La sélection génétique sur la consommation alimentaire journalière résiduelle chez le porc Large White en croissance entraîne une réponse corrélée sur les métabolismes énergétiques tissulaires

Thierry LE NAOU (1,2), Nathalie LE FLOC'H (1,2), Isabelle LOUVEAU (1,2), Hélène GILBERT (3,4), Florence GONDRET (1,2)

(1) INRA, UMR1079, Systèmes d'Élevage Nutrition Animale et Humaine (SENAH), F-35590 Saint Gilles, France

(2) Agrocampus Ouest, UMR1079, F-35000 Rennes, France

(3) INRA, UMR444, Laboratoire de Génétique Cellulaire (LGC), F-31326 Castanet-Tolosan, France

(4) INRA, UMR1313, Génétique Animale et Biologie Intégrative (GABI), F-78352 Jouy-en-Josas, France

(5) INRA, UE967 GEPA, F-17700 Surgères, France

Florence.Gondret@rennes.inra.fr

Avec la collaboration technique de P. ECOLAN (1,2), S. TACHER (1,2), C. TREFEU (1,2), Y. BILLON (5)

La sélection génétique sur la consommation alimentaire journalière résiduelle chez le porc Large White en croissance entraîne une réponse corrélée sur les métabolismes énergétiques tissulaires

L'utilisation de la consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR) a été proposée comme une alternative à l'emploi de l'indice de consommation (IC) pour sélectionner des porcs en croissance sur l'efficacité alimentaire. Dans différentes expériences de sélection sur la CMJR, une réduction de l'engraissement des carcasses et une détérioration de la qualité de la viande ont été associées à une CMJR faible. Ceci suggère des réorientations des métabolismes intermédiaires impliqués dans le stockage et l'utilisation de l'énergie alimentaire. Dans la présente étude, nous avons caractérisé (1) les modifications tissulaires et cellulaires associées à la différence d'engraissement corporel et (2) les niveaux d'activité des enzymes des métabolismes énergétique ou protéique tissulaires chez des porcs en croissance sélectionnés de manière divergente sur la CMJR. Nos résultats montrent que l'engraissement des carcasses des animaux à CMJR élevée est associé à une augmentation de la teneur en lipides de la bardière résultant principalement d'une surconsommation d'aliment par rapport aux porcs à CMJR faible. L'augmentation simultanée des activités d'enzymes des métabolismes énergétiques oxydatifs et glycolytiques au niveau hépatique et musculaire chez les porcs à CMJR élevée indique une accélération des cycles métaboliques entre organes, qui pourrait expliquer la moindre efficacité de ces animaux relativement aux porcs à CMJR faible ; le catabolisme protéique hépatique ou musculaire n'est quant à lui pas modifié par la sélection sur la CMJR.

Genetic selection on residual feed intake in growing Large White pigs induces a correlated response on tissue energy metabolisms

Residual feed intake (RFI) is a selection criterion alternative to feed:gain ratio to improve feed efficiency. Various selection experiments on RFI have indicated lower body fat content and a decreased meat quality to be associated with low RFI. The aims of the current study were to determine (1) the mechanisms responsible for variation in carcass fat content at the tissue and cellular levels, and (2) the differences in energy and protein metabolisms in tissues of growing pigs divergently selected for RFI. Our results show that greater fat content in high RFI pigs was associated with increased tissue lipid content in backfat resulting from higher feed consumption when compared with low RFI pigs. Increased activities of key enzymes involved in oxidative and glycolytic metabolisms in the liver as well as in the *longissimus* muscle suggested an acceleration of metabolic cycles between organs, which could explain the low efficiency of those pigs compared with low RFI pigs. However, liver and muscle protein catabolism were not modified by selection on RFI.

1. INTRODUCTION

L'aliment est actuellement l'une des plus importantes dépenses en élevage porcin. Une solution pour réduire ces coûts est d'améliorer l'efficacité alimentaire des animaux afin d'optimiser les quantités ingérées en préservant la vitesse de croissance. Ceci permet en outre de réduire les rejets dans l'environnement. L'utilisation de la sélection génétique comme levier pour moduler l'efficacité alimentaire des animaux est une réelle opportunité pour accroître la compétitivité de la filière porcine. L'efficacité alimentaire d'un individu n'étant pas mesurable directement, il convient d'utiliser des valeurs estimées. L'indice de consommation (IC), défini par le rapport entre les quantités d'aliment ingérées et la vitesse de croissance pendant une période donnée (30-115 kg par exemple), est l'une des valeurs les plus couramment employées. Bien qu'aisément mesurable, l'IC n'est cependant pas un bon critère de sélection génétique sur l'efficacité alimentaire dans un objectif d'optimisation de la vitesse de croissance. En effet, un individu à faible vitesse de croissance pourra avoir un bon IC s'il consomme peu d'aliment. En outre, ce critère ne prend pas en compte l'évolution de la composition corporelle des animaux au cours de la croissance (proportion de masse grasse et de masse maigre dans les carcasses notamment). La consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR) a été proposée comme critère de sélection alternatif à l'IC chez différentes espèces.

