

Caractériser les déterminants physiologiques et génétiques de l'efficacité alimentaire des bovins allaitants : le programme BEEFALIM 2020

Sébastien TAUSSAT^{1,2}, Gonzalo CANTALAPIEDRA-HIJAR³, Jacques AGABRIEL³, Gilles RENAND², Sylvie BROUARD⁴, Laurent GRIFFON⁵, Pauline MARTIN²

¹Eliance, 149 rue de Bercy, 75012, Paris, France

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

³Université Clermont Auvergne, INRAE, VetAgro Sup, UMR Herbivores, 63122, Saint-Genès-Champanelle, France

⁴Institut de l'Élevage, Maison Régionale de l'Agriculture Nouvelle-Aquitaine, 2 boulevard des Arcades, 87060, Limoges, France

⁵Institut de l'Élevage, Maison nationale des Éleveurs, 149 rue de Bercy, 75595, Paris, France

Courriel : pauline.martin@inrae.fr

■ L'efficacité alimentaire est un levier d'action important pour améliorer la durabilité économique et environnementale des élevages allaitants. Quels sont les processus biologiques qui composent ce caractère complexe ? Quel en est le déterminisme génétique ? Est-il conservé entre périodes de vie ? Dans différents environnements ? Entre rations différentes ?

Introduction

Avec l'augmentation de la taille des troupeaux et le maintien du nombre de travailleurs sur les exploitations, la productivité du travail a considérablement augmenté dans les élevages de bovins allaitants (Lherm *et al.*, 2017). Toutefois, cette évolution s'est traduite par une simplification des conduites d'élevage et notamment du système fourrager, favorisant l'utilisation d'aliments hautement énergétiques (concentrés, ensilage de maïs...) au détriment de l'herbe pâturée ou conservée (Veysset *et al.*, 2019). Il s'en suit une diminution de l'autonomie alimentaire des exploitations qui s'accompagne d'une forte augmentation du coût des intrants alimentaires. De plus, ce système d'élevage est également remis en cause pour ses impacts environnementaux, notamment les émissions totales de gaz à effet de serre. Dans ce contexte, l'amélioration

de l'efficacité alimentaire des animaux apparaît comme un levier d'intérêt pour la durabilité économique et environnementale de l'élevage allaitant. De plus, la valorisation par les bovins d'aliments celluloseux (fourrages et coproduits), non éligibles à l'alimentation humaine et favorisant un maintien des prairies et des services environnementaux associés, représente également un enjeu majeur, en particulier dans les régimes d'engraissement des jeunes bovins (JB) qui s'en étaient détournés.

L'efficacité alimentaire (EA) des bovins laitiers et allaitants a fait l'objet de plusieurs programmes de recherche nationaux et européens ces dernières années (Cantalapiedra-Hijar *et al.*, 2021). Le déterminisme physiologique de l'EA est complexe et combine au niveau d'un animal cinq processus biologiques majeurs : la capacité d'ingestion, la capacité digestive, l'efficacité métabolique, la production de chaleur

liée à l'alimentation et à l'activité, et la thermorégulation. L'une des spécificités de l'élevage allaitant est que la production du troupeau est assurée par plusieurs types d'animaux (mères allaitantes, veaux sous la mère, jeunes bovins en engraissement), à des stades différents de leur vie, et devant valoriser des aliments différents (fourrages grossiers, herbe, ensilage de maïs, concentrés...). Or, l'importance respective dans l'EA d'un animal des processus cités précédemment dépend de son âge et de son régime alimentaire. Ainsi, en prenant l'exemple d'un jeune bovin en croissance alimenté avec un régime concentré, le processus prépondérant est l'efficacité métabolique, alors que chez ce même jeune bovin alimenté avec un régime riche en fourrage, la capacité d'ingestion et la capacité digestive ont davantage d'importance. Une question-clé est donc de savoir si le classement des individus selon leur efficacité alimentaire est reproductible

d'un stade de leur vie à un autre, ou d'un type de régime à l'autre et si les écarts entre individus se conservent ou se modifient. C'est sur la base de cette question de l'appréciation de l'EA sur l'ensemble des environnements et des types d'animaux du troupeau allaitant que s'est construit le programme de recherche BEEFALIM 2020 dont ce dossier synthétise les principaux résultats. Après ce premier article introductif décrivant les objectifs du programme et les dispositifs expérimentaux mis en œuvre, l'article de Cantalapiedra-Hijar *et al.* (2023) traitera des mécanismes digestifs et métaboliques à l'origine des différences d'EA entre individus, puis celui de Martin *et al.* (2023) présentera l'étude de l'efficacité des femelles allaitantes et de son lien avec les performances diverses tout au long de la vie (croissance, production de lait, reproduction, capacité d'épargne énergétique...). Enfin, l'article de Taussat *et al.* (2023) s'intéressera aux aspects génétiques et aux liens entre l'efficacité des différentes populations d'animaux allaitants ou nourries avec des rations de natures différentes.

1. Objectifs et axes de recherche

Le programme BEEFALIM 2020 regroupe différents projets expérimentaux conduits entre 2013 et 2021. Le programme a été soutenu par des financements APIS-GENE et CASDAR de 2015 à 2021, auxquels se sont ajoutés des bourses de thèse financées par INRAE et un financement européen dans le cadre du projet H2020 GenTORE (grant n° 727213). Pour mieux comprendre les déterminants physiologiques et génétiques de l'efficacité alimentaire des bovins viande et les mécanismes biologiques sous-jacents, les objectifs du programme étaient de :

i) Proposer des indicateurs précoces pour prédire et piloter l'efficacité. Cela nécessitait d'une part d'identifier les meilleures périodes pour classer précocement les animaux et d'autre part de connaître les déterminants physiologiques et biologiques des indicateurs choisis ;

ii) Analyser la pérennité de l'efficacité alimentaire au cours du temps et selon les régimes alimentaires. Il s'agissait, ici, de mesurer l'EA à différents stades de la vie productive (génisses, vaches, JB) et avec différents types de rations, puis de caractériser les déterminants physiologiques et biologiques de l'efficacité alimentaire propres à chaque situation ;

iii) Décrire le déterminisme génétique du caractère, avec l'estimation de paramètres génétiques et la recherche des régions du génome associées à l'efficacité pour différents types d'animaux (mâles et femelles) et dans des milieux nutritionnels variés, puis rechercher les liens entre indicateurs physiologiques et marqueurs génétiques.

L'ambition du programme était donc de produire de la connaissance, sur les implications respectives de l'efficacité digestive et de l'efficacité métabolique dans la construction de l'efficacité globale en fonction du type de ration et du type d'animal. Elle était aussi d'avoir une finalité plus appliquée, avec la production d'indicateurs de l'EA utilisables à grande échelle, et/ou dans le rationnement, et avec l'évaluation de l'opportunité de la mise en place d'une sélection génomique de ce caractère. La compréhension des déterminants et la recherche d'indicateurs peuvent aider à anticiper les éventuels effets indésirables qu'une sélection génétique axée sur l'efficacité alimentaire pourrait avoir sur d'autres phénotypes d'intérêt, mais également à proposer une stratégie alimentaire adaptée au potentiel de l'individu.

