

**Le contrôle individuel, un outil
performant pour la sélection sur
l'efficiencia alimentaire**

1 Etude de l'efficiencia alimentaire des taureaux de contrôle individuel et de leurs descendants avec une ration à base d'un aliment complet condensé

1.1 Le projet Vachotron II

Les objectifs de sélection fixés par la filière comprennent depuis des décennies l'amélioration des aptitudes bouchères, pour accroître la production de viande des animaux destinés à l'engraissement, et les qualités d'élevage, pour accroître la productivité du troupeau de femelles reproductrices. Ces deux objectifs sont donc à améliorer simultanément. L'amélioration des aptitudes bouchères repose en partie depuis les années 80 sur le contrôle individuel en station des taureaux destinés à l'IA, stations dans lesquelles ces taureaux sont évalués sur la croissance, l'efficiencia alimentaire et la morphologie. Pour analyser le déterminisme des aptitudes bouchères et estimer leurs relations génétiques avec les qualités d'élevage des vaches allaitantes, un projet expérimental a été mis en place à partir de 1985 sur le domaine expérimental de l'INRAE de Bourges : le projet Vachotron II. Les données issues de l'engraissement des taurillons de ce projet ont été utilisées dans cette thèse. L'objectif de ce travail est d'estimer les relations génétiques entre les performances des taurillons et celles mesurées sur les taureaux évalués dans les stations de contrôle individuel.

Pour pouvoir réaliser ce travail, un protocole spécifique a été appliqué pour procréer les animaux expérimentaux du projet Vachotron II à partir des taureaux évalués en station de CI. Les taureaux utilisés ont été sélectionnés sur un index de sélection combinant le poids final et l'efficiencia alimentaire, index considéré comme un estimateur indirect de la croissance musculaire. C'est ainsi que parmi 510 taureaux évalués dans les stations CI de Creuzier-le-Neuf (Allier) et Château-Gontier (Maine-&-Loire), 60 taureaux ont été sélectionnés sur cet index. En plus d'établir des relations de parenté entre les taureaux évalués en CI et les taurillons du projet Vachotron II, cette sélection divergente permettra d'améliorer la mise en évidence de relations génétiques entre l'efficiencia alimentaire et la croissance musculaire. Ainsi, 30 taureaux dits « inférieurs » et 30 taureaux dits « supérieurs » ont donc été sélectionnés pour procréer des descendants à la station expérimentale INRAE de Bourges. L'engraissement des taurillons a été réalisé dans un bâtiment de contrôle individuel, spécialement aménagé pour mesurer la consommation alimentaire individuelle. Cette consommation peut ainsi être reliée aux

performances de croissance pour évaluer l'efficacité alimentaire de ces animaux. La composition corporelle des taurillons fut également mesurée car des mesures approfondies ont été effectuées lors de leur abattage à l'abattoir expérimental INRAE de Theix : pesée de tout le 5^e quartier et dissection de la 6^e côte pour estimer la proportion de muscle et de gras dans la carcasse. Cette dissection de la 6^e côte a permis d'appréhender la composition du gain de croissance des animaux pour la relier aux performances de croissance et à l'efficacité alimentaire.

L'article ci-dessous, publié en avril 2019 dans *Journal of Animal Science*, traite des analyses du déterminisme génétique de l'efficacité alimentaire des taureaux évalués en station de CI et celle de leurs descendants engraisés sur le domaine expérimental de Bourges. Cet article étudie les relations génétiques de l'efficacité alimentaire entre les pères et les descendants mais également la réponse à la sélection divergente appliquée sur les pères. Enfin, pour préciser le déterminisme génétique de l'efficacité alimentaire, les relations génétiques avec la composition corporelle, à savoir la composition du gain de croît et celle du 5^e quartier, ont été estimées.

1.2 L'article : Etude des relations entre l'efficacité alimentaire et les caractères d'abattage chez les taureaux Charolais français

Relationship between feed efficiency and slaughter traits of French Charolais bulls

Sébastien Taussat (1,4), Romain Saintilan (1), Daniel Krauss (2), David Maupetit (2), Marie-Noëlle Fouilloux (3), Gilles Renand (4)

(1) Alice, 75012, Paris, France

(2) UE0332 Domaine Expérimental Bourges-La Sapinière, INRA, 18390 Osmoy, France

(3) IDELE, 75012, Paris, France

(4) GABI, INRA, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 78350, Jouy-en-Josas, France.

Journal of Animal Science, Volume 97, Issue 6, June 2019, Pages 2308–2319

<https://doi.org/10.1093/jas/skz108>

Le fichier additionnel à l'article se situe en annexe du manuscrit :

- Annexe 2. Héritabilités (en diagonale, $\pm$ erreur), corrélations génétiques (au-dessus, $\pm$ SE) et phénotypiques (en-dessous) entre tous les caractères mesurés sur les taurillons du projet Vachotron II

Relationship between feed efficiency and slaughter traits of French Charolais bulls

Sébastien Taussat^{1,4}, Romain Saintilan¹, Daniel Krauss², David Maupetit², Marie-Noëlle Fouilloux³ and Gilles Renand⁴

¹Alice, 75012, Paris, France

²UE0332 Domaine Expérimental Bourges-La Sapinière, INRA, 18390 Osmoy, France

³IDELE, 75012, Paris, France

⁴GABI, INRA, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 78350, Jouy-en-Josas, France.

ABSTRACT: Improving feed efficiency is of interest to French beef producers so as to increase their profitability. To enable this improvement through selection, genetic correlations with production traits need to be quantified. The objective of this study was to estimate the genetic parameters for growth, feed efficiency and slaughter performance of young beef bulls of the French Charolais breed. Three feed efficiency criteria were calculated: residual feed intake (RFI), residual gain (RG) and ratio of feed efficiency (FE). Data on feed intake, growth and feed efficiency were available for 4,675 Charolais bulls tested in performance test stations and fed with pelleted diet. Between 1985 and 1989, 60 among 510 of these bulls were selected to procreate one generation of 1,477 progeny bulls which received the same pelleted diet at the experimental farm in Bourges. In addition to feed intake, growth and feed efficiency traits, these terminal bulls also had slaughter traits of carcass yield, carcass composition and weight of visceral organs collected. Genetic parameters were estimated using linear mixed animal models. Between performance test bulls and terminal bulls, the genetic correlation of RFI was 0.80 ± 0.18 ; it was 0.70 ± 0.21 for RG and

0.46 ± 0.20 for FE. For carcass traits, RFI was negatively correlated with carcass yield (-0.18 ± 0.14) and muscle content (-0.47 ± 0.14) and positively with fat content (0.48 ± 0.13). Conversely, RG and FE were positively correlated with carcass yield and muscle content and negatively with fat content. For the three feed efficiency criteria, efficient animals had leaner carcass. For visceral organs (as a proportion of empty body weight), RFI was genetically correlated with the proportions of the 5th quarter (0.51 ± 0.17), internal fat (0.36 ± 0.14), abomasum (0.46 ± 0.20), intestines (0.38 ± 0.17), liver (0.36 ± 0.16) and kidneys (0.73 ± 0.11). Conversely, RG and FE were negatively associated with these traits. The high energy expenditure associated with the high protein turnover in visceral organs may explain this opposite relationship between feed efficiency and the proportion of visceral organs. Selection for final weight (FW) and RFI increased growth and feed efficiency in progeny, and also improved carcass yield and muscle content in the carcass. To conclude, determinations of growth and feed intake in performance test stations are effective to select bulls to improve their growth, feed efficiency and muscle content in carcass.

KEY WORDS: Charolais bulls, feed efficiency, genetic parameters, selection response, slaughter traits

© The Author(s) 2019. Published by Oxford University Press on behalf of the American Society of Animal Science. All rights reserved. For permissions, please e-mail: journals.permissions@oup.com.
J. Anim. Sci. 2019.97:2308–2319
doi: 10.1093/jas/skz108

Postprint version, shaped by Sébastien Taussat.
Corresponding author: sebastien.taussat@inra.fr

Received January 7, 2019.
Accepted April 2, 2019.

INTRODUCTION

The production of specialized beef breeds in France (Charolais, Limousin and Blonde d'Aquitaine) has been increasing in recent decades as a consequence of improvements to breeding and management practices. The weight of male calves at 210 days has increased by an average of 30 kg in the last 15 years (Griffon et al., 2017) and the carcass weight of young bulls rose by 56 kg between 1996 and 2016 (IDELE, 1997; IDELE, 2017a). At the same time, the consumption of forage and concentrates per adult animal increased by 10% to 20% and 29% respectively (Inosys Réseau Elevage, 2016). Between 1998 and 2013, feeding costs increased by 50% (Inosys Réseau Elevage, 2016) while the price of the carcass kilogram improved only by 15% (IDELE, 2017b). For these reasons, beef producers are becoming increasingly concerned about the efficient use of feed by their animals.

For several decades now, the selection programs for candidate artificial insemination sires belonging to specialized beef breeds in France have included an in-station performance test during which growth, muscle score and feed efficiency are recorded. Genetic correlations between the performance of these candidates and their subsequent male progeny on end-user farms were estimated by Fouilloux et al. (1999) and Bouquet et al. (2010) with respect to growth and carcass traits, but feed intake was not recorded on these terminal farms, and the carcass fat score was the only body composition measure. To estimate the genetic relationship between feed efficiency and the body composition of terminal young bulls, an experiment was conducted at the Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) experimental farm in Bourges where feed intake and detailed slaughter traits were recorded individually relative to young Charolais bull progeny.

The objective of this study was therefore to estimate the genetic parameters for the growth, feed efficiency and slaughter traits of young Charolais beef bulls relative to their sire performance for growth and feed efficiency as recorded by performance test stations.

MATERIALS AND METHODS

Animal management

Two generations of French Charolais bulls were used during this study. The first comprised bulls tested by performance test stations while the second was the progeny of some of these performance tested bulls. The latter had been fattened on an experimental farm. During this experiment, all the animals were kept indoors and handled with care, in compliance with INRA's ethics policy in accordance with the guidelines for animal research issued by the French Ministry of Agriculture

(<https://www.legifrance.gouv.fr/eli/decret/2013/2/1/2013-118/jo/texte>).

Performance tested bulls. Between 1979 and 2014, French artificial insemination (AI) co-operatives purchased candidate male Charolais calves from farms after weaning at an average age of 298 ± 33 days. These animals were screened by performance test stations to select the best candidates for semen production. On arrival for testing, the calves were allocated to contemporary groups as a function of their age and weight. During their stay at the test station, the calves were adapted to a test diet for at least 4 weeks and then tested for at least 12 weeks. During the adaptation period, the calves were switched from a roughage diet to a complete pelleted diet composed of 29% dehydrated alfalfa hay, 29% dehydrated beet pulp and 21% bran, plus other ingredients to ensure a balanced diet. The energy value of the ration was 0.73 "Unité Fourragère Viande" (UFV) / kg, where one UFV corresponds to the net energy of 1 kg barley. This composition of the pelleted diet had remained consistent across the years and different stations, with laboratory controls of its composition along the testing period. An automatic concentrate dispenser ensured the individual distribution of pellets to each animal. The young bulls were fed ad libitum. The dispensers were calibrated at least once a month to ensure accurate distribution. To measure growth, all animals were weighed on two consecutive days to establish their initial body weight and then every 28 days throughout the test period. At the end of the test, they were weighed again on two consecutive days to establish their final weight (FW). Performance tested bulls were scored to evaluate their muscle and skeletal development (Fouilloux et al., 1999; FGE, 2016).

The animals were also judged on their ability to produce semen of sufficient quantity and quality that would enable their potential commercial use as an AI sire.

Terminal bulls. For this experiment, sixty Charolais performance tested bulls were selected from the 510 tested at two stations (Creuzier-le-Neuf and Château-Gontier in France) over a five-year period (1985 and 1989). Selection was performed by applying the following rules. The 510 animals were ranked on a selection index that combined final weight (FW) and residual feed intake (RFI) negatively: $\text{Index}_i = 0.44 (\text{FW}_i - \text{FW}_a) - 0.66 (\text{RFI}_i - \text{RFI}_a)$, where the *i* and *a* subscripts represented the animal and the contemporary group average respectively. Each year, at each station, three high-merit and three low-merit bulls were selected, to reach a total of 30 high-merit and 30 low-merit bulls. These 60 bulls were then used to inseminate purebred Charolais females at the INRA experimental farm in Bourges. Their progeny were born between 1988 and 2009 and weaned on average at 221 ± 3 days. In the terminal barn, groups of seven calves were placed in pens equipped with Calan Gates (American Calan, Northwood, NH) that enable the individual measurement of feed intake. The calves were adapted to the terminal diet over 6 to 8-week period. They were fed ad libitum with the same pelleted diet as their sire, the performance test bulls. Any feed that had been refused was weighed every Monday, Wednesday and Friday to calculate their feed intake. At the start of the test period, the calves were weighed on 2 consecutive days to establish initial body weight. They were then weighed every 14 days to monitor their growth. All the calves were tested until 15 months of age and this was pursued until 19 months of age in half of the animals. The age at slaughter was 451 ± 10 and 570 ± 11 days respectively in the two groups. At the end of the test period, the terminal bulls were weighed on two consecutive days to establish their FW and then slaughtered at the experimental slaughterhouse of INRA in Theix. The slaughter protocol was the same at 15 or 19 months of age. The weights of the hot carcasses were recorded. After 24 hours chilling, the 6th rib was excised and dissected to estimate the carcass muscle and fat contents. Among the visceral organs, the 5th quarter fat, rumen, omasum,

abomasum, intestines, liver, lungs, heart, kidneys and spleen were weighed.

Description of traits

The number of animals for which growth and feed intake records available were 4,675 and 1,477 at the performance test stations and experimental terminal farm, respectively. For slaughter traits, 1,427 progeny were recorded.

The initial and final weights were used to compute the average daily gain (ADG) and mid-test weight. The metabolic mid-weight (MMW) was calculated as the mid-weight^{0.75}. The automatic concentrate dispenser recorded the daily feed intake of the performance tested bulls. The daily feed intake of terminal bulls was calculated three times a week (Monday, Wednesday and Friday mornings) by subtracting refused feed from the weight of pellets distributed during the two (or three) previous days and dividing by two (or three). Eventually feed intake (FI) was calculated as the average of all daily feed intake records.

Feed intake and ADG were used to calculate three feed efficiency criteria: residual feed intake (RFI), residual gain (RG) and feed efficiency (FE). RFI was the difference between observed and expected FI, computed by a regression of FI on MMW and ADG, using Proc GLM of SAS/STAT® software, version 9.4 of the SAS System for Linux (Copyright© 2002 to 2012 by SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). A separate model was fitted for each dataset, including the fixed effect of the contemporary group and age (at the start or end) as covariate. For performance test bulls, the model was:

$$FI = CG + \beta_1 (MMW) + \beta_2 (ADG) + \beta_3 (\text{initial age}) + RFI,$$

where CG was the fixed effect of the contemporary group (year*station*group), β_1 was the partial regression of FI on MMW, β_2 was partial regression of FI on ADG and β_3 was the partial regression of FI on age at the start. The model for terminal bulls was:

$$FI = \text{year} + \beta_1 (MMW) + \beta_2 (ADG) + \beta_3 (\text{final age}) + RFI,$$

where β_3 was the partial regression of FI on the age at the end. RG was the difference between ADG and the expected ADG, computed by a regression of ADG on MMW and FI, using Proc GLM of SAS/STAT® software. The same environmental effects as for RFI were used to adjust the regression models of the performance test and terminal bull RG. FE was ADG divided by FI and represented the gain in body weight per 1 kg of feed consumed.

For slaughter traits, the weights of the hot carcass and organs were expressed relative to the empty body weight (EBW). The weights of muscle and fat in the carcass were estimated using the following predictive equations, as developed by Robelin and Geay (1975) with the independent variables expressed in kg:

Muscle weight

$$\begin{aligned} &= -7.89 \\ &+ 0.77992 \text{ (hot carcass)} \\ &- 76.9654 \text{ (6}^{th} \text{ rib fat)} \\ &+ 9.6196 \text{ (6}^{th} \text{ rib muscle)} \\ &- 0.5065 \text{ (5}^{th} \text{ quarter fat)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Fat weight} &= -3.56 + 0.1072 \text{ (hot carcass)} \\ &+ 79.788 \text{ (6}^{th} \text{ rib fat)} \\ &- 9.851 \text{ (6}^{th} \text{ rib muscle)} \\ &+ 0.6887 \text{ (5}^{th} \text{ quarter fat)} \end{aligned}$$

The carcass muscle and fat contents were then calculated by dividing the estimated muscle and fat weights by the weight of the hot carcass.