La CMJR correspond à la différence entre la consommation réelle d'aliment d'un animal et sa consommation théorique définie par rapport à une population de référence. Elle permet ainsi d'exploiter la variabilité génétique de la consommation alimentaire « corrigée » pour les besoins prédits d'entretien et de production. Ainsi, un animal présentant une CMJR élevée consommera plus que son besoin théorique correspondant à sa vitesse de croissance. La valeur moyenne de l'héritabilité de la CMJR (h^2 compris entre 0,14 et 0,53) permet son utilisation dans un schéma de sélection génétique (Gilbert *et al.*, 2007 ; Hoque *et al.*, 2007 ; 2009b ; Nguyen *et al.*, 2005). Dans la majorité des expériences de sélection sur la CMJR, un engraissement des carcasses corrélé positivement avec la CMJR a été constaté (Lkhagvadorj *et al.*, 2010; Sellier *et al.*, 2010), y compris quand le critère de sélection tient compte d'une estimation de la composition tissulaire du gain de poids (épaisseur de lard dorsal). En outre, une détérioration de la qualité de la viande chez les animaux à CMJR faible a été montrée dans certaines expériences, avec notamment une valeur de pH_u de la viande plus faible en liaison avec un potentiel glycolytique musculaire supérieur chez ces individus, et des pertes en eau exacerbées par rapport aux porcs à CMJR élevée (Lefaucheur *et al.*, 2011). Ces évolutions suggèrent que les métabolismes intermédiaires associés à l'utilisation et/ou au stockage des nutriments pourraient être affectés par la sélection sur la CMJR. La nature et l'ampleur des modifications des métabolismes énergétiques et protéiques des tissus clés pour la composition corporelle et/ou la qualité des produits chez le porc en relation avec la variation de CMJR demeurent peu connues.

L'objectif de cette expérience est d'identifier (1) les modifications tissulaires ou cellulaires à l'origine de la différence d'engraissement en réponse à la CMJR et (2) les différences de métabolismes énergétique ou protéique tissulaires chez des porcs en croissance sélectionnés de manière divergente sur la CMJR.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Dispositif expérimental

Une expérience de sélection divergente sur la CMJR mesurée entre 35 et 95 kg de poids vif a été conduite à l'INRA chez le porc de race Large White (Gilbert *et al.*, 2007). Dans cette étude, soixante quatre femelles Large White issus des générations 6 et 7 de sélection (divergence de la CMJR en G6 et G7 d'environ 120 g/j d'aliment, ce qui est conforme aux différences génétiques estimées pour leurs contemporains utilisés pour estimer la réponse à la sélection des lignées divergentes dans l'unité expérimentale de Rouillé - GEPA) ont été élevés à l'INRA de Saint Gilles (UMR SENAH) en deux répétitions. A partir du début de la période d'engraissement (68 jours) et jusqu'à l'abattage à 115kg de poids vif (PV), les animaux ont été répartis en trois lots expérimentaux : CMJR⁺ (CMJR élevée ; nourris à volonté), CMJR⁻ (CMJR faible ; nourris à volonté), et CMJR^{tr} (CMJR élevée ; restreints au niveau alimentaire constaté chez les animaux CMJR⁻ sur la base du poids vif métabolique (PV^{0,60})). Le groupe CMJR^{tr} permet de discriminer les effets directs de la sélection génétique sur l'orientation des métabolismes de ceux liés strictement à la différence de consommation alimentaire journalière existant entre les lignées. Les animaux, logés en cases individuelles, avaient libre accès à l'eau et consommaient le même aliment pendant toute la période d'engraissement (16,5 % de protéines ; 4,2 % de matières grasses ; 8,4 g/kg de lysine digestible ; 2,31 Mcal/kg d'énergie nette).

2.2. Mesures à l'élevage et à l'abattoir

Tout au long de la période expérimentale, les porcs ont été pesés chaque semaine et les consommations alimentaires quotidiennes de chaque porc ont été calculées (distribution - refus). Les animaux ont été abattus à l'abattoir expérimental de Saint-Gilles (UMR SENAH) à un poids vif (PV) moyen de 115 ± 3 kg deux heures après le dernier repas. L'abattage a ainsi été effectué sans mise à jeun préalable afin d'avoir un aperçu différent des métabolismes par rapport à des animaux abattus dans des conditions classiques après mise à jeun. Des prélèvements de sang ont été effectués directement à la saignée. Un échantillon de tissu adipeux sous-cutané dorsal (TASC) a été prélevé avant échaudage (dernière côte). Après échaudage et fente de la carcasse, des échantillons de foie et de muscle *Longissimus* (LM ; dernière côte) ont été prélevés et conservés à -75°C. Des mesures d'épaisseur de lard ont été effectuées sur la carcasse grâce à un capteur gras-maigre. Après 24 heures de ressuyage à +4°C, la carcasse et les pannes ont été pesées, puis les principales pièces (jambon, épaule, bardière, longe) ont été isolées et pesées.