Afin de répondre aux trois objectifs du programme, quatre axes de travail ont été définis :

i) La recherche de biomarqueurs phénotypiques de l'efficacité alimentaire et la compréhension de ses déterminants physiologiques aux différentes étapes de l'utilisation des aliments. Cet axe s'est construit autour des projets EFFITOOL (biomarqueurs de l'efficacité alimentaire et méthodes de mesures), EFFITOOL-PLUS (confirmation et exploration des biomarqueurs de l'efficacité alimentaire chez le bovin mâle et femelle allaitant), EFFI-SCIENCE

(évaluation du turnover protéique comme déterminant des variations individuelles de l'efficacité alimentaire chez le bovin en croissance) et DDEA (contribution des déterminants digestifs à la variabilité individuelle de l'efficacité alimentaire et des rejets chez le jeune bovin en engraissement : étude fine des mécanismes avec des régimes contrastés) ;

ii) Le phénotypage de l'efficacité alimentaire sur un grand effectif de jeunes bovins viande engraisés avec des rations contrastées à base d'amidon ou de cellulose (projet EFFI-J, pour phénotypage de l'efficacité alimentaire de jeunes bovins viande) ;

iii) La caractérisation de l'efficacité alimentaire des femelles d'élevage : déterminisme génétique des génisses et permanence de l'efficacité alimentaire au cours de la vie productive (projet PRECCAVAL pour précocité et capacité adaptative de la vache allaitante) ;

iv) L'étude génétique des interactions avec les rations (en jeunes bovins seulement), entre catégories d'animaux et selon les stades de la vie ainsi que les conséquences sur une stratégie de sélection génomique en bovin viande. Cet axe se base sur les résultats issus des axes 1 et 2.

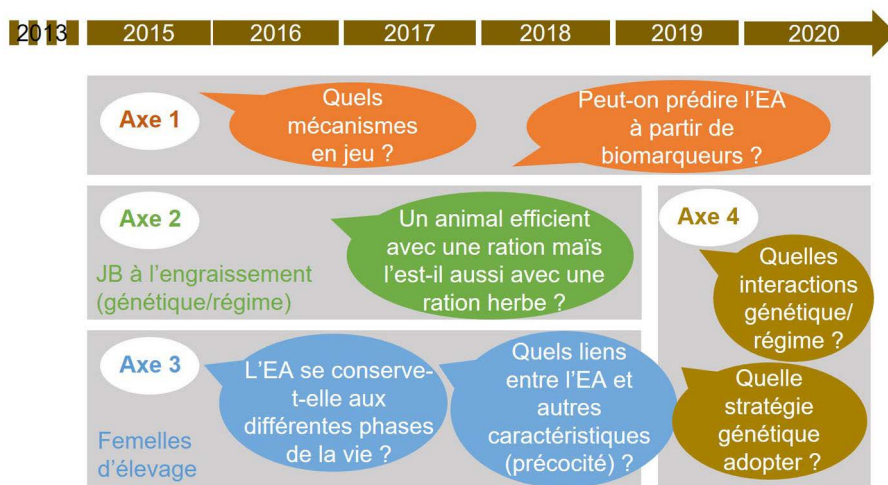
Les questions de recherche associées à chaque axe sont présentées dans la [figure 1](#).

2. Dispositifs utilisés

Afin de maximiser la puissance statistique des analyses, le choix a été fait de se focaliser sur une race unique, la race charolaise, première race allaitante française en termes d'effectifs, et pour laquelle des troupeaux expérimentaux existaient.

Pour répondre aux différentes questions de recherche et atteindre les objectifs du programme, il était nécessaire de mettre en œuvre des dispositifs expérimentaux portant sur des types d'animaux et des régimes alimentaires variés. Le nombre d'animaux nécessaire pour répondre à chaque question

Figure 1. Questions de recherche posées aux quatre axes du programme BEEFALIM 2020.



n'était pas identique. Le phénotypage des animaux du programme s'est concentré pour les femelles sur la phase d'élevage des génisses et la phase de production des vaches et pour les mâles sur la phase d'engraissement des taurillons. Ainsi, le phénotypage des mâles et celui des femelles se sont déroulés dans des projets différents. Afin de pouvoir s'intéresser aux liens entre l'efficacité de ces deux populations, il était nécessaire de pouvoir les connecter génétiquement. Aussi, ces animaux (mâles et femelles) ont tous été procréés à partir d'un même sous-ensemble de pères appartenant aux taureaux charolais évalués en station de contrôle individuel (CI, voir § 2.1). L'utilisation des taureaux de CI dont l'EA est ainsi connue, a donc permis de connecter génétiquement l'ensemble des animaux et de calculer des relations génétiques entre la population des taureaux et leurs descendants mâles et femelles (figure 2).

La mesure de l'EA d'animaux en croissance nécessite d'enregistrer les quantités d'aliments ingérées simultanément au gain de poids réalisé sur une période suffisamment longue pour s'affranchir des aléas de mesure. À l'issue des phases de contrôle, trois informations sont disponibles pour caractériser l'efficacité alimentaire : les quantités de matière sèche moyennes ingérées quotidiennement (MSI), les poids en début et fin de contrôle et le gain moyen quotidien (GMQ) pendant cette période. Trois critères ont été retenus tout au long du

programme BEEFALIM 2020 pour caractériser l'efficacité des animaux :

i) Le rapport GMQ/MSI qui est le plus généralement utilisé car facilement compréhensible ;

ii) La consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR, nommée RFI en anglais) qui représente la différence entre l'ingestion observée (MSI) et l'ingestion attendue (par régression

linéaire sur la population des animaux « contemporains ») compte tenu du poids métabolique et du GMQ de l'animal ;

iii) Le gain moyen quotidien résiduel (GMQR) qui représente la différence entre le GMQ observé et le GMQ attendu (par régression linéaire sur la population des animaux contemporains) compte tenu du poids métabolique et de la MSI de l'animal.

Ces trois critères ont été analysés conjointement avec une attention toute particulière à la CMJR qui est le critère préférentiellement utilisé par la communauté scientifique.

■ 2.1. Les taureaux en contrôle individuel

La station de CI est un outil professionnel visant à tester, sur leurs aptitudes bouchères, des jeunes mâles sevrés, afin de sélectionner les meilleurs d'entre eux pour servir de reproducteur pour l'insémination. Tester les animaux dans une station de contrôle individuel présente l'avantage de mesurer des performances dans un même lieu et avec des conditions environnementales homogènes

Figure 2. Le dispositif expérimental de base de BEEFALIM 2020 permettant de connecter les animaux génétiquement.

