte est souvent désarmée (échappement du parasite aux défenses immunitaires de l'organisme infesté).

Depuis une dizaine d'années, avec le développement des biotechnologies, nous assistons à la multiplication des approches technologiques proposées pour la mise au point de vaccins. De ce fait, les chercheurs sont confrontés au choix de la meilleure approche, compte tenu d'une part de l'état des connaissances concernant l'agent pathogène et de la réponse immunitaire de l'animal hôte et d'autre part des exigences des utilisateurs potentiels dans la filière de production animale concernée. Car disposer de nouveaux immunogènes plus performants ne représenterait qu'un progrès limité sans la mise au point de nouveaux modes de présentation et d'administration qui viseront à accroître l'efficacité des nouveaux vaccins et à simplifier les programmes de vaccination, surtout quand il s'agit de stimuler, par exemple, l'immunité locale du tractus digestif. Les problèmes pratiques posés par la vaccination orale du renard contre la rage ou celle de la truie contre la gastroentérite transmissible en sont une bonne illustration.

Les vaccins vétérinaires actuels

C'est à Louis Pasteur que l'on doit la démonstration que l'on peut transformer des microorganismes pathogènes en vaccins par atténuation de leur virulence. A partir de cette voie, la sélection orientée de mutants ayant perdu en partie ou en totalité leur virulence (par passages en série sur l'animal de laboratoire tel que le lapin par exemple, ou par passages aveugles dans des conditions particulières en culture cellulaire) a constitué pendant longtemps une approche performante qui a permis de préparer de nombreux vaccins viraux vivants efficaces. C'est ainsi que les vaccins actuels contre la maladie d'Aujeszky (souche « Alfort-26 »), contre la Peste porcine classique (souche « Thiverval ») ou contre la Chlamydiose abortive (souche « INRA-1B ») ont été préparés dans les laboratoires de l'INRA à partir de mutants « froids » obtenus en culture cellulaire à basse température par rapport à 37-38°C. C'est grâce à ce type de vaccins, qualifiés maintenant de conventionnels, que les grandes maladies virales dévastatrices ont été peu à peu éliminées de notre territoire. Le vaccin contre la Salmonellose abortive des ruminants est constitué par un mutant particulier de *Salmonella abortus bovis* (travaux à l'INRA de Tours). L'inactivation de l'agent pathogène (vaccin actuel contre l'entérite virale à coronavirus des veaux (travaux à l'INRA de Jouy-en-Josas) ou de ses toxines (vaccin contre les mammites des ruminants (travaux à l'INRA de Tours), ainsi que la

Les vaccins conventionnels sont constitués le plus souvent de microorganismes atténués ou inactivés. Ils ne permettent pas de différencier, par un test sérologique de routine, les animaux infectés des animaux vaccinés puisqu'ils induisent chez ces derniers la synthèse des mêmes anticorps.

préparation d'antigènes protecteurs (vaccin contre l'entérite colibacillaire du veau (travaux à l'INRA de Theix) continuent d'apporter des solutions efficaces contre ces maladies animales en attendant que les vaccins de nouvelle génération issus des biotechnologies, (immunochimie, recombinaison génétique) soient réellement opérationnels sur le terrain et puissent prendre le relais des vaccins actuels. Rappelons que les inconvénients majeurs des vaccins actuels, dits conventionnels sur le plan de l'éradication, tiennent principalement au fait qu'il n'est pas possible de différencier par un test sérologique les animaux vaccinés des animaux infectés.

Les vaccins vétérinaires de nouvelle génération

1 / Les nouveaux concepts

La connaissance des bases moléculaires de la virulence et de l'immunogénicité a conduit à un progrès considérable dans la mise au point de vaccins. En effet, le génie génétique a offert la possibilité de séparer les antigènes (épitopes) susceptibles d'induire la réponse immunitaire protectrice (principe vaccinant) du reste des constituants du microorganisme pathogène. Dans ces conditions, certains vaccins vivants recombinants ne renferment plus de particules pathogènes puisque la partie du génome impliquée dans la virulence (gènes TK et gI pour le virus Aujeszky) a été éliminée par délétion. Seuls les gènes impliqués dans l'immunogénicité ont été conservés dans la construction finale. De même, certains vaccins non vivants ne renferment plus que le ou les motifs antigéniques responsables de l'immunogénicité auxquels ont été « greffées » des molécules à effet adjuvant ou facilitant la présentation de l'antigène aux lymphocytes. Généralement, le « principe vaccinant » appartient à l'une des protéines structurales de l'agent pathogène. Mais il peut être également constitué par des composants non structuraux (protéines NS-1 des flavivirus, protéases sécrétées par certains parasites tels que le varron : l'hypodermine A) ou même par des protéines non codées par l'agent pathogène tels que des récepteurs cellulaires spécifiques ou des anti-idiotypes.

Le sérum des animaux ainsi immunisés est alors dépourvu d'anticorps vis-à-vis de certains constituants du microorganisme pathogène, alors qu'en revanche le sérum des animaux ayant fait l'objet de l'infection naturelle en est pourvu. On dispose alors d'un moyen élégant de différencier, par un test de laboratoire de routine basée sur une réaction sérologique, les animaux infectés des animaux vaccinés. Cela permet de mener de front vaccination et éradication. Une telle approche est maintenant opérationnelle pour la Maladie d'Aujeszky du porc. Des projets sont en cours pour d'autres maladies (Peste porcine, Gastroentérite transmissible, Brucellose...).

La possibilité de différencier les animaux vaccinés des animaux infectés constitue, de toute évidence, le progrès actuel le plus mar-

Tableau 2. Les 3 grands types de vaccins issus du génie génétique.

A - Vaccins recombinants sous-unités à partir de la production de l'antigène par des systèmes d'expression tels que des bactéries, des levures ou des cellules animales après infection avec un virus recombinant (baculovirus et cellules d'insectes, poxvirus avec les cellules VERO ou les cellules BHK).

B - Vaccins vivants recombinants à partir de la construction de souches virales ou bactériennes hybrides (« chimères ») exprimant l'antigène lors de leur multiplication ou à leur surface (greffe moléculaire d'un motif antigénique).

C - Vaccins vivants atténués par manipulation génétique : création de nouvelles souches virales ou bactériennes ayant perdu leur virulence par délétion ou par mutagenèse dirigée.

quant pour les vaccins vétérinaires, car il va permettre d'améliorer considérablement la stratégie globale pour l'éradication des maladies infectieuses et parasitaires des animaux domestiques.

2 / Technologies à l'origine des approches pour les vaccins de nouvelle génération

- Les réactifs : l'arsenal d'enzymes de restriction (endonucléases) et d'enzymes de modification (polymérase, ligase) a permis de réaliser une véritable chirurgie moléculaire du patrimoine génétique. L'arsenal des anticorps monoclonaux a permis de mettre en place l'immunochimie pour la caractérisation des motifs antigéniques « minimum » susceptibles d'être responsables de l'immunogénicité vaccinale.

- Les technologies :

- l'ensemble des techniques d'intervention sur l'ADN : le clonage, le séquençage et la recombinaison *in vitro* (insertion, délétion, substitution, construction) ont atteint un haut niveau de perfectionnement. En particulier la construction de bactéries « déguisées » au moyen de la technique génétique de greffe moléculaire de motifs antigéniques sélectionnés venant d'un microorganisme pathogène sur une protéine structurale (Lamb, Pili) exprimée à la surface externe d'une bactérie « véhicule » inoffensive comme *E. coli* ou *Salmonella* est une approche prometteuse permettant d'aborder par exemple les problèmes de présentation d'antigènes lors de la vaccination orale.

- la synthèse peptidique et l'immunochimie.

- les molécules adjuvantes de l'immunité et les complexes immunostimulants (ISCOM).

- Le matériel animal et cellulaire :

- les animaux de types génétiques particuliers (histocompatibilité, mutants, sensibilité ou résistance à un agent pathogène ou à une maladie).

Les techniques de génie génétique permettent maintenant de produire des vaccins qui ne contiennent plus la totalité du microorganisme pathogène mais seulement les antigènes responsables de la réponse immunitaire, protectrice.

- les animaux à haut statut sanitaire : statut « germ-free », IOPS (indemne d'organismes pathogènes spécifiques). L'éradication des rétrovirus endogènes dans des lignées de poulets a été entrepris récemment à l'INRA de Tours.

- lignées cellulaires ayant des caractéristiques et des fonctions particulières : cellules « ES » (Embryonic Stem), cellules helper transcomplémentantes, lymphocytes pérennisés et hybrides.

3 / Les nouvelles stratégies : les différents types de futurs vaccins issus du génie génétique

Les vaccins vivants recombinants (vaccins « chimères ») sont constitués par des souches virales ou bactériennes atténuées hybrides exprimant un antigène vaccinal étranger lors de leur multiplication ou à leur surface.

exemples : - le virus de la vaccine comportant un gène d'enveloppe du virus rabique (travaux menés par Transgène, Rhone-Mérieux, le CNEVA et l'Université de Liège).

- l'adénovirus humain type 5 comportant le gène d'enveloppe gp 50 du virus de la maladie d'Aujeszky du porc (travaux menés par l'École vétérinaire d'Alfort et le CNRS).

- le virus de la rhinotrachéite infectieuse bovine comportant le gène VP1 du virus de la fièvre aphteuse (travaux menés au Texas).

- l'herpesvirus de la maladie d'Aujeszky comportant un gène d'enveloppe du virus de la Peste porcine (travaux menés à Lelystad aux Pays-Bas).

Tableau 3. Vecteurs utilisés pour la construction de vaccins vivants recombinants.

Virus
Poxvirus : virus de la vaccine variolo du canard variolo aviaire.
Adénovirus humain, canin, simien.
Herpesvirus : Aujeszky du porc Rhinotrachéite infectieuse bovine.
Retrovirus : retrovirus aviaires défectifs.
Autres : ?
Bactéries
<i>Escherichia coli</i> <i>Salmonella typhimurium</i> .

Les vaccins vivants atténués par manipulation génétique sont constitués de nouvelles souches virales ou bactériennes ayant perdu leur virulence par mutagenèse dirigée ou par délétion.

exemple : la souche atténuée (TK-) du virus de la maladie d'Aujeszky ayant perdu par délétion un ou plusieurs gènes dont celui de la thymidine kinase TK (travaux aux USA).

Les vaccins recombinants sous unitaires sont constitués par de l'antigène vaccinal produit en abondance par des systèmes d'expression appropriés mis au point par recombinaison génétique.

exemple : l'antigène gp50 de l'enveloppe du virus de la maladie d'Aujeszky produit par des cellules d'insectes infectées par le baculovirus recombinant comportant le gène gp50 (travaux en cours au CNEVA en collaboration avec l'INRA).

Les vaccins synthétiques sont constitués par la séquence de la portion de la protéine candidate virtuellement immunogène, qui a été synthétisée. Un tel vaccin chimiquement défini est conceptuellement idéal.

exemple : l'oligopeptide correspondant aux aminoacides 141-160 et 200-213 de la protéine VP-1 du virus de la fièvre aphteuse confère une relative protection à l'animal dans les conditions expérimentales (travaux menés au Royaume-Uni).

Les vaccins anti-idiotypes sont constitués par les antigènes non codés par l'agent pathogène. Il s'agit d'anticorps anti-idiotypes qui représentent l'image interne du motif antigénique de départ codé par l'agent pathogène.

Les vaccins anti-récepteurs sont constitués par les antigènes du récepteur spécifique pour l'attachement de virus pathogènes à la surface des cellules de l'hôte.

La vaccination génétique consiste à créer des lignées d'animaux résistant à une maladie, en transférant, au niveau de la lignée germinale des individus reproducteurs, un ou plusieurs gènes connus pour intervenir dans la résistance à cette maladie, ou des séquences complémentaires à celle du génome de l'agent pathogène.

exemple : gènes du système d'histocompatibilité du poulet intervenant dans la résistance de certaines lignées d'animaux aux tumeurs induites par les virus de la maladie de Marek ou par les rétrovirus des leucoses aviaires (travaux en cours à l'INRA de Tours en collaboration avec l'Université de Lyon et le Collège de France).

