

Mécanismes digestifs et métaboliques associés aux différences inter-individuelles de l'efficacité alimentaire chez le bovin allaitant

Gonzalo CANTALAPIEDRA-HIJAR¹, Cécile MARTIN¹, Donato ANDUEZA¹, Milka POPOVA¹, Diego MORGAVI¹, Abimael ORTIZ-CHURA¹, Benoit GRAULET¹, Isabelle CASSAR-MALEK¹, Muriel BONNET¹, Anne DE LA TORRE¹, Gilles RENAND², Sébastien TAUSSAT^{2,3}, Isabelle ORTIGUES-MARTY¹, Pierre NOZIÈRE¹

¹Université Clermont Auvergne, INRAE, VetAgro Sup, UMR Herbivores, 63122, Saint-Genès-Champanelle, France

²Université Paris-Saclay, INRAE, AgroParisTech, GABI, 78350, Jouy-en-Josas, France

³Eliance, 149 rue de Bercy, 75012, Paris, France

Courriel : gonzalo.cantalapiedra@inrae.fr

■ La variabilité entre individus de l'efficacité alimentaire chez des bovins allaitants élevés dans de mêmes conditions est importante. L'identification des mécanismes biologiques à l'origine de cette variabilité est une étape clé en appui des programmes de sélection génétique et d'alimentation de précision mais il reste surtout à prouver leur causalité biologique au-delà de leur simple association.

Introduction

Les ruminants, grâce à leur microbiote digestif, ont l'avantage de pouvoir transformer les aliments non consommables par l'homme et riches en cellulose (fourrages, par exemple herbe, sous-produits végétaux...) en viande et lait de haute qualité nutritionnelle pour l'homme. Cette particularité des ruminants est responsable d'un paradoxe. D'un côté et d'un point de vue strictement physiologique, les ruminants ont, par rapport aux espèces monogastriques, une faible efficacité biologique quant au rendement brut de conversion des aliments en produits animaux (Mottet *et al.*, 2017). Cela est la conséquence, entre autres, des pertes d'énergie (sous forme de méthane notamment) et de protéines (sous forme d'ammoniaque puis d'urée) liées à la transformation des aliments

par le microbiote du rumen qui ajoute un niveau trophique entre les aliments et l'animal. En revanche, les ruminants possèdent une efficacité nette supérieure à celle des monogastriques, lorsque celle-ci est rapportée à la fraction de la ration des ruminants qui serait directement consommable par l'homme (Wilkinson, 2011 ; Laisse *et al.*, 2018). Ce paradoxe contribue aujourd'hui au débat scientifique mais aussi médiatique sur la place de l'élevage des ruminants dans les systèmes alimentaires durables.

L'amélioration de la capacité des animaux à transformer les ressources alimentaires en produits animaux (efficacité alimentaire : EA) devient un défi de plus en plus important pour l'élevage au niveau mondial. Ceci est dû à la demande humaine croissante en produits animaux, à la disponibilité limitée de certaines ressources alimen-

taires naturelles, ainsi qu'à la nécessité de préserver notre environnement. D'énormes progrès ont été faits pour comprendre les facteurs alimentaires qui déterminent l'EA moyenne d'un animal (INRA, 2018). Cependant, pour un régime donné il existe une variabilité considérable de l'EA d'un individu à l'autre chez le bovin allaitant (phénotypique et génétique ; Taussat *et al.*, 2023), variabilité qui reste à mieux comprendre. Différents critères, reflétant probablement des mécanismes sous-jacents différents, sont actuellement utilisés pour mesurer l'EA chez les bovins en engraissement. Les critères basés sur des ratios les plus utilisés sont l'indice de consommation (matière sèche [MS] ingérée / gain moyen quotidien [GMQ]) ou son inverse, le taux de transformation alimentaire (GMQ/MS ingérée). Pour ceux basés sur des résidus, la consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR) est aujourd'hui le critère le plus

utilisé en production animale. La CMJR est définie comme la différence (résidu d'un modèle de régression linéaire) entre la consommation observée de l'animal (variable dépendante) et la consommation prédite à partir du poids vif, du GMQ et de la composition du gain de poids vif (prédicteurs du modèle). Les avantages et inconvénients des critères d'EA basés sur des ratios ou résidus ont été récemment discutés (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2020a). Aujourd'hui la filière bovine semble avoir une préférence pour la CMJR comme critère pour la sélection génétique. À la différence des indices basés sur des ratios, elle éviterait la sélection conjointe d'un poids adulte élevé (la CMJR est phénotypiquement indépendante des variables incluses dans le modèle, dont le poids vif qui est par ailleurs lié au poids adulte de l'animal), et par conséquent les effets indésirables que cela entraînerait sur les besoins nutritionnels associés à l'entretien du troupeau reproducteur.

Les déterminants biologiques des variations individuelles de la CMJR sont encore loin d'être entièrement compris, pourtant leur compréhension est capitale pour la filière pour deux raisons principales :

i) cette connaissance viendrait en appui des programmes de sélection génétique visant l'équilibre entre les différentes composantes zootechniques, économiques et environnementales de l'élevage. En effet, la compréhension des déterminants digestifs et métaboliques de l'EA peut aider à anticiper les éventuels effets indésirables qu'une sélection génétique axée sur l'EA pourrait avoir sur d'autres phénotypes d'intérêt. Cela permettrait à terme de mieux gérer les compromis entre fonctions lorsqu'une sélection multi-objectif est envisagée ;

ii) les connaissances sur les mécanismes à l'origine des variations inter-individuelles de l'EA peuvent être mobilisées au profit d'une alimentation de précision. Il s'agirait de moduler l'apport de nutriments en fonction des facteurs de régulation digestifs et métaboliques propres à un individu ou groupe d'individus de caractéristiques semblables. Cette stratégie permettrait de faire correspondre au mieux les

apports en nutriments avec le potentiel de l'animal à valoriser les régimes.

L'objectif de cet article est de synthétiser les résultats obtenus dans le programme BEEFALIM 2020 sur les mécanismes biologiques associés aux variations individuelles de l'EA définie par la CMJR chez le bovin allaitant. Pour cela, nous nous sommes focalisés sur les déterminants digestifs et métaboliques, considérés comme étant les plus explicatifs des variations de la CMJR (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2018a). Notre stratégie a consisté à identifier et confirmer les mécanismes digestifs et métaboliques associés aux variations d'EA en mobilisant deux approches : des mesures directes par des méthodes de référence sur un nombre limité d'animaux présentant des CMJR contrastées (« animaux extrêmes ») et des mesures indirectes par des indicateurs (proxies) et biomarqueurs mesurés sur des effectifs de taille plus importante (tableau 1). Toutes les études ici analysées ont privilégié une même race (Charolaise) pour s'affranchir d'un possible effet de la race sur les mécanismes étudiés. Les résultats obtenus dans le programme BEEFALIM 2020 ont ensuite été comparés et analysés au regard de la littérature scientifique avec un effort particulier pour dissocier, dans la mesure du possible, la simple corrélation entre phénotypes de possibles liens de causalité biologique.

1. Relations entre les mécanismes digestifs et les variations individuelles de l'efficacité alimentaire

■ 1.1. Digestibilité de la ration

Les pertes fécales d'énergie liées à la fraction indigestible de la ration sont considérées comme le deuxième poste de perte de l'énergie ingérée chez le ruminant, juste après la production de chaleur (INRA, 2018 ; chapitre 6 et base de données Rumener). Par conséquent, la digestibilité de la ration est l'un des principaux mécanismes à l'origine des différences observées entre régimes pour l'EA. Cela peut expliquer qu'elle soit

également considérée *a priori* comme un mécanisme clé pour expliquer la variabilité inter-individuelle de l'EA. En effet, il a été montré chez le bovin en engraissement que des différences de digestibilité pourraient expliquer jusqu'à 10 % des variations individuelles de l'EA (Richardson & Herd, 2004). Néanmoins, une méta-analyse réalisée à partir de 17 études chez le bovin a suggéré que le lien positif souvent rapporté dans la littérature entre l'EA et la digestibilité serait expliqué en partie par les différences d'ingestion (+ 1 kg de MS ingérée était associé en moyenne à - 0,72 g/100 g de digestibilité ; Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2018a). En effet, une augmentation du niveau d'ingestion de MS d'une unité (kg MS/100 kg poids vif) entraîne en moyenne une réduction de la digestibilité de la matière organique (dMO) de la ration de 2,74 unités (g/100 g) (Sauvant & Nozière, 2016). De plus, lorsque des agneaux peu efficaces sont nourris au même niveau d'ingestion (kg MS/kg poids vif) que leurs « contemporains » efficaces, la digestibilité de la ration (estimée par des marqueurs internes) s'est avérée comparable entre les deux groupes. En conditions d'alimentation à volonté, elle était de 1,5 unité plus faible chez les animaux inefficaces, dont l'ingestion était plus élevée, que chez les animaux efficaces (Rajaei Sharifabadi *et al.*, 2016).

a. Mesures directes de la digestibilité

La première étude (Effitool « femelle », tableau 1) a été conduite chez 15 vaches primipares charolaises, non gestantes et non lactantes, classées et sélectionnées, à partir d'une population de 69 animaux, comme les plus extrêmes selon la CMJR mesurée au stade génisse (De La Torre *et al.*, 2019). L'hypothèse de cette étude était que l'EA mesurée pendant la phase de croissance de la génisse serait positivement corrélée à celle mesurée chez la vache adulte. La digestibilité de deux rations contrastées (100 % foin vs ensilage maïs plus concentré) a été évaluée au cours de quatre périodes de mesures (deux sur chacune des deux rations ; n = 60) sur sept vaches classées comme efficaces et huit comme inefficaces. La période de mesure de la digestibilité a duré six jours. Un effet significatif de l'EA des animaux sur la digestibilité a été

Tableau 1. Dispositifs mis en œuvre dans le programme BEEFALIM 2020 pour étudier les mécanismes biologiques à l'origine des variations individuelles de la consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR) chez le bovin allaitant.

Nom du projet (type d'animal)	Type Régime	Nombre d'animaux phénotypés pour leur CMJR	Durée du test d'efficacité alimentaire (jours)	Nombre d'animaux étudiés	Mécanisme étudié	Références
<i>Effitool</i> ^{AB} (jeune bovin)	70 % EH + CF	54	99	32	Composition corporelle et métabolisme	Meale <i>et al.</i> (2017)
<i>Effitool</i> ^A (vache adulte)	100 % Foin 66 % EM + CA	153	56	15	Digestibilité	De La Torre <i>et al.</i> (2019)
<i>Effitool-plus</i> ^B (jeune bovin)	66 % EM + CA 66 % EH + CF	364	200	48	Métabolisme de l'azote	Cantalapiedra-Hijar <i>et al.</i> (2020b)
<i>Effitool-plus</i> ^B (jeune bovin)	66 % EM + CA 66 % EH + CF	588	200	588	Métabolisme de l'azote	Guarnido-Lopez <i>et al.</i> (2021)
<i>Effitool-plus</i> ^B (jeune bovin)	66 % EM + CA 66 % EH + CF	364	200	48	Composition corporelle et métabolisme	Jorge-Smeding <i>et al.</i> (2021)
<i>Effitool-plus</i> ^B (génisse)	95 % EH + CA	142	56	48	Composition corporelle et métabolisme	Jorge-Smeding <i>et al.</i> (2022)
<i>EffiScience</i> ^A (jeune bovin)	66 % EM + CA 66 % EH + CF	100	8	32	Digestibilité de la ration, Partition de l'azote, Métabolisme et turnover protéique, Dépense énergétique, Composition corporelle	Guarnido-Lopez <i>et al.</i> (2022a)
<i>EffiScience</i> ^A (jeune bovin)	66 % EM + CA 66 % EH + CF	100	84	32	Microbiote ruminal	Ortiz-Chura <i>et al.</i> (2023)
<i>EffiScience</i> ^A (jeune bovin)	66 % EM + CA 66 % EH + CF	100	84	32	Métabolisme et turnover protéique	Guarnido-Lopez <i>et al.</i> (2022b)
<i>DDEA</i> ^A (jeune bovin)	66 % EM + CA 66 % EH + CF	100	84	32	Émissions de méthane	Bes <i>et al.</i> (2022)

^A Méthodes de référence.

^B Proxies ou biomarqueurs.

Type de régime : Ensilage de maïs (EM), ensilage d'herbe (EH), concentré riche en amidon (CA) ou en fibre (CF).

