



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER



Biodiversité
Agriculture
Alimentation
Environnement
Terre
Eau

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

École doctorale GAIA

Possibilités d'amélioration de la durabilité des élevages avicoles et aquacoles par la sélection génétique

Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches

Présenté par Hugues de Verdal

2021

Cirad

UMR116 Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier

Je déclare avoir respecté, dans la conception et la rédaction de ce mémoire d'HDR, les valeurs et principes d'intégrité scientifique destinés à garantir le caractère honnête et scientifiquement rigoureux de tout travail de recherche, visés à l'article L.211-2 du Code de la recherche et énoncés par la Charte nationale de déontologie des métiers de la recherche et la Charte d'intégrité scientifique de l'Université de Montpellier. Je m'engage à les promouvoir dans le cadre de mes activités futures d'encadrement de recherche.

TABLE DES MATIERES

Listes des tableaux	4
Liste des Figures	4
Glossaire.....	5
1. Curriculum Vitae :	7
2. Avant propos :.....	11
3. Mes modèles d'étude	13
4. La durabilité des élevages, pour quoi faire et comment ?.....	15
5. Mes travaux de recherche	17
5.1. Réduction des rejets chez les poulets.....	17
5.1.1. Pourquoi vouloir réduire les rejets ?.....	17
5.1.2. Réduire les rejets par selection genetique, un vrai challenge.....	18
5.2. Amélioration de l'efficacité alimentaire chez les poissons.....	25
5.2.1. Des poulets terrestres aux poulets aquatiques.....	25
5.2.2. Comment mesurer l'efficacité alimentaire des poissons ?	25
5.2.3. Paramètres génétiques de l'efficacité alimentaire des tilapias	27
5.2.4. Mais En pratique, peut-on inclure ces caractères dans les schémas de sélection ?	28
5.2.5. Automatisation des analyses vidéo	33
5.2.6. La sélection génomique peut-elle être salvatrice ?.....	34
5.2.7. Quelle est la réponse à la sélection sur l'efficacité alimentaire ?	36
5.2.8. Et la sélection sur critere indirect, vous en pensez quoi ?	38
5.2.8.1. La perte de poids au jeûnE.....	38
5.2.8.2. Les taux métaboliques	40
5.2.8.3. Composition corporelle	41
5.2.8.4. La morphologie du tractus digestif	42
5.2.8.5. Les isotopes stables	43
5.2.9. Conclusions et perpectives de ce travail sur l'efficacité alimentaire	45
5.3. Durabilité, oui, mais il n'y a pas que l'efficacite alimentaire !.....	47
5.3.1. Selection génétique et adaptation à la salinité.....	47
5.3.2. Selection participative.....	50
6. Et pour la suite ? Et pourquoi passer l'HDR ?.....	53
Mes Publications	56
En cours de finalisation	56
Publiées dans des journaux à comité de lecture.....	56
Chapitre d'ouvrage.....	57
Présentations en conférences.....	57

Références	59
Annexe 1 : Selection de publications	62
Publication 1 : Improving the efficiency of feed utilization in poultry by selection. 2. Genetic parameters of excretion traits and correlations with anatomy of the gastro-intestinal tract digestive efficiency (2011 - <i>BMC Genetics</i> , 12 : 71).....	62
Publication 2 : Improving feed efficiency in fish using selective breeding (<i>Reviews in Aquaculture</i> , 2018 - 10 : 833-851)	72
Publication 3 : Quantifying the genetic parameters of feed efficiency in juvenile Nile tilapia <i>Oreochromis niloticus</i> (2018 - <i>BMC Genetics</i> , 19 : 105).....	91
Publication 4 : The effects of feed restriction and isolated or group rearing on the measurement of individual feed intake and estimation of feed conversion ratio in juvenile Nile tilapia (<i>Oreochromis niloticus</i>) for selective breeding purposes (2020 – <i>Frontiers in Genetics</i> , 11 : 596521).....	101

LISTES DES TABLEAUX

Tableau 1 - Corrélations génétiques (\pm erreurs standard) entre les caractères d'excrétion et les performances des poulets.....	20
Tableau 2 - Corrélations génétiques (\pm erreurs standard) entre les caractères d'excrétion et la morphologie du TGI.....	21
Tableau 3 - Estimations (\pm erreur standard) des héritabilité (diagonale surligné en gris), des corrélations génétiques (au-dessus de la diagonale) et des corrélations phénotypiques (en-dessous de la diagonale) pour les caractères mesurés.....	27
Tableau 4 - Estimation des corrélations génétiques (\pm erreurs standards) entre les caractéristiques morphologiques des poissons et leurs performances de croissance et de consommation et d'efficacité alimentaire.....	42

LISTE DES FIGURES

Figure 1 - Les trois piliers du développement durable.....	15
Figure 2 - Photographies de la partie musculuse de la paroi intestinale (la tunica muscularis) qui permet les contractions de l'intestin (à gauche) et à un niveau plus fin, d'une villosité (lieu d'échange entrant les nutriments et l'organisme) réalisée par microscopie électronique.....	23
Figure 3 - Relation entre les caractéristiques de croissance, d'efficacité, de consommation alimentaire et d'agressivité représentés par l'index d'agressivité pour l'ensemble des données (pendant le jeûne et pendant la réalimentation).....	31
Figure 4 - Détection automatisée des tilapias dans une image (quelques erreurs persistent comme ici, le poisson encadré en rouge qui est le reflet d'un poisson à droite de l'image).....	34
Figure 5 - Estimations des héritabilités des caractéristiques de croissance, de consommation et d'efficacité alimentaire en fonction de l'utilisation de matrices génomiques (5 ou 48k) et des données de pedigree des poissons.....	35
Figure 6 - Précision de prédiction génétique en prenant en compte soit différents individus soit différentes familles dans les populations d'entraînement et de validation des modèles d'estimation.....	36
Figure 7 - Evolution des moyennes des moindres carrés (LSMeans) d'IC pour les lignées divergentes sélectionnées pour avoir une mauvaise efficacité alimentaire (FEM) et une bonne efficacité alimentaire (FEP) en fonction de la génération.....	38
Figure 8 - Relation linéaire entre le gain de poids et la consommation alimentaire (standardisés pour le poids métabolique) au niveau individuel pour les bars élevés à 189 ou 24°C et d'origine Atlantique (AT), Méditerranée Ouest (WM) ou Méditerranée Est (EM).....	39
Figure 9 - Corrélations phénotypiques entre les valeurs d'isotopes stables et les caractéristiques de croissance et d'efficacité alimentaire des tilapias, et visualisation des relations entre ces caractères par ACP.....	44
Figure 10 - Représentation des résultats de l'ACP discriminante.....	49

GLOSSAIRE

ACP : Analyses en composantes principales

ANR : Agence nationale de la Recherche

BFAR : Bureau of Fisheries and Aquatic Resources (Ministère des pêches et des ressources aquatiques philippin)

BLUP : Best Linear Unbiased Prediction (meilleure prédiction linéaire non biaisée)

BOA : Biologie des oiseaux et aviculture

BWG : Gain de poids

Cirad : Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement

CNRS : Centre national de la recherche scientifique

COSADD : Critères et Objectifs de Sélection Animale pour un Développement Durable

CUD-MS : Coefficient d'utilisation digestive de la matière sèche

CV : Coefficient de variation

D+ : lignée de poulets digérant bien, sélectionnées pour de fortes valeurs d'EMAn

D- : lignée de poulets digérant mal, sélectionnées pour de faibles valeurs d'EMAn

DADA-EAT : Développement d'une Aquaculture Durable par l'Amélioration de l'Efficacité Alimentaire chez les Tilapias

EMAn : Energie métabolisable apparente pour un bilan azoté nul

FAO : Organisation des nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture

Feamp : Fonds Européen pour les affaires maritimes et la pêche

FEM : lignée de tilapias sélectionnées pour une mauvaise efficacité alimentaire

FEP : lignée de tilapias sélectionnées pour une bonne efficacité alimentaire

FCE : Feed conversion efficiency (l'inverse de l'indice de conversion)

GBLUP : Genomic Best Linear Unbiased Prediction (meilleure prédiction linéaire non biaisée utilisant la matrice génomique)

GBS : Genotyping by Sequencing (Génotypage par séquençage)

GIFT : Genetically Improved Farmed Tilapia (tilapias génétiquement améliorés pour un élevage en fermes)

GWAS : genome-wide association study (étude d'association pangénomique)

h² : hérédabilité

HDR : Habilitation à diriger des recherches

IC : Indice de conversion

Ifremer : Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer

INRA : Institut National de la Recherche Agronomique

INRAE : Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement

ISEM : Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier

PARRUR : Partenariat et Recherche en milieu rural (projet à Madagascar)

PBLUP : Pedigree Best Linear Unbiased Prediction (meilleure prédiction linéaire non biaisée utilisant la matrice pedigree)

PEAT : Pôle d'expérimentation avicole de Tours

Ppt : parts per thousand (parts pour mille)

QTL : Quantitative Trait loci (loci étroitement associés à un caractère quantitatif)

RFI : Residual feed intake (consommation alimentaire résiduelle)

r_g : corrélation génétique

SLU : Swedish University of Agricultural Sciences (Université des Sciences Agronomiques Suédois)

SNP : Single-Nucleotide Polymorphism (Polymorphisme nucléotidique)

ssGBLUP : single-step Genomic Best Linear Unbiased Prediction (meilleure prédiction linéaire non biaisée utilisant la matrice génomique et pedigree)

SYSAAF : Syndicat des Sélectionneurs Avicoles et Aquacoles Français

TGI : tractus gastro-intestinal

UE : Unité Expérimentale

UMR : Unité Mixte de Recherche

URA : Unité de Recherche Avicole (devenue UMR BOA)

1. CURRICULUM VITAE :

Nationalité :	Française
Date de naissance :	25 Mai 1985
Lieu de naissance :	Toulouse (Haute-Garonne, 31, France)
Adresse professionnelle :	CIRAD Bâtiment 16 - bureau 215 TA B-116/16 73 rue Jean-François Breton 34398 Montpellier Cedex 5 Email : hugues.de_verdal@cirad.fr
Profession :	Généticien quantitatif
Unités :	- UMR116 ISEM (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier) Equipe Diversité Ichtyologique et Aquaculture (DIVA) - UMR AGAP (Amélioration Génétique et Adaptation des Plantes) Chercheur associé depuis Février 2021
Caractérisation / mots clés / domaines de compétences :	Disciplines : Génétique quantitative, sélection, amélioration génétique, durabilité Filières : Aquaculture Thématiques : Efficacité alimentaire Développement de l'aquaculture Amélioration des schémas de sélection
Autres expertises :	Statistiques, développement de plans expérimentaux, analyses génomiques
Compétences linguistiques :	Anglais : Lecture : 4.5, Oral : 4, Ecrit : 4
Formation :	Université François Rabelais (Tours, France) 2011 Doctorat en Biologie Université Rennes 1 (France) 2008 Ecologie, Ethologie, Evolution (Master 2) Université de Poitiers (France) 2007 Ecologie et Biologie des populations (Master 1) Université de Limoges (France) 2006 Biologie des Organismes (Licence)

Formation complémentaire :	Université de Tours (France) 2010 Diplôme universitaire en Expérimentation Animale niveau 1
Expérience professionnelle :	<p>2012-Présent : Chercheur en génétique quantitative piscicole au CIRAD (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement), UMR 116 ISEM</p> <p>2013-2017: Chercheur en génétique quantitative piscicole au CIRAD détaché au WorldFish (Malaisie, 4 ans)</p> <p>2008-2011 : Thèse de Doctorat « Possibilités de réduction de rejets chez le poulet par la sélection génétique » (INRA UR83, Nouzilly-Tours (37)), encadré par S. Mignon-Grasteau, A. Narcy et E. Le Bihan-Duval. Mention : Très honorable avec félicitations du Jury.</p>
Expérience Pays :	<p>Malaisie - 05/03/2013 – 28/02/2017 (4 ans) : Généticien quantitatif au WorldFish (CGIAR)</p> <p>Nombreuses missions : Zambie, Zimbabwe, Madagascar, Indonésie, Philippines, Europe...</p>
Participations aux projets	<p>En cours :</p> <p>DADA-EAT (2018 - 2021): Développement d'une aquaculture durable par l'amélioration de l'efficacité alimentaire chez les tilapias (fonds FEAMP) – <u>Coordinateur</u> (Organisme contractant : Cirad, Montant total : 303 k€)</p> <p>SWM (fin prévue en 2023) : Sustainable WildLife Management (Projet UE en partenariat avec la FAO, le CIFOR et WCS) 2018-2023 – <u>Point focal Cirad</u> pour le Résultat 3 « Protéines alternatives » ; implication dans le développement d'une aquaculture durable en Zambie Zimbabwe et Madagascar</p> <p>Ampiana-2 (fin prévue en 2025) : Projet AFAFI-Centre : Projet d'Appui aux Marchés Piscicoles en Analamanga – Pilotage des activités traitant de la sélection génétique participative de la carpe à Madagascar</p> <p>Finalisés :</p> <p>AQUAEXCEL²⁰²⁰ (Horizon 2020, Grant 652831, 2015-2020) AQUAculture infrastructures for EXCELlence in European fish research towards 2020</p> <p>AquaExcel (European Union's Seventh Framework Programme (FP7/2007–2013), n°262366, 2011-2015) : Aquaculture infrastructures for excellence in European fish research</p> <p>Characterization of the negative impacts of salinity stress on tilapia growth (Projet Franco-Israélien, Research Program "Maïmonide-Israel", 2015-2016)</p> <p>Ampiana (10^{ème} Fonds Européen de Développement, MG/FED/024-637, 2015-2018) : Projet d'Appui aux Marchés Piscicoles en Analamanga</p> <p>PARRUR – Partenariat et Recherche en Milieu Rural à Madagascar (2010-2014)</p>

Formations dispensées	Formation aux techniques de Biologie Moléculaire (pour les Techniciens du WorldFish)
Encadrement de thèses	<p>Charles Rodde (Thèse française, Université de Montpellier, 2017-2020) : Encadrant principal de la thèse « Génétique de l'efficacité alimentaire : méthodes de mesure individuelle et critères de sélection directs et indirects chez deux espèces aquacoles majeures : <i>Dicentrarchus labrax</i> et <i>Oreochromis niloticus</i> », Thèse soutenue le 10 Décembre 2020 [4 articles publiés dont 3 en dernier auteur+ 1 en cours de finalisation avant soumission]</p> <p>Monique Ravakarivelo (Thèse malgache, Université d'Antananarivo, 2013-2016) : Co-encadrement sur une partie de sa thèse « Etude de la variabilité génétique des populations de carpe et de tilapia à Madagascar: liens avec la gestion et le flux des gènes » [1 article publié en dernier auteur]</p>
Encadrement de stage	<p>Guillaume Loux (2021 – Master 2) : Co-encadrement avec W. Puech (LIRMM) : « Suivi des poissons par apprentissage automatique (CNN) pour les mesures de la consommation alimentaire individuelle » (financement MUSE KIM "Data & Life Sciences")</p> <p>Félix Costa (2020 – Master 2) : Co-encadrement avec W. Puech (LIRMM) : « Détection et suivi de poissons par apprentissage automatique pour l'analyse des interactions et les mesures de la consommation alimentaire individuelle »</p> <p>Eloise Detrez (2019 – Master 2 – Financement Digitag) : Co-encadrement avec V. Kerzerho (LIRMM) et A. Vergnet (Iremer) : « Initiation du développement d'un dispositif électronique implantable pour l'estimation du développement des gonades de poisson » [1 publication en cours de rédaction]</p> <p>Eoin Costelloe (2016 – Master 2 – Université de Cork, Irlande) Encadrement : « Behaviour outside of mealtimes: A search for indirect criteria that highly correlate with feed efficiency in juvenile Nile tilapia <i>Oreochromis niloticus</i> »</p> <p>Maeve O'Connell (2015 – Master 2 - Université de Cork, Irlande) Encadrement : « Hierarchical characterization of the Nile tilapia by behavior analyses » [1 article publié]</p> <p>Pape Dia (2013 – Master 2) : Co-encadrement avec E. Pepey « Caractérisation génétique d'une souche domestique du tilapia du Nil (<i>Oreochromis niloticus</i>) en vue de la mise en place d'une traçabilité moléculaire des gènes »</p>
Autres activités scientifiques	<ul style="list-style-type: none"> - Membre de la Commission Scientifiques Sectorielle (CSS) « Génétique Végétale et Animale (GVA) » de INRAE depuis 2020 (mandat de 4 ans) - Membre du comité régional d'éthique en expérimentation animale Languedoc-Roussillon. - Membre de deux jurys de concours Chargé de Recherche INRAE (Départements GA et ECOFA) en 2020 - Jury de thèse (Melthide Sinama, 2013 ; Thérèse Callet, 2017)

**Distinctions
scientifiques et
honorifiques**

- Membre du comité local d'organisation du congrès AQUA2018, réunissant plus de 3000 personnes à Montpellier
- Chairman de 2 sessions lors de congrès internationaux
- Reviewer d'articles dans plusieurs journaux (7 à 9 par an) : Aquaculture, Journal of Animal Breeding and Genetics, Animal Production Science, Aquaculture Research, African Journal of Biotechnology, Aquatic Living Resources, Fishes, Frontiers in Genetics, Journal of Cleaner Production, Genetics Selection Evolution, Sustainability, Journal of Fish Biology

Bourse de Recherche Jean & Marie-Louise DUFRENOY (2010)

2. AVANT PROPOS :

Ma carrière de recherche a démarré en 2008 à mon arrivée en thèse, à l'INRA de Tours-Nouzilly. Mon sujet de thèse portait sur les possibilités de réduire les rejets des élevages avicoles par la sélection génétique. C'est donc dès ce moment-là que je suis « tombé » dans la thématique de la durabilité des élevages. Pour illustrer ce propos, j'ai passé mon troisième jour de thèse à Paris pour une réunion du projet COSADD (Critères et Objectifs de Sélection Animale pour un Développement Durable, coordonné par F. Phocas, INRAE) en compagnie de chercheurs traitant de durabilité en élevages avicoles, aquacoles et bovins. Cette thématique de la durabilité a été le fil conducteur de mon travail de thèse avec comme approche principale la génétique quantitative et la sélection. N'ayant pas eu de réelle formation en génétique quantitative avant ma thèse, j'ai pris cette discipline comme un outil permettant de rendre les productions animales plus acceptables écologiquement.