Statistical analysis

Genetic parameters were estimated using the restricted estimation of maximum likelihood (REML) method with WOMBAT software (Meyer, 2007). For performance test bulls, the model included a contemporary group (205 groups) as fixed effect and age at the start as covariates. For terminal bulls, the model included the fixed effects of years (22 years), age of the dam (3, 4, 5, 6 years and over) and twinning (single or twin) and the slaughter age as a covariate. Because of the selection of sires, the performances of terminal bulls were analyzed using a multi-trait model simultaneously with the RFI and FW of performance test bulls to take

account of the selection process. The relationship matrix thus included 34,163 animals, up to the 5th generation.

To obtain the phenotypic correlations, traits were first corrected using the Proc GLM of SAS with the same fixed effects and covariates as the genetic model. Then, correlations were computed using Proc CORR of SAS.

Selection response

The selection responses to the index combining high FW and low RFI of the 30 low-merit and 30 high-merit performance test bulls were computed for FI, FW, ADG, RFI, carcass composition and visceral organs of the terminal bulls. To estimate the difference between low-merit and high-merit groups, traits were adjusted for the same fixed effects and covariates as in the genetic model. The estimated differences were standardized by the phenotypic standard deviation of each trait.

RESULTS

Descriptive statistics

Descriptive statistics of the traits measured in performance test and terminal bulls are shown in Table 1. The terminal bulls were younger at the start of the test period than the performance test bulls (differences of -82 days and -199 kg). They also ate 0.78 kg less feed per day, but the ADG was quite similar. Because of the longer test period, the age of terminal bulls at the end was older than that of performance test bulls (+28 days) but their FW was lower (-48 kg). After adjusting for environmental effects, the R^2 of the multiple regression of FI on MMW and ADG was 0.64 for performance test bulls and 0.53 for terminal bulls. The lower R^2 of the terminal bull model resulted in a greater phenotypic variability of RFI in these bulls. For the RG trait, the R^2 of the performance test bull model was 0.27 and the R^2 of the terminal bull model was 0.48. Performance test bulls displayed greater phenotypic variability for RG than terminal bulls. FE values were the same in both datasets: on average, the bulls converted 13-14% of feed into ADG.

Table 1. Means and standard deviations (SD) of the traits studied in the performance tested and terminal bulls

Trait ^a	Performance tested bulls			Fattening bulls		
	Number	Mean	SD	Number	Mean	SD
Start age, d	4,675	357	35	1,477	275	10
Start weight, kg	4,675	548	58	1,477	349	41
FI, kg / d	4,675	11.40	1.15	1,477	10.62	1.31
MMW, kg	4,675	126.8	9.0	1,477	108.1	8.8
ADG, kg / d	4,675	1.46	0.23	1,477	1.45	0.20
Final age, d	4,675	481	36	1,477	509	60
FW, kg	4,675	730	66	1,477	682	87
RFI, kg / d	4,675	0.00	0.47	1,477	0.00	0.82
RG, kg / d	4,675	0.00	0.18	1,477	0.00	0.14
FE, kg / kg	4,675	0.13	0.02	1,477	0.14	0.02
EBW, kg	-	-	-	1,427	590	78
HCW, kg	-	-	-	1,427	402.4	57.4
MW, kg	-	-	-	1,427	285.4	42.0
FW, kg	-	-	-	1,427	59.6	14.6
5 th QW, kg	-	-	-	1,427	183.7	25.0
Leather, kg	-	-	-	1,427	53.2	8.2
5 th QFW, kg	-	-	-	1,427	16.0	5.8
Rumen, kg	-	-	-	1,427	12.6	2.3
Omasum, kg	-	-	-	1,427	4.5	1.0
Abomasum, kg	-	-	-	1,427	2.1	0.5
Intestines, kg	-	-	-	1,427	12.0	2.3
Liver, kg	-	-	-	1,427	6.8	1.0
Lung, kg	-	-	-	1,427	4.1	0.6
Heart, kg	-	-	-	1,427	2.3	0.4
Kidneys, kg	-	-	-	1,427	1.2	0.2
Spleen, kg	-	-	-	1,427	1.2	0.3

^aTrait abbreviations: FI = daily feed intake; MBW = metabolic mean-weight; ADG = average daily gain; FW = final weight; RFI = residual feed intake; RG = residual gain; FE = feed efficiency; EBW = empty body weight; HCW = hot carcass weight; MW = muscle weight; FW = fat weight; 5th QW = 5th quarter weight; 5th QFW = 5th quarter fat weight.

Phenotypic and genetic parameters

Overall, the genetic parameters were better estimated in performance test bulls with lower standard errors (SE) (Table 2). The heritability coefficients of FI were the same in both datasets (0.36 ± 0.05 and 0.36 ± 0.07), and almost the same for ADG (0.27 ± 0.04 vs 0.31 ± 0.06) and FW (0.37 ± 0.04 vs 0.33 ± 0.06). For the three feed efficiency traits, the heritability coefficients were greater for terminal bulls than in performance test bulls. Feed intake, ADG and FW were positively correlated with each other. As expected, RFI was not phenotypically and genetically correlated with ADG in either the performance test bulls or terminal bulls. Similarly, RG was not phenotypically and genetically correlated with FI in the two datasets. RFI was also independent of

FW, while RG was slightly correlated with FW. Residual feed intake was markedly correlated with FI (0.84 ± 0.03 and 0.77 ± 0.06) while RG was markedly correlated with ADG (0.81 ± 0.04 and 0.80 ± 0.05). Residual feed intake and RG were moderately negatively correlated (-0.29 ± 0.11 and -0.45 ± 0.13) in both datasets. The feed efficiency ratio was markedly correlated with ADG (0.81 ± 0.04) in performance test bulls and slightly less so (0.57 ± 0.11) in terminal bulls. The feed efficiency ratio was closely correlated with RG (0.99 ± 0.04 and 0.91 ± 0.03) in both datasets. Genetic correlations between FE and FI or RFI were tenuous for performance test bulls and FE was negatively correlated with FI (-0.49 ± 0.12) and RFI (-0.77 ± 0.07) in terminal bulls.

The genetic correlations between performance test traits and terminal traits are shown in Table 3. For FI, ADG and FW, the correlations were close

Table 2. Heritability (diagonal, $\pm$ SE), genetic (above diagonal, $\pm$ SE) and phenotypic^a correlations between traits in each dataset

	Trait ^b	FI	ADG	FW	RFI	RG	FE
Performance test bulls	FI	0.36 $\pm$ 0.05	0.66 $\pm$ 0.06	0.84 $\pm$ 0.03	0.84 $\pm$ 0.03	0.10 $\pm$ 0.11	0.09 $\pm$ 0.11
	ADG	0.51	0.27 $\pm$ 0.04	0.64 $\pm$ 0.06	0.15 $\pm$ 0.11	0.81 $\pm$ 0.04	0.81 $\pm$ 0.04
	FW	0.78	0.58	0.37 $\pm$ 0.04	0.06 $\pm$ 0.10	0.22 $\pm$ 0.10	0.17 $\pm$ 0.10
	RFI	0.62	0.00	0.00	0.26 $\pm$ 0.04	-0.29 $\pm$ 0.11	-0.22 $\pm$ 0.11
	RG	0.00	0.85	0.23	-0.39	0.21 $\pm$ 0.04	0.99 $\pm$ 0.04
	FE	0.03	0.86	0.23	-0.34	0.99	0.23 $\pm$ 0.04
Terminal bulls	FI	0.36 $\pm$ 0.07	0.44 $\pm$ 0.12	0.75 $\pm$ 0.06	0.77 $\pm$ 0.06	-0.16 $\pm$ 0.15	-0.49 $\pm$ 0.12
	ADG	0.53	0.31 $\pm$ 0.06	0.80 $\pm$ 0.06	-0.04 $\pm$ 0.16	0.80 $\pm$ 0.05	0.57 $\pm$ 0.11
	FW	0.70	0.72	0.33 $\pm$ 0.06	0.10 $\pm$ 0.15	0.28 $\pm$ 0.14	0.17 $\pm$ 0.16
	RFI	0.72	0.02	0.02	0.36 $\pm$ 0.07	-0.45 $\pm$ 0.13	-0.77 $\pm$ 0.07
	RG	0.00	0.83	0.27	-0.29	0.35 $\pm$ 0.07	0.91 $\pm$ 0.03
	FE	-0.45	0.49	0.06	-0.71	0.83	0.35 $\pm$ 0.07

^a| r_p |<0.03: P not significant; | r_p |>0.05: P<0.01; | r_p |>0.10: P<0.0001.

^bTrait abbreviations: FI = daily feed intake; ADG = average daily gain; FW = final weight; RFI = residual feed intake; RG = residual gain; FE = feed efficiency.

Table 3. Genetic ($\pm$ SE) correlations between performance test bull traits (rows) and terminal bull traits (columns)

Trait ^a	FI	ADG	FW	RFI	RG	FE
FI	0.96 $\pm$ 0.13	0.73 $\pm$ 0.20	0.86 $\pm$ 0.17	0.56 $\pm$ 0.18	0.06 $\pm$ 0.23	-0.38 $\pm$ 0.20
ADG	0.69 $\pm$ 0.15	0.95 $\pm$ 0.19	0.84 $\pm$ 0.18	0.23 $\pm$ 0.18	0.60 $\pm$ 0.20	0.16 $\pm$ 0.20
FW	0.78 $\pm$ 0.14	0.99 $\pm$ 0.14	0.99 $\pm$ 0.14	0.18 $\pm$ 0.19	0.48 $\pm$ 0.19	0.09 $\pm$ 0.19
RFI	0.69 $\pm$ 0.16	-0.06 $\pm$ 0.22	0.18 $\pm$ 0.21	0.80 $\pm$ 0.18	-0.54 $\pm$ 0.22	-0.78 $\pm$ 0.19
RG	0.14 $\pm$ 0.18	0.67 $\pm$ 0.21	0.41 $\pm$ 0.20	-0.17 $\pm$ 0.19	0.70 $\pm$ 0.21	0.50 $\pm$ 0.20
FE	0.17 $\pm$ 0.18	0.66 $\pm$ 0.22	0.53 $\pm$ 0.21	-0.11 $\pm$ 0.20	0.70 $\pm$ 0.21	0.46 $\pm$ 0.20

^aTrait abbreviations: FI = daily feed intake; ADG = average daily gain; FW = final weight; RFI = residual feed intake; RG = residual gain; FE = feed efficiency.

to 1 (>0.95). They were strong for RFI (0.80 $\pm$ 0.18) and RG (0.70 $\pm$ 0.21) but only moderate for FE (0.46 $\pm$ 0.20). The performance test RFI was markedly positively correlated with terminal bull FI (0.69 $\pm$ 0.16) but not with ADG and FW. The performance test RG was markedly correlated with the terminal bull ADG (0.67 $\pm$ 0.21), moderately with FW (0.41 $\pm$ 0.20), but not with FI. The performance test bull FE was correlated with the FW (0.53 $\pm$ 0.21), ADG (0.66 $\pm$ 0.22) and RG (0.70 $\pm$ 0.21) of the terminal bulls, but was independent from FI and RFI.

Slaughter traits

All the phenotypic and genetic correlations with respect to terminal bulls are presented in the e-supplement table. This part will focus on relationship between feed efficiency traits and slaughter traits. Most of slaughter traits had a greater genetic correlation with RFI, RG and FE

than a phenotypic correlation (Table 4). Empty body weight displayed moderate heritability (0.27 $\pm$ 0.06) and was phenotypically correlated with RFI (0.10) and RG (0.24).

Carcass traits. The carcass accounted for a very high proportion of EBW (68%). It contained mainly for muscle (71%) and a small amount of fat (15%). The heritability coefficients of carcass composition traits were moderate to high (0.31 $\pm$ 0.07 for fat and muscle contents; 0.51 $\pm$ 0.08 for carcass yield). Carcass yield and muscle contents were negatively correlated with RFI and positively with RG and FE. The carcass fat content was positively correlated with RFI and negatively with RG and FE.

5th quarter traits. On average, the 5th quarter accounted for 31% of EBW. Its heritability coefficient was moderate (0.18 $\pm$ 0.05); it was positively correlated with RFI (0.51 $\pm$ 0.17) and

Table 4. Means, standard deviations (SD) and heritability ($\pm$ SE) of slaughter traits, and genetic ($\pm$ SE) and phenotypic correlations^a between slaughter and feed efficiency traits in terminal bulls

	Mean	SD	h^2	RFI ^b		RG ^b		FE ^b	
				r_p	r_g	r_p	r_g	r_p	r_g
Empty body weight, kg	590.17	77.84	0.27 $\pm$ 0.06	0.10	0.15 $\pm$ 0.16	0.24	0.19 $\pm$ 0.16	-0.01	0.05 $\pm$ 0.17
Carcass, % ^c	68.12	1.75	0.51 $\pm$ 0.08	-0.16	-0.18 $\pm$ 0.14	0.18	0.37 $\pm$ 0.13	0.18	0.32 $\pm$ 0.14
Muscle, % ^d	70.91	2.42	0.31 $\pm$ 0.07	-0.27	-0.47 $\pm$ 0.14	0.09	0.43 $\pm$ 0.15	0.20	0.51 $\pm$ 0.14
Fat, % ^d	14.74	2.51	0.31 $\pm$ 0.07	0.31	0.48 $\pm$ 0.13	-0.06	-0.47 $\pm$ 0.15	-0.22	-0.55 $\pm$ 0.13
5 th quarter, % ^c	31.23	2.60	0.18 $\pm$ 0.05	0.07	0.51 $\pm$ 0.17	-0.08	-0.44 $\pm$ 0.18	-0.07	-0.56 $\pm$ 0.17
Leather, % ^c	9.05	0.99	0.41 $\pm$ 0.08	-0.05	0.01 $\pm$ 0.15	-0.09	-0.36 $\pm$ 0.13	-0.03	-0.19 $\pm$ 0.14
5 th quarter fat, % ^c	2.69	0.78	0.33 $\pm$ 0.07	0.29	0.36 $\pm$ 0.14	0.00	-0.41 $\pm$ 0.15	-0.16	-0.46 $\pm$ 0.14
Rumen, % ^c	2.16	0.40	0.32 $\pm$ 0.07	-0.11	0.06 $\pm$ 0.16	-0.05	0.02 $\pm$ 0.16	0.04	-0.04 $\pm$ 0.16
Omasum, % ^c	0.77	0.18	0.14 $\pm$ 0.05	-0.03	0.10 $\pm$ 0.20	-0.01	-0.11 $\pm$ 0.20	0.02	-0.17 $\pm$ 0.20
Abomasum, % ^c	0.36	0.08	0.14 $\pm$ 0.05	0.07	0.46 $\pm$ 0.20	-0.05	-0.11 $\pm$ 0.20	-0.06	-0.55 $\pm$ 0.19
Intestines, % ^c	2.05	0.35	0.21 $\pm$ 0.06	0.05	0.38 $\pm$ 0.17	-0.02	-0.25 $\pm$ 0.18	-0.02	-0.34 $\pm$ 0.17
Liver, % ^c	1.17	0.16	0.24 $\pm$ 0.06	0.12	0.36 $\pm$ 0.16	0.02	-0.23 $\pm$ 0.18	-0.03	-0.38 $\pm$ 0.17
Lung, % ^c	0.70	0.09	0.13 $\pm$ 0.05	-0.04	-0.26 $\pm$ 0.19	-0.05	0.07 $\pm$ 0.20	0.01	0.17 $\pm$ 0.20
Heart, % ^c	0.39	0.05	0.35 $\pm$ 0.07	0.06	0.18 $\pm$ 0.15	-0.07	-0.10 $\pm$ 0.16	-0.07	-0.19 $\pm$ 0.15
Kidneys, % ^c	0.20	0.03	0.28 $\pm$ 0.06	0.15	0.73 $\pm$ 0.11	-0.07	-0.35 $\pm$ 0.16	-0.10	-0.58 $\pm$ 0.13
Spleen, % ^c	0.20	0.04	0.40 $\pm$ 0.07	-0.01	-0.08 $\pm$ 0.15	0.00	0.17 $\pm$ 0.14	0.02	0.16 $\pm$ 0.14

^a $|r_p| < 0.05$: P not significant; $|r_p| > 0.05$: P < 0.05; $|r_p| > 0.10$: P < 0.0001.

