

Efficiences Alimentaire : comment mieux la comprendre et en faire un élément de durabilité de l'élevage

CANTALAPIEDRA-HIJAR G. (1), FAVERDIN P. (2), FRIGGENS, N.C. (3), MARTIN, P. (4)

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

(2) PEGASE, INRAE, Institut Agro, 35590, Saint Gilles, France

(3) Université Paris-Saclay, INRAE, AgroParisTech, UMR Modélisation Systémique Appliquée aux Ruminants, 75005 Paris.

(4) Université Paris-Saclay, INRAE, AgroParisTech, UMR GABI, 78350, Jouy-en-Josas.

RESUME

L'efficacité alimentaire est un caractère de première importance pour l'élevage, tant du point de vue économique que comme élément de sa durabilité. Si l'efficacité alimentaire peut s'étudier à différentes échelles, le choix est fait de situer cette synthèse au niveau de l'animal et des variations individuelles. Dans un premier temps, les différentes définitions de l'efficacité et des critères utilisés pour l'estimer sont abordées, en comparant les possibilités offertes par les critères de type ratio et ceux de type résidu. L'ingéré résiduel (ou Residual Feed Intake : RFI), critère le plus plébiscité aujourd'hui dans les études sur les ruminants, est présenté. Dans un deuxième temps, les mécanismes biologiques impliqués dans l'efficacité alimentaire sont passés en revue, ainsi que les moyens de les étudier. On retrouve tout d'abord ce qui a trait à l'efficacité digestive, avec notamment l'impact du temps de séjour ou de la population microbienne. Puis, les déterminants de l'efficacité métabolique tels que la production de chaleur, le taux de renouvellement protéique, la respiration mitochondriale, ou encore l'influence de la composition corporelle sont également détaillés. Dans un troisième temps, nous évoquons les défis à relever afin de mettre en place une potentielle sélection sur le caractère, la difficulté majeure résidant dans le phénotypage d'un nombre suffisant d'individus. Enfin, les liens entre efficacité et résilience sont explorés, afin de prendre en compte la performance de l'animal sur un pas de temps plus long et d'inclure l'importance de la durabilité.

Feed Efficiency: towards a better understanding of it as a key element of sustainable livestock systems

CANTALAPIEDRA-HIJAR G. (1), FAVERDIN P. (2), FRIGGENS, N.C. (3), MARTIN, P. (4)

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

SUMMARY

Feed efficiency is an increasingly important driver for livestock systems, as it contributes not only to farm economy but also to sustainability. Feed efficiency can be studied at different levels, in this review we focus on the animal level and on variation between individuals. The review starts by considering the different definitions of efficiency with two broad classes of definition, those based on ratios of products to intake and those based on identifying residuals relative to average performance. Among the latter, the residual feed intake method is the most widely used and is accordingly described. Subsequent sections deal with the underlying biological mechanisms. With respect to digestive efficiency, retention time in the rumen and the microbial population are key. With respect to metabolic efficiency, the mechanisms involved in heat production, mitochondrial respiration, protein turnover, etc., as well as the influence of body reserves, are highlighted. The challenges and opportunities for generating sufficient phenotypic records to allow genetic selection for feed efficiency are discussed in the context of the opportunities provided by the advent of on-farm technologies. Finally, the links between efficiency and resilience are explored, as there are differences when comparing short- and long-term evaluations, with the latter being especially important for sustainability.

INTRODUCTION

L'efficacité alimentaire consiste à évaluer la quantité d'aliments nécessaire pour obtenir une unité de produit animal (viande, œuf ou lait). Notion simple en apparence, elle se focalise davantage sur l'optimisation de l'utilisation des ressources que sur la maximisation de la production par animal. Il s'agit d'un point clé pour l'élevage aujourd'hui, d'abord pour des questions économiques, les aliments représentant en général autour de 70% des coûts de production, mais aussi pour des questions de durabilité. L'enjeu est de taille : la production des animaux et des aliments qui leur sont dédiés consomme de nombreuses ressources finies, comme des terres arables, des énergies fossiles ou du phosphore. En outre, les productions animales génèrent aussi des rejets qui peuvent être sources de problèmes pour l'environnement tels que les gaz à effet de serre ou

l'eutrophisation (FAO, 2006). Enfin, il est également question de la compétition entre alimentation humaine et alimentation animale, où l'utilisation directe des ressources par l'Homme serait plus efficace. Néanmoins, ce dernier point est limité concernant les ruminants, ceux-ci valorisant principalement des ressources non directement utilisables par l'Homme (Laisse et al., 2018).

L'efficacité alimentaire peut s'étudier à différentes échelles, toutes impliquant des processus différents et ayant donc des sources potentielles d'inefficacité variées. A très grande échelle (nationale par exemple), on aurait pu s'attendre à ce que l'augmentation de productivité laitière des vaches, qui dilue la part liée à l'entretien pour la production d'un kilo de lait, soit source d'efficacité (Capper et al. 2009). Toutefois, celle-ci est annulée par la nécessité de compenser la diminution de production de viande du troupeau laitier par une augmentation

de la production du secteur allaitant, production moins efficiente sur le plan alimentaire (Pflimlin et al., 2009).

A l'échelle de l'exploitation, de nombreux facteurs de production sont déterminants pour l'efficacité alimentaire tels que les pertes d'aliments (au champ, au stockage, lors de l'alimentation), les pratiques d'alimentation, les paramètres de reproduction (âge au premier vêlage, productivité numérique) les résultats de santé (mortalité de jeunes, réformes précoces, fréquence des maladies) ou encore l'âge d'abattage des animaux (Faverdin et Van Milgen, 2019). Il existe peu d'outils d'évaluation de l'efficacité à cette échelle dans les exploitations de ruminants, malgré une utilité évidente. Cela peut néanmoins s'expliquer par la diversité de qualité et de coût des ressources alimentaires utilisées.

Enfin, l'efficacité de la conversion des ressources alimentaires peut s'évaluer au niveau individuel. Peut-on sélectionner des animaux qui convertissent mieux la ration en produits animaux ? L'intérêt de cette solution réside dans le fait qu'elle peut diffuser rapidement dans les élevages, mais il est important de connaître les mécanismes impliqués, car une telle sélection ne doit pas se faire au détriment d'autres caractères tout aussi importants. De plus, l'ambition d'améliorer l'efficacité durable des animaux implique de pouvoir quantifier cette efficacité sur le terrain, par exemple sur des populations suffisamment grandes pour permettre une sélection génétique. Dans ce contexte il est pertinent de revisiter les définitions et mécanismes de l'efficacité ainsi que les défis à relever pour la mesurer et les opportunités apportées par les développements récents comme l'adoption des technologies de l'élevage de précision. Dans cette synthèse nous nous appuyons surtout sur l'exemple bovin qui met bien en évidence les composantes digestive et métabolique de l'efficacité alimentaire (avec des finalités différentes : viande et lait), et pour lequel il est hautement pertinent de savoir si la sélection sur l'efficacité peut altérer la robustesse des animaux.

1. DEFINITION ET MESURE DE L'EFFICACITE ALIMENTAIRE

1.1. DEFINITION

Le levier nutritionnel permettant d'augmenter l'efficacité alimentaire (EA) d'un animal moyen a été largement exploré par les systèmes d'alimentation (INRA, 2018). Néanmoins, il existe une variabilité individuelle très importante autour de l'animal moyen, qu'il est important d'évaluer et de comprendre. La section suivante explore les différentes définitions de l'EA applicables à l'échelle d'un individu.

Si l'on cherche à définir l'efficacité alimentaire d'un point de vue biologique, il s'agit de la capacité d'un animal à transformer plus ou moins bien les ressources alimentaires disponibles en produits animaux. Néanmoins, d'un point de vue mathématique, la complexité pour définir l'EA réside dans les critères à considérer pour caractériser la variété possible des entrées alimentaires, notamment chez le ruminant, et des sorties, sous forme de produit animal. Par exemple, le classement en terme d'EA des différentes races allaitantes dépend fortement du critère utilisé pour définir le type de produit animal ainsi que de l'échelle de temps considérée (Gregory et al., 1994). Il est en général admis qu'il existe une définition de l'EA différente pour chaque objectif de production. Bien qu'il existe une multitude de façons d'estimer l'EA (12 définitions proposées dans Archer et al., 1999), les plus utilisées peuvent être classées en deux catégories : les critères basés sur des ratios et ceux basés sur des résidus (expliqués ci-après). Quel que soit le critère utilisé, l'EA est modérément héritable (Taussat et al., 2019), et possède une variance génétique suffisante pour pouvoir améliorer ce caractère clé par la sélection génétique. Il est à noter que bien qu'il existe une corrélation (phénotypique et génétique) entre les différents critères d'EA, les animaux identifiés comme les plus efficaces

ne sont pas forcément les mêmes en fonction du critère utilisé (Hurley et al., 2016 ; Taussat et al., 2020).

1.1.1 Critères basés sur des ratios – FCR ou FCE

Le critère classique d'EA, traditionnellement utilisé pour évaluer les performances technico-économiques d'un lot d'animaux recevant un régime alimentaire ou suivant une conduite particulière, est l'indice de consommation (feed conversion ratio en anglais, FCR). Le FCR est défini comme la quantité de matière sèche ingérée divisée par le gain de poids (GMQ) pour un animal en croissance, ou la production laitière (PL), souvent corrigée par sa composition, pour une femelle en lactation. Le ratio inverse (feed conversion efficiency en anglais ; FCE) est souvent utilisé dans la littérature car la proportion de l'ingéré qui est valorisée par l'animal est plus facile à interpréter. Sélectionner les animaux de rente sur leurs performances productives améliore l'EA mesurée comme FCR ou FCE. Cela s'explique en partie par la dilution des besoins d'entretien par unité de production (Bauman et al., 1985; Veerkamp and Emmans, 1995 ; Bach et al., 2020).

Malgré la simplicité de calcul et d'interprétation, un des problèmes des critères basés sur des ratios réside dans le fait que le rapport obtenu peut résulter de conditions biologiques complètement différentes : i) diminution de l'ingestion, ii) augmentation de la production ou iii) une combinaison des deux avec différentes proportions possibles. Ainsi, une sélection sur des ratios donne souvent lieu à des réponses imprédictibles sur les caractères composant ledit ratio (Zetouni et al., 2017), et donc sur l'impact de cette sélection sur les futures générations (Gunsett, 1984). Bien que la plupart des études de la littérature s'accordent à considérer une corrélation génétique et phénotypique forte et positive entre la performance animale considérée (GMQ, PL) et FCE (Spurlock et al., 2012; Connor, 2015; Taussat et al., 2019), il semblerait que la relation avec l'ingestion soit plus variée, parfois négative (Schenkel et al., 2004) parfois positive (Robinson and Oddy, 2004).