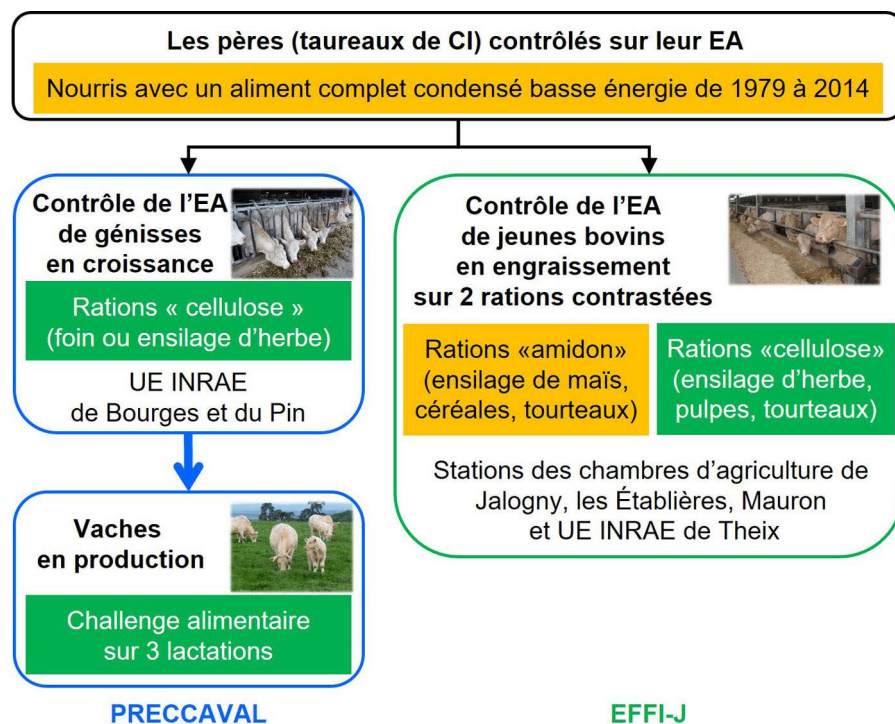


Tableau 1. Valeurs alimentaires moyennes des rations utilisées dans les dispositifs du programme (*valeur de NDF, préférée au pourcentage de cellulose brute dans les projets associés).

Dispositif animal	Projets associés	% MS	% MAT	% Cellulose	UFV	PDIE/UFV
Taureaux CI	/	87,2	16,3	40,4	0,73	116
Jeunes bovins Ration cellulose Ensilage d'herbe	EFFI-J EFFITOOL-PLUS	De 21,7 à 44,6	De 13,7 à 15,5	De 45,2 à 51,9*	De 0,84 à 0,92	De 85 à 108
Jeunes bovins Ration amidon à base d'ensilage de Maïs	EFFISCIENCE DDEA	De 32,2 à 39,9	De 12,6 à 14,8	De 37,2 à 39,5*	De 0,89 à 0,92	De 100 à 114
Génisses Ration Foin Concentré (1 kg/j) (UE Le Pin)	PRECCAVAL	86,4	7,8	31,7	0,52	Donnée non disponible
		87,6	16,2	5,30	1,09	
Génisses Ration à base d'Ensilage herbe (UE Bourges)		26,4	11,1	29,5	0,82	Donnée non disponible
Vaches Lot <i>ad libitum</i>		38,8	10,6	23,9	0,87	79
Vaches Lot restreint		39,3	8,1	28,5	0,71	85

dans un lot de contemporains de plusieurs dizaines d'animaux. Les effets des conditions d'élevage antérieures sont minimisés grâce à une période d'adaptation de quatre semaines minimum avant le début des mesures. L'objectif pratique est d'obtenir une expression maximale du potentiel de croissance sur une ration de densité énergétique modérée. Afin de pouvoir les différencier, les jeunes taureaux choisis après le sevrage vers 8-9 mois étaient conduits en cases de façon similaire et leurs quantités d'aliments ingérées étaient mesurées individuellement. La phase de contrôle était d'une durée de 12 semaines pendant laquelle les animaux étaient nourris avec un aliment complet condensé basse énergie (tableau 1) à base de luzerne, de pulpe de betterave et de son de blé, distribué à volonté à l'aide d'un distributeur automatique de concentrés (DAC). De la paille était à disposition pour aider à la régulation du transit mais son ingestion n'était pas enregistrée. La consommation moyenne journalière était donc calculée à partir des quantités distribuées par le DAC sur toute la durée du test. La paille (3 à 4 kg MS/j), de très faible valeur énergétique, était négligée.

■ 2.2. Les taurillons en engraissement

L'étude du déterminisme physiologique et génétique de l'EA chez des taurillons en engraissement a été conduite avec deux rations contrastées : à base d'ensilage d'herbe (ration cellulosique) ou à base d'ensilage de maïs (ration amidon). Pour cela, plus de 600 animaux ont été phénotypés dans les fermes expérimentales des chambres d'agriculture à Mauron (56), aux Établères (85), et à Jalogny (71), ainsi qu'à la station expérimentale INRAE Herbipôle de Theix (63, <https://doi.org/10.15454/1.5572318050509348E12>). Pour analyser les différents facteurs impliqués dans le déterminisme de l'EA, divers sous-projets complémentaires ont été construits et sont détaillés ci-après.

a. Recherche de biomarqueurs et exploration de déterminants physiologiques de l'efficacité alimentaire (projets EFFITOOL et EFFITOOL-PLUS)

EFFITOOL, projet d'amorçage en amont du programme BEEFALIM 2020, avait comme objectif la recherche de

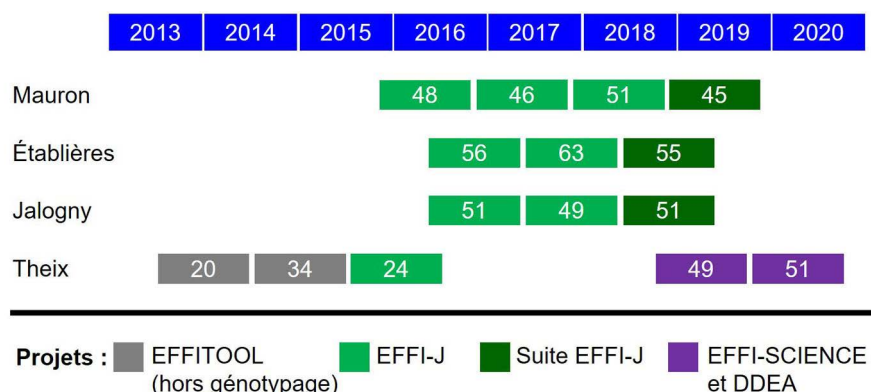
biomarqueurs digestifs et métaboliques de la CMJR chez le bovin allaitant (n = 54 jeunes bovins et n = 16 vaches adultes extrêmes dans leurs valeurs CMJR en tant que génisses). Le projet de recherche EFFITOOL-PLUS visait la confirmation des biomarqueurs identifiés et la recherche de nouveaux indicateurs sur un dispositif animal de taille plus importante. Ainsi deux indicateurs explorés dans le projet EFFITOOL ont pu être analysés sur l'ensemble des animaux du programme BEEFALIM 2020, aussi bien sur le dispositif femelle (n ≈ 580) que mâle (n ≈ 600) :

i) La spectrométrie dans le proche infra-rouge (SPIR) des fèces qui vise la composante digestive (étant donné le lien démontré dans le projet EFFITOOL entre la digestibilité et la CMJR) ;

ii) L'abondance naturelle en ¹⁵N dans le plasma qui vise la composante métabolique.