4 / Avantages et difficultés des vaccins vétérinaires de nouvelle génération

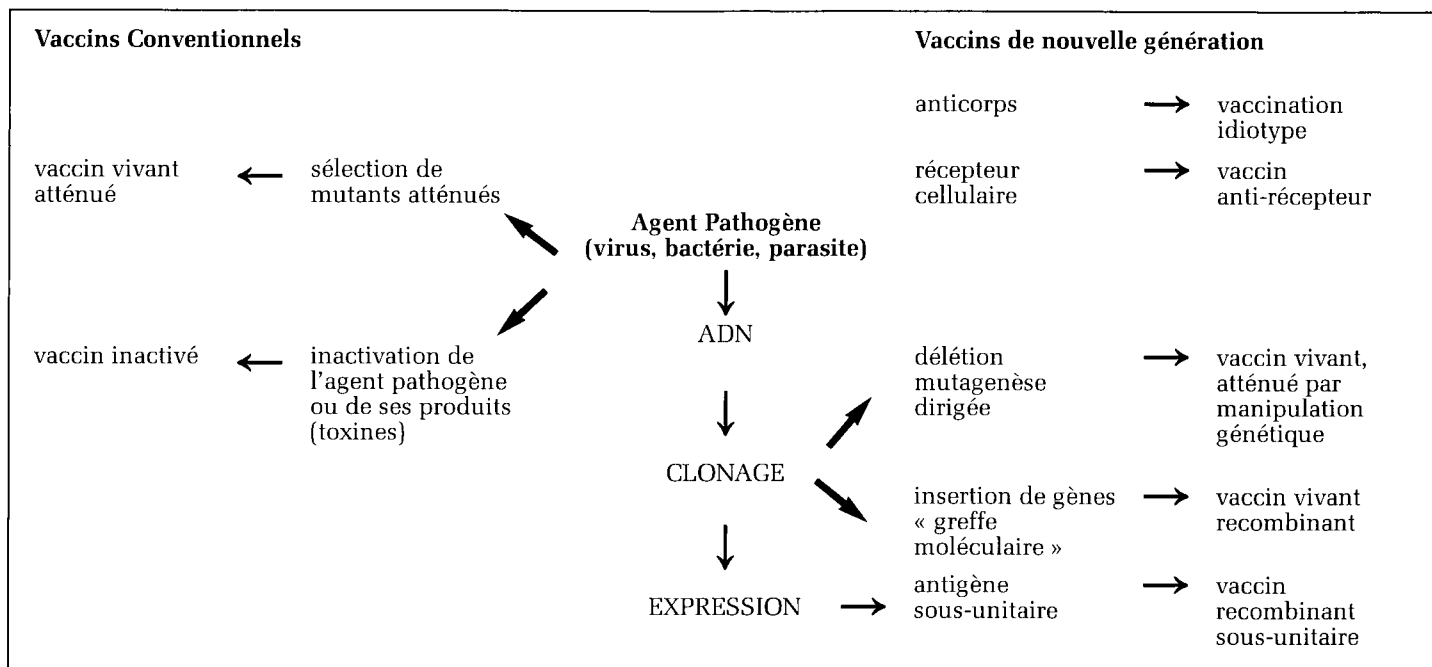
Les vaccins synthétiques présentent des avantages certains (composition chimique définie et stable d'un lot à l'autre, stabilité à la température ambiante et innocuité totale en particulier vis-à-vis des risques de contaminants). Cependant, des difficultés majeures limitent les espoirs de leur développement en médecine vétérinaire :

- le choix de la molécule porteuse, de l'adjuvant et de l'agent de couplage chimique ;
- la non applicabilité aux épitopes discontinus ;
- la variabilité de la réponse post-vaccinale en fonction de l'haplotype du système majeur d'histocompatibilité de l'individu vacciné ;
- l'efficacité, médiocre en terme de protection, nécessite plusieurs rappels.

Les vaccins anti-idiotypes et anti-récepteurs constituent conceptuellement des alternatives

L'anticorps induit à partir de l'agent pathogène est lui-même un antigène qui est susceptible d'induire la fabrication d'anticorps de structure voisine de l'antigène de départ. Les vaccins anti-idiotypes sont constitués par ces anticorps.

Tableau 4. Approches technologiques ayant abouti aux vaccins actuels dits « conventionnels » ou « de première génération » ou susceptibles d'aboutir aux vaccins de nouvelle génération.



tout à fait attractives mais, en terme de protection immunitaire, les résultats publiés à ce jour n'ont pas encore satisfait les espoirs placés dans ces deux approches originales.

Les vaccins vivants vont vraisemblablement constituer le champ d'application majeur des nouvelles technologies issues du génie génétique compte tenu des sévères contraintes spécifiques à la médecine vétérinaire et cela pour les trois raisons suivantes :

- l'immunité conférée est de longue durée, à la fois cellulaire et humorale, à la fois locale et générale ;
- une faible charge antigénique et une seule administration de vaccin sont nécessaires, donc le coût est modéré ;
- les adjuvants de l'immunité ne sont pas nécessaires.

Ce sont de telles raisons qui sont à l'origine de l'immense succès de la vaccination anti-variolique dans le monde pour l'espèce humaine avec en plus une grande facilité d'administration, une excellente stabilité du vaccin à la température ambiante et un très faible coût de revient de la dose vaccinale.

Cependant les vaccins vivants recombinants, « chimères » ou non, devront être examinés et contrôlés avec les mêmes critères que ceux utilisés actuellement pour les vaccins dits conventionnels en ce qui concerne la pathogénicité résiduelle et le risque de reversion vers la virulence à la faveur de mutations et surtout de recombinaisons génétiques *in vivo* au sein des populations animales chez qui d'autres micro-organismes sont susceptibles de circuler à bas bruit (autres souches vaccinales recombinantes) ou de persister à l'état latent (rétrovirus endogènes, herpesvirus).

Conclusion

Le champ des approches possibles pour les vaccins vétérinaires s'est considérablement élargi suite au développement des nouvelles technologies issues du génie génétique. Même si les efforts entrepris n'ont pas tous encore abouti à des applications pratiques conduisant à des nouveaux vaccins utilisés sur le terrain à grande échelle, il est certain qu'ils ont tous largement contribué à l'acquisition de connaissances fondamentales sur les agents pathogènes et sur les mécanismes immunitaires de la réponse de l'animal hôte à l'agression virale, microbienne ou parasitaire.

Il ressort, en définitive, que l'un des atouts majeurs des vaccins vétérinaires de nouvelle génération sera la possibilité de différencier les individus infectés des individus vaccinés. L'enjeu est considérable car il devient alors possible de mener de front des campagnes de vaccination et des opérations d'éradication face aux enzooties.

Références bibliographiques

Cette liste ne présente volontairement que des articles de synthèse récents.

AYNAUD J.M., LAUDE H., 1988. Les vaccins vétérinaires. *Biofutur*, n° 69, 65-70.

BITTLE J.L., MURPHY F.A., 1989. Vaccine biotechnology. *Advances in Veterinary Science and Comparative Medicine*. 33, 1-429.

BLOOM B.R., 1989. Vaccines for the third world. *Nature*, 342, 115-120.

BONA C.A., 1987. Les vaccins du futur. *La recherche*. 18, 672-682.

- BROWN F., 1988. Use of peptides for immunization against foot and mouth disease. *Vaccine*, 6, 180-182.
- FIELDS B.N., CHANOCK R.M., 1989. What biotechnology has to offer vaccine development. *Reviews of infectious diseases*, 11, sup 3, 519-529.
- GAMBLE H.R., MURELL K.D., 1987. Progress in the development of vaccines against parasitic diseases. *Immunology Letters*, 16, 329-336.
- GIRARD M., 1990. Les vaccins 100 ans après Louis Pasteur. *Ann. Institut Pasteur. Actualités*, 102-113.
- HENDERSON L.M., KATZ J.B., ERICKSON G.A., MAYFIELD J.E., 1990. In vivo and in vitro genetic recombination between conventional and gene-deleted vaccine strains of pseudorabies. *Ann. J. Vet. Res.*, 51, 1656-1662.
- HOFNUNG M., 1990. Des bactéries « déguisées » pour une nouvelle génération de vaccins. *Ann. Institut Pasteur. Actualités*, 114-119.
- KATZ J.B., HENDERSON L.M., ERICKSON G.A., 1990. Recombination in vivo of pseudorabies vaccine strains to produce new virus strain. *Vaccine*, 8, 286-288.
- KATZ J.B., 1990. Genetically engineered vaccines for control of Aujeszky's disease (pseudorabies). *Vaccine*, 8, 420-424.
- LAUDE H., 1988. Perspectives d'utilisation des biotechnologies dans la lutte contre les maladies infectieuses du porc. *J. Rech. Porc en France*, 20, 133-140.
- MELNICK J.L., 1989. Virus vaccines : principles and prospects. *Bull OMS*, 67, 105-112.
- Mise au point de vaccins - nouvelles approches : memorandum d'une réunion de l'OMS. *Bull. OMS*, 1985, 63, 851-857.
- MOLITOR M., THAWLEY D., 1987. Pseudorabies vaccines : past, present, and future. *Compendium Food Animal*, 9, 409-416.
- PELLERIN J.L. 1988. Vaccins et outils de diagnostic : actualités et perspectives. *Rev. Med. Vet.*, 139, 127-162.
- Potential use of live viral and bacterial vectors for vaccines. WHO meeting. *Vaccine*, 1990, 8, 425-437.
- STEWART M.W., HOWARD C.R., 1987. Synthetic peptides : a next generation of vaccines. *Immunology today*, 8, 51-57.
- ZANETTI M., SERCARZ E., SALK J., 1987. The immunology of new generation vaccines. *Immunology today*, 8, 18-25.

Summary

Veterinary vaccines of new generation.

Veterinary vaccine must not be harmless and highly efficient but they have to take into account of the severe economical constraints imposed by breeders upstream of network for meat, milk and eggs. Control of viral and bacterial diseases such foot and mouth disease, swine fever and brucellosis, was got with conventional vaccines the most of which are still

widely used in the world. New technologies resulting of cell fusion and genetic recombination offer ability to eliminate some disadvantages of conventional vaccines. Possibility to differentiate vaccinated animals from infected will be the major advantage of new generations vaccines.

AYNAUD J.M., 1991. Les vaccins vétérinaires de nouvelle génération. *INRA Prod. Anim.*, 4 (1), 89-95.

J. GELLIN et F. GROSCLAUDE*

INRA Laboratoire de Génétique Cellulaire
31326 Castanet-Tolosan Cedex

* INRA Laboratoire de Génétique
biochimique
78352 Jouy-en-Josas Cedex

Analyse du génome des espèces d'élevage :

projet d'établissement
de la carte génétique
du porc et des bovins (1)

Chez l'homme, l'analyse du génome est très avancée puisqu'on connaît à ce jour plus de 5 000 marqueurs génétiques. La carte génétique met notamment en évidence les liaisons génétiques entre ces marqueurs et des gènes intervenant dans les maladies héréditaires. Chez les espèces d'élevage, les cartes génétiques sont encore très rudimentaires : 116 gènes étudiés chez le bovin, 40 chez le porc. Les recherches entreprises sur les génomes de ces espèces devraient conduire à une plus grande efficacité de la sélection, par la meilleure connaissance du déterminisme des caractères et par l'identification précoce et plus précise des génotypes.

1 / Les motivations et les perspectives

1.1 / Les finalités

L'amélioration génétique des espèces d'élevage porte actuellement sur un nombre restreint de caractères considérés comme prioritaires (croissance, efficacité alimentaire, quantité de viande chez le porc, quantité de matières protéiques et de matières grasses du lait pour les espèces laitières par exemple). Elle s'appuie sur les méthodes de la génétique quantitative,

qui suppose un déterminisme polygénique, et nécessite la mesure des performances sur un grand nombre d'animaux, opération lourde et coûteuse prise en charge pour une grande part par les organisations d'élevage. Dans ce contexte, faute de pouvoir être mesurés de manière techniquement ou économiquement acceptable, d'autres caractères intervenant dans l'économie des productions ne sont pas pris en compte, ou ne le sont que très partiellement selon les espèces ou les situations (caractères de reproduction, de résistance aux maladies ou d'adaptabilité en général). Or ces caractères, qui sont aussi sous contrôle génétique mais généralement moins étroit que les caractères considérés prioritairement en sélection, mériteraient des efforts d'amélioration. La connaissance de gènes intervenant dans leur déterminisme pourrait permettre de le faire avec une efficacité nettement accrue par rapport aux méthodes basées sur les seules mesures de performances. Même dans le cas des caractères principaux, l'identification de gènes sous-jacents pourrait être utilement exploitable. Il est donc clair, depuis des décennies, que seule une analyse approfondie du génome comportant l'identification de gènes contrôlant les caractères d'importance économique, la détection de leur polymorphisme et l'évaluation de leurs relations permettrait de franchir une nouvelle étape dans le perfectionnement des méthodes de sélection.