Chez le bovin allaitant, une forte corrélation génétique entre poids adulte et croissance post-sevrage a été démontrée (Lickley et al., 1960; Berry and Crowley, 2013). Ainsi, la sélection d'animaux efficaces selon FCR ou FCE augmenterait non seulement le GMQ mais également le poids adulte (Crews, 2005; Hill, 2012), ce qui conduirait donc à des animaux moins précoces (Luiting et al., 1994; Vinet et al., 2005). Ces deux facteurs peuvent avoir un impact sur la durabilité du troupeau reproducteur. En effet, une sélection sur FCR ou FCE pourrait avoir comme effet indésirable une augmentation des besoins énergétiques pour l'entretien (proportionnel au poids des animaux) du troupeau reproducteur (Hill, 2012). Etant donné que l'ingestion du troupeau reproducteur représente plus des deux tiers du total du système bovin allaitant (Montaño-Bermudez et al., 1990), une telle augmentation pourrait avoir des conséquences néfastes sur la durabilité de l'élevage.

1.1.2 Critères basés sur des résidus – RFI ou RG

Pour surmonter les problèmes associés aux critères basés sur des ratios, des critères basés sur des résidus (proposés initialement par Koch et al., 1963) sont aujourd'hui utilisés en sélection génétique chez certains animaux de rente. L'intérêt de travailler avec des résidus issus de modèles de régression est l'indépendance (au moins phénotypique) entre le critère et les paramètres inclus dans le modèle en tant que prédicteurs, en particulier le poids des animaux ou la production laitière.

Le critère d'EA le plus fréquemment utilisé, notamment par les généticiens, est l'ingéré résiduel (residual feed intake en anglais ; RFI), défini comme la différence entre l'ingestion observée d'un animal (souvent exprimé en kg de MS ou UF) et l'ingestion attendue compte tenu des performances observées. Les animaux efficaces sont ceux ayant des valeurs

RFI négatives, car ils consomment moins que ce qui est prédit par le modèle de calcul du RFI. D'un point de vue théorique, le principal avantage du RFI par rapport aux FCR ou FCE est d'éviter la sélection conjointe d'un poids adulte élevé. D'autres critères résiduels existent, tels que le gain résiduel (residual gain en anglais ; RG). Comme tous ces critères fonctionnent sur le même principe de calcul, nous nous focaliserons ici seulement sur le RFI.

Pour un ruminant en croissance, le RFI est calculé avec l'équation suivante. Le résidu du modèle, c'est-à-dire le RFI, est la part de la variance de MSI observée non expliquée par les prédicteurs inclus dans le modèle :

$$MSI \text{ observée} = \beta_0 + (\beta_1 \times PM) + (\beta_2 \times GMQ) + (\beta_3 \times CC) + \text{résidu}$$

Où la MSI observée est la moyenne de la matière sèche ingérée (kg/j) pour un animal donné, β_0 est la MSI moyenne observée (kg/j) du lot d'animaux évalués, β_1 , β_2 et β_3 représentent les coefficients de régression respectifs du poids métabolique (PM ; poids vif (PV) en kg élevé à la puissance 0,75), de la composition corporelle (CC), et du GMQ (kg/j). Le GMQ est souvent obtenu en estimant la pente de la régression du poids (mesuré toutes les 2 semaines) sur le temps, pendant un minimum de 70 jours (Archer et al., 1997; Beef Improvement Federation, 2010). Il est important de préciser que les mesures de résidus sont relatives au groupe ou à la population d'animaux étudiés. En théorie un même animal peut être RFI+ dans un groupe A et RFI- dans un groupe B.

Le modèle conventionnel basique pour un animal en croissance intègre au moins le PM et GMQ, qui expliquent généralement entre 60% et 70% de la variance de MSI observée (Savietto et al., 2014; Kenny et al., 2018). Etant donné la différence d'énergie nette contenue dans 1g de lipides vs 1g de protéines (9,39 vs 5,48 calories) et la quantité d'eau associé au tissu adipeux vs muscle (environ 30 vs 80%) la composition du gain de poids a un impact sur les besoins énergétiques des animaux et donc sur l'ingestion. Il est ainsi recommandé d'intégrer dans le modèle, une mesure reflétant la composition corporelle telle que la différence d'épaisseur de gras ou de muscles mesurée par échographie entre la fin et le début du test. La composition corporelle, bien que souvent significative dans le modèle, ne contribue généralement qu'entre 0 et 7% des variations de MSI observées (Berry and Crowley, 2013; Kenny et al., 2018).

Pour une vache en lactation, l'équation est de même type, mais les prédicteurs utilisés sont la production de lait (corrigée pour sa composition), le poids métabolique et les réserves corporelles (à travers la note d'état corporel ou NEC). Comme l'apport d'énergie issu de la mobilisation corporelle est

sensiblement moins élevé que les besoins nécessaires pour reconstituer les réserves mobilisées (O'Mara, 1996), il est souvent inclus dans le modèle deux termes indépendants traduisant ces deux phénomènes ($PV \times \Delta NEC$ positif et $PV \times \Delta NEC$ négatif, voir Fischer et al., 2018).

Un avantage du calcul du RFI par rapport aux critères basés sur des ratios est le fait de pouvoir inclure dans le modèle de nouvelles variables traduisant l'effet de différentes fonctions biologiques et ainsi de pouvoir évaluer leurs contributions aux différences individuelles d'EA (impact de l'activité physique, composition corporelle, digestibilité ; etc.). Néanmoins, l'ingéré résiduel n'est pas dépourvu de potentiels inconvénients. Par définition, le résidu d'un modèle contient tout ce qui n'est pas expliqué, y compris les erreurs de mesure et de modélisation. De plus, un animal efficace d'après son RFI peut traduire une part énergétique allouée à l'entretien plus faible. Or, d'après la théorie d'allocation de nutriments, une baisse des besoins énergétiques pour l'entretien pourrait diminuer la résilience, c'est-à-dire la capacité de l'animal à faire face à des facteurs agresseurs externes (parasites, maladies infectieuses, mais aussi stress thermique ou alimentaire). La fonction d'entretien ne contribue pas à la production, mais elle joue un rôle très important dans la survie des animaux (Rauw et al., 1998).

La question de la part liée aux erreurs dans le RFI a fait l'objet de nombreuses recherches récemment, notamment au sujet de l'erreur d'ajustement qui considère des coefficients linéaires fixes pour les paramètres prédictifs de la MSI tout au long de la période sur laquelle est effectuée la régression (Berry and Crowley, 2013; Li et al., 2017; Fischer et al., 2018). De plus, dans les modèles les plus complexes (notamment ceux utilisés chez les vaches laitières) les termes prédictifs du modèle d'ingestion permettant de calculer le RFI peuvent montrer une forte corrélation entre eux et entraîner des problèmes de multicollinéarité. Des avancées méthodologiques prometteuses ont été proposées récemment pour gérer la multicollinéarité, ainsi que l'évolution des coefficients au long de la lactation (Martin et al 2020).

En raison de la diversité des modèles, des prédicteurs et de la prise en compte des erreurs, les estimations de la variabilité des RFI sont elles-mêmes très variables entre études (tableau 1). La variabilité est en apparence plus grande chez les bovins à viande (coefficient de variation (CV) entre 4.6% et 13.8%) que chez les vaches laitières (coefficient de variation entre 2.9% et 9.1% ; Tableau 1). Sachant qu'il est d'autant plus facile et intéressant de sélectionner sur un caractère si sa variabilité dans la population est forte, cette question est importante. Les études françaises récentes DEFFILAIT et BEEFALIM montrent les variabilités les plus faibles (CV de 2.9% en vaches laitières

Auteurs	nombre d'animaux	Ecart-type RFI (kg MS)	MS (kg) ingérée moyenne	CV RFI, %
Bovins viande				
Arthur et al., 2001a	1180	0.74	9.7	7.7%
Arthur et al., 2001b	792	0.76	10.7	7.1%
Schenkel et al., 2004	2284	1.47	10.7	13.8%
Robinsons and Oddy, 2004	1481	0.88	12.3	7.1%
Hoque et al., 2006	740	1.02	9.3	11.0%
Barwick et al., 2009	1463	1.12	12.2	9.2%
BEEFALIM	588	0.45	9.8	4.6%
Vaches laitières				
Mantysaari et al, 2012	145	1.70	18.7	9.1%
Connor et al., 2013	453	1.65	21.8	7.6%
Manafiazar et al., 2013	281	1.40	19.5	7.2%
Yao et al., 2013	395	1.34	22.2	6.0%
McDonald et al., 2014	183	1.05	19.0	5.5%
Xi et al., 2016	84	0.58	20.3	2.9%
Shetty et al. 2017	140	1.66	22.2	7.5%
DEFFILAIT	260	0.64	22.0	2.9%

Tableau 1 Variabilités des RFI dans des études sur l'efficacité alimentaire des bovins viande en croissance et des vaches laitières

et 4.6% en bovins viande) sans qu'il soit possible de conclure si cela vient seulement des méthodes de mesure des variables du modèle, ou des modèles utilisés ou encore de la population mesurées.

Enfin, bien que le RFI puisse permettre de sélectionner des animaux plus efficaces sans consommer davantage d'aliments à l'échelle journalière, cela n'est pas forcément vrai lorsque les ingestions sont comptabilisées pour le cycle productif total d'un animal en croissance (Berry and Crowley, 2012). Ainsi, nous avons comparés les animaux les plus efficaces (quartile supérieur) avec ceux les moins efficaces (quartile inférieur) en utilisant des données réelles collectées dans un programme national sur l'amélioration de l'EA chez les bovins à viande (BEEFALIM 2020 avec environ 600 jeunes bovins phénotypés). Le bilan économique réalisé à poids vif d'abattage fixe suggère que, bien que le RFI soit un critère intéressant, il n'est pas celui qui permet d'identifier les animaux les plus économiques en aliments pour l'ensemble de leur engraissement. Ainsi, les animaux efficaces selon FCE obtenaient ici de meilleurs résultats car une durée d'engraissement plus courte a permis une économie globale d'aliments plus importante que les animaux plus efficaces selon RFI). De plus, Hietala et al. (2014) ont réalisé un des premiers bilans économiques résultant de l'intégration du critère RFI dans les objectifs de sélection de l'élevage laitier en Finlande. Ils ont démontré que le bénéfice d'améliorer le RFI était moins important que celui issu d'une augmentation de la production laitière, des taux ou d'une réduction de l'intervalle entre mises bas. Les études citées n'analysent néanmoins qu'une partie du système d'élevage. Il s'avère donc crucial de pouvoir évaluer les différents critères d'EA à l'échelle du système d'élevage et ainsi montrer quels sont les gains économiques, mais aussi environnementaux, qui résultent d'une sélection génétique axée sur les différents critères d'EA connus.