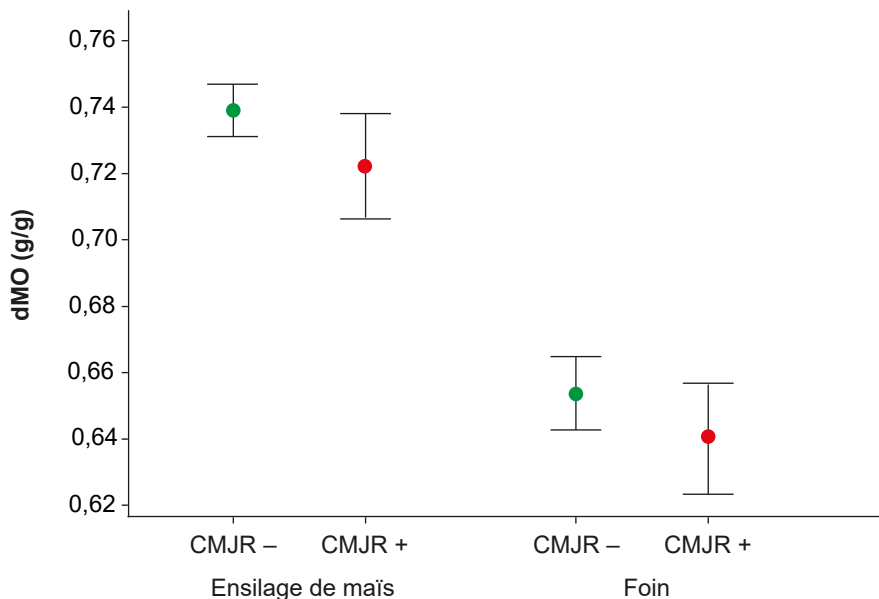
trouvé (De La Torre *et al.*, 2019) : la dMO de la ration était supérieure chez les vaches préalablement classées comme efficaces, quel que soit le régime expérimental testé (en moyenne, 1,5 unité de dMO [g/100 g] d'écart entre les deux groupes d'animaux pour un écart de CMJR de - 2,75 kg de MS ingérée ; [figure 1](#)). Une particularité de cette étude a été de restreindre légèrement l'alimentation des vaches (95 % de l'ingestion à volonté observée pour chaque individu lors de la phase d'adaptation) permettant ainsi de s'affranchir de l'effet de la quantité ingérée (quantité ingérée

non significativement différente entre les deux groupes). Cela a permis de nuancer le rôle du niveau d'ingestion dans la relation entre digestibilité et EA (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2018a). Toutefois, il faut souligner que dans cette étude les animaux extrêmes avaient été identifiés au stade de génisses en croissance alors que les mesures de digestibilité ont été effectuées environ deux ans plus tard lorsque ces mêmes individus étaient des vaches non-gestantes. D'après Freetly *et al.* (2020), il existe une corrélation génétique modérée ($0,41 \pm 0,36$) entre le classement d'EA

(CMJR) mesuré chez la génisse et celui observé chez la vache adulte. De même, Morgan *et al.* (2010) ont observé une répétabilité modérée (0,51) de la CMJR entre ces deux stades physiologiques chez le même animal.

La deuxième étude (*EffiScience* ; [tableau 1](#)) a été réalisée avec un total de 32 jeunes bovins recevant deux régimes contrastés à base d'ensilage (herbe vs maïs) et sélectionnés comme extrêmes selon leur EA (écart de 1,18 kg de CMJR entre groupes d'animaux) à partir d'une population de 100 animaux

Figure 1. Digestibilité de la matière organique (dMO) de la ration chez des vaches primipares alimentées avec des régimes à base d'ensilage de maïs et de concentré ou avec 100 % de foin et selon la classe de consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR) mesurée chez ces mêmes animaux à l'âge de 22 mois (d'après De La Torre *et al.*, 2019).



Les animaux ayant une efficacité alimentaire plus élevée (CMJR- ; $n = 7$) digèrent mieux la matière organique par rapport à ceux avec une efficacité alimentaire moins élevée (CMJR+ ; $n = 8$) quelle que soit la ration considérée ($P = 0,01$).

(écart-type de la CMJR = 0,40 kg/j) phénotypés pendant deux années consécutives (Guarnido-Lopez *et al.*, 2022a).

La phase de digestibilité a duré 15 jours avec 10 jours de mesures. Les résultats de cette étude n'ont pas mis en évidence de lien significatif entre la digestibilité de la MS, MO ou de l'énergie et la classe CMJR des animaux pour aucun des deux régimes étudiés (résultats non publiés). La différence numérique de dMO entre les deux classes étant en moyenne de 0,14 g/100 g (+ 0,2 %) en faveur des animaux plus efficaces. Avec les mêmes installations et méthodologie de mesure, nous avons montré (Bellagi *et al.*, 2022) que la différence minimale détectable entre deux conditions (traitements alimentaires ou classe CMJR) était de 2,2 g/100 g avec 8 animaux par traitement. Nous considérons que cette différence minimale détectable est relativement élevée et rend difficile la mise en évidence des petites différences de digestibilité comme celle que nous avons observée entre groupes extrêmes selon la CMJR.

L'apparente contradiction entre les deux études réalisées dans le programme BEEFALIM 2020 sur le lien entre

la digestibilité et la CMJR pourrait être expliquée par une question de puissance statistique. Les mesures de digestibilité réalisées sur les vaches (De La Torre *et al.*, 2019) ont été répétées quatre fois (deux essais de digestibilité indépendants par régime) ce qui réduit les erreurs de mesures associées à la méthode de référence et a permis de mettre en évidence des écarts significatifs entre animaux.

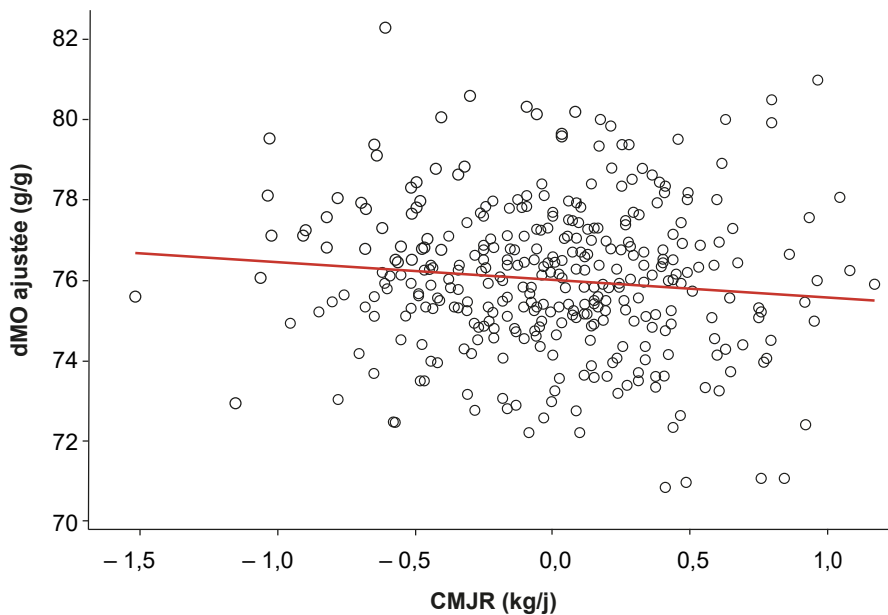
Dans un programme de recherche similaire conduit chez la vache laitière (programme DEFFILAIT), une étude de digestibilité mesurée à l'aide de marqueurs externes et conduite sur 60 vaches a montré des écarts de digestibilité de la MS significatifs plus importants (3 g/100 g) entre les animaux les plus efficaces (1^{er} décile) et les moins efficaces (dernier décile) selon la CMJR (Fischer *et al.*, 2018). Des résultats similaires ont été rapportés la même année par Meir *et al.* (2018) également chez la vache laitière.

b. Détermination indirecte de la digestibilité

Nous avons fait l'hypothèse qu'une variabilité inter-individuelle de la dMO d'une ration mixte affecterait la proportion respective des constituants parié-

taux et des constituants cellulaires (dont l'azote) dans la MO des fèces prélevées ponctuellement ou en « spot », comme proposé par Chenost et Boisseau (1985) pour comparer des rations à base d'herbe distribuée à volonté chez le mouton. Selon cette hypothèse, un animal qui digère mieux la MO de la ration aurait une proportion plus faible de constituants pariétaux (fibres) dans les fèces et par conséquent une teneur azotée plus élevée. Nous avons estimé la dMO à partir des analyses de la teneur en MO et MAT des fèces récoltées sur l'ensemble des animaux d'un sous-dispositif de mesures sur les jeunes bovins ($n = 364$; Effitool-plus, [tableau 1](#)) à deux temps différents (début et fin du test d'EA) et en appliquant l'équation proposée par Chenost et Boisseau (1985). Nous avons ensuite établi des relations entre la dMO prédite ($0,78 \pm 0,02$ g/100 g pour le régime herbe et $0,74 \pm 0,02$ g/100 g pour le régime maïs) et le classement des animaux en fonction de leur CMJR mesurée. Nos résultats montrent un lien négatif faible mais significatif ($r = -0,11$; $P = 0,03$) entre ces deux variables à la fin du test d'EA ([figure 2](#)) comme souvent rapporté dans la littérature (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2018a), mais non-significatif au début du test d'EA ($P = 0,48$). Cependant, cette relation est de faible importance biologique : 0,4 g/100 g de différence de dMO par unité de variation de la CMJR (kg/j). Ces résultats suggèrent un manque de sensibilité de la méthode utilisée pour capter les faibles variations de digestibilité, malgré un lien statistiquement significatif du fait de la taille importante de l'échantillon ($n = 364$). Une limite identifiée de cette approche reste l'utilisation d'une équation développée chez le mouton pour comparer des régimes à base d'herbe dans une situation où l'on compare des jeunes bovins recevant le même régime mixte. Par ailleurs, lorsque la digestibilité est estimée à partir d'une équation de prévision de la dMO (Andueza *et al.*, 2020) basée sur les spectres SPIR des fèces (R^2 de prédiction = 0,81 et erreur moyenne de prédiction = 1,64 %) et développée à partir d'une base de données internationale construite dans le cadre du projet EU-SMARTCOW (n° de grant 730924), aucune relation significative avec le classement CMJR de ces mêmes animaux n'est mise en évidence en début ou en fin d'engraissement ($P > 0,05$).

Figure 2. Relation entre la digestibilité de la matière organique de la ration (dMO) estimée à partir de la composition chimique des fèces (dMO = $0,908 - 3,088/\text{ratio MAT sur MO}$; Chenost & Boissau, 1985) prélevées en fin du test d'efficience alimentaire (ajustée par l'effet cohorte et régime; g/g) et les valeurs de consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR) des jeunes bovins en engraissement.



Les animaux ayant une faible efficience alimentaire digèrent moins bien leur ration ($n = 364$; $P = 0,03$; $r = -0,11$). Équation : dMO ajustée (g/100 g) = $0,76 - 0,004 \times \text{CMJR}$ (écart-type résiduel = $0,018$ g/g).

L'ensemble des résultats obtenus dans le programme BEEFALIM 2020 confirme un lien positif, mais faible, entre la digestibilité de la ration et l'EA des bovins mesurés selon la CMJR : les animaux les plus efficaces digèrent un peu mieux leurs rations par rapport aux animaux les moins efficaces. Étant donné la faible différence entre individus, les résultats obtenus avec la méthode de référence semblent dépendants de la puissance statistique du dispositif : nombre d'animaux utilisés, nombre de mesures réalisées et divergence de CMJR entre groupes extrêmes. La relation entre la digestibilité de la ration et l'EA, mise en évidence par des mesures indirectes de la digestibilité à travers de la composition chimique des fèces analysée en fin d'engraissement sur un nombre élevé d'animaux, est similaire à celle observée avec la mesure de référence : elle est positive mais faible.

■ 1.2. Les émissions de méthane entérique

Une variabilité inter-individuelle des émissions de méthane entérique (CH_4) chez le bovin viande a été rapportée (Doreau *et al.*, 2018). De surcroît, l'énergie perdue sous forme de CH_4

représente entre 2 et 12 % de l'énergie brute ingérée chez le bovin (Johnson & Johnson, 1995) selon qu'il est alimenté avec des régimes riches en concentrés ou en fourrages pauvres. Cela conduit à l'hypothèse d'une relation entre les émissions de méthane et les variations individuelles de l'EA. Globalement, les résultats de la littérature montrent un lien positif entre les émissions de CH_4 exprimées en g/j et les valeurs de CMJR chez le ruminant, mais cette relation n'est pourtant pas systématique. Étant donné la forte corrélation entre le niveau d'ingestion, les émissions de CH_4 et les valeurs de la CMJR, un débat existe aujourd'hui sur la relation de causalité entre ces différentes variables ainsi que sur le compromis entre les émissions de méthane (g/kg MS) et la digestibilité de la ration lors d'une sélection axée sur des critères d'EA (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2018a).

a. Mesures directes des émissions de méthane

Cent jeunes bovins en engraissement ont été classés selon leur CMJR à partir d'un test préalable de trois mois, puis phénotypés à la suite pour leurs émissions de CH_4 (projet DDEA, tableau 1) à l'aide du système GreenFeed® pendant

environ 10 semaines (Bes *et al.*, 2022). Les animaux ont été alimentés avec l'un des deux régimes expérimentaux pendant toute la durée du test d'EA et des mesures d'émission de CH_4 . Pour chaque régime alimentaire (riche en ensilage de maïs ou d'herbe) nous avons confirmé qu'il existait une variabilité inter-individuelle des émissions de CH_4 ($\approx 7\%$ CV en g/j ou g/kg MSI) et démontré qu'elles étaient répétables au cours du temps (répétabilité $> 0,6$). Une relation négative entre les émissions de CH_4 (g/j) et l'EA a été établie pour les deux régimes : les animaux inefficaces émettaient plus de CH_4 ($26 \text{ g } \text{CH}_4/\text{unité CMJR}$ [kg MSI/j] ou 10% de plus par unité de CMJR) par rapport aux animaux efficaces. Cette relation n'existait plus lorsque les émissions de CH_4 étaient rapportées par kg de MS ingérée ce qui démontre le rôle essentiel de l'ingestion sur le lien existant entre CH_4 et la CMJR.