Suite à mon travail doctoral, j'ai été recruté au Cirad, en début 2012, comme chercheur en génétique quantitative aquacole. Pour moi qui n'avais pas d'expériences en aquaculture, c'était un vrai défi que de comprendre tous les tenants et aboutissants de cette très vaste filière. Heureusement, j'ai eu la chance d'être accueilli par les collègues de l'INRA (Marc Vandeputte) et de l'Ifremer (Béatrice Chatain), l'Ifremer et le Cirad étant les deux co-tutelles d'une Unité mixte de recherche (UMR) commune à cette époque (UMR Intrepid). C'est dans ce contexte très enviable que j'ai démarré mes recherches en aquaculture avec comme problématiques principales l'étude des composantes génétiques de la thermosensibilité des larves de tilapias (en lien avec la masculinisation des larves) et de l'adaptation à la salinité. Ces thématiques étaient très intéressantes, montrant les possibilités d'adaptation des animaux ainsi que leur plasticité phénotypique, et m'ont permis de comprendre les principaux aspects des conditions abiotiques de productions des poissons. Cependant, j'avais toujours en tête une question qui m'avait été posée lors d'un entretien de recrutement : Comment faire pour améliorer l'efficacité alimentaire chez les poissons ?

Après plusieurs restructurations de mon unité de recherche et profitant de mon expatriation au WorldFish en Malaisie, où je suis resté 4 ans (de 2013 à 2017), j'ai développé ce questionnaire autour des possibilités de sélection sur les critères de l'efficacité alimentaire en aquaculture. Ainsi, tout comme lors de ma thèse en aviculture, j'ai mis en place de nombreuses expérimentations permettant d'évaluer les composantes génétiques en lien avec l'efficacité alimentaire chez les tilapias. Ce sujet a fait l'objet de plusieurs années de recherches, que ce soit au cours de mon expatriation comme à mon retour, avec de nombreuses interactions encore une fois avec mes collègues de l'INRA (puis INRAE), de l'Ifremer ainsi qu'avec plusieurs instituts de recherches internationaux.

Pour moi, évaluer l'impact possible des résultats de mes recherches est prépondérant et c'est toujours avec cette vision que la génétique quantitative apparait pour moi comme un outil permettant d'améliorer le système (au sens large). Mes travaux de recherche ont toujours eu une vocation appliquée, et je ne souhaite pas être vu uniquement comme un « généticien » (sans aucune arrière-pensée péjorative, bien au contraire) mais plutôt comme un « phénotypicien » utilisant la génétique pour arriver à ses fins. Par la suite de ce rapport, je ne développerai donc pas de théories de génétique quantitative, mais j'illustrerai comment la durabilité des élevages peut être améliorée avec une approche de génétique quantitative. Après un rappel succinct de ce que j'entends par durabilité, je développerai les travaux menés en volailles et poissons dans cet objectif d'améliorer la durabilité des

élevages. Je continuerai par d'autres approches que je développe ou souhaiterai développer dans les années à venir en lien avec la durabilité. Mais tout d'abord, je vais rapidement présenter les modèles sur lesquels j'ai travaillé jusqu'à présent.

3. MES MODELES D'ETUDE

Mon modèle d'étude principal est le poulet. Evidemment, on pourrait se dire que je n'ai travaillé sur le poulet que pendant mon doctorat (de 2008 à 2011), mais depuis, j'ai la chance de travailler sur une espèce qui est souvent décrite comme « le poulet aquatique », c'est donc tout naturellement que je peux dire que je travaille sur le poulet, tout ça n'étant qu'une histoire d'environnement qui change ! Plus sérieusement, au cours de mes années de recherche, j'ai travaillé essentiellement sur le poulet et le tilapia, mais pas n'importe quel poulet, ni n'importe quel tilapia.

Concernant les poulets, j'ai eu la chance de pouvoir travailler et développer mes recherches sur des lignées sélectionnées de façon divergente sur leur capacité à digérer un blé connu pour sa faible digestibilité (le blé Rialto). L'énergie métabolisable apparente corrigée pour un bilan azoté nul (EMAn) était utilisé comme critère de sélection. Dans ce cadre, deux lignées de poulets avaient été développées, les bons digesteurs (D+, sélectionnés pour de fortes valeurs d'EMAn) et les mauvais digesteurs (D-, sélectionnés pour de faibles valeurs d'EMAn). Les écarts de digestibilité de l'aliment étaient déjà élevés à mon démarrage de thèse, avec environ 30% d'écart d'EMAn à la 6^{ème} génération de sélection (Carré et al., 2006). Au cours du projet COSADD, dont j'ai précédemment parlé, il avait été mis en évidence que la divergence d'efficacité digestive s'accompagnait d'une différence d'excrétion, avec les poulets D+ qui excrétaient environ 35% de moins de fientes que les poulets D-. C'est donc en utilisant ces deux lignées, très bon modèle en lien avec les capacités digestives, que j'ai pu développer de nombreux travaux concernant les possibilités de réduire les rejets par la sélection génétique chez les poulets.

Suite à ma thèse, je suis passé des plumes aux écailles, et plus spécifiquement sur deux espèces d'intérêt pour l'UMR Intrepid (Cirad-Ifremer) que j'ai rejoint en 2012, à savoir le bar Européen *Dicentrarchus labrax*, qui était le modèle de l'Ifremer, et le tilapia du Nil *Oreochromis niloticus*, qui était le modèle du Cirad. Ayant passé plusieurs années au WorldFish, j'ai eu la possibilité de travailler sur la souche de tilapia la plus connue et disséminée au monde, le tilapia GIFT (pour Genetically Improved Farmed Tilapia). Pour remettre les choses dans leur contexte (et pour les non spécialistes des poissons), le tilapia est le deuxième poisson le plus consommé au monde avec environ 4.8 millions de tonnes de production chaque année (FAO, 2021). Le tilapia GIFT (souche pure et dérivés) représente environ 50% de cette production mondiale de tilapia. C'est une souche synthétique sélectionnée depuis plus de 15 générations sur des critères de croissance par le WorldFish.

Après une période d'expatriation en Malaisie, j'ai souhaité à mon retour en France, continuer les travaux menés au WorldFish sur l'efficacité alimentaire des tilapias avec l'angle génétique, je n'ai pas eu d'autre choix que de prendre les seuls tilapias que j'ai pu récupérer, venant d'un élevage de Grande-Bretagne et initialement originaires d'Egypte, berceau de cette espèce. Pour des raisons de modalités administratives (Protocole de Nagoya et APA : accès et le partage des avantages des ressources génétiques) rendant le transfert de ressources génétiques très difficile entre la Malaisie et la France, je n'ai pas pu ramener de tilapias GIFT en France.

Globalement, je profite de ce paragraphe sur mes modèles d'étude pour remercier l'ensemble des personnes qui ont contribué à développer ces lignées. En effet, la mise en place de lignées sélectionnées est un travail de longue haleine, qui demande savoir-faire et attention. Sans la sélection

de ces lignées, sur lesquelles ma contribution a été finalement assez négligeable, de très nombreux travaux et résultats n'auraient pas pu être mis en évidence. J'ai donc été utilisateur-profiteur du développement de lignées à forte valeur ajoutée pour mes travaux de recherche, et c'est une vraie chance. Il est coûteux et chronophage de développer des lignées sélectionnées, puis de les conserver, et sans ce travail, en tant que généticien, les résultats que je vais présenter dans ce rapport seraient bien moindres.

4. LA DURABILITE DES ELEVAGES, POUR QUOI FAIRE ET COMMENT ?

La première question à se poser est de savoir ce qu'on entend par durabilité. Le Petit Larousse ne nous donne pas énormément d'informations, sa définition étant uniquement « caractère de ce qui est réalisé selon les critères du développement durable ». La définition du rapport Brundtland (1987) nous éclaire beaucoup plus : développement qui permet de « répondre aux besoins du présent sans compromettre la possibilité pour les générations à venir de satisfaire les leurs ». Ce rapport note l'interdépendance de trois critères, ou piliers, que sont les aspects économiques, environnementaux et sociaux dans le cadre du développement durable. C'est donc au travers de ces trois piliers (Figure 1) qu'il est nécessaire de travailler pour permettre un développement durable des élevages.

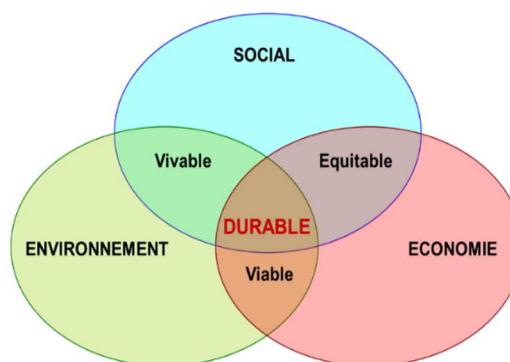


Figure 1 - Les trois piliers du développement durable

Jusqu'à récemment, la sélection génétique des animaux d'élevage n'avait comme cible que l'augmentation des rendements. Cependant, il est nécessaire maintenant de prendre en compte les questions de durabilité, que ce soit au niveau des impacts environnementaux, économiques et sociaux des élevages. Ce rapport s'inscrit donc dans une problématique globale de développement de systèmes d'élevages durables, tant au niveau avicole qu'aquacole. Sélectionner les animaux pour la durabilité des élevages est un objectif vaste et un grand nombre d'approches peuvent être envisagées. Je me suis essentiellement tourné vers les questions en lien avec l'efficacité alimentaire et la digestibilité de l'aliment par les animaux, qui permettent d'agir positivement sur ces trois piliers du développement durable. En effet, le point d'entrée des questions de digestibilité et d'efficacité alimentaire est l'aliment. Excepté dans certaines conditions d'élevages de poissons très extensives, l'aliment est un élément essentiel à la production animale. Au niveau économique, il représente une part très importante dans les coûts de production (50 à 70% des coûts totaux de production aquacoles sont dus à l'aliment). Au niveau environnemental, l'aliment pose de nombreuses questions, du fait de la mobilisation des ressources (énergie, machines, terres agricoles, engrais...Aubin et al., 2009) pour produire les aliments mais aussi du fait des rejets des animaux qui peuvent avoir des impacts très forts, entre autres sur les milieux aquatiques et les terres proches des élevages où l'épandage est réalisé. Enfin, la concurrence entre l'alimentation animale et humaine pose de nombreuses questions par rapport à notre sécurité alimentaire. La contribution de la génétique quantitative via le développement de lignées génétiquement améliorées pour ces caractéristiques de digestibilité et d'efficacité alimentaire est donc majeure pour permettre un développement durable de la production animale. Pour illustrer ce propos, Soleimani et Gilbert (2020) ont estimé par analyse de cycle de vie qu'un écart de 10% de l'efficacité alimentaire entre deux lignées de porcs sélectionnées pour leur efficacité alimentaire, induisait une réduction de 6 à 8 % des impacts environnementaux pour la lignée la plus efficace.

L'efficacité alimentaire est un caractère complexe influencé par un grand nombre de composantes physiologiques, incluant la consommation alimentaire (appétit, nombre et durée des), la digestibilité, le métabolisme basal (le turnover des protéines, le métabolisme tissulaire et le stress), les besoins d'énergie pour la croissance (rendements en muscle et en gras), les pertes endogènes de protéines ainsi que les pertes externes et l'activité physique (nage).

Dans ce rapport, je parlerai souvent d'efficacité alimentaire sans préciser quel est le caractère exact qui a été pris en compte. Il existe plusieurs estimations permettant d'évaluer ce que j'appelle pour simplifier « l'efficacité alimentaire ». Parmi ces estimations, la plus courante est l'indice de conversion (IC, aussi appelé indice de consommation). L'IC est le ratio entre la quantité d'aliment consommé par un animal sur une période de temps t et le gain de poids de cet animal sur le même pas de temps t . Le principal avantage de l'IC est qu'il est assez simple à comprendre et à visualiser, mais étant un ratio, il est toujours complexe de comprendre comment évolue ce caractère en fonction de chacune de ses deux composantes. En lien avec l'IC, il est aussi possible de travailler sur son inverse (ratio entre le gain de poids et la consommation alimentaire, noté FCE ensuite, pour Feed Conversion Efficiency), mais cela ne change pas le fait que c'est un ratio. Une autre estimation que j'utilise régulièrement est la consommation alimentaire résiduelle (RFI), qui est estimée comme la différence entre la consommation alimentaire observée et son estimation obtenue par régression linéaire prenant en compte la croissance et le poids métabolique des animaux. L'intérêt majeur de RFI par rapport à l'IC est que ce n'est pas un ratio, et qu'il est indépendant de la croissance des animaux. Enfin, le dernier critère sur lequel j'ai travaillé est le gain de poids résiduel, calculé de la même façon que le RFI mais en prenant en compte la consommation alimentaire et le poids métabolique des animaux dans le calcul de la croissance estimée. Cette estimation a l'avantage d'être indépendante de la consommation alimentaire, ce qui est intéressant lorsque l'on travaille avec des consommations alimentaires rationnés. L'amélioration de l'efficacité alimentaire d'un animal est associée à une réduction de l'IC (allant vers des valeurs les plus proches possible de 0), un RFI de plus en plus négatif (l'animal utilisant l'aliment consommé de mieux en mieux par rapport à la prédiction) et une augmentation du gain de poids résiduel (pour la même raison que pour le RFI, l'animal utilise de mieux en mieux l'aliment qu'il a consommé pour sa croissance par rapport à la prédiction).

Dans ce rapport, je présenterai dans un premier temps les travaux que j'ai menés sur les poulets avec l'objectif de réduire les rejets des animaux d'élevages via la sélection génétique, puis dans un second temps les recherches développées sur les poissons dans le but d'améliorer génétiquement l'efficacité alimentaire. Je terminerai par d'autres approches sur lesquelles j'ai travaillé permettant d'améliorer la durabilité des élevages sans relation avec l'efficacité alimentaire et la digestibilité. Dans ce rapport, j'ai identifié mes publications par des codes avec A pour Article publié, C pour Communication en conférence, O pour Ouvrage et enfin S pour les articles en cours de finalisation ou soumis.

5.1. REDUCTION DES REJETS CHEZ LES POULETS

5.1.1. POURQUOI VOULOIR REDUIRE LES REJETS ?

En considérant que les rejets correspondent à de l'aliment consommé non assimilé, on peut facilement dire que plus un animal rejette d'excréments et moins il est efficace pour digérer son aliment. Ainsi, réduire les rejets animaux aura un fort effet au niveau environnemental. En dehors des quantités très fortes de rejets qui sont épandues sur les terres agricoles¹, la concentration en certains éléments dans les rejets pose aussi de très nombreuses questions. Alors que les ruminants sont la plus grande source de rejets d'azote et de phosphore parmi les animaux d'élevages, les problèmes environnementaux liés à ces deux éléments concernent essentiellement les monogastriques (porcs et volailles) du fait de la forte concentration d'élevages dans certaines régions très ciblées, comme la Bretagne et les Pays-Bas en Europe ou encore certains états américains (Caroline du Nord, Arkansas..., Ferket et al., 2002; Meschy et al., 2008). Le développement rapide et l'intensification des productions de volailles ainsi que l'augmentation de la spécialisation et de la concentration d'élevages et de cultures dans certaines régions très différenciées a conduit à un fort export de nutriments des zones de productions végétales vers les zones de productions animales (Knowlton et al., 2004). En effet, depuis 1995, la majorité des élevages importent l'aliment utilisé pour les animaux (Lanyon and Thompson, 1996). Moins d'un tiers des céréales sont consommées dans la ferme où elles ont été produites (Sharpley, 1999). Cette évolution permet également d'avoir des élevages avicoles de grande taille sur des exploitations agricoles de surface réduite. Cette évolution de l'agriculture a donc induit une accumulation de phosphore dans le sol et l'eau de ces régions d'élevage. Cette concentration des élevages de monogastriques induit une augmentation de la quantité de rejets à épandre par hectare, alors que la surface moyenne des élevages avicoles est faible par rapport à la moyenne (Monteiro et al., 2010). La conséquence du déséquilibre entre les apports de fertilisants via les rejets et les besoins des cultures induit une forte pollution dans les zones d'élevages intensifs. Cette situation est d'autant plus contradictoire que les sols des régions céréalières réclament une supplémentation en phosphore minéral et en fertilisants chimiques azotés.

¹ C'est un problème du système actuel où les concentrations des élevages sont concentrés géographiquement avec une production élevée et une réduction des surfaces agricoles.

Il existe plusieurs méthodes pour réduire les rejets des poulets ; les pratiques d'élevage et la nutrition² font partie des premiers leviers utilisés par les entreprises d'alimentation et par les éleveurs. Les besoins en protéines sont généralement déterminés comme les niveaux d'apport permettant la croissance maximale ou le dépôt protéique le plus élevé (Tesseraud, 1995). Chez les poulets en croissance, la vitesse de synthèse des protéines augmente significativement avec le taux protéique de l'aliment jusqu'à environ 21 % (Urdaneta-Rincon and Leeson, 2004). Augmenter le taux protéique de l'aliment au-delà de ce seuil n'améliore pas l'accrétion des protéines (Urdaneta-Rincon and Leeson, 2004) et peut avoir des effets délétères sur la synthèse protéique (Tesseraud, 1995). Un autre levier correspond à l'utilisation d'animaux sélectionnés pour de faibles capacités d'excrétion. La capacité des volailles et des porcs à digérer leur aliment présente en effet une bonne variabilité génétique, pour peu que l'aliment donné aux animaux ne soit pas trop facile à digérer et sollicite les capacités digestives des animaux. Au début de mon doctorat (2008), l'amélioration génétique des caractères d'excrétion n'avait quasiment pas été étudié chez les poulets, excepté les premiers travaux réalisés dans le cadre du projet COSADD. L'hypothèse générale de ma thèse était donc qu'améliorer l'efficacité alimentaire des poulets permettrait de réduire l'impact de leur excrétion en quantité et qualité, ce qui aurait de fortes répercussions positives au niveau environnemental.