2. DETERMINANTS BIOLOGIQUES DE L'EFFICACIE

Qu'un animal soit plus efficace qu'un autre dans l'utilisation des ressources alimentaires peut principalement être lié à deux grands types de déterminants. La première possibilité concerne une meilleure digestion de la ration, ce qui permet d'en tirer plus d'énergie pour l'animal, la seconde est une meilleure valorisation métabolique, soit par une orientation différente vers les grandes fonctions, soit par un meilleur rendement métabolique. D'autres sources de variabilité existent (cf. notamment Richardson et Herd, 2004), mais, leur importance étant considérée comme minime comparée aux déterminants digestifs et métaboliques, elles ne seront pas abordées ici.

2.1. DETERMINANTS DIGESTIFS

L'amélioration de la digestibilité, en particulier des parois végétales pour les ruminants, est particulièrement intéressante, car elle permet de tirer plus d'énergie de la ration ingérée. Malheureusement, c'est un caractère très difficile à mesurer, ce qui limite généralement son étude directe à de petits effectifs d'animaux.

La méthode de référence de mesure de la digestibilité apparente de la ration et de ses composants consiste à collecter dans des bacs, séparément et pendant plusieurs jours (4 à 7), les fèces et l'urine. Cela nécessite de maintenir les animaux à l'attache. C'est donc une mesure lourde, coûteuse et contraignante pour les animaux. De plus, l'erreur de mesure est importante au regard de la variabilité entre animaux (c.f. Tableau 1).

Des méthodes indirectes d'estimation de la digestibilité à partir de la composition des fèces (N fécal ou spectres dans le proche infrarouge) ou de marqueurs digestifs (internes à la ration ou externes) existent. Néanmoins, pour les plus précis,

comme l'oxyde d'Ytterbium, la mesure est généralement peu répétable et avec des coefficients de variation entre périodes proches du triple de celui de la méthode de référence (Denouel, 2016), ce qui rend non significatives les relations entre les deux méthodes et ne permet pas d'interpréter les faibles différences interindividuelles. Ces méthodes indirectes permettraient en théorie de phénotyper des individus en plus grand nombre que la méthode de référence, mais compte tenu de l'incertitude de mesure, c'est une piste sans doute peu prometteuse. De plus, pour les vaches laitières, si l'on compare à la faible variabilité du RFI, cela rend très difficile la possibilité de détecter des différences interindividuelles, au moins avec des rations riches en amidon. En effet, Potts et al. (2017) ont montré des différences significatives de digestibilité entre les vaches laitières de RFI extrêmes avec des rations riches en fibres, mais pas avec des rations riches en amidon. La variation de la digestibilité semble également expliquer une partie de la variation du RFI chez les bovins à viande (Richardson and Herd, 2004; De La Torre et al., 2019).

Une autre possibilité serait d'étudier non pas directement la digestibilité, mais des variables qui lui sont plus ou moins bien corrélées. Des études anciennes ont suggéré des liens possibles entre le comportement alimentaire (efficacité pour broyer les particules, modèle de chargement du rumen), le niveau d'ingestion et la digestibilité (Deswysen and Ellis, 1988). Le développement de nouvelles technologies automatisées pour enregistrer le comportement alimentaire a récemment produit de nouveaux résultats concernant les liens entre RFI et comportement alimentaire. Par exemple, Lin et al. (2013) ont observé sur un grand nombre de génisses une corrélation phénotypique positive entre RFI et la vitesse d'ingestion, indiquant que les génisses les moins efficaces mangeraient plus vite. Plusieurs autres études ont observé des relations positives entre la durée de l'alimentation et le RFI (Montanholi et al., 2010; Durunna et al., 2011). Cependant, la durée de l'alimentation et la fréquence des repas sont également liées aux quantités ingérées, qui, dans de nombreuses études, est corrélée génétiquement et phénotypiquement au RFI (Lin et al., 2013; Fischer et al., 2018).

La digestibilité de la ration diminue en général avec le niveau d'ingestion. Cela est expliqué en grande partie par le fait qu'un séjour prolongé des aliments dans le rumen permet une digestion plus importante des composantes de la ration, et qu'un fort niveau d'ingestion diminue le temps de séjour du fait d'une vitesse de transit plus élevée. Cependant, les variations liées aux écarts d'ingestion entre des vaches de RFI différents ne peuvent expliquer qu'une partie des différences de valorisation d'énergie. Pour le vérifier, les vaches les moins efficaces ont été rationnées pour recevoir les quantités ingérées plus proches des vaches les plus efficaces. Dans cette situation, la variabilité du RFI a été réduite sans modification significative de digestibilité (Ben Meir et al., 2019), mais il reste une corrélation très significative avec le RFI en situation à volonté (Fischer et al., 2020). Des modifications de digestibilité peuvent-elles être associées à des différences de temps de séjour de la ration dans le rumen à même niveau d'ingestion ? La mesure des temps de séjour nécessite des marqueurs et est encore plus compliquée que celle de la digestibilité. Cependant, si la ration séjourne plus longtemps, on peut penser que la ration va occuper un volume ruminal plus important à même niveau d'ingestion. Les nouvelles techniques de phénotypage de la morphologie permettent aujourd'hui de mesurer assez simplement les volumes de l'abdomen par imagerie 3D (Le Cozler et al., 2019). Elles permettent d'observer que le volume de l'abdomen à même quantité ingérée est négativement corrélé avec l'ingestion résiduelle (RFI), comme illustré à la Figure 1. Les vaches les plus efficaces présentent donc un encombrement abdominal supérieur aux vaches inefficaces, ce qui pourrait suggérer un transit plus lent et une digestion plus importante.

Si la digestibilité des vaches efficaces est améliorée par un temps de séjour dans le rumen augmenté, on peut également s'attendre à une production accrue de méthane par kg d'aliment. La relation interindividuelle entre digestibilité ruminale et émission de méthane a été observée depuis longtemps (Schiemann et al., 1970). Les mesures de production de méthane sur de grands effectifs de bovins sont rendues possibles par l'apparition de dispositifs analysant des échantillons de gaz érucés pendant la traite ou pendant de courtes périodes d'alimentation. La plupart des études récentes utilisant ces dispositifs montrent en général une production de méthane par kg de matière sèche ingérée plus importante chez les individus les plus efficaces, aussi bien chez les bovins à viande (Herd et al., 2016a; Renand et al., 2019) que chez les vaches laitières (Olijhoek et al., 2018; Fischer et al., 2020), même si ce résultat observé pour la race Holstein n'a pas été retrouvé pour la Jersiaise. Cet effet sur la production de méthane par kg d'aliment vient en fait annihiler un des bénéfices attendus de l'amélioration de l'efficacité alimentaire, à savoir une moindre émission de méthane à même production (CH₄/kg Lait). Enfin de nouvelles techniques pour étudier les communautés microbiennes ont montré des différences dans la population microbienne ruminale entre les bovins à RFI élevé et faible. Ces différences varient selon le régime alimentaire (Carberry et al., 2012) ce qui suggère que les différences de RFI dues à l'efficacité digestive dépendent probablement de l'environnement nutritionnel. Des différences significatives dans la morphologie du tractus intestinal, avec une plus grande cellularité dans les petites cryptes intestinales à la fois dans le duodénum et l'iléon, ont été observées chez les bovins à viande les plus efficaces (Montanholi et al., 2013).

Malgré la rareté des résultats directs sur le lien entre le RFI et la digestion, il semble probable que la digestion explique une partie des différences observées entre les animaux plus efficaces et moins efficaces. La recherche de variables indirectes reflétant les différences de digestibilité peut constituer une piste intéressante pour mesurer ce phénotype sur de plus grands effectifs, mais il reste difficile d'estimer la part de ce déterminant dans les différences d'EA.

2.2. DETERMINANTS METABOLIQUES

Différents travaux de synthèse des résultats de la bibliographie suggèrent que les mécanismes à l'origine des différences de RFI peuvent être également d'ordre métabolique chez les bovins à viande (Herd and Arthur, 2009; Cantalapiedra-Hijar et al., 2018) et chez les bovins lait (Xi et al., 2016). Néanmoins,

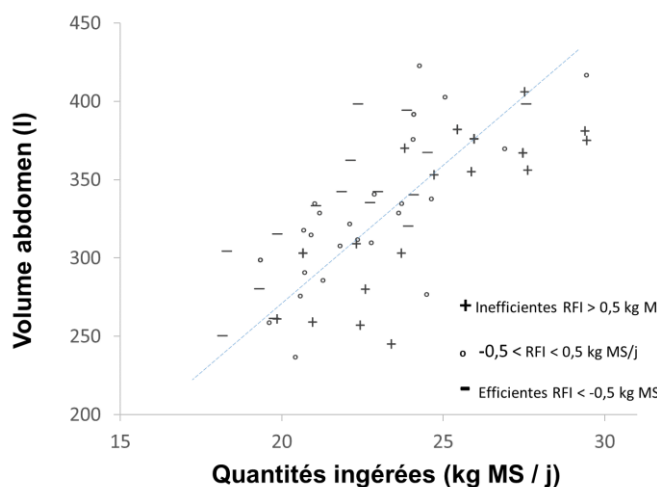


Figure 1 : Relation entre les quantités ingérées et le volume abdominal mesuré par imagerie 3D pour des vaches laitières. Les vaches les plus efficaces (-, RFI < -0,5 kg MS) sont majoritairement au-dessus de l'axe principal alors que les vaches les moins efficaces (+, RFI > 0,5 kg MS) sont majoritairement en dessous (Faverdin et al., communication personnelle).

la confusion existant entre le niveau d'ingestion et l'EA mesurée par le RFI rend assez complexe l'étude des vrais déterminants de la variabilité individuelle de l'EA (Cantalapiedra-Hijar et al., 2018). Des nouvelles études physiologiques sont nécessaires en utilisant des critères d'EA qui corrigent les différences d'ingestion (tel que le RG) pour élucider quels sont les vrais mécanismes sous-jacents de la variabilité individuelle de l'EA. En effet, le RG permettrait de comparer les performances des animaux à même ingestion et donc d'éviter l'influence de l'ingestion dans l'analyse des déterminants des variations individuelles de l'EA. Une autre alternative, assez peu explorée jusqu'à présent, serait de classer les animaux selon leur RFI, puis de réaliser une évaluation des mécanismes physiologiques lors d'une ingestion restreinte et contrôlée entre les groupes d'animaux extrêmes, afin de s'affranchir de l'impact de l'ingestion sur certains mécanismes biologiques associés à l'EA (Fischer et al., 2020). Enfin, avec l'arrivée des nombreuses données génomiques, il peut être intéressant d'identifier les fonctions biologiques associées aux gènes corrélés à l'EA (Duarte et al., 2019) n'ayant pas un rôle connu sur l'appétit ou l'ingestion. Nous détaillons ci-après les mécanismes métaboliques qui semblent avoir un rôle important dans l'explication de la variabilité individuelle de l'EA, sur la base d'études réalisées notamment chez le bovin en engraissement avec le critère RFI.