b. Détermination indirecte des émissions de méthane

Une approche indirecte a été utilisée pour estimer les émissions de CH_4 sur l'ensemble des 364 jeunes bovins du programme BEEFALIM 2020. Des échantillons fécaux ont été obtenus en début et fin de test d'EA chez des bovins, la moitié des animaux ayant été alimentés avec des régimes riches en ensilage de maïs et pour l'autre moitié en ensilage d'herbe (projet Effitool-plus, tableau 1). Cette approche a consisté à mobiliser les équations développées dans le cadre du projet EU SMARTCOW pour prédire les émissions de CH_4 (R^2 de prédiction = $0,62$, erreur moyenne de prédiction = 26 g/j) à partir des spectres proche infrarouge des fèces (Vanlierde *et al.*, 2022). Seule la moitié des spectres était conforme et analysable. En effet, environ la moitié des spectres présentait des profils trop différents de ceux présents dans la base de référence ayant servi à l'établissement des équations de prédiction. Nous n'avons pas observé de corrélation significative entre l'EA des animaux et la valeur prédite de leurs émissions de CH_4 en g/j (écart-type pour des animaux contemporains = $3,5 \text{ g/j}$ ou coefficient de variation = 2%) et cela à aucun des deux temps de prélèvements (début et fin de test d'EA). Néanmoins, nous avons mis en évidence une corrélation significative

($P = 0,015$; $n = 176$) et positive ($r = 0,27$) entre l'EA des animaux et le rendement des émissions de CH_4 par kg MS ingérée estimés par les spectres des fèces prélevées en fin de test d'EA chez les animaux alimentés avec le régime riche en maïs. Il est intéressant de noter que cette même relation avait déjà été observée avec des méthodes de référence chez le ruminant (Mercadante *et al.*, 2015 ; Renand *et al.*, 2019) (dispositif PRECCAVAL détaillé dans Martin *et al.*, 2023) : les animaux les plus efficaces émettant plus de CH_4 par unité de MS ingérée. Néanmoins une étude sur des vaches laitières a montré que cette relation entre EA et rendement des émissions de méthane disparaissait lorsque l'ingestion des vaches les moins efficaces était restreinte au niveau de celle des plus efficaces (Fischer *et al.*, 2019). Ces résultats suggèrent que le lien CH_4 – CMJR est expliqué principalement par les différences d'ingestion. Par ailleurs, nous avons rapporté dans une synthèse bibliographique que les diminutions d'émission de CH_4 chez le ruminant ne se traduisent pas forcément par des gains en performances et ne donnent pas lieu à une efficacité énergétique supérieure (Morgavi *et al.*, 2023).

Nos résultats confirment un lien modéré et négatif entre les émissions de CH_4 (g/j) et l'EA chez le jeune bovin en engraissement. Ce lien serait expliqué principalement par des différences d'ingestion, mais des études contrôlées sont nécessaires pour le confirmer. Nous pouvons donc conclure que le rôle des émissions de CH_4 dans l'explication des différences d'EA entre animaux semble négligeable et que les corrélations parfois observées entre ces paramètres résultent de covariations sans relation de causalité. En revanche, une stratégie visant l'amélioration de l'EA des animaux selon le critère CMJR engendrerait des émissions de CH_4 (g/j) moins importantes du fait d'une ingestion plus faible.

■ 1.3. Le microbiote ruminal

Le microbiote du rumen a un rôle essentiel dans la fermentation et la digestibilité de la MO des aliments ingérés, paramètres clés pour la fourniture

d'énergie à l'hôte. Il est ainsi attendu que la composition des microorganismes du rumen puisse contribuer aux variations d'EA entre animaux. Cependant, des corrélations fortes entre la structure du microbiote et le phénotype « efficace » de l'hôte ne sont pas fréquemment établies et surtout les résultats ne sont pas cohérents entre les études (Huws *et al.*, 2018). De possibles explications à ce manque d'homogénéité dans les réponses peuvent être la nature de la ration, principal facteur influençant la communauté microbienne (Huws *et al.*, 2018) et le génotype de l'hôte (Hernandez-Sanabria *et al.*, 2013). D'autres facteurs liés à la qualité du prélèvement, le traitement des échantillons et les méthodes d'analyse des données peuvent aussi jouer un rôle. Dans ce travail, nous avons évalué l'association entre l'EA et les communautés microbiennes du rumen en utilisant deux régimes alimentaires contrastés, pour établir des relations et évaluer leur dépendance au régime alimentaire.

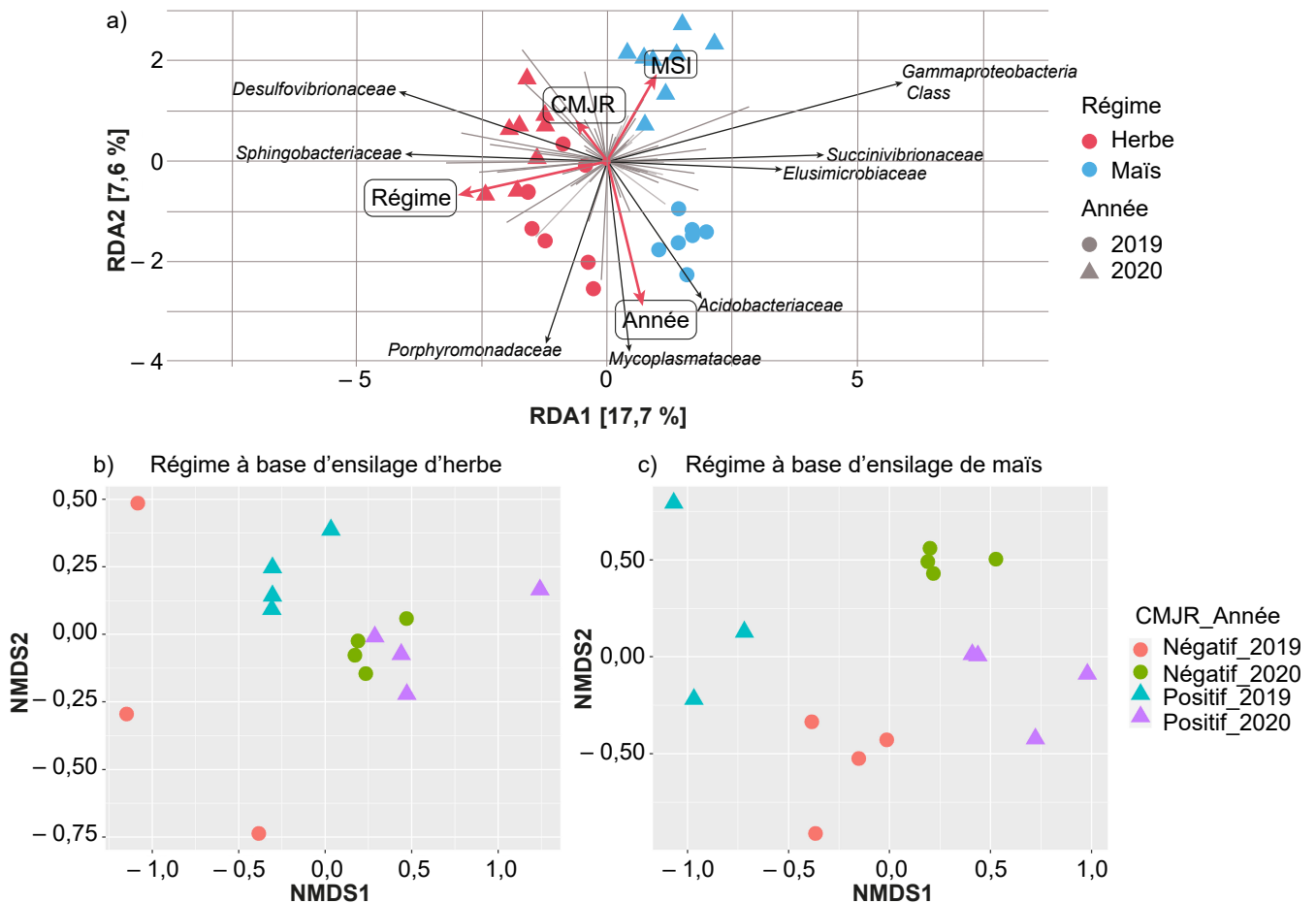
Trente-deux jeunes bovins, extrêmes selon leur EA, ont été sélectionnés parmi une population de 100 animaux phénotypés dans le dispositif EffiScience (tableau 1). Des échantillons de contenu ruminal ont été prélevés à l'abattoir. Les communautés microbiennes du rumen ont été caractérisées par séquençage métataxonomique (ARN 16S). Sans surprise, nos analyses ont identifié le régime alimentaire comme principal facteur (Test d'Adonis, $R^2 = 0,18$; $P < 0,001$) influençant la structure des communautés (figure 3a). Nous avons également observé que le facteur « année » au sein de chaque régime avait un effet important (Test d'Adonis, $R^2 = 0,09$; $P < 0,001$) (figure 3a), mais cet effet peut être aussi relié à la ration, la qualité nutritionnelle des ensilages ne pouvant être identique d'une année à l'autre. Des différences dans les communautés microbiennes en fonction de la classe d'EA des animaux au sein de chaque régime alimentaire ont été aussi mises en évidence (figures 3b et 3c). Par exemple, dans le régime à base d'ensilage d'herbe, bien que l'année soit le principal facteur explicatif des différences de composition de la communauté microbienne, la classe d'EA des animaux avait aussi un effet significatif (Test d'Adonis, $R^2 = 0,09$; $P = 0,04$) (figure 3b). De même,

une interaction année \times classe d'EA des animaux a été mise en évidence dans le régime à base d'ensilage de maïs (Test d'Adonis, $R^2 = 0,09$; $P = 0,036$) (figure 3c).

La recherche d'associations entre le phénotype CMJR et les données de taxonomie microbienne a révélé une plus grande abondance des familles de *Lachnospiraceae* (+ 4 %) et *Veillonellaceae* (+ 15 %) chez les animaux plus efficaces (P ajusté $< 0,05$). De plus, dans le régime à base d'ensilage d'herbe, la famille des *Acidobacteriaceae* n'était présente que chez les animaux efficaces (P ajusté $< 0,05$). *Veillonellaceae* et *Lachnospiraceae* ont été déjà associées avec l'EA des animaux mais le type d'interaction reste contradictoire (Andrade *et al.*, 2022 ; Li *et al.*, 2019 ; Myer *et al.*, 2015). Un lien faible entre le microbiote du rumen et l'EA a été établi dans cet essai, mais il n'est pas possible de déterminer une relation de causalité. Aussi, la variabilité du phénotype CMJR peut avoir une origine multi-causale et une relation indirecte avec le microbiote. Par exemple, une forte corrélation positive entre MS ingérée et CMJR existe par construction (CMJR étant le résidu d'un modèle, elle est corrélée à la variable dépendante MS ingérée), et la MS ingérée est associée à de multiples modifications du microbiote liées à la vitesse de passage des aliments dans le rumen et le renouvellement microbien (Zhang *et al.*, 2017, Martínez *et al.*, 2009). Toutefois, nous n'avons pas mis en évidence de différences significatives dans les concentrations et le profil des acides gras volatils du rumen entre les deux classes d'EA des animaux ($P > 0,05$).

En conclusion, les facteurs associés à l'alimentation (type et qualité nutritionnelle) étaient les principaux facteurs de variation du microbiote du rumen dans notre étude. Aussi, le phénotype d'EA (CMJR positif vs négatif), au sein de chaque régime a révélé la présence de consortia microbiens légèrement différents, mais il est encore difficile de savoir si ces réorganisations du microbiote sont à l'origine du phénotype CMJR ou associées à l'interaction des multiples variables participant à la fermentation ruminale. L'absence d'un effet de la classe d'EA des animaux sur le profil de fermentation ruminale, la digestibilité de la ration et l'abondance de la plupart des familles taxonomiques dans

Figure 3. Analyse de la redondance de la communauté microbienne du rumen de jeunes bovins efficaces (CMJR négative) ou inefficaces (CMJR positive) recevant une ration à base d'ensilage d'herbe ou à base d'ensilage de maïs.



L'expérimentation a été conduite sur deux années successives : 2019 et 2020.

a) Effet de la ration et de l'année expérimentale sur la structure de la communauté microbienne du rumen représenté par analyse de redondance (RDA). Les données « régime », « année », « MSI, matière sèche ingérée » et CMJR (flèche rouge), utilisées comme variables explicatives, représentent 25,3 % de la variance de la communauté microbienne du rumen dans les deux premiers axes (RDA1 et RDA2).

b) Effet de la CMJR sur la communauté microbienne du rumen, uniquement chez les animaux recevant la ration à base d'ensilage d'herbe.

c) Effet de la CMJR sur la communauté microbienne du rumen, uniquement chez les animaux recevant la ration à base d'ensilage de maïs. Le NMDS (Non-metric multidimensional scaling) trace les données de position dans un espace 2D (axes NMDS1 et NMDS2, les valeurs sont arbitraires) en fonction de leur indice de dissimilarité (indice de dissimilarité de Bray – Curtis). Des symboles différents dans les figures représentent des animaux dans chaque condition expérimentale. Régime à base d'ensilage d'herbe : CMJR négatif – 2019 (n = 3), CMJR positif – 2019 (n = 4) ; CMJR négatif – 2020 (n = 4), CMJR positif – 2020 (n = 4) ; Test d'Adonis, effet de l'année : $R^2 = 0,20$, $P < 0,001$; effet du CMJR : $R^2 = 0,09$, $P = 0,04$; interaction année \times CMJR : $R^2 = 0,10$, $P = 0,018$. Régime à base d'ensilage de maïs : CMJR négatif – 2019 (n = 4), CMJR positif – 2019 (n = 3), CMJR négatif – 2020 (n = 4), CMJR positif – 2020 (n = 4). Test d'Adonis, effet de l'année : $R^2 = 0,24$, $P < 0,001$; effet CMJR : $R^2 = 0,07$, $P = 0,116$; interaction année \times CMJR : $R^2 = 0,09$, $P = 0,036$.

le rumen convergent pour considérer que le rôle du microbiote ruminal serait trop limité dans cette étude (EffiScience) pour expliquer les variations d'EA entre individus. Étant donné le faible nombre d'animaux utilisés ici, il s'avère essentiel à l'avenir d'utiliser des méthodes plus performantes (métagénomique, méta-transcriptomique) ou une approche de méta-analyse qui intégrerait un plus grand nombre d'animaux, et un plus large éventail de régimes alimentaires et de races, pour mieux comprendre le possible rôle du microbiote sur les variations individuelles de l'EA chez les jeunes bovins.