5.1.2. REDUIRE LES REJETS PAR SELECTION GENETIQUE, UN VRAI CHALLENGE

Il a longtemps été admis qu'à l'opposé de la consommation, de l'efficacité alimentaire et de l'utilisation d'énergie, la digestibilité ne dépendait pas de la génétique (Pym, 1990). Cependant, Mignon-Grasteau et al. (2004) ont estimé qu'avec un aliment difficilement digérable à base de blé, la digestibilité de l'énergie, mesuré par le critère de l'EMAn (énergie métabolisable apparente corrigée pour un bilan azoté nul) était fortement héritable chez les poulets de chair ($h^2 = 0.37$), ce qui n'est pas le cas lorsque les animaux sont nourris avec un aliment facilement digérable à base de maïs et de soja ($h^2 = 0.10$ à 0.15 , Ankra-Badu et al., 2010; Mignon-Grasteau et al., 2010a). C'est d'ailleurs en utilisant ce critère d'EMAn que la sélection divergente des D+ et D- (sélectionnés respectivement pour être des bons et des mauvais digesteurs) a été réalisée à l'URA (Unité de Recherche Avicole, devenue UMR BOA) avec l'appui technique de l'UE PEAT (Unité Expérimentale PEAT) de l'INRA de Tours-Nouzilly. La sélection divergente de poulets sur leur capacité à digérer un aliment à base de blé difficilement digestible, basée sur le critère de l'EMAn entre 20 et 23 jours d'âge a abouti à une valeur d'EMAn de 30 à 40 % plus élevée chez les bons digesteurs (D+) que chez les mauvais digesteurs (D-) après 7 générations de sélection. De plus, les D+ digèrent mieux les protéines et excrètent par conséquent moins d'azote que les D-. La sélection a aussi affecté la quantité de phosphore excrété, avec une réduction de près de 66 % chez les D+ par rapport aux D- (Mignon-Grasteau et al., 2010b). Bien que les D- consomment 18.5 % plus d'aliment que les D+, les différences de poids de fientes sèches rapporté à la consommation alimentaire sont toujours significatives, avec les D+ excréant 26.8 % de moins que les D- (Mignon-Grasteau et al., 2010b, C4).

Dans l'idée globale de durabilité des élevages et plus spécifiquement de réduction des impacts environnementaux, l'objectif de mon travail de thèse était de mettre en évidence les critères de sélection pertinents pour maîtriser l'excrétion des poulets de chair, en termes de quantité comme de

² Prenant en compte les quantités de chaque matière première/nutriment mais aussi la disponibilité des nutriments en fonction des matières premières incluses dans l'aliment.

composition, soit par une sélection directe sur les caractères de rejets, soit par une sélection indirecte sur l'efficacité digestive. Les lignées divergentes D+ et D- étaient donc un outil parfait pour ce travail. Dans un premier temps, il était nécessaire d'estimer les paramètres génétiques des caractères liés aux rejets (en termes de quantité comme de qualité) et à l'efficacité alimentaire pour évaluer s'ils pourraient être améliorables génétiquement. C'est dans cet objectif que j'ai élevé plus de 600 poulets en cages individuelles. Pour chaque animal, de nombreux caractères ont été mesurés, incluant des quantités de fientes fraîches et sèches, des quantités d'azote et de phosphore excrétés et des mesures d'efficacité digestive : l'indice de conversion (IC), la consommation alimentaire résiduelle (RFI) et l'EMAn, critère de sélection des lignées D+ et D-. Au niveau des rejets, j'ai pu mettre en évidence de fortes différences entre les deux lignées D+ et D- de 8^{ème} génération de sélection divergente. Quel que soit le caractère étudié, les D+ consommaient et excrétaient significativement moins que les D- alors qu'ils grandissaient aussi vite (**A2, C2, C3**). De la même façon, les taux d'excrétion d'azote et de phosphore dans les rejets étaient plus faibles chez les D+ que chez les D-, impliquant une meilleure digestion d'azote et de phosphore chez les D+. Pour illustrer ce propos, les quantités d'azote et de phosphore excrétées relativement aux quantités consommées étaient respectivement 34.9 et 19% plus faibles chez les D+ que chez les D-. Les poulets D+ avaient aussi un EMAn 33.5% plus élevé, un poids en fin d'expérimentation 14.5% plus élevé (BW23) et un IC 36.8% plus faible que les poulets D-. Au niveau des paramètres génétiques, j'ai pu montrer que ces caractéristiques d'excrétion étaient modérément héritables (h^2 comprise entre 0.15 et 0.3 pour la plupart des caractères), impliquant de fortes possibilités d'améliorations (**A2, C2, C3**). Les caractères d'excrétion montrant entre eux de fortes corrélations génétiques, il était possible d'utiliser uniquement un critère pour améliorer toutes les caractéristiques d'excrétion. Au cours de cette expérience, j'ai aussi estimé les paramètres génétiques des caractères de consommation et d'efficacité alimentaire, à savoir la consommation alimentaire, l'EMAn, l'IC et le RFI, montrant des héritabilités modérées à élevées (comprises entre 0.21 et 0.47 ; **A3**) en accord avec les études précédentes sur ces caractères chez ces lignées divergentes nourries avec un aliment difficilement digérable. Les caractères d'excrétion montraient des corrélations similaires et élevées avec l'EMAn et l'IC³ (Tableau 1). Contrairement à ces deux derniers caractères, le poids mesuré en fin d'expérience (à 23 jours d'âge), le gain de poids (BWG) et la consommation alimentaire résiduelle (RFI) étaient bien moins corrélés avec les caractères d'excrétion. Grâce à ces résultats, j'ai pu estimer la réponse théorique à la sélection génétique directe et indirecte. Cela a permis de mettre en évidence que dans l'objectif de réduire les rejets, une sélection génétique indirecte sur les caractères de digestibilité tel que l'EMAn pourrait avoir plus d'impact qu'une sélection directe sur ces caractères d'excrétion. De plus, une sélection indirecte sur les critères d'efficacité alimentaire (IC ou RFI) induirait une réponse moins élevée sur la réduction de l'excrétion des poulets que la sélection sur l'EMAn. Ce travail a été le premier à estimer les paramètres génétiques de caractères d'excrétion chez des poulets en croissance et les corrélations avec les caractères de performances (gain de poids et IC). Bien que le nombre d'animaux ait été relativement faible pour une étude génétique (630 poulets au total), cela permettait d'avoir de relativement bonnes estimations et de pouvoir évaluer les meilleurs schémas de sélection dans l'objectif de réduire les rejets et donc l'impact environnemental de la production avicole.

³ Mais avec des signes inverses, ce qui était attendu étant donné que le meilleur IC est le plus faible alors que le meilleur EMAn est le plus élevé

Tableau 1 - Corrélations génétiques (\pm erreurs standard) entre les caractères d'excrétion et les performances des poulets

Caractère ¹	CUD-MS	PEF/BW	PES/BW	PEF/CA	NE/NI	PE/PI
BW23	0.16 \pm 0.06	-0.16 \pm 0.21	-0.20 \pm 0.15	0.44 \pm 0.16	-0.19 \pm 0.12	0.03 \pm 0.19
BWG	0.21 \pm ne	-0.28 \pm ne	-0.29 \pm ne	0.02 \pm ne	-0.37 \pm ne	-0.42 \pm 0.15
CA	-0.75 \pm ne	0.58 \pm ne	0.73 \pm ne	0.41 \pm ne	0.45 \pm ne	0.20 \pm 0.14
IC	-0.98 \pm 0.01	0.99 \pm 0.03	0.92 \pm 0.05	0.76 \pm ne	0.95 \pm ne	0.66 \pm 0.11
EMAn	0.99 \pm 0.00	-0.97 \pm 0.04	-0.92 \pm 0.03	-0.66 \pm 0.07	-0.99 \pm 0.01	-0.64 \pm 0.07
RFI	-0.64 \pm ne	0.91 \pm ne	0.88 \pm ne	0.38 \pm 0.15	0.37 \pm 0.09	0.08 \pm 0.14

¹CUD-MS : coefficient d'utilisation digestive de la matière sèche ; PEF/BW et PES/BW : poids d'excréta frais et sec rapporté au poids des animaux mesurés à 23 jours d'âge ; PEF/CA : poids d'excréta frais sec rapporté à la consommation alimentaire ; NE/NI et PE/PI : ratio des quantité d'azote et de phosphore excrété sur ingéré ; BW23 : poids corporel à 23 jours d'âge ; BWG : gain de poids entre 17 et 23 jours d'âge ; CA : consommation alimentaire entre 17 et 23 jours d'âge ; IC : indice de conversion entre 17 et 23 jours d'âge ; EMAn : énergie métabolisable apparente pour un bilan azoté nul mesuré entre 17 et 23 jours d'âge ; RFI : consommation alimentaire résiduelle mesurée entre 17 et 23 jours d'âge. Ne : non estimable. Plusieurs caractères présentant de très fortes corrélations génétiques, la convergence du modèle a été plus complexe à obtenir pour certaines analyses et les estimations des écart-types n'ont pas toujours été possibles.

Le fait que les D+ montraient une meilleure utilisation digestive de la matière sèche (CUD-MS) et une meilleure efficacité alimentaire par rapport aux D- m'a permis de penser à l'existence de différences dans la morphologie du tractus digestif, en accord avec des précédents travaux ayant montré que l'EMAn étant phénotypiquement positivement corrélé avec le poids du gésier (partie distale de l'estomac chez les oiseaux) relatif au poids vif chez les D+ ($\rho = 0.45$) et négativement corrélé avec le poids relatif de l'intestin grêle chez les D- ($\rho = -0.35$, Mignon-Grasteau et al., 2010b). C'est avec cette idée que j'ai estimé les paramètres génétiques des caractéristiques morphologiques du tractus gastro-intestinal chez les mêmes animaux que ceux étudiés pour les caractères d'excrétion (**A3**) et que j'ai réalisé une étude d'histologie du tractus digestif en comparant les D+ et les D- (**A1**).

Le tractus gastro-intestinal (TGI) des poulets est constitué de plusieurs parties, dont certaines m'ont plus particulièrement intéressées :

- ❖ le jabot (renflement de l'œsophage permettant de stocker des aliments)
- ❖ le proventricule (première partie de l'estomac des oiseaux qui peut être caractérisé comme l'estomac glandulaire, où sont sécrétées de nombreuses enzymes digestives et des acides aidant à la dégradation des nutriments et permettant le début de la digestion chimique des aliments)
- ❖ le gésier (seconde partie de l'estomac, appelé aussi estomac musculaire, permettant la poursuite de la digestion chimique et assurant la digestion mécanique du digesta par broyage)
- ❖ l'intestin grêle, qui est divisible en trois parties :
 - le duodénum (première portion de l'intestin qui fait suite au gésier où se déversent les sucs pancréatiques et biliaires)
 - le jéjunum (de la portion distale de l'anse duodénale jusqu'au diverticule de Meckel)
 - l'iléon (du diverticule de Meckel jusqu'à la jonction iléocœcale).

L'intestin grêle est le site majeur d'absorption des nutriments. Cependant, selon le type de nutriment, l'absorption sera plus ou moins efficace en fonction du segment considéré. Au cours de cette expérimentation, j'ai donc disséqué l'ensemble des poulets D+ et D- pour lesquels j'avais des données d'excrétion et de performances afin d'évaluer les paramètres génétiques de ces caractères morphologiques et les corrélations génétiques avec les caractères d'excrétion et de performances (**A3**). L'effet lignée était significatif pour tous les caractères morphologiques, excepté pour le poids relatif du jabot⁴. Les D+ (meilleurs digesteurs) avaient un proventricule et un gésier plus développé que les D- (21.9 et 34% de différences entre les deux lignées, respectivement). A l'inverse, le foie et l'intestin (poids relatif, longueur relative et densité) étaient plus développés chez les D-. De plus, ces caractères de morphologie du TGI étaient modérément à fortement héréditaires (excepté pour le proventricule et le foie), avec des héritabilités allant jusqu'à 0.53 ± 0.11 pour le poids relatif du gésier. Les poids relatifs du proventricule et du gésier étaient fortement corrélés ($r_g = 0.81$), tout comme les mesures des trois segments de l'intestin entre eux (corrélations génétiques comprises entre 0.62 et 0.93).

Ces corrélations génétiques ont permis de mettre en évidence des relations entre morphologie du TGI et les performances d'efficacité alimentaire des poulets (Tableau 2). L'EMAn était génétiquement corrélée avec le poids relatif des compartiments de la partie haute (proventricule et gésier) et basse du TGI (intestin) alors que RFI était principalement corrélé avec la partie haute du TGI et l'IC seulement

Tableau 2 - Corrélations génétiques (\pm erreurs standard) entre les caractères d'excrétion et la morphologie du TGI

<i>Caractère¹</i>	<i>CUD-MS</i>	<i>PEF/BW</i>	<i>PES/BW</i>	<i>PEF/CA</i>	<i>NE/NI</i>	<i>PE/PI</i>
<i>CW</i>	0.11 \pm 0.10	0.43\pm0.17	0.17 \pm 0.15	0.30 \pm 0.19	-0.11 \pm 0.13	0.02 \pm 0.09
<i>PRW</i>	0.63 \pm ne	-0.44 \pm 0.32	0.02 \pm 0.22	0.04 \pm 0.18	-0.12 \pm 0.19	0.36 \pm 0.18
<i>GZW</i>	0.43\pm0.15	0.01 \pm 0.20	-0.19 \pm 0.15	-0.14 \pm ne	-0.20 \pm 0.14	0.07 \pm 0.18
<i>DW</i>	-0.37\pm0.08	0.44\pm0.17	0.32\pm0.10	-0.02 \pm 0.15	0.42\pm0.10	0.20 \pm 0.15
<i>JW</i>	-0.66 \pm ne	0.65\pm0.10	0.50\pm0.11	0.17 \pm ne	0.72\pm0.08	0.63\pm0.12
<i>IW</i>	-0.75\pm0.07	0.73\pm0.10	0.44 \pm ne	0.47\pm0.15	0.70\pm0.06	0.76\pm0.11
<i>DL</i>	-0.03 \pm ne	0.02 \pm ne	0.17 \pm ne	-0.35 \pm 0.18	0.19 \pm ne	-0.09 \pm ne
<i>JL</i>	-0.06 \pm ne	-0.19 \pm 0.19	0.09 \pm 0.12	-0.25 \pm 0.19	0.25 \pm ne	0.17 \pm 0.17
<i>IL</i>	-0.01 \pm ne	-0.20 \pm ne	0.06 \pm 0.13	-0.31 \pm 0.19	0.08 \pm ne	0.07 \pm ne
<i>DD</i>	-0.35\pm0.08	0.43\pm0.16	0.10 \pm 0.12	0.48\pm0.15	0.28 \pm 0.10	0.33\pm0.15
<i>JD</i>	-0.41\pm0.08	0.59\pm0.15	0.25 \pm 0.12	0.42\pm0.14	0.32 \pm ne	0.39\pm0.14
<i>ID</i>	-0.52 \pm ne	0.68 \pm ne	0.27\pm0.13	0.72\pm0.13	0.50\pm0.10	0.57\pm0.13

¹CW : poids relatif du jabot ; PRW : poids relatif du proventricule ; GZW : poids relatifs du gésier ; DW : poids relatifs du duodénum ; JW : poids relatif du jéjunum ; IW : poids relatifs de l'iléon ; DL : longueur relative du duodénum ; JL : longueur relative du jéjunum ; IL : longueur relative de l'iléon ; DD : densité du duodénum ; JD : densité du jéjunum ; ID : densité de l'iléon ; CUD-MS : coefficient d'utilisation digestive de la matière sèche ; PEF/BW et PES/BW : poids d'excréta frais et sec rapporté au poids des animaux mesurés à 23 jours d'âge ; PEF/CA : poids d'excréta frais sec rapporté à la consommation alimentaire ; NE/NI et PE/PI : ratio des quantité d'azote et de phosphore excrété sur ingéré

⁴ Les caractères morphologiques sont toujours rapportés au poids vif des poulets lors de la mesure, d'où le fait qu'ils soient « relatifs ». Cette précision n'est parfois pas écrite dans le texte pour simplifier la lecture mais toujours prise en compte dans les calculs et estimations.

avec la partie basse. Par conséquent, pour améliorer les processus de digestion, il semblait plus pertinent de sélectionner les poulets sur l'EMAn plutôt que sur l'IC ou le RFI étant donnée l'importance de l'ensemble des compartiments du TGI dans les processus de digestion. La sélection sur l'EMAN a fortement impacté cette morphologie du TGI, les D+ montrant un développement plus fort du gésier permettant une meilleure digestibilité de certains nutriments comme les protéines et glucides (Mignon-Grasteau et al., 2010a). Un plus fort développement de la partie haute du TGI (proventricule et gésier) induit une amélioration des processus de digestion par l'amélioration du broyage des aliments par le gésier, de plus fortes sécrétions d'acides et d'enzymes digestives par le proventricule. Les différences au niveau de l'intestin étaient aussi notables, avec des D- (moins efficaces) ayant un intestin plus dense et plus lourd que les D+.

Pour en revenir aux rejets, et plus spécifiquement aux liens entre la morphologie du TGI et les caractéristiques d'excrétion, j'ai estimé les corrélations génétiques entre ces caractères et mis en évidence que tous les caractères morphologiques du TGI étaient corrélés avec les caractères d'excrétion. Le coefficient d'utilisation digestive de la matière sèche (CUD-MS) était positivement corrélé avec les poids relatifs du proventricule et du gésier, et négativement avec les poids relatifs et la densité des trois segments intestinaux. Les ratios d'excrétion d'azote et de phosphore étaient corrélés positivement avec les poids relatifs de jéjunum et iléon. De plus, les quantités de fientes fraîches et sèches montraient globalement de fortes corrélations positives avec les poids relatifs et densités des segments intestinaux. J'ai pu conclure de ces résultats qu'un gésier et proventricule développés pourraient conduire à une plus grande accessibilité des nutriments dans l'intestin et par conséquent, une meilleure efficacité de digestion n'impliquant qu'un relativement faible développement de l'intestin.