Résumé

Comparées à celles de l'homme et de la souris, les cartes génétiques des espèces d'élevage sont encore très rudimentaires. Toutefois, la gamme des techniques actuellement disponibles permet désormais de progresser rapidement dans l'établissement de ces cartes. L'objectif immédiat des équipes de génétique moléculaire et cytogénétique de l'INRA est d'identifier, pour les génomes bovin (à Jouy-en-Josas) et porcin (à Toulouse essentiellement), un premier réseau de marqueurs distants d'environ 20 centimorgans, soit un ensemble d'environ 150 marqueurs. Compte tenu du fait que l'organisation du génome est relativement conservée d'une espèce de mammifères à l'autre, les connaissances acquises chez l'homme et la souris permettront, dans une certaine mesure, de guider les travaux de cartographie des espèces d'élevage. On attend de ces recherches : 1) la mise en évidence des régions du génome intervenant dans la variabilité des caractères quantitatifs ; 2) des bases de départ pour le clonage des gènes d'intérêt zootechnique ; 3) le repérage précoce de gènes majeurs à l'aide de gènes marqueurs proches ; 4) une meilleure appréciation de la diversité génétique des races et 5) une précision accrue dans l'identification des animaux et le contrôle des filiations. Des collaborations internationales se mettent en place, notamment dans le cadre de la CEE.

(1) Texte présenté devant le Conseil scientifique de l'INRA, le 20 novembre 1990.

Soulignons toutefois, dès à présent, que, si l'accès au polymorphisme de gènes directement impliqués dans les caractères à améliorer est évidemment l'idéal à atteindre, il est possible et il peut être efficace d'opérer, dans une étape intermédiaire, sur d'autres gènes ou sites polymorphes situés dans leur voisinage. C'est cette approche indirecte dont il sera question plus loin lorsque seront utilisés les termes de « gènes marqueurs » ou de « marquage » du génome.

L'existence, dans le Département de Génétique animale de l'INRA, des laboratoires de Génétique cellulaire (Toulouse), de Génétique biochimique, de Cytogénétique et de Radiobiologie appliquée (Jouy-en-Josas) témoigne d'un souci déjà ancien de s'investir dans l'analyse du génome des espèces d'élevage. Malheureusement, l'élaboration de la carte génétique des espèces d'élevage n'a progressé que très lentement, compte tenu de la lourdeur des techniques alors disponibles comparée à la petitesse des équipes engagées en France comme d'ailleurs à l'étranger. En dehors d'un travail de cartographie du porc et du lapin ébauché depuis 10 ans à Toulouse, les équipes du Département de Génétique animale ont donc eu plutôt tendance à concentrer leurs efforts sur l'analyse de certains gènes importants en élevage (gènes des protéines du lait, gène de sensibilité au stress du porc, gène de fertilité « Booroola » du mouton). Toutefois, la nécessité d'entreprendre, dès que les techniques et les moyens le permettraient, une analyse du génome des espèces d'élevage, est restée inscrite dans les intentions du Département de Génétique animale.

1.2 / Le contexte désormais favorable

L'évolution spectaculaire des techniques et des connaissances fait qu'il n'existe plus, à l'heure actuelle, de limitation majeure à la réalisation de cet objectif, et ceci grâce à la conjonction de deux facteurs essentiels :

- la découverte d'une source paraissant presque inépuisable de polymorphismes dans l'ADN, et l'existence de techniques simples pour les mettre en évidence. Ceci ouvre un accès potentiel à des centaines de marqueurs du génome. Il s'agit dans ce domaine, d'une véritable révolution.

- la mise en évidence de fortes homologies dans les cartes génétiques des mammifères. Cette situation permet de baser une stratégie de localisation de gènes dans les espèces d'élevage sur la carte génétique d'espèces déjà beaucoup mieux connues (homme, souris) ; à noter aussi qu'une partie des sondes humaines et murines est utilisable dans les espèces d'élevage.

La cartographie du génome des animaux d'élevage peut donc désormais progresser rapidement sur deux fronts complémentaires : 1) la localisation de gènes connus en s'appuyant notamment sur les cartes génétiques de l'homme et de la souris, et 2) la mise au point de sondes spécifiques de marqueurs du génome de chacune des espèces.

1.3 / L'objectif à moyen terme

L'objectif à moyen terme serait d'aboutir à une couverture aussi uniforme que possible du

génomique des espèces concernées par des marqueurs. Ceci peut correspondre à 150-200 marqueurs polymorphes, espacés de 20 centimorgans en moyenne. Il y a seulement quelques années, cet objectif aurait pu paraître utopique. Il n'est désormais qu'ambitieux, et tout à fait à notre portée, à condition que ces recherches reçoivent une impulsion institutionnelle, et s'effectuent dans un climat de coopération internationale constructif.

1.4 / Les domaines d'application

Au moins cinq domaines de la génétique animale appliquée doivent, à plus ou moins long terme, bénéficier de ces travaux.

1. La mise en évidence, grâce au réseau de marqueurs, de régions du génome intervenant dans la variabilité des caractères quantitatifs, aussi appelées « QTL » pour l'anglais « Quantitative Trait loci ». C'est la perspective la plus générale de la cartographie. Même si le gain espéré paraît faible par rapport aux possibilités actuelles de la sélection pour des caractères de bonne hérédité comme ceux de la production laitière, un accroissement substantiel d'efficacité est attendu pour des caractères à faible hérédité. De plus, comme nous l'avons vu, l'objectif est aussi de tenter de prendre en compte, dans la sélection, des caractères jusqu'ici délaissés. On attend de cette démarche un renouvellement significatif des méthodes de sélection.

2. L'information de position recueillie à partir de ces cartes sur les gènes d'intérêt zootechnique pourra être exploitée comme base de départ pour le clonage et l'isolement de ces gènes. D'autre part, dans le cas des opérations de transfert de gènes, elle permettra le contrôle du site d'insertion dans le génome receveur.

3. Dès à présent, l'évaluation précoce des génotypes aux loci proches de gènes majeurs (gènes dont l'effet, important, est supérieur à l'écart type du caractère) non encore clonés devrait constituer une importante application. En effet la ségrégation de gènes majeurs est décrite, ou soupçonnée, d'après des analyses statistiques, dans les populations (gène de fertilité « Booroola » du mouton par exemple). Le développement de la cartographie permettra de repérer des marqueurs proches de ces gènes et donc d'identifier le génotype des animaux dès leur naissance grâce à ces marqueurs. Cette information, introduite dans les méthodes d'évaluation des valeurs génétiques, devrait améliorer sensiblement les schémas de l'amélioration génétique grâce à cette caractérisation sûre et précoce des génotypes.

4. L'appréciation de la diversité génétique des races. La sélection pratiquée sur les espèces d'élevage a entraîné l'émergence de races spécialisées, dont la caractérisation génétique, entreprise notamment chez les Bovins à l'aide des marqueurs disponibles jusqu'ici (groupes sanguins, protéines) pourra être progressivement affinée avec un ensemble de marqueurs plus nombreux et plus représentatifs de l'ensemble du génome. Par ailleurs, l'introduction d'un nombre croissant de marqueurs permettra, à terme, de déterminer les régions chromosomiques qui sont statistiquement associées

Ségrégation : mode de répartition des allèles d'un individu à sa descendance.

Clonage de gène : technique permettant d'isoler et de multiplier des millions de fois la séquence d'ADN d'un gène, ou une série de fragments représentant cette séquence. Elle utilise la multiplication dans une cellule hôte (bactérie, levure...) d'un vecteur (phage, plasmide...) ayant intégré la séquence.

aux différences entre races, et de mieux maîtriser les croisements. En outre une bonne caractérisation génétique des populations permettra de concevoir des méthodes de gestion et de conservation de la variabilité génétique plus pertinentes que celles, actuellement disponibles, qui sont fondées seulement sur la gestion des généalogies.

5. Les acquis des recherches sur la carte génétique (mise en évidence de sites polymorphes indépendants) contribueront également à rendre plus précise l'identification des animaux, donc plus efficace le contrôle des filiations (60 000 animaux concernés en France actuellement).

Il est intéressant et démonstratif de situer l'état des connaissances sur la carte génétique des espèces d'élevage en le comparant aux résultats acquis sur la carte humaine.

2 / Etat d'avancement des cartes génétiques dans les espèces d'élevage : comparaison avec l'état de la carte humaine

2.1 / La carte génétique humaine

a / Etat actuel

On estime que le génome humain (3.10⁹ nucléotides) comprend de 50 000 à 100 000 gènes fonctionnels. Son analyse est très avancée grâce au progrès de la génétique moléculaire et à l'activité d'un très grand nombre d'équipes travaillant en collaboration au niveau international. Tous les deux ans, une conférence fait le point sur la carte génétique humaine. En 1973, 56 gènes seulement étaient localisés sur les chromosomes. En 1989 on connaissait la localisation de 1 631 gènes codant pour des protéines impliquées dans le métabolisme général ou dans certaines fonctions différenciées ; 900 d'entre eux environ ont été isolés et clonés. Un grand nombre d'allèles de ces gènes sont responsables de pathologies. Par ailleurs il faut ajouter la localisation de 3 417 segments d'ADN à fonction inconnue ou sans fonction et de nombreux marqueurs associés à des anomalies chromosomiques, ce qui représente un total de 5 161 marqueurs génétiques exploitables.

b / Objectif principal : développement du diagnostic génétique et de la médecine préventive

L'intérêt majeur de cette cartographie est de permettre la mise en évidence de liaisons génétiques étroites entre certains de ces marqueurs et des gènes intervenant dans les maladies héréditaires et de conduire éventuellement à la localisation et l'isolement ultérieur de ces gènes eux-mêmes. Certains d'entre eux ont déjà été isolés. C'est le cas des gènes de la maladie de Duchenne, de la chorée de Huntington et de la mucoviscidose.

La connaissance de ces gènes défectifs permet d'effectuer une détection précoce chez les

individus atteints. En effet, comme le dit J. Frézal : « C'est dans le domaine de la prévention que l'on voit se dessiner les perspectives les plus proches de la cartographie. C'est qu'en effet, il est déjà possible de déduire la présence d'un gène de celle d'un marqueur qui lui est étroitement lié, c'est-à-dire de savoir si un enfant à naître est voué à une maladie ou si un sujet déjà né, enfant ou adulte, est prédisposé à telle ou telle affection. Le nombre des maladies qu'il sera ainsi possible de repérer va augmenter rapidement ».

Le développement de cette médecine donne la possibilité d'intervenir très précocement, mais selon des normes qui sont à définir strictement compte tenu des problèmes éthiques qui ne manquent pas de se poser chez l'Homme.

c / Développement des collaborations en génétique humaine

Depuis une dizaine d'années la cartographie du génome est devenue un thème majeur de la génétique humaine. Etant donné l'ampleur du travail, de larges collaborations internationales se sont développées. Un exemple est donné par l'initiative du Professeur Jean Dausset de créer, en collaboration avec le groupe de R. White (Salt Lake City), le Centre d'Etude du Polymorphisme Humain (CEPH). Son but est de réunir des échantillons de référence provenant de plusieurs dizaines de familles complètes et nombreuses comprenant les parents, les quatre grands-parents et de nombreux enfants afin que la communauté scientifique dispose de grandes familles de référence pour l'étude des ségrégations génétiques. L'idée est également de mettre à la disposition de cette communauté une carte de référence pouvant être utilisée pour la localisation de nouveaux gènes. Cet effort a déjà porté ses fruits avec l'établissement de cartes atteignant une résolution de 5 à 10 cM pour l'ensemble des chromosomes humains. Cette carte génétique est complétée par la carte physique où les marqueurs sont localisés aussi finement que possible par référence aux bandes chromosomiques.

d / Tendances actuelles et développement de la carte génétique humaine

Un grand projet financé par la Communauté Européenne vise à obtenir, dans les 3 à 5 ans à venir, une carte génétique encore plus précise et plus fiable pour la recherche de liaisons entre marqueurs et gènes défectifs et pour le développement du diagnostic précoce des anomalies génétiques. A la limite, cette carte génétique humaine aboutira à l'identification des bases nucléotidiques le long des molécules d'ADN du génome humain.