La finalité de ces travaux était la proposition d'une équation de prédiction de la CMJR à partir de métabolites ou marqueurs digestifs peu (plasma, fèces)

Figure 3. Le dispositif d'étude de l'efficacité alimentaire des taurillons en engraissement.



Les chiffres indiquent le nombre de jeunes bovins phénotypés selon les années et les stations expérimentales ; les couleurs indiquent les projets de recherche du programme BEEFALIM 2020.

ou non invasifs (poids) pour un phénotypage à haut débit sur le terrain.

b. Phénotypage de l'efficacité alimentaire de jeunes bovins en engraissement (projet EFFI-J)

Ce projet a permis d'appliquer à grande échelle un protocole de phénotypage de l'EA de jeunes bovins harmonisé entre les différents sites expérimentaux sur la gestion du matériel animal et des données. Le phénotypage de l'ingéré, paramètre clé dans le calcul de l'EA, a été réalisé dans toutes les stations avec le même type d'auges peseuses (Biocontrol®) et selon des règles opérationnelles similaires (exemple : élimination des données aberrantes et fréquence de calibration de l'outil).

La création et la gestion du matériel animal ont été assurées en partenariat avec les entreprises de sélection (ES) charolaises Gènes Diffusion et Charolais Univers, ainsi que les entreprises de mise en place Évolution, Apis-Diffusion et Elva-Novia, travaillant avec les ES précitées. Les jeunes bovins charolais étaient nés de pères testés pour la plupart en contrôle individuel (CI, voir § 2.1), et faisaient partie d'une liste de taureaux d'insémination prédéfinie. Ainsi, ils avaient trois provenances :

i) Des animaux issus des stations INRAE du Pin-au-Haras et de Bourges liés génétiquement aux pères retenus dans la liste d'intérêt (cet approvisionnement concernait principalement les stations de Mauron et de Theix) ;

ii) Des animaux nés sur les stations des Établières et Jalogny, issus d'IA de taureaux retenus dans la liste ;

iii) Des animaux issus d'élevages d'intérêt pour le projet dont les origines génétiques étaient connues, choisis à partir d'un listing de pères appartenant à la liste.

Les rations utilisées lors de la phase de contrôle devaient permettre d'étudier 1) les corrélations génétiques entre l'EA des jeunes bovins engraisés avec des rations condensées énergétique et celle de leurs pères contrôlés avec un aliment complet fibreux, et 2) les déterminants physiologiques de l'EA avec deux rations contrastées pour les JB : l'une à base d'ensilage de maïs (riche en amidon), l'autre à base d'ensilage d'herbe (riche en cellulose). Les deux rations étaient identiques tout au

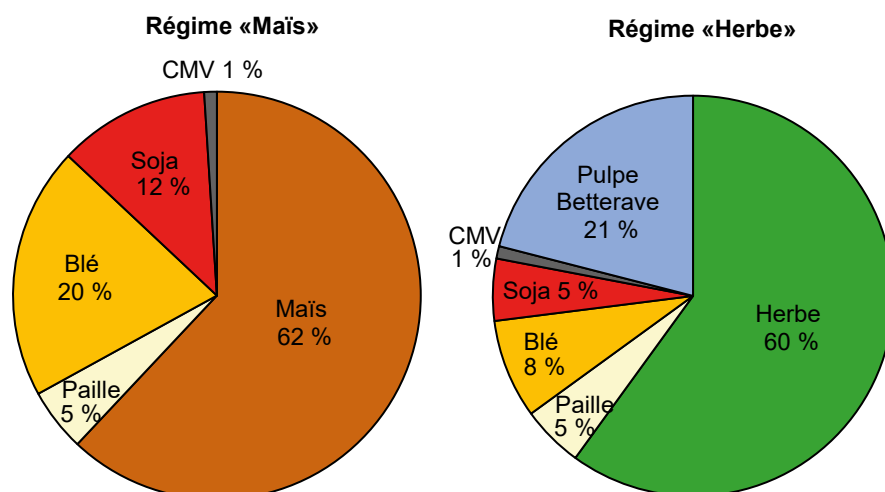
long de l'engraissement et distribuées à volonté. La ration amidon (maïs) se rapprochait des rations habituellement utilisées par les éleveurs français pour engraisser les jeunes bovins, tandis que la ration cellulose (herbe) représentait des rations qui pourraient se développer à l'avenir pour économiser les cultures céréalières (figure 4).

Ce choix a permis de contraster fortement les deux rations sur la teneur en amidon et indirectement sur le potentiel à entrer plus ou moins en compétition avec l'alimentation humaine. Cependant, pour sécuriser un certain niveau de performance, du blé a pu être ajouté dans la ration cellulose dans la limite de 1/3 de blé pour 2/3 de pulpe de betterave dans le complément énergétique. Finalement, la part de concentrés dans les rations cellulose ne devait pas dépasser 35 % (sur la base de la matière sèche (MS)). De plus, il a été décidé d'intégrer pour chacune des rations 5 % de paille de blé (sur la MS) afin de prévenir d'éventuels troubles digestifs. En moyenne, les deux rations étaient comparables sur les apports en énergie et protéine (tableau 1).

c. Étude des déterminants digestifs et métaboliques des variations individuelles de l'efficacité alimentaire chez le bovin en engraissement (Projets EFFI-SCIENCE et DDEA)

La sélection à grande échelle d'un phénotype complexe et multicaractère comme la CMJR devrait être

Figure 4. Composition des rations des taurillons du projet EFFI-J (en % de la MS).



subordonnée au respect des deux critères majeurs :

i) Les caractères zootechniques associés à la CMJR susceptibles d'être cosélectionnés positivement ou négativement, ne doivent pas interférer avec d'autres phénotypes d'intérêt en élevage (santé, reproduction, résilience, comportement) ;

ii) Une absence d'interaction avec le type de régime utilisé au risque de favoriser la sélection d'animaux efficaces à valoriser un type de régime mais pas d'autres.

Les projets EFFI-SCIENCE et DDEA, ont permis d'évaluer les déterminants digestifs et métaboliques qui sont à l'origine des variations de CMJR chez le jeune bovin en engraissement afin de hiérarchiser leur importance relative selon le régime (riche en amidon *vs* riche en cellulose), et ainsi contribuer à la (re)définition des objectifs des futurs programmes de sélection génétique durables et multi-objectifs.