2.3. Analyses de laboratoire

Les teneurs en lipides du foie, du TASC, et du muscle LD ont été mesurées après extraction par un mélange 1:2 de chloroforme/méthanol (Folch *et al.*, 1957). La surface des adipocytes du TASC a été mesurée sur des coupes histologiques, et le nombre d'adipocytes par gramme de tissu adipeux a ensuite été estimé (Sarr *et al.*, 2011).

Les activités spécifiques d'enzymes clés du catabolisme énergétique ont été mesurées par spectrophotométrie dans le foie et le LD : la lactate déshydrogénase (LDH ; impliquée dans la glycolyse anaérobie), la β -hydroxylacyl-CoA déshydrogénase

(HAD ; intervenant dans l'oxydation des acides gras au niveau mitochondrial), et la citrate synthase (CS ; prenant part au catabolisme oxydatif terminal des nutriments).

Les activités de 3 enzymes lipogéniques ont été mesurées par spectrophotométrie dans le foie et le TASC : la synthase des acides gras (FAS ; enzyme clef de la lipogenèse), l'enzyme malique (EM ; principal fournisseur de NADPH chez le porc - cofacteur essentiel de la lipogenèse), et la glucos-6-phosphate déshydrogénase (G6PDH ; fournisseur de NADPH).

Pour la protéolyse tissulaire, nous avons mesuré l'activité du complexe protéasome (voie ATP ubiquitine-dépendante) et des calpaïnes μ et m (voie calcium-dépendante) dans le foie et le muscle par fluorométrie (Jamin *et al.*, 2011).

Les concentrations des nutriments énergétiques circulants (glucose, lactate, triglycérides, acides gras non-estérifiés (AGNE), β -hydroxybutyrate (β -OH)), de l'albumine et des protéines plasmatiques (indicateurs de la synthèse protéique dans le foie), et de l'urée (catabolisme des acides aminés) ont été mesurées dans le plasma. Les concentrations plasmatiques d'hormones régulant le métabolisme énergétique et la croissance (insuline, IGF-I, triiodothyronine (TT3), thyroxine (TT4) et leptine) ont également été prises en compte.

2.4. Analyses statistiques

Les performances de croissance et les données d'abattage ont tout d'abord été analysées par ANOVA (modèle GLM) avec le logiciel SAS (SAS Inst. Inc., 1999-2000. Version 8.1, Cary, NC) en considérant les effets du lot expérimental, de la répétition, et leur interaction. Dans un second temps, le poids initial a été ajouté comme covariable dans le modèle pour les performances de croissance. Les données de composition de carcasse, de composition tissulaire, d'activités enzymatiques, et les concentrations en hormones et nutriments plasmatiques ont été analysées avec un modèle similaire mais prenant en compte le poids d'abattage en covariable.

3. RESULTATS ET DISCUSSION

3.1. Performances de croissance et composition de la carcasse

Comme prévu par le dispositif expérimental, les animaux CMJR⁻ et CMJR⁺ ont consommé la même quantité journalière d'aliment ajustée à leur poids métabolique (Tableau 1). A l'inverse, les porcs CMJR⁺ ont consommé quotidiennement environ 10% d'aliment en plus que leurs congénères des groupes CMJR⁻ et CMJR⁺. La vitesse de croissance (GMQ) est accélérée chez les porcs CMJR⁺ (+37 g/j par rapport aux porcs CMJR⁻), aboutissant à un écart moyen de 7 jours d'âge au même poids d'abattage. Cette différence de vitesse de croissance semble essentiellement liée à la différence de poids à l'entrée en engraissement entre lignées, l'ajout de ce paramètre dans le modèle statistique effaçant les différences de vitesse de croissance (GMQ et âge d'abattage) entre les animaux CMJR⁺ et CMJR⁻. Le GMQ est plus faible chez les porcs CMJR⁺ (-64 g/j par rapport aux CMJR⁻). Au final, les porcs de la lignée à CMJR élevée ont eu besoin de 18 kg d'aliment en plus en moyenne durant la période expérimentale, indépendamment de leur poids d'entrée en engraissement plus élevé que celui constaté pour les CMJR. Les animaux CMJR⁻ ont un IC₃₀₋₁₁₅ plus faible que les animaux CMJR⁺ et CMJR⁺.