Un effet « boule de neige » caractérise cette activité de cartographie. La multiplication des marqueurs localisés augmente le potentiel d'application de façon exponentielle. Compte tenu de ce fait, le rythme des travaux dans ce domaine sera encore très soutenu dans la décennie à venir.

De plus, on assiste à des efforts importants pour améliorer les techniques de cartographie. La localisation des gènes est de plus en plus

Synténie : deux locus sont dits « synténiques » lorsqu'ils sont situés sur un même chromosome.

Liaison génétique : deux locus sont dits « liés » lorsque leurs allèles ne sont pas transmis indépendamment. Ceci indique que les 2 locus se trouvent dans la même région chromosomique. Le degré de liaison, ou « distance génétique » entre les 2 locus, est mesuré par la proportion de gamètes recombinés parmi l'ensemble des gamètes. L'unité de mesure est le « centimorgan » (1 centimorgan = 1 % de recombinaisons). Deux locus liés sont nécessairement synténiques, alors que deux locus synténiques ne sont pas nécessairement liés : au-delà d'une certaine distance (50 centimorgans) les allèles de 2 locus synténiques sont transmis indépendamment.

Tableau 1. Comparaison du nombre total de gènes étudiés chez l'homme et dans quatre espèces d'animaux domestiques (en 1989).

Espèce	Nombre de paires de chromosomes	Groupes de liaison et de synténie	Nombre total de gènes étudiés
Homme	23	24	1 631
Lapin	22	17	55
Porcin	19	17	40
Bovin	30	26	116
Ovin	27	16	35

précise, les procédures d'approche et d'isolement des gènes devenant de plus en plus performantes.

2.2 / La carte génétique des animaux d'élevage

En dehors de celles des primates et de la souris, les cartes génétiques des animaux sont très peu développées. L'état actuel des connaissances (groupes de synténie et de liaison) est résumé dans le tableau 1.

Il est clair que, comparées à celle de l'homme, les cartes génétiques des espèces d'élevage sont encore très rudimentaires. De plus il faut ajouter aux 1 631 gènes connus chez l'homme, rappelons-le, 3 417 segments d'ADN, de fonction inconnue, jouant le rôle de marqueurs. Ainsi, alors que chez l'homme on dispose, nous l'avons vu, d'un réseau de marqueurs sur tous les chromosomes, dans les espèces d'élevage, certains chromosomes sont encore dépourvus de tout marqueur. Inversement certains groupes de liaison ou certaines synténies ne sont pas encore affectés à leur chromosome. Ces chiffres montrent parfaitement le chemin qui reste à parcourir dans les espèces d'élevage.

3 / Les stratégies et les projets de cartographie

Dans ce domaine de la carte génétique des espèces d'élevage, comme dans bien d'autres domaines, l'INRA a été confronté au problème du choix des espèces à étudier. Ses obligations vis-à-vis de l'aval lui interdisent de se limiter à une espèce modèle. A l'opposé, il lui est impossible de mener le travail de front sur toutes les espèces d'élevage. En définitive, le choix s'est porté sur deux espèces parmi les plus importantes, le porc et les bovins. On sait toutefois que les homologies sont telles entre bovins, ovins et caprins, que les données acquises chez les premiers seront aisément transposables aux deux autres espèces. Ce choix laisse par contre de côté, pour le moment, une espèce économiquement importante, la poule.

Ces travaux sur le porc sont conduits par un groupe de laboratoires constitué autour du Laboratoire de Génétique cellulaire de Toulouse, les travaux sur les bovins par un groupe constitué autour du Laboratoire de génétique biochimique de Jouy-en-Josas. Ces choix sont

en continuité avec les orientations passées de ces Laboratoires.

3.1 / Stratégie commune aux deux espèces

L'objectif est de dresser une carte globale comportant des marqueurs (gènes connus ou sites anonymes) distants en moyenne de 20 centimorgans, pour une longueur de génome estimée à environ 30 morgans. La stratégie est fondée sur :

- une cartographie physique (localisation des gènes sur les chromosomes) faisant largement appel aux données de la cartographie comparée ;

- une cartographie génétique (distances génétiques) utilisant des marqueurs suffisamment polymorphes et judicieusement répartis sur l'ensemble des chromosomes.

Bien entendu, les études plus spécifiques de certains gènes majeurs seront poursuivies parallèlement, au fur et à mesure de la mise en évidence de ces gènes.

a / Intérêt et utilisation de la cartographie comparée

Une même série de gènes homologues a désormais été localisée dans une vingtaine d'espèces de mammifères (primates, rongeurs, carnivores, espèces d'élevage). Une analyse comparée a permis de révéler des similitudes dans leur répartition cartographique. Mais c'est bien entendu la comparaison des cartes génétiques les plus détaillées, celles de l'homme et de la souris qui renseigne le plus sur l'importance des similitudes entre espèces. L'examen de la localisation de 330 loci homologues démontre la conservation de 51 segments, certains fragments chromosomiques étant d'ailleurs plus conservés que d'autres. L'approche comparative a bien entendu ses limites car la conservation des groupes de liaison à travers les espèces n'est que partielle. Toutefois, l'idée de base, pour l'établissement de la carte des espèces d'élevage, est que, si un groupe de gènes est synténique aussi bien chez l'Homme que chez la souris, il y a des chances pour qu'il en soit de même dans d'autres espèces.

Dans ces conditions, on tentera de retrouver, dans l'espèce étudiée, chaque groupe de synténie conservé chez l'Homme et la souris en recherchant, dans un ensemble d'hybrides cellulaires ou sur les ADN chromosomiques isolés

Polymorphisme de longueur des fragments de restriction (RFLP) : le polymorphisme de l'ADN se traduit, entre autres, par un polymorphisme dans la répartition des points de clivage par les enzymes de restriction (enzymes spécifiques de courtes séquences nucléotidiques). Les allèles d'un gène peuvent donc donner, par coupure enzymatique, des fragments de longueur différente. Ce polymorphisme de longueur est décelable par électrophorèse lorsqu'on possède une sonde nucléique spécifique du gène.

par tri de chromosomes, les deux marqueurs les plus distants du groupe. Si ces deux marqueurs sont synténiques, la localisation physique de ceux-ci par hybridation *in situ* permettra avec une bonne fiabilité d'orienter et de localiser le groupe entier. Les sondes utilisées pour ces étapes n'ont pas besoin de révéler un polymorphisme. Par contre, dans ce groupe, il faudra ensuite trouver des marqueurs capables de révéler un polymorphisme important pour établir les groupes de liaison génétiques. La figure 1 donne un exemple d'utilisation, chez le porc, de la cartographie comparée.

b / Gènes et marqueurs polymorphes du génome

• *Gènes ou marqueurs détectés à l'aide de sondes homologues*

Le nombre de sondes moléculaires spécifiques de chaque espèce (gènes ou fragments anonymes d'ADN) isolés dans les différents laboratoires est en constante augmentation. La tendance générale est de les mettre en circulation libre, mais, bien entendu, souvent payante. Dans le cadre du présent projet, il sera nécessaire de disposer d'un grand nombre de sondes afin de retenir celles qui, dans les conditions expérimentales choisies, présenteront un polymorphisme exploitable. Dans ces conditions, il est envisagé de préparer des sondes spécifiques supplémentaires à partir de génothèques de chromosomes séparés par tri des chromosomes (chez le porc) ou à partir de banques de cDNA (mamelle bovine).

• *Gènes et marqueurs détectés à l'aide de sondes hétérologues (humaines ou murines)*

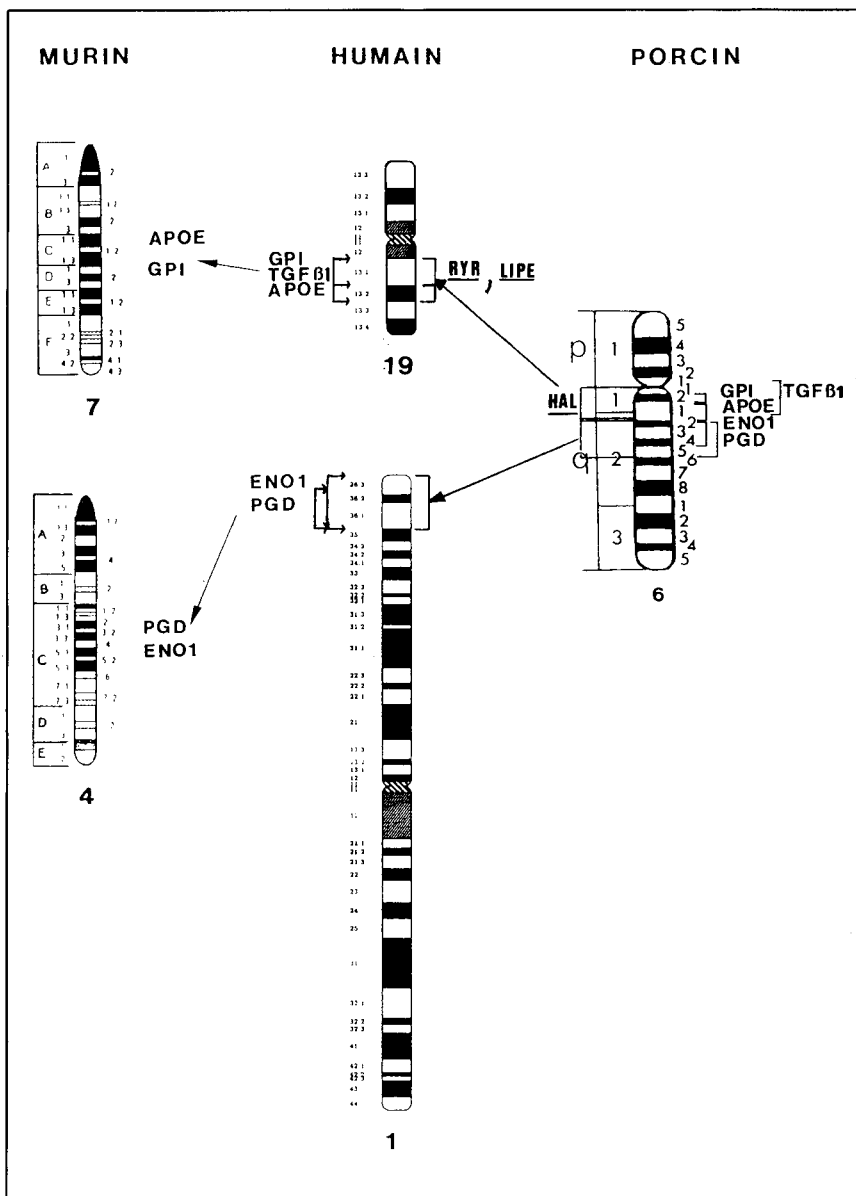
Des sondes d'origine humaine ou murine sont disponibles, soit contre paiement dans le commerce (ATCC : American Type Culture Collection, CRI : Collaborative Research Incorporated), soit gratuitement auprès de leurs détenteurs. Ces sondes permettent, sous certaines conditions, d'obtenir une hybridation croisée satisfaisante avec l'ADN des espèces d'élevage. Cette stratégie est utilisée dans le cadre de l'étude des données de la cartographie comparée. Environ la moitié des sondes donnent des résultats exploitables soit avec la technique de Southern, soit en hybridation *in situ*, soit avec les deux techniques. De telles sondes ont déjà été utilisées pour la carte génétique du porc.