Ainsi les projets EFFI-SCIENCE et DDEA se sont appuyés sur 100 jeunes bovins charolais supplémentaires, reliés génétiquement aux autres animaux du programme BEEFALIM 2020 et phénotypés sur les mêmes deux régimes que les JB d'EFFI-J au cours de deux campagnes consécutives (2018-2019 et 2019-2020). Les 32 individus les plus extrêmes quant à leur CMJR ont été phénotypés finement sur les principaux déterminants censés expliquer les variations d'EA, en particulier les mécanismes en lien avec la digestibilité de la ration, les émissions de méthane, le métabolisme protéique et la composition corporelle.

■ 2.3. Les femelles du troupeau reproducteur : le projet PRECCAVAL

Le phénotypage des femelles s'est déroulé sur les unités expérimentales INRAE du Pin-au-Haras (61, <https://doi.org/10.15454/1.5483257052131956E12>) et de Bourges-la-Sapinière (18, <https://doi.org/10.15454/1.5483259352597417E12>) dans le cadre du projet PRECCAVAL. Ce dispositif s'intéressait à la phase d'élevage pour les génisses en

croissance et à la phase de production des vaches adultes, et ouvrait l'étude à d'autres caractères que l'efficacité alimentaire : précocité sexuelle, émissions de méthane et priorisation des fonctions biologiques dans le cadre d'un challenge alimentaire. Il a permis de faire le lien entre ces différents caractères et entre les différents stades de la vie. L'ensemble des résultats basés sur ce dispositif sont présentés dans l'article de Martin *et al.* (2023).

a. La phase de croissance des génisses

Les génisses de l'expérimentation PRECCAVAL sont issues pour la plupart de taureaux de CI et sont demi-sœurs des mâles utilisés dans le dispositif EFFI-J. Nées entre 2011 et 2015 sur les deux unités expérimentales INRAE précédemment citées, elles ont été élevées avec leur mère jusqu'au sevrage (à l'âge de 8 mois environ) et ont pu bénéficier pendant toute leur phase de croissance d'une alimentation à base d'ensilage d'herbe, complétée par du foin, de la paille et éventuellement un kilo de concentré du commerce suivant la qualité du fourrage. Pendant la période le permettant (généralement avril à novembre), les génisses du Pin étaient mises à l'herbe quand celles de Bourges demeuraient en intérieur toute l'année. L'objectif de cette phase était d'étudier, d'une part la croissance et, d'autre part, la précocité sexuelle des animaux. Pour cela, les génisses étaient pesées une fois par mois de la naissance à l'âge de 22 mois et leur progestérone sanguine était dosée tous les 10 jours afin d'observer l'apparition de la puberté. Au total, 650 femelles ont ainsi pu être phénotypées pour leur précocité.

b. Le passage en station de contrôle individuel

À 22 mois, les femelles entraient en station de contrôle individuel de l'ingestion pour une durée de 16 semaines (dont quatre d'adaptation) afin de pouvoir phénotyper leur efficacité alimentaire. Les génisses étaient alimentées à volonté avec du foin au Pin et de l'ensilage d'herbe à Bourges. Les femelles du Pin étaient également supplémentées avec un kilo de concentré par jour. Les caractéristiques de ces aliments sont présentées dans le [tableau 1](#). En plus de

la mesure de leur ingestion, les génisses ont également été pesées à l'entrée, à la sortie et toutes les deux semaines. Elles avaient également accès à un GreenFeed® (C-Lock, USA) permettant de phénotyper leurs émissions de méthane. Au total, 569 génisses ont été phénotypées sur leur efficacité alimentaire.

c. Le challenge alimentaire des vaches en lactation

Les femelles étaient inséminées en vue d'un premier vêlage à trois ans. Dix jours après la mise-bas, elles étaient réparties aléatoirement dans l'un des deux groupes suivants : le groupe HAUT, qui était nourri deux UFL au-dessus de ses besoins avec un régime à base d'ensilage d'herbe de haute qualité et d'un kilo de concentré du commerce, et le lot BAS qui était nourri trois UFL en deçà de ses besoins théoriques avec un régime à base d'ensilage d'herbe de mauvaise qualité, d'un demi kilo de tourteau de colza et d'une supplémentation en minéraux et vitamines. Ces régimes hivernaux étaient appliqués de dix jours après le vêlage jusqu'à la mise à l'herbe (en avril) à partir de laquelle les deux groupes étaient conduits ensemble avec une alimentation d'herbe fraîche à volonté pour une phase de récupération qui durait jusqu'à mi-juillet. Tout au cours de l'expérimentation, aussi bien pendant la phase de restriction que celle de récupération, différents phénotypes étaient collectés : le poids et la note d'état corporel de la mère, ainsi que le poids du veau (mensuellement, ainsi qu'en début et fin de chaque phase), la production laitière de la mère (par différence de poids du veau avant et après tétée sur 24 h, mesurée trois fois au cours de la lactation) et la reprise de cyclicité de la mère (avec des dosages de la progestérone tous les dix jours, à partir de 30 jours après vêlage). Sur l'unité expérimentale de Bourges, les femelles n'étaient conservées que pour une seule lactation, tandis qu'elles pouvaient en effectuer jusqu'à trois sur l'unité expérimentale du Pin. Elles restaient alors dans le même groupe alimentaire d'une lactation sur l'autre. Les vêlages s'étalaient de novembre à mars, les primipares vêlant les premières. La durée de la phase de restriction était donc variable d'un individu à l'autre. Au total, 340 femelles différentes (réparties

entre les deux groupes alimentaires) ont effectué au moins une lactation, ce qui porte à 592 le nombre total de lactations étudiées.

3. Les grands enseignements du programme BEEFALIM 2020

■ 3.1. Principaux résultats

a. Axe 1 : Recherche des biomarqueurs de l'efficacité alimentaire des bovins viande

Nous avons validé le potentiel des abondances naturelles plasmatiques en ^{15}N à discriminer deux animaux pris au hasard au sein d'un groupe contemporain dans la mesure où leur EA, exprimée en CMJR, variait au moins de 1,65 kg/j. Toutefois, nous n'avons pas mis en évidence de relations génétiques significatives entre les critères d'EA et les abondances plasmatiques naturelles du ^{15}N malgré des valeurs d'héritabilité modérées de ce biomarqueur ($h^2 = 0,28$). Le potentiel de ce biomarqueur est également bien moindre dans le cas de croissance lente (génisses du dispositif PRECCAVAL) ou quand les prélèvements sont réalisés tôt au démarrage de l'engraissement. Les spectres d'absorption dans le proche infra-rouge ont en revanche un certain potentiel à discriminer les génisses de notre dispositif sur leur digestibilité de la matière organique, mais ils n'arrivent cependant pas à discriminer les jeunes bovins en engraissement sur leur EA. Ce biomarqueur est sans doute à abandonner pour cet objectif.