2. Relations entre les mécanismes métaboliques et les variations individuelles de l'efficacité alimentaire

■ 2.1. Dépenses énergétiques

La principale perte d'énergie survenant entre l'énergie des aliments ingérés et le dépôt d'énergie dans le gain de l'animal est la production de chaleur (50 % de l'énergie brute en moyenne

chez le ruminant en croissance – engraissement ; Vermorel & Bickel, 1980). La quantité de chaleur produite par l'animal dépend essentiellement des dépenses énergétiques associées, par ordre d'importance, à i) l'entretien de l'organisme, c'est-à-dire la production de chaleur d'un animal à jeun lorsque l'énergie contenue dans les réserves corporelles est mobilisée pour la survie de l'animal, ii) chez l'animal nourri, l'énergie perdue lors de l'utilisation métabolique des nutriments absorbés pour couvrir les dépenses énergétiques liées à l'entretien de l'organisme (*extra-chaleur associée à l'en-*

retien, inversement proportionnelle au coefficient métabolique km ; INRA, 2018) et à sa production (*extra-chaueur associée au gain*, inversement proportionnelle au coefficient métabolique kpf ; INRA, 2018) et *iii*) l'utilisation de l'énergie brute des aliments par les microorganismes du rumen (chaueur de fermentation). Il en résulte ainsi que le principal déterminant évoqué dans la littérature pour expliquer la variabilité animale pour le phénotype CMJR est une utilisation plus efficiente de l'énergie ingérée avec une production de chaueur inférieure. Étant donné l'impossibilité de mobiliser des méthodes de référence pour mesurer les dépenses énergétiques des animaux dans le programme BEEFALIM 2020, nous avons cherché à les évaluer indirectement par différentes approches.

Deux méthodes indirectes ont été testées dans le projet EffiScience (tableau 1) pour estimer les dépenses énergétiques de 32 jeunes bovins extrêmes selon la CMJR et sélectionnés dans une population de 100 animaux recevant pour une moitié des régimes à base d'ensilage d'herbe et pour l'autre moitié de maïs. La première méthode a consisté à estimer la production de chaueur à partir de l'équation proposée par Brouwer (1965) en utilisant d'une part, les données de consommation d'oxygène (O_2) et d'émissions de CO_2 et CH_4 que nous avons mesurées par GreenFeed au cours de l'engraissement (Bes *et al.*, 2022), et d'autre part, les données d'excrétion urinaire d'énergie (proportionnelle à l'azote excrété, g/j) mesurée en stalle de digestibilité (Guarnido-Lopez *et al.*, 2022a). La seconde méthode a consisté à calculer les quantités d'énergie retenues sous forme de lipides et de protéines au cours de l'engraissement à partir des estimations de composition corporelle réalisées au début de l'engraissement et à l'abattoir chez ces mêmes animaux (Guarnido-Lopez *et al.*, 2022a), puis à les soustraire de la quantité totale d'énergie métabolisable ingérée, cette dernière étant déterminée à partir des mesures directes d'ingestion, de digestibilité de l'énergie et de production de CH_4 . La composition corporelle a été estimée à partir du diamètre des adipocytes sous-cutanés prélevés par biopsie au début de l'engraissement ou à partir de

la dissection de la sixième côte réalisée à l'abattoir (Guarnido-Lopez *et al.*, 2022a). Seules des données individuelles ont été utilisées pour les calculs. Les deux méthodes n'ont pas donné des résultats comparables, avec une production de chaueur 6 % plus élevée lorsqu'elle était estimée avec les données de composition corporelle. La méthode basée sur l'estimation de la composition corporelle des animaux a permis de confirmer les résultats d'autres études de la littérature (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2018a), à savoir une production de chaueur plus importante (+ 4 %) chez les animaux inefficients et ce quel que soit le régime alimentaire utilisé. En revanche, les conclusions obtenues à partir de la méthode basée sur l'équation de Brouwer (1965) ont suggéré une production de chaueur statistiquement similaire ($P > 0,05$) entre les deux groupes d'animaux (efficents vs inefficients) mais numériquement aussi plus élevée chez les animaux inefficients (+ 3 %). Sachant que la consommation en O_2 contribue en moyenne pour 75 % au calcul de la production de chaueur selon l'équation de Brouwer (1965), on peut émettre l'hypothèse que les mesures de consommation d' O_2 réalisées par le GreenFeed (ponctuelles et non pas continues) ne sont pas assez sensibles pour mettre en évidence les différences attendues de consommation d' O_2 entre animaux extrêmes selon la CMJR. Ainsi, bien qu'une forte corrélation positive entre les quantités ingérées d'aliment et consommations d' O_2 ait été retrouvée dans ce dispositif ($r = 0,77$; $P < 0,001$), les écarts de 10 % d'ingestion entre extrêmes n'ont été associés qu'à 3 % d'écart sur la consommation d' O_2 mesurée par GreenFeed. Notre dispositif expérimental ne permettait pas d'étudier l'influence des différences d'ingestion sur la relation entre dépense énergétique et l'EA. Néanmoins, l'étude réalisée par Nkrumah *et al.* (2006) chez le jeune bovin en engraissement avait conclu que les différences de production de chaueur entre les animaux extrêmes selon la CMJR n'étaient pas expliquées uniquement par des différences d'ingestion.

Les résultats obtenus dans le programme BEEFALIM 2020 diffèrent légèrement selon la méthode d'esti-

mation de la production de chaueur. Seule la méthode basée sur la rétention d'énergie dans le gain à partir des données d'abattoir a permis de confirmer statistiquement une production de chaueur plus faible chez les animaux les plus efficients. Nous considérons néanmoins cette différence comme faible par rapport à d'autres études. Des études mobilisant des méthodes de référence (chambres respiratoires) pour évaluer la production de chaueur des animaux extrêmes selon la CMJR à différents niveaux d'ingestion sont donc indispensables.

■ 2.2. Rôle de la partition de l'azote et du métabolisme protéique

Les animaux les plus efficients selon la CMJR devraient avoir une efficence d'utilisation de l'azote (EUA ; azote retenu/azote ingéré) plus élevée par rapport à celle des animaux les moins efficients étant donné leur plus faible ingestion d'azote alimentaire pour un gain de poids et une rétention protéique similaires (Castro Bulle *et al.*, 2007). D'un point de vue physiologique, une EUA supérieure pour les animaux les plus efficients est aussi attendue car l'ingestion plus faible de ces animaux devrait entraîner des pertes fécales endogènes plus faibles ainsi qu'un catabolisme hépatique d'acides aminés diminué (INRA, 2018), les deux processus étant associés à une meilleure EUA. Toutefois, à notre connaissance, aucune étude réalisée chez le bovin en engraissement n'a réussi à mettre en évidence des différences d'EUA entre animaux extrêmes selon la CMJR.

a. Méthodes de référence pour évaluer la partition de l'azote

Dans le projet EffiScience (tableau 1) nous avons déterminé le bilan azoté (proportion de l'azote ingéré retrouvée dans les fèces, les urines et retenue dans le gain) de 32 jeunes bovins logés en cages de digestibilité pendant 15 jours, avec 5 jours d'adaptation et 10 jours de mesure (Guarnido-Lopez *et al.*, 2022a). Ces animaux ont subi, à la suite du bilan azoté, un test permettant d'évaluer la vitesse de renouvellement des protéines pendant plusieurs semaines

par une méthode isotopique développée dans notre équipe (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2019) puis ont été abattus pour estimer le dépôt de muscle et gras corporels à partir de la dissection de la sixième côte (Robelin & Geay, 1975) permettant ensuite de calculer l'EUA moyenne sur environ 200 jours.

Les résultats du bilan azoté en cage de digestibilité ont montré que l'excrétion d'azote urinaire et fécale, tout comme l'azote ingéré étaient plus bas chez les animaux efficaces ($P \leq 0,01$). Cependant, nous n'avons trouvé qu'une différence numérique faible (environ 7 % en moyenne pour les deux régimes) et non significative pour l'EUA calculée à partir des données du bilan azoté, ce qui suggérait une moindre excrétion totale d'azote vers l'environnement chez les animaux efficaces, expliquée principalement par une plus faible ingestion d'azote. Les résultats d'une étude réalisée par notre équipe (Bellagi *et al.*, 2022) dans le cadre du projet SmartCow nous ont permis de conclure que la méthode basée sur le calcul d'un bilan azoté pendant 10 jours en cage de digestibilité n'est probablement pas adaptée pour mettre en évidence les faibles différences d'EUA qui existent entre animaux extrêmes selon la CMJR. Il s'agit probablement d'une limite méthodologique de la méthode de référence qui ne permettrait pas de mettre en évidence des différences individuelles de l'azote retenu chez des animaux en croissance sur une durée aussi courte (10 jours). En parallèle, nous avons mis en place une autre méthode pour estimer l'EUA sur un pas de temps beaucoup plus long (environ 200 jours) grâce à l'estimation de la composition corporelle en début et fin d'engraissement à partir de la taille d'adipocytes prélevés par biopsie et de la dissection de la sixième côte réalisée à l'abattage, respectivement. L'EUA, calculée à partir de la rétention protéique estimée par cette approche et la quantité d'azote ingéré mesurée pendant 200j, a montré une tendance à être supérieure (+ 11 % en moyenne ; $P = 0,08$) chez les animaux efficaces selon la CMJR et quel que soit le régime alimentaire utilisé (Guarnido-Lopez *et al.*, 2022a).

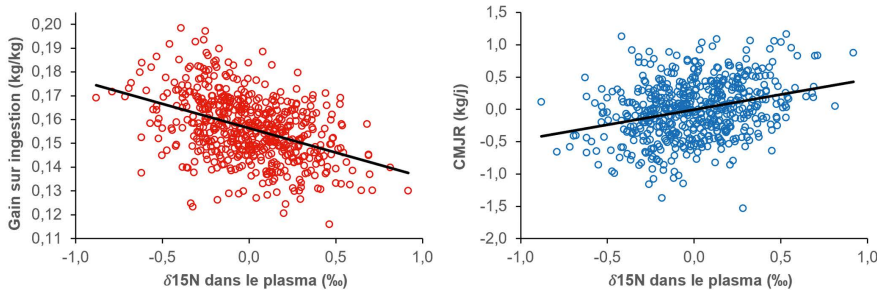
b. Biomarqueurs de l'efficacité d'utilisation de l'azote alimentaire

Dans le programme BEEFALIM 2020, nous avons mobilisé un biomarqueur d'EUA chez le ruminant : l'abondance naturelle de l'isotope lourd de l'azote (^{15}N) mesurée dans les protéines animales (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2018b). Tous les organismes s'enrichissent naturellement en ^{15}N par rapport à leur régime alimentaire, du fait des phénomènes de fractionnement isotopique de l'azote qui s'opèrent dans les voies métaboliques associées à l'excrétion d'azote urinaire, produit souvent appauvri en ^{15}N (Sponheimer *et al.*, 2003). Au cours d'une réaction biochimique, le fractionnement isotopique est responsable d'une composition isotopique différente entre un substrat et son produit métabolique. Ce fractionnement isotopique résulte d'une affinité enzymatique plus élevée pour les composés contenant l'isotope le plus léger (^{14}N) que pour ceux contenant l'isotope le plus lourd (^{15}N). À une échelle plus globale, ce phénomène est responsable d'une discrimination isotopique de l'azote entre le régime alimentaire et les protéines de l'animal ($\Delta^{15}\text{N}$) d'autant plus marquée que l'EUA diminue (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2018b ; Correa-Luna *et al.*, 2022). Chez le ruminant, il a été suggéré que le métabolisme de l'azote par les bactéries du rumen et le catabolisme hépatique d'acides aminés, tous les deux participant à l'EUA, sont aussi à l'origine des variations du $\Delta^{15}\text{N}$. Ce biomarqueur isotopique a été évalué dans le programme BEEFALIM 2020 à la fois pour tester son potentiel de prédiction des variations individuelles d'EA et pour évaluer le lien qui existe entre l'EUA et la CMJR chez le bovin en engraissement. Nous avons montré le potentiel de ce biomarqueur à prédire les variations individuelles de l'EA mesurée comme le rapport entre le gain de poids et l'ingestion sur un même régime ($n = 54$; Meale *et al.*, 2017) puis confirmé ultérieurement avec des régimes contrastés ($n = 24$; Nasrollahi *et al.*, 2020). Cependant, du fait des effectifs peu élevés dans ces deux dispositifs, aucune différence significative dans les valeurs d'abondance naturelle en ^{15}N n'avait été trouvée entre animaux extrêmes selon

la CMJR, malgré une différence numérique de + 4 % qui suggérait une meilleure EUA chez les animaux efficaces selon la CMJR. Lorsque cette même approche a été appliquée à des effectifs plus conséquents ($n = 588$ jeunes bovins), une corrélation ($r = 0,32$) significative a été trouvée entre ce biomarqueur d'EUA et les valeurs de la CMJR (Guarnido-Lopez *et al.*, 2021) mais moins forte toutefois que celle mise en évidence avec des critères d'EA basés sur des ratios ($r = -0,45$) (figure 4). Ces analyses réalisées sur des cohortes de taille importante nous ont aussi servi à démontrer que l'EUA estimée à partir de ce biomarqueur est un phénotype héritable ($h^2 = 0,28$) et corrélé phénotypiquement à la CMJR. Un classement des animaux ayant les valeurs les plus élevées (neuvième décile) et moins élevées (premier décile) de ce biomarqueur a permis d'observer des valeurs significativement différentes pour la CMJR (0,27 kg/j vs - 0,20 kg/j en moyenne) et pour le rapport gain sur ingestion (0,15 kg/kg vs 0,17 kg/kg en moyenne). Cette approche pourrait permettre d'identifier des animaux les plus et les moins efficaces au sein d'un lot à des fins de sélection et de moduler les apports alimentaires en fonction du phénotype dans le cadre d'une alimentation de précision. Il s'agirait ainsi de donner des régimes plus riches en protéines aux animaux ayant une EA prédite plus élevée (CMJR négatif) comme proposée par Soleimani *et al.* (2021) chez le porc. Le prélèvement de sang, souvent réalisé dans les centres de rassemblement de brouards à des fins sanitaires, pourrait également être utilisé pour analyser ce biomarqueur isotopique et orienter précocement l'alimentation des jeunes bovins dans les ateliers d'engraissement.