La restriction alimentaire imposée aux porcs à CMJR élevée n'améliore pas leur efficacité alimentaire durant cette période. A un même poids d'abattage, la sélection génétique sur la CMJR n'a pas d'influence sur le poids de carcasse ni sur le rendement de carcasse (Tableau 1), mais elle modifie la composition corporelle. Ainsi, les animaux CMJR⁺ présentent des proportions de bardièrre et de panne plus élevées (respectivement +0,9 % et +0,18 %) et une épaisseur de lard dorsal augmentée de 2,2 mm en moyenne relativement aux porcs CMJR⁻. Ils présentent également des proportions de longe et d'épaule plus faibles que les porcs CMJR⁻ (respectivement -1,4 % et -0,7 %). L'engraissement plus important des carcasses chez les animaux à CMJR élevée a été précédemment rapporté par de nombreux auteurs (Cai *et al.*, 2008 ; Smith *et al.*, 2011).

Dans notre étude, la restriction alimentaire appliquée aux porcs CMJR⁺ aboutit à une composition corporelle similaire à celle des porcs CMJR⁻ (à l'exception de la proportion d'épaule). Ceci indique que la différence d'engraissement des carcasses liée à la CMJR est principalement due à la différence de consommation alimentaire existant entre les lignées divergentes.

Tableau 1 - Performances de croissance et données d'abattage

	CMJR ⁻ n = 18	CMJR ⁺ N = 14	CMJR ⁺ n = 14	ETR	P
Âge initial (j)	64,2	67,9	67,5	1,1	n.s.
Âge abattage (j)	169,7 ^b	162,3 ^a	173,0 ^b	8,4	< 0,01
Poids initial (kg)	25,2 ^a	29,2 ^b	29,3 ^b	3,8	< 0,01
Poids abattage (kg)	114,9	114,8	114,7	3,2	n.s.
GMQ ₃₀₋₁₁₅ (g/j)	877 ^b	914 ^c	813 ^a	52	< 0,001
Consommation (30-115) (kg)	228 ^a	248 ^b	245 ^b	16	< 0,01
Consommation métabolique (g/j/kg PV ^{0,60})	183 ^a	209 ^b	183 ^a	14	< 0,001
IC ₃₀₋₁₁₅	2,55 ^a	2,90 ^b	2,87 ^b	0,17	< 0,001
Poids de carcasse ¹ (kg)	88,1	88,4	87,8	1,7	n.s.
Rendement carcasse ² (%)	76,7	77,0	76,5	0,01	n.s.
ELD (mm)	16,8 ^a	19,0 ^b	16,7 ^a	2,5	< 0,05
% panne ³ (%)	1,19 ^a	1,37 ^b	1,14 ^a	0,3	= 0,10
% bardièrre ³ (%)	6,8 ^a	7,7 ^b	7,0 ^a	1,0	< 0,05
% longe ³ (%)	27,8 ^b	26,4 ^a	28,3 ^b	1,5	< 0,01
% épaule ³ (%)	24,8 ^b	24,1 ^a	24,2 ^a	0,5	< 0,01
% foie ³ (%)	3,3 ^a	3,5 ^b	3,3 ^a	0,2	< 0,05

Les valeurs correspondent aux moyennes corrigées par le modèle (LS means) ; ETR : erreur du modèle

ELD : épaisseur de lard dorsal

¹ poids de carcasse après ressuyage ; ² proportion de la carcasse froide par rapport au poids d'abattage ; ³ proportions exprimées en fonction du poids de carcasse après ressuyage

^{a, b} Dans une ligne, les valeurs affectées d'une même lettre ne diffèrent pas entre les lots (P < 0,05)