Pour la recherche d'autres biomarqueurs, les analyses « omiques » sur le plasma des jeunes bovins ont permis de trouver des proxies non spécifiques au régime et inversement d'autres spécifiques au régime. Cela suggère que certains mécanismes biologiques associés à l'efficacité alimentaire peuvent différer selon les régimes.

Le biomarqueur « créatinine plasmatique » semble être une piste robuste pour discriminer les jeunes bovins en engraissement, quel que soit le critère d'EA et le régime. En outre, les analyses

finies des mécanismes biologiques associés à la CMJR ont mis en évidence certains déterminants de l'EA chez le jeune bovin, quel que soit le régime alimentaire (émissions de méthane, efficacité d'utilisation de l'azote, rendement de carcasse) et d'autres qui ne sont observés qu'avec des régimes riches en amidon (turnover protéique et rapport muscle/gras dans les carcasses). Ces résultats renforcent donc l'idée de mécanismes biologiques qui seraient associés à la CMJR en fonction du type de régime alimentaire, et qui expliqueraient pourquoi dans la littérature scientifique le classement des animaux n'est pas similaire en passant d'un régime riche en cellulose à un autre riche en amidon. Toutefois, pour le futur, construire des modèles prédictifs de la CMJR en combinant plusieurs proxies semble être la piste à privilégier.

b. Axe 2 : phénotypage de l'efficacité alimentaire de jeunes bovins viande

BEEFALIM 2020 a permis de valider et de déployer à grande échelle un nouveau matériel expérimental de mesure automatique de la consommation individuelle de jeunes bovins. Désormais, en plus des installations de l'UE Herbipôle (INRAE de Theix), nous disposons de quatre stations expérimentales du réseau Farm XP (<https://www.farmxp.fr/>) équipées des mêmes auges peseuses capables de mesurer l'ingestion individuelle de jeunes bovins de plus de 700 kg de poids vif ou de femelles adultes [les stations de Mauron (aujourd'hui appelée Ferme des bouviers, ferme expérimentale de l'Institut de l'Élevage), de Jalogny, des Établières et Thorigné-d'Anjou, bien que cette dernière n'ait pas été utilisée dans le cadre de BEEFALIM 2020]. Cet équipement a nécessité un gros travail d'adaptation du dispositif Biocontrol® développé initialement pour les vaches laitières.

De la comparaison des effets de rations contrastées à base d'amidon (maïs) ou de cellulose (herbe) chez les jeunes bovins utilisées lors de l'engraissement, nous pouvons tirer les éléments suivants :

i) Les animaux sont un peu plus efficaces en moyenne avec le régime

amidon : + 160 g de GMQ et + 10 % d'EA (rapport GMQ/MSI en kg de MS) ;

ii) Les performances à l'engraissement sont très liées à la qualité des ensilages d'herbe, avec la possibilité d'obtenir de très bonnes performances avec les très bons ensilages lorsque sa valeur énergétique est supérieure à 0,8 UFV/kg MS ;

iii) À même poids de carcasse, les qualités de carcasses sont comparables entre une ration maïs ou une ration herbe ;

iv) Les animaux efficaces selon la CMJR améliorent la marge sur coût alimentaire : de + 48 € (herbe) à + 69 € (maïs) par JB ;

v) Les écarts de marge sur coût alimentaire sont encore plus nettement en faveur des animaux efficaces quand ils sont comparés sur le critère croissance résiduelle (GMQR) (comparaison GMQR+ vs GMQR-) : de 130 € (maïs) à 137 € (herbe) par jeune bovin, écarts expliqués par la différence entre le prix d'achat du brouillard et la revente du jeune bovin abattu ;

vi) Les animaux efficaces (comparés sur le critère CMJR) utilisent moins de surfaces agricoles.

c. Axe 3 : Phénotypage de l'efficacité alimentaire des femelles d'élevage

L'EA des génisses de deux ans conduites avec une ration composée de fourrages grossiers, présente une faible variabilité génétique et reflète principalement des différences de besoins d'entretien entre ces femelles. Cela s'explique par le fait que les génisses charolaises avaient déjà réalisé l'essentiel de leur croissance avant la période de contrôle. Si le phénotypage de l'EA avait eu lieu un peu plus tôt dans la vie de ces femelles, pendant une période où la croissance était encore importante, les résultats auraient pu être sensiblement différents, mais le choix de la période avait été déterminé de façon à ne pas avoir de confusion d'effets entre efficacité et dépense énergétique liée à la mise en place de l'activité sexuelle des femelles.

Un résultat très intéressant concerne les liens entre poids de naissance, précocité sexuelle et efficacité. Pour un même potentiel de croissance, les femelles dont le poids de naissance est plus faible ont tendance à être plus précoces (âge à la puberté plus faible), ont des réserves adipeuses plus importantes, et sont également plus efficaces.

Pour les vaches subissant un challenge nutritionnel, les résultats montrent que toutes les variables étudiées ont été affectées par la restriction hivernale. Les vaches restreintes montrent des performances inférieures pour toutes les variables, d'un niveau correspondant à 0,7-0,8 écarts-types (E.T.). Pendant la phase de récupération, nous notons une augmentation progressive des performances de ce groupe par rapport au lot témoin bien alimenté, mais, cette fois-ci, l'intensité de l'effet n'est pas la même entre les variables. La production laitière du lot restreint revient plus rapidement vers le niveau du lot témoin que le poids et les réserves corporelles des vaches : plus que 0,2 E.T. d'écart à la moitié de la période printanière vs 0,4 E.T. d'écart à la fin de la période printanière. La récupération est néanmoins totale à plus grande échéance puisqu'il n'y a plus de différence entre les deux groupes lorsque les mesures sont reprises au vêlage suivant. Enfin, l'écart de poids observé entre les veaux des deux groupes à la fin de la restriction (20 kg) est en revanche toujours observé à la fin de la période de récupération au pâturage, ce qui indique l'absence d'une croissance compensatrice pour ces animaux. Une analyse de classification a permis de mettre en évidence la diversité des réponses entre les animaux et les différents types de profil adaptatif.

Un lien entre les performances d'efficacité alimentaire des génisses et leur réponse au challenge alimentaire au stade vache a également pu être noté. Il semble que les génisses efficaces deviennent des vaches légèrement moins productrices de lait (-0,7 l) qu'elles soient ou non restreintes. L'existence d'une interaction entre le groupe alimentaire et la classe d'efficacité a également été observée pour la reprise de la cyclicité après vêlage.

d. Axe 4 : Déterminisme génétique de l'efficacité alimentaire

Les trois critères (CMJR, GMQR et rapport GMQ/MSI) étaient modérément héréditaires dans la population des taureaux de CI (de 0,21 à 0,26) et dans la population de JB du dispositif EFFI-J (de 0,10 à 0,21) (Taussat *et al.*, 2023). Cependant, les hérédibilités estimées dans la population de génisses étaient faibles pour la CMJR ($0,13 \pm 0,10$) et nulles pour le GMQR et le ratio GMQ/MSI. De par les propriétés du modèle de régression, il n'existe aucune relation phénotypique entre la CMJR et le GMQ. En revanche, une corrélation génétique positive (et donc défavorable) a été estimée dans la population de JB du dispositif EFFI-J entre ces deux caractères ($0,57 \pm 0,27$). Pour cette raison, il n'est pas souhaitable de pratiquer une sélection sur la seule CMJR pour ne pas dégrader la croissance. La CMJR doit être sélectionnée conjointement avec GMQR dans un index de sélection si l'objectif est d'améliorer l'efficacité et la vitesse de croissance sans augmenter le poids des animaux.