Pour approfondir la compréhension des liens entre le métabolisme protéique et l'EA chez le ruminant, nous avons complété les analyses d'abondance naturelle en ^{15}N en ciblant les acides aminés des protéines plasmatiques. En effet, d'après différentes études réalisées par les écologues marins (Chikaraishi *et al.*, 2009), certains acides aminés sont plus susceptibles de s'enrichir naturellement en isotope 15 de l'N lors du métabolisme alors que

Figure 4. Relations entre l'efficacité d'utilisation de l'azote estimée par l'abondance naturelle en ^{15}N dans les protéines plasmatiques et le rapport gain sur ingestion (graphique à gauche ; données ajustées par cohorte et régime) ou consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR ; graphique à droite) chez les jeunes bovins charolais phénotypés dans le programme BEEFALIM 2020 (D'après Guarnido-Lopez *et al.*, 2021).



Les animaux ayant une efficacité alimentaire moins élevée utilisent l'azote alimentaire de façon moins efficace autant sur le critère gain sur ingestion ($n = 588$; $P < 0,001$; $r = -0,45$) que sur la CMJR ($n = 588$; $P < 0,001$; $r = 0,32$). La notation $\delta^{15}\text{N}$ fait référence à l'abondance naturelle en ^{15}N de l'animal (plasma) non corrigée par celle du régime (petit et non pas grand delta car la comparaison est faite pour des animaux consommant le même régime). Les valeurs sont centrées par rapport à la moyenne du groupe contemporain (individus phénotypés au même moment, dans la même case et avec le même régime alimentaire). Une valeur négative de $\delta^{15}\text{N}$ traduit une abondance naturelle en ^{15}N plus faible que la moyenne du groupe contemporain et à l'inverse.

d'autres ne seraient pratiquement pas modifiés. La nature « transaminable » des acides aminés, c'est-à-dire leur capacité à subir un transfert de leur groupe amine (contenant l'azote) lors de la néosynthèse d'autres acides aminés, serait une étape clé à l'origine du fractionnement isotopique de l'azote (O'Connell, 2017). Les transaminations jouent un rôle crucial dans le catabolisme des acides aminés. Des études ont montré que plus le taux de transaminations des acides aminés est élevé, moins l'organisme est capable d'épargner l'azote (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2020b). Chez 48 jeunes bovins extrêmes en CMJR issus d'une cohorte de 364 jeunes bovins (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2020b) l'abondance naturelle en ^{15}N des acides aminés dits « transaminables » (par exemple, la valine) est significativement inférieure chez les animaux efficaces. Nous avons conclu à partir de ces résultats que les animaux efficaces selon la CMJR semblent avoir un métabolisme économe en azote car le taux de transamination des acides aminés semble diminuer au regard des signatures isotopiques d'acides aminés potentiellement transaminables. Cette conclusion est étayée par une activité des transaminases hépatiques et musculaires plus élevée chez les animaux inefficaces d'après une analyse post mortem réalisée sur les animaux les

plus extrêmes du dispositif EffScience (Guarnido-Lopez *et al.*, 2022b).

Ces résultats étaient en cohérence avec ceux obtenus avec l'EUA mesurée par la méthode de référence sur 200 jours. L'ensemble des résultats obtenus sur le volet concernant la partition de l'azote dans le programme BEEFALIM 2020 (méthodes de référence et biomarqueurs) nous indiquent que les jeunes bovins en engraissement plus efficaces utilisent mieux l'azote ingéré pour la rétention de protéines corporelles, et ce quel que soit le régime alimentaire utilisé. Cela se traduit à la fois par une économie de protéines alimentaires pendant toute la phase d'engraissement et par une réduction des quantités d'azote excrétées vers l'environnement.

c. Méthodes indirectes pour évaluer le turnover protéique

Nous avons ensuite voulu comprendre les mécanismes à l'origine d'une EUA supérieure chez les animaux efficaces en ciblant l'étude du turnover protéique, mécanisme phare d'après la littérature pour expliquer les différences d'EA entre individus (Richardson & Herd, 2004 ; Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2018a). En effet, la vitesse de renouvellement des protéines tissulaires est un mécanisme consommateur d'énergie,

la synthèse protéique étant à elle seule responsable de 23 % de la dépense énergétique des ruminants (Caton *et al.*, 2000). De plus, un taux de renouvellement protéique plus élevé diminuerait l'EUA : la dégradation des protéines nécessaires au renouvellement des tissus favorise un flux d'acides aminés vers le catabolisme (Bequette, 2003). Un lien négatif entre la vitesse du renouvellement protéique et l'EUA semble tout à fait cohérent d'un point de vue biologique. Nous émettons comme hypothèse un taux de renouvellement protéique associé négativement à l'EUA et à l'EA des animaux.

Nous avons développé une méthode indirecte pour évaluer le turnover protéique qui remplace les méthodes de références basées sur des perfusions de traceurs et prélèvements de sang répétés sur des temps courts (6-12h). La méthode consiste à évaluer la vitesse à laquelle un pool revient à son état initial en termes d'abondance en ^{15}N suite à l'arrêt d'un enrichissement artificiel créé par l'administration d'urée marquée au ^{15}N pendant plusieurs jours (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2019). L'hypothèse était qu'un taux de renouvellement des protéines élevé est associé à un retour à l'état initial plus rapide. Sur le dispositif EffScience, nous n'avons pas constaté de différences de turnover protéique au niveau du corps entier entre les deux groupes extrêmes selon CMJR (Guarnido-Lopez *et al.*, 2022a). Cependant, un taux de synthèse protéique plus faible dans les protéines du plasma (-11% ; $P < 0,05$), d'origine majoritairement hépatique, a été observé uniquement chez les animaux efficaces recevant un régime riche en amidon. En complément, nous avons mesuré un marqueur de la dégradation protéique du muscle squelettique chez le bovin (le rapport 3-méthylhistidine/créatinine) en analysant ces composés dans les urines excrétées. Cette approche a suggéré un taux de dégradation des protéines musculaires plus important ($+17\%$; $P < 0,05$) chez les animaux efficaces selon la CMJR, encore une fois uniquement avec les régimes riches en amidon.

Les résultats obtenus dans le projet Effitool-plus (48 animaux extrêmes)

sont en accord avec certains résultats obtenus dans le projet EffiScience (32 animaux extrêmes) : les concentrations plasmatiques des acides aminés ramifiés (Leu, Ile, Val) et de l'insuline, ayant un rôle de signalisation de la synthèse protéique (Laplante & Sabatini, 2009), ainsi que l'épaisseur de gras sous-cutané mesurée par échographie étaient plus élevées chez les animaux les moins efficaces mais uniquement lorsqu'ils étaient alimentés avec un régime glucogénique riche en amidon. Un lien entre le taux de synthèse protéique *via* la voie mTOR (voie de signalisation cellulaire qui régule la croissance et le métabolisme cellulaire) et la lipogenèse a été ainsi évoqué pour expliquer les différences d'EA entre animaux alimentés avec des régimes riches en amidon. Cette étude a été la première à suggérer l'existence d'une association entre certains mécanismes biologiques et l'EA qui pourraient, dans une certaine mesure, être dépendants du type de régime utilisé pour engraisser les jeunes bovins. Des mécanismes régime-dépendants pourraient être responsables de la faible répétabilité dans le classement sur la CMJR des animaux lorsqu'on change la nature du régime alimentaire comme démontré chez le jeune bovin en engraissement (Lahart *et al.*, 2020) et la vache laitière (Fischer *et al.*, 2022).

Une approche métabolomique similaire sur le plasma sanguin des génisses les plus extrêmes en CMJR du programme BEEFALIM 2020 (n = 48 génisses du projet Effitool-plus ; [tableau 1](#)) et alimentées avec des régimes encore plus fibreux, a permis de confirmer l'association positive entre les concentrations des acides aminés (AA) ramifiés et la CMJR. De nombreuses études ont également rapporté une association entre la concentration d'AA ramifiés et la CMJR chez le ruminant (Foroutan *et al.*, 2020 ; Touitou *et al.*, 2022). Étant donné la forte corrélation existante entre l'ingestion d'azote (PDI) et les concentrations plasmatiques des AA ramifiés (Patton *et al.*, 2015), il n'est pas possible dans les études publiées d'écarter un rôle de l'ingestion dans l'association entre ces métabolites et la CMJR. Cependant une étude permet de suggérer une association qui reste

indépendante du niveau d'ingestion : la voie de dégradation des AA ramifiés a été la seule identifiée dans une méta-analyse faite à partir des études de pangénomique (GWAS) réalisées chez des bovins à viande extrêmes selon la CMJR (Duarte *et al.*, 2019). Étant donné que l'association dans l'étude de Duarte *et al.* (2019) a été faite au niveau des régions du génome (information fixe non influencée par l'ingéré) et non pas du métabolome (susceptible d'être impacté par l'ingéré), nous considérons que cette voie constituerait donc un mécanisme associé aux différences d'EA entre animaux indépendamment de l'influence des quantités ingérées. Nous n'avons pas réalisé d'analyses permettant d'évaluer l'utilisation de l'azote au niveau ruminal sur ce dispositif. Toutefois, nos résultats suggèrent que le lien positif entre l'EA et l'EUA chez des animaux alimentés avec des régimes riches en cellulose pourrait avoir une origine ruminale plutôt que métabolique comme constaté chez les animaux alimentés avec des régimes riches en amidon. Les résultats de l'étude métabolomique du projet Effitool-plus (Jorge-Smeding *et al.*, 2021) ont mis en évidence une différence entre animaux extrêmes en EA pour les concentrations plasmatiques de certains triglycérides contenant des acides gras à chaîne impaire (C17 ; acide margarique d'origine ruminale) beaucoup plus élevées lorsque les animaux étaient alimentés avec les régimes à base de cellulose. Il est important de noter que la teneur plasmatique ou dans le lait de ces acides gras à chaîne impaire a été corrélée à la synthèse de protéines microbiennes dans le rumen (Vlaeminck *et al.*, 2005), un mécanisme fortement corrélé à l'EUA des ruminants (INRA, 2018).

L'ensemble des résultats de ce volet suggère que des régulations métaboliques pour ralentir le métabolisme protéique (anabolisme et catabolisme) s'opèrent chez les animaux efficaces, mais que ce phénomène serait plus marqué lorsque les animaux ingèrent des régimes riches en amidon. De plus, ce lien ne serait pas forcément expliqué par les différences d'ingestion couramment observées entre animaux extrêmes en CMJR. Des études complémentaires

sont nécessaires pour confirmer si une meilleure utilisation de l'azote au niveau ruminal pourrait être à l'origine d'une meilleure EA chez des animaux consommant des régimes riches en fibres.

d. Étude moléculaire des voies de signalisation de la synthèse et dégradation protéique

Étant donné les résultats obtenus avec les approches isotopique et métabolomique préalablement décrites, nous avons analysé certaines voies de signalisation de la synthèse et dégradation protéique sur des échantillons de tissus hépatiques et musculaires prélevés chez des animaux extrêmes sur leur CMJR. Compte tenu de l'influence importante du pic postprandial de nutriments sur la signalisation de ces voies, et dans un souci d'essayer d'isoler la possible influence du niveau d'ingestion sur la relation entre le turnover protéique des tissus et le phénotype CMJR, nous avons choisi d'alimenter les animaux avant abattage (3h avant) avec exactement la même quantité d'aliment (2,5 kg/animal ; Guarnido-Lopez *et al.*, 2022b). Pour favoriser l'activation des voies métaboliques étudiées, nous avons privilégié la partie concentrée de la ration : un concentré riche en amidon pour les animaux alimentés avec le régime à base d'ensilage de maïs et un concentré riche en parois pour ceux recevant le régime à base d'ensilage d'herbe. Nos résultats montrent que lorsque l'apport de nutriments a été contrôlé et est identique pour tous les individus, la dégradation protéique dans le muscle et le foie ainsi que l'activité de la transaminase hépatique ALAT ont tendance à être diminuées chez les animaux efficaces alors que l'activation de la synthèse protéique serait augmentée. À la différence de l'étude *in vivo* qui l'a précédée, nous n'avons pas observé dans l'étude *post mortem* des régulations différentes entre régimes riches en fibres ou amidon. Étant donné que l'administration identique d'aliment avant abattage a été faite sous forme de concentrés (riche en amidon vs fibres), nous avons émis l'hypothèse que les caractéristiques physiques des deux rations utilisées en termes d'encombrement, vitesse de fermentation

et absorption de nutriments pourraient expliquer les différences observées entre régimes plutôt que la propre nature des nutriments.