3.2. Caractéristiques du TASC

L'augmentation de la proportion et de l'épaisseur de la bardière chez les animaux CMJR⁺ est associée à un stockage plus important des lipides dans le tissu adipeux que ce soit rapporté au gramme de tissu (+4,5 % par rapport aux porcs CMJR⁻) ou à la quantité totale de bardière (+409 g ; Tableau 2). La restriction alimentaire imposée aux animaux CMJR⁺ diminue le taux de lipides dans le TASC, aboutissant à des valeurs similaires à celles des porcs CMJR⁻. Dans le foie et le muscle LD, aucune variation significative de la teneur en lipides n'est en revanche observée entre les trois lots (données non présentées). Cependant, la quantité totale de lipides dans le foie est supérieure ($P < 0,10$) chez les porcs CMJR⁺ par rapport aux porcs CMJR⁻. Les activités spécifiques des enzymes lipogéniques (FAS, EM et G6PDH) ne diffèrent pas entre les trois lots dans le TASC (Tableau 2) comme dans le foie (données non présentées). La teneur en lipides du TASC plus importante chez les porcs CMJR⁺ n'est donc pas liée à une augmentation du potentiel de synthèse de novo des acides gras à partir du glucose dans les tissus, au moins au stade d'abattage considéré. En théorie, une diminution du catabolisme des lipides pourrait aussi expliquer des différences de taux d'engraissement en lien avec la sélection génétique. Dans notre étude, le diamètre adipocytaire, contrôlé par la balance lipogénèse/lipolyse, est le plus élevé chez les porcs CMJR⁺ et est diminué par la restriction alimentaire. En outre, si le nombre d'adipocytes par gramme de tissu ne semble pas modifié entre lignées, il est augmenté chez les porcs CMJR⁺. Ceci suggère que la restriction alimentaire chez les porcs à CMJR élevée limiterait la différenciation adipocytaire et l'accumulation des lipides dans les cellules.

Tableau 2 - Composition tissulaire et activités enzymatiques du TASC

	CMJR ⁻ <i>n</i> = 18	CMJR ⁺ <i>n</i> = 14	CMJR ⁺ <i>n</i> = 14	ETR	P
% lipides (%)	78,8 ^a	82,4 ^b	80,2 ^{ab}	4,4	< 0,10
Teneur totale en lipides de la bardière (g)	2265 ^a	2674 ^b	2330 ^a	442	< 0,05
Diamètres des adipocytes (µm)	88,1 ^{ab}	94,8 ^a	80,3 ^b	13,7	< 0,05
Nombre d'adipocytes¹ (x10⁹ cellules / g de tissu)	2,3 ^a	2,6 ^a	3,5 ^b	1,2	< 0,10
FAS (nmol NADPH/min/mg protéines)	17,8	15,1	20,1	8,3	n.s.
EM (nmol NADPH/min/mg protéines)	309	386	376	123	n.s.
G6PDH (nmol NADPH/min/mg protéines)	323	342	283	96	n.s.

Les valeurs correspondent aux moyennes corrigées par le modèle (LS means); ETR : erreur du modèle; FAS : synthase des acides gras; EM : enzyme malique; G6PDH : glucose-6-phosphate déshydrogénase

¹ Nombre estimé à partir du nombre d'adipocytes et du poids du TASC

^{a, b} Dans une ligne, les valeurs affectées d'une même lettre ne diffèrent pas entre les lots ($P < 0,05$)

3.3. Métabolismes énergétiques et protéiques du muscle LM et du foie

Les activités d'enzymes clés du catabolisme des nutriments énergétiques ont été mesurées dans le foie et le muscle LM, tissus impliqués majoritairement dans l'utilisation de l'énergie alimentaire. En effet, il avait été constaté une accumulation de glycogène dans les fibres musculaires rapides de ce muscle chez les porcs CMJR⁻, associée à une augmentation du potentiel glycolytique, entraînant une réduction du pHu et des capacités de rétention d'eau de la viande relativement aux porcs CMJR⁺ (animaux de la 4^e génération de la même expérience; Lefaucheur *et al.*, 2011). D'autre part, le métabolisme protéique, coûteux en énergie, pourrait aussi être affecté dans ces tissus.

Dans notre étude, l'activité LDH est plus élevée dans muscle LM des porcs RFI⁺ mais identique entre porcs RFI⁻ et RFI⁺ (Tableau 3). Les activités des enzymes oxydatives HAD (catabolisme des acides gras) et CS (catabolisme terminal) dans le LM sont également supérieures chez les porcs CMJR⁺ par rapport CMJR⁻ et intermédiaires pour les porcs CMJR⁺. Précédemment, Lefaucheur *et al.* (2011) ne rapportaient pas de différence dans ces mêmes activités exprimées par g de tissu musculaire entre porcs CMJR⁺ et porcs CMJR⁻. Dans le foie, l'activité de la LDH est supérieure chez les porcs de la lignée CMJR⁺ comparativement aux porcs CMJR⁻. Pour les enzymes oxydatives, seule l'activité HAD est affectée par la sélection dans le foie : elle est plus élevée chez les porcs des lots CMJR⁺ et CMJR⁺.