Le calcul des relations génétiques entre tous les individus étudiés en 2020 (trois populations, figure 2) montre qu'il n'y a pas de relations entre l'efficacité alimentaire des génisses de PRECCAVAL et les taureaux charolais évalués en stations de CI (pères de certaines génisses). Mais les relations génétiques entre l'EA de ces génisses et celle des taurillons du dispositif EFFI-J sont positives. Toutefois les erreurs d'estimation sont trop élevées pour conclure définitivement. L'âge des génisses lors de la récolte des phénotypes, et la faible croissance associée, en sont vraisemblablement responsables. En effet, à nombre d'animaux équivalent entre taurillons et génisses, les précisions sont meilleures avec les taurillons. Enfin entre les deux populations de mâles (taureaux CI dont pères du dispositif et taurillons EFFI-J), l'estimation de la corrélation génétique de la CMJR reste modérée ($0,58 \pm 0,37$). Le type de régime alimentaire a donc un effet sur l'efficacité, ce qui révèle une interaction génotype x environnement (GxE) pour ce caractère. Cette interaction ne semble cependant pas exister pour le GMQR et le rapport GMQ/MSI

($0,95 \pm 0,35$ et $0,99 \pm 0,42$, respectivement). Réaliser une sélection à partir d'un aliment complet condensé distribué au DAC est donc possible mais aurait un plus faible impact qu'espéré au niveau de la CMJR. Nous suggérons plutôt un remplacement des DAC par des auges peseuses afin de sélectionner les animaux à partir de fourrage grossier afin d'atténuer l'interaction GxE, tout en utilisant un aliment non concurrent avec l'alimentation humaine.

Enfin, à partir d'analyses d'associations sur génome entier (GWAS), nous avons identifié différents gènes candidats qui, par leur fonction, sont susceptibles d'avoir un effet direct sur l'efficacité alimentaire : ROS1, PNLIP, PNLIRP1, PNLIPRP2, GAPVD1 et LPIN1. L'étude de ces résultats par un réseau de gènes a montré qu'il y avait une part importante de déterminisme génétique commun entre les trois indicateurs d'efficacité alimentaire (rapport GMQ/MSI, CMJR et GMQR).

En résumé, nos observations indiquent que l'efficacité alimentaire est un caractère complexe déterminé par de nombreux gènes et fonctions biologiques, notamment le métabolisme des acides gras, le métabolisme protéique et une voie en rapport avec l'insuline.

■ 3.2. Les perspectives

Les résultats obtenus dans BEEFALIM 2020 ont permis de répondre en partie aux questions de recherche posées. En revanche, ces résultats ne nous permettent pas encore d'avoir des applications utilisables dès aujourd'hui, que ce soit dans les schémas de sélection (nouveaux critères de sélection, nouvelles évaluations génétiques), ou dans les pratiques d'élevage et d'engraissement. Cependant avec l'appui de nos observations, dès à présent, les préconisations suivantes sont ou restent utilisables sur le terrain :

i) La sélection de l'EA dans les stations de CI va dans le bon sens et permet la mise en avant de reproducteurs mâles dont la descendance aura tendance à avoir une meilleure EA en engraissement quel que soit le régime ;

ii) Les éleveurs qui veulent progresser sur la précocité de leurs génisses peuvent déjà opérer une sélection de celles-ci, en privilégiant à potentiel de croissance équivalent, les génisses ayant un poids de naissance plus faible ; ou un éleveur peut privilégier, toujours à potentiel de croissance équivalent, les taureaux ayant un meilleur index IBOVAL IFNAIS (index facilité de naissance bovin allaitant) ;

iii) À la suite d'une restriction alimentaire en début de lactation, occasionnée par exemple par une période de sécheresse, si les vaches sont capables de retrouver leur niveau de production potentiel, les tout jeunes veaux, eux, rattraperont difficilement leur retard de poids. Les conditions d'une croissance compensatrice sont multiples et dépendent notamment de l'âge des veaux et de l'aptitude au rebond laitier des mères, variable selon les races (Sepchat *et al.*, 2017).

Pour l'avenir, le projet met cependant en avant des retombées innovantes qui demanderaient encore quelques investissements complémentaires. On peut citer :

i) La mise au point sur la base de biomarqueurs sanguins de tests abordables permettant d'évaluer simplement le potentiel d'EA de broutards en début d'engraissement (classement en 3 catégories d'EA par exemple) à partir de prélèvements de sang, à des fins d'alimentation de précision pour réaliser des économies et éviter le gaspillage. Le lancement du projet Nutri-markers va dans ce sens et cherche à finaliser l'exploitation de biomarqueurs pour l'alimentation de précision ;

ii) La finalisation d'un outil génétique de sélection de l'EA avec plusieurs pistes possibles d'amélioration de la précision des évaluations génomiques (pistes pouvant être combinées) ;

iii) Le renforcement de la population de référence charolaise en intégrant les derniers résultats des expérimentations en jeunes bovins charolais qui se sont déroulées dans les stations du réseau Farm XP (potentiellement 150 à

200 individus supplémentaires) et toujours en combinant avec les données historiques du CI charolais ;

iv) Le développement d'une évaluation avec un modèle génomique « *Single-Step* » valorisant à la fois des données d'EA de CI et du programme BEEFALIM 2020, ainsi que des informations métaboliques (issues des travaux sur les biomarqueurs, avec la possibilité de valoriser les résultats de chaque biomarqueur ou un indicateur combinant plusieurs biomarqueurs), et utilisant de nouvelles versions de puces à ADN enrichies par des marqueurs choisis grâce aux analyses du génome ; ce type de travaux va également être mené dans le cadre du projet complémentaire Nutri-markers.

Conclusion

Le programme de recherche BEEFALIM 2020 a permis de progresser de façon importante dans la connaissance des déterminants physiologiques et génétiques de l'efficacité alimentaire des bovins allaitants, surtout des jeunes bovins en engraissement. Ce programme a également permis l'acquisition de connaissances en matière de précocité sexuelle et de capacité adaptative des femelles de race charolaise. Il faut également souligner la mise en place d'équipements permettant une mesure précise de l'efficacité alimentaire quelle que soit la ration.