^bTrait abbreviations: RFI = residual feed intake; RG = residual gain; FE = feed efficiency.

^cPercentage of empty body weight.

^dPercentage of carcass weight.

negatively with RG (-0.44 $\pm$ 0.18) and FE (-0.56 $\pm$ 0.17). Leather had a high heritability (0.41 $\pm$ 0.08); it was not correlated with RFI but was negatively correlated with RG (-0.36 $\pm$ 0.13). 5th quarter fat followed the same trend as carcass fat content: heritability was moderate (0.33 $\pm$ 0.07), it was positively correlated with RFI (0.36 $\pm$ 0.14) and negatively with RG (-0.41 $\pm$ 0.15) and FE (-0.46 $\pm$ 0.14).

Digestive tract. For the rumen, heritability was moderate (0.32 $\pm$ 0.07) and was not correlated with the three feed efficiency criteria. Omasum had a low heritability (0.14 $\pm$ 0.05) and was not correlated with RFI, RG and FE. The heritability coefficient of abomasum was also low (0.14 $\pm$ 0.05) and this trait was strongly correlated with RFI positively (0.46 $\pm$ 0.20) and FE negatively (-0.55 $\pm$ 0.19). The heritability of intestines was moderate (0.21 $\pm$ 0.06) and was positively correlated with RFI (0.38 $\pm$ 0.17) and negatively with RG (-0.25 $\pm$ 0.18) and FE (-0.34 $\pm$ 0.17).

Organ traits. Organs displayed a broad range of heritability (from 0.13 $\pm$ 0.05 for the lungs to

0.40 $\pm$ 0.07 for the spleen). Residual feed intake had a strong correlation with the kidneys (0.73 $\pm$ 0.11), a moderate correlation with the liver (0.36 $\pm$ 0.16) and a low correlation with the heart (0.18 $\pm$ 0.15). The liver and kidneys were negatively correlated with RG and FE whereas the spleen was slightly positively correlated with them. The lungs were not correlated with RG and FE and was slightly negatively correlated with RFI (-0.26 $\pm$ 0.19).

Selection response

The differences in traits between high-merit and low-merit animals are presented in Table 5. In the performance test bulls, the marked differences regarding RFI and FW were consistent with the selection of these two traits (-1.56 and 2.29 phenotypic SD unit). These differences were smaller but still significant for terminal bulls (-0.17 and 0.53 phenotypic SD unit). Feed intake and ADG were greater in high-merit animals than in low-merit animals (0.27 and 0.49). The same trend was observed for carcass yield (0.33) and muscle content (0.22). High-merit animals had less fat in the carcass (-0.27). The liver weight

Table 5. Differences between high-merit and low-merit performance test and terminal bulls

	Trait ^a	Delta ^b	Delta / SD ^c
Performance test bulls	RFI, kg / d	-0.74 ***	-1.56
	Final weight, kg	106 ***	2.29
Terminal bulls	RFI, kg / d	-0.14 *	-0.17
	Final weight, kg	28 ***	0.53
	FI, kg / d	0.27 **	0.27
	ADG, kg / d	0.08 ***	0.49
	Carcass, %EBW	0.53 ***	0.33
	Fat, %carcass	-0.62 ***	-0.27
	Muscle, % carcass	0.51 **	0.22
	Abomasum, %EBW	-0.01 NS	-0.08
	Intestines, %EBW	0.00 NS	0.01
	Kidneys, %EBW	0.00 NS	0.03
	Liver, %EBW	0.02 *	0.14

^aTrait abbreviations: RFI = residual feed intake; FW = final weight; FI = daily feed intake; ADG = average daily gain.

^bDelta is the estimated difference between high-merit and low-merit selected bulls or between the progeny of high-merit and low-merit selected bulls. P-value: NS = no significant; * = <0.05; ** = <0.001; *** = <0.0001

^cPhenotypic standard deviations of traits.

related to EBW was greater in high-merit animals (0.14). The other 5th quarter components did not differ between high-merit and low-merit animals.

DISCUSSION

Residual feed intake had a heritability coefficient of 0.26 for performance test bulls and 0.36 for terminal bulls. This result was in line with estimates in the literature. In their review, Berry and Crowley (2013) reported a range of heritability coefficients for RFI from 0.14 to 0.62, thus embracing our own estimates. In addition, Zhang et al. (2017) found an RFI heritability of 0.22 (0.07). And more recently, Polizel et al. (2018) and Coyne et al. (2018) noted that the heritability of RFI was 0.28 (0.07) and 0.50 (0.05), respectively. Our results, bolstered by findings in the literature, suggest that the trait might be sufficient heritable to enable potentially effective genetic selection in the French Charolais population.

Because of the regression properties, phenotypic correlations between RFI and FI were positive and high (0.62 for performance test bulls and 0.72 for terminal bulls). Our findings were consistent with those of Berry and Crowley (2013) who reported

an average phenotypic correlation of 0.66 between FI and RFI. Genetic correlations between FI and RFI were even stronger: 0.84 for performance test bulls and 0.77 for terminal bulls, consistent with the average genetic correlation of 0.72 reported by Berry and Crowley (2013). Polizel et al. (2018) reported same level of correlation between phenotype (0.65) and genotype (0.61±0.11), as did Coyne et al. (2018), who found 0.72 for phenotypic and 0.70±0.04 for genetic correlations. Selection for a low RFI would therefore be effective in significantly reducing FI. In our study, the genetic correlations between RFI and ADG or FW did not differ significantly from zero (no greater than 0.15±0.11). Therefore, in the French Charolais population, selection for RFI would not have an impact on growth capacity (FW or ADG). In their review, Berry and Crowley (2013) reported that on average there was no genetic correlation between RFI and ADG or body weight, although in some studies a correlation different from zero could be found. For example, Nkrumah et al. (2007) found a genetic correlation between RFI and ADG of 0.46 (±0.45) in a composite Canadian population. In Wagyu population, Hoque et al. (2006) reported a genetic correlation of 0.25 (±0.16) between RFI and ADG and 0.19 (±0.15) between RFI and body weight. More recently, Polizel et al. (2018) found negative genetic correlation between RFI and ADG (-0.19±0.05). Although RFI is by construction phenotypically uncorrelated with metabolic body weight and ADG, Kennedy et al. (1993) explained that genetic correlation different from zero could be found in some populations.

Residual gain was not correlated with feed intake: both genetic correlations between RG and FI were indeed not significantly different from zero. The genetic correlations estimated between RG and FW were significant and slightly positive (0.22 and 0.28) because FW was the sum of the mid-test weight and half of the weight gain during the test. As expected, we found a moderate negative relationship between RG and RFI in our two bull populations (-0.29 and -0.49). Crowley et al. (2010) and Coyne et al. (2018) investigated the relationship between RG and other performance traits; during their studies, RG was highly correlated to ADG, similar to the high genetic correlations (more than 0.80) estimated in our study. Crowley et al. (2010) also found a negative

genetic correlation between RFI and RG (-0.46 ± 0.11).

Most of the studies that investigated feed efficiency used the feed conversion ratio ($FCR = FI/ADG$, the inverse of FE). In our study, no correlation was found between FE and FI in performance test bulls. However, in terminal bulls, the genetic correlation was -0.49 ± 0.12 . In their review, Berry and Crowley (2013) found an average genetic correlation of 0.39 between FCR and FI. However, the range of correlations between FCR and FI was very broad (-0.57 to 0.90). Coyne et al. (2018) found a positive genetic correlation between FCR and FI (0.33 ± 0.09). We saw positive genetic correlations between FE and ADG in performance test (0.81) and terminal bulls (0.57). Similarly, Berry and Crowley (2013) found an average genetic correlation of -0.62 and Coyne et al. (2018) determined a value of -0.53 (0.07). Between FE and FW, we found different relationships between the two bull populations, where FE was correlated with FW in performance test bulls but no relationship was found in terminal bulls. Berry and Crowley (2013) reported an average phenotypic correlation of -0.01 (-0.67 to 0.35) and a genetic correlation of -0.03 (-0.62 to 0.88) between FCR and FW.

Residual feed intake and the feed efficiency ratio were negatively correlated, particularly in terminal bulls. In their review, Berry and Crowley (2013) found an average genetic correlation of 0.75 between FCR and RFI, while Coyne et al. (2018) estimated a genetic correlation of 0.47 (0.08). In our study, the genetic correlation between FE and RG was very high and close to 1 in both performance test and terminal bulls. In their study, Crowley et al. (2010) and Coyne et al. (2018) found a strong negative relationship between FCR and RG. The three feed efficiency criteria were obviously correlated inter-se, although these correlations were not equal to one. These results suggest that different biological determinants may be involved in the expression of feed efficiency and each of these criteria could be used to characterize differences in feed efficiency between animals.

Several studies and reviews (Lobley, 2003; Herd and Arthur, 2009; Fitzsimons et al., 2017; Cantalapiedra-Hijar et al., 2018) have attempted to explore the biological determinants involved in differences in feed efficiency. Globally, Herd and

Arthur (2009) suggested that the biological determinants concerned 5% body composition, 2% feeding patterns, 37% protein turnover, metabolism and stress, 9% heat increment of fermentation, 10% digestibility, 10% activity and 27% other determinants. During our study, we specifically investigated the relationship between feed efficiency and the carcass and 5th quarter composition. Indeed, Webster (1989) stated that the partitioning of nutrients towards lean or fat deposition has a marked effect on feed efficiency and that differences in visceral mass between animals may have significant effects on thermogenesis, because protein turn-over in visceral organs, a costly energy mechanism, is much greater compared to the protein turnover in skeletal muscle.

First, we investigated the phenotypic relationship between feed efficiency and carcass traits. We showed that RFI was negatively correlated with the dressing percentage and muscle content but positively with fat content. In Angus breed cattle, Herd et al. (2009) also found a negative phenotypic association with the dressing percentage and positive association with rib fat depth. Richardson et al. (2001) found a positive association with rib and rump fat depth and a negative association with protein gain in an Angus population. Nevertheless, some studies did not find any phenotypic association between RFI and carcass traits. In Nellore cattle, Gomes et al. (2012), Bonilha et al. (2013), Zorzi et al. (2013) and Fidelis et al. (2017) could not demonstrate any association between RFI and carcass fatness. In Angus x Hereford cattle, Sainz et al. (2006), Bulle et al. (2007) and Cruz et al. (2010) did not determine any relationship between RFI and carcass traits. However, the latter results were obtained during physiology experiments involving a limited number of recorded animals.

Our estimates of genetic relationships revealed a strong negative genetic correlation between RFI and muscle content in the carcass and a positive correlation with fat content. Few studies have investigated the genetic correlations between feed efficiency and carcass traits. When studying 381 animals of different breeds, Nkrumah et al. (2007) showed a negative genetic association between RFI and carcass lean meat area and lean meat yield, and a positive genetic association with carcass grade fat. Robinson and Oddy (2004) found a positive genetic association between RFI

and carcass intramuscular fat percentage. Crowley et al. (2011) showed a negative genetic correlation between the sire RFI recorded at the performance test station and in their progeny with carcass weight and conformation, and a positive correlation with carcass fatness. In a multi-breed analysis, Coyne et al. (2018) also found a positive genetic correlation between RFI and carcass fat and a negative correlation with carcass conformation.

The present study demonstrated positive genetic correlations between RG and dressing percentage and muscle content, and negative genetic correlations with the carcass fat content. Crowley et al. (2011) also found a positive genetic association with carcass weight and conformation, but there was no relationship with carcass fat. With FE, the same trend was observed with respect to carcass traits. Those authors also found a positive genetic association with carcass weight and conformation but not with fat content. Coyne et al. (2018) estimated a positive genetic relationship between FCR and fat depth and intramuscular fat. They also found a negative genetic correlation with carcass conformation. For rump and rib fat, Robinson and Oddy (2004) showed a positive genetic association with FCR. However, Nkrumah et al. (2007) did not find genetic relationship between FCR and lean meat and fat in the carcass. To conclude, in the French Charolais population, selection for any of the three feed efficiency criteria (i.e. efficient animals) will increase the dressing percentage and muscle content and decrease fat content.

As a second step, we studied the relationship between feed efficiency and several organs traits. According to Herd and Arthur (2009), 37% of energy metabolism is due to turnover and metabolism requirements. Cantalapiedra-Hijar et al. (2018) defined turnover as a continuous process of protein degradation and synthesis for the renewal of tissues. This phenomenon is essential for metabolic regulation, cellular repair and rapid adaptation to environmental changes, among other functions. In his review, Lobley (2003) noted that the rate of protein synthesis is greater in splanchnic organs than in peripheral tissues such as muscle. Because turnover is linked to tissue renewal, it is possible to imagine that more energy will be used for protein turnover the greater the proportion of visceral organs.

Our results showed that feed efficiency was genetically associated with a lower proportion of the 5th quarter, and more specifically with limited 5th quarter fat. A similar trend was shown with respect to the carcass fat content. In our young bull population, high feed efficiency was strongly associated with reduced fat accretion. Webster (1985) noted that the greater the proportion of fat in the gains, the poorer the food conversion efficiency. For other components of the 5th quarter, the intestines, liver and kidneys were positively correlated with RFI and negatively with RG and FE. Efficient animals with lower proportion of these visceral organs might therefore require less metabolic energy to achieve the protein turnover process for tissue renewal. Overall, genetic correlations between visceral traits and RFI or FE were greater than the correlation with RG.

In his review, Lobley (2003) noted that the liver accounts for 25% of the energy expenditure of steers, with 4% to 15% of protein synthesis. He also showed that the gut represent 23% of energy expenditure, with 32% to 45% of protein synthesis. Indeed, between 5% and 7% of the EBW of animals accounts for 48% of energy expenditure. Basarab et al. (2003) found that animals with a high RFI had, in raw mass terms, a larger stomach and intestine, liver, and more kidney fat and trim. Bonilha et al. (2013) found larger kidneys in high RFI animals. Fitzsimons et al. (2014) found a positive correlation between the reticulo-rumen and RFI. Some studies did not find any differences in organ weights, but determined differences in cell size. Lam et al. (2017) studied the rumen epithelium and did not find any difference in rumen weight between inefficient and efficient animals. However, the size of epithelium cells in the ventral blind sac and across sacs was larger in efficient animals. Montanholi et al. (2017) found a larger hepatocyte size in the livers of efficient animals with respect to the portal triad and central vein, but no difference in liver weight. Nevertheless, Richardson et al. (2001), Sainz et al. (2006), Gomes et al. (2012), Meale et al. (2017) and Fidelis et al. (2017) could not find difference between RFI and visceral organ traits. In their study of crossbred steers, Mader et al. (2009) noted a negative correlation between RFI and the heart, which was not consistent with our findings. Moreover, they found a positive relationship between FE and

spleen, which was also not consistent with our results.

Apart from the work by Basarab et al. (2003) on 148 steers, the studies cited used fewer than a hundred animals. During our study, we noted that phenotypic correlations are weaker than genetic correlations in the 1,427 terminal bulls. The lack of power of some studies may explain why no significant phenotypic relationship between feed efficiency and organs traits are found in the literature. Combining the results of carcass and visceral organ traits allowed us to show that efficient animals had more muscle than fat and a lower proportion of some visceral organs. A putative strategy in those animals may be that they use more energy to deposit protein and maintain it in muscles than expending it to maintain organs. However, Fitzsimons et al. (2017) noted from a review of some studies the possible presence of differences in protein turnover and degradation between the muscles of individual animals, which might contribute to feed efficiency potential. Cantalapiedra-Hijar et al. (2018) suggested that efficient animals might have a lower protein turnover in muscle and organs.