• *Marqueurs détectés à l'aide de sondes minisatellites ou microsatellites*

La plupart des sondes que nous venons de décrire révèlent un polymorphisme de longueur des fragments de restriction (désigné par le sigle anglais RFLP), de type diallélique, (figure 2) et on court donc le risque qu'un seul allèle soit présent dans les familles réunies pour l'étude des ségrégations, interdisant alors l'analyse projetée. Or il existe dans le génome des zones ayant un plus large polymorphisme. Il s'agit, en général de régions non codantes et donc moins soumises à la sélection. Les zones sont qualifiées d'hypervariables. Elles peuvent être recherchées et clonées, afin d'obtenir des sondes bien plus performantes dans les études de ségrégations.

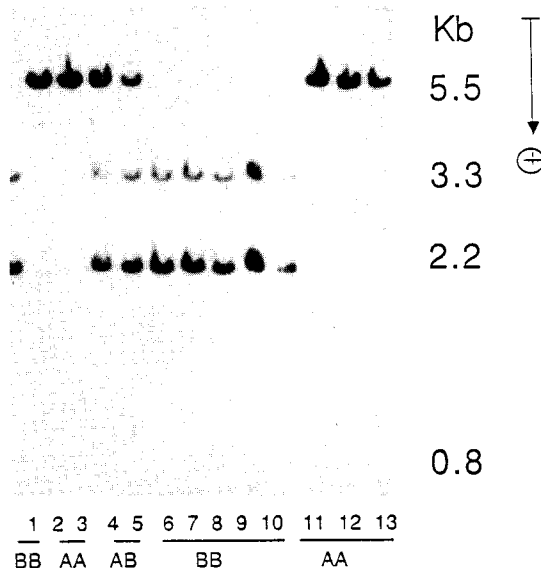
Figure 1. Exemple d'utilisation de la cartographie comparée : étude de marqueurs entourant le gène de sensibilité au stress (Hal = Halothane) chez le porc.

Les données de liaison génétique, les localisations de ces gènes chez l'Homme et la souris, et les résultats récents obtenus par hybridation *in situ*, suggèrent que la région du chromosome 6 porcine correspond à la juxtaposition de fragments des chromosomes 1 et 19 humains. Chez l'Homme, un défaut héréditaire analogue (syndrome d'hyperthermie maligne) est génétiquement lié à cette région du chromosome 19. Dans cette zone, deux gènes (RYR et LIPE) sont soupçonnés, de par leur fonction biologique, de présenter des allèles responsables de ce syndrome ; leurs homologues porcins constituent donc des candidats potentiels pour le gène Hal. Le schéma ci-dessous compare les cartes murine (chromosomes 4 et 7), humaine (chromosomes 1 et 19) et porcine (chromosome 6). Les données recueillies chez l'Homme et le Porc ont été obtenues par hybridation *in situ*. Les informations dont on dispose chez la souris sont d'ordre génétique (distance en cM). L'ordre des deux loci GPI et APOE par rapport au centromère a été déterminé ; par contre, celui de PGD et ENO1 n'est pas encore connu. Les positions régionales de APOE et GPI sur le chromosome 7 et de PGD et ENO1 sur le chromosome 4 ne sont pas encore définies. APOE : apolipoprotéine E ; ENO1 : enolase 1 ; GPI : glucose-6-phosphate déshydrogénase ; LIPE : lipase hormonodépendante ; PGD : phosphogluconate déshydrogénase ; RYR : récepteur de la ryanodine ; TGFB1 : transforming growth factor β.



Ces zones hypervariables sont appelées VNTR (pour l'anglais « Variable Number of Tandem Repeats »). Ce sont des loci constitués de séquences d'une dizaine de nucléotides répétées à la suite, en nombre variable, souvent appelées « minisatellites ». Les variations du nombre de répétitions au niveau d'un même

Figure 2. Exemple de polymorphisme de longueur des fragments de restriction (RFLP). Il s'agit de la détection des deux allèles de la caséine κ bovine. Avec l'enzyme de restriction *Hind III*, l'allèle B donne un fragment de 5,5 Kb (Kilobases), alors que l'allèle A donne deux fragments, de 3,3 et 2,2 Kb. Les hétérozygotes A/B (échantillons n° 4 et 5) possèdent les 3 fragments (cliché H. Levéziel).



locus font qu'un même fragment de restriction - les enzymes utilisées coupant en général en dehors de ces séquences - présente des variations de longueur. Ces loci sont polyalléliques (taux d'hétérozygotie élevé) et dispersés dans le génome. Dans des conditions d'hybridation moléculaire peu strictes, chaque sonde VNTR s'hybride avec tous les loci qui comportent des séquences d'ADN plus ou moins complémentaires, donc avec de nombreux loci à la fois. Par contre, dans des conditions d'hybridation plus strictes, chaque sonde de type VNTR ne s'hybride qu'avec le locus qui possède exactement la même séquence d'ADN. L'hybridation donne alors des images plus simples (peu de bandes) tout à fait similaires à celles obtenues dans le cas des RFLP classiques, mais plus polymorphes (le locus comporte en général plus de 2 allèles). La mise en évidence de séquences minisatellites spécifiques de l'espèce étudiée permet ce genre d'analyse (VNTR-unilocus).

D'autres loci VNTR, les microsatellites sont de simples séquences oligonucléotidiques de type (TG)_n. Les séquences de ce type peuvent être isolées du génome par criblage de banques de fragments géniques, ou même simplement repérées dans des banques de données. L'utilisation d'amorces spécifiques adjacentes aux séquences TG ainsi isolées permet par PCR de révéler des loci très polymorphes.

L'isolement d'un ensemble de sondes de type VNTR spécifique de l'espèce à cartographier est essentiel pour la progression rapide de la cartographie génétique. Ce travail est déjà engagé aussi bien à Jouy-en-Josas qu'à Toulouse.

3.2 / Particularités des deux projets

Si la stratégie d'ensemble est la même dans les deux espèces, il est intéressant d'attirer l'attention sur quelques différences dans les programmes, liées essentiellement aux particularités des deux espèces considérées.

a / Les familles animales

Les études de ségrégation avec les sondes détectant un polymorphisme nécessitent une collection d'ADN génomique issue de familles avec parents et grands-parents. Un point essentiel est d'optimiser la diversité génétique dans ces familles. Chez le porc, la taille des portées et le rythme de reproduction sont un avantage pour l'analyse des ségrégations, mais la diversité génétique des races européennes actuelles est relativement réduite. C'est pourquoi, les équipes engagées dans le programme européen BRIDGE ont décidé de réaliser des croisements entre porcs européens et porcs chinois. Ces croisements révèlent de grandes différences génétiques pour les caractères de production, permettant d'envisager dans de bonnes conditions la recherche des régions chromosomiques responsables de la variabilité de ces caractères quantitatifs. Par contre, chez les bovins, la diversité génétique des races et croisements existant dans les élevages privés est jugée suffisante. L'insémination artificielle et la transplantation embryonnaire offrent également de larges possibilités pour construire des familles informatives. A noter l'intérêt, pour la mesure des liaisons génétiques, de la technique récente d'analyse directe sur spermatozoïdes, qui pourra, dans certains cas, éviter d'avoir à recourir à des familles animales.

b / Le tri des chromosomes

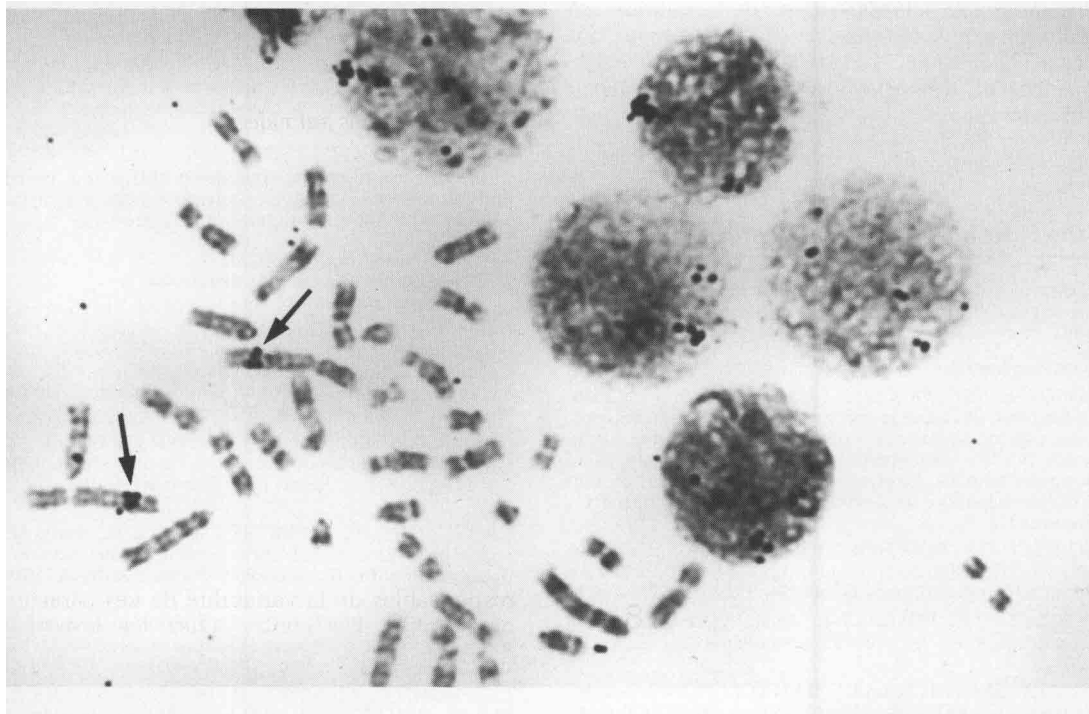
Une des techniques de base de la cartographie génétique est l'utilisation d'hybrides somatiques qui permet l'établissement de synténies. Les équipes concernées de Toulouse et de Jouy-en-Josas possèdent actuellement de tels hybrides. Toutefois, le perfectionnement de la technique de tri de chromosomes permet d'ores et déjà d'entrevoir la possibilité de séparer chacun des chromosomes du porc. On peut donc envisager, dans cette espèce, une assignation directe de gènes sur les chromosomes triés, technique qui devrait remplacer progressivement l'utilisation des hybrides somatiques. Pour le moment, une telle percée n'est pas envisageable chez les bovins, où les chromosomes sont beaucoup plus difficiles à séparer.

c / L'hybridation *in situ*

La localisation fine des gènes par hybridation *in situ* est une étape essentielle de la cartographie physique (figure 3). Cette technique, appliquée à des caryotypes à haute résolution, est bien maîtrisée chez le porc grâce à la bonne connaissance des chromosomes dans cette espèce, et permet d'envisager un développement rapide de cette activité. La technique d'hybridation *in situ* avec des sondes fluorescentes devrait permettre d'affiner les localisations, et d'aborder le travail chez les bovins, pour lesquels elle est en cours de mise au point.

Technique « PCR » (« polymerase chain reaction ») : technique permettant de multiplier *in vitro*, un nombre considérable de fois, un fragment d'ADN de séquence connue sans avoir recours au clonage. Elle utilise l'enzyme ADN polymérase.

Figure 3. Exemple de localisation d'un gène par hybridation *in situ*, ici le gène de l'interféron α du porc. Les flèches indiquent la localisation des grains correspondant à la sonde radioactive du gène, qui marque l'emplacement de ce dernier sur la paire de chromosomes porteurs (chromosomes n° 1 du porc) (cliché M. Yerle).



4 / Mise en œuvre de collaborations internationales et nationales

Les équipes concernées à Jouy-en-Josas et à Toulouse ont une expérience approfondie de l'analyse du génome et maîtrisent l'ensemble des techniques et outils nécessaires à l'élaboration des cartes génétiques : cytogénétique, culture cellulaire, production et utilisation de sondes moléculaires, tri chromosomique, localisation par hybridation *in situ*, étude des polymorphismes d'ADN. De plus, sur chacun de deux sites, les travaux de génétique moléculaire et cellulaire bénéficient de l'expérience d'équipes spécialisées en génétique quantitative (modélisation, méthodologie, application) qui apportent leur contribution dans le traitement conceptuel et informatique des données recueillies dans les populations, et par la mise en évidence de gènes majeurs. Cet ensemble intégré de compétences scientifiques (représentant un potentiel d'environ 20 chercheurs), associé à la disponibilité des troupes des Unités expérimentales, a peu d'équivalents ailleurs et il est un gage de réussite.