L'augmentation des activités glycolytiques et oxydatives en réponse à l'augmentation de la CMJR pourrait rendre compte d'une accélération des métabolismes tissulaires chez les porcs les moins efficaces. En particulier, l'augmentation des activités de la LDH hépatique et de la LDH musculaire pourrait refléter l'accélération du cycle de Cori. Ce cycle impliquant un dialogue entre muscle et foie pour le métabolisme du glucose est décrit dans la littérature comme permettant le maintien de la glycémie en réponse à une demande accrue de glucose pour la production d'énergie. Dans ce cycle, le lactate, produit terminal de la glycolyse anaérobie musculaire via la LDH, est exporté vers le foie où il est utilisé comme un précurseur de la néoglucogénèse via la LDH hépatique. En effet, dans le foie, l'enzyme LDH est impliquée dans la synthèse du glucose via la conversion du lactate en pyruvate (Katz et Tayek, 1999). Nos données sont cohérentes avec ce schéma. De même, Faure *et al.* (2012) indiquent une activité LDH musculaire plus élevée sur un effectif plus large de porcs femelles et mâles castrés CMJR⁺ comparés aux porcs CMJR⁻, abattus après mise à jeun. Dans notre étude, les concentrations en glucose mesurées 2 heures après le repas ne sont d'ailleurs pas affectées par la sélection sur la CMJR (Tableau 4). Ce processus de maintien de la glycémie a cependant un coût énergétique majeur, et l'accélération du cycle de Cori pourrait ainsi participer à la moindre efficacité des animaux à CMJR élevée (restreints ou non). En parallèle, nous observons également des différences dans le catabolisme des acides gras dans le muscle et le foie en réponse à la CMJR. En effet, les porcs CMJR⁺ ont une activité HAD plus élevée que les porcs CMJR⁻ dans le muscle comme dans le foie, les porcs CMJR⁺ ayant une activité similaire au groupe CMJR⁺ (muscle) ou intermédiaire entre les individus de deux lignées nourris à volonté (foie). La HAD participe à l'oxydation des acides gras, dont l'un des produits terminaux est l'acétyl-CoA, qui est un cofacteur essentiel pour la production d'énergie (ATP) au niveau de la mitochondrie.

Même dans un muscle comme le LM qui a un fonctionnement principalement anaérobie du fait de son profil majoritaire en fibres rapides de type IIB (Lefaucheur *et al.*, 2011), la dégradation des acides gras est essentielle au fonctionnement mitochondrial. Nos données indiquent que cette voie pourrait aussi être impliquée dans les variations d'efficacité et de croissance constatée en réponse à la sélection divergente sur la CMJR, et de manière largement indépendante des effets stricts de la sélection sur la consommation alimentaire.

A l'inverse, les variations d'activité de la CS, enzyme du catabolisme terminal, ne sont constatées que dans le muscle LM. L'augmentation de l'activité de la CS dans le muscle LD des animaux CMJR⁺ et CMJR^{tr} comparativement aux animaux CMJR⁻ pourrait participer à une génération d'ATP supplémentaire chez les porcs à CMJR élevée pour subvenir à un besoin d'énergie supérieur à celui des porcs CMJR⁻. Nos données sont globalement en accord avec les études chez le bovin montrant que la variabilité de la CMJR résulte non seulement de modifications de la thermorégulation, de la digestion et de l'activité physique, mais aussi de l'intensité des métabolismes tissulaires (Herd *et al.*, 2004). Chez les bovins, les métabolismes tissulaires contribuent d'ailleurs à environ 37 % de la variation de la CMJR (Richardson et Herd, 2004).

Tableau 3 - Activités enzymatiques dans le foie et le LD

	CMJR ⁻ n = 18	CMJR ⁺ n = 14	CMJR ^{tr} n = 14	ETR	P
LDH (mmol NADH/min/mg protéines)					
LM	20,8 ^a	23,9 ^b	21,0 ^a	3,2	< 0,05
Foie	0,38 ^a	0,41 ^{ab}	0,45 ^b	0,07	< 0,05
CS (mmol DTNB/min/mg protéines)					
LM	0,037 ^a	0,046 ^c	0,042 ^b	0,006	< 0,01
Foie	0,083	0,088	0,096	0,015	n.s.
HAD (mmol NADH/min/mg protéines)					
LM	0,027 ^a	0,035 ^c	0,030 ^b	0,005	< 0,001
Foie	0,010 ^a	0,012 ^b	0,013 ^b	0,002	< 0,05
Protéasome (RFU/min/mg protéines)					
LM	4327	4835	4941	1752	n.s.
Foie	31617	33420	31137	8363	n.s.
Calpaïnes (RFU/min/mg protéines)					
LM	19981	18690	22166	7801	n.s.
Foie	47681	54804	56830	13007	n.s.

Les valeurs correspondent aux moyennes corrigées par le modèle (LS means) ; ETR : erreur du modèle

LDH : lactate déshydrogénase ; HAD : β -hydroxylacyl-CoA déshydrogénase ; CS : citrate synthase

^{a, b, c} Dans une ligne, les valeurs affectées d'une même lettre ne diffèrent pas entre les lots ($P < 0,05$)

Chez un animal en croissance, la croissance musculaire est conditionnée par différentes voies métaboliques comme le métabolisme énergétique et le métabolisme protéique, voies qui sont toutes étroitement connectées.