Afin de préciser ces différences de morphologie au sein de ces deux lignées, j'ai étudié la structuration de l'intestin des deux lignées, ce qui a été l'objet des stages de Charlotte Jeulin (LicencePro) et Charlotte Martin (Master2) que j'ai co-encadrées avec mes encadrantes de thèse. Une étude histologique (Figure 2) des trois segments intestinaux (duodénum, jéjunum et iléon) des D+ et des D- a été réalisée et nous avons pu mettre en évidence de très fortes différences entre les deux lignées (**A1**). Les poulets D- présentaient des villosités intestinales plus longues et plus larges que les D+, ce qui était plus fortement visible au niveau du jéjunum (14 à 16%). De la même façon, les cryptes étaient 10 à 15% plus profondes dans les intestins des D- que des D+. Enfin, les couches musculaires de l'intestin étaient significativement plus épaisses dans le jéjunum et l'iléon des D- que des D+. Cet effet lignée était significatif quel que soit le caractère mesuré, les D- montrant une augmentation de leur capacité d'absorption. Ce travail de morphologie fine de l'intestin a permis de mieux visualiser l'impact fort de la sélection divergente sur l'EMAn des D+ et D-. Du fait des modifications de la morphologie du gésier et du proventricule, il est possible de penser qu'une adaptation au niveau intestinal a eu lieu chez les D- pour compenser la relativement faible fonctionnalité du couple proventricule-gésier chez ces poulets.

La sélection divergente ayant fortement modifié la morphologie du TGI, je me suis ensuite demandé quel était l'impact de cette sélection sur plusieurs caractéristiques métaboliques des poulets (**A5**). En utilisant les mêmes animaux que ceux utilisés pour les estimations des paramètres génétiques des caractères d'excrétion et de morphologie du TGI, j'ai évalué sur les 630 poulets D+ et D- les dépôts protéiques et lipidiques (en mesurant les rendements en gras et filets), la minéralisation osseuse, le développement des tibias ainsi que la production de chaleur (mesurée par la température corporelle

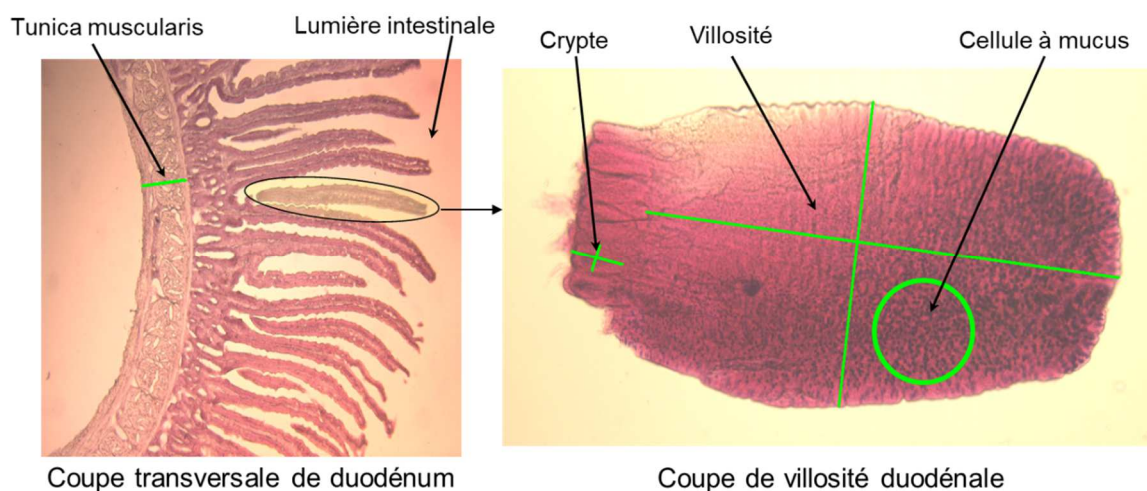


Figure 2 - Photographies de la partie musculuse de la paroi intestinale (la tunica muscularis) qui permet les contractions de l'intestin (à gauche) et à un niveau plus fin, d'une villosité (lieu d'échange entre les nutriments et l'organisme) réalisée par microscopie électronique.

Les cryptes permettent le renouvellement cellulaire des villosités et les cellules à mucus sont des cellules sécrétrices de mucus protégeant la paroi intestinale et permettant un meilleur passage du bolus dans la lumière intestinale.

de poulets à jeun puis nourris). Les principaux résultats étaient les suivants :

- Les D+ et D- ne montraient pas de différences de rendement en filets et la corrélation génétique entre ce rendement et l'EMAn était très faible ($r_g=0.05$). Etant donné que la rétention d'azote était modifiée entre les deux lignées, cela signifiait la présence de modifications des processus digestifs. De plus, les D+ étaient 15% plus gras au niveau abdominal que les D-.
- Les mesures de température corporelle ont permis de montrer que les taux métaboliques n'étaient pas significativement différents entre les deux lignées (aucune différence de température et absence de corrélation avec l'EMAn). Les besoins d'énergie pour la maintenance basale étaient équivalents pour les deux lignées. Les héritabilités de ces caractères de températures étaient assez faibles (0.12 à 0.13) probablement du fait que ces caractères sont fortement régulés chez les poulets⁵ et sont donc très peu variables (CV de la température à jeun égal à 1% dans cette étude).
- Le phosphore étant un des constituants majeurs des os, il était important d'évaluer l'impact de la sélection sur l'EMAn sur ces caractéristiques osseuses chez les deux lignées divergentes. La plupart des caractères mesurés au niveau des os étaient significativement différents entre D+ et D- et fortement héritables (h^2 comprise entre 0.38 et 0.77). Les D+ avaient des os plus petits, mais plus épais et denses que les D-, illustrant une moins bonne rétention et biodisponibilité du phosphore chez les D-. Cependant, bien que des relations directes avec l'EMAn n'aient pas pu être mises en évidence (corrélations génétiques faibles et généralement non significatives entre les caractéristiques osseuses et l'EMAn), les corrélations

⁵ Les poulets, à l'inverse des poissons dont je parlerai plus tard dans ce rapport, sont des animaux homéothermes qui régulent leur température.

phénotypiques pouvaient suggérer un lien indirect entre ces caractères (relation visible uniquement chez les D-).

En lien avec l'efficacité alimentaire, les estimations de réponses à la sélection pour les caractères métaboliques mettaient en évidence qu'une sélection sur l'EMAn ou l'IC aurait moins de conséquences au niveau métabolisme qu'une sélection sur le RFI, ce qui permettait de conclure de l'intérêt pour la production d'une sélection sur l'EMAn ou l'IC. En considérant les corrélations génétiques entre EMAn et CUD-MS et ces mesures métaboliques, sélectionner les animaux dans le but de réduire les rejets n'aurait que très peu d'impact sur les caractéristiques métaboliques malgré les relations entre l'excrétion et le métabolisme osseux. Ceci semble cohérent avec le fait que l'EMAn est un critère de digestibilité dans lequel n'entrent pas en compte des caractéristiques métaboliques.

Il est important de noter que l'ensemble de ces travaux avaient été réalisés sur des poulets de 23 jours d'âge, les poulets ne pesaient alors qu'environ 450g alors que le poids commercial de 2 kg est atteint vers 7 semaines sur ces lignées (poulets de type « certifié ») et que ces résultats n'étaient donc valides qu'à ce seul âge. Il était donc nécessaire, dans un objectif d'application de ces caractères dans les schémas de sélection par les sélectionneurs privés, de prolonger les études jusqu'à l'âge commercial, pour avoir une évaluation des possibilités de réduction des rejets sur l'ensemble du cycle de production. J'ai donc mis en place une étude de cinétique (de l'éclosion jusqu'à l'âge d'abattage commercial des poulets) des caractères d'excrétion et de morphologie du TGI, très impactés par la sélection divergente. J'ai souhaité ajouter à cette comparaison temporelle la lignée commerciale utilisée à l'origine de la sélection divergente qui a servi de témoin afin de tester l'impact de la sélection divergente (**A4, C1**). Sur l'ensemble de la période d'élevage (jusqu'à 53 jours d'âge), les D+ avaient excrété moins de fientes fraîches et sèches que les D- (56 et 61 % respectivement) et que les poulets commerciaux (6 et 26% respectivement). De la même façon, les taux d'excrétion d'azote et de phosphore étaient significativement plus faibles chez les D+ que chez les D- (13 à 30%) et les témoins commerciaux (12 à 19%) quel que soit l'âge pris en compte. Au niveau des caractéristiques morphologiques, le gésier était déjà significativement plus développé chez les D+ à 7 jours d'âge. A l'abattage, les rendements en filet et en gras abdominal ainsi que la couleur des filets n'étaient pas différents entre les D+ et les témoins, alors que les D- avaient plus de gras abdominal que les autres lignées. Par ce travail, j'ai pu montrer l'intérêt de la sélection sur l'amélioration de l'EMAn dans l'objectif de réduire les rejets chez les poulets, que ce soit au niveau des quantités de rejets mais aussi au niveau de la qualité, avec une augmentation de rétention en azote et phosphore chez les animaux sélectionnés pour une forte valeur d'EMAn, cela sans impacter sur les rendements, qui sont un des principaux critères de sélection en production avicole.

En conclusion de ce travail sur les volailles, j'ai pu mettre en évidence les possibilités de sélection génétique dans le but de maîtriser, voire réduire, les rejets chez les poulets de chair, caractériser des relations fortes au niveau physiologique et estimer l'impact que pourrait avoir une telle sélection sur les caractéristiques d'intérêt de la filière avicole. Ce travail a permis de mettre en évidence l'importance potentielle de la sélection génétique dans les processus d'amélioration de la durabilité des élevages avicoles.

5.2. AMELIORATION DE L'EFFICACITE ALIMENTAIRE CHEZ LES POISSONS

5.2.1. DES POULETS TERRESTRES AUX POULETS AQUATIQUES

Suite à mon travail de thèse et en lien direct avec les ambitions du Cirad où j'ai été recruté en 2012, j'ai développé la thématique des possibilités d'amélioration de l'efficacité alimentaire par sélection génétique chez les tilapias. Ce travail a été mis en place lors de mon expatriation au WorldFish en Malaisie. Au cours de discussions avec plusieurs collègues, il m'est apparu essentiel de trouver des moyens pour mesurer précisément la consommation alimentaire des poissons avec l'objectif d'inclure ces critères d'efficacité alimentaire dans les schémas de sélection. L'amélioration de l'utilisation de l'aliment est un levier d'action majeur pour permettre d'améliorer la durabilité des élevages aquacoles. Le coût de l'aliment représente 30 à 70% des coûts de productions totaux des élevages (en systèmes intensifs). Chez le saumon Atlantique (*Salmo salar*) par exemple, une amélioration de 2 à 5 % de l'efficacité alimentaire permettrait de réduire de 35.2 à 87.8 millions d'euros les coûts de production annuels au niveau mondial en ayant un prix d'aliment à 1.11 dollar/kg (A11). De plus, l'aliment aquacole a un fort impact environnemental. En effet, il a été estimé par Analyse du Cycle de Vie que l'aliment, de par sa production et sa consommation, représentait 96 à 100% du potentiel d'eutrophisation, 32 à 86 % de l'impact sur le changement climatique et 29 à 80% de l'acidification des fermes aquacoles (Aubin et al., 2009). Enfin, au niveau social, il existe une compétition entre les ingrédients utilisés pour l'alimentation des poissons et l'aliment pour l'humain, causant de nombreuses questions sur l'impact de l'aquaculture sur la sécurité alimentaire humaine (Troell et al., 2014). C'est donc tout naturellement que pour augmenter la durabilité des élevages aquacole j'ai décidé de développer cette thématique d'amélioration de l'efficacité alimentaire. J'ai essentiellement développé ce travail chez le tilapia du Nil, *Oreochromis niloticus*. Le tilapia n'est pas un poisson très connu en France, car très peu consommé. Par contre, au niveau mondial, c'est le second poisson le plus consommé après les carpes chinoises (FAO, 2021). Sa croissance rapide (le « poulet aquatique » porte bien son nom) et son adaptation à de très nombreux environnements d'élevage permettent une production rapide et relativement peu coûteuse. C'est par conséquent un poisson rentable à produire, peu cher, que l'on retrouve dans l'ensemble des pays en développement (Asie du Sud-Est et Afrique notamment). C'est donc pour le Cirad l'un des meilleurs modèles de poisson. De plus, mon expatriation au WorldFish m'a permis d'avoir accès à la souche améliorée GIFT (Genetically Improved Farmed Tilapia) qui est sélectionnée depuis plus de 15 générations sur les critères de croissance par le WorldFish (Ponzoni et al., 2011). Cette souche de tilapia représente autour de 50% des tilapias consommés au monde (soit en lignée pure, soit en lignée dérivée de GIFT, Benzie, comm. pers.). C'est donc en utilisant la souche GIFT que j'ai développé de nouvelles approches dans l'objectif de mettre en place les critères d'efficacité alimentaire dans les schémas de sélection aquacoles.

5.2.2. COMMENT MESURER L'EFFICACITE ALIMENTAIRE DES POISSONS ?

Les critères d'efficacité alimentaire n'ont jusqu'à présent pas été mis en place dans les schémas de sélection aquacole, pour la simple raison qu'il est très (trop ?) complexe de mesurer la consommation alimentaire individuelle de chaque poisson alors que ces poissons sont élevés en groupe. J'ai donc en premier lieu réalisé un travail bibliographique pour essayer d'avoir une idée précise de ce qui avait été fait auparavant sur les méthodologies mises en place pour mesurer la consommation alimentaire

individuelle mais aussi sur de potentiels caractères corrélés génétiquement avec la consommation ou l'efficacité alimentaire. Ce travail de synthèse (**A11**) a été particulièrement important pour me permettre de mieux connaître ce sujet chez les poissons et pour me donner des nouvelles idées à développer. J'ai pu mettre en évidence le fait qu'aucune méthode de mesure de la consommation alimentaire individuelle n'était satisfaisante et toutes avaient de forts points négatifs. Parmi ces méthodes de mesures, la méthode des rayons X m'a particulièrement intéressé car c'était la seule qui avait permis de mesurer la consommation de poissons élevés en groupes (Kause et al., 2006). En effet, les principales études sur l'efficacité alimentaire des poissons avaient été réalisées en utilisant des aliments spécifiques dans lesquels étaient incluses des petites billes de verre radio-opaques visibles aux rayons X. Après avoir consommé cet aliment spécifique, les poissons étaient anesthésiés puis passés aux rayons X et le nombre de billes radio-opaques était compté, permettant d'avoir une estimation fine de la consommation alimentaire individuelle. Malheureusement, cette méthode pose de nombreuses questions. Les poissons doivent être anesthésiés lors du passage aux rayons X, et une période de 2 à 3 semaines de rétablissement entre deux anesthésies est nécessaire. De plus, les poissons montrent une très forte variabilité inter-journalière de leur consommation alimentaire, ce qui fait que la répétabilité de la mesure de consommation par rayons X est très faible ($r = 0.09$ à 0.32 , Grima et al., 2008; Kause et al., 2006).

Une seconde méthode mise en place était l'utilisation d'aquariums individuels où chaque poisson était élevé de façon isolée. C'est la technique que j'avais utilisée lors de ma thèse sur les poulets⁶, mais qui ne me convenait pas ici étant donné les fortes interactions sociales existantes entre les tilapias, connus au dire de nombreux experts pour être des poissons particulièrement sociaux. J'ai donc développé une méthode permettant de suivre la consommation alimentaire d'un petit groupe de poissons (10 à 15 poissons) identifiables individuellement et de façon visible, élevés en aquariums et filmés pendant les repas sur plusieurs jours successifs. En nourrissant les poissons granulé par granulé, il était ensuite possible de compter le nombre de granulés consommés par chaque poisson individuellement. Cette technique, bien que très chronophage pour l'analyse des vidéos, montrait une très bonne répétabilité (supérieure à 95%) à partir de 11 repas mesurés et a permis de mesurer la consommation alimentaire des tilapias et d'estimer précisément leur efficacité alimentaire individuelle (**A10**).

Chaque espèce de poisson ayant des systèmes d'élevage et des comportements spécifiques, il me paraissait intéressant de creuser les aspects multi-spécifiques en essayant de trouver des caractéristiques communes à plusieurs espèces en parallèle. C'est dans ce sens que j'ai développé le projet Festin déposé à l'ANR en partenariat avec l'INRA (travaillant sur la truite), l'Ifremer (travaillant sur le bar) et l'Université de Montpellier pour des analyses transcriptomiques. La première année, ce projet n'était resté qu'à l'étape de « concept note », n'ayant pas atteint la deuxième étape de sélection des projets, mais après redéfinition et précision, nous avons pu aller en deuxième étape la deuxième année de dépôt, avec le projet FestinS. Malheureusement, malgré des avis tous très positifs des relecteurs, l'ANR n'a pas souhaité financer ce projet, n'ayant pas compris l'intérêt du travail multi-spécifique. Malgré cela, et grâce au soutien financier du WorldFish, j'ai mis en place au WorldFish une grande partie des travaux que j'avais prévu de faire dans ce projet ANR, excepté les analyses transcriptomiques.

⁶ En cages individuelles, pas en aquariums...