Toutefois, et bien évidemment, la réalisation de ces projets ambitieux impose aussi la mise en place de collaborations organisées avec d'autres laboratoires. En fait, le nombre d'équipes dans le monde annonçant une orientation ou une reconversion vers l'établissement de la carte génétique des espèces d'élevage est impressionnant. Voici un état succinct des forces en présence :

- chez le porc : un réseau européen de collaborations entre une dizaine de laboratoires

(Grande-Bretagne, Belgique, Allemagne, Hollande, Suède, Norvège, France) s'est mis en place dans le cadre du projet BRIDGE (« PIG MAP »). L'équipe formée autour du Laboratoire de Génétique cellulaire de Toulouse fait partie de ce groupe. Aux USA, deux équipes s'engagent également dans l'étude du génome porcin.

- chez les bovins : le nombre d'équipes engagées ou souhaitant s'engager est plus élevé. Un groupe a pris actuellement de l'avance dans la fabrication de sondes. Il comprend une équipe de l'Université du Texas et un Laboratoire privé de Salt Lake City, associés à une équipe de Zurich, Suisse. Une équipe du CSIRO, Australie, est également engagée dans un projet similaire. En Europe, la collaboration est en cours d'organisation sous l'égide de la Société Internationale de Génétique animale. Quinze Laboratoires au moins, dont le groupe formé autour du Laboratoire de Génétique biochimique de Jouy-en-Josas, sont impliqués. Un projet de programme devrait être présenté rapidement à la CEE. La mise en place des groupes en concurrence devrait se structurer dans l'année qui vient.

- chez les ovins : un programme national a été lancé en Nouvelle-Zélande.

Dans cette entreprise, les deux groupes français auront pour objectif de rester aussi compétitifs que possible au sein des ensembles de laboratoires auxquels ils sont associés, tout en mettant d'ailleurs en commun leurs idées et leur savoir-faire. Il est clair que seules joueront un rôle important les équipes qui auront pu être renforcées en personnel scientifique, mais aussi et surtout en ingénieurs et techniciens.

Ces groupes comptent également beaucoup sur le renforcement des collaborations avec

d'autres équipes françaises, notamment celles spécialistes de la carte génétique humaine. Le Laboratoire de Génétique cellulaire de Toulouse organisera d'ailleurs en mai 1991, sous l'égide de la Société française de Génétique, un colloque sur les stratégies d'établissement des cartes génétiques. La préparation de ce colloque et son déroulement devraient faciliter considérablement les rapprochements.

Références bibliographiques

(Travaux d'analyse du génome effectués chez les porcs et les bovins, classés par rubrique et par ordre chronologique).

1 / Cytogénétique

FORD C.E., POLLOCK D.L., GUSTAVSSON I. (Ed), 1980. Description des bandes chromosomiques des bovins, porcins, caprins. Proceedings of the first international conference for the standardization of banded karyotypes of domestic animals. Reading, août 1976. *Hereditas* 92, 145-162 (participation de Cribiu E.P., Darre M., Echard G., Popescu P.).

POPESCU C.P., BOSCHER J., TIXIER M., 1983. Une nouvelle translocation réciproque t; rcp (7q-; 15q+) chez un verrat « hypoprolifère ». *Génét. Sél. Evol.*, 15, 479-488.

POPESCU C.P., BOSCHER J., 1986. A new reciprocal translocation in a hypoprolifer boar. *Génét. Sél. Evol.*, 18, 123-130.

GUSTAVSSON I. (Coord.), BAHRI I., BOSMA A.A., ECHARD G., FRIES R., HAAN N.A. de, HANSEN E.M., HANSEN K.M., MAKINEN A., POPESCU C.P., RONNE M., SYSA P., TROSHINA A., 1988. Standard karyotype of the domestic pig. *Hereditas*, 109, 151-157.

BOUVET A., POPESCU C.P., DE GIOVANNI-MACCHI A., COLOMBO G., SUCCI G., 1989. Synaptonemal complexes analysis in a bull carrying a 4:8 Robertsonian translocation. *Ann. Genet.* 32 : 193-199.

DI BERARDINO D., HAYES H., FRIES R., LONG S., 1989. International System for Cytogenetic Nomenclature of Domestic Animals. *Cytogenet. Cell Genet.* 43, 65-79. 1990.

HAYES H., PETIT E., DUTRILLAUX B., 1990. Comparison of RBC-banded karyotypes of cattle, sheep and goat. *Cytogenet. Cell Genet.* (sous presse).

YERLE M., GALMAN O., ECHARD G., 1990. The high resolution GTG banding pattern of pig chromosomes. *Cytogenet. Cell Genet.* (sous presse).

Il existe désormais un caryotype standard chez le porc et les ruminants domestiques. Les récentes publications de Di Berardino *et al* (1989) et de Hayes *et al* (1990) sont importantes car elles donnent, sur la base des fortes similitudes qui ont été observées entre les caryotypes des bovins, des ovins et des caprins, les correspondances entre tous les chromosomes de ces 3 espèces. Ce résultat permettra de transposer facilement chez les ovins et les caprins les connaissances acquises sur la carte génétique des bovins.

2 / Localisation chromosomique de gènes par hybridation *in situ*

GEFFROTIN C., POPESCU C.P., CRIBIU E.P., BOSCHER J., RENARD C., CHARDON P., VAIMAN M., 1984. Assignment of MHC in swine to chromosome 7 by *in situ* hybridization and serological typing. *Ann. Génét.*, 27, 213-219.

YERLE M., GELLIN J., ECHARD G., LEFEVRE F., GILLOIS M., 1986. Chromosomal localization of leucocyte interferon gene in the pig (*Sus scrofa domestica L.*) by *in situ* hybridization. *Cytogenet. Cell Genet.*, 42, 129-132.

ECHARD G., YERLE M., GELLIN J., DALENS M., GILLOIS M., 1986. Assignment of the major histocompatibility complex to the p1.4-q1.2 region of chromosome 7 in the pig (*Sus scrofa domestica L.*) by *in situ* hybridization. *Cytogenet. Cell Genet.*, 41, 126-128.

POPESCU C.P., COTINOT C., BOSCHER J., KIRSZENBAUM M., 1988. Chromosomal localization of a bovine male specific probe. *Ann. Génét.*, 31, 39-42.

YERLE M., GELLIN J., 1989. Localization of leucocyte interferon gene in the q2.5 region of pig chromosome 1 by *in situ* hybridization. *Génét. Sél. Evol.*, 21, 249-252.

GELLIN J., YERLE M., GILLOIS M., 1990. Assignment of nucleotide phosphorylase gene to q21-q22 region of chromosome 7 in the pig, *Sus scrofa domestica L.* *Anim. Genet.* 21, 207-210.

YERLE M., GELLIN J., DALENS M., GALMAN O., 1990. Localization on pig chromosome 6 of markers GPI, APO E and ENO1 carried by human chromosomes 1 and 19, using *in situ* hybridization. *Cytogenet. Cell Genet.* 54, 86-91.

Ce dernier travail est un exemple de l'utilisation possible dans une autre espèce, des connaissances sur la carte génétique humaine. Se reporter à la figure 1.

3 / Etablissement de liaisons génétiques par études familiales

GROSCLAUDE F., JOUDRIER P., et MAHE M-F., 1978. Polymorphisme de la caséine α 2 bovine : étroite liaison du locus α 2-Cn avec les loci α 1-Cn, β -Cn et κ -Cn ; mise en évidence d'une délétion dans le variant α 2-CnD. *Ann. Génét. Sél. anim.*, 10, 313-327.

GUERIN G., GROSCLAUDE F. et HOULIER G., 1981. The C system of cattle blood groups. 2. Partial genetic map of the system. *Anim. Blood Grps Biochem. Genet.*, 12, 15-21.

GROSCLAUDE F., LEFEVRE J. et NOE G., 1983. Nouvelles précisions sur la carte génétique du système de groupes sanguins B des bovins. *Génét. Sél. Evol.*, 15, 45-54.

LEVEZIEL H., HINES H.C., 1984. Linkage in cattle between the major histocompatibility complex (BoLa) and the M blood group system. *Génét. Sél. Evol.*, 16, 405-416.

GEFFROTIN C., CHARDON P., DE ANDRES-CARA D.F., FEIL R., RENARD C., VAIMAN M., 1990. The swine steroid 21-hydroxylase gene (CYP 21) : cloning and mapping within the SLA complex. *Anim. Genet.*, 21, 1-13.

L'insémination artificielle permettait déjà, chez les bovins, d'accéder à des familles très nombreuses (des centaines de descendants par père). La transplantation embryonnaire offre d'autres possibilités.

4 / Etablissement de synténies à l'aide d'hybrides cellulaires

GELLIN J., BENNE F., HORS-CAYLA M.C., GILLOIS M., 1980. Carte génique du porc (*Sus scrofa L.*). I. Etude de deux groupes synténiques G6PD, PKG, HPRT et PK, M2, MPI. *Ann. Genet.*, 23, 15-21.

GELLIN J., ECHARD G., BENNE F., GILLOIS M., 1981. Pig gene mapping : PKM2-MPI-NP synteny. *Cytogenet. Cell Genet.*, 30, 59-62.

ECHARD G., GELLIN J., BENNE F., GILLOIS M., 1984. Progress in gene mapping of cattle and pig using somatic cell hybridization. *Cytogenet. Cell Genet.*, 37, 458-459.

5 / Traitement mathématique des données

CHEVALET C., CORPET F., 1986. Statistical decision rules concerning synteny or independence between markers. *Cytogenet. Cell Genet.*, 43, 132-139.

Etude comparée des diverses règles utilisées jusqu'ici et identification de la formule la plus fiable.

6 / Synthèses

ECHARD G., 1989. The gene map of the pig (*Sus scrofa domestica L.*). Genetic Maps, vol. V, O'BRIEN S.J. (Ed.), 4110-4113, Cold Spring Harbor Laboratory.

ECHARD G., 1989. Domestic animal gene mapping : a comparative map of the species investigated. In HALNAN C.R.E (Ed.), « Cytogenetics of animals », chap.7, 84-94, CAB International.

7 / Typage de génotypes à l'aide de sondes

LEVEZIEL H., METENIER L., MAHE M.F., CHOPLAIN J., FURET J.P., PABOEUF G., MERCIER J.C., GROSCLAUDE F., 1988. Identification of the two common alleles of the bovine κ -casein locus by the RFLP technique, using the enzyme Hind III. *Génét. Sél. Evol.*, 20, 247-254.

Ce travail a permis l'application citée en 11. Actuellement le typage se fait par PCR.

8 / Relations entre cytogénétique et caractères d'intérêt économique

POPESCU C.P., BONNEAU M., TIXIER M., BAHRI I., BOSCHER J., 1984. Reciprocal translocations in pigs. Their detection and consequences on animal performance and economic losses. *J. Hered.* 75, 448-452.

Les translocations réciproques ne sont pas rares chez le porc et se traduisent par des baisses sensibles de fertilité.

9 / Relations entre gènes marqueurs et caractères d'intérêt économique

GUERIN G., OLLIVIER L. et SELIER P., 1978. Note sur les déséquilibres de linkage entre les locus Hal (hyperthermie maligne), PHI et 6-PGD dans deux lignées de Piétrain. *Ann. Génét. Sél. anim.*, 10, 125-129.

GUERIN G., OLLIVIER L. et SELIER P., 1979. Effet d'entraînement d'un gène sélectionné et déséquilibre de linkage; l'exemple de deux locus étroitement liés chez le porc; Hal (sensibilité à l'halothane) et PHI (Phosphohexose isomérase). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 289, 153-156.

GUERIN G., OLLIVIER L. et SELIER P., 1983. Etude du groupe de liaison Hal, Phi et Pgd chez le Porc; disposition relative des trois locus et estimation des taux de recombinaison. *Génét. Sél. Evol.*, 15, 55-64.

GUERIN G., RENARD C. et VAIMAN M., 1986. Estimation des taux de recombinaison entre les locus Phi et Pgd et le complexe SLA chez le porc. *Génét. Sél. Evol.*, 18, 241-248.