Métabolisme énergétique général

Malgré un nombre insuffisant d'études ayant utilisé des méthodes de référence, les animaux efficaces d'après le RFI sembleraient avoir un taux métabolique inférieur, c'est-à-dire une moindre production de chaleur par unité de poids métabolique et à même ingestion, par rapport aux animaux moins efficaces (voir synthèse de Cantalapiedra-Hijar et al., 2018). Cela pourrait être la conséquence à la fois de besoins énergétiques plus faibles pour l'entretien ou d'une efficacité d'utilisation de l'énergie métabolisable disponible plus élevée. Ces résultats phénotypiques convergent avec l'analyse génétique réalisée par Savietto et al. (2014) à partir de presque 2 000 mesures de RFI chez le bovin en engraissement et qui conclut, à partir d'une modélisation intégrant l'effet aléatoire de l'animal sur les coefficients du modèle RFI, à des différences interindividuelles héréditaires sur l'efficacité d'utilisation de l'énergie pour l'entretien. On ne peut toutefois pas écarter non plus l'hypothèse d'une meilleure digestibilité.

A l'inverse, chez la vache laitière, une synthèse des travaux publiés avait conclu à l'absence de variations génétiques dans l'efficacité d'utilisation de l'énergie disponible pour la production laitière et indiquait que l'essentiel du gain observé sur la production laitière était plutôt une conséquence de l'amélioration de l'ingestion que le résultat d'une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'énergie métabolisable (EM) (Veerkamp and Emmans, 1995). Dans la même logique, Lines et al. (2018) ont montré que lorsque des génisses allaitantes classées comme efficaces étaient ensuite sous-alimentées (105% des besoins d'entretien), la production de chaleur était identique à celle des femelles identifiées comme inefficaces. Cependant, lorsque les mêmes animaux étaient nourris à volonté les génisses plus efficaces montraient une production de chaleur inférieure à celle des génisses moins efficaces. Ces auteurs ont conclu qu'il n'existait pas de différence d'utilisation de l'énergie entre animaux divergents en RFI, mais un appétit contrasté responsable d'ingestions et de productions de chaleur différentes. D'autres études récentes chez la vache laitière vont dans le même sens (Ben Meir et al., 2019; Fischer et al., 2020), ainsi que chez des mâles castrés (Andreini et al., 2019). Il s'avère essentiel à l'avenir de pouvoir discerner si un taux métabolique diminué résulte d'un appétit moins élevé ou si, au contraire, il est la cause d'une ingestion plus faible, en comparant des animaux extrêmes à des niveaux d'ingestion différents.

Composition corporelle

Étant donné le coût énergétique associé à l'activité de certains organes, tels que les tissus splanchniques (foie et tractus digestif) qui ont des taux de renouvellement très rapides, il est très probable que la taille et l'activité de ces organes puisse influencer les besoins énergétiques des animaux, et donc leur EA. Ainsi, à partir des données d'environ 1500 animaux, Taussat et al. (2019) ont trouvé des corrélations génétiques significatives entre l'EA (positive pour RFI et négatives pour FCE et RG) et la proportion du cinquième quartier, de la caillette, des intestins, du foie et des reins dans le poids vif vide. Des résultats similaires ont été observés chez des vaches Charolaises adultes en fin d'engraissement (Martin et al., 2019). Bien que l'association entre composition corporelle et variations individuelles de l'EA ne soit pas systématiquement observée (Kenny et al., 2018), ces conclusions sont en accord avec les résultats phénotypiques obtenus dans certaines études (Meale et al., 2017). De plus, quel que soit le critère d'efficacité utilisé, les carcasses des animaux efficaces de l'étude menée par Taussat et al. (2019) étaient plus maigres, en accord avec les conclusions obtenues par Berry and Crowley (2013) sur la relation négative entre EA et proportion de gras dans les carcasses et corps entier des animaux. En effet, un dépôt des protéines entraîne un gain de poids plus élevé par unité d'énergie disponible (1 gramme de protéine nécessite 15,7 cal d'EM et piège 4 grammes d'eau dans le muscle) par rapport à un dépôt des lipides (1 gramme de lipide nécessite la même quantité d'EM mais ne piège que 0,4 gramme d'eau dans le tissu adipeux). Cela reste vrai malgré un coût d'entretien plus important des protéines par rapport aux lipides (Webster, 1981), lié à un taux de renouvellement plus rapide, et un coefficient métabolique d'utilisation de l'énergie moins élevée ($k_{\text{protéines}} = 0,35$; $k_{\text{lipides}} = 0,6$; INRA, 2018).

Métabolisme protéique et taux de renouvellement protéique

Chez le ruminant, le taux de renouvellement protéique est très élevé par rapport à la quantité de protéines retenues dans le gain de poids ou sécrétée dans le lait (Lobley, 2003). Bien que ce flux de matière ne contribue pas à la production des protéines animales, il entraîne un coût énergétique non négligeable qui est évalué à environ 23% des dépenses énergétiques totales au minimum (Caton et al., 2000). Dans une synthèse des résultats de la littérature, il a été conclu que malgré l'existence de peu d'études chez le ruminant, les variations du taux de renouvellement protéique apparaissent comme un mécanisme pouvant expliquer en partie les variations individuelles de l'EA (Cantalapiedra-Hijar et al., 2018). Cette conclusion est confortée par les résultats issus de la seule méta-analyse réalisée jusqu'à présent à partir des 10 travaux ayant utilisé des approches génomiques (dites GWAS) chez des jeunes bovins en croissance et divergents quant à leur RFI (Duarte et al., 2019). En effet, ces auteurs ont uniquement identifié la voie de la dégradation des acides aminés ramifiés (leucine, isoleucine et valine), ayant un rôle dans la régulation de la synthèse et du renouvellement protéique, comme un mécanisme associé au RFI. Enfin, une étude récente a montré un taux de renouvellement protéique inférieur au niveau de la paroi du rumen chez des bovins en engraissement efficaces par rapport à ceux classés comme inefficients (Elolimy et al., 2019).

Respiration mitochondriale

Les mitochondries sont responsables de la production de 90% de l'ATP cellulaire, monnaie énergétique pour le métabolisme, à partir des substrats issus de la digestion et catabolisme des nutriments. Néanmoins, le processus de transformation des substrats en ATP par la respiration mitochondriale n'est pas efficace à 100% avec des pertes qui se traduisent en production de chaleur plutôt que d'ATP. Bottje et al. (2002) furent les premiers auteurs à démontrer un lien entre les variations dans la respiration mitochondriale et la variabilité individuelle de l'EA. Depuis ce premier travail, de nombreuses

études ont montré par différentes approches directes et indirectes le rôle majeur de cette fonction dans les variations d'EA entre animaux élevés dans les mêmes conditions (Cantalapiedra-Hijar et al., 2018).

3. CHALLENGES ET OPPORTUNITÉS POUR SÉLECTIONNER L'EFFICACITÉ

L'un des grands défis dans l'étude et l'amélioration génétique de l'efficacité tient dans la possibilité de réaliser des mesures sur un grand nombre d'animaux. En effet, les variables d'efficacité alimentaire nécessitent toutes une mesure de l'ingestion individuelle. À l'heure actuelle, ces mesures sont effectuées par le biais d'auges peseuses ou d'auges individuelles avec pesées manuelles de l'offert et du refus. Ces outils chers et contraignants restreignent l'acquisition de données aux stations de contrôle et fermes expérimentales. De plus, le phénotypage est limité à l'ingestion en bâtiment, excluant de ce fait les systèmes pâturant.

Face à ce constat, de nombreuses études se sont lancées à la recherche de proxys (mesures indirectes, potentiellement plus simples à obtenir mais généralement moins précises). Deux voies s'ouvrent alors : rechercher un proxy de l'ingestion ou rechercher directement un proxy de l'efficacité. Concernant l'ingestion, une des difficultés majeures réside dans le fait que le RFI ayant une assez faible variabilité, l'erreur de mesure des quantités ingérées doit être faible. L'une des pistes les plus prometteuses consiste à utiliser des caméras 3D pour identifier le volume d'aliment consommé par les animaux (Shelley et al., 2016; Bloch et al., 2019). L'entreprise de sélection Viking Genetics (Danemark) est d'ailleurs en train d'équiper un réseau de fermes commerciales d'un système de caméras permettant à la fois de mesurer l'ingestion et de reconnaître les animaux individuellement afin de pouvoir réaliser des mesures à grande échelle (Lassen et al., 2018; Thomassen et al., 2018). Des études proposent également l'utilisation du ratio GMQ/CO₂ comme proxy de l'ingestion pour les bovins en croissance (Herd et al., 2016b; Renand et al., 2019), en faisant le lien entre la respiration cellulaire et la croissance. La possibilité d'utiliser des mesures de consommation d'oxygène est également évoquée. Concernant la prédiction de l'ingestion à l'herbe, il est possible d'utiliser les marqueurs tels que les n-alcanes (Mayes et al., 1986) ou les terres rares, néanmoins ces techniques sont coûteuses et complexes d'utilisation et présentent des erreurs de prévision importantes.

En ce qui concerne l'exploration de proxys et biomarqueurs directs de l'efficacité alimentaire, de nombreuses recherches sont menées à l'heure actuelle, notamment dans le programme BEEFALIM en France. Des premiers travaux ont identifié, entre autres, les abondances naturelles en azote 15 (l'isotope plus léger de l'azote) des protéines animales comme un biomarqueur prometteur pour évaluer le FCE (Meale et al., 2017) et le RFI (Cantalapiedra-Hijar et al., 2020) chez le bovin en engraissement. Une piste à l'étude est également de prédire le RFI à partir des spectres du moyen infrarouge du lait (McParland et al., 2014; Shetty et al., 2017; Dórea et al., 2018). Cette méthode, qui n'est malheureusement pas applicable aux animaux à viande, n'est pas encore validée. Mais, si elle se concrétise, elle posséderait le grand avantage de ne pas nécessiter de mesures supplémentaires par rapport à ce qui est fait en routine sur les bovins laitiers. Il est toutefois prématuré d'avancer que la précision en sera suffisante pour pouvoir l'utiliser comme base d'une sélection. Des travaux sur le sujet doivent se poursuivre au sein de l'initiative internationale GDMI (Global Dry Matter Initiative). Des proxys directs de l'efficacité peuvent également soulever la question de quelle efficacité, certains étant davantage associés à la digestion et d'autres au métabolisme.