To test the selection of young Charolais bulls with respect to feed efficiency, our study investigated genetic correlations across two generations of Charolais bulls and differences in selection responses between traits in performance test and terminal bulls. Performance test bulls were selected using a synthetic index that combined their FW and RFI, as recommended by the Institut de l'Élevage in France (IDELE, 2005). With the animals being fed the same pelleted diet, we showed that this selection increased the growth and feed intake of progeny. This was not a surprise because, genetically, FW was highly correlated with ADG (0.64 ± 0.06) and FI (0.84 ± 0.03). However, simultaneous selection against RFI allowed the increase in FI (0.27 SD unit) to be lower than the responses of FW (0.53 SD unit) and ADG (0.49 SD unit), leading to a reduction in RFI (-0.17 SD unit). The progeny were more efficient. Herd et al. (1997) investigated the response to selection based on RFI only, and showed that progeny from low-RFI parents ate less and were more efficient. No difference was observed with respect to live weight and growth. Richardson et al. (2001) demonstrated the same trend. They also investigated body composition, and found no

difference in dressing percentage, although low-RFI animals displayed more protein gain and less carcass fat. The selection on FW and RFI in our study not only improved the growth and efficiency of progeny, but also improved muscle growth capacity as revealed by the positive responses of dressing percentage and muscle content in carcass and a reduction in the carcass fat content.

This study was based on animals fed with a high digestibility diet and both sires and progeny received the same pelleted diet. Interactions between genetic traits and other diets (roughage or silage diets) were not explored during this study. Further investigations will now be necessary to link feed efficiency studies and management practices on French farms.

CONCLUSION

Feed efficiency is a heritable trait in the French Charolais breed and RFI is not associated with FW and ADG. This relationship enables the selection of this trait without this having any effects on growth traits. RG is also useful to select animals with a high daily gain without an antagonist effect on feed intake. RFI, RG and FE have a consistent relationship with carcass composition traits: efficient animals have a greater proportion of muscle, procuring an advantage in term of beef value. The three feed efficiency criteria were also associated with a reduction in 5th quarter fat. Residual feed intake and FE were markedly associated with several organ traits, which indicates that selection for RFI and FE may reduce the proportion of these visceral organs and hence the impact of energy expenditure on protein turnover.

Selection for a high FW associated with a low RFI showed that it is possible to improve growth, feed efficiency and carcass composition simultaneously: the progeny display better growth, are more efficient and have leaner carcasses, in line of the selection goals of AI co-operatives. This study investigated the selection of RFI and FW under the same high digestibility pelleted diet. Genetic parameters for feed efficiency under different feed systems need to be investigated to identify a potential genotype x environment interaction. Indeed, several feed conditions apply on French farms and selection

for feed efficiency needs to be profitable for all livestock systems.

SUPPLEMENTARY DATA

Supplementary data are available at *Journal of Animal Science* online.

Conflict of interest statement. None declared.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thanks the technical staff at the INRA experimental slaughterhouse, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France, for their assistance. S. Taussat was the beneficiary of a grant from APIS-GENE.

LITERATURE CITED

- Basarab, J. A., M. A. Price, J. L. Aalhus, E. K. Okine, W. M. Snelling, and K. L. Lyle. 2003. Residual feed intake and body composition in young growing cattle. *Can. J. Anim. Sci.* 83:189–204. doi:10.4141/A02-065.
- Berry, D. P., and J. J. Crowley. 2013. Genetics of feed efficiency in dairy and beef cattle. *J. Anim. Sci.* 91:1594–1613. doi:10.2527/jas.2012-5862.
- Bonilha, E. F. M., R. H. Branco, S. F. M. Bonilha, F. L. Araujo, E. Magnani, and M. E. Z. Mercadante. 2013. Body chemical composition of Nellore bulls with different residual feed intakes. *J. Anim. Sci.* 91:3457–3464. doi:10.2527/jas.2012-5437.
- Bouquet, A., M.-N. Fouilloux, G. Renand, and F. Phocas. 2010. Genetic parameters for growth, muscularity, feed efficiency and carcass traits of young beef bulls. *Livest. Sci.* 129:38–48. doi:10.1016/j.livsci.2009.12.010.
- Bulle, C., F. C. P. P. V. Paulino, A. C. Sanches, and R. D. Sainz. 2007. Growth, carcass quality, and protein and energy metabolism in beef cattle with different growth potentials and residual feed intakes. *J. Anim. Sci.* 85:928–936. doi:10.2527/jas.2006-373.
- Cantalapiedra-Hijar, G., M. Abo-Ismael, G. E. Carstens, L. L. Guan, R. Hegarty, D. A. Kenny, M. McGee, G. Plastow, A. Relling, and I. Ortigues-Marty. 2018. Review: Biological determinants of between-animal variation in feed efficiency of growing beef cattle. *Animal*. 1–15. doi:10.1017/S1751731118001489.
- Coyne, J. M., M. M. Judge, S. Conroy, and D. P. Berry. 2018. Variance component estimation of efficiency, carcass and meat quality traits in beef cattle. *Proc. World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod. Electronic Poster Session-Biology-Feed Intake and Efficiency* 1:912.
- Crowley, J. J., R. D. Evans, N. Mc Hugh, T. Pabiou, D. A. Kenny, M. McGee, D. H. Crews, and D. P. Berry. 2011. Genetic associations between feed efficiency measured in a performance test station and performance of growing cattle in commercial beef herds. *J. Anim. Sci.* 89:3382–3393. doi:10.2527/jas.2011-3836.
- Crowley, J. J., M. McGee, D. A. Kenny, D. H. Crews, R. D. Evans, and D. P. Berry. 2010. Phenotypic and genetic parameters for different measures of feed efficiency in different breeds of Irish performance-tested beef bulls. *J. Anim. Sci.* 88:885–894. doi:10.2527/jas.2009-1852.
- Cruz, G. D., J. A. Rodríguez-Sánchez, J. W. Oltjen, and R. D. Sainz. 2010. Performance, residual feed intake, digestibility, carcass traits, and profitability of Angus-Hereford steers housed in individual or group pens. *J. Anim. Sci.* 88:324–329. doi:10.2527/jas.2009-1932.
- FGE. 2016. Référentiel technique du contrôle des taureaux en station d'évaluation SE et CI.
- Fidelis, H. A., S. F. M. Bonilha, L. O. Tedeschi, R. H. Branco, J. N. S. G. Cyrillo, and M. E. Z. Mercadante. 2017. Residual feed intake, carcass traits and meat quality in Nellore cattle. *Meat Sci.* 128:34–39. doi:10.1016/j.meatsci.2017.02.004.
- Fitzsimons, C., D. A. Kenny, and M. McGee. 2014. Visceral organ weights, digestion and carcass characteristics of beef bulls differing in residual feed intake offered a high concentrate diet. *Animal*. 8:949–959. doi:10.1017/S1751731114000652.
- Fitzsimons, C., M. McGee, K. Keogh, S. M. Waters, and D. A. Kenny. 2017. Molecular Physiology of Feed Efficiency in Beef Cattle. In: *Biology of Domestic Animals*. Colin G. Scanes and Rodney A. Hill. p. 122–165.
- Fouilloux, M.-N., G. Renand, J. Gaillard, and F. Ménissier. 1999. Genetic parameters of beef traits of Limousin and Charolais progeny-tested AI sires. *Genet. Sel. Evol. GSE.* 31:465–489. doi:10.1186/1297-9686-31-5-465.
- Gomes, R. C., R. D. Sainz, S. L. Silva, M. C. César, M. N. Bonin, and P. R. Leme. 2012. Feedlot performance, feed efficiency reranking, carcass traits, body composition, energy requirements, meat quality and calpain system activity in Nellore steers with low and high residual feed intake. *Livest. Sci.* 150:265–273. doi:10.1016/j.livsci.2012.09.012.
- Griffon, L., P. Boulesteix, A. Delpeuch, A. Govignon-Gion, J. Guerrier, O. Leudet, S. Miller, R. Saintilan, E. Venot, and T. Tribout. 2017. La sélection génétique des races bovines allaitantes en France : un dispositif et des outils innovants au service des filières viande. *INRA Prod. Anim.* 30:107–124. doi:https://doi.org/10.20870/productions-animales.2017.30.2.2237.
- Herd, R. M., J. A. Archer, P. F. Arthur, E. C. Richardson, J. H. Wright, K. C. P. Dibley, and D. A. Burton. 1997. Performance of progeny of high vs low net feed conversion efficiency cattle. *Proc Assoc Advmt Anim Breed Genet.* 12:742–745.
- Herd, R. M., and P. F. Arthur. 2009. Physiological basis for residual feed intake. *J. Anim. Sci.* 87:E64–E71. doi:10.2527/jas.2008-1345.
- Herd, R. M., S. Piper, J. M. Thompson, P. . Arthur, B. McCorkell, and K. C. P. Dibley. 2009. Benefits of genetic superiority in residual feed intake in a large

- commercial feedlot. *Proc Assoc Advmt Anim Breed Genet.* 18:476–479.
- Hoque, M. A., P. F. Arthur, K. Hiramoto, and T. Oikawa. 2006. Genetic relationship between different measures of feed efficiency and its component traits in Japanese Black (Wagyu) bulls. *Livest. Sci.* 99:111–118. doi:10.1016/j.livprodsci.2005.06.004.
- IDELE. 1997. 1996 : l'année économique lait & viande bovine perspective 1997.
- IDELE. 2005. Répertoire des méthodes et procédures de contrôle des bovins de races à viande.
- IDELE. 2017a. Résultats 2016 des élevages BV suivis par Bovins Croissance. Available from: <http://idele.fr/contact/publication/idelesolr/recommen ds/resultats-2016-des-elevages-bovins-viande-suivis-par-bovins-croissance.html>
- IDELE. 2017b. Les chiffres clés du GEB bovins 2017.
- Inosys Réseau Elevage. 2016. Vaches, surfaces, charges... tout augmente sauf le revenu. Available from: http://idele.fr/no_cache/recherche/publication/idelesol r/recommen ds/vaches-surfaces-charges-tout-augmente-sauf-le-revenu.html
- Kennedy, B. W., V. D. Werf, J. H., and T. H. Meuwissen. 1993. Genetic and statistical properties of residual feed intake. *J. Anim. Sci.* 71:3239–3250. doi:10.2527/1993.71123239x.
- Lam, S., J. C. Munro, M. Zhou, L. L. Guan, F. S. Schenkel, M. A. Steele, S. P. Miller, and Y. R. Montanholi. 2017. Associations of rumen parameters with feed efficiency and sampling routine in beef cattle. *Animal.* 12:1442–1450. doi:10.1017/S1751731117002750.
- Lobley, G. E. 2003. Protein turnover—what does it mean for animal production? *Can. J. Anim. Sci.* 83:327–340. doi:10.4141/A03-019.
- Mader, C. J., Y. R. Montanholi, Y. J. Wang, S. P. Miller, I. B. Mandell, B. W. McBride, and K. C. Swanson. 2009. Relationships among measures of growth performance and efficiency with carcass traits, visceral organ mass, and pancreatic digestive enzymes in feedlot cattle. *J. Anim. Sci.* 87:1548–1557. doi:10.2527/jas.2008-0914.
- Meale, S. J., D. P. Morgavi, I. Cassar-Malek, D. Andueza, I. Ortigues-Marty, R. J. Robins, A.-M. Schiphorst, S. Laverroux, B. Graulet, H. Boudra, and G. Cantalapiedra-Hijar. 2017. Exploration of Biological Markers of Feed Efficiency in Young Bulls. *J. Agric. Food Chem.* 65:9817–9827. doi:10.1021/acs.jafc.7b03503.
- Meyer, K. 2007. WOMBAT—A tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML). *J. Zhejiang Univ. Sci. B.* 8:815–821. doi:10.1631/jzus.2007.B0815.
- Montanholi, Y. R., L. S. Haas, K. C. Swanson, B. L. Coomber, S. Yamashiro, and S. P. Miller. 2017. Liver morphometrics and metabolic blood profile across divergent phenotypes for feed efficiency in the bovine. *Acta Vet. Scand.* 59:24. doi:10.1186/s13028-017-0292-1.
- Nkrumah, J. D., J. A. Basarab, Z. Wang, C. Li, M. A. Price, E. K. Okine, D. H. Crews, and S. S. Moore. 2007. Genetic and phenotypic relationships of feed intake and measures of efficiency with growth and carcass merit of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 85:2711–2720. doi:10.2527/jas.2006-767.
- Polizel, G. H. G., L. Grigoletto, M. E. Carvalho, P. Rossi Junior, J. B. S. Ferraz, and M. H. de A. Santana. 2018. Genetic correlations and heritability estimates for dry matter intake, weight gain and feed efficiency of Nellore cattle in feedlot. *Livest. Sci.* 214:209–210. doi:10.1016/j.livsci.2018.06.013.
- Richardson, E. C., R. M. Herd, V. H. Oddy, J. M. Thompson, J. A. Archer, and P. F. Arthur. 2001. Body composition and implications for heat production of Angus steer progeny of parents selected for and against residual feed intake. *Aust. J. Exp. Agric.* 41:1065–1072. doi:10.1071/ea00095.
- Robelin, J., and Y. Geay. 1975. Estimation de la composition de la carcasse des taurillons à partir de la composition de la 6ème côte. *Bull. Tech. CRZV Theix.* 22:41–44.
- Robinson, D. L., and V. H. Oddy. 2004. Genetic parameters for feed efficiency, fatness, muscle area and feeding behaviour of feedlot finished beef cattle. *Livest. Prod. Sci.* 90:255–270. doi:10.1016/j.livprodsci.2004.06.011.
- Sainz, R., G. D. Cruz, R. B. Monteiro, J. Rodriguez-Sanchez, D. B. Monteiro, V. Guidi, and R. J. Anaruma. 2006. Carcass composition and visceral organs are similar at harvest in low and high residual feed intake groups of Angus-Hereford steers. *Proc. West. Sect. Am. Soc. Anim. Sci.* 57:401–403.
- Webster, A. J. F. 1985. Differences in the energetic efficiency of animal growth. *J. Anim. Sci.* 61:92–103. doi:10.1093/ansci/61.Supplement_2.92.
- Webster, A. J. F. 1989. Bioenergetics, bioengineering and growth. *J. Anim. Sci.* 48:249–269. doi:10.1017/S0003356100040265.
- Zhang, F., C. Ekine-Dzivenu, M. Vinsky, J. A. Basarab, J. L. Aalhus, M. E. R. Dugan, and C. Li. 2017. Phenotypic and genetic relationships of residual feed intake measures and their component traits with fatty acid composition in subcutaneous adipose of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 95:2813–1824. doi:10.2527/jas2017.1451.
- Zorzi, K., S. F. M. Bonilha, A. C. Queiroz, R. H. Branco, T. L. Sobrinho, and M. S. Duarte. 2013. Meat quality of young Nellore bulls with low and high residual feed intake. *Meat Sci.* 93:593–599. doi:10.1016/j.meatsci.2012.11.030.

1.3 Conclusion de l'étude

Cette étude a montré que l'efficacité alimentaire était héréditaire dans la population des taureaux Charolais de CI, ainsi que chez les jeunes bovins en engraissement à la station de Bourges. De plus, la CMJR et le GMQR n'étaient pas corrélés génétiquement avec les composantes utilisées dans leur régression. Ce résultat indique qu'une sélection sur la CMJR n'influencerait pas les performances de croissance et celle sur le GMQR n'influencerait pas l'ingestion. L'étude des relations génétiques entre les trois critères d'efficacité alimentaire et la composition corporelle a confirmé les résultats de la littérature. En effet, les taurillons efficaces avaient tendance à posséder une quantité de muscle plus importante dans la carcasse comparée à leurs contemporains inefficaces. Ce résultat indique un dépôt préférentiel de protéines plutôt que de lipides dans l'organisme. De plus, les taurillons efficaces avaient en proportion un poids du 5^e quartier plus faible que leurs contemporains inefficaces, cette tendance étant plus marquée au niveau de la caillette, des intestins, du foie et des reins. Ces quatre organes sont les plus demandeurs en énergie pour leur fonctionnement et leur entretien du fait d'un turn-over protéique élevé. D'après les résultats trouvés dans cette étude, il peut être conclu que les taurillons efficaces ont des besoins d'entretien plus faibles au niveau des organes mais plus élevés au niveau des muscles, présents en plus grande proportion chez les animaux efficaces due à un dépôt préférentiel de protéines.