5.2.3. PARAMETRES GENETIQUES DE L'EFFICACITE ALIMENTAIRE DES TILAPIAS

Afin d'évaluer la possibilité d'inclure les caractéristiques d'efficacité alimentaire dans les schémas de sélection, le premier but à atteindre était d'estimer les paramètres génétiques de ces caractères. Un caractère non héritable ou négativement corrélé avec d'autres caractères très recherchés (tels que les caractères de croissance) n'est en effet pas un bon caractère à inclure dans les schémas de sélection génétique. J'ai donc mis en place une expérimentation sur plus de 1000 tilapias issus de 40 familles de plein-frères. Ces poissons ont été mesurés pour de nombreux caractères, dont la consommation alimentaire par la méthode d'analyses vidéos que j'ai développée. Après de très longues heures d'analyses vidéos (2 aquariums par famille, soit 80 aquariums au total, nourris pendant 13 repas chacun, soit un total de 1040 films à analyser), j'ai ensuite pu estimer les paramètres génétiques des critères d'efficacité alimentaire (Tableau 3 ; **A13, C10**). Globalement, les caractères de consommation et d'efficacité alimentaire montraient une bonne variabilité et étaient héritables (h^2 comprises entre 0.32 et 0.5). Il est intéressant de noter que ces estimations d'héritabilité étaient assez similaires à celles trouvées chez les poulets au cours de ma thèse⁷. De plus, j'ai pu montrer que l'IC et le RFI, les deux critères d'efficacité alimentaire que j'avais estimés, n'étaient pas significativement génétiquement corrélés avec les critères de croissance, et par conséquent, que la sélection sur la croissance n'améliorait pas l'efficacité alimentaire des tilapias GIFT. Par contre, j'ai trouvé de fortes corrélations

Tableau 3 - Estimations (\pm erreur standard) des héritabilités (diagonale surligné en gris), des corrélations génétiques (au-dessus de la diagonale) et des corrélations phénotypiques (en-dessous de la diagonale) pour les caractères mesurés

	<i>Caractères de croissance et de consommation alimentaire</i>							<i>Caractères d'efficacité alimentaire</i>	
Caractères ¹	BWi	BWf	TGC.PERTE	TGC.COMP	BWG	TGC.CA	CA	IC	RFI
<i>Caractères de croissance et de consommation alimentaire</i>									
BWi	0.65 \pm 0.11	0.99 \pm 0.01	0.08 \pm 0.26	ne	0.86 \pm 0.08	0.33 \pm 0.26	0.77 \pm 0.08	0.11 \pm 0.21	0.01 \pm 0.18
BWf	0.95	0.60 \pm 0.11	-0.01 \pm 0.25	ne	0.93 \pm 0.04	0.47 \pm 0.21	0.77 \pm 0.08	0.08 \pm 0.22	0.07 \pm 0.19
TGC.PERTE	0.03	0.02	0.23 \pm 0.12	0.15 \pm 0.29	-0.18 \pm 0.29	-0.46 \pm 0.41	0.46 \pm 0.24	0.80 \pm 0.25	0.70 \pm 0.22
TGC.COMP	0.80	0.80	0.07	0.22 \pm 0.06	0.70 \pm 0.17	0.73 \pm 0.26	0.55 \pm 0.15	0.18 \pm 0.22	0.19 \pm 0.23
BWG	0.63	0.85	-0.02	0.64	0.27 \pm 0.08	0.75 \pm 0.14	0.62 \pm 0.13	-0.07 \pm 0.24	-0.14 \pm 0.22
TGC.CA	0.26	0.54	-0.03	0.41	0.88	0.10 \pm 0.06	0.25 \pm 0.26	-0.29 \pm 0.28	-0.30 \pm 0.25
CA	0.6	0.69	0.05	0.52	0.67	0.53	0.45 \pm 0.09	0.67 \pm 0.15	0.63 \pm 0.12
<i>Caractères d'efficacité alimentaire</i>									
IC	-0.11	-0.25	0.09	-0.19	-0.46	-0.55	0.26	0.32 \pm 0.11	0.97 \pm 0.03
RFI	-0.17	-0.18	0.09	-0.18	-0.22	-0.19	0.46	0.83	0.50 \pm 0.10

BWi et BWf : poids vif au début et à la fin de la période de mesure de la consommation alimentaire, respectivement; TGC.PERTE : perte de poids durant la période de jeun estimé par le coefficient de croissance thermique (prenant en compte les caractéristiques de température de l'eau) pendant cette période de jeun; TGC.COMP : gain de poids durant la période de réalimentation estimé par le coefficient de croissance thermique (prenant en compte les caractéristiques de température de l'eau) pendant cette période ; BWG: gain de poids pendant la période de mesure de la consommation alimentaire; TGC.CA: coefficient de croissance thermique pendant la période de mesure de la consommation alimentaire; CA: consommation alimentaire ; IC : indice de conversion pendant la période de mesure de la consommation alimentaire; RFI : consommation alimentaire pendant la période de consommation alimentaire.

⁷ Ce qui justifie d'autant plus l'appellation de « poulet aquatique » du tilapia

génétiques entre les caractères d'efficacité alimentaire et la perte de poids lorsque les poissons étaient à jeun pendant plusieurs jours (TGC.perte dans le Tableau 3), caractère qui montrait une héritabilité modérée ($h^2=0.23$). Je reviendrai plus tard dans ce rapport sur ce caractère de perte de poids au jeûne qui a souvent posé question.

5.2.4. MAIS EN PRATIQUE, PEUT-ON INCLURE CES CARACTERES DANS LES SCHEMAS DE SELECTION ?

Cette méthode d'analyses vidéos a permis de mesurer la consommation alimentaire des poissons pendant une période d'une semaine et de mettre en évidence les paramètres génétiques des caractères d'efficacité alimentaire à une période spécifique du développement des poissons. En effet, plusieurs raisons nous ont conduit à travailler uniquement sur des poissons juvéniles. D'une part, au niveau logistique, les juvéniles étant par définition plus petits, ils mangent moins de granulés et par conséquent, les repas sont moins longs et les analyses de même. D'autre part, au niveau biologique et comportemental, les tilapias en âge de se reproduire (vers 50g) sont des poissons très agressifs les uns envers les autres, il y a donc une augmentation nette des comportements agressifs et de fortes possibilités d'avoir de nombreux morts dans les aquariums. Cependant, en termes de quantité, l'aliment est principalement consommé lorsque les animaux sont les plus âgés (ils consomment plus d'aliment mais ont des vitesses de croissance plus faibles que les poissons juvéniles en croissance). Il était donc essentiel d'évaluer les relations existantes entre des mesures d'efficacité alimentaires réalisées à des jeunes stades de développement et à des stades plus âgés. Cette étude a été l'une des premières réalisées par Charles Rodde, doctorant que j'ai encadré (initialement dirigé par Béatrice Chatain de l'Ifremer puis par David McKenzie du CNRS) et qui a soutenu sa thèse fin 2020. L'objectif était d'évaluer la possibilité que la mesure de l'IC à un stade juvénile soit un bon prédicteur de l'IC des poissons pendant toute la période d'élevage, impliquant qu'une sélection génétique à un stade juvénile permettrait d'améliorer le caractère sur l'ensemble de la période d'élevage. Au cours de cette étude, nous avons élevé 30 tilapias mâles de 36 à 260g de poids moyen et avons suivi les caractéristiques de croissance et d'efficacité alimentaire tout au long des 210 jours de l'expérimentation (A15). Etant donné la complexité du phénotypage, les analyses ont été réalisées au niveau phénotypiques uniquement, il aurait trop chronophage de réaliser une étude génétique. De plus, pour cette étude, les poissons étaient élevés en aquariums isolés pour ne pas avoir trop de comportements d'agressivité ni de reproduction entre les poissons. Les poissons étaient nourris avec des quantités d'aliment connues deux fois par jour et les granulés non consommés étaient comptés et enlevés de chaque aquarium pour déterminer la consommation alimentaire journalière de chaque poisson, qui étaient eux-mêmes pesés chaque semaine. L'IC a été calculé pour l'ensemble de la période d'élevage et pour chaque période de 2 semaines (soit 15 périodes au total). La plupart des corrélations phénotypiques entre mesures de l'IC sur une période de 2 semaines et mesurée sur l'ensemble de la période d'élevage (30 semaines) étaient significatives et positives (comprises entre 0.38 et 0.64). Bien que le nombre de poissons ait été relativement faible pour des raisons logistiques dans cette expérience, et que seuls des mâles aient été évalués, les résultats permettent de penser qu'une sélection à des stades juvéniles sur l'IC peut avoir des impacts tout au long de la période d'élevage des poissons. En effet, bien que moins efficace qu'une sélection sur l'ensemble de la période d'élevage, utiliser comme critère de sélection l'IC mesuré pendant une période de 2 semaines à un stade juvénile pourrait induire une amélioration notable à un coût moins élevé. Nous avons profité d'une deuxième

expérience sur juvéniles pour renforcer la validité de nos résultats sur un effectif plus important. Trente mâles et 30 femelles ont été élevés en aquariums individuels mesurés de la même façon pendant 30 semaines. Globalement, les résultats, non encore publiés, étaient similaires à ceux de la première étude, avec comme principale plus-value de cette seconde expérience l'estimation de l'effet sexe qui s'est révélé non significatif pour l'IC mais significatif pour la croissance et la consommation alimentaire. En effet, à l'inverse de ce qui est trouvé quand les animaux sont élevés en groupes, les femelles ont grossi significativement plus rapidement et ont consommé plus d'aliment que les mâles. En élevage classique, c'est généralement l'inverse, raison pour laquelle les pisciculteurs choisissent d'avoir uniquement des mâles en élevage car les tilapias mâles grossissent plus vite que les femelles. La principale différence entre le système d'élevage classique et le système d'élevage utilisé lors de ces études (aquariums individuels) est la réduction des interactions sociales entre les poissons. Avec ces données, il semblait donc que les comportements sociaux aient un réel impact sur la croissance et la consommation des tilapias.

Afin de tenter de préciser ce point, j'ai évalué l'impact, au niveau phénotypique, des comportements d'agressivité sur les caractères de croissance et d'efficacité alimentaire chez les tilapias. Ce travail a été réalisé par une étudiante en Master 2 (Catherine Maeve O'Connel, Université de Cork, Irlande) que j'ai encadrée pendant mon séjour au WorldFish (**A14, C12**). Pour cette étude, 120 tilapias répartis en 8 aquariums avaient été élevés pendant trois périodes successives : une période de jeûne de 10 jours, une période de réalimentation de 17 jours et une période de mesure de consommation alimentaire de 7 jours. Les vidéos ont été faites pour les analyses de comportements au cours des périodes 1 et 2 (160 min réparties sur 4 jours pendant la période de jeûne et 160 min réparties sur 4 jours pendant la période de réalimentation⁸). Les comportements individuels d'agressivité de chaque poisson ont été dénombrés en prenant en compte le nombre de comportements agressifs donnés et reçus par chaque individu. Les poissons montraient moins d'agressivité lors de la période de jeûne (2783 occurrences au total) que pendant la période de réalimentation (4389 occurrences au total), probablement en lien avec l'énergie que les poissons pouvaient dépenser pour ces interactions sociales. De ces occurrences, nous avons calculé un index d'agressivité pour chaque poisson (égal au nombre d'actes agressifs donnés par rapport au nombre d'actes agressifs reçus). Nous avons aussi, grâce aux interactions deux-à-deux, pu calculer les rangs hiérarchiques de chaque poisson par rapport aux autres poissons de l'aquarium. Ce rang a été calculé séparément pendant la période de jeûne et la période de réalimentation. Les poissons se distinguaient en deux types spécifiques: les dominants (1 à 2 par aquarium) et les subordonnés (les 13 à 14 autres poissons du groupe de 15). Tout au long de l'expérimentation, les poissons restaient dans le groupe (dominant ou subordonnés) mais leur classement hiérarchique au sein de chaque groupe pouvait varier. La corrélation phénotypique entre l'index d'agressivité et le rang hiérarchique était forte (0.9) que ce soit pendant la période de jeûne ou de réalimentation. De plus, par des analyses en composantes principales (ACP) nous avons pu mettre en évidence que l'index d'agressivité était un bon indicateur global des comportements d'agressivité des poissons entre eux.

⁸ Les vidéos réalisées pour les mesures de comportements ont toujours été réalisées sans la présence d'expérimentateur pour ne pas influencer les comportements des poissons. Ces derniers étaient habitués à la présence de caméras qui était régulièrement mise en place les jours précédents les prises vidéos avant les mesures. De plus, ces mesures de comportements ont toujours été prises en dehors des repas, pour ne pas inclure l'agressivité liée à la motivation de la prise des granulés dans les analyses des comportements sociaux.

Nous avons ensuite évalué par ACP les relations entre agressivité et les caractéristiques de croissance et d'efficacité alimentaire (Figure 3). Une association entre les mesures de poids et de croissance avec la consommation alimentaire (dimension 1 de l'ACP) a été mise en évidence, mais il y avait aussi une distinction très claire entre ces derniers caractères et les index d'agressivité (dimension 2 de l'ACP) ainsi qu'avec la mesure d'efficacité alimentaire⁹ (FCE ici, qui est l'inverse de l'IC pour des questions de simplicité d'interprétation : l'objectif étant d'avoir ici un FCE le plus élevé possible) (dimension 3 de l'ACP). Ces trois groupes de variables étaient très peu corrélées, du fait que les poissons subordonnés sont aussi efficaces que les dominants pour accéder à l'aliment. Ceci pourrait provenir de la façon dont les poissons étaient nourris et du protocole expérimental qui était tout de même assez particulier et assez éloigné des pratiques d'élevage classiques, il conviendrait donc de confirmer ces résultats dans des conditions d'alimentation plus proches de celles d'élevage.

Bien que ces résultats soient phénotypiques, les comportements d'agressivité et de hiérarchie ne semblent donc pas être de bons prédicteurs de la consommation et de l'efficacité alimentaire des poissons dans nos conditions d'élevage. Je me suis alors questionné sur la pertinence d'utiliser la méthode que j'avais développée pour mesurer l'efficacité alimentaire des poissons : était-il important d'élever les tilapias en groupes, et par conséquent, de faire des mesures par vidéos alors que des mesures en élevages individuels en aquariums isolés étaient plus rapides et plus simples, comme nous l'avons fait dans l'étude de cinétique (**A15**) où il n'était pas possible de mettre les poissons en groupes pour des problèmes de comportements de reproduction qui auraient largement influencé les résultats ?

Pour répondre à cette question, nous avons mis en place une expérience au cours de la thèse de Charles Rodde permettant de comparer les méthodes existantes pour mesurer la consommation alimentaire et d'estimer l'efficacité alimentaire sur plusieurs jours consécutifs. A notre connaissance, seules deux méthodes existent pour ce type de mesures : l'analyse vidéos avec des poissons en groupes et l'isolement de chaque poisson avec suivi de la consommation et de la croissance. Cette étude a été réalisée d'une part au WorldFish (co-financeurs de la thèse de Charles) sur la souche GIFT et d'autre part en France à la station expérimentale de l'Ifremer où sont nos tilapias d'origine égyptienne (**A21**). Plusieurs questions étaient posées au cours de cette étude : est-ce que la mesure de la consommation et de l'efficacité alimentaire était équivalente que l'on utilise la méthode de mesure avec vidéos ou en isolement ? et est-ce qu'une alimentation restreinte permet de bien estimer la consommation et l'efficacité alimentaire des poissons nourris avec une ration optimale ? La question de la restriction alimentaire s'est vite posée car il a été montré chez les lapins et les porcs de très fortes corrélations de l'IC avec la croissance des individus dans de telles conditions (Drouilhet et al., 2016; Nguyen et al., 2005). De plus, une étude d'estimation des paramètres génétiques des caractères d'efficacité alimentaire avait été mise en place chez le bar (*Dicentrarchus labrax*) par les collègues de l'Ifremer et de l'INRAE en aquariums isolés (Besson et al., 2019). Cette étude avait donc aussi pour objectif de voir les possibilités de comparaisons des résultats acquis sur le bar et le tilapia. En effet, j'avais toujours dans l'idée que la comparaison entre espèces pourrait nous permettre d'avancer plus rapidement dans ces recherches sur l'efficacité alimentaire en aquaculture. C'est d'ailleurs l'une des principales raisons pour lesquelles j'avais proposé à Béatrice Chatain (Ifremer) d'être directrice d'une thèse qui soit en partie sur le modèle bar, et en partie sur le modèle tilapia, avec pour objectif de

⁹ FCE ici, qui est l'inverse de l'IC pour des questions de simplicité d'interprétation : l'objectif étant d'avoir ici un FCE le plus élevé possible

regrouper les résultats de ces deux espèces pour avoir une vision la plus holistique possible. C'était l'idée de la thèse de Charles, que Béatrice (puis David McKenzie) et moi avons encadrée.

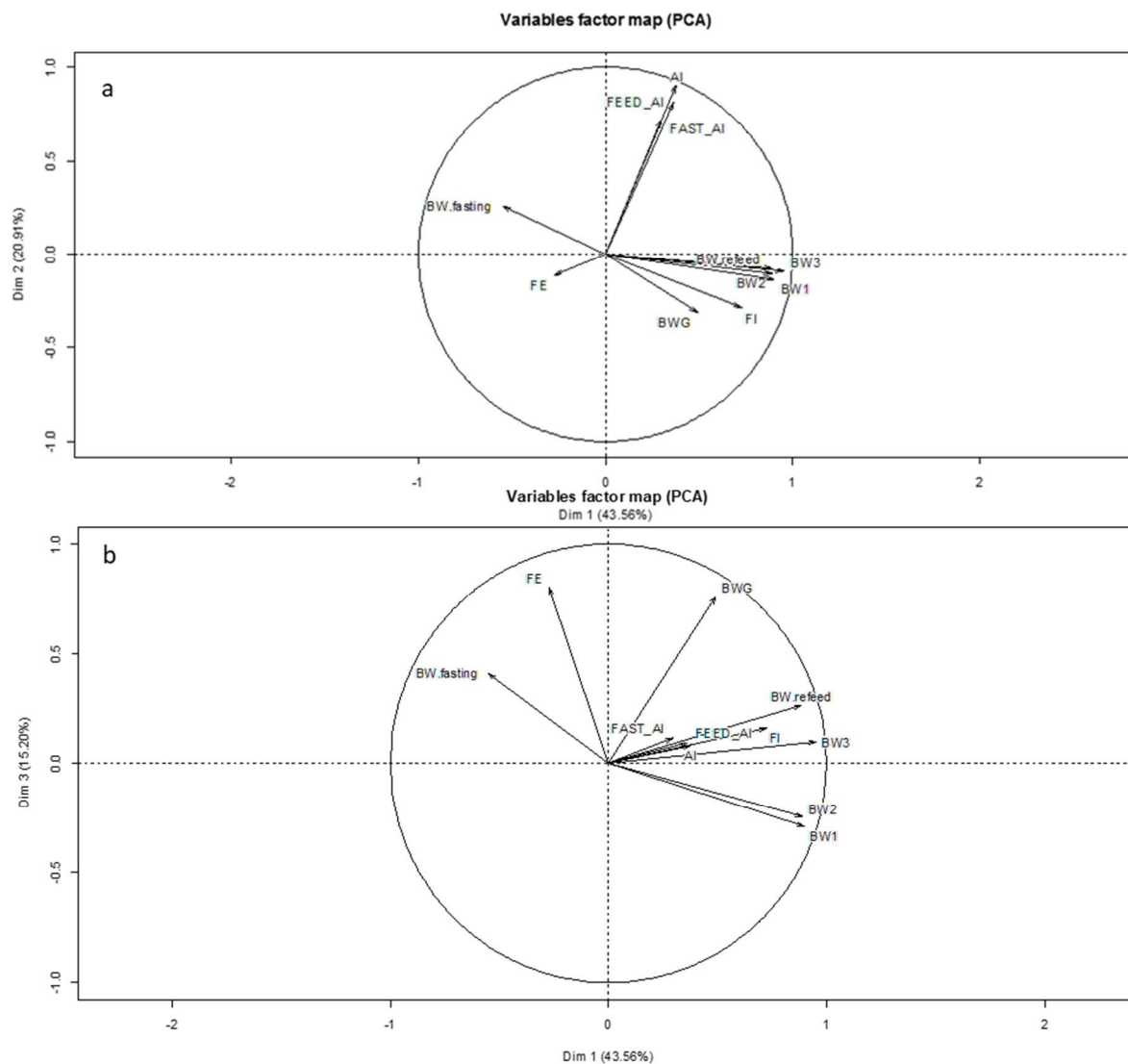


Figure 3 - Relation entre les caractéristiques de croissance, d'efficacité, de consommation alimentaire et d'agressivité représentés par l'index d'agressivité pour l'ensemble des données (pendant le jeûne et pendant la réalimentation
a) les axes représentent les dimensions 1 et 2 de l'ACP (64.47% de variance totale expliquée), et b) les axes représentent les dimensions 1 et 3 de l'ACP (58.76% de variance totale expliquée). BW1, BW2, BW3 : poids des poissons au début de la période de jeûne, en fin de période de jeûne (correspondant aussi au début de la période de réalimentation) et en fin de période de réalimentation, respectivement ; BW.fasting et BW.feeding : gain de poids pendant la période de jeûne et de réalimentation, respectivement ; BWG : gain de poids au cours de la période de mesure de consommation alimentaire ; FI : consommation alimentaire ; FE : efficacité de conversion alimentaire (inverse de l'IC) ; AI, FAST_AI et FEED_AI : index d'agressivité global, pendant la période de jeûne et pendant la période de réalimentation, respectivement.