Les nombreux articles scientifiques démontrent l'avancée des connaissances en matière de biomarqueurs de l'efficacité alimentaire. Nous avons notamment démontré le potentiel des abondances naturelles plasmatiques en ^{15}N à discriminer des animaux sur leur efficacité, et trouvé d'autres biomarqueurs mesurés dans le plasma sanguin. Malheureusement, les mécanismes biologiques sont complexes et peuvent différer selon les régimes d'engraissement. La mise au point de biomarqueurs n'a donc pu être finalisée dans le programme, mais des pistes existent et sont exploitées aujourd'hui dans d'autres programmes afin de

mettre au point des combinaisons de biomarqueurs et de prédire, dès le début de l'engraissement, des classes d'efficacité alimentaire permettant une alimentation de précision. Ces biomarqueurs, pris individuellement ou combinés, pourront être associés aux phénotypes d'efficacité alimentaire pour construire une évaluation génomique avec la méthode *Single-Step* en race charolaise dans un premier temps. Il resterait aux organismes de sélection le choix de mettre en production ce type d'évaluation.

Remerciements

Nous remercions toutes les équipes qui ont participé au programme BEEFALIM 2020, en particulier :

- les équipes du service production de viande et du département génétique de l'Institut de l'Élevage ;

- les équipes des stations expérimentales du réseau Farm XP, comprenant notamment des personnels des chambres d'agriculture de Bretagne, de Vendée et de Saône-et-Loire ;

- les équipes INRAE de l'UMR Herbivores et de l'UE Herbipôle ;

- les équipes INRAE de l'UMR GABI, des UE du Pin et de Bourges ;

- l'équipe R&D d'Eliaance associée à l'UMR GABI ;

- les équipes des deux entreprises de sélection associées au projet, Charolais Univers et Gènes Diffusion.

Enfin, nous remercions les financeurs sans lesquels ce type de programme ne peut être lancé : le ministère en charge de l'Agriculture avec son programme CASDAR, APIS-GENE, financeur principal du programme, mais aussi France Génétique Élevage qui a initié les réflexions pour le montage du programme de recherche en finançant une action innovante en 2013. Nous remercions également les départements PHASE et GA d'INRAE pour leurs soutiens financiers.

Références

- Cantalapiedra-Hijar, G., Faverdin, P., Friggens, N. C., & Martin, P. (2021). 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>.
- 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 biologiques à l'origine des différences inter-individuelles de l'efficience alimentaire chez le bovin allaitant. *In* : Martin P., Cantalapiedra-Hijar G., & Baumont R. (Coord.), *Dossier : Efficience alimentaire des bovins allaitants*, *INRAE Productions Animales*, 36(3), 7299. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2023.36.3.7299>.
- Lherm, M., Agabriel, J., & Devun, J. (2017). État des lieux et évolutions de la production bovine allaitante en France et dans trois pays européens. *In* : Agabriel, J., Renand, G. & Baumont, R. (Coord.), *Dossier : Élevage bovin allaitant*, *INRAE Productions Animales*, 30(2), 93–106. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2017.30.2.2236>.
- Martin, P., Taussat, S., Vinet, A., Launay, F., Dozias, D., Maupetit, D., Villalba, D., Friggens, N. C., & Renand, G. (2023). Précocité, efficience 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>.
- Sepchat, B., D'Hour, P., & Agabriel, J. (2017). Production laitière des vaches allaitantes : caractérisation et étude des principaux facteurs de variation. *In* : Agabriel, J., Renand, G. & Baumont, R. (Coord.), *Dossier : Élevage bovin allaitant*, *INRA Productions Animales*, 30(2), 139–152. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2017.30.2.2240>.
- Taussat, S., Fossaert, C., Cantalapiedra-Hijar, G., Griffon, L., Martin, P., & Renand, G. (2023). Paramètres génétiques de l'efficience alimentaire et faisabilité d'une sélection en population bovine allaitante. *In* : Martin P., Cantalapiedra-Hijar G., & Baumont R. (Coord.), *Dossier : Efficience alimentaire des bovins allaitants*, *INRAE Productions Animales*, 36(3), 7330. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2023.36.3.7330>
- Veysset, P., Lherm, M., Natier, P., & Boussemart, J.-P. (2019). Formation et répartition des gains de productivité en élevage bovin viande. Qui sont les gagnants et les perdants sur les 35 dernières années ? *INRA sciences sociales*, 3-4, 1-5. <https://doi.org/10.22004/ag.econ.293992>

Résumé

Dans le contexte actuel de forts coûts des intrants alimentaires et d'impact des productions bovines sur le changement climatique, l'efficience alimentaire apparaît comme un levier d'action pour la durabilité économique et environnementale de l'élevage allaitant. De plus, la valorisation par les bovins d'aliments celluloseux, non éligibles à l'alimentation humaine et favorisant un maintien des prairies et des services environnementaux associés, représente également un enjeu majeur, en particulier dans les régimes d'engraissement des jeunes bovins. Dans l'objectif d'étudier les déterminants, aussi bien physiologiques que génétiques, de l'efficience alimentaire des bovins allaitants tout en prenant en compte le fait que la filière allaitante repose sur différents types d'animaux (jeunes bovins à l'engraissement mais également mères allaitantes et génisses de renouvellement) et différents types d'alimentation, un vaste programme de recherche a été mené. Intitulé BEEFALIM 2020, celui-ci s'est étalé entre 2013 et 2021 et a permis la production de nombreuses connaissances scientifiques. Cet article introductif présente la structure et les objectifs de BEEFALIM 2020, décrit les dispositifs expérimentaux utilisés et reprend les principaux enseignements du programme en préambule aux trois articles scientifiques qui en rapportent les résultats dans le détail.

Abstract

Characterizing the physiological and genetic drivers of feed efficiency in beef cattle: the BEEFALIM 2020 program

In the current context of high feed costs and the impact of beef production on climate change, feed efficiency is a key factor in both the economic and environmental sustainability of beef cattle farming. In addition, the use of cellulosic feedstuffs by cattle, which are ineligible for human consumption and help maintain grasslands and associated environmental services, also represents a major challenge, particularly in young cattle fattening systems. In order to study the physiological and genetic drivers of feed efficiency in beef cattle, while taking into account the fact that the beef industry relies on different types of animals (young cattle for fattening, but also herds of mothers and renewal heifers) and different types of feed, a vast research program has been carried out. The program, entitled BEEFALIM 2020, ran from 2013 to 2021 and generated a wealth of scientific knowledge. This introductory article presents the structure and objectives of BEEFALIM 2020, describes the experimental designs used and summarizes the main findings of the program, as a preamble to the three scientific articles, which report the results in detail.

TAUSSAT, S., CANTALAPIEDRA-HIJAR, G., AGABRIEL, J., RENAND, G., BROUARD, S., GRIFFON, L., & MARTIN, P. (2023). Caractériser les déterminants physiologiques et génétiques de l'efficience alimentaire des bovins allaitants : le programme BEEFALIM 2020. *In* : Martin P., Cantalapiedra-Hijar G., & Baumont R. (Coord.), *Dossier : Efficience alimentaire des bovins allaitants*, *INRAE Productions Animales*, 36(3), 7816. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2023.36.3.7816>



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.