Les relations génétiques de l'efficacité alimentaire entre les taureaux de CI et les taurillons étaient élevées, indiquant la possibilité d'une sélection sur ce caractère. De plus, la sélection divergente des taureaux de CI sur leur poids final et leur CMJR a montré qu'il était possible d'utiliser ce critère d'efficacité alimentaire dans un index de sélection pour améliorer la croissance musculaire. En effet, cette étude a révélé que les taurillons, issus des taureaux les plus efficaces et avec un poids élevé, avaient un meilleur GMQ, un poids plus élevé, un meilleur rendement et une plus grande proportion de muscle dans la carcasse. Bien que ces animaux avaient également une plus grande ingestion, leur efficacité alimentaire était meilleure car l'augmentation de leurs performances était supérieure à celle de leur ingestion. Cette étude confirme que la sélection des taureaux de CI sur l'efficacité alimentaire est pertinente pour obtenir des descendants efficaces. Cependant, ces animaux étaient élevés dans les mêmes conditions, avec de l'aliment complet condensé non utilisé dans les élevages. Il est donc important de confirmer ces résultats dans des conditions d'élevage plus représentatives des pratiques dans les fermes commerciales françaises.

2 Etude de l'efficience alimentaire des taureaux de contrôle individuel et de leurs descendants avec des rations représentatives des pratiques en élevage allaitant

Le projet Vachotron II a permis de montrer que la sélection des taureaux issus des stations CI est pertinente dans des systèmes utilisant des rations identiques. Cependant, dans les élevages allaitants, l'aliment le plus utilisé est l'herbe, sous forme pâturée ou conservée, dans les élevages naisseurs, et l'ensilage de maïs chez les engraisseurs. Il est donc important d'étudier le déterminisme génétique de l'efficience alimentaire dans des systèmes différents du CI, pour évaluer la pertinence d'une sélection à partir d'un aliment condensé distribué par le DAC. C'est autour de cette problématique que le programme BEEFALIM 2020 a été construit.

2.1 Le programme BEEFALIM 2020

Le programme BEEFALIM 2020 rassemble depuis 2015 l'INRAE, l'IDELE, les Chambres d'Agriculture de Bretagne, de Vendée et de Saône-et-Loire, Alice et les entreprises de sélection de la race Charolaise (Charolais Diffusion et Charolais Univers). Il a pour vocation d'étudier les déterminants physiologiques et génétiques de l'efficience alimentaire des bovins allaitants pour proposer une stratégie et des outils de sélection de ce caractère.

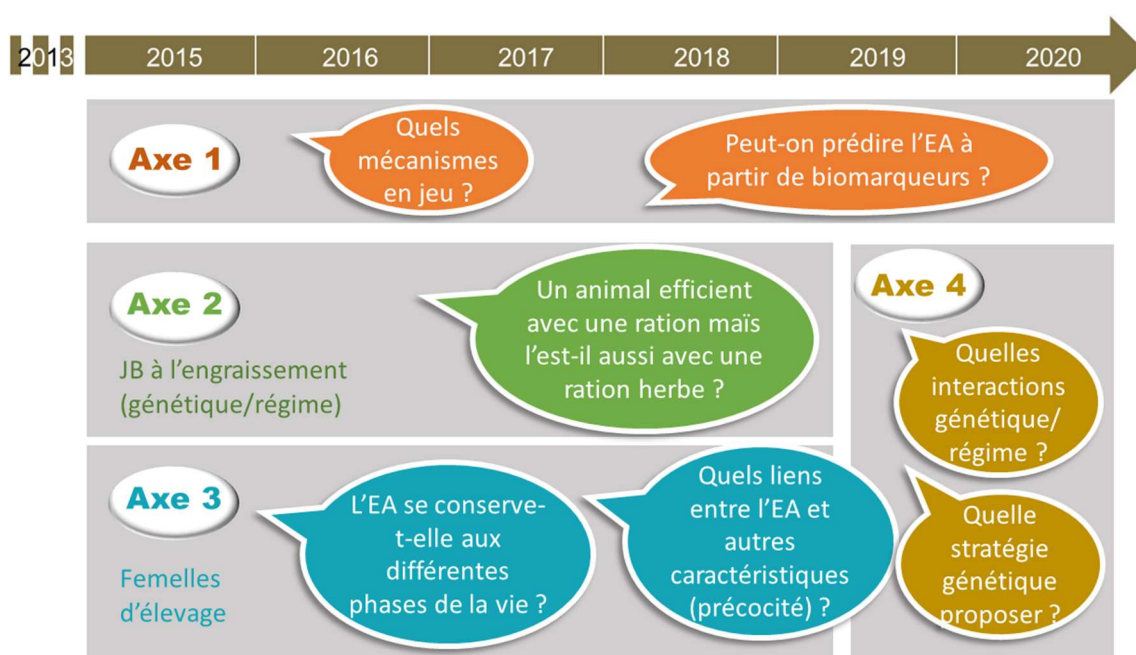


Figure 14. Les différents axes du programme BEEFALIM 2020

Le programme BEEFALIM 2020 est divisé en 4 axes de recherches (Figure 14) :

- L'axe 1 se concentre sur la recherche de biomarqueurs phénotypiques de l'efficacité alimentaire et la compréhension du déterminisme nutritionnel impliqué dans ce caractère.
- L'axe 2 est focalisé sur le phénotypage de l'efficacité alimentaire de jeunes bovins en engraissement avec des rations contrastées riche en amidon ou en cellulose.
- L'axe 3 vise à caractériser l'efficacité alimentaire des femelles d'élevage en phase de croissance et ses liens avec la précocité de développement ainsi qu'une restriction alimentaire lors de la vie productive.
- L'axe 4 a pour objectif d'étudier le déterminisme et la corrélation génétique entre l'efficacité alimentaire des jeunes bovins en engraissement et celle des génisses en phase d'élevage. Il vise également à étudier les possibles stratégies de sélection génomique de l'efficacité alimentaire en race Charolaise.

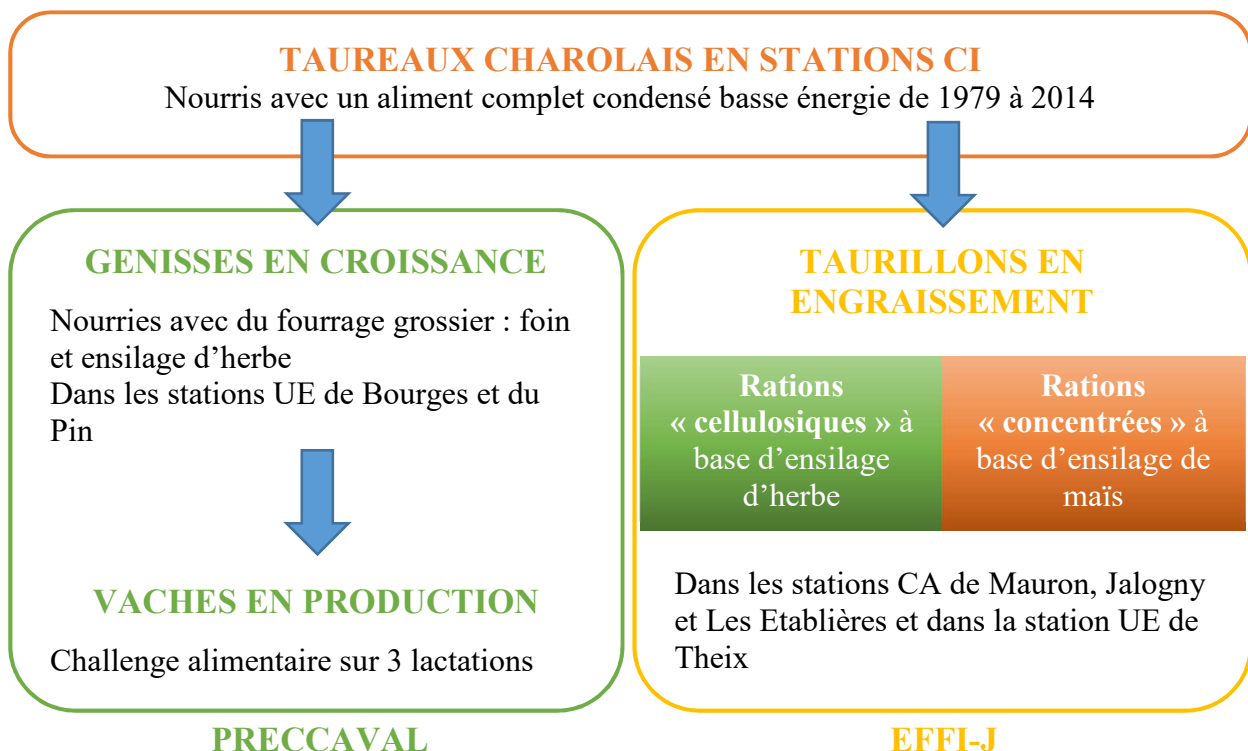


Figure 15. Schéma du méta-programme BEEFALIM 2020

Le phénotypage des animaux du programme se concentre sur les deux modes d'élevage des bovins allaitants, à savoir la phase d'élevage pour les génisses en croissance et les vaches en production (projet PRECCAVAL) et la phase d'engraissement des taurillons (projet EFFI-J) (Figure 15). Les parties suivantes visent à étudier le déterminisme génétique de l'efficacité alimentaire sur la voie mâle (partie 2.2) et sur la voie femelle (partie 2.3). Au niveau des femelles, seule la phase de croissance sera étudiée, pendant laquelle des mesures d'ingestion ont été réalisées.

2.2 Etude de l'engraissement des taurillons à l'ensilage d'herbe ou de maïs : le projet EFFI-J

Dans cette partie, la voie mâle du programme BEEFALIM 2020 permettra d'étudier le déterminisme phénotypique et génétique de l'efficacité alimentaire chez des animaux en engraissement avec un aliment contrasté à base d'ensilage d'herbe (ration cellulosique) ou d'ensilage de maïs (ration amidonnée). Le premier objectif de ce projet est de savoir si l'utilisation de l'ensilage d'herbe est une alternative à l'ensilage de maïs, afin de réduire la part d'aliment consommable par l'Homme dans la ration des bovins. Pour cela, l'analyse phénotypique de l'efficacité alimentaire et l'impact du type de régime distribué seront étudiés pour observer s'il existe des différences au niveau des performances des animaux. Le deuxième objectif est d'étudier le déterminisme génétique de l'efficacité alimentaire en estimant les paramètres génétiques de l'efficacité alimentaire dans la population des taurillons engraisés.

2.2.1 Matériel et méthodes

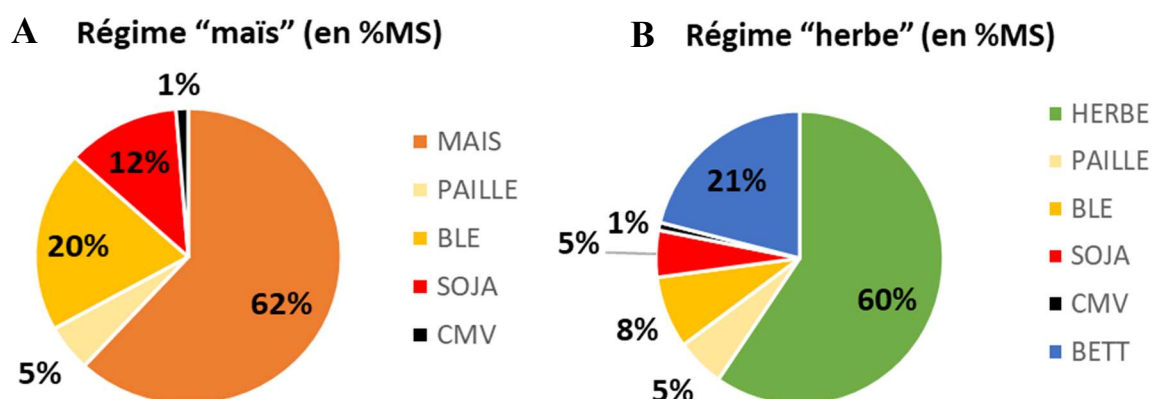
2.2.1.1 Le dispositif animal

Entre 2015 et 2019, 588 veaux sevrés ont été achetés dans des fermes commerciales et engraisés dans 12 séries réparties dans quatre stations (ateliers d'engraissement de la Chambre d'Agriculture de Maun, Jalogny et Les Etablières et la station expérimentale INRAE de Theix) (Tableau 7). Ces animaux ont été préférentiellement choisis suivant leur ascendance paternelle, pour maximiser la connexion entre les séries grâce à des taureaux « connecteurs ». Pour cela, 24 taureaux sur les 70 pères utilisés ont été préférentiellement choisis parmi les taureaux évalués en CI par les deux ES partenaires, Charolais Diffusion et Charolais Univers.

Tableau 7. Effectif des animaux contrôlés et engraisés dans chaque station en fonction des campagnes

	2015-2016	2016-2017	2017-2018	2018-2019
MAURON (56)	48	46	51	45
JALOGNY (71)		51	49	51
ETABLIÈRES (85)		56	63	55
THEIX (63)	24			49

L'allotement des animaux a été réalisé suivant l'âge et le poids des animaux à l'entrée en station et ont été répartis par case. La répartition des animaux d'une série sur les deux régimes a été faite aléatoirement en tenant compte de leur poids à l'entrée et de leur origine paternelle afin d'équilibrer au mieux ces deux effets sur les performances enregistrées. Après une période d'adaptation d'un mois environ, les taurillons ont commencé leur engraissement à 303 (± 26) jours d'âge en moyenne et ont reçu une alimentation ad libitum à base d'ensilage d'herbe ou de maïs, produit sur les exploitations. Les animaux nourris à l'ensilage de maïs ont reçu une ration contenant 0,91 UFV/kg MS, 107 PDIE/UFV et 100 PDIN/UFV (Figure 16 A). La ration à base d'ensilage d'herbe contenait 0,87 UFV/kg MS, 103 PDIE/UFV et 108 PDIN/UFV (Figure 16 B).

**Figure 16. Description des rations à base d'ensilage de maïs (A) et d'ensilage d'herbe (B)**

La consommation journalière individuelle a été enregistrée avec des auges peseuses automatiques. Les animaux ont été pesés deux jours de suite au début et à la fin de la phase de contrôle, et ont également été pesés tous les 14 jours. Les taurillons ont fini leur engraissement

quand ils atteignaient un poids final d'environ 750 kg pour qu'ils puissent être vendus à 450 kg de carcasse.