Pour en revenir à cette étude (**A21**), les poissons étaient élevés de façon différente au cours de trois périodes d'élevage successives de 7 jours chacune. Ces trois périodes étaient les suivantes : 1) poissons élevés en groupes de 10 et nourris à 100% de la ration optimale ; 2) poissons élevés en groupes de 10 et nourris à 50% de la ration optimale ; 3) poissons élevés en aquariums individuels et nourris à 50% de la ration optimale¹⁰. A cause de contraintes logistiques, la souche étudiée en France n'avait pu être mesurée que dans les périodes 1 et 3, ces deux périodes correspondant aux deux conditions d'élevage permettant de mesurer l'efficacité alimentaire sur plusieurs jours consécutifs et précédemment mises en place chez le tilapia ou le bar. Globalement, les résultats étaient similaires entre les deux souches, renforçant ainsi nos conclusions. Malgré quelques exceptions, croissance et consommation alimentaire montraient des corrélations significatives et positives entre les périodes, indiquant que les poissons qui grossissaient et consommaient le plus à une période étaient aussi ceux qui grossissaient et consommaient le plus à une autre période. A l'inverse, l'IC n'était pas corrélé entre les différentes périodes. Par conséquent, les poissons les plus efficaces avec une alimentation optimale n'étaient pas les plus efficaces avec une alimentation restreinte à 50%. De la même façon, les poissons les plus efficaces en élevage en groupes n'étaient pas les plus efficaces en élevage individuel. La principale hypothèse expliquant ces résultats était en lien avec les relations sociales des poissons. En effet, bien que les comportements d'agressivité n'aient pas montré de corrélations avec les caractéristiques d'efficacité alimentaire (ce que j'ai mentionné plus haut), de nombreux autres comportements et interactions existent chez les poissons (non liés à l'alimentation) et n'ont pas été enregistrés lors du travail sur les comportements (**A14, C12**). De plus, la restriction alimentaire a très probablement induit des modifications dans les comportements des tilapias élevés en groupes, justifiant les faibles corrélations phénotypiques entre IC mesurés avec une ration optimale ou une ration restreinte. La principale conclusion de ce travail a été l'impossibilité de mettre en commun des résultats acquis sur le bar et le tilapia. Nous ne mesurons pas chez le tilapia le même caractère d'efficacité alimentaire entre les deux méthodologies développées (individuel restreint, développée chez le bar et vidéo en groupe développée chez le tilapia). Ces résultats sont probablement très dépendants de l'espèce sur laquelle nous travaillons, les comportements des poissons étant très variables d'une espèce à l'autre : le tilapia est donc un poisson qui interagit beaucoup avec ces congénères alors que le bar ne semble pas montrer autant d'interactions sociales (bien qu'il semble important pour son bien-être qu'il fasse partie d'un groupe). Il n'est donc pas possible de conclure quant à la meilleure méthode de phénotypage de l'efficacité alimentaire chez les tilapias. Un moyen de pouvoir répondre à cela serait de faire une nouvelle étude en 3 étapes : 1/ phénotyper des tilapias selon l'une ou l'autre de ces méthodes, 2/ faire des groupes de poissons efficaces et non-efficaces pour chacune des deux méthodes, 3/ évaluer les performances d'efficacité alimentaire de ces groupes en bassins (ou cages dans des étangs pour être encore plus proche des conditions d'élevages classiques chez les pisciculteurs de tilapias). Cela permettrait d'évaluer l'intérêt de chacune de ces deux méthodes de mesures de l'efficacité alimentaire.

Finalement, les caractéristiques d'efficacité alimentaire sont des caractères pertinents à inclure dans les schémas de sélection (caractères héréditaires, variables et non négativement corrélés avec des critères d'intérêts actuels telle que la croissance). Le vrai problème pour inclure l'efficacité alimentaire dans les schémas de sélection aquacole et permettre par cette occasion une amélioration de la

¹⁰ Une période d'adaptation au nouveau système d'élevage en isolé a été mise en place entre la période 2 et 3 pour le tilapia GIFT en Malaisie (souche GIFT) et entre les périodes 1 et 3 pour l'expérimentation sur la souche égyptienne en France.

durabilité des élevages est le phénotypage. Il n'y pas de méthode miracle pour phénotyper les poissons, le choix de la méthode à utiliser est totalement dépendant de l'espèce de poisson considérée et de son système d'élevage classique. Trouver une méthode simple et efficace pour tous les poissons n'est qu'utopie dans l'état actuel de nos connaissances. De plus, les deux méthodes qui se sont révélées être les plus pertinentes ont des avantages mais aussi des inconvénients qui réduisent fortement les possibilités d'inclure ces caractéristiques d'efficacité alimentaire dans les schémas de sélection aquacole actuels. Par conséquent, j'ai démarré des travaux sur les possibilités de réduire les efforts de phénotypage d'une part, par l'automatisation des analyses vidéo et d'autre part via les avancées rapides des possibilités de sélection génomique.

5.2.5. AUTOMATISATION DES ANALYSES VIDEO

La méthode par analyse vidéo a permis d'estimer les paramètres génétiques de ces caractères d'efficacité alimentaire, mais comme les méthodes développées auparavant, elle a un inconvénient majeur et n'est pas transférable au secteur privé pour la principale raison qu'elle est très chronophage. Avec l'habitude, il est possible d'analyser en environ 7 à 10 minutes une vidéo d'une durée de 5 minutes. En considérant qu'on a 1000 poissons élevés en groupes de 10, on se retrouve à 100 aquariums par génération. Mesurons 13 repas pour chaque aquarium, chaque repas nécessitant 10 minutes d'analyse, le temps nécessaire pour phénotyper 1000 poissons serait de 13000 minutes d'analyses vidéo, soit environ 217 heures d'analyse. Bien que donnant des résultats intéressants, cette méthode n'est donc pas applicable sous cette forme dans les schémas de sélection. Pour pallier à ce problème, j'ai développé une collaboration avec un chercheur du LIRMM (Laboratoire d'Informatique, de Robotique et de Microélectronique de Montpellier), William Puech, spécialiste des analyses d'images. C'est autour de cette collaboration que j'ai co-encadré Félix Costa, stagiaire de Master 2 en Informatique (Parcours Images, Games and Intelligent Agents – Imagina) afin de développer une méthode d'analyse automatisée de ces vidéos. Ce qui me semblait en théorie assez simple s'est révélé évidemment plus compliqué que prévu et un stage de 6 mois n'a pas suffi à résoudre tous les problèmes. Concrètement, nous en sommes actuellement au stade où on arrive à détecter les poissons automatiquement dans une succession d'images (Figure 4). Cependant, il reste des erreurs (telles que la détection du reflet d'un poisson, encadré en rouge dans la Figure 4) et il arrive que certains poissons ne soient pas détectés correctement sur chaque image malgré plusieurs étapes de traitements. De plus, rien ne ressemble plus à un tilapia qu'un autre tilapia et nous n'arrivons pas encore à faire reconnaître individuellement chaque poisson dans l'aquarium, ce qui induit de nombreuses interversions entre les poissons. J'espère que cette automatisation va s'améliorer rapidement, j'ai trouvé des budgets nécessaires pour accueillir un nouveau stagiaire de master (bourse de stage de Master KIM « Data & Life Science » de l'I-site MUSE (Montpellier Université d'Excellence)) que je co-encadre avec mon collègue du LIRMM en 2021.

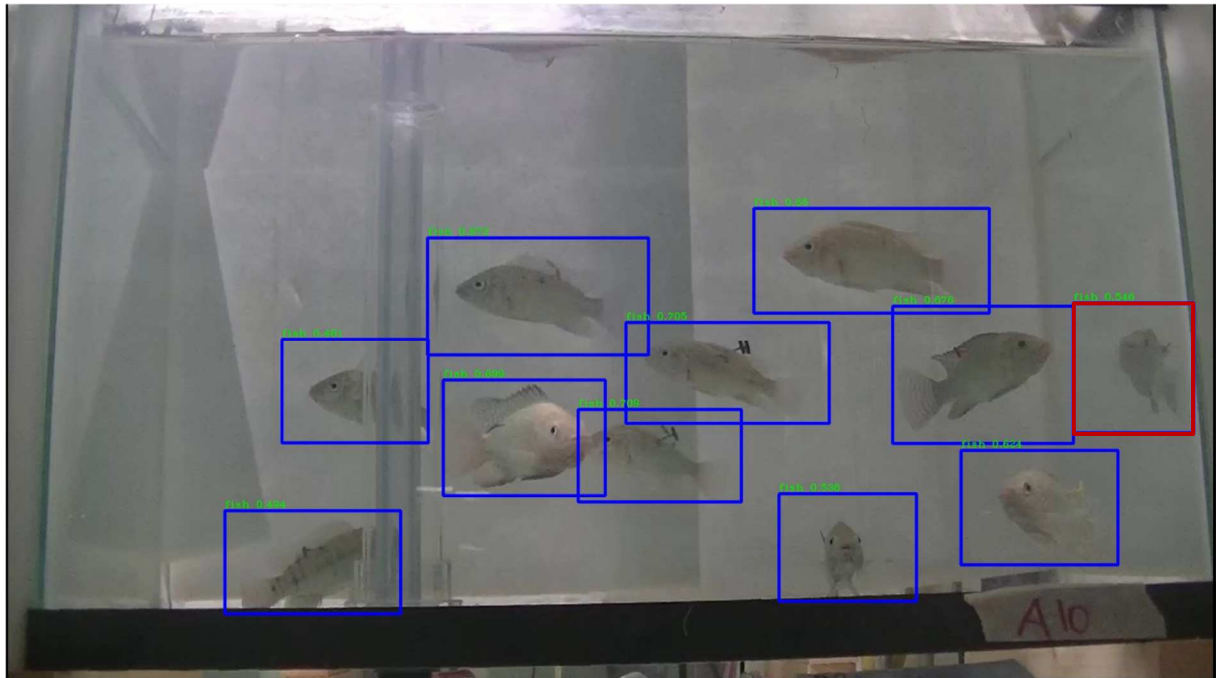


Figure 4 - Détection automatisée des tilapias dans une image (quelques erreurs persistent comme ici, le poisson encadré en rouge qui est le reflet d'un poisson à droite de l'image)

5.2.6. LA SÉLECTION GÉNOMIQUE PEUT-ELLE ÊTRE SALVATRICE ?

Lors de l'étude des paramètres génétiques des caractéristiques de l'efficacité alimentaire chez la souche GIFT de tilapia, j'avais prélevé des morceaux de nageoires de l'ensemble des poissons avec l'objectif de pouvoir un jour les génotyper. J'ai eu la chance, grâce aux budgets du WorldFish qui m'ont soutenu dans ce projet, de pouvoir dans un premier temps génotyper l'ensemble des tilapias par GBS (Genotyping by Sequencing). Après nettoyage des données, 4930 SNPs se sont révélés utilisables pour évaluer les capacités de la sélection génomique sur l'efficacité alimentaire. Par la suite, avec le développement de la puce SNP développée sur la souche GIFT (par le Roslin Institute en collaboration avec le WorldFish), j'ai pu génotyper une seconde fois l'ensemble des poissons permettant d'augmenter sensiblement le nombre de SNPs, 48 391 SNPs ayant été génotypés pour chaque individu. Au-delà du nombre, ce second génotypage a permis d'avoir une meilleure répartition des marqueurs sur le génome, car les marqueurs obtenus par GBS n'étaient pas répartis de façon homogène. Les analyses de ces données sont encore en cours mais certains résultats sont déjà acquis et un article est en cours de rédaction dans lequel je suis premier auteur en collaboration avec les collègues du WorldFish (Malaisie), de Roslin Institute (Ecosse), et de la Swedish University of Agricultural Sciences (SLU – Suède) (S3, C15). Dans ce travail, le premier objectif était d'estimer les paramètres génétiques des caractéristiques d'efficacité alimentaire en utilisant les données génomiques. Globalement, les estimations ont mis en évidence des différences entre les héritabilités estimées classiquement en utilisant la matrice de parenté et celles estimées en utilisant les matrices génomiques (Figure 5). Les résultats semblent assez étonnants dans la mesure où l'apport des informations génomiques n'implique pas toujours d'augmentation de l'héritabilité, signe probable d'une surestimation des héritabilités en utilisant uniquement les données de pedigree ou d'une sous-estimation avec les données génomiques. De plus, les héritabilités estimées sont très différentes pour les deux caractères

d'efficacité alimentaire (IC et RFI) lorsque l'on prend en compte les données GBS (5k SNPs) ou les données de la puce SNP (48k SNP). Je n'ai pas encore eu le temps de vraiment me pencher sur les possibles explications de ces résultats, mais le fait que les SNPs par GBS ne soient pas répartis équitablement tout au long du génome a vraisemblablement un impact sur ces estimations.

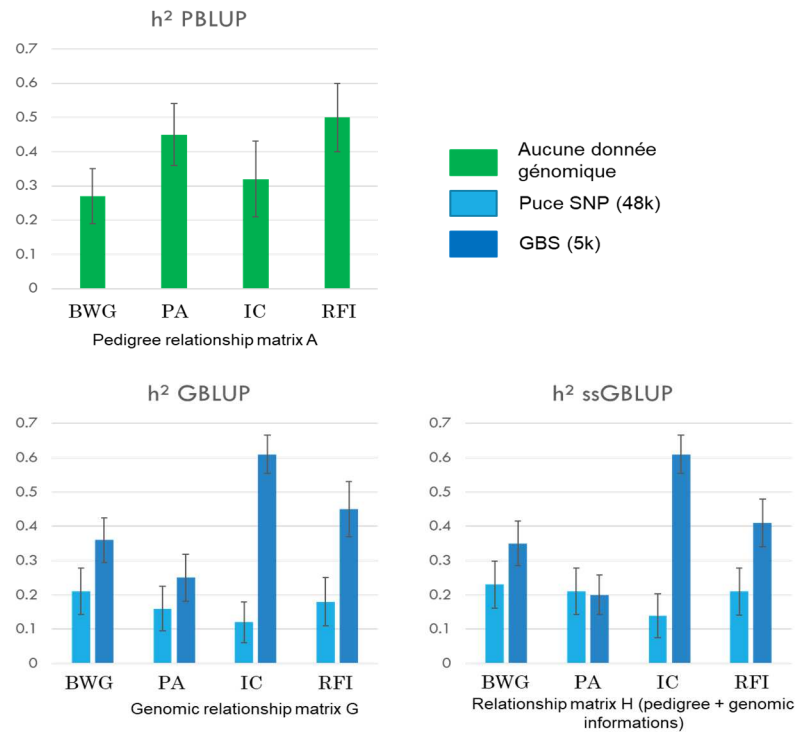


Figure 5 - Estimations des héritabilités des caractéristiques de croissance, de consommation et d'efficacité alimentaire en fonction de l'utilisation de matrices génomiques (5 ou 48k) et des données de pedigree des poissons

BWG : gain de poids ; PA : prise alimentaire ; IC : indice de conversion ; RFI : consommation alimentaire résiduelle ; PBLUP : Pedigree Best Linear Unbiased Prediction (meilleure prédiction linéaire non biaisée utilisant la matrice pedigree) ; GBLUP : Genomic Best Linear Unbiased Prediction (meilleure prédiction linéaire non biaisée utilisant la matrice génomique) ; ssGBLUP : single-step Genomic Best Linear Unbiased Prediction (meilleure prédiction linéaire non biaisée utilisant la matrice génomique et pedigree)

Malgré les questions autour des estimations de l'héritabilité, je me suis surtout focalisé sur les possibilités de prédictions génomiques, avec comme idée générale de pouvoir réduire les efforts de phénotypage. En réalisant des validations croisées et en utilisant les données génomiques issues de la puce SNP, j'ai pu mettre en évidence que l'apport de données génomiques avait un impact neutre ou positif sur les précisions de prédictions génétiques, et qu'il était donc possible de réduire les efforts de phénotypage (Figure 6). Il faut préciser que ce travail a été réalisé en tirant aléatoirement 20% (soit environ 150 individus) de l'ensemble des individus dans la population de validation, les 80% individus restants (soit environ 600 individus) servant de population d'entraînement du modèle. Lorsque l'on ne considère plus les individus directement mais les familles, et qu'on tire au sort 20% des familles qui servent de population de validation du modèle alors que les 32 autres familles¹¹ servent à entraîner le

¹¹ Pour rappel, dans cette expérimentation, j'avais phénotypé 40 familles au total, avec en moyenne 18 individus par famille

modèle¹², la précision de prédiction diminue fortement (Figure 6). Par conséquent, dans un contexte de mise en place de prédiction génomique dans un schéma de sélection privé, il semble plus pertinent de phénotyper moins d'individus de toutes les familles que plus d'individus de certaines familles uniquement.