Dans notre étude, les porcs ont été abattus 2 h après le dernier repas, soit dans une phase d'anabolisme protéique postprandiale au cours de laquelle la synthèse protéique est supérieure à la protéolyse. Les activités des enzymes impliquées dans la dégradation des protéines tissulaires (protéasome et calpaïnes μ et m) ne diffèrent pas entre les trois lots (Tableau 3).

Ceci suggère donc que la sélection génétique n'a pas d'influence majeure sur la protéolyse hépatique et musculaire mesurée après le repas.

Nous n'observons pas non plus de différences dans les concentrations en urée plasmatique (indicateur du catabolisme des acides aminés) entre les trois lots.

3.4. Niveaux hormonaux

Mise à part la thyroxine (TT4), aucune différence entre les lots n'a été constatée dans les niveaux des hormones régulant le métabolisme énergétique et le niveau des réserves adipeuses. Nos résultats sont en désaccord avec les études menées chez le porc (Hoque *et al.*, 2009a) ou le bovin (Kelly *et al.*, 2010a ; Kelly *et al.*, 2010b) et qui ont montré une corrélation entre la CMJR et l'IGF-I ou la leptine.

Des cinétiques postprandiales permettraient sans doute de clarifier les réponses des nutriments et hormones circulantes à la sélection sur la CMJR.

Tableau 4 - Hormones et nutriments plasmatiques

	CMJR ⁻ n = 18	CMJR ⁺ N = 14	CMJR ^{tr} n = 14	ETR	P
Glucose (g/l)	1229	1301	1242	293	n.s.
Lactate (mmol/l)	10506	11630	9901	7063	n.s.
Triglycérides (mg/l)	418 ^a	569 ^b	416 ^{ab}	145	< 0,05
AGNE (μmol/l)	111	92	101	93	n.s.
β-OH (μmol/l)	45	48	53	15	n.s.
Albumine (g/l)	57	56	54	9	n.s.
Urée (mmol/l)	430	453	416	106	n.s.
Protéines (g/l)	89	97	86	15	n.s.
Insuline (μUI/ml)	38	42	36	22	n.s.
IGF-I (ng/ml)	221	240	217	76	n.s.
TT3 (ng/ml)	1,28	1,10	1,21	0,26	n.s.
TT4 (ng/ml)	74 ^a	67 ^b	71 ^{ab}	9	= 0,10
Leptine (ng/ml)	2,80	2,62	2,57	0,91	n.s.

Les valeurs correspondent aux moyennes corrigées par le modèle (LS means) ; ETR : erreur du modèle

AGNE : acides gras non-estérifiés ; β -OH : β -hydroxybutyrate ; TT3 : triiodothyronine ; TT4 : thyroxine

^{a, b} Dans une ligne, les valeurs affectées d'une même lettre ne diffèrent pas entre les lots ($P < 0,05$)

CONCLUSION

La sélection divergente sur la CMJR a permis d'obtenir des animaux à faible CMJR, plus efficaces mais avec une croissance légèrement plus lente que les animaux à CMJR élevée lorsque ces individus sont nourris à volonté.

Les porcs CMJR⁺ présentent une carcasse plus grasse que les animaux CMJR⁻, associée à une légère hypertrophie

adipocytaire en réponse à la différence de consommation alimentaire entre les lignées. L'augmentation des métabolismes glycolytiques et oxydatifs dans le muscle et le foie des animaux CMJR⁺ suggère une accélération des cycles métaboliques entre foie et muscle ainsi qu'une augmentation de la production d'ATP au niveau intracellulaire. Il reste à déterminer si ces modifications de l'utilisation de l'énergie alimentaire sont à l'origine des différences d'efficacité alimentaire constatées chez les porcs ou simplement associées à la sélection sur la CMJR.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par l'Agence Nationale de la Recherche (ANR - ANR-08-GENM038 PIG_FEED).

La thèse de T. Le Naou est cofinancée par l'INRA et la Région Bretagne.