2.2.1.2 Description des données

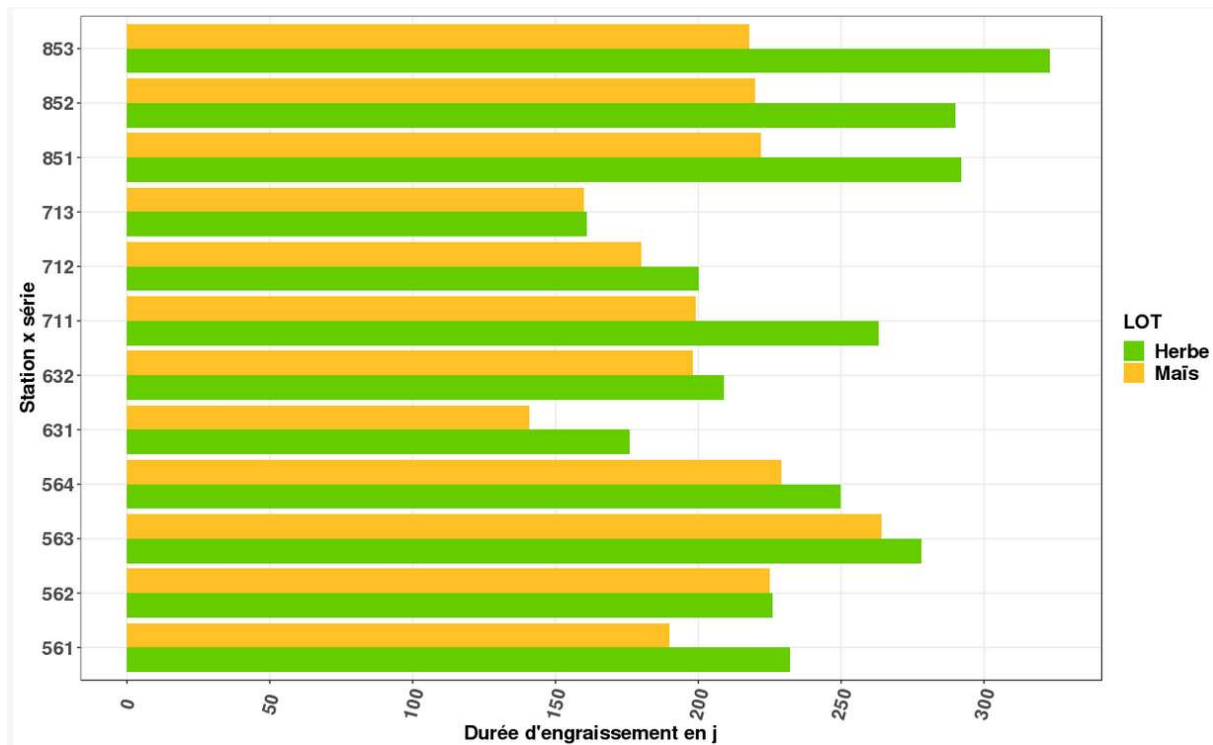


Figure 17. Durée des périodes d'engraissement en fonction des séries et du régime

Pour atteindre un poids final de 750 kg, les taurillons nourris à l'ensilage de maïs ont été plus rapides (216 ± 32 jours de contrôle) par rapport à ceux nourris à l'ensilage d'herbe (240 ± 45 jours de contrôle) (Figure 17). Pour éviter d'avoir des besoins d'entretien qui dépendent de la vitesse de croissance du fait de durées d'engraissement différentes au sein d'une même série, nous avons pris la décision d'analyser l'efficacité alimentaire sur une même durée pour tous les animaux d'une même série. Pour cela les durées ont été tronquées en utilisant la date de fin des premiers animaux sortis. Ainsi, seule subsistait une variabilité inter-série de la durée de contrôle, dépendante de l'environnement de la série et non du choix lié au régime utilisé et de la fin de l'engraissement (Figure 18).

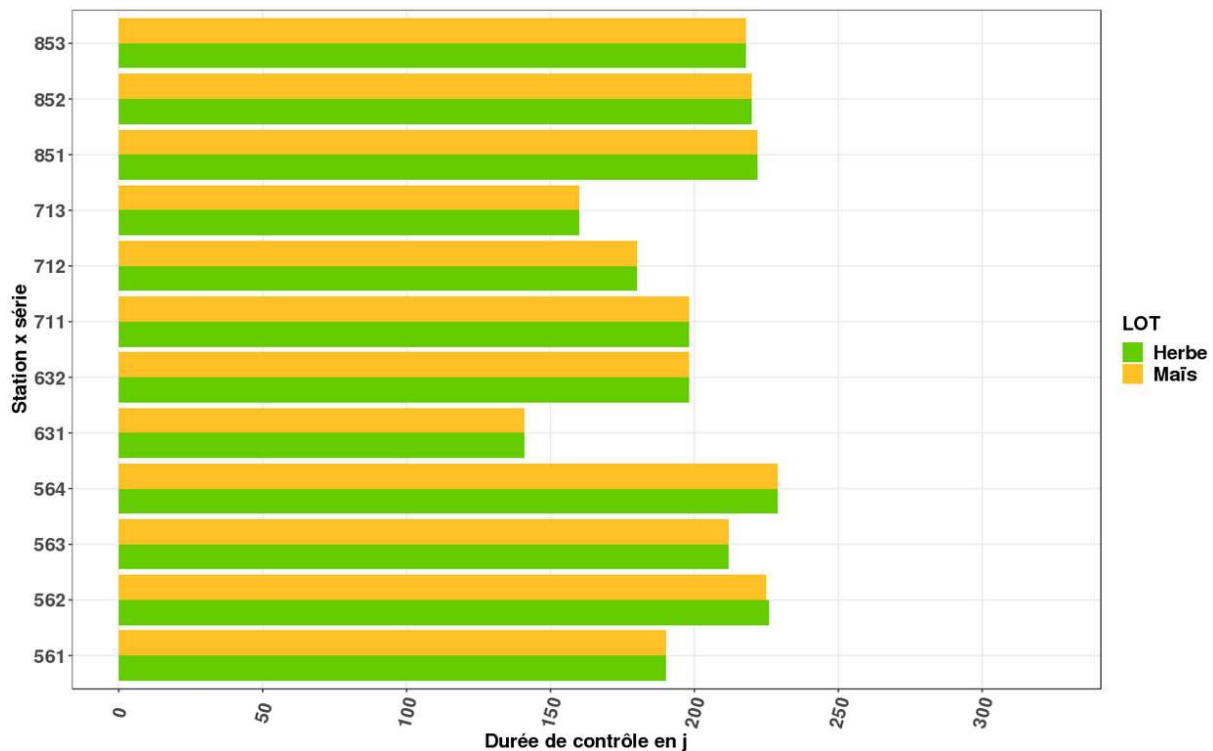


Figure 18. Durée des périodes de contrôle en fonction des séries et du régime

Le poids initial et final ainsi que la croissance sur la période de contrôle ont été calculés pour chaque taurillon à partir d’une régression des poids sur le temps. Le poids moyen métabolique (PMM) a été calculé en faisant la moyenne des poids initiaux et finaux, élevée à la puissance 0,75. Les consommations journalières individuelles brutes ont été converties en matière sèche (MS) et divisées par le nombre de jours pour obtenir une CMJ sur toute la période. Pour étudier l’efficacité alimentaire, les critères CMJR, GMQR et EA ont été utilisés. La CMJR a été calculée en utilisant Proc GLM dans le logiciel SAS/STAT, version 9,4 sur Linux (Copyright 2002 to 2012 by SAS Institute Inc., Cary, NC). Le modèle était le suivant :

$$CMJ = GC + \beta_1(PMM) + \beta_2(GMQ) + CMJR$$

avec GC l’effet fixe du groupe de contemporain (combinaison de la station, du régime et de la case), β_1 la régression partielle de la CMJ sur le PMM et β_2 la régression partielle de la CMJ sur le GMQ. Le modèle du GMQR, qui est la régression du GMQ sur le PMM et la CMJ, utilise le même effet groupe de contemporain que précédemment. Le ratio EA est le GMQ divisé par la CMJ.

2.2.1.3 Analyses statistiques

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée avec le package FactoMineR, implanté dans le logiciel R (version 3.5.0), en utilisant la CMJ, le GMQ et le poids final en variables descriptives. L'estimation de l'effet du régime sur les performances a été faite à l'aide du Proc GLM dans SAS, en réalisant un modèle ANOVA de type 3 incluant l'effet du régime et le groupe de contemporains. Les corrélations phénotypiques ont été calculées en corrigeant au préalable les phénotypes de l'effet groupe de contemporains, de la covariable de l'âge en début de contrôle et de l'effet aléatoire de l'élevage de naissance combiné à la campagne.

Les paramètres génétiques ont été estimés à l'aide du logiciel WOMBAT (Meyer, 2007) en utilisant la méthode du REML. Le modèle utilisé pour les taurillons contenait le groupe de contemporains en effet fixe, la covariable de l'âge en début de contrôle et les effets aléatoires de l'élevage de naissance combiné à la campagne, l'effet génétique direct et la résiduelle. Un pedigree sur cinq générations a été utilisé contenant 29 052 animaux.

2.2.2 Résultats et discussion

2.2.2.1 Statistiques descriptives

Tableau 8. Moyenne, écarts-types, minimum et maximum des performances en engraissement et de l'efficacité alimentaire des taurillons

	Moyenne	Ecart-type	Minimum	Maximum
Age au début, j	303	26	242	401
Poids initial, kg	393	58	217	557
CMJ, kgMS/j	9,65	1,13	6,42	12,59
GMQ, kg/j	1,51	0,29	0,72	2,25
Age de fin, j	506	27	430	573
PF, kg	699	74	485	955
CMJR, kgMS/j	0,00	0,45	-1,53	1,34
GMQR, kg/j	0,00	0,13	-0,50	0,39
EA, kg/kg	0,16	0,03	0,08	0,24

CMJ = consommation moyenne journalière ; GMQ = gain moyen quotidien ; PF = poids final ; CMJR = consommation moyenne journalière résiduelle ; GMQR = gain moyen quotidien résiduel ; EA = ratio efficacité alimentaire.

Les taurillons du dispositif EFFI-J ont commencé leur engraissement à l'âge de 10 mois en moyenne, pour un poids initial d'environ 393 kg (Tableau 8). Pendant la période de contrôle,

les animaux ont consommé 9,65 kgMS/j en moyenne et ont eu une croissance élevée de 1,51 kg/j en moyenne. Les taurillons ont converti en moyenne un kg d'aliment en 0,16 kg de croissance. La période de contrôle s'est terminée à l'âge moyen de 17 mois avec un poids final de 699 kg. Après ajustement de l'effet du groupe de contemporains, le R^2 de la régression multiple de la CMJ sur le PMM et le GMQ était de 0,68. Pour le GMQR, le R^2 du modèle était de 0,44.

2.2.2.2 Etude de l'effet régime

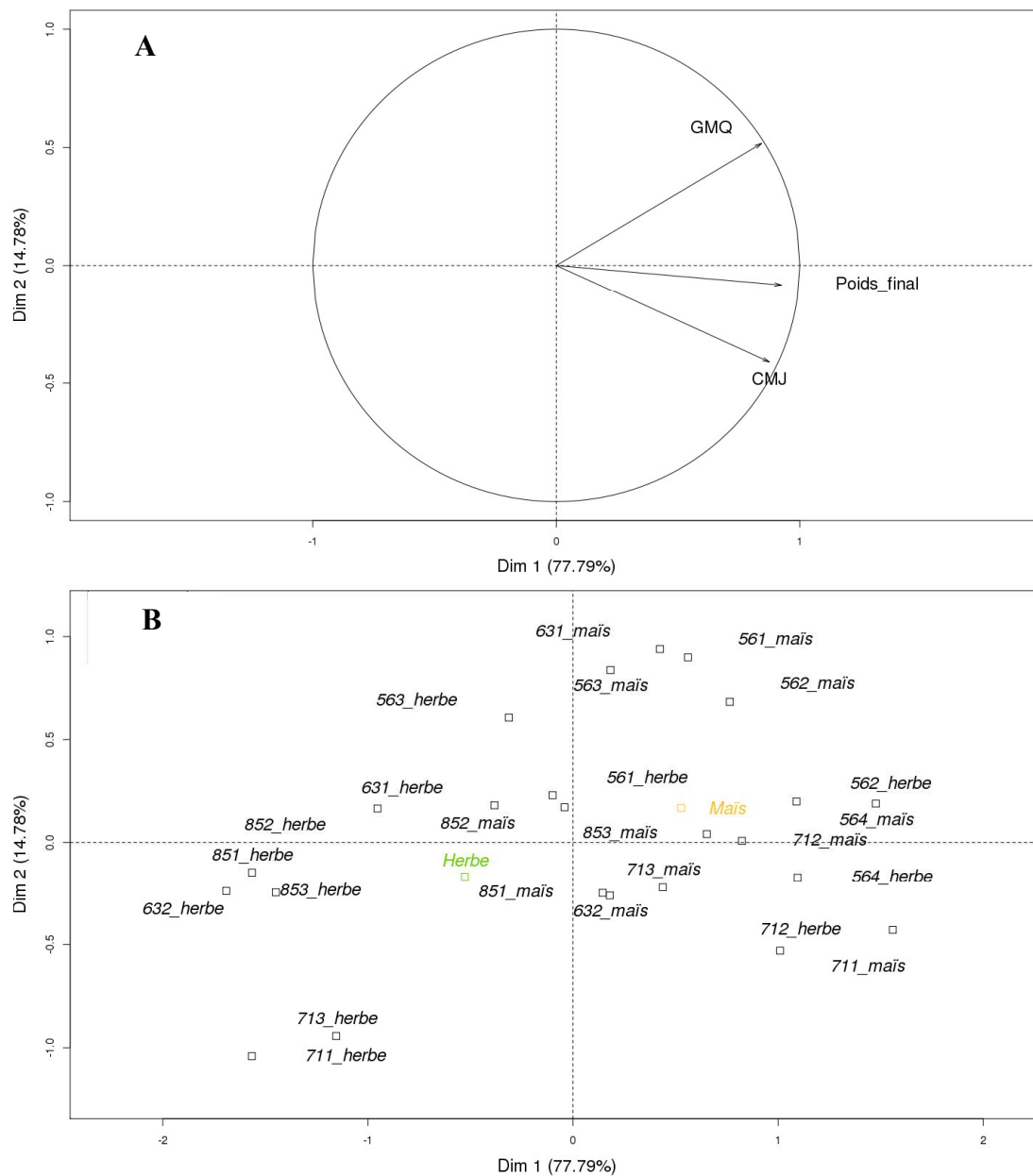


Figure 19. ACP des performances zootechniques des taurillons EFFI-J

CMJ = consommation moyenne journalière ; GMQ = gain moyen quotidien.

Une répartition équitable des animaux selon le régime a été réalisée, à savoir 294 taurillons nourris avec de l'ensilage de maïs et 294 avec de l'ensilage d'herbe. L'ACP réalisée avec la CMJ, le GMQ et le poids final des taurillons montrait que la dimension 1 (77,79%) discriminait les animaux essentiellement sur leur poids final qui est associé positivement avec leur ingestion et leur vitesse de croissance (Figure 19 A). La dimension 2 (14,78%) opposait, pour un même poids final, les animaux sur la croissance et l'ingestion, c'est-à-dire sur leur aptitude à transformer l'aliment ingéré en gain de poids.

De manière générale, le premier axe de l'ACP montrait que les séries avec des animaux nourris à l'ensilage de maïs avaient en général de meilleures performances de croissance (PF et GMQ) que ceux nourris avec de l'ensilage d'herbe avec une tendance à une meilleure efficacité alimentaire (Figure 19 B). De plus, l'ACP indiquait une forte variabilité entre les séries lorsque les animaux étaient alimentés à l'ensilage d'herbe, bien plus forte qu'avec l'ensilage de maïs surtout sur la dimension 1. Ce phénomène est principalement dû à la difficulté à maîtriser la qualité de l'ensilage d'herbe récolté : par exemple les séries 632, 711 et 713 ont reçu un ensilage contenant moins de 25% de matière sèche, entraînant une diminution de la quantité d'énergie consommée ($< 0,8$ UFV / kg MS) et donc de la croissance.

Tableau 9. Moyenne des performances en fonction du régime

	Maïs	Herbe	P-value test F
Age au début, j	302	304	NS
Poids initial, kg	396	390	NS
CMJ, kgMS/j	9,84	9,46	0,0026
GMQ, kg/j	1,62	1,39	$<0,0001$
Age de fin, j	505	507	NS
PF, kg	724	673	$<0,0001$
EA, kg/kg	0,17	0,15	$<0,0001$

CMJ = consommation moyenne journalière ; GMQ = gain moyen quotidien ; PF = poids final ; EA = ratio efficacité alimentaire.

P-value : NS = non significatif

L'ANOVA montrait que les animaux nourris à l'ensilage de maïs ont significativement consommé plus d'aliment (9,84 kg MS contre 9,46 kg MS) sur la période, ont réalisé une meilleure croissance (1,62 kg / j contre 1,39 kg / j) pour finir avec un poids final plus élevé (724

kg contre 673 kg) à âge de fin identique (Tableau 9). L'ensilage de maïs a également favorisé l'efficacité alimentaire car les taurillons ont réalisé +20 g de croissance / jour pour 1 kg de MS ingéré. Malgré une ingestion supérieure, l'ensilage de maïs a augmenté la croissance des animaux, permettant une meilleure efficacité alimentaire. De manière générale, l'ensilage de maïs a augmenté significativement la performance des animaux. Cependant, on constate que pour certaines séries (562, 563, 564 et 712) les performances des animaux nourris à l'ensilage d'herbe étaient proches de leurs contemporains nourris à l'ensilage de maïs. Il est donc possible en maîtrisant le processus d'élaboration de l'ensilage d'herbe d'obtenir d'aussi bonnes performances qu'avec l'ensilage de maïs.