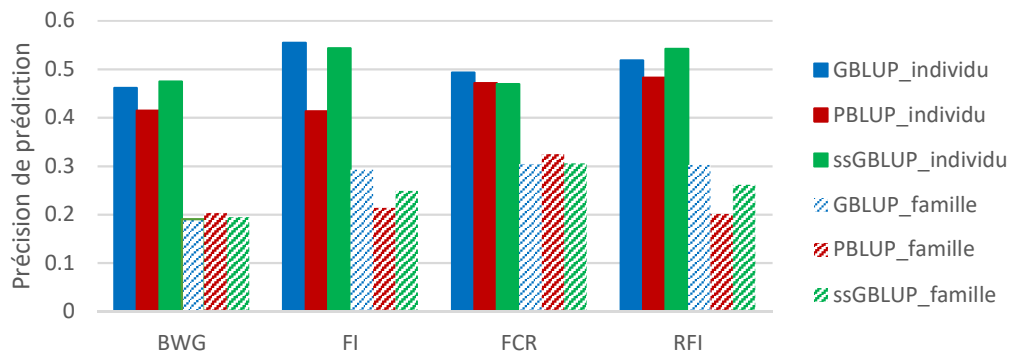


Figure 6 - Précision de prédiction génétique en prenant en compte soit différents individus soit différentes familles dans les populations d'entraînement et de validation des modèles d'estimation

PBLUP : Pedigree Best Linear Unbiased Prediction (meilleure prédiction linéaire non biaisée utilisant la matrice pedigree) ; GBLUP : Genomic Best Linear Unbiased Prediction (meilleure prédiction linéaire non biaisée utilisant la matrice génomique) ; ssGBLUP : single-step Genomic Best Linear Unbiased Prediction (meilleure prédiction linéaire non biaisée utilisant la matrice génomique et pedigree)

Cette étude concernant le bénéfice de la génomique pour ces caractéristiques d'efficacité alimentaire est toujours en cours et d'autres analyses vont s'ajouter à ce travail pour essayer de mieux comprendre les différences que nous avons observées jusqu'à présent. Bien que l'apport de la génomique soit positif avec un gain de précision sur certains caractères importants, la réduction attendue des efforts de phénotypage n'est que relative, car il sera toujours nécessaire de phénotyper des poissons très régulièrement et en nombre élevé pour incrémenter les modèles de prédiction génomique. Ces résultats sont évidemment à remettre dans leur contexte, étant donné le temps nécessaire pour phénotyper tous les poissons, je n'ai pu faire qu'une seule expérimentation avec un nombre limité d'aquariums. De plus, les synchronisations de pontes chez les tilapias n'étant pas possible actuellement, il n'était pas possible de mélanger des familles ayant des dates de pontes différentes. Des résultats bien plus optimistes ont récemment été montrés sur le bar, avec une nette augmentation de la précision en utilisant des données génomiques (Besson et al., 2019).

5.2.7. QUELLE EST LA REPONSE A LA SELECTION SUR L'EFFICACITE ALIMENTAIRE ?

Suite à mon expatriation au WorldFish, j'ai souhaité continuer ce travail sur les possibilités d'amélioration de l'efficacité alimentaire chez les tilapias. J'ai monté le projet DADA-EAT (Développement d'une Aquaculture Durable par l'Amélioration de l'Efficacité Alimentaire chez les Tilapias) avec le SYSAAF (Syndicat des Sélectionneurs Avicoles et Aquacoles Français) dans lequel mon

¹² Les nombres d'individus dans les populations d'entraînement et de validation étant sensiblement similaires que l'on prenne en compte 80 et 20% des individus ou des familles

objectif était d'évaluer les réponses à la sélection sur l'efficacité alimentaire. Ce projet dont je suis coordinateur a été financé par le Feamp (Fonds Européen pour les affaires maritimes et la pêche). Ce projet a officiellement démarré en janvier 2018 mais suite à plusieurs difficultés, notamment de disponibilité des tilapias en France métropolitaine, nous avons finalement débuté les expérimentations avec du retard. De plus, alors que je souhaitais démarrer avec un ratio 50/50 de mâles et de femelles, je n'ai eu accès à la génération zéro qu'à des mâles, que j'ai sélectionné sur l'IC puis croisés avec des femelles que nous avions en stock au Cirad. La première génération était donc une demi-génération de sélection. J'ai pu réaliser une seconde génération où j'ai sélectionné mâles et femelles sur le même critère. Les poissons issus de ce dernier croisement viennent tout juste d'être phénotypés. Au total, cela représente environ 1000 poissons répartis sur 3 générations. Je suis tout juste en train de commencer les analyses de ces données, mais les premières estimations indiquent des résultats assez similaires à ceux que j'avais publiés précédemment (Tableau 3, **A13, C10**) avec des héritabilités pour la consommation et l'efficacité alimentaire modérées à élevées. La seule véritable différence vient de la corrélation génétique entre l'IC et la croissance, qui n'était pas significative dans l'étude précédente sur les tilapias GIFT et qui ici est élevée et négative ($r_g = -0.65 \pm 0.10$). Ce résultat pourrait provenir du choix de la lignée utilisée dans l'expérimentation. En effet, lors de cette précédente étude (**A13, C10**), les poissons étaient issus de la lignée GIFT, sélectionnée depuis plus de 15 générations pour la croissance alors que les poissons utilisés au cours du projet DADA-EAT n'avaient pas, à notre connaissance, été sélectionnés précédemment.

Malgré une estimation d'héritabilité de l'IC modérée ($h^2 = 0.25 \pm 0.09$), le faible nombre de générations produites à l'heure actuelle n'a pas encore permis de produire des lignées fortement divergentes sur l'efficacité alimentaire. Cependant, la divergence entre les lignées à forte et à faible efficacités alimentaires va dans le bon sens, avec des poissons sélectionnés pour de faibles IC (les FEP) qui sont plus efficaces que les poissons sélectionnés pour de fortes IC (les FEM) qui sont significativement moins efficaces (Figure 7). Cependant, ces différences ne sont pas particulièrement élevées après 1.5 générations de sélection. Dans le cadre du projet DADA-EAT, je n'ai pu sélectionner que peu de générations, ce qui n'est probablement pas assez pour mettre en évidence de fortes différences pour un caractère aussi polygénique que l'IC. D'autre part, à chaque génération, le nombre de poissons était assez limité (à cause de la place et du temps qu'il faut pour phénotyper les poissons), la pression de sélection était donc relativement modeste, ce qui limite automatiquement l'ampleur du progrès génétique attendu.

J'ai encore beaucoup d'analyses à faire sur ce projet pour valoriser l'ensemble des résultats. Il semble que la sélection ait fonctionné mais qu'elle soit bien moins efficace que ce que j'avais estimé initialement. L'écart entre les deux lignées divergentes augmente et est significatif après 1.5 génération de sélection, mais la différence par rapport à la génération 0 initiale n'est pas flagrante, et non significative. Il faudrait sélectionner sur un plus grand nombre de générations mais cela pose la question de la mise en pratique d'une sélection directe pour l'amélioration de l'efficacité alimentaire dans les schémas de sélection génétique.

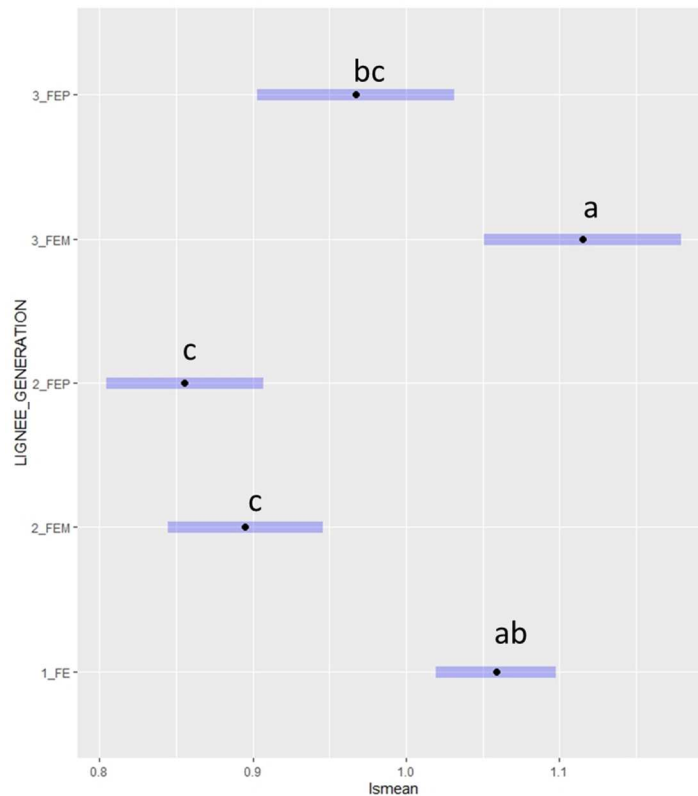


Figure 7 - Evolution des moyennes des moindres carrés (LSMeans) d'IC pour les lignées divergentes sélectionnées pour avoir une mauvaise efficacité alimentaire (FEM) et une bonne efficacité alimentaire (FEP) en fonction de la génération

Les points noirs représentent les moyennes phénotypiques des moindres carrés et les barres bleues les erreurs-types de ces moyennes. 1_FE : génération 0 de sélection, réalisée uniquement sur des mâles ; 2_FEP et 2_FEM : 1^{ère} génération de sélection sur les valeurs faibles et élevées d'IC, respectivement (seuls les pères de ces poissons ont été sélectionnés sur l'IC) ; 3_FEP et 3_FEM : 2^{ème} génération de sélection sur les valeurs faibles et élevées d'IC, respectivement (les pères et mères de ces poissons ont été sélectionnés sur l'IC). Les lettres représentent les différences significatives entre les catégories.

5.2.8. ET LA SELECTION SUR CRITERE INDIRECT, VOUS EN PENSEZ QUOI ?

Concrètement, ce travail, bien que montrant des améliorations d'efficacité alimentaire, reste un travail chronophage du fait de la complexité du phénotypage. Ce sont des heures et des heures d'analyses vidéo, avec probablement (même si je ne l'ai pas testé) un effet expérimentateur assez élevé, ce qui questionne quant à la possibilité de mettre en place ce type de sélection génétique dans les programmes de sélection actuels. Puisque sélectionner l'efficacité alimentaire de façon directe est très complexe, une autre possibilité serait de réaliser une sélection indirecte sur des caractères fortement corrélés aux caractéristiques d'efficacité alimentaire et héritable, mais plus simples à mesurer. L'étude de la bibliographie m'a permis de sélectionner plusieurs caractères à tester dans ces objectifs.

5.2.8.1. LA PERTE DE POIDS AU JEUNE

Les mesures de perte de poids pendant une période de jeûne en lien avec l'efficacité alimentaire ont fait l'objet de plusieurs études par mes collègues d'Ifremer et d'INRAE. Il avait été mis en évidence des corrélations entre ces deux caractères, permettant de penser qu'une sélection sur le critère de la perte

de poids au jeûne améliorerait l'efficacité alimentaire chez les bars, du fait du lien existant avec les besoins de maintenance des poissons (Grima et al., 2008, 2010). De ces résultats, il semblait que les poissons perdant le moins de poids pendant une période de jeûne seraient les plus efficaces. Bien qu'après une génération de sélection divergente pour ce critère de perte de poids au jeûne, il n'avait pas été montré d'effet sur l'efficacité alimentaire des bars (Daulé et al., 2014), l'intérêt de ce caractère de perte de poids au jeûne a été significatif en 2^{ème} génération de sélection (Besson et al., 2019). Comme sur le projet DADA-EAT, la divergence n'était probablement pas assez forte après une seule génération de sélection pour être statistiquement significative. Le fait est que ce critère de perte de poids au jeûne m'a aussi interrogé, sur le bar comme sur le tilapia. Chez le bar, dans la thèse de Charles Rodde, nous avons comparé la croissance et l'efficacité alimentaire des bars issus de trois populations d'origine différente et élevés à 18 ou 24°, en fonction de la ration donnée aux animaux. Les rations données (et consommées) allaient de l'optimum individuel jusqu'à une période de jeûne. De cette étude (**A20, C13**), il ressort que les poissons les plus efficaces avec une ration alimentaire optimale perdaient plus de poids lors du jeûne (Figure 8), en désaccord avec les résultats acquis auparavant. De plus, l'efficacité alimentaire était dépendante de la ration donnée. Cette étude était assez complexe dans sa mise en œuvre, avec de nombreux caractères mesurés et de nombreuses étapes, la période de jeûne arrivant après plusieurs périodes de restriction alimentaire successives, ce qui peut expliquer les différences que l'on observe par rapport aux précédents résultats.

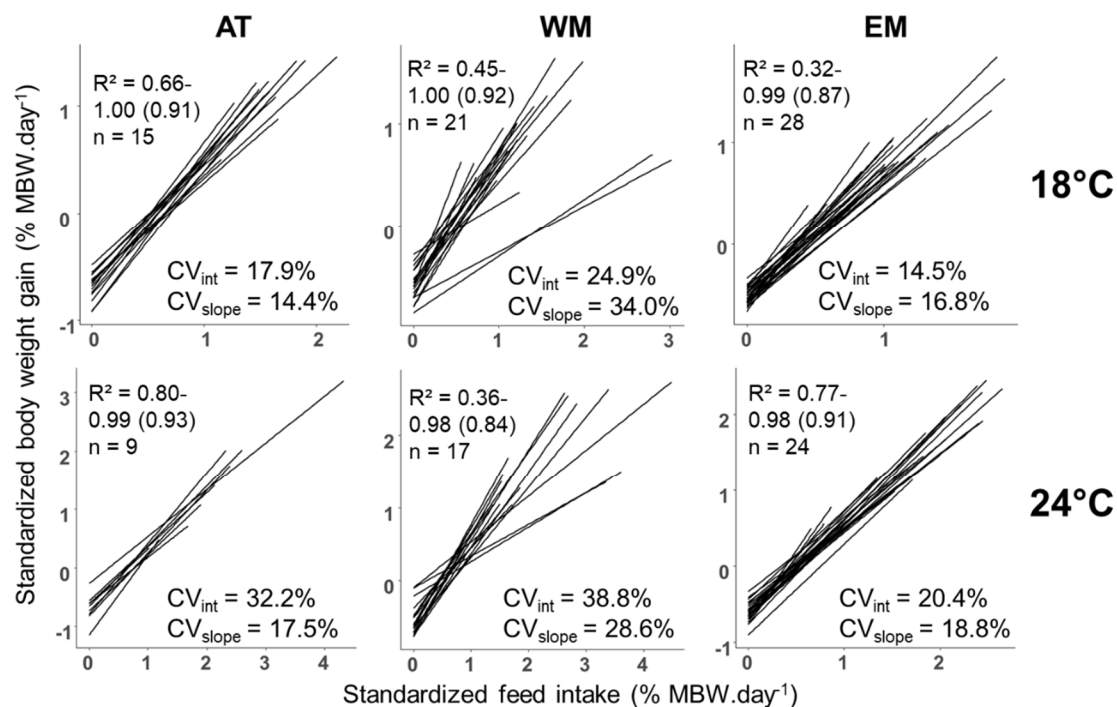


Figure 8 - Relation linéaire entre le gain de poids et la consommation alimentaire (standardisés pour le poids métabolique) au niveau individuel pour les bars élevés à 18 ou 24°C et d'origine Atlantique (AT), Méditerranée Ouest (WM) ou Méditerranée Est (EM).

La consommation alimentaire et le gain de poids sont exprimés en % de poids métabolique journalier. Les paramètres présentés pour chaque combinaison température*souche sont le minimum, le maximum et la moyenne des coefficients de corrélations (R²) des relations linéaires pour chaque individu, le nombre d'individu (n) et le coefficient de variation (CV) de l'intercepte (int) et de la pente (slope) de la droite de régression.

Ces résultats m'ont beaucoup questionné. J'ai donc essayé d'aller plus loin en utilisant le modèle tilapia pour lequel j'avais de nombreuses données d'efficacité alimentaire. Sur ces tilapias, j'avais pu estimer de fortes corrélations génétiques (r_g comprises entre 0.7 et 0.8) entre les caractères d'efficacité alimentaires et la perte de poids lorsque les poissons étaient à jeun pendant plusieurs jours (Tableau 3, **A13, C10**). Ces corrélations étant positives, les tilapias les plus efficaces étaient ceux perdant le plus de poids pendant une période de jeûne, en accord avec les résultats trouvés au cours de la thèse de Charles sur le bar. Les analyses réalisées au cours du projet DADA-EAT sur le développement de lignées divergentes pour l'efficacité alimentaire montrent quant à eux une corrélation génétique positive entre la perte de poids au jeûne et l'efficacité alimentaire ($r_g = 0.36 \pm 0.19$ et 0.42 ± 0.10 avec l'IC et RFI, respectivement), significative uniquement entre la perte de poids au jeûne et RFI. Ces corrélations restent modérées et bien moins fortes que celles estimées lors de l'étude sur les tilapias de la souche GIFT (Tableau 3, **A13, C10**) mais vont dans le même sens : des animaux qui perdent plus de poids pendant une phase de jeûne sont des animaux plus efficaces en conditions d'élevages avec une ration alimentaire optimale. Cela pourrait provenir du type de réserves utilisées pour la maintenance pendant la période de jeûne : il avait été précédemment montré que les bars utilisant les protéines plutôt que les lipides pour produire de l'énergie durant le jeûne perdaient plus de poids, du fait que les lipides fournissent deux fois plus d'énergie que les protéines pour un poids égal (McKenzie et al., 2014). Etant donné la variabilité des résultats acquis jusqu'à présent concernant ces corrélations, il sera nécessaire d'évaluer plus de poissons dans différentes conditions pour avoir des résultats plus précis.