■ 2.3. Composition corporelle et taille des organes

Nous avons analysé les données d'abattage de 112 jeunes bovins extrêmes issus des projets Effitool, Effitool-plus et EffiScience (tableau 1). En moyenne, nous avons trouvé que les animaux efficaces ont des rendements de carcasse plus élevés (quel que soit le type de régime) et des carcasses plus maigres (uniquement lorsque le régime était riche en amidon) que les animaux inefficaces. Aussi, le ratio muscle/gras mesuré au niveau de la 6^e côte était plus élevé (+ 30 %) chez les animaux efficaces consommant le régime à base d'ensilage de maïs (Guarnido-Lopez *et al.*, 2022a). Un rendement de carcasse plus élevé s'est traduit par des organes et viscères moins lourds (kg/kg poids vif vide) chez les animaux efficaces. Dans les deux études pour lesquelles le poids des organes a été mesuré, le poids du rumen était plus petit chez les animaux efficaces (Meale *et al.*, 2017 ; Guarnido-Lopez *et al.*, 2022a). Cependant, alors que dans l'étude de Meale *et al.* (2017) le cœur et la vessie avaient aussi un poids inférieur chez les animaux efficaces, c'était uniquement le cas de la tête dans l'étude de Guarnido-Lopez *et al.* (2022a). Nos résultats sont en accord avec ceux de la littérature : Taussat *et al.* (2019) ont démontré une corrélation phénotypique mais aussi génétique entre le rendement carcasse et la CMJR chez le bovin mâle charolais alors que Martin *et al.* (2019) ont observé des carcasses plus maigres et un cinquième quartier plus petit chez des vaches de réforme charolaises les plus efficaces selon la CMJR. Un tractus digestif moins lourd a aussi été trouvé dans plusieurs études chez le bovin en engraissement plus efficace (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2018a) avec notamment un rumen de taille plus petite. Étant donné que le taux métabolique des viscères est très élevé, une proportion plus importante de ces organes serait associée à une dépense énergétique plus élevée (Ortigue-Marty *et al.*, 2017). Une

analyse multivariée a révélé que, outre des tailles différentes du rumen, de la vessie et du cœur, les animaux les plus extrêmes du dispositif de l'étude de Meale *et al.* (2017) étaient caractérisés par un protéome plasmatique et des taux plasmatiques d'hormones différents (Cassar-Malek *et al.*, 2018). En effet, chez les animaux les plus efficaces, l'insulinémie, le taux d'IGF-1 (facteur de croissance insulino-mimétique de type 1) et l'abondance de protéines impliquées dans la réponse inflammatoire et immunitaire et dans le métabolisme des lipides étaient plus élevés, alors que l'abondance de l'hormone de croissance était plus faible (Cassar-Malek *et al.*, 2023). Cette approche a aussi identifié une combinaison de protéines, métabolites et poids d'organes qui discrimine les bovins efficaces et inefficaces.

Il est intéressant de noter que l'association négative entre l'état d'engraissement (dépôt lipidique) et l'EA souvent rapportée dans la littérature (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2018a) a été mise évidence dans le programme BEEFALIM 2020 uniquement lorsque des jeunes bovins étaient alimentés avec des régimes riches en amidon (Jorge-Smeding *et al.*, 2021 ; Guarnido-Lopez *et al.*, 2022a) ou avec des génisses proches du poids adulte (Jorge-Smeding *et al.*, 2022). L'insulinémie semble être une caractéristique métabolique qui pourrait expliquer pourquoi l'état d'engraissement des animaux n'est pas corrélé avec l'EA lorsque le régime est riche en fibres (Meale *et al.*, 2017 ; Jorge-Smeding *et al.*, 2021 ; Guarnido-Lopez *et al.*, 2022a). En effet, lorsque l'apport d'amidon dans le régime est important, les différences de quantités ingérées entraînent une absorption de glucose et une réponse insulino-mimétique contrastées entre les animaux efficaces et non efficaces. Cela peut affecter l'état d'engraissement des animaux en raison de l'action de l'insuline sur la lipogénèse, c'est-à-dire la synthèse de graisse, et de l'inhibition de la lipolyse, c'est-à-dire la dégradation des graisses stockées. Ainsi, les animaux consommant des régimes riches en amidon et ayant une EA contrastée présenteront des états d'engraissement différents.

Nos résultats confirment une augmentation du poids de carcasse au détriment des viscères chez les animaux efficaces et cela quel que soit le régime alimentaire. Ils suggèrent aussi une association positive entre la réponse insulino-mimétique, l'accrétion lipidique et le phénotype CMJR des animaux lorsque le régime est riche en amidon.

3. Limites de nos études et perspectives

Certains mécanismes susceptibles d'expliquer les variations d'EA entre animaux n'ont pas été étudiés ou présentés dans cette synthèse, qui est basée principalement sur les résultats obtenus dans le programme BEEFALIM 2020. Il s'agit par exemple du comportement alimentaire, de l'activité physique, des réponses inflammatoires et/ou immunitaires, du stress des animaux, de la respiration mitochondriale, du recyclage d'urée, de l'utilisation ruminale de l'azote alimentaire ou des phénomènes épigénétiques. Il s'avère important aussi de limiter nos conclusions à des races tardives et avec un fort potentiel de croissance musculaire comme la race charolaise utilisée dans le programme. Avec notre dispositif expérimental, il n'est pas possible d'exclure complètement la possibilité que des différences d'appétit ou de capacité d'ingestion soient à l'origine des variations d'EA entre les animaux, comme certains auteurs l'ont suggéré pour le bovin en engraissement (Lines *et al.*, 2014 ; Pitchford *et al.*, 2018). De plus, il est également possible qu'un effet rémanent de l'historique nutritionnel des animaux puisse avoir une influence sur les voies de signalisation étudiées, même chez les animaux ayant reçu la même quantité d'aliment juste avant l'abattage.

Des études contrôlées capables de discerner si les variations d'EA entre animaux sont dues à des régulations métaboliques (ou éventuellement digestives) et non pas à des différences d'appétit ou de capacité d'ingestion entre animaux seraient nécessaires. Des approches utilisant

Tableau 2. Synthèse des résultats obtenus dans le programme BEEFALIM 2020 sur la relation entre certains mécanismes biologiques (digestifs et métaboliques) et les variations d'efficacité alimentaire mesurée par la consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR) chez le bovin allaitant.

Mécanisme étudié	Relation avec l'efficacité alimentaire (CMJR)	Relation différente en fonction du régime ?	Différence maximale observée entre groupes d'animaux efficaces vs inefficaces (CMJR- vs CMJR+)
Digestibilité	Faible (mais significative)	Non	+ 2,5 % sur dMO (g/100 g) mesurée en stalle de digestibilité
Émission de méthane	Moyenne	Non	- 10 % sur CH ₄ (g/j) mesurée par Greenfeed*
Microbiote ruminal	Faible (mais significative)	Oui	+ 4 à + 15 % sur l'abondance ruminale des familles <i>Lachnospiraceae</i> et <i>Veillonaceae</i>
Dépense énergétique	Faible (mais significative)	Non	- 4 % sur la production de chaleur (kcal/j) estimée à partir de l'énergie retenue (données abattoir)
Partition de l'azote	Moyenne	Non	+ 11 % sur le rapport N retenu/N ingéré estimé à partir des protéines retenues (données abattoir)
Métabolisme protéique	Moyenne-forte	Oui	- 15 % sur le taux de dégradation (%/j) des protéines du muscle squelettique (régime maïs)
Composition corporelle	Moyenne-forte	Oui	- 12 % sur le poids du rumen (%PV) (régime maïs) + 30 % sur muscle/gras dans 6 ^e côte (régime maïs)

* Les mesures d'émissions de CH₄ ont été réalisées pour l'ensemble des individus phénotypés (n = 100) mais l'écart (%) renseigné ici a été calculé pour les animaux extrêmes (n = 32).

des lignées génétiques divergentes sur l'EA et alimentées à même niveau d'ingestion ou l'étude des déterminants biologiques par des approches génomiques permettraient d'y répondre. Finalement, pour évaluer la causalité d'un mécanisme sur les variations d'EA il serait souhaitable d'évaluer les changements du classement d'un animal lorsque l'intensité du mécanisme en question est modifiée expérimentalement.

Conclusion

Le **tableau 2** synthétise l'ensemble des résultats obtenus dans le programme BEEFALIM 2020 sur la relation entre les mécanismes digestifs-métaboliques et l'efficacité alimentaire mesurée selon la consommation moyenne journalière résiduelle.

Nous confirmons les conclusions des deux synthèses menées chez le bovin allaitant (Richardson & Herd, 2004 ; Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2018a) : certains mécanismes d'ordre métabolique ainsi que la composition corporelle des animaux seraient associés de façon plus forte aux variations d'EA que les mécanismes d'ordre digestif. La contribution du métabolisme protéique et de la composition corporelle aux différences d'efficacité alimentaire est d'autant plus importante que le régime est riche en amidon. Un renouvellement des protéines tissulaires plus lent semble expliquer le meilleur taux de conversion de l'azote alimentaire en muscle chez les animaux efficaces alimentés avec des régimes riches en amidon. Il reste à prouver l'influence des quantités ingérées sur le lien entre l'efficacité alimentaire et les mécanismes étudiés, ainsi que leur causalité.

Remerciements

Les auteurs remercient APIS-GENE pour le financement des différents projets ici présentés (Effitool, Effitool-plus, EffiScience et DDEA) et inclus dans le programme BEEFALIM 2020 ainsi que celui des projets de thèses de Pablo Guarnido Lopez et Agathe Bes. Ils remercient également le personnel des fermes expérimentales et le personnel technique et non permanent de l'UMR Herbivores pour leur implication dans le dispositif BEEFALIM 2020. Enfin nous remercions Pauline Martin pour la relecture critique et constructive de ce manuscrit ainsi que les deux lecteurs anonymes pour leurs suggestions et contributions visant à améliorer la qualité de l'article.