2.2.2.3 Les paramètres phénotypiques et génétiques

La CMJ et le GMQ avaient des héritabilités modérées ($0,33 \pm 0,14$ et $0,35 \pm 0,14$ respectivement) similaires à celles estimées précédemment dans la partie 1.2 et supérieures à celle du PF ($0,20 \pm 0,12$) (Tableau 10). Les corrélations génétiques et phénotypiques étaient très élevées entre ces trois caractères. Pour les trois critères d'efficacité, les héritabilités étaient globalement plus faibles que celles estimées chez les taurillons du projet Vachotron II dans la partie 1.2, mais restaient modérées (de 0,18 à 0,22). Comparés aux taureaux de CI et aux taurillons du dispositif EFFI-J, les animaux du projet Vachotron II provenaient de taureaux de CI sélectionnés sur l'efficacité alimentaire et sont nés dans leur station d'engraissement. Cela a eu pour effet d'augmenter la variabilité génétique et de diminuer les effets environnementaux : les héritabilités estimées étaient donc supérieures à celles des deux autres populations Charolaises. Les critères GMQR et EA avaient des relations génétiques très élevées entre eux. Phénotypiquement, la CMJR était corrélée négativement avec le GMQR et l'EA mais génétiquement les corrélations étaient nulles. La CMJR était corrélée positivement avec la CMJ, phénotypiquement et génétiquement. Alors qu'il n'existait pas de corrélation phénotypique entre la CMJR et GMQ ou PF, les corrélations génétiques étaient légèrement positives. Cela indique qu'une amélioration génétique de l'efficacité alimentaire par sélection pour une faible CMJR entraînerait une diminution de la croissance et du format des animaux. Hoque et al. (2006) et Nkrumah et al. (2007a) ont également observé des relations positives entre la CMJR et le GMQ. La tendance était similaire pour le GMQR et l'EA : outre le fait qu'il n'y avait pas de relation phénotypique avec la CMJ, des relations génétiques faibles existaient avec l'ingestion des animaux.

Tableau 10. Héritabilité (en diagonale) et corrélations génétiques (au-dessus, $\pm$ SE) et phénotypiques (en-dessous) entre les caractères de production et les critères d'efficacité alimentaire chez les taurillons

	CMJ	GMQ	PF	CMJR	GMQR	EA
CMJ	0,33 $\pm$ 0,14	0,82 $\pm$ 0,12	0,89 $\pm$ 0,08	0,79 $\pm$ 0,16	0,31 $\pm$ 0,32	0,23 $\pm$ 0,36
GMQ	0,67***	0,35 $\pm$ 0,14	0,81 $\pm$ 0,13	0,47 $\pm$ 0,29	0,80 $\pm$ 0,13	0,76 $\pm$ 0,17
PF	0,82***	0,77***	0,20 $\pm$ 0,12	0,43 $\pm$ 0,36	0,35 $\pm$ 0,35	0,26 $\pm$ 0,40
CMJR	0,58***	0,01 NS	0,01 NS	0,22 $\pm$ 0,11	-0,04 $\pm$ 0,35	-0,08 $\pm$ 0,37
GMQR	0,01 NS	0,75***	0,29***	-0,48***	0,22 $\pm$ 0,11	1,00 $\pm$ 0,01
EA	-0,09*	0,67***	0,21***	-0,54***	0,98***	0,18 $\pm$ 0,10

CMJ = consommation moyenne journalière ; GMQ = gain moyen quotidien ; PF = poids final ; CMJR = consommation moyenne journalière résiduelle ; GMQR = gain moyen quotidien résiduel ; EA = ratio efficacité alimentaire.

P-value : NS = non significatif ; * <0,05 ; *** <0,0001.

2.2.3 Conclusion

L'environnement influence la performance des animaux et en particulier l'alimentation car, comme observé pour l'ensilage d'herbe, un aliment de moindre qualité dégrade les performances zootechniques. De manière générale, l'ensilage de maïs améliore significativement les performances des animaux et le ratio d'efficacité alimentaire. Toutefois un ensilage d'herbe de bonne qualité peut également amener les animaux à avoir des performances élevées et donc remplacer l'ensilage de maïs afin de réduire l'usage des céréales pour l'engraissement des bovins. L'analyse du déterminisme génétique de l'efficacité alimentaire a montré que les trois critères étaient modérément héritables. Cependant, compte tenu de la corrélation génétique positive entre CMJR et GMQ, 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.

2.3 Etude de l'efficacité alimentaire des génisses en croissance : le projet PRECCAVAL

Cette partie du programme BEEFALIM 2020 se concentre sur la voie femelle pour étudier l'efficacité alimentaire des génisses en phase d'élevage et ses liens avec la précocité et la capacité d'adaptation à une restriction alimentaire. L'objectif du projet PRECCAVAL est d'observer si l'efficacité alimentaire, la précocité et la capacité d'adaptation sont corrélées entre eux. Ces trois caractères peuvent être influencés par les besoins d'entretien. L'hypothèse émise est que moins de besoins d'entretien permettrait d'avoir plus d'énergie disponible pour la croissance, pour la mise en place de la puberté et pour stocker des dépôts adipeux mobilisables lorsque qu'il y a une restriction alimentaire. Mais comme cette thèse se focalise sur l'étude de l'outil CI pour sélectionner sur l'efficacité alimentaire, les parties « précocité » et « capacité d'adaptation aux restrictions » ne seront pas abordées. Cette partie a donc pour objectif d'analyser le déterminisme phénotypique et génétique de l'efficacité alimentaire chez les génisses.

2.3.1 Matériel et méthodes

2.3.1.1 Le dispositif animal

Un total de 569 génisses a été utilisé dans cette expérimentation entre 2012 et 2015 (Tableau 11), réparti dans deux stations expérimentales de l'INRAE : 297 à la station de Bourges (dans la région Centre) et 272 à la station du Pin-au-Haras (dans la région Normandie). Chaque campagne comporte deux lots de génisses nées à 4 mois d'intervalle. Dans chaque station, des femelles ont été inséminées avec 53 mâles Charolais et les génisses procréées ont été sevrées à 7,5 mois et alimentées avec des rations à base de fourrages grossiers et d'herbe pâturée jusqu'à leur entrée sur place à l'âge moyen de 21 mois sans être mises à la reproduction.

Tableau 11. Effectif des génisses contrôlées dans chaque station expérimentale en fonction des campagnes

	2012	2013	2014	2015
Bourges	68	78	87	64
Pin-au-Haras	48	77	74	73

Après une période d'adaptation de 4 semaines, les génisses ont commencé la phase de contrôle de l'ingestion vers l'âge de 22 mois, pour une durée de 12 semaines, avec mesure individuelle et manuelle de l'ingestion. Chaque jour, la quantité d'aliment distribuée était pesée et les refus dans chaque auge étaient mesurés trois fois par semaine (lundi, mercredi et vendredi). La teneur en matière sèche (MS) des apports et des refus était mesurée trois fois par semaine. Les génisses ont été nourries ad libitum avec un ensilage d'herbe à la station de Bourges et avec du foin à la station du Pin-au-Haras. En complément du foin, les génisses du Pin ont également reçu 1 kg de concentré composé de tourteau de soja, maïs, son de blé et mélasse. Les génisses ont eu deux pesées consécutives au début et à la fin du contrôle ainsi que tous les 14 jours durant la phase de contrôle de l'ingestion.

2.3.1.2 Description des données

Le poids moyen (PM) et le GMQ ont été calculés pour chaque génisse par régression des poids sur le temps, en utilisant le Proc REG dans le logiciel SAS/STAT, version 9,4 sur Linux (Copyright 2002 to 2012 by SAS Institute Inc., Cary, NC). Le PM est le poids prédit pour le temps en milieu de contrôle et le GMQ est la pente de la régression. Le poids moyen métabolique (PMM) représente le PM élevé à la puissance 0,75. L'ingestion a été calculée trois fois par semaine en soustrayant la quantité de MS de l'aliment offerte aux animaux par rapport à celle des refus. Ces valeurs ont ensuite été moyennées sur toute la phase de contrôle pour calculer la CMJ pour chaque génisse.

Les trois critères d'efficience alimentaire (CMJR, GMQR et EA) ont également été utilisés dans cette étude. La CMJR a été calculée en utilisant le Proc GLM dans le logiciel SAS. Le modèle était le suivant :

$$CMJ = GC + \beta_1(PMM) + \beta_2(GMQ) + CMJR$$

avec GC l'effet fixe du groupe de contemporain (combinaison de la station, de la campagne et du lot), β_1 la régression partiel de la CMJ sur le PMM et β_2 la régression partiel de la CMJ sur le GMQ. Le modèle du GMQR, qui est la régression du GMQ sur le PMM et la CMJ, utilise le même effet groupe de contemporain que précédemment. Le ratio EA est le GMQ divisé par la CMJ.

2.3.1.3 Analyses statistiques

Les corrélations phénotypiques ont été calculées en corrigeant au préalable les phénotypes de l'effet groupe de contemporain. Les paramètres génétiques ont été estimés à l'aide du logiciel WOMBAT (Meyer, 2007) en utilisant la méthode du REML. Le modèle utilisé pour les génisses contenait le groupe de contemporain et l'âge de la mère au vêlage (3 ans, 4 à 6 ans et 7 ans et plus) en effet fixe, la covariable de l'âge en début de contrôle et l'effet génétique direct et la résiduelle. Un pedigree sur cinq générations a été utilisé contenant 29 052 animaux.

2.3.2 Résultats et discussion

2.3.2.1 Statistiques descriptives

Tableau 12. Moyennes et écarts-types des performances zootechniques et de l'efficacité alimentaire des génisses dans chaque station de contrôle

	Bourges (n=297)		Le Pin (n=272)	
	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type
Age au début, j	678	17	673	20
Poids initial, kg	498	51	492	46
CMJ, kgMS/j	8,75	1,52	8,23	0,80
GMQ, kg/j	0,918	0,237	0,422	0,161
PM, kg	532	54	509	46
CMJR, kgMS/j	0,00	1,03	0,00	0,53
GMQR, kg/j	0,00	0,14	0,00	0,14
EA, kg/kg	0,11	0,03	0,05	0,02

CMJ = consommation moyenne journalière ; GMQ = gain moyen quotidien ; PF = poids final ; CMJR = consommation moyenne journalière résiduelle ; GMQR = gain moyen quotidien résiduel ; EA = ratio efficacité alimentaire.

Les génisses du dispositif PRECCAVAL ont commencé la phase de contrôle à l'âge de 676 jours en moyenne, pour un poids initial d'environ 495 kg (Tableau 12). Les animaux ont consommé en moyenne 8,50 kg MS / j sur toute la période, avec une croissance relativement faible de 0,68 kg / j et un poids moyen de 521 kg. Les génisses ont converti en moyenne un kg d'aliment en 0,08 kg de croissance. La croissance faible, et donc la faible efficacité de conversion des aliments, peut s'expliquer par i) l'aliment grossier faiblement énergétique qui ne permet pas la pleine expression du potentiel de croissance ; ii) par l'âge tardif des génisses

au début du contrôle lorsque l'essentiel de la croissance a été réalisée, car à 24 mois le poids des génisses représente plus des 2/3 du poids adulte (Vinet et al., 2005). Cette faible vitesse de croissance entraînait donc des R^2 des régressions multiples faibles car celui de la CMJ était de 0,28 et celui du GMQ était de 0,14.

2.3.2.2 Les paramètres phénotypiques et génétiques

Seul le PM avait une héritabilité suffisamment marquée ($0,30 \pm 0,11$) pour entrevoir une possible sélection sur performance individuelle (Tableau 13). La CMJ et la CMJR étaient faiblement héritables : $0,12 (\pm 0,09)$ et $0,13 (\pm 0,10)$ respectivement. Les autres critères qui intégraient la vitesse de croissance (GMQ, GMQR et EA) présentaient des estimations d'héritabilité nulles. De ce fait il n'a pas été possible d'estimer de corrélations génétiques significatives entre ces différents caractères, mis à part deux corrélations positives entre CMJ et PM ($0,45 \pm 0,31$) ou CMJR ($0,62 \pm 0,27$). La faible vitesse de croissance des génisses n'a pas permis d'estimer la part de variance génétique sur ce caractère probablement dû au régime faiblement énergétique et à l'âge tardif des génisses lors du contrôle.

Tableau 13. Héritabilité (en diagonale) et corrélations génétiques (au-dessus, $\pm$ SE) et phénotypiques (en-dessous) entre les caractères de production et les critères d'efficience alimentaire chez les génisses

	CMJ	GMQ	PM	CMJR	GMQR	EA
CMJ	$0,12 \pm 0,09$	NE	$0,45 \pm 0,31$	$0,62 \pm 0,27$	NE	NE
GMQ	0,33***	$0,01 \pm 0,08$	NE	NE	NE	NE
PM	0,50***	0,33***	$0,30 \pm 0,11$	$-0,39 \pm 0,33$	NE	NE
CMJR	0,84***	0,00 NS	0,00 NS	$0,13 \pm 0,10$	NE	NE
GMQR	0,00 NS	0,91***	0,00 NS	-0,18***	$0,00 \pm 0,08$	NE
EA	-0,27***	0,79***	0,04 NS	-0,50***	0,89***	$0,00 \pm 0,08$

CMJ = consommation moyenne journalière ; GMQ = gain moyen quotidien ; PM = poids moyen ; CMJR = consommation moyenne journalière résiduelle ; GMQR = gain moyen quotidien résiduel ; EA = ratio efficience alimentaire.

P-value : NS = non significatif ; *** $<0,0001$; NE = non estimé

Les génisses du dispositif PRECCAVAL étant proches du poids adulte, elles peuvent être comparées aux résultats trouvés sur des vaches adultes. D'après la revue de Berry and Crowley (2013), les coefficients d'héritabilité moyens et extrêmes sont de 0,12 [0,02-0,16] pour CMJ, 0,15 [0,03-0,23] pour CMJR, 0,14 [0,05-0,26] pour EA alors qu'ils sont de 0,41 [0,20-0,71]

pour le poids corporel. De la même façon pour les femelles de réforme du projet Vachotron II nourries avec du fourrage au début et de l'ensilage de maïs ensuite, Martin et al. (2019) ont estimé une héritabilité de 0,68 pour le poids vif et des héritabilités entre 0,15 et 0,20 pour la CMJ, et entre 0,12 et 0,13 pour la CMJR. De ces différentes études il apparaît que l'héritabilité de l'efficacité alimentaire des femelles adultes est très faible. Ainsi, les résultats issus de la littérature confirment que l'âge tardif des génisses de PRECCAVAL, couplé à l'alimentation faiblement énergétique, est à l'origine des estimations d'héritabilité faibles pour la CMJ et la CMJR et nulles pour le GMQ.

Lancaster et al. (2009), avec 468 génisses Brangus ayant commencées leur contrôle à 231 jours d'âge pendant 70 jours et nourries à base de luzerne et de maïs, ont estimé une héritabilité de 0,48 ($\pm 0,14$) pour la CMJ, 0,21 ($\pm 0,12$) pour le GMQ, 0,35 ($\pm 0,15$) pour le poids final, 0,47 ($\pm 0,13$) pour la CMJR et 0,29 ($\pm 0,12$) pour l'EA. Malgré des précisions également faibles, les héritabilités estimées étaient supérieures par rapport aux génisses du dispositif PRECCAVAL. Cette étude conforte le fait que le contrôle de l'ingestion pendant la période de forte croissance des animaux et avec un aliment énergétique permet une meilleure estimation de l'efficacité alimentaire, et par conséquent des héritabilités plus élevées.

2.3.3 Conclusion

Outre l'étude de l'efficacité alimentaire des génisses, l'objectif du projet PRECCAVAL est d'étudier la précocité sexuelle et le lien avec les autres caractères. Au niveau du protocole, le choix a été fait de contrôler l'ingestion des génisses à une période où elles n'engagent plus d'énergie pour l'activité sexuelle et peu pour la croissance, afin de maximiser l'impact des différences de besoins d'entretien entre les femelles sur l'efficacité. En parallèle, les animaux ont été nourris avec un fourrage faiblement énergétique, reflétant les conditions d'une phase d'élevage. Ces choix se répercutent sur les résultats car les paramètres génétiques des caractères en lien avec le GMQ n'ont pas pu être estimés.