RENARD C., BIDANEL J.P., PALOVICS A., VAIMAN M., GUERIN G., RUNAVOT J.P., 1988. Relations entre des marqueurs génétiques et les caractères de production chez le porc. *Journées Rech. Porcine en France*, 20, 315-320.

Ce travail a permis l'application citée en 11.

10 / Marqueurs du génome et ressources génétiques

GROSCLAUDE F., AUPETIT R.Y., LEFEBVRE J., MERIAUX J.C., 1990. Essai d'analyse des relations génétiques entre les races bovines françaises à l'aide du polymorphisme biochimique. *Génét. Sél. Evol.*, 22 (sous presse).

L'accès à des sites polymorphes de l'ADN répartis sur l'ensemble des chromosomes permettrait d'approfondir ce type d'études.

11 / Applications en cours sur le terrain

- Chez le porc: élimination du gène de sensibilité au stress (gène Hal) dans les lignées maternelles à l'aide des marqueurs liés (limitation des pertes d'animaux; application de la rubrique 9).

- Chez les bovins: détermination du génotype au locus de la caséine κ des meilleurs taureaux laitiers français (amélioration de la qualité fromagère des laits; application de la rubrique 7).

Summary

Genome analysis of farm animal species: establishing the genetic map of pig and cattle.

Gene maps of domestic animal species are still very rudimentary as compared to those of man and mouse. However, many techniques are now available which should permit rapid progress in the establishment of these gene maps. The immediate objective of the INRA research teams in molecular genetics and cytogenetics is to identify for the bovine genome (Jouy-en-Josas) and porcine genome (mainly Toulouse), a range of genetic markers separated by about 20 cM, ie a group of about 150 markers. Taking into account the fact that the organization of the genome is relatively conserved between mammalian species, the information obtained in man and mouse will help, at least in part, to

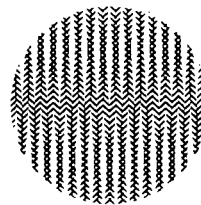
guide progress of gene mapping in domestic animals. The following results are expected: 1) identification of genome regions implicated in the variability of quantitative traits; 2) information necessary for cloning genes of interest in animal breeding; 3) approximate localisation of major genes with respect to neighbouring marker genes; 4) a better understanding of the genetical diversity in breeds; 5) a higher precision in the identification of animals and the parentage control. International collaborations are being established, notably within the EEC.

GELLIN J., GROSCLAUDE F., 1991. Analyse du génome des espèces d'élevage: projet d'établissement de la carte génétique du porc et des bovins. *INRA Prod. Anim.*, 4 (1), 97-105.

ABONNEMENT 1991 à PRODUCTIONS ANIMALES

(5 numéros par an - Subscription : 5 issues per year)

TARIF : FRANCE : 280 F
ETRANGER → par voie de surface : **360 F**
→ par avion : **432 F**
Le numéro : **80 F**



INRA

Nom ou raison sociale de l'organisme payeur : _____

Nombre d'abonnements demandés : _____

DESTINATAIRE

Nom (Name) : _____

Organisme (Organization) : _____

Adresse (Address) : _____ Pays : _____

Code postal (Zip code) : _____

Paiement ci-joint

Règlement sur facture

Date : _____

Enclosed payment

Invoice requested

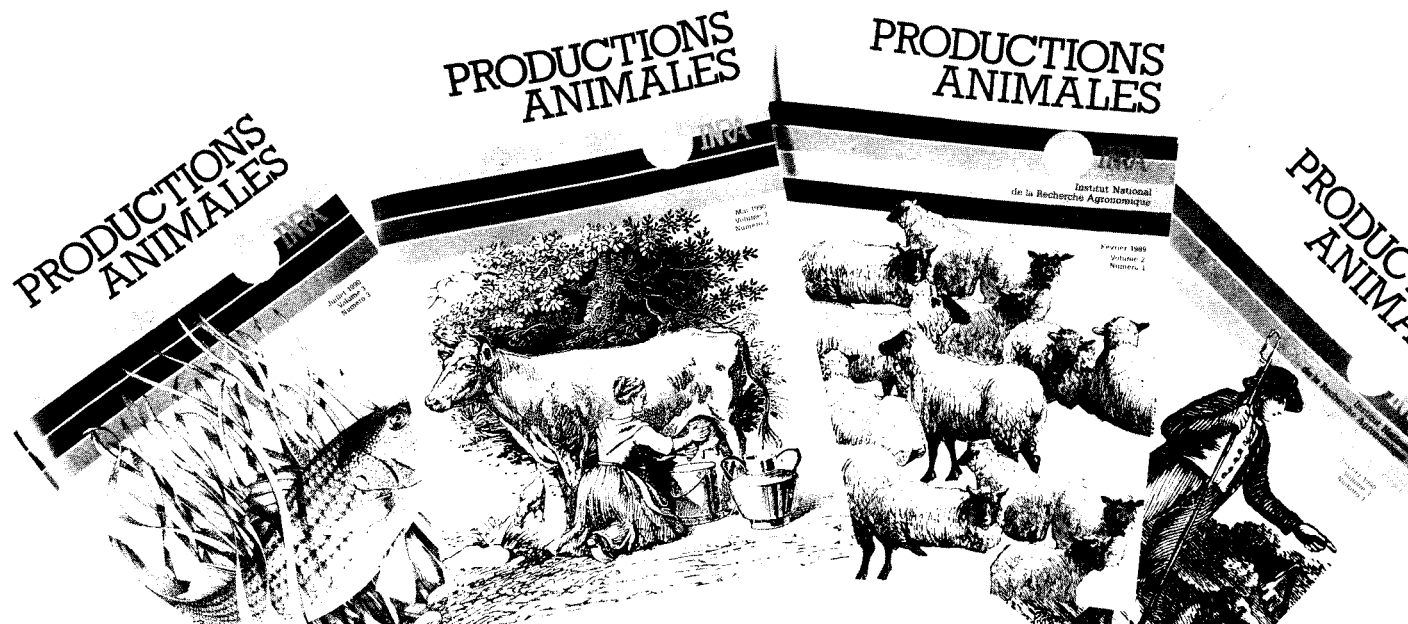
Signature (ou cachet) _____

Paiement à l'ordre du Régisseur des Publications - C.C.P. 9064 43 V - Paris

Payment should be made to Régisseur des Publications

A retourner à : **INRA Editions, Route de Saint-Cyr, 78026 Versailles Cedex, FRANCE**

Vous pouvez également vous procurer les numéros parus de 1988 à 1990 au tarif suivant : 74 F le numéro.



NOUVELLES DE LA RECHERCHE

Recherches d'espèces intéressantes pour l'aquaculture

L'INRA et l'IFREMER ont mis en place, en 1984, une station expérimentale commune d'élevage en mer (SEMII, située en Bretagne), qui a permis de tester l'intérêt de différentes espèces de salmonidés pour l'aquaculture marine. Les études du laboratoire de génétique de l'INRA se sont particulièrement attachées à la truite fario, espèce indigène élevée en eau douce à petite échelle à des fins de repeuplement.

Les résultats ont rapidement mis en évidence un atout important de cette espèce pour l'aquaculture marine française : en effet, contrairement aux autres espèces qui présentent toutes, à des degrés divers, des difficultés d'adaptation pendant l'été, la survie de la truite fario en mer est excellente en toute saison.

A partir de ce constat, les travaux du laboratoire de l'INRA se sont orientés vers :

- la mise au point d'un programme d'amélioration de la croissance. Les résultats sont très encourageants, le schéma de sélection conçu dans ce but a permis d'obtenir dès la première génération un gain de croissance de près de 12 % pour le poids à un an, caractère intéressant dans la mesure où il détermine en grande partie l'aptitude au transfert en mer.
- la création par voie génétique d'une variété monosexue triploïde. Les poissons ainsi obtenus sont stériles et peuvent être élevés jusqu'à de très grandes tailles (4/5 kg) sans rencontrer les problèmes de maturation sexuelle si pénalisants pour les élevages de poissons.

Cette contribution de l'INRA, associée aux travaux de l'IFREMER, a permis d'améliorer rapidement et significativement les performances d'une espèce dont l'intérêt aquacole était totalement ignoré il y a quelques années.

Les éleveurs en mer en sont conscients, et des projets de fermes aquacoles reposant sur cette activité totalement nouvelle (en France et en Europe) voient actuellement le jour sur plusieurs sites du littoral français.

La France est le premier producteur mondial de truites (environ 30 000 t.). Le produit, dit « truite portion » est obtenu en eau douce après 12 à 18 mois d'élevage. Cette filière, qui a connu un développement initial très rapide, montre actuellement une certaine stagnation, liée à la raréfaction des sites disponibles, à un tassement des prix et à une certaine banalisation du produit.

L'élevage en mer est apparu comme une possibilité nouvelle, tant sur le plan des sites disponibles que du produit final constitué par une « grande truite » consommable en frais ou après transformation.

Cependant, l'espèce utilisée pour l'élevage en eau douce, la truite arc-en-ciel, a rapidement montré un défaut majeur dans le contexte de l'aquaculture marine : sa très faible survie estivale dans les conditions du littoral français (breton notamment), qui conduit à une production concentrée dans le temps, et limite la taille maximale du produit à environ 1,5 kg. De ce fait, la production reste relativement modeste (quelques centaines de tonnes) et ne semble pas devoir augmenter significativement à court terme.

Source : Presse Informations INRA n° 146

Le lama à l'INRA

Les camélidés (lamas et dromadaires) ont su s'adapter aux conditions d'élevage particulièrement difficiles du désert ou des pâturages d'altitude, alors que d'autres espèces animales ont eu du mal à se maintenir. Ces camélidés semblent particulièrement aptes à vivre dans des milieux difficiles et à utiliser les végétations riches en lignocelluloses. Une meilleure compréhension du comportement des camélidés vis-à-vis de ces végétations, d'une part, et de la nature des phénomènes digestifs, d'autre part, est donc nécessaire si ces animaux doivent être introduits en France, en particulier dans les zones méditerranéennes. Une certaine demande commence, en effet, à s'exprimer de la part d'éleveurs qui

souhaitent diversifier leur activité (tourisme, production de fibres), utiliser des parcours en voie d'abandon et maintenir une activité agricole.

Les connaissances sur le comportement alimentaire, les phénomènes digestifs, les conditions d'élevage sont fort limitées. Les lamas, en attendant l'acquisition d'alpagas dont les fibres sont de meilleure qualité, sont un bon modèle d'étude des camélidés. Des études ont été entreprises à l'INRA dans le cadre d'un programme financé par la communauté européenne, coordonné par le centre international des hautes études agricoles méditerranéennes (CIHEAM) :

- à Montpellier sur la conduite des lamas au pâturage, seuls ou en association avec d'autres espèces, sur l'activité et le comportement alimentaire, sur la valeur nutritive des fourrages herbacés et arbustifs des garrigues ;
- à Theix sur les phénomènes digestifs originaux (flore du rumen, vitesse de transit des particules alimentaires).

Dans le cadre du même programme, des travaux sont en cours, à l'Institut National Agronomique à Tunis, sur le dromadaire, réputé pour son aptitude à dégrader les aliments peu digestibles et dont la relance de l'élevage est souhaitée.

De plus, les camélidés sud américains domestiqués pourraient avoir un intérêt dans l'entretien des espaces sensibles au feu en utilisant, de façon efficace, la strate herbacée, verte ou sèche. L'aptitude à consommer des feuillages est en cours d'étude et pourrait compléter ce rôle de débroussaillage.

Ainsi le lama et l'alpaga associés aux ruminants traditionnels pourraient jouer un rôle dans l'utilisation des zones de parcours et la diversification des productions.

Source : Presse Informations INRA n° 146

Création d'un « vivier » de souches de bactéries lactiques

Les secteurs d'application des bactéries lactiques sont actuellement très nombreux et diversifiés. En effet :

- dans les produits laitiers les ferments lactiques interviennent dans la fabrication des laits fermentés, yaourts, beurre et surtout fromages,
- en œnologie, leur rôle dans la fermentation malolactique est connue depuis longtemps,
- dans l'industrie de transformation de la viande, les ferments lactiques participent à la fabrication des salaisons (saucissons),
- les bactéries lactiques sont aussi utilisées dans les produits alimentaires d'origine végétale (choucroute) et dans les ensilages,

- en boulangerie, elles sont présentes au côté des levures dans les levains de panification.