Une autre grande question concernant l'efficacité alimentaire est la dépendance des résultats obtenus au type d'animaux sur lequel ils ont été obtenus et à leur alimentation. En effet,

les études soulignant l'existence d'une interaction génétique-environnement tant au niveau du régime alimentaire qu'au niveau du stade physiologique ne manquent pas (cf. Berry and Crowley, 2013 pour revue). Néanmoins, de nombreuses études récentes (Martin et al., 2019 ; Taussat et al., 2019 ; Freetly et al., 2020; Fischer et al. 2020) ont pu confirmer la tendance observée par Berry and Crowley (2013), à savoir que si la corrélation entre les valeurs de RFI obtenues à partir de différents régimes n'était pas de 1, elle était néanmoins toujours positive et relativement forte. Tout va ainsi dans le sens d'une partie commune au déterminisme de l'efficacité alimentaire, indépendante de l'alimentation et de l'âge et du stade de l'animal.

Malgré sa complexité physiologique, l'efficacité alimentaire possède une héritabilité modérée (en moyenne de l'ordre de 0,20 pour le RFI (Berry and Crowley, 2013), même si les estimations sont très variables, car souvent peu précises), et une sélection génétique peut être envisagée. Une sélection génomique permettrait de s'affranchir de la mesure du phénotype sur les candidats ou sur leurs filles, en concentrant les mesures sur une ou plusieurs populations de référence. Néanmoins, au niveau national, le nombre d'animaux génotypés et phénotypés est trop faible pour permettre d'établir une population de référence. En effet, pour espérer atteindre une précision des prédictions autour de 0,5, valeur seuil habituelle pour la publication d'index génomiques, il faudrait au minimum, d'après la formule de Daetwyler et al. (2008) et en considérant une héritabilité du caractère à 20%, environ 10 000 animaux dans une population de référence Holstein (où la consanguinité est assez élevée), soit 1 000 à 2 000 animaux phénotypés par an. Pour les races allaitantes, qui ont une variabilité génétique plus importante, la taille de la population de référence tournerait plutôt autour de 20 000 individus. Différentes méthodes d'optimisation existent (Elsen et al., 2013). En particulier, on peut maximiser la parenté entre les candidats et la population de référence, ce qui réduit le besoin d'effectif. Mais la méthode la plus efficace, pour les races internationales, est de combiner les données entre acteurs et entre pays, comme cela est déjà initié chez la vache laitière (Global Dry Matter Initiative ou Efficient Dairy Genome Project). On peut aussi combiner les informations entre races (Hayes et al., 2009; Hozé et al., 2014), mais avec une efficacité limitée sauf dans le cas de races génétiquement proches. Enfin, si une sélection sur l'efficacité alimentaire est mise en place en France comme c'est déjà le cas dans d'autres pays (ex : Pryce et al., 2015), il ne faudra néanmoins pas oublier ses potentiels effets sur les autres caractères.

4. VERS UNE EFFICACITÉ DURABLE : L'INTEGRATION DE LA RESILIENCE DANS L'EFFICACITÉ

La notion d'efficacité durable, c'est-à-dire une efficacité qui prend en compte l'ensemble de la carrière de l'animal, sous-entend que les gains d'EA ne sont pas atteints au détriment de la durabilité de l'animal, qu'il n'y a pas de « trade-off » entre l'EA et la résilience. On peut en effet penser que le meilleur rendement d'utilisation de la ration se fasse au détriment de certaines fonctions qui ne sont pas mesurées en routine. Cette notion est soutenue notamment par le fait que les vaches les plus efficaces d'après le FCR sont celles ayant le bilan énergétique le plus négatif (Spurlock et al. 2012), mais le RFI semble a priori un peu moins sensible à ce risque.

La résilience peut être définie comme la capacité d'un animal (ou plus généralement d'un système) à gérer une perturbation liée à l'environnement d'élevage, que ce soit la santé, le climat ou la conduite (cf. Friggens et al. 2017). Typiquement la variabilité entre individus dans leur résilience peut se mesurer en termes d'amplitude de réponse à une perturbation et de vitesse de récupération après la perturbation. La Figure 2 montre que la quantification de la résilience nécessite une

cinétique de mesures pour capturer la dynamique des réponses/récupérations. En pratique, la mesure de la capacité de l'animal à supporter des challenges sanitaires, alimentaires ou climatiques n'est pas simple car il y a beaucoup d'indicateurs difficiles à intégrer et il est rare qu'ils soient mesurés de façon homogène. Une voie intéressante consiste à caractériser les réponses de l'animal en observant les perturbations des variables de production et de poids. Ces perturbations ont aussi parfois été utilisées pour qualifier des événements de santé dans des systèmes de monitoring en élevage de précision (Bareille et al., 2014). Le défi de pouvoir enregistrer des cinétiques sur des grands nombres d'animaux était tel que, par le passé, ce type de données étaient rares en dehors des stations de recherche. Mais aujourd'hui, avec la mise en place de plus en plus de technologies de mesures automatisées en fermes commerciales (capteurs liés aux systèmes de traites, accéléromètres, etc.), nous avons l'opportunité de pouvoir utiliser les données de l'élevage de précision pour phénotyper la résilience à l'échelle des performances zootechniques et même dans certains cas au niveau de la physiologie (Scheffer et al., 2018 ; Ben Abdelkrim et al., 2019; Poppe et al., 2020).

L'acquisition des différentes variables de manière homogène permet d'avoir une métrique de l'importance des perturbations pendant une lactation, en mesurant par exemple la surface des perturbations (Figure 2). La somme des surfaces des perturbations est un bon indicateur de l'ensemble des stress auxquels l'animal a fait face et de l'ampleur de sa réponse (Elgersma et al. 2018). Il est intéressant de constater que les fréquences et l'ampleur des perturbations de production, de poids vif et d'ingestion à l'échelle de la lactation mesurées

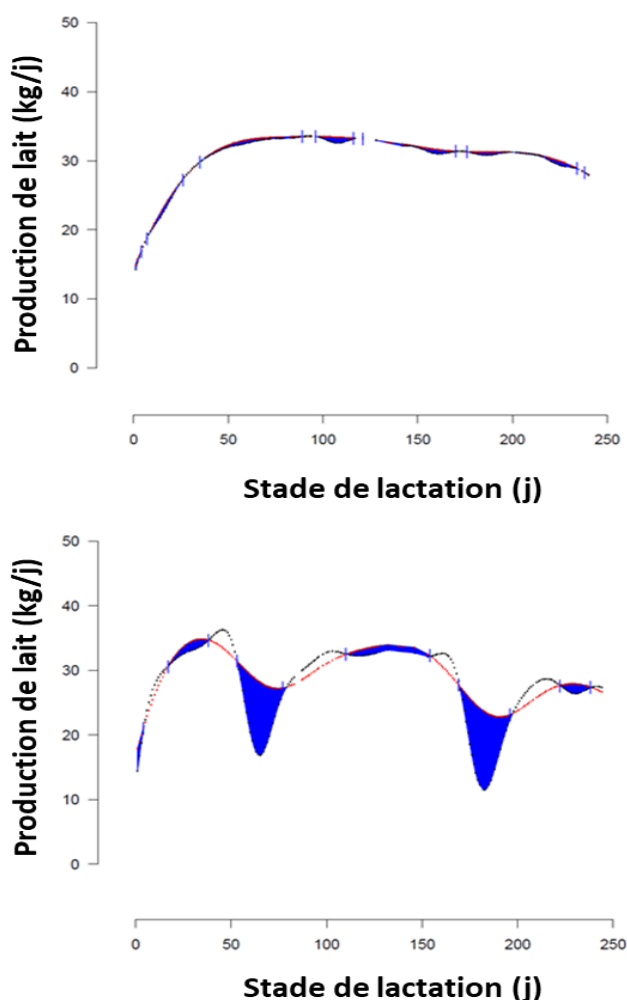


Figure 2: Exemples contrastés chez des vaches laitières de courbes de lactation peu perturbées en haut ou très perturbées en bas (Faverdin et al., communication personnelle).

pendant toute la lactation étaient majoritairement d'origine sanitaire.

Si l'on essaye de mettre en relation les données d'EA et les perturbations, on n'observe aucune corrélation entre ces deux types d'indicateurs (Figure 3). Cela peut paraître étonnant et on pourrait penser en première approche que les baisses de production liées aux fortes perturbations vont induire une perte notable d'EA. En fait, le problème est un peu plus complexe, les perturbations d'ingestion et de production n'étant pas indépendantes. L'analyse de ces dépendances a montré qu'en moyenne, toutes maladies confondues, il y avait une perte d'ingestion pratiquement équivalente en énergie à la perte de production associée (Bareille et al., 2003). Ce résultat explique très vraisemblablement le fait que l'on n'observe pas de relation avec l'EA à l'échelle de la lactation. Ceci n'empêche cependant pas que d'autres formes de résilience à des échelles de temps plus longues puissent être influencées par l'EA, mais dans tous les cas, cette approche fournit une méthode intéressante pour caractériser les animaux sur leur réponse à des challenges.

Derrière ces réponses observées au travers des perturbations, il existe une multitude de mécanismes physiologiques (et parfois comportementaux) susceptibles d'absorber ou de palier au choc (Kitano 2004 ; Scheffer et al., 2018). Nous parlons ici de résilience et de perturbations, en excluant la situation où un animal serait soumis à un environnement pauvre sur le long terme, qui relève plutôt de sa robustesse et a été traité antérieurement (cf. Friggens et al., 2017). Le fait que la résilience repose, comme l'efficacité, sur une multitude de mécanismes implique que la résilience a un coût, c'est-à-dire qu'elle puise dans les ressources disponibles à l'animal et qu'elle devrait apparaître dans le dénominateur d'un calcul d'efficacité. Nous pouvons déjà imaginer que la poursuite d'une meilleure efficacité *via* la sélection des animaux avec un niveau de production élevé puisse se faire au détriment de leur résilience. La littérature concernant des lignées d'animaux sélectionnées pour être divergentes en EA ont montré des corrélations non-favorables, par exemple entre poids d'œuf et température corporelle pendant un stress thermique chez la poule pondeuse (Loyau et al., 2016). Cependant, ce n'est pas toujours vrai puisque les porcs sélectionnés pour être plus efficaces n'ont pas montré de diminution de résistance à des stress (Gilbert et al., 2017). De manière générale, la littérature montre le plus souvent des corrélations négatives entre production et autres fonctions telles que la reproduction (Berry et al., 2014), la santé (Van der Most et al., 2011), ou la longévité (Theilgaard et al., 2007). Dans des populations commerciales, des corrélations négatives entre niveau de production et résilience ont aussi été mises en évidence (Elgersma et al., 2018 ; Poppe et al., 2020). Mais il est difficile de conclure sans préciser le mode de calcul d'EA utilisé dans chaque étude. Par exemple, pour la reproduction, le rôle des réserves corporelles est bien connu (Bédère et al., 2018) et ce n'est pas le critère le plus facile à mesurer en dynamique avec une grande précision. Il semblerait qu'il existe un lien entre l'EA et des gènes impliqués dans la gestion des réserves (Hardie, 2017), comme la leptine dont le rôle est également connu pour la reproduction. Ceci pourrait expliquer les mauvais résultats observés sur la reproduction et la longévité des vaches laitières efficaces (RFI faibles) dans des grandes fermes aux Etats-Unis (Vallimont et al., 2013).