Références

- Andrade, B. G. N., Bressani, F. A., Cuadrat, R. R. C., Cardoso, T. F., Malheiros, J. M., de Oliveira, P. S. N., Petriani, J., Mourão, G. B., Coutinho, L. L., Reedy, J. M., Koltjes, J. E., Neto, A. Z., de Medeiros, S. R., Berndt, A., Palhares, J. C. P., Afli, H., & Regitano, L. C. A. (2022). Stool and ruminal microbiome components associated with methane emission and feed efficiency in Nelore beef cattle. *Frontiers in Genetics*, *13*, 812828 <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.812828>
- Andueza, D., Picard, F., Pourrat, J., de La Torre, A., Devant, E., Reynolds, C. K., & Cantalapedra-Hijar, G. (2020). *Faecal-NIRS for predicting animal-to-animal variation in feed organic matter digestibility in cattle*. 71st Annual Meeting of the European Federation of Animal Science, p. 508. Wageningen Academic Publishers. <https://hal.inrae.fr/hal-03085148>
- Bellagi, R., Baumont, R., Salis, L., Alcouffe, S., Cantalapedra-Hijar, G., & Nozière P. (2022). *Accuracy and length of digestibility and N balance measurement in beef cattle*. 73rd Annual Meeting of the European Federation of Animal Science, Porto, p. 336. Wageningen Academic Publishers. <https://doi.org/10.3920/978-90-8686-937-4>
- Bequette, B. J. (2003). Amino acid metabolism in animals: an overview. In: D'Mello, J. P. F. (Ed.) *Amino acids in animal nutrition* (p. 87–101). CABI Publishing eBooks. <https://doi.org/10.1079/9780851996547.0087>
- Bes, A., Nozière, P., Renand, G., Rochette, Y., Guarnido-Lopez, P., Cantalapedra-Hijar, G., & Martin, C. (2022). Individual methane emissions (and other gas flows) are repeatable and their relationships with feed efficiency are similar across two contrasting diets in growing bulls. *Animal*, *16*(8), 100583. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2022.100583>
- Brouwer, E. (1965). Report of sub-committee on constants and factors. In: Blaxter, K. L. (Ed) *Proceedings of the 3rd symposium on energy metabolism of farm animals* (p. 441–443). Academic Press.
- Cantalapedra-Hijar, G., Abo-Ismaïl, M., Carstens, G. E., Guan, L. L., Hegarty, R., Kenny, D. A., McGee, M., Plastow, G., Relling, A. E., & Ortigues-Marty, I. (2018a). Review: Biological determinants of between-animal variation in feed efficiency of growing beef cattle. *Animal*, *12*, s321–s335. <https://doi.org/10.1017/s1751731118001489>
- Cantalapedra-Hijar, G., Dewhurst, R. J., Cheng, L., Cabrita, A. R. J., Fonseca, A. J. M., Nozière, P., Makowski, D., Fouillet, H., & Ortigues-Marty, I. (2018b). Nitrogen isotopic fractionation as a biomarker for nitrogen use efficiency in ruminants: a meta-analysis. *Animal*, *12*(9), 1827–1837. <https://doi.org/10.1017/s1751731117003391>
- Cantalapedra-Hijar, G., Fouillet, H., Chantelauze, C., Khodorova, N., Bahloul, L., & Ortigues-Marty, I. (2019). The isotopic nitrogen turnover rate as a proxy to evaluate in the long-term the protein turnover in growing ruminants. *The Journal of Agricultural Science*, *157*(9–10), 701–710. <https://doi.org/10.1017/s0021859620000118>
- Cantalapedra-Hijar, G., Faverdin, P., Friggens, N. C., & Martin, P. (2020a). Efficience Alimentaire : comment mieux la comprendre et en faire un élément de durabilité de l'élevage. *INRAE Productions Animales*, *33*(4), 235–248. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2020.33.4.4594>
- Cantalapedra-Hijar, G., Guarnido, P., Schiphorst, A. M., Robins, R. J., Renand, G., & Ortigues-Marty, I. (2020b). Natural ¹⁵N abundance in specific amino acids indicates associations between transamination rates and residual feed intake in beef cattle. *Journal of Animal Science*, *98*(6). <https://doi.org/10.1093/jas/skaa171>
- Cassar-Malek, I., Cantalapedra-Hijar, G., Delavaud, A., & Bonnet, M. (2018). A candidate proteomic signature from the plasma of Charolais bulls to phenotype feed efficiency. 10th International Symposium on the Nutrition of Herbivores *Advances in Animal Biosciences*, *9*(3), 618. <https://doi.org/10.1017/S2040470018000146>
- Cassar-Malek, I., Imbert, A., Delavaud, A., Sauerwein, H., Bruckmaier, R., Cantalapedra-Hijar, G., & Bonnet, M. (2023). *Contribution of plasma proteins to the phenotypic signature of feed efficiency in Charolais bulls*. 74th Annual Meeting of the European Federation of Animal Science, Lyon, p. 490. Wageningen Academic Publishers.
- Castro Bulle, F. C. P., Paulino, P. V., Sanches, A. C., & Sainz, R. D. (2007). Growth, carcass quality, and protein and energy metabolism in beef cattle with different growth potentials and residual feed intakes. *Journal of Animal Science*, *85*(4), 928–936. <https://doi.org/10.2527/jas.2006-373>
- Caton, J. S., Bauer, M. L., & Hidari, H. (2000). Metabolic components of energy expenditure in growing beef cattle - review -. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, *13*(5), 702–710. <https://doi.org/10.5713/ajas.2000.702>
- Correa-Luna, M., Johansen, M., Nozière, P., Chantelauze, C., Nasrollahi, S.M., Lund, P., Larsen, M., Bayat, A.R., Crompton, L.A., Reynolds, C. K., Froidmont, E., Edouard, N., Dewhurst, R., Bahloul, L., Martin, C., & Cantalapedra-Hijar, G. (2022). Nitrogen isotopic discrimination as a biomarker of between-cow variation in the efficiency of nitrogen utilization for milk production: A meta-analysis. *Journal of Dairy Science*, *105*(6), 5004–5023. <https://doi.org/10.3168/jds.2021-21498>
- Chenost, M., & Boissau, J. M. (1985). Estimation de la digestibilité de l'herbe ingérée au pâturage à partir de l'azote fécal et de quelques autres paramètres fécaux. *Annales De Zootechnie*, *34*(2), 205–228. <https://doi.org/10.1051/animres:19850206>
- Chikaraishi, Y., Ogawa, N. O., Kashiyama, Y., Takano, Y., Suga, H., Tomitani, A., Miyashita, H., Kitazato, H., & Ohkouchi, N. (2009). Determination of aquatic food-web structure based on compound-specific nitrogen isotopic composition of amino acids. *Limnology and Oceanography-methods*, *7*(11), 740–750. <https://doi.org/10.4319/lom.2009.7.740>
- De La Torre, A., Andueza, D., Renand, G., Baumont, R., Cantalapedra-Hijar, G., & Nozière, P. (2019). Digestibility contributes to between-animal variation in feed efficiency in beef cows. *Animal*, *13*(12), 2821–2829. <https://doi.org/10.1017/s1751731119001137>
- Doreau, M., Arbre, M., Popova, M., Rochette, Y., & Martin, C. (2018). Linseed plus nitrate in the diet for fattening bulls: effects on methane emission, animal health and residues in offal. *Animal*, *12*(3), 501–507. <https://doi.org/10.1017/s1751731117002014>
- Duarte, D. A. S., Newbold, C. J., Detmann, E., Silva, F. F., Freitas, P.H.F., Veroneze, R., & Duarte, M.S. (2019). Genome-wide association studies pathway-based meta-analysis for residual feed intake in beef cattle. *Animal Genetics*, *50*(2), 150–153. <https://doi.org/10.1111/age.12761>
- Fischer, A., Delagarde, R., & Faverdin, P. (2018). Identification of biological traits associated with differences in residual energy intake among lactating Holstein cows. *Journal of Dairy Science*, *101*(5), 4193–4211. <https://doi.org/10.3168/jds.2017-12636>
- Fischer, A., Edouard, N., & Faverdin, P. (2019). Precision feed restriction improves feed and milk efficiencies and reduces methane emissions of less efficient lactating Holstein cows without impairing their performance. *Journal of Dairy Science*, *103*(5), 4408–4422. <https://doi.org/10.3168/jds.2019-17654>
- Fischer, A., Dai, X., & Kalscheur, K. F. (2022). Feed efficiency of lactating holstein cows is repeatable within diet but less reproducible when changing dietary starch and forage concentrations. *Animal*, *16*(8), 100599. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2022.100599>
- Foroutan, A., Fitzsimmons, C., Mandal, R., Berjanskii, M. V., & Wishart, D. S. (2020). Serum metabolite biomarkers for predicting residual feed intake (RFI) of young Angus bulls. *Metabolites*, *10*(12), 491. <https://doi.org/10.3390/metabo10120491>
- Freetly, H. C., Kuehn, L. A., Thallman, R. M., & Snelling, W. M. (2020). Heritability and genetic correlations of feed intake, body weight gain, residual gain, and residual feed intake of beef cattle as heifers and cows. *Journal of Animal Science*, *98*(1). <https://doi.org/10.1093/jas/skz394>
- Guarnido-Lopez, P., Ortigues-Marty, I., Taussat, S., Fossaert, C., Renand, G., & Cantalapedra-Hijar, G. (2021). Plasma proteins $\delta^{15}\text{N}$ vs plasma urea as candidate biomarkers of between-animal variations of feed efficiency in beef cattle: Phenotypic and genetic evaluation. *Animal*, *15*(8), 100318. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2021.100318>
- Guarnido-Lopez, P., Ortigues-Marty, I., Salis, L., Chantelauze, C., Bes, A., Nozière, P., & Cantalapedra-Hijar, G. (2022a). Protein metabolism, body composition and oxygen consumption in young bulls divergent in residual feed intake offered two contrasting forage-based diets. *Animal*, *16*(7), 100558. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2022.100558>

- Guarnido-Lopez, P., Ortigues-Marty, I., David, J., Delavaud, A., Bonnet, M., Polakof, S., & Cantalapiedra-Hijar, G. (2022b). Hepatic amino acid catabolism and muscle protein degradation decrease in efficient young bulls. 7th EAAP International Symposium on Energy and Protein Metabolism and Nutrition, Granada. *Animal - science proceedings*, 13(3), 261–262. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anscip.2022.07.025>
- Hernandez-Sanabria, E., Goonewardene, L. A., Wang, Z., Zhou, M., Moore, S. S., & Guan, L. L. (2013). Influence of Sire Breed on the Interplay among Rumen Microbial Populations Inhabiting the Rumen Liquid of the Progeny in Beef Cattle. *PLOS ONE*, 8(3), e58461. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058461>
- Huws, S. A., Creevey, C. J., Oyama, L. B., Mizrahi, I., Denman, S. E., Popova, M., Muñoz-Tamayo, R., Forano, E., Waters, S. M., Hess, M., Tapio, I., Smidt, H., Krizsan, S. J., Yáñez-Ruiz, D. R., Belanche, A., Guan, L., Gruninger, R. J., McAllister, T. A., Newbold, C. J., ... Morgavi, D. P. (2018). Addressing global ruminant agricultural challenges through understanding the rumen microbiome: past, present, and future. *Frontiers in Microbiology*, 9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02161>
- INRA (2018). *Alimentation des ruminants : Apports nutritionnels - Besoins et réponses des animaux - Rationnement - Tables des valeurs des aliments*. Éditions Quae. 728p. ISBN : 978-2-7592-2867-6.
- Johnson, K. A., & Johnson, D. E. (1995). Methane emissions from cattle. *Journal of Animal Science*, 73(8), 2483–2492. <https://doi.org/10.2527/1995.7382483x>
- Jorge-Smeding, E., Bonnet, M., Renand, G., Taussat, S., Graulet, B., Ortigues-Marty, I., & Cantalapiedra-Hijar, G. (2021). Common and diet-specific metabolic pathways underlying residual feed intake in fattening Charolais yearling bulls. *Scientific Reports*, 11(1), 24346. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-03678-x>
- Jorge-Smeding, E., Polakof, S., Bonnet, M., Durand, S., Centeno, D., Pétéra, M., Taussat, S., & Cantalapiedra-Hijar, G. (2022). Untargeted metabolomics confirms the association between plasma branched chain amino acids and residual feed intake in beef heifers. *PLoS ONE*, 17(11), e0277458. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0277458>
- Lahart, B., Prendiville, R., Buckley, F., Kennedy, E., Conroy, S. B., Boland, T. M., & McGee, M. (2020). The repeatability of feed intake and feed efficiency in beef cattle offered high-concentrate, grass silage and pasture-based diets. *Animal*, 14(11), 2288–2297. <https://doi.org/10.1017/s1751731120000853>
- Laisse, S., Baumont, R., Dusart, L., Gaudré, D., Rouillé, B., Benoit, M., Veyssat, P., Rémond, D., & Peyraud, J.-L. (2018). L'efficience nette de conversion des aliments par les animaux d'élevage : une nouvelle approche pour évaluer la contribution de l'élevage à l'alimentation humaine. *INRA Productions Animales*, 31(3), 269–288. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2018.31.3.2355>
- Laplante, M., & Sabatini, D. M. (2009). mTOR signaling at a glance. *Journal of Cell Science*, 122(20), 3589–3594. <https://doi.org/10.1242/jcs.051011>
- Li, F., Hitch, T. C. A., Chen, Y., Creevey, C. J., & Guan, L. L. (2019). Comparative metagenomic and meta-transcriptomic analyses reveal the breed effect on the rumen microbiome and its associations with feed efficiency in beef cattle. *Microbiome*, 7(1). <https://doi.org/10.1186/s40168-019-0618-5>
- Lines, D. S., Pitchford, W. S., Bottema, C. D. K., Herd, R. M., & Oddy, V. H. (2014). Selection for residual feed intake affects appetite and body composition rather than energetic efficiency. *Animal Production Science*, 58(1), 175–184. <https://doi.org/10.1071/an13321>
- Martin, P., Taussat, S., Vinet, A., Krauss, D., Maupetit, D., & Renand, G. (2019). Genetic parameters and genome-wide association study regarding feed efficiency and slaughter traits in Charolais cows. *Journal of Animal Science*, 97(9), 3684–3698. <https://doi.org/10.1093/jas/skz240>
- Martin, P., Taussat, S., Vinet, A., Launay, F., Dozias, D., Maupetit, D., Villalba, D., Friggens N., Renand, G. (2023). Précocité, efficacité et résilience des femelles allaitantes. In : Martin P., Cantalapiedra-Hijar G., & Baumont R. (Coord.), *Dossier : Efficience alimentaire des bovins allaitants, INRAE Productions Animales*, 36(3), 7300. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2023.36.3.7300>
- Martínez, M. E., Ranilla, M. J., Ramos, S., Tejido, M. L., & Carro, M. D. (2009). Effects of dilution rate and retention time of concentrate on efficiency of microbial growth, methane production, and ruminal fermentation in Rusitec fermenters. *Journal of Dairy Science*, 92(8), 3930–3938. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1975>
- Meale, S. J., Morgavi, D. P., Cassar-Malek, I., Andueza, D., Ortigues-Marty, I., Robins, R. J., Schiphorst, A. M., Migné, C., Pétéra, M., Laverroux, S., Graulet, B., Boudra, H., & Cantalapiedra-Hijar, G. (2017). Correction to exploration of biological markers of feed efficiency in young bulls. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 65(45), 9817–9827. <http://dx.doi.org/10.1021/acs.jafc.7b03503>
- Meir, Y. A. B., Nikbachat, M., Fortnik, Y., Jacoby, S., Levit, H., Adin, G., Cohen Zinder, M., Shabtay, A., Gershon, E., Zachut, M., Mabjeesh, S. J., Halachmi, I., & Miron, J. (2018). Eating behavior, milk production, rumination, and digestibility characteristics of high- and low-efficiency lactating cows fed a low-roughage diet. *Journal of Dairy Science*, 101(12), 10973–10984. <https://doi.org/10.3168/jds.2018-14684>
- Mercadante, M. E. Z., De Melo Caliman, A. P., Canesin, R. C., Bonilha, S. F. M., Berndt, A., Frighetto, R. T. S., Magnani, E., & Branco, R. H. (2015). Relationship between residual feed intake and enteric methane emission in Nelore cattle. *Revista Brasileira De Zootecnia*, 44(7), 255–262. <https://doi.org/10.1590/s1806-92902015000700004>
- Morgan, S. L., Neuendorff, D. A., Lewis, A. W., Banta, J. P., Forbes, T. D. A., Loyd, A. L., & Randel, R. D. (2010). Comparison of RFI evaluated as heifers with RFI reevaluated again as mature cows. *Journal of Dairy Science*, 93(Suppl. 1), 769–769.
- Morgavi, D. P., Cantalapiedra-Hijar, G., Eugène, M., Martin, C., Nozière, P., Popova, M., Ortigues-Marty, I., Muñoz-Tamayo, R., & Ungerfeld, E. M. (2023). Review: Reducing enteric methane emissions improves energy metabolism in livestock: Is the tenet right? *Animal*, 100830. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2023.100830>
- Mottet, A., De Haan, C., Falcucci, A., Tempio, G., Opio, C., & Gerber, P. (2017). Livestock: On our plates or eating at our table? A new analysis of the feed/food debate. *Global Food Security*, 14, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.gfs.2017.01.001>
- Myer, P. R., Smith, T. P. L., Wells, J. E., Kuehn, L. A., & Freetly, H. C. (2015). Rumen Microbiome from Steers Differing in Feed Efficiency. *PLoS ONE*, 10(6), e0129174. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129174>
- Nasrollahi, S., Meale, S. J., Morgavi, D. P., Schiphorst, A. M., Robins, R. J., Ortigues-Marty, I., & Cantalapiedra-Hijar, G. (2020). The origin of N isotopic discrimination and its relationship with feed efficiency in fattening yearling bulls is diet-dependent. *PLoS ONE*, 15(6), e0234344. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234344>
- Nkrumah, J. D., Okine, E. K., Mathison, G. W., Schmid, K., Li, C., Basarab, J. A., Price, M. A., Wang, Z., & Moore, S. S. (2006). Relationships of feedlot feed efficiency, performance, and feeding behavior with metabolic rate, methane production, and energy partitioning in beef cattle. *Journal of Animal Science*, 84(1), 145–153. <https://doi.org/10.2527/2006.841145x>
- O'Connell, T. C. (2017). 'Trophic' and 'source' amino acids in trophic estimation: a likely metabolic explanation. *Oecologia*, 184(2), 317–326. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3881-9>
- Ortigues-Marty, I., Cantalapiedra-Hijar, G., Vernet, J., & Nozière, P. (2017). De l'énergie de la ration à l'utilisation des nutriments chez les ruminants : quel rôle pour les tissus splanchniques ? *Cahiers de Nutrition et de Diététique*, 52(1), 45–53. <https://doi.org/10.1016/j.cnd.2016.09.005>
- Ortiz-Chura, A., Popova, M., Cantalapiedra-Hijar, G., & Morgavi, D. P. (2023). *Relationship between feed efficiency and rumen microbiota in feedlot bulls fed contrasting diets*. 74th Annual Meeting of the European Federation of Animal Science, Lyon, p. 628. Wageningen Academic Publishers.
- Patton, R. A., Hristov, A. N., Parys, C., & Lapierre, H. (2015). Relationships between circulating plasma concentrations and duodenal flows of essential amino acids in lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 98(7), 4707–4734. <https://doi.org/10.3168/jds.2014-9000>
- Pitchford, W. S., Lines, D. S., & Wilkes, M. J. (2018). Variation in residual feed intake depends on feed on offer. *Animal Production Science*, 58(8), 1414–1422. <https://doi.org/10.1071/an17779>
- Rajaei Sharifabadi, H., Naserian, A. A., Valizadeh, R., Nassiry, M. R., Bottje, W. G., & Redden, R. R. (2016). Growth performance, feed digestibility, body composition, and feeding behavior of high- and low-residual feed intake fat-tailed lambs under moderate feed restriction. *Journal of Animal Science*, 94(8), 3382–3388. <https://doi.org/10.2527/jas.2015-0196>