Une association de laboratoires va permettre la constitution d'un « vivier » de souches de bactéries lactiques caractérisées sur le plan technologique. On cherchera à ce que toutes les souches de la collection polytechnologique soient dotées d'une « carte d'identité » permettant à tout utilisateur de présélectionner les bactéries en fonction de leurs caractéristiques technologiques, et non plus seulement en fonction de leur genre et de leur espèce.

Une station de recherches laitières de l'INRA a toujours soutenu cet effort de collection de bactéries d'intérêt industriel, car c'est non seulement un outil indispensable aux recherches de base, puisque l'on y trouve un réservoir de matériel d'études ; mais c'est aussi un vecteur du rayonnement national et international, puisque les souches de l'INRA servent mondialement de références.

Une « Association de laboratoires pour la collection polytechnologique de bactéries lactiques » vient d'être créée. L'INRA est associé à l'ADRIA Normandie, à l'Institut Technique du Gruyère et à l'Université de Caen. Son objet est :

- de créer et de développer une collection ouverte de bactéries lactiques caractérisées sur le plan technologique, s'adressant à tous les secteurs d'application concernés par ces microorganismes,
- de créer un réseau de compétences scientifiques et techniques permettant le développement des connaissances de ces bactéries, l'amélioration et la diffusion des techniques de caractérisation, et de proposer tous services correspondants et toutes activités qui se rattachent directement ou indirectement à son objet.

Par ailleurs, il existe une base de données sur les microorganismes, le MINE (Microbial Information Network Europe), qui regroupe pour neuf pays de la Communauté Européenne les informations détenues par 33 collections de microorganismes.

Les activités des collections françaises concernent :

- la collection de bactéries phytopathogènes de l'INRA d'Angers,
- la collection de bactéries lactiques et de bactéries propioniques de l'INRA de Jouy-en-Josas,
- la collection de bactéries lactiques de l'ADRIA Normandie,
- la collection de souches fongiques du laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle,
- la collection nationale de levures de l'INRA de Thiverval-Grignon.

Source : Presse Informations n° 147

CONGRES COLLOQUES JOURNEES

Journées AFPF 25 et 26 mars 1991

L'AFPF (Association Française pour la Production Fourragère) a décidé de consacrer ses journées nationales annuelles au sujet suivant : maîtrise de la fertilisation des prairies et protection de l'environnement.

Ces journées auront lieu à Paris, à l'amphithéâtre du Ministère de la Recherche et de la Technologie, 1 rue Descartes.

*Pour tout renseignement,
s'adresser à :*
Secrétariat de l'AFPF
INRA route de Saint-Cyr
78026 Versailles Cedex
Tél : (1) 30 21 99 59

Maîtrise de la reproduction animale

Réunion franco-britannique Critt-ISIS-SSAB
Tours, les 29, 30 et 31 mai 1991

- Ce colloque comportera 6 sessions :
- Photopériode et reproduction
 - Stimulation hormonale de l'ovaire
 - Insémination artificielle
 - Transfert d'embryons
 - Fécondation *in vitro*
 - Diagnostics de gestation

*Pour tout renseignement,
s'adresser à :*
CRITT-ISIS
Station de Physiologie de la Reproduction
Philippe Chemineau
37380 Nouzilly
Tél : 47 42 79 05
Fax : 47 42 77 43

XXIII^e Journées de la Recherche porcine en France Paris, les 5, 6 et 7 février 1991

L'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) et l'Institut Technique du Porc (ITP) ont organisé, pour la 23^{ème} année consécutive, les Journées de la Recherche Porcine en France.

Comme chaque année, ces journées sont l'occasion de communiquer les résultats les plus récents de la Recherche à ses utilisateurs directs : responsables du développement et de la vulgarisation, industriels de l'alimentation animale, vétérinaires, enseignants, techniciens et éleveurs spécialisés.

Plus de 600 participants ont écouté 50 communications, dont 3 rapports généraux, couvrant un large éventail de préoccupations actuelles de la filière porcine : logement, alimentation, pathologie, économie, qualité de la viande et amélioration génétique. Cette édition aura confirmé l'internationalisation de ces journées avec près de 100 participants étrangers et l'intervention de chercheurs d'autres pays francophones (Belgique, Canada). Il est intéressant de noter le succès croissant du comité de soutien qui regroupe cette année plus de 34 firmes, permettant d'assurer ainsi la pérennité des journées.

Compte tenu de l'abondance des communications, nous retiendrons seulement quelques exemples significatifs.

Alimentation

Une attention particulière a été portée cette année à l'alimentation azotée des animaux. Les résultats présentés au cours d'un rapport général sur le métabolisme azoté, montrent que le dépôt de protéines dans le corps entier (très étroitement lié au dépôt de tissus maigres) résulte en fait de deux phénomènes complémentaires : la synthèse et la dégradation protéiques (turnover des protéines). L'en-

semble des données de la bibliographie est discuté dans l'optique d'une modélisation de la rétention azotée et du besoin en acides aminés chez le porc en croissance. Des résultats originaux confirment la réduction des performances de croissance dans le cas d'une carence en acides aminés mais également, ce qui est nouveau, dans le cas d'un excès, notamment pour ce qui concerne l'efficacité alimentaire. D'autre part, les résultats sur la disponibilité des acides aminés dans les aliments confirment l'intérêt de raisonner l'apport azoté des régimes, non plus en acides aminés totaux, mais en acides aminés digestibles.

Chez la truie reproductrice, les chercheurs ont proposé de nouvelles recommandations d'apports en acides aminés en lactation. En gestation, les résultats présentés soulignent l'influence prépondérante des apports génétiques (en comparaison des apports de protéines) sur la reconstitution des réserves corporelles de la truie.

Enfin, on a précisé les conditions d'utilisation par le porc en croissance ou le porcelet de différentes matières premières : pois protéagineux, mais conservé par inertage et solubles de distillerie de maïs (Corn-distillers).

Logement et équipements d'élevage

En période hivernale, le maintien d'une température élevée dans le bâtiment nécessite de conserver la chaleur émise par les animaux, grâce notamment à l'isolation thermique et à la maîtrise des circuits d'air. Pour cela, il est indispensable de bien connaître les effets des constituants de l'air (poussières, gaz, bactéries...) sur les performances et la santé des animaux, afin de définir les seuils minimum de renouvellement de l'air. Différents travaux présentés au cours de cette séance mettent l'accent sur ces aspects.

Concernant les équipements d'élevage, deux techniques de distribution de l'aliment (humidifié) ont également été testées.

Pathologie

Les affections respiratoires restent au premier rang des pathologies porcines quant à leur impact économique. Le suivi individuel des animaux entre la naissance et l'abattage a permis d'établir une relation directe entre le développement des lésions respiratoires et l'altération des performances de croissance. Différentes méthodes proposées au cours de ces journées se révèlent intéressantes dans le cadre du contrôle sanitaire des élevages, en particulier la bactériologie sur biopsie d'amygdale et le test ELISA pour la détection des anticorps sériques anti-*Actinobacillus Pleuropneumoniae*.

Dans le cadre du plan de lutte contre la maladie d'Aujeszky, une enquête épidémiologique a été réalisée en Bretagne dans 751 élevages. Le taux d'infection des élevages est en régression (12,9 %) et en moyenne moins de 6 % des animaux sont affectés. Toujours pour cette maladie, les résultats de onze vaccins ont été comparés sur le plan de la maîtrise du niveau de l'excrétion virale après infection. Les résultats sont dans l'ensemble satisfaisants.

Au cours de cette séance, un rapport général a également été consacré à un nouveau syndrome viral apparu en Amérique du Nord depuis l'automne 1987 « Hyperthermie-Anorexie-Avortement de la truie et Pneumonie Interstitielle virale ». Il se caractérise par l'association de problèmes de reproduction chez la truie et de problèmes respiratoires chez les porcelets à la mamelle, les porcelets sevrés et les porcs à l'engraissement.

Economie

Bien que le porc reste la viande la plus consommée en France, il semble qu'elle soit de plus en plus concurrencée par les viandes de volailles. Les résultats présentés au cours de cette séance montrent que l'évolution des prix relatifs des différentes catégories de viandes demeure à l'heure actuelle l'explication essentielle de l'évolution de la structure des achats de viandes fraîches. En revanche, la progression de la consommation de jambon est beaucoup moins liée au prix de détail.

Pour ce qui est de l'évolution du prix à la production dans les différents pays de la CEE, une étude des relations dynamiques à court terme souligne l'importance prépondérante des prix allemand et breton. La comparaison des résultats techniques et économiques dans trois bassins de production européens (Bretagne, Danemark et Pays-Bas) montre qu'en 1989 la marge sur coût alimentaire est plus favorable au Danemark, suivi de la Bretagne puis des Pays-Bas, les Pays-Bas étant pénalisés par un prix de carcasse inférieur.

Qualité de la viande

La production de viandes de porc mâle entier présente un intérêt économique bien établi, en raison principalement de la réduction du coût alimentaire (de l'ordre de 30 kg par porc produit) et de l'amélioration de la qualité des carcasses (teneur en muscle). Malheureusement, la présence d'odeurs désagréables se manifestant lors de la cuisson des viandes de certains verrats, conduit à maintenir la pratique de la castration. Deux composés, l'androsténone et le scatol, sont responsables de ces défauts d'odeur. Récemment, le Danemark a proposé un nouveau

système de tri automatique des carcasses sur la chaîne d'abattage, basé sur la détermination de la teneur en scatol des graisses. En France, dans les conditions actuelles de production, les résultats présentés au cours de cette séance montrent qu'un tel système ne serait pas efficace pour éliminer totalement les risques pour la viande fraîche. Par contre, ce tri permet parfaitement d'identifier les jambons de mâles entiers dont les qualités organoleptiques sont comparables à celle des castrats (en moyenne 99 % de la population de mâles entiers).

D'autre part, au cours de cette séance, on a confirmé l'influence de l'alimentation sur la qualité des gras. La composition en acides gras de la carcasse est en effet le reflet de celle des matières grasses apportées dans l'aliment.

Génétique

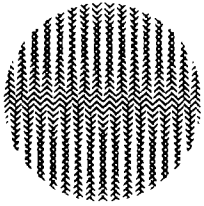
Deux présentations ont été consacrées à l'adaptation de différents types génétiques en milieu tropical. Les résultats soulignent les difficultés rencontrées par les races euro-

péennes en milieu traditionnel en raison, notamment, d'apports alimentaires souvent déficitaires.

La survie des porcelets à la naissance est sensiblement supérieure dans les races asiatiques (Meishan). Une étude comparative avec les races européennes (Large White) suggère que cette supériorité serait en partie liée au comportement de la mère et des porcelets (le temps passé à la mamelle est supérieur chez les porcelets Meishan). Par contre, la comparaison en élevage de différentes lignées commerciales de truies ne met pas en évidence de différence significative par rapport à la truie F1 Large White x Landrace.

Enfin, on a présenté une étude économique concernant les coûts spécifiques liés aux élevages de sélection et de multiplication en comparaison des élevages naisseurs-engraisseurs et permettant de définir le prix d'intérêt des reproducteurs.

Le texte complet des communications est disponible, au prix de 700 F, auprès de : ITP, 149 rue de Bercy, 75595 Paris cedex 12.



INRA

DANS CE NUMÉRO

5 L'extensification.
J.-C. Tirel.

13 Comportement de l'animal domestique.
J.-P. Signoret

21 Conduite de la reproduction.
M. Courot et P. Volland-Nail.

31 Stratégies pour de nouveaux progrès
en aviculture.
B. Sauveur.

41 Amélioration de la production et de la qualité
de la viande bovine.
Y. Geay, G. Renand, J. Robelin et C. Valin.

49 Production et composition du lait en fonction des
variations d'apports nutritifs.
J.-B. Coulon et B. Rémond.

57 Température ambiante et croissance du porc.
D. Rinaldo et J. Le Dividich.

67 Aquaculture et environnement.
J. Petit.

81 Les biotechnologies animales.
L.-M. Houdebine.

89 Les vaccins vétérinaires.
J.-M. Aynaud.

97 Carte génétique du porc et des bovins.
J. Gellin et F. Grosclaude.