Les études citées ci-dessus peuvent suggérer qu'il y a un risque que l'amélioration de l'EA dégrade la durabilité animale, mais ceci n'est pas inévitable si l'on y prête attention. Pour aller vers une efficacité durable il faut prendre en compte deux éléments. Le premier concerne le pas de temps sur lequel on considère l'EA. Si la période de mesure est courte (la tendance classique pour limiter le nombre de mesures coûteuses d'ingestion), on va exclure en grande partie les possibles

	aireperte_PL	aireperte_QI	aireperte_PV	pertMaxPV	RFI_11q
aireperte_PL	1.00	0.61	0.40	0.39	-0.05
aireperte_QI		1.00	0.43	0.47	-0.01
aireperte_PV			1.00	0.89	0.02
pertMaxPV				1.00	0.03
RFI_11q					1.00

Tableau 2 : Corrélation entre les surfaces cumulées des différentes perturbations (aireperte_PV et pertMaxPV pour le poids vif, aireperte_PL pour la production de lait, aireperte_QI pour l'ingestion) et le RFI mesuré sur les 11 premières quinzaines de lactation (RFI_11q). Les corrélations dans des cases non grisées ne sont pas significatives. (Faverdin et al., communication personnelle)

conséquences de l'augmentation de l'EA sur les autres fonctions de l'animal (reproduction, santé, résilience). En revanche, si la période de mesure est longue, si par exemple on mesure l'efficacité à l'échelle de la carrière de l'animale, alors les animaux qui allouent leurs ressources à la production au détriment de leur longévité productive seront pénalisés sur leur efficacité globale. Des simulations ont démontré que l'amélioration de l'efficacité à l'échelle de la carrière est possible et ne joue pas sur les mêmes caractères biologiques que ceux sous-jacents à une meilleure EA sur le court terme (Puillet et al., 2016). De plus dans certains cas, comme les lignées porcines divergentes d'INRAE sur le RFI, il n'y a pas de « trade-off » évident quand elles ont été exposées à des stress sanitaires (Chatelet et al. 2017) ou thermiques (Campos et al., 2014).

Le deuxième élément à considérer est que la valeur de la résilience va être dépendante de l'environnement dans lequel se trouve l'animal. Si l'environnement est très contrôlé, pour éviter qu'il n'y ait des perturbations nutritionnelles ou autre, alors l'investissement dans la résilience n'aura eu que peu de bénéfice pour l'animal, ce sont les conditions d'élevage qui sont le plus souvent ciblées pour l'évaluation des performances des animaux. Il faut noter cependant que pour le travail d'astreinte de l'éleveur, même dans ces conditions contrôlées, les animaux qui réagissent plus aux perturbations, en particulier sanitaires, demandent plus de travail. En revanche, la résilience a toute sa valeur dans des milieux peu contrôlés qui challengent l'animal avec de nombreuses perturbations, des conditions plus proches de celles des systèmes agro-écologiques où l'apport de l'éleveur et des équipements pour contrôler l'environnement est minimal. Dans ce contexte, l'investissement dans la résilience peut être considéré comme une prime d'assurance. Ainsi il semble que l'équilibre optimal entre l'EA et la résilience au sein d'une efficacité durable doit être choisi en fonction de l'environnement du système d'élevage.

CONCLUSION : POINTS CLÉS À RETENIR

1. La variabilité (CV) du RFI est généralement comprise entre 7 et 14% chez les bovins à viande et entre 3 et 9% chez les bovins laitiers. Cependant, des études françaises récentes ont trouvé des variabilités de 4.6 et 2.9% en bovins à viande et laitier respectivement. Ceci indique que la précision des mesures utilisées pour phénotyper le RFI doit être prise en compte dans les travaux à venir pour améliorer l'efficacité alimentaire. Améliorer l'efficacité alimentaire passera sans doute par un ciblage de leur déterminants clés (digestifs et métaboliques), les mesurer et les hiérarchiser représentant aujourd'hui un réel défi.

2. Les technologies de de l'élevage de précision sont une opportunité pour évaluer l'efficacité alimentaire à grande

échelle, au regard à la fois des effectifs et des durées de mesure nécessaires. Ainsi les questions de la relation entre l'efficacité à court et long-terme et de la relation entre efficacité et résilience peuvent être abordées. Ceci offre des perspectives importantes pour la sélection vers une efficacité durable.

3. Il ne faut pas oublier que les liens entre efficacité alimentaire et impacts environnementaux ne sont pas évidents. Il n'est pas dit que les animaux les plus efficaces aient les émissions de gaz à effet de serre plus faibles, cela dépend des déterminants de la variabilité du RFI qui sont en jeu. De la même façon, les liens entre efficacité alimentaire à l'échelle de l'animal et l'échelle de l'exploitation sont eux aussi encore mal connus et doivent être davantage étudiés.

Cette synthèse a bénéficié des travaux faits dans les projets suivants : GenTORE – grant agreement 727213 – financé par le programme de recherche et innovation de l'Union Européen Horizon 2020. DEFFILAIT - ANR-15-CE20-0014 financé par l'ANR et Apis-Gène. BEEFALIM 2020 (INRAE, IDELE, Chambres d'Agriculture de Bretagne, de Vendée et de Saône-et-Loire, Alice, Gènes Diffusion et Charolais Univers) financé majoritairement par APISGENE.

Andreini, E. M., Augenstein S. M., Fales C. S., Sainz R. D., Oltjen J. W., 2019. Effects of feeding level on efficiency of high and low residual feed intake beef steers. EAAP Scientific Series. No. 138. Wageningen Academic Publishers.

Archer, J.A., Arthur P.F., Herd R.M., Parnell P.F., Pitchford W.S., 1997. Optimum postweaning test for measurement of growth rate, feed intake, and feed efficiency in British breed cattle. J. Anim. Sci. 75:2024–2032.

Archer, J.A., Richardson E.C., Herd R.M., Arthur P.F., 1999. Potential for selection to improve efficiency of feed use in beef cattle: a review. Aust. J. Agric. Res. 50:147–162.

Arthur, P.F., Archer J.A., Johnston D.J., Herd R.M., Richardson E.C., Parnell P.F., 2001a. Genetic and phenotypic variance and covariance components for feed intake, feed efficiency, and other postweaning traits in Angus cattle. J. Anim. Sci. 79:2805–2811.

Arthur, P.F., Renand G., Krauss D., 2001b. Genetic and phenotypic relationships among different measures of growth and feed efficiency in young Charolais bulls. Livest. Prod. Sci. 68:131–139.

Bach, A., Terré M., Vidal M., 2020. Symposium review: Decomposing efficiency of milk production and maximizing profit. J. Dairy Sci. 103:5709–5725.

Bareille N., Beaudou F., Billon S., Robert A., Faverdin P., 2003. Effects of health disorders on feed intake and milk production in dairy cows. Livest. Prod. Sci. 83, 53-62.

Bareille N., Videcoq L., Davière J.B., Johan M., Godin S., Leyrat-Bousquet E., Lemonnier J.P., Lamy J.M., Chanvallon A., 2014. Détection des troubles de santé des vaches laitières par la mesure de leur température ruminale. Renc. Rech. Ruminants, 2014, 21, 15-18.

Barwick, S.A., Wolcott M.L., Johnston D.J., Burrow H.M., Sullivan M.T., 2009. Genetics of steer daily and residual feed intake in two tropical beef genotypes, and relationships among intake, body composition, growth and other post-weaning measures. Anim. Prod. Sci. 49:351–366.

Bauman, D.E., McCutcheon S.N., Steinhour W.D., Eppard P.J., Sechen S.J., 1985. Sources of variation and prospects for improvement of productive efficiency in the dairy cow: a review. J. Anim. Sci. 60:583–592.

Bedere N., Cutullic E., Delaby L., Garcia-Launay F., Disenhaus C., 2018. Meta-analysis of the relationships between reproduction, milk yield and body condition score in dairy cows. Livest. Sci., 210, 73-84.

Beef Improvement Federation. 2010. Guidelines for uniform beef improvement programs. <https://beefimprovement.org/library-2/bif-guidelines>

Ben Abdelkrim A., Puillet L., Gomes P., Martin O., 2019. Lactation curve model with explicit representation of perturbations as a phenotyping tool for dairy livestock precision farming. bioRxiv, 661249.

Ben Meir, Y.A., Nikbachat M., Portnik Y., Jacoby S., Levit H., Bikel D., Adin G., Moallem U., Miron J., Mabjeesh S.J., Halachmi I., 2019. Dietary restriction improved feed efficiency of inefficient lactating cows. J. Dairy Sci. 102:8898–8906.

Berry, D.P., Crowley J.J., 2012. Residual intake and body weight gain: a new measure of efficiency in growing cattle. J. Anim. Sci. 90:109–115.

Berry, D.P., Crowley J.J. 2013. Cell Biology Symposium: genetics of feed efficiency in dairy and beef cattle. J. Anim. Sci. 91:1594–1613.

Berry, D.P., E. Wall, and J.E. Pryce. 2014. Genetics and genomics of reproductive performance in dairy and beef cattle. Animal. 8 Suppl 1:105–121.

Bloch, V., Levit H., Halachmi I., 2019. Assessing the potential of photogrammetry to monitor feed intake of dairy cows. J. Dairy Res. 86:34–39.

Bottje, W., Iqbal M., Tang Z.X., Cawthon D., Okimoto R., Wing T., Cooper M., 2002. Association of mitochondrial function with feed efficiency within a single genetic line of male broilers. Poult. Sci. 81:546–555.

Campos, P.H.R.F., Noblet J., Jaguelin-Peyraud Y., Gilbert H., Mormède P., De Oliveira Donzele R.F.M., Donzele J.L., Renaudeau D., 2014. Thermoregulatory responses during thermal acclimation in pigs divergently selected for residual feed intake. Int J Biometeorol 58:1545–1557.