Richardson, E. C., & Herd, R. M. (2004). Biological basis for variation in residual feed intake in beef cattle. 2. Synthesis of results following divergent selection. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 44(5), 431–440. <https://doi.org/10.1071/ea02221>

Renand, G., Vinet, A., Decruyenaere, V., Maupetit, D., & Dozias, D. (2019). Methane and Carbon Dioxide Emission of Beef Heifers in Relation with Growth and Feed Efficiency. *Animals*, 9(12), 1136. <https://doi.org/10.3390/ani9121136>

Robelin, J., & Geay, Y. (1975). Estimation de la composition de la carcasse des taurillons à partir de la composition de la 6^e côte. *Bulletin Technique CRZV Theix-INRA*, 22, 41–44.

Sauvant, D., & Nozière, P. (2016). Quantification of the main digestive processes in ruminants: the equations involved in the renewed energy and protein feed evaluation systems. *Animal*, 10(5), 755–770. <https://doi.org/10.1017/s1751731115002670>

Soleimani, T., Hermes, S., & Gilbert, H. (2021). Economic and environmental assessments of combined genetics and nutrition optimization strategies to improve the efficiency of sustainable pork production. *Journal of Animal Science*, 99(3), skab051. <https://doi.org/10.1093/jas/skab051>

Sponheimer, M., Robinson, T., Ayliffe, L., Roeder, B., Hammer, J., Passey, B., West, A., Cerling, T., Dearing, D., & Ehleringer, J. (2003). Nitrogen isotopes in mammalian herbivores: hair $\delta^{15}\text{N}$ values from a controlled feeding study. *International Journal of Osteoarchaeology*, 13(1–2), 80–87. <https://doi.org/10.1002/oa.655>

Taussat, S., Saintilan, R., Krauss, D., Maupetit, D., Fouilloux, M.N., & Renand, G. (2019). Relationship between feed efficiency and slaughter traits of French Charolais bulls. *Journal of Animal Science*, 97(6), 2308–2319. <https://doi.org/10.1093/jas/skz108>

Taussat, S., Fossaert, C., Cantalapietra-Hijar, G., Griffon, L., Martin, P., & Renand, G. (2023). Paramètres génétiques de l'efficacité alimentaire et faisabilité d'une sélection en population bovine charolaise. In : Martin P., Cantalapietra-Hijar G., & Baumont R. (Coord.), *Dossier : Efficacité alimentaire des bovins allaitants*, INRAE Productions Animales, 36(3), 7330. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2023.36.3.7330>

Touitou, F., Tortereau, F., Bret, L., Marty-Gasset, N., Marcon, D., & Meynadier, A. (2022). Evaluation of the Links between Lamb Feed Efficiency and Rumen and Plasma Metabolomic Data. *Metabolites*, 12(4), 304. <https://doi.org/10.3390/metabo12040304>

Vanlierde, A., Dehareng, F., Mertens, A., Mathot, M., Lefevre, A., Morel, I., Renand, G., Rochette, Y., Picard, F., Martin, C., Andueza, D. (2022). *Estimation of methane eructed by dairy and beef cattle using faecal near-infrared spectra*. 73rd Annual Meeting of the European Federation of Animal Science, Porto, p. 333. Wageningen Academic Publishers. <https://doi.org/10.3920/978-90-8686-937-4>

Vermorel, M., & Bickel, H. (1980). Utilisation of feed energy by growing ruminants. *Annales De Zootechnie*, 29(Hors-série), 127–143. <https://doi.org/10.1051/animres:19800508>

Vlaeminck, B., Dufour, C., Van Vuuren, A. M., Cabrita, A. R. J., Dewhurst, R. J., Demeyer, D., & Fievez, V. (2005). Use of odd and Branched-Chain fatty acids in rumen contents and milk as a potential microbial marker. *Journal of Dairy Science*, 88(3), 1031–1042. [https://doi.org/10.3168/jds.s0022-0302\(05\)72771-5](https://doi.org/10.3168/jds.s0022-0302(05)72771-5)

Wilkinson, J. M. (2011). Re-defining efficiency of feed use by livestock. *Animal*, 5(7), 1014–1022. <https://doi.org/10.1017/s175173111100005x>

Zhang, X., Wang, W., Mo, F., La, Y., Li, C., & Li, F. (2017). Association of residual feed intake with growth and slaughtering performance, blood metabolism, and body composition in growing lambs. *Scientific Reports*, 7(1), 12681. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13042-7>

Résumé

Comprendre les mécanismes à l'origine des phénotypes d'intérêt en production animale est capital pour la sélection et l'alimentation des animaux. Dans le cadre du programme BEEFALIM 2020, qui visait à améliorer l'efficacité alimentaire chez le bovin allaitant, plusieurs expériences ont été menées pour étudier les mécanismes digestifs et métaboliques associés aux variations individuelles de l'efficacité alimentaire chez des jeunes bovins, génisses et vaches de race Charolaise. Pour évaluer les mécanismes digestifs et métaboliques impliqués, nous avons couplé des mesures directes à l'aide des méthodes de référence et des mesures indirectes à l'aide d'indicateurs (proxies et biomarqueurs). L'efficacité alimentaire était caractérisée par la consommation moyenne journalière résiduelle, définie comme la partie de l'ingestion de matière sèche mesurée qui n'est pas expliquée par les performances animales observées (poids vif, gain de poids et composition du gain). Les résultats obtenus confirment que certains mécanismes d'ordre métabolique, ainsi que la composition corporelle des animaux, seraient associés de façon plus forte aux variations individuelles d'efficacité alimentaire que les mécanismes d'ordre digestif, surtout lorsque les régimes sont riches en amidon. Un renouvellement des protéines tissulaires plus lent semble expliquer le meilleur taux de conversion de l'azote alimentaire en muscle chez les animaux efficaces alimentés avec des régimes riches en amidon. Cependant, notre dispositif expérimental ne nous permet pas d'exclure la possibilité que l'appétit ou la capacité d'ingestion des animaux contribuent aux différences d'efficacité alimentaire entre individus. En effet, les mécanismes identifiés pourraient être associés au phénotype efficace uniquement parce qu'ils covarient avec le niveau d'ingestion. D'après les résultats de cette étude et ceux de la littérature, il est suggéré néanmoins que le métabolisme et en particulier le renouvellement protéique seraient associés aux variations d'efficacité alimentaire de manière indépendante du niveau d'ingestion. Ils constitueraient une première piste pour les considérer comme de vrais déterminants du phénotype d'efficacité alimentaire. Des études complémentaires sont nécessaires pour établir le lien de causalité entre les mécanismes identifiés et l'efficacité alimentaire.

Abstract

Digestive and metabolic mechanisms associated with the between-animal variability of feed efficiency in beef cattle

Understanding the mechanisms underlying desirable phenotypes in animal production is crucial for animal genetic selection and nutrition. Under the BEEFALIM 2020 program, aimed at improving the feed efficiency of suckling beef cattle, several experiments were conducted to study the digestive and metabolic mechanisms associated with the between-animal variability of feed efficiency in young Charolais cattle, heifers, and cows. To evaluate the digestive and metabolic mechanisms involved, direct measurement using reference methods were coupled with indirect measurements using indicators (proxies and biomarkers). Feed efficiency was characterized by residual feed intake, defined as the portion of measured dry matter intake not explained by the observed animal performance (live weight, body weight gain and composition). The results presented confirm that certain metabolic mechanisms, as well as the body composition of animals, would be more strongly associated with individual variations in feed efficiency than digestive mechanisms, especially when diets are rich in starch. However, the experimental setup does not exclude the possibility that appetite or feeding capacity contributes to differences in feed efficiency between individuals. Indeed, the identified

mechanisms could be associated with the efficient phenotype solely because they covary with the level of feeding. Based on our results, and those of the literature, we suggest, however, that protein metabolism and turnover would be associated with between-animal variation of feed efficiency regardless of the feeding level and could be proposed as a candidate determinant of RFI variation. Further studies are needed to discern the true causality of the identified mechanisms.

CANTALAPIEDRA-HIJAR, G., MARTIN, C., ANDUEZA, D., POPOVA, M., MORGAVI, D., ORTIZ-CHURA, A., GRAULET, B., CASSAR-MALEK, I., BONNET, M., DE LA TORRE, A., RENAND, G., TAUSSAT, S., ORTIGUES-MARTY, I., & NOZIÈRE, P. (2023). Mécanismes digestifs et métaboliques associés aux différences inter-individuelles de l'efficacité alimentaire chez le bovin allaitant. *In* : Martin P, Cantalapedra-Hijar G., & Baumont R. (Coord.), *Dossier : Efficacité alimentaire des bovins allaitants, INRAE Productions Animales*, 36(3), 7299.

<https://doi.org/10.20870/productions-animales.2023.36.3.7299>



Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY 4.0).

<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.fr>

La citation comme l'utilisation de tout ou partie du contenu de cet article doit obligatoirement mentionner les auteurs, l'année de publication, le titre, le nom de la revue, le volume, les pages et le DOI en respectant les informations figurant ci-dessus.