3 Etude avec l'ensemble des descendants des taureaux de contrôle individuel

L'objectif de cette partie est d'estimer de manière globale les relations génétiques de l'efficience alimentaire entre toutes les populations Charolaises utilisées jusqu'à présent. De par l'observation d'éventuelles interactions génotype x milieu, cette étude devrait donner des indications sur les stratégies possibles de phénotypage et de sélection sur l'efficience alimentaire. Pour cela, les corrélations génétiques des caractères de production et d'efficience alimentaire entre l'ensemble des animaux étudiés dans la partie 2, descendants des taureaux de CI, vont être estimées. Outre les relations déjà connues entre les taureaux de CI et leurs descendants du projet Vachotron II, l'objectif de cette étude est de connaître l'ensemble des relations génétiques entre les taureaux de CI et leurs descendants des projets Vachotron II, EFFI-J et PRECCAVAL.

3.1 Matériel et méthodes

3.1.1 Le dispositif animal

L'ensemble des animaux étudiés dans ce chapitre 3 a été utilisé dans cette analyse. Le dispositif animal contient donc :

- 4 675 taureaux de CI
- 1 708 taurillons de Bourges : 1 477 du dispositif Vachotron II ainsi que 231 taurillons demi-frères de génisses du dispositif PRECCAVAL
- 588 taurillons du dispositif EFFI-J
- 569 génisses du dispositif PRECCAVAL

Grâce aux taureaux de CI, la connexion des dispositifs est possible pour estimer les relations génétiques entre ces différents groupes d'animaux (Figure 20). Au total, parmi les 326 taureaux qui ont été évalués en CI et qui sont pères d'animaux phénotypés pour l'efficience alimentaire, il y en a 227 qui sont pères de taureaux évalués également en CI, 107 pères de taurillons de Bourges, 54 pères de taurillons de EFFI-J et 43 pères de génisses du dispositif PRECCAVAL. Parmi ces 326 pères il y en même 8 qui ont des descendants dans les 4 dispositifs.

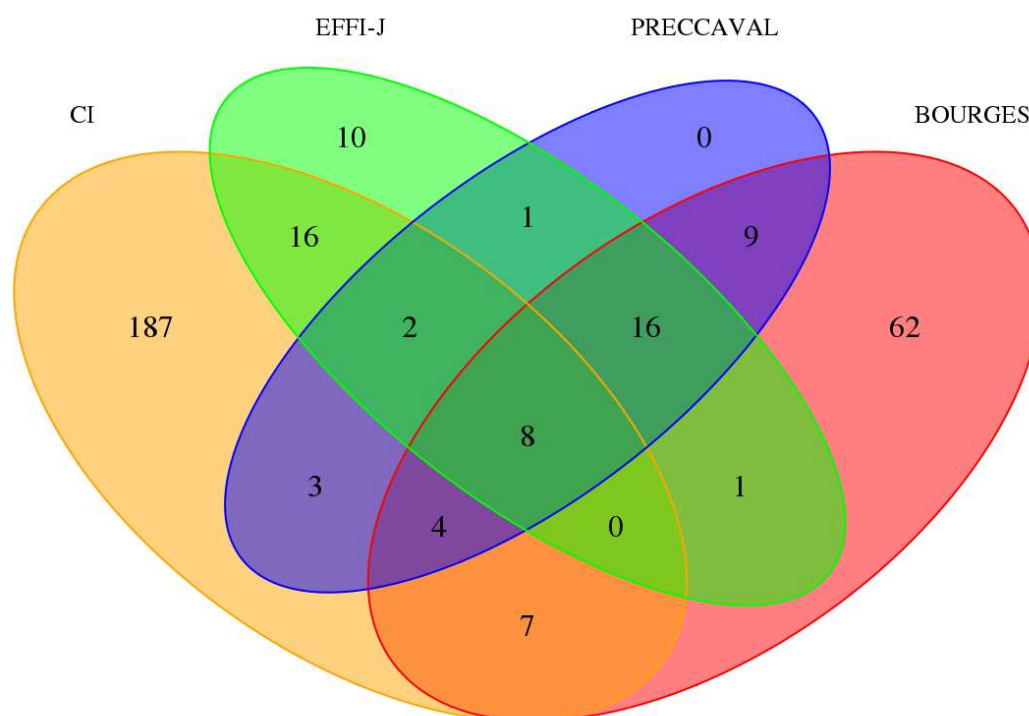


Figure 20. Nombre de taureaux de CI utilisés en fonction des dispositifs

3.1.2 Analyses statistiques

Les paramètres génétiques ont été estimés à l'aide du logiciel WOMBAT (Meyer, 2007) en utilisant la méthode du REML. Quatre modèles multicaractères ont été réalisés, un pour chaque caractère (CMJ, GMQ, poids et CMJR), en prenant les quatre populations Charolaises ensemble. Pour chaque population, les effets utilisés précédemment ont été conservés :

- Pour les taureaux de CI, le modèle incluait l'effet fixe du groupe de contemporains et l'âge au début du contrôle en covariable.
- Le modèle pour les taurillons de Bourges était constitué de l'effet fixe du groupe de contemporains, de l'âge au vêlage de la mère et de la gémellité ainsi que l'âge en fin de contrôle en covariable.
- Le modèle utilisé pour les taurillons EFFI-J contenait le groupe de contemporains en effet fixe, la covariable de l'âge en début de contrôle et l'élevage de naissance combiné à la campagne en effet aléatoire.
- Le modèle utilisé pour les génisses contenait le groupe de contemporains et l'âge de la mère au vêlage en effet fixe et la covariable de l'âge en début de contrôle.

Un pedigree sur cinq générations a été utilisé contenant 37 601 animaux. Afin de respecter le fait que la plupart des taurillons de Bourges (ceux du dispositif Vachotron II) provenaient de pères sélectionnés, tous les modèles d'estimation comprenaient la CMJR et le poids final des taureaux de CI. En conséquence, un modèle contenant six caractères a été utilisé pour estimer les relations génétiques de chaque phénotype. La CMJR et le poids final étant déjà présents, un modèle contenant cinq caractères a donc été utilisé pour ces deux phénotypes. Le GMQR et l'EA n'ont pas été utilisés dans cette étude car la variance génétique de deux critères n'a pu être correctement estimée dans le dispositif des génisses de PRECCAVAL.

3.2 Résultats et discussion

3.2.1 Comparaison des héritabilités estimées

Tableau 14. Héritabilités estimées à partir d'un modèle uni-populationnel (d'après les résultats précédents) et d'un modèle multi-populationnel

	TAURILLONS EFFI-J		GENISSES	
	Uni-population	Multi- population	Uni- population	Multi- population
CMJ	0,33 ± 0,14	0,42 ± 0,15	0,12 ± 0,09	0,15 ± 0,10
GMQ	0,35 ± 0,14	0,40 ± 0,14	0,01 ± 0,08	0,07 ± 0,09
POIDS	0,20 ± 0,12	0,26 ± 0,12	0,30 ± 0,11	0,32 ± 0,11
CMJR	0,22 ± 0,11	0,21 ± 0,10	0,13 ± 0,10	0,11 ± 0,09

CMJ = consommation moyenne journalière ; GMQ = gain moyen quotidien ; CMJR = consommation moyenne journalière résiduelle.

Le Tableau 14 présente les héritabilités estimées dans un modèle uni-populationnel et dans un modèle multi-populationnel. Chez les taurillons EFFI-J, la tendance montre des estimations des héritabilités supérieures en prenant toutes les populations en même temps, excepté pour la CMJR, mais sans gain de précision. En revanche pour les génisses de PRECCAVAL, les estimations des héritabilités sont relativement peu différentes lorsque calculées en ne prenant qu'une population à la fois ou en prenant toutes les populations en même temps.

3.2.2 Relations génétiques entre les taureaux évalués en CI et leurs descendants

Entre les taureaux de CI et les taurillons de Bourges, les corrélations génétiques étaient élevées entre les deux poids finaux ($0,96 \pm 0,13$) et les deux GMQ ($0,93 \pm 0,17$) (Figure 21). Ces

résultats étaient similaires à ceux montrés dans le chapitre 3 partie 1.2. Cependant pour la CMJ et la CMJR, les corrélations estimées étaient inférieures à celles montrées précédemment ($0,76 \pm 0,16$ et $0,58 \pm 0,20$ respectivement). L'ajout de nouveaux animaux, descendant de taureaux de CI différent de ceux du projet Vachotron II, a donc modifié les estimations.

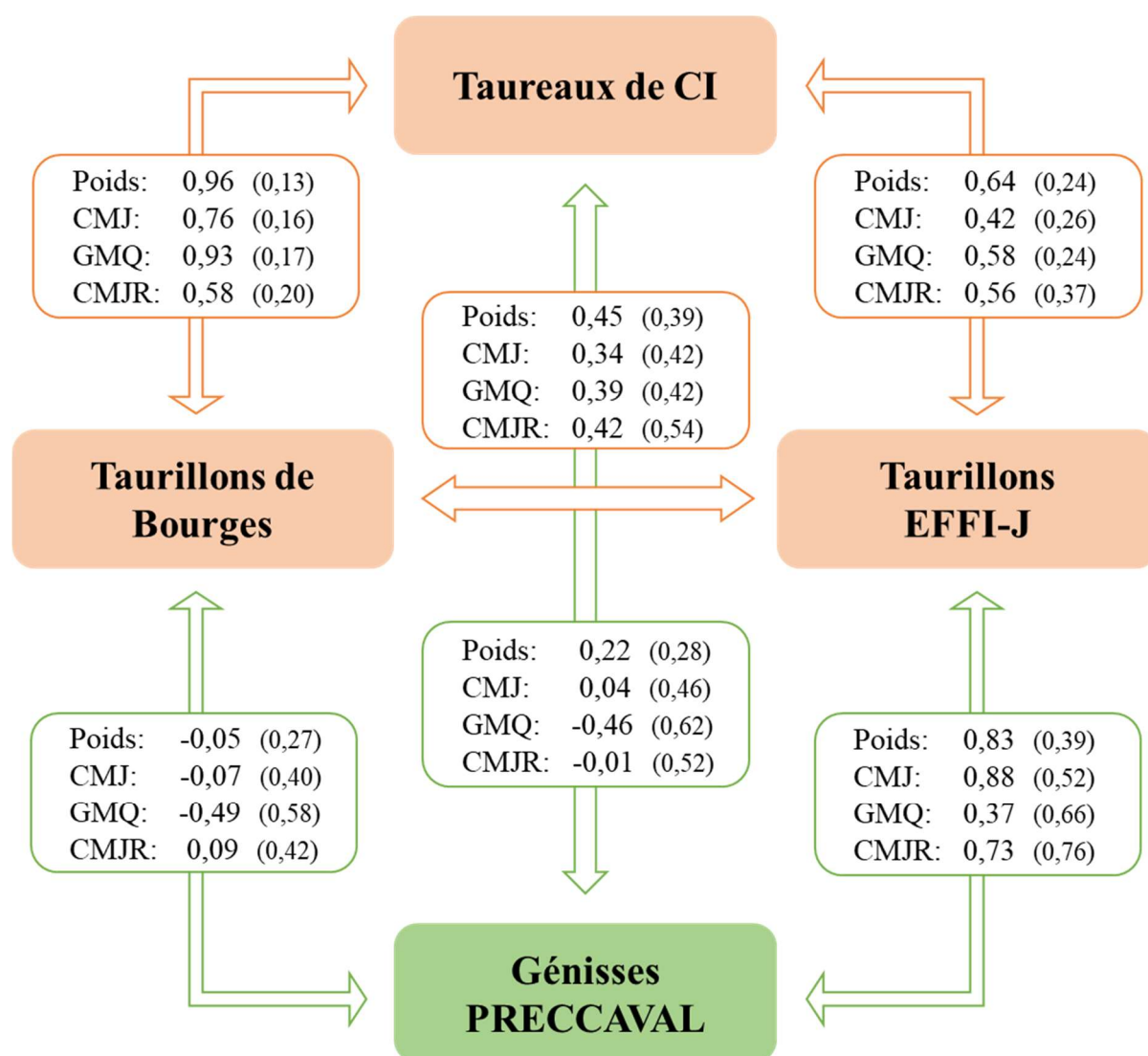


Figure 21. Corrélations génétiques entre les populations Charolaises étudiées pour la CMJ, le poids fin, le GMQ et la CMJR

CMJ = consommation moyenne journalière ; GMQ = gain moyen quotidien ; CMJR = consommation moyenne journalière résiduelle.

Entre les taureaux de CI et les taurillons du dispositif EFFI-J, la corrélation était la plus élevée pour les deux poids finaux ($0,64 \pm 0,24$) par rapport à la croissance ($0,58 \pm 0,24$) et à l'ingestion ($0,42 \pm 0,26$) (Figure 21). Ces corrélations génétiques étaient plus faibles que celles estimées

entre les taureaux de CI et les taurillons de Bourges mais elles restaient cependant élevées. Entre les critères d'efficacité alimentaire, la corrélation était de $0,56 (\pm 0,37)$. En dépit de la précision faible et des différentes conditions de milieu, les corrélations génétiques restaient élevées entre les deux populations. L'interaction du régime sur la génétique serait donc assez limitée.

Les corrélations génétiques entre les taureaux de CI et les génisses montraient que seule la corrélation entre les poids pouvait apparaître positive ($0,22 \pm 0,28$). Par contre, aucune relation génétique existait entre les CMJ ($0,04 \pm 0,46$) et les CMJR ($-0,01 \pm 0,52$). De plus, une corrélation négative entre les deux GMQ semblait exister ($-0,46 \pm 0,62$). Pour l'ensemble des corrélations estimées, les erreurs étaient très élevées. L'inclusion de toutes les populations n'a donc pas permis d'obtenir des estimations précises. Mais cette étude a révélé que l'efficacité alimentaire des taureaux de CI était certainement différente de celle des génisses, probablement en lien avec la corrélation négative entre les GMQ.

3.2.3 Relations entre les descendants

En plus d'estimer les relations génétiques entre les taureaux de CI et leurs descendants, cette étude a permis d'estimer ces relations entre les descendants. Entre les taurillons et les génisses du dispositif BEEFALIM 2020, les corrélations entre les CMJ ($0,88 \pm 0,52$), les poids finaux ($0,83 \pm 0,39$) et les CMJR ($0,73 \pm 0,76$) étaient élevées mais la corrélation estimée pour les GMQ était plus faible ($0,37 \pm 0,66$). Cependant, la précision des estimations était très faible. Entre les taurillons de Bourges et les taurillons EFFI-J, les corrélations estimées étaient toutes positives et moyennement élevées (de 0,34 pour la CMJ à 0,45 pour le poids final). Entre les taurillons de Bourges et les génisses, aucune corrélation génétique n'a pu être mise en évidence pour les CMJ, les poids finaux et les CMJR. De plus, la corrélation génétique négative estimée entre les deux GMQ ($-0,49 \pm 0,58$) appuyait le fait que la différence de protocole entre les génisses et les autres populations ne permettait pas d'estimer correctement les relations génétiques.

3.3 Conclusion

Cette étude a permis d'estimer les relations génétiques entre tous les individus étudiés dans cette thèse. Les résultats ont montré que l'efficacité alimentaire était différente entre les génisses et les taureaux évalués en stations de CI. De plus, les relations avec les taurillons de Bourges n'étaient pas concluantes et celles avec les taurillons du dispositif EFFI-J étaient

positives mais les erreurs étaient trop élevées. L'âge des génisses lors de la récolte des phénotypes doit être responsable de ce phénomène. En effet, à nombre d'animaux équivalent entre le dispositif EFFI-J et celui de PRECCAVAL, les précisions sont meilleures avec les taurillons du dispositif EFFI-J. Entre les trois populations mâles, les corrélations génétiques avec la CMJR montraient des estimations modérées à élevées. L'effet du type de régime sur l'efficacité alimentaire est présent mais reste toutefois assez limité. Cela offre la possibilité de phénotyper les animaux à l'aide d'un DAC ou à l'aide d'auges sur pesons pour sélectionner les animaux sur l'efficacité alimentaire.