Cantalapiedra-Hijar, G., Abo-Ismaïl M., Carstens G.E., Guan L.L., Hegarty R., Kenny D.A., McGee M., Plastow G., Relling A., Ortigues-Marty I., 2018. Review: Biological determinants of between-animal variation in feed efficiency of growing beef cattle. Anim. 12:s321–s335.

Cantalapiedra-Hijar, G., Guarnido, P., Schiphorst, A. M., Robins, R. J., Renand, G., Ortigues-Marty, I., 2020. Natural 15N abundance in specific amino acids indicates associations between transamination rates and residual feed intake in beef cattle. Submitted.

Capper J.L., Cady R.A., Bauman D.E., 2009. The environmental impact of dairy production: 1944 compared with 2007. Journal of Animal Science, 87(6):2160-2167.

Carberry, C.A., Kenny D.A., Han S., McCabe M.S., Waters S.M., 2012. Effect of Phenotypic Residual Feed Intake and Dietary Forage Content on the Rumen Microbial Community of Beef Cattle. Appl. Environ. Microbiol. 78:4949–4958.

Caton, J.S., Bauer M.L., Hidari H., 2000. Metabolic components of energy expenditure in growing beef cattle - review.. Asian-Australasian J. Anim. Sci. 13:702–710.

Chatelet A., Gondret F., Merlot E., Gilbert H., Friggens N.C., Le Floc'h N., 2018. Impact of hygiene of housing conditions on performance and health of two pig genetic lines divergent for residual feed intake. Anim. 12, 350-358.

Connor, E.E., Hutchison J.L., Norman H.D., Olson K.M., Van Tassell C.P., Leith J.M., Baldwin R.L., 2013. Use of residual feed intake in Holsteins during early lactation shows potential to improve feed efficiency through genetic selection. J. Anim. Sci. 91:3978–3988.

Connor, E.E., 2015. Invited review: improving feed efficiency in dairy production: challenges and possibilities. Animal 9:395–408.

Crews, D.H.D., 2005. Genetics of efficient feed utilization and national cattle evaluation: a review. Genet. Mol. Res. 4:152–165.

Daetwyler, H.D., Schenkel F.S., Sargolzaei M., Robinson J.A.B., 2008. A Genome Scan to Detect Quantitative Trait Loci for Economically Important Traits in Holstein Cattle Using Two Methods and a Dense Single Nucleotide Polymorphism Map. J. Dairy Sci. 91:3225–3236.

De La Torre, A., Andueza D., Renand G., Baumont R., Cantalapiedra-Hijar G., Nozière P., 2019. Digestibility contributes to between-animal variation in feed efficiency in beef cows. Anim. 13:2821–2829.

Denouel, L. 2016. Phénotypage de la digestibilité à l'échelle du troupeau par l'ytterbium chez la vache laitière. Mémoire de Master SAED. Agrocampus Ouest. 74pp

Deswysen, A.G., Ellis W.C., 1988. Site and Extent of Neutral Detergent Fiber Digestion, Efficiency of Ruminant Digesta Flux and Fecal Output as Related to Variations in Voluntary Intake and Chewing Behavior in Heifers. J Anim Sci 66:2678–2686.

Dórea, J.R.R., Rosa G.J.M., Weld K.A., Armentano L.E., 2018. Mining data from milk infrared spectroscopy to improve feed intake predictions in lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 101:5878–5889.

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. Anim. Genet. 50:150–153.

Durunna, O.N., Mujibi F.D.N., Goonewardene L., Okine E.K., Basarab J.A., Wang Z., Moore S.S., 2011. Feed efficiency differences and reranking in beef steers fed grower and finisher diets. J Anim Sci 89:158–167.

Elgersma, G.G., De Jong G., Van Der Linde R., Mulder H.A., 2018. Fluctuations in milk yield are heritable and can be used as a

- resilience indicator to breed healthy cows. *J. Dairy Sci.* 101:1240–1250.
- Elolimy, A.A., Abdel-Hamied E., Hu L., McCann J.C., Shike D.W., Loor J.J., 2019.** RAPID COMMUNICATION: Residual feed intake in beef cattle is associated with differences in protein turnover and nutrient transporters in ruminal epithelium. *J. Anim. Sci.* 97:2181–2187.
- Elsen, J.-M., De Givry S., Katsirelos G., Shumbusho F., 2013.** Optimizing the reference population in a genomic selection design. Page 37. in *Proceedings of WCB13*, Uppsala, Sweden.
- FAO, 2006.** Livestock's long shadow. Environmental issues and options. FAO, Rome, Italie, 390pp.
- Faverdin, P., Van Milgen J., 2019.** Intégrer les changements d'échelle pour améliorer l'efficacité des productions animales et réduire les rejets. *INRA Prod. Anim.* 30:305–322.
- Fischer, A., Friggens N.C., Berry D.P., Faverdin P., 2018.** Isolating the cow-specific part of residual energy intake in lactating dairy cows using random regressions. *Anim.* 12:1396–1404.
- Fischer, A., Edouard N., Faverdin P., 2020.** Precision feed restriction improves feed and milk efficiencies and reduces methane emissions of less efficient lactating Holstein cows without impairing their performance. *J. Dairy Sci.* 103:4408–4422.
- Freely, 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. *J. Anim. Sci.* 98.
- Friggens, N.C., Blanc F., Berry D.P., PUILLET L., 2017.** Review: Deciphering animal robustness. A synthesis to facilitate its use in livestock breeding and management. *Anim.* 11:2237–2251.
- Gilbert, H., Billon Y., Brossard L., Faure J., Gatellier P., Gondret F., Labussière E., Lebrét B., Lefaucheur L., Le Floch N., Louveau I., Merlot E., Meunier-Salaün M.-C., Montagne L., Mormede P., Renaudeau D., Riquet J., Rogel-Gaillard C., Van Milgen J., Vincent A., Noblet J., 2017.** Review: divergent selection for residual feed intake in the growing pig. *Anim.* 11:1427–1439.
- Gregory, K.E., Cundiff L.V., Koch R.M., Dikeman M.E., Koohmaraie M., 1994.** Breed effects, retained heterosis, and estimates of genetic and phenotypic parameters for carcass and meat traits of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 72:1174–1183.
- Gunsett, F.C. 1984.** Linear Index Selection to Improve Traits Defined as Ratios. *J. Anim. Sci.* 59:1185–1193.
- Hardie L.C., VandeHaar M.J., Tempelman R.J., Weigel K.A., Armentano L.E., Wiggins G.R., Veerkamp, R.F., de Haas Y., Coffey M.P., Connor E.E., Hanigan M.D., Staples C., Wang Z., Dekkers J.C.M., Spurlock D.M., 2017.** The genetic and biological basis of feed efficiency in mid-lactation Holstein dairy cows. *J. Dairy Sci.* 100, 9061-9075.
- Hayes, B.J., Bowman P.J., Chamberlain A.C., Verbyla K., Goddard M.E., 2009.** Accuracy of genomic breeding values in multi-breed dairy cattle populations. *Genet. Selection Evol.* 41:51.
- Herd, R.M., Arthur P.F., 2009.** Physiological basis for residual feed intake. *J. Anim. Sci.* 87:E64–E71.
- Herd, R.M., Velazco J.I., Arthur P.F., Hegarty R.F., 2016a.** Associations among methane emission traits measured in the feedlot and in respiration chambers in Angus cattle bred to vary in feed efficiency. *J. Anim. Sci.* 94:4882–4891.
- Herd, R.M., Velazco J.I., Arthur P.F., Hegarty R.S., 2016b.** Proxies to adjust methane production rate of beef cattle when the quantity of feed consumed is unknown. *Anim. Prod. Sci.* 56:231–237.
- Hietala, P., Wolfová M., Wolf J., Kantanen J., Juga J., 2014.** Economic values of production and functional traits, including residual feed intake, in Finnish milk production. *J. Dairy Sci.* 97:1092–1106.
- Hill, R.A., 2012.** Feed Efficiency in the Beef Industry. Ed. John Wiley.
- Hoque, M.A., Arthur P.F., Hiramoto K., Oikawa T., 2006.** Genetic relationship between different measures of feed efficiency and its component traits in Japanese Black (Wagyu) bulls. *Livest. Sci.* 99:111–118.
- Hozé, C., S. Fritz, F. Phocas, D. Boichard, V. Ducrocq, and P. Croiseau. 2014.** Efficiency of multi-breed genomic selection for dairy cattle breeds with different sizes of reference population. *J. Dairy Sci.* 97:3918–3929.
- Hurley, A.M., López-Villalobos N., McParland S., Kennedy E., Lewis E., O'Donovan M., Burke J.L., Berry D.P., 2016.** Inter-relationships among alternative definitions of feed efficiency in grazing lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 99:468–479.
- INRA, 2018.** Alimentation Des Ruminants. Apports Nutritionnels - Besoin et Réponses Des Animaux - Rationnement - Tables Des Valeurs Des Aliments. Ed. Quae. Versailles, France.
- Kenny, D.A., Fitzsimons C., Waters S.M., McGee M., 2018.** Invited review: Improving feed efficiency of beef cattle – the current state of the art and future challenges. *Anim.* 12:1815–1826.
- Kitano, H. 2004.** Biological robustness. *Nat Rev Genet* 5:826–837.
- Koch, R.M., Swiger L.A., Chambers D., Gregory K.E., 1963.** Efficiency of Feed Use in Beef Cattle. *J. Anim. Sci.* 22:486–494.
- Laisse, S., Baumont R., Dusart L., Gaudré D., Rouillé B., Benoit M., Veyssier P., Rémond D., Peyraud. J.L., 2019.** L'efficacité 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 Prod. Anim.* 31:269–288.
- Lassen, J., Thomasen J.R., Hansen R.H., Nielsen G.G.B., Olsen E., Stentebjerg P.R.B., Hansen N.W., Søren B., 2018.** Individual measure of feed intake on in-house commercial dairy cattle using 3D camera system. Page 635 In: *Proceedings WCGALP*, Auckland, NZ.
- Le Cozler, Y., Allain C., Xavier C., Depuille L., Caillet A., Delouard J.M., Delattre L., Luginbuhl T., Faverdin P., 2019.** Volume and surface area of Holstein dairy cows calculated from complete 3D shapes acquired using a high-precision scanning system: Interest for body weight estimation. *Comput. Electr. Agric.* 165:104977.
- Li, B., Berglund B., Fikse W.F., Lassen J., Lidauer M.H., Mäntysaari P., Løvendahl P., 2017.** Neglect of lactation stage leads to naive assessment of residual feed intake in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 100:9076–9084.
- Lickley, C.R., Stonaker H.H., Sutherland T.M., Riddle K.H., 1960.** Relationship between mature size, daily gain, and efficiency of feed utilization in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 19:957–957.
- Lin, Z., Macleod I., Pryce J.E., 2013.** Short communication: Estimation of genetic parameters for residual feed intake and feeding behavior traits in dairy heifers. *J. Dairy Sci.* 96:2654–2656.
- Lines, D.S., Pitchford W.S., Bottema C.D.K., Herd R.M., Oddy V.H., 2018.** Selection for residual feed intake affects appetite and body composition rather than energetic efficiency. *Anim. Prod. Sci.* 58:175–184.
- Lobley, G.E. 2003.** Protein turnover—what does it mean for animal production? *Can. J. Anim. Sci.* 83:327–340.
- Loyau, T., Zerjal T., Rodenburg T.B., Fablet J., Tixier-Boichard M., Pinard-van der Laan M.H., Mignon-Grasteau S., 2016.** Heritability of body surface temperature in hens estimated by infrared thermography at normal or hot temperatures and genetic correlations with egg and feather quality. *Anim.* 10:1594–1601.
- Luiting, P., Urff E.M., Versteegen M.W.A., 1994.** Between animal variation in biological efficiency as related to residual feed consumption. *Netherlands J. Agric. Sci.* 42:59–67.
- McDonald, K.A., Pryce J.E., Spelman R.J., Davis S.R., Wales W.J., Waghorn G.C., Williams Y.J., Marett L.C., Hayes B.J., 2014.** Holstein-Friesian calves selected for divergence in residual feed intake during growth exhibited significant but reduced residual feed intake divergence in their first lactation. *J. Dairy Sci.* 97:1427–1435.
- Manafiazar, G., McFadden T., Goonewardene L., Okine E., Basarab J., Li P., Wang Z., 2013.** Prediction of residual feed intake for first-lactation dairy cows using orthogonal polynomial random regression. *J. Dairy Sci.* 96:7991–8001.
- Mäntysaari, P., Liinama A.-E., Mäntysaari E.A., 2012.** Energy efficiency and its relationship with milk, body, and intake traits and energy status among primiparous Nordic Red dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 95:3200–3211.
- 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. *J. Anim. Sci.* 97:3684–3698.
- Martin, P., Ducrocq V., Gordo D.G.M., Friggens N.C., 2020.** A new method to estimate RFI in dairy cattle using time-series data. Submitted.
- Mayes, R.W., Lamb C.S., Colgrove P.M., 1986.** The use of dosed and herbage n-alkanes as markers for the determination of herbage intake. *J. Agric. Sci.* 107:161–170.
- McParland, Lewis S., E., Kennedy E., Moore S.G., McCarthy B., O'Donovan M., Butler S.T., Pryce J.E., Berry D.P., 2014.** Mid-infrared spectrometry of milk as a predictor of energy intake and efficiency in lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 97:5863–5871.
- Meale, S.J., Morgavi D.P., Cassar-Malek I., Andueza D., Ortigues-Marty I., Robins R.J., Schiphorst A.-M., Laverroux S., Graulet B., Boudra H., Cantalapiedra-Hijar G., 2017.** Exploration of Biological Markers of Feed Efficiency in Young Bulls. *J. Agric. Food Chem.* 65:9817–9827.
- Montanholi, Y.R., Swanson K.C., Palme R., Schenkel F.S., McBride B.W., Lu D., Miller S.P., 2010.** Assessing feed efficiency in beef steers through feeding behavior, infrared thermography and glucocorticoids. *Anim.* 4:692–701.
- Montanholi, Y., Fontoura A., Swanson K., Coomber B., Yamashiro S., Miller S., 2013.** Small intestine histomorphometry of beef cattle with divergent feed efficiency. *Acta Vet Scand* 55:9.