Merci aux animaliers pour les soins dispensés aux animaux ainsi qu'au personnel de l'abattoir pour leur aide pour la découpe des carcasses et le prélèvement des échantillons.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Cai W., Casey D.S., Dekkers J.C.M., 2008. Selection response and genetic parameters for residual feed intake in Yorkshire swine. *J. Anim. Sci.*, 86, 287-298.
- Faure J., Lebret B., Brossard L., Billon Y., Lefaucheur L., Gilbert H., 2012. Vers une sélection sur la consommation moyenne journalière résiduelle chez le porc en croissance pour concilier efficacité alimentaire, qualité des viandes et impact environnemental. *Journées Rech. Porcine*, 44, 25-30.
- Folch J., Lees M., Stanley G.H.S., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.*, 226, 497-509.
- Gilbert H., Bidanel J.P., Gruand J., Caritez J.C., Billon Y., Guillouet P., Lagant H., Noblet J., Sellier P., 2007. Genetic parameters for residual feed intake in growing pigs, with emphasis on genetic relationships with carcass and meat quality traits. *J. Anim. Sci.*, 85, 3182-3188.
- Hoque M.A., Katoh K., Suzuki K., 2009a. Genetic associations of residual feed intake with serum insulin-like growth factor-I and leptin concentrations, meat quality, and carcass cross sectional fat area ratios in Duroc pigs. *J. Anim. Sci.*, 87, 3069-3075.
- Herd R.M., Oddy V.H., Richardson E.C., 2004. Biological basis for variation in residual feed intake in beef cattle. 1. Review of potential mechanisms. *Aust. J. Exp. Agric.*, 44, 423-430.
- Hoque M.A., Kadowaki H., Shibata T., Oikawa T., Suzuki K., 2007. Genetic parameters for measures of the efficiency of gain of boars and the genetic relationships with its component traits in Duroc pigs. *J. Anim. Sci.*, 85, 1873-1879.
- Hoque M.A., Kadowaki H., Shibata T., Oikawa T., Suzuki K., 2009b. Genetic parameters for measures of residual feed intake and growth traits in seven generations of Duroc pigs. *Livest. Sci.*, 121, 45-49.
- Jamin A., Sève B., Thibaut J.N., Le Floc'h N., 2011. Accelerated growth rate induced by neonatal high-protein milk formula is not supported by increased tissue protein synthesis in low-birth-weight piglets. *J. Nutr. Metab.*, accepté.
- Katz J., Tayek J.A., 1999. Recycling of glucose and determination of the Cori Cycle and gluconeogenesis. *Am. J. Physiol. - Endocrinol. Metab.*, 277, E401-E407.
- Kelly A.K., McGee M., Crews D.H., Fahey A.G., Wylie A.R., Kenny D.A., 2010a. Effect of divergence in residual feed intake on feeding behavior, blood metabolic variables, and body composition traits in growing beef heifers. *J. Anim. Sci.*, 88, 109-123.
- Kelly A.K., McGee M., Crews D.H., Jr., Sweeney T., Boland T.M., Kenny D.A., 2010b. Repeatability of feed efficiency, carcass ultrasound, feeding behavior, and blood metabolic variables in finishing heifers divergently selected for residual feed intake. *J. Anim. Sci.*, 88, 3214-3225.
- Lefaucheur L., Lebret B., Ecolan P., Louveau I., Damon M., Prunier A., Billon Y., Sellier P., Gilbert H., 2011. Muscle characteristics and meat quality traits are affected by divergent selection on residual feed intake in pigs. *J. Anim. Sci.*, 89, 996-1010.
- Lkhagvadorj S., Qu L., Cai W.G., Couture O.P., Barb C.R., Hausman G.J., Nettleton D., Anderson L.L., Dekkers J.C.M., Tuggle C.K., 2010. Gene expression profiling of the short-term adaptive response to acute caloric restriction in liver and adipose tissues of pigs differing in feed efficiency. *Am. J. Physiol. - Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 298, R494-R507.
- Nguyen N.H., McPhee C.P., Wade C.M., 2005. Responses in residual feed intake in lines of Large White pigs selected for growth rate on restricted feeding (measured on *ad libitum* individual feeding). *J. Anim. Breed. Genet.*, 122, 264-270.
- Richardson E.C., Herd R.M., 2004. Biological basis for variation in residual feed intake in beef cattle. 2. Synthesis of results following divergent selection. *Aust. J. Exp. Agric.*, 44, 431-440.
- Sarr O., Gondret F., Jamin A., Le Huerou-Luron I., Louveau I., 2011. A high-protein neonatal formula induces a temporary reduction of adiposity and changes later adipocyte physiology. *Am. J. Physiol. - Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 300, R387-R397.
- Sellier P., Billon Y., Riquet J., Lagant H., Calderon J.A., Guillouet P., Bidanel J.P., Noblet J., Gilbert H., 2010. Six générations de sélection divergente pour la consommation journalière résiduelle chez le porc en croissance : réponses corrélatives sur les caractères de reproduction des truies sur les caractéristiques de production. *Journées Rech. Porcine*, 42, 167-172.
- Smith R.M., Gabler N.K., Young J.M., Cai W., Boddicker N.J., Anderson M.J., Huff-Lonergan E., Dekkers J.C.M., Lonergan S.M., 2011. Effects of selection for decreased residual feed intake on composition and quality of fresh pork. *J. Anim. Sci.*, 89, 192-200.