- Montaño-Bermudez, M., Nielsen M.K., Deutscher G.H., 1990.** Energy requirements for maintenance of crossbred beef cattle with different genetic potential for milk. *J. Anim. Sci.* 68:2279–2288.
- Olijhoek, D.W., Løvendahl P., Lassen J., Hellwing A.L.F., Höglund J.K., Weisbjerg M.R., Noel S.J., McLean F., Højberg O., Lund P., 2018.** Methane production, rumen fermentation, and diet digestibility of Holstein and Jersey dairy cows being divergent in residual feed intake and fed at 2 forage-to-concentrate ratios. *J. Dairy Sci.* 101:9926–9940.
- O'Mara, F. 1996.** A Net Energy System for Cattle and Sheep. University College Dublin. Department of Animal Science and Production.
- Pflimlin, A., Faverdin P., Béranger C., 2009.** Un demi-siècle d'évolution de l'élevage bovin. Bilan et perspectives. *Fourrages* 200:429–464.
- Poppe M., Veerkamp R.F., van Pelt M.L., Mulder H.A., 2020.** Exploration of variance, autocorrelation, and skewness of deviations from lactation curves as resilience indicators for breeding. *J. Dairy Sci.* 103, 1667-1684.
- Potts, S.B., Boerman J.P., Lock A.L., Allen M.S., VandeHaar M.J., 2017.** Relationship between residual feed intake and digestibility for lactating Holstein cows fed high and low starch diets. *J. Dairy Sci.* 100:265–278.
- Pryce, J.E., Gonzalez-Recio O., Nieuwhof G., Wales W.J., Coffey M.P., Hayes B.J., Goddard M.E., 2015.** Hot topic: Definition and implementation of a breeding value for feed efficiency in dairy cows. *J. Dairy Sci.* 98:7340–7350.
- Puillet L., Reale D., Friggens N.C., 2016.** Disentangling the relative roles of resource acquisition and allocation on animal feed efficiency: insights from a dairy cow model. *Genet. Select. Evol.* 48.
- Rauw, W.M., Kanis E., Noordhuizen-Stassen E.N., Grommers F.J., 1998.** Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livest. Prod. Sci* 56:15–33.
- 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* 9:1136.
- 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. *Aust. J. Exp. Agric.* 44:431–440.
- Robinson, D.L., Oddy V.H., 2004.** Genetic parameters for feed efficiency, fatness, muscle area and feeding behaviour of feedlot finished beef cattle. *Livest. Prod. Sci* 90:255–270.
- Savietto, D., Berry D.P., Friggens N.C., 2014.** Towards an improved estimation of the biological components of residual feed intake in growing cattle. *J. Anim. Sci.* 92:467–476.
- Scheffer, M., Bolhuis J.E., Borsboom D., Buchman T.G., Gijzel, D., Goulson S.M.W., Kammenga J.E., Kemp B., Van De Leemput I.A., Levin S., Martin C.M., Melis R.J.F., Van Nes E.H., Romero L.M., Rikkers M.G.M.O., 2018.** Quantifying resilience of humans and other animals. *PNAS* 115:11883–11890.
- Schenkel, F.S., Miller S.P., Wilton J.W., 2004.** Genetic parameters and breed differences for feed efficiency, growth, and body composition traits of young beef bulls. *Can. J. Anim. Sci.* 84:177–185.
- Schiemann, R., Jentsch W., Hoffmann L., Wittenburg H., 1970.** Utilization of food energy for milk production studied on animals with different milk performance records. *Archiv. Tierern.* 20:227–251.
- Shelley, A.N., Lau D.L., Stone A.E., Bewley J.M., 2016.** Short communication: Measuring feed volume and weight by machine vision. *J. Dairy Sci.* 99:386–391. doi:10.3168/jds.2014-8964.
- Shetty, N., P. Løvendahl, M.S. Lund, and A.J. Buitenhuis. 2017.** Prediction and validation of residual feed intake and dry matter intake in Danish lactating dairy cows using mid-infrared spectroscopy of milk. *J. Dairy Sci.* 100:253–264.
- Spurlock, D.M., Dekkers J.C.M., Fernando R., Koltes D.A., Wolc A., 2012.** Genetic parameters for energy balance, feed efficiency, and related traits in Holstein cattle. *J. Dairy Sci.* 95:5393–5402.
- 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. *J. Anim. Sci.* 97:2308–2319.
- Taussat, S., Boussaha M., Ramayo-Caldas Y., Martin P., Venot E., Cantalapiedra-Hijar G., Hozé C., Fritz S., Renand G., 2020.** Gene networks of three feed efficiency criteria revealed shared and specific biological processes. Submitted.
- Theilgaard, P., Sánchez J.P., Pascual J.J., Berg P., Friggens N.C., Baselga M., 2007.** Late reproductive senescence in a rabbit line hyper selected for reproductive longevity, and its association with body reserves. *Genet. Sel. Evol.* 39:207–223.
- Thomasen, J.R., Lassen J., Nielsen G.G.B., Borggard C., Stentebjerg P.R.B., Hansen R.H., Hansen N.W., Borchersen S., 2018.** Individual cow identification in a commercial herd using 3D camera technology. Page 613 in In: Proceedings of WCGALP, Auckland, New Zealand.
- Vallimont, J.E., Dechow, C.D., Daubert, J.M., Dekleva, M.W., Blum, J.W., Liu, W., Varga, G.A., Heinrichs, A.J., Baumrucker, C.R., 2013.** Feed utilization and its associations with fertility and productive life in 11 commercial Pennsylvania tie-stall herds. *J. Dairy Sci.* 96, 1251-1254.
- Van der Most, P.J., De Jong B., Parmentier H.K., Verhulst S., 2011.** Trade-off between growth and immune function: a meta-analysis of selection experiments. *Funct. Ecol.* 25:74–80.
- Veerkamp, R.F., Emmans G.C., 1995.** Sources of genetic variation in energetic efficiency of dairy cows. *Livest. Prod. Sci* 44:87–97.
- Vinet, A., Krauss D., Renand G., 2005.** Format adulte des vaches charolaises: variabilité génétique et relation avec la précocité de développement. *Renc. Rech. Ruminants*, 2005, 293–296.
- Webster, A.J.F., 1981.** The energetic efficiency of metabolism. *Proceedings Nutr. Soc.* 40:121–128.
- Xi, Y.M., Wu F., Zhao D.Q., Yang Z., Li L., Han Z.Y., Wang G.L., 2016.** Biological mechanisms related to differences in residual feed intake in dairy cows. *Anim.* 10:1311–1318.
- Yao, C., Spurlock D.M., Armentano L.E., Page C.D., VandeHaar M.J., Bickhart D.M., Weigel K.A., 2013.** Random Forests approach for identifying additive and epistatic single nucleotide polymorphisms associated with residual feed intake in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 96:6716–6729.
- Zetouni, L., Henryon M., Kargo M., Lassen J., 2017.** Direct multitrait selection realizes the highest genetic response for ratio traits. *J. Anim. Sci.* 95:1921–1925.