5.2.8.2. LES TAUX METABOLIQUES

Un moyen d'évaluer l'impact de la perte de poids sur l'efficacité alimentaire des poissons est de travailler sur les taux métaboliques des poissons lorsqu'ils ont à jeun. Nous avons profité d'une des expérimentations réalisées au cours de la thèse de Charles Rodde pour évaluer les relations entre efficacité alimentaire des bars et leurs taux métaboliques, en prenant en compte les trois populations différentes de bars (Atlantique, Méditerranée Ouest et Méditerranée Est) élevés à deux températures d'élevage (18 et 24°C). Afin d'évaluer leur efficacité alimentaire, les bars (200 au total) étaient élevés en aquariums isolés et nourris avec une ration optimale au départ puis réduite petit à petit jusqu'à atteindre une période de jeûne. Suite à cette période, les poissons ont été élevés en groupes, toujours aux mêmes températures de 18 et 24°C pendant plusieurs semaines pour compenser leur perte de poids lors du jeûne, puis des mesures de métabolisme énergétique ont été faites en aquariums isolés par respirométrie selon la méthode de McKenzie et al. (2014). Les résultats de ce travail, en cours de valorisation (**S1**), permettent de montrer que les bars élevés à 18°C sont plus efficaces que les bars élevés à 24°C pour une même quantité d'aliment consommée, et que les bars d'origine Atlantique sont moins efficaces que les bars méditerranéens. De plus, les poissons élevés à 24°C montraient un taux métabolique routinier¹³ supérieur aux poissons élevés à 18°C. De la même façon, ce taux métabolique routinier était plus élevé chez les bars Atlantique que chez les bars des zones méditerranéennes. Il semblerait donc qu'il y ait des corrélations positives entre efficacité alimentaire et taux métabolique routinier, un taux métabolique plus faible étant associé à une meilleure efficacité alimentaire. L'hypothèse sous-jacente à cela étant que les animaux qui ont des coûts de maintenance réduits et qui ont une activité physique réduite vont être plus efficaces quand ils seront nourris, car leur métabolisme

¹³ Le taux métabolique routinier est défini comme le taux métabolique des animaux au repos et non perturbés et qui prend en compte le coût de maintenance et des activités physiques.

va préférentiellement être orienté vers la croissance plutôt que la maintenance. Cependant, dans chaque combinaison souche*température, il n'y avait pas de relation significative au niveau individuel, probablement à cause des faibles effectifs de poissons compte tenu de la variabilité de tous ces caractères.

Il serait intéressant d'aller plus loin dans la compréhension de ces mécanismes et des relations entre les taux métaboliques et efficacité alimentaire avec un plus grand nombre de poissons, permettant de réaliser des estimations au niveau génétique. De plus, en dehors de répondre à un « pourquoi », mesurer la consommation en oxygène est plus rapide et plus simple à mettre en place logistiquement que les mesures d'efficacité alimentaire, ce qui permettrait une forte simplification du phénotypage si ces caractères étaient génétiquement corrélés.

5.2.8.3. COMPOSITION CORPORELLE

La composition corporelle pourrait être un moyen de différencier les poissons efficaces des poissons non efficaces. En effet, sur de nombreuses espèces animales, un lien entre efficacité alimentaire et taux de lipides corporels a été montré. Chez les poulets D+/D- sur lesquels j'avais travaillé au cours de ma thèse, j'avais pu mettre en évidence que les D- (les poulets les moins efficaces) montraient des taux de gras abdominal plus élevés au moment de l'abattage que les poulets D+ (les plus efficaces) **(A4)**. C'est aussi ce qui a été mis en évidence chez le porc où les taux de lipides corporels pourraient être de bons indicateurs de l'efficacité alimentaire, du fait de la plus forte teneur en énergie des réserves lipidiques comparée aux réserves protéiques pour un même poids corporel (Knap and Kause, 2018). Kause et al. (2016) ont pu montrer dans ce sens que les taux de lipides musculaires et corporels étaient génétiquement corrélés avec l'IC individuel ($r_g = 0.68$ et 0.58 , respectivement) et le RFI ($r_g = 0.57$ et 0.48 , respectivement) chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*).

Il existe plusieurs méthodes permettant d'évaluer les taux de lipides corporels dans les muscles de poissons, mais la plupart nécessitent d'abattre les animaux puis de réaliser des analyses chimiques onéreuses et nécessitant des prélèvements en assez grande quantité (filets de poissons de plus de 100 g). Une méthode bien plus simple existe via l'utilisation du fatmeter, développé par l'entreprise Distell. Cet outil permet, de manière non invasive grâce à un capteur sensible à la teneur en eau dans l'échantillon., d'avoir une estimation assez précise des taux de lipides corporels. Pour fonctionner de façon précise, il est essentiel dans un premier temps d'avoir une gamme étalon permettant de calibrer l'outil (permettant de réaliser une droite de régression précise entre les mesures de gras et les mesures données par l'outil). Cela a été fait sur un grand nombre d'espèces (carpes, bar...) mais pas chez le tilapia. J'ai essayé à plusieurs reprises de faire cette calibration mais, malheureusement, les filets de tilapias présentent une faible variabilité des taux de lipides corporels, ce qui n'a pas encore permis de calibrer le fatmeter pour cette espèce. De plus, au cours de mes différentes expérimentations sur les tilapias, j'ai essentiellement travaillé sur des poissons juvéniles (autour de 40g de poids moyen), pour lesquels il n'est pas possible d'utiliser le fatmeter, le capteur ayant une surface trop large par rapport à la taille des poissons.

Chez le bar, le fatmeter a été calibré il y a quelques années par les collègues de l'Ifremer et permet d'avoir des mesures fiables de gras musculaire et corporel. Il a été mis en évidence que les bars d'origine Atlantique (moins efficaces dans l'expérience menée par Charles Rodde au cours de sa thèse)

étaient aussi plus gras par rapport aux bars issus des deux autres populations (données non publiées actuellement), ce qui va dans le même sens que les résultats précédemment publiés chez la truite, avec des poissons maigres (ayant moins de gras musculaire) plus efficaces.

5.2.8.4. LA MORPHOLOGIE DU TRACTUS DIGESTIF

J'avais pu montrer au cours de ma thèse que l'efficacité alimentaire des poulets était corrélée avec la morphologie du tractus digestif (poids relatifs du gésier et de l'intestin, longueur de l'intestin). Bien que les poissons aient un tractus digestif différent de celui des volailles, j'ai souhaité estimer les corrélations entre ces caractères et l'efficacité alimentaire. Les tilapias GIFT que j'avais utilisés pour estimer les paramètres génétiques de l'efficacité alimentaire ont tous été euthanasiés après un nourrissage puis disséqués. Plusieurs mesures de morphologie du tractus digestif ont été réalisées tels que la longueur de l'intestin, le poids de l'estomac (après nourrissage) et du foie. Ces caractères montrent des héritabilités modérées à fortes, comprises entre 0.25 et 0.57, que ce soit en poids total ou corrigé pour les poids ou la longueur des poissons. Je ne traiterai pas ici des corrélations entre les différents segments du tractus digestif, mais uniquement des corrélations avec les critères d'efficacité alimentaire. Il apparaît que les caractères liés à la morphologie du tractus digestif ne sont pas corrélés avec les critères d'efficacité alimentaire (Tableau 4), à l'inverse des résultats sur les poulets.

Tableau 4 - Estimation des corrélations génétiques (\pm erreurs standards) entre les caractéristiques morphologiques des poissons et leurs performances de croissance et de consommation et d'efficacité alimentaire

Caractères ¹	Corrélations (matrice pedigree)				Corrélations (matrice génomique)			
	BWG	CA	IC	RFI	BWG	CA	IC	RFI
Pds Estomac	0.60 \pm 0.16	0.46 \pm 0.17	0.02 \pm 0.21	0.03 \pm 0.21	0.70 \pm 0.13	0.46 \pm 0.16	-0.32 \pm 0.19	-0.27 \pm 0.18
Log Pds Foie	0.084 \pm 0.24	0.21 \pm 0.21	0.15 \pm 0.23	0.04 \pm 0.21	0.37 \pm 0.17	0.28 \pm 0.17	-0.17 \pm 0.20	-0.17 \pm 0.17
Lg intestin	0.59 \pm 0.19	0.34 \pm 0.22	-0.12 \pm 0.23	-0.15 \pm 0.22	0.55 \pm 0.17	0.29 \pm 0.20	-0.11 \pm 0.23	-0.27 \pm 0.19
Pds Estomac / Pds poisson	0.13 \pm 0.23	0.04 \pm 0.22	-0.07 \pm 0.22	-0.02 \pm 0.21	0.17 \pm 0.21	0.02 \pm 0.20	-0.23 \pm 0.22	-0.13 \pm 0.20
Lg intestin / Lg poisson	0.22 \pm 0.26	-0.15 \pm 0.24	-0.32 \pm 0.23	-0.32 \pm 0.22	0.15 \pm 0.23	-0.09 \pm 0.22	-0.06 \pm 0.26	-0.21 \pm 0.20
Log Pds Foie / Pds poisson	-0.60 \pm 0.15	-0.41 \pm 0.17	0.14 \pm 0.22	0.04 \pm 0.20	-0.24 \pm 0.19	-0.13 \pm 0.18	0.06 \pm 0.21	0.01 \pm 0.17
Log Lg Intestin / Pds poisson	-0.61 \pm 0.16	-0.72 \pm 0.12	-0.34 \pm 0.22	-0.30 \pm 0.20	-0.63 \pm 0.14	-0.58 \pm 0.14	0.21 \pm 0.22	0.09 \pm 0.19

Les corrélations en gras et surlignées en gris sont les corrélations significativement différentes de zéro

¹Pds : poids ; Log : transformation log permettant au caractère de suivre une distribution normale ; Lg : longueur ; BWG : gain de poids sur la période de temps évaluée ; CA : consommation alimentaire ; IC : indice de conversion ; RFI : consommation alimentaire résiduelle

Aucun caractère morphologique ne montre de corrélation génétique significative avec l'IC ou le RFI, que les estimations de corrélations soient réalisées avec la matrice de pedigree ou la matrice génomique (avec utilisation des données de la puce SNP). Par contre, certains caractères sont corrélés significativement avec la consommation alimentaire : le poids de l'estomac (de poissons ayant mangé juste avant euthanasie) et la longueur de l'intestin rapportée au poids des poissons. Ces résultats

devraient être enrichis par de nouvelles mesures pour être plus robustes, la corrélation entre la consommation alimentaire et la longueur de l'intestin corrigée pour le poids des poissons pouvant être expliquée uniquement par la corrélation existante entre consommation et poids des poissons. Il semble globalement que les caractéristiques morphologiques du tractus digestif, bien qu'ayant des héritabilités modérées à élevées, ne soient pas de bons indicateurs de l'efficacité alimentaire des tilapias. Par conséquent, sélectionner des tilapias sur ces caractéristiques morphologiques ne permettrait pas d'améliorer l'efficacité alimentaire des poissons. Cela est d'autant plus vrai que pour ces mesures, le plus simple est d'euthanasier les poissons, la sélection serait alors faite sur les collatéraux, et donc les gains génétiques seraient toujours inférieurs par rapport à une sélection directe sur les individus phénotypés.

5.2.8.5. LES ISOTOPES STABLES

Suite à un échange avec une collègue d'INRAE, Sarah Nahon, j'ai voulu évaluer la possibilité que les variations des compositions en isotopes stables soient un critère indirect de sélection pour l'amélioration de l'efficacité alimentaire. Lors de nos premiers échanges, Sarah m'a expliqué, pour simplifier, que nous sommes ce que nous mangeons, et que les isotopes stables permettaient de mettre cela en évidence. Plus précisément, lorsqu'un animal consomme un nouvel aliment (ayant une signature isotopique différente de l'aliment initial), alors les valeurs isotopiques de cet animal vont petit à petit évoluer jusqu'à un nouvel équilibre propre à ce nouvel aliment. Les animaux vont avoir un état dynamique au cours duquel les signatures isotopiques vont évoluer d'un premier état d'équilibre (lorsqu'ils mangeaient l'aliment initial) vers un second état d'équilibre (lorsqu'ils auront atteint une signature isotopique stable liée à la consommation du second aliment). Plusieurs critères sont donc intéressants à prendre en compte dans l'objectif d'évaluer la possibilité que ces mesures d'isotopies soient de bons prédicteurs de l'efficacité alimentaire : le temps nécessaire à chaque individu pour atteindre le nouvel état d'équilibre suite à un changement d'aliment, les valeurs de ^{13}C et de ^{15}N lorsque cet état d'équilibre sera atteint mais aussi à un temps t au cours de la phase dynamique. Ce dernier caractère a été étudié chez des groupes de saumons et a montré de bonnes corrélations avec l'IC (Dvergedal et al., 2019a, 2019b). Chez les animaux d'élevage terrestres, les valeurs d'isotopes stables à l'état d'équilibre ont été montrés comme de bons prédicteurs de l'efficacité alimentaire au niveau phénotypique, avec des corrélations de -0.59 à -0.73 avec le ^{15}N mesuré dans plusieurs tissus (plasma, muscle) de ruminants (Cantalapiedra-Hijar et al., 2015, 2016; Wheadon et al., 2014). En première approche, j'ai donc souhaité évaluer comment évoluaient ces mesures d'isotopes stables et quelle était leur variabilité chez les bars en croissance, en prenant des individus issus des trois populations dont j'ai précédemment parlé. Ce travail a été mis en place au cours de la thèse de Charles Rodde, qui a prélevé quelques écailles de 48 poissons (16 de chaque population) très régulièrement du premier jour de changement d'aliment jusqu'au 217^{ème} jour post-changement d'aliment (ce qui correspond à des poissons pesant environ 22 g au début de l'expérimentation jusqu'à environ 180 g de poids vifs). De ce travail¹⁴, nous avons pu estimer qu'il fallait respectivement 143 et 291 jours pour atteindre un nouvel état d'équilibre pour le carbone et l'azote (**A19**). Ce long temps pour atteindre un

¹⁴ Un analyseur élémentaire à flux continu associé à un spectromètre de masse à rapport isotopique (EA/IRMS) a été utilisé pour analyser les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de tous les échantillons en utilisant un IRMS Isoprime GVI interfacé avec un analyseur élémentaire EuroEA 3000 (Eurovector, Pavie, Italie). Les rapports $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ont été exprimés en notation delta conventionnelle (δ) en pour mille (‰) par rapport à des niveaux de ^{13}C et de ^{15}N de référence.

nouvel état d'équilibre est certainement explicable par le fait que nous avons choisi de réaliser des prélèvements d'écailles (non létaux), l'écaille étant un tissu qui a un taux de renouvellement lent, ce qui n'est pas le cas du sang ou des muscles par exemple. Il serait intéressant de faire la même étude sur d'autres tissus tels que le mucus ou le sang, qui ont des temps de renouvellement bien plus rapides que les écailles. De plus, l'incorporation des isotopes stables est fortement contrôlée par la croissance des animaux (94.2% de l'incorporation d'azote est expliquée par la croissance dans cette étude).

Suite à ces premiers travaux, qui nous ont permis de mieux appréhender les isotopes stables au sujet desquels je n'étais pas familier, j'ai profité du démarrage des expérimentations de sélection divergente sur le tilapia (dans le cadre du projet DADA-EAT) pour faire quelques prélèvements d'écailles peu de temps après avoir mesuré la consommation alimentaire de chaque poisson. J'ai pu alors estimer les corrélations phénotypiques entre les valeurs d'isotopes stables en ^{13}C et ^{15}N de 257 tilapias pour lesquels j'avais des données de croissance et d'efficacité alimentaire. Les résultats, non publiés actuellement, sont présentés dans la figure 9, représentant d'une part les corrélations phénotypiques entre les différents caractères et les résultats d'une ACP permettant de mieux visualiser les résultats en fonction de plusieurs dimensions.

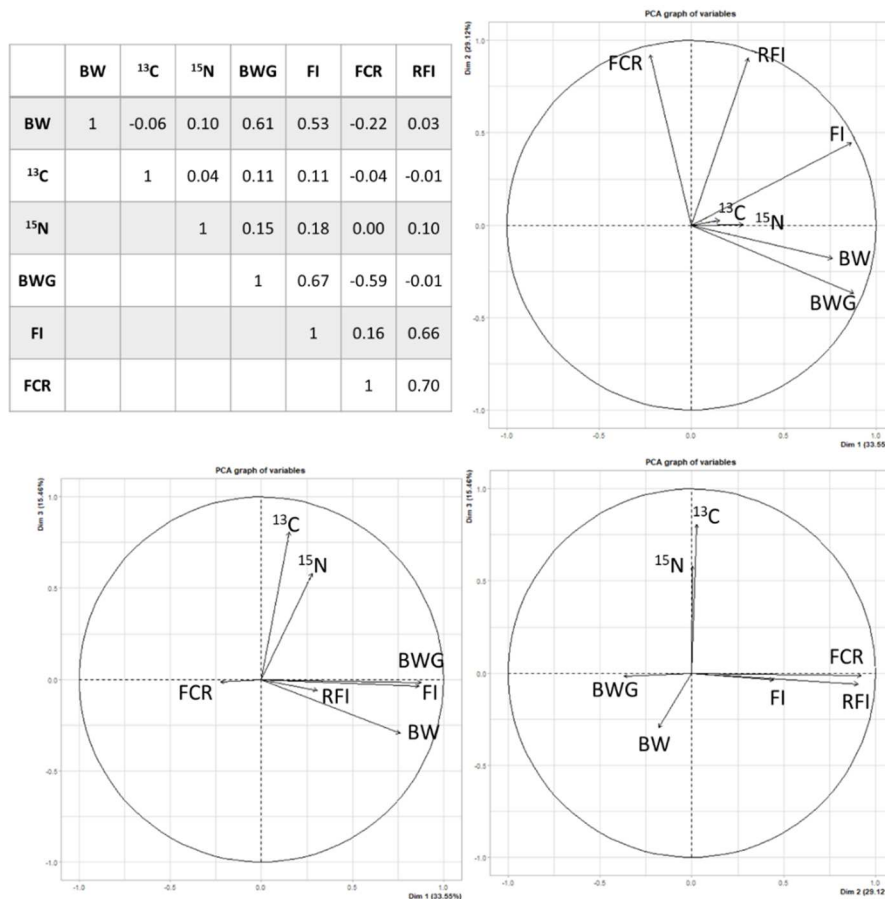


Figure 9 - Corrélations phénotypiques entre les valeurs d'isotopes stables et les caractéristiques de croissance et d'efficacité alimentaire des tilapias, et visualisation des relations entre ces caractères par ACP.

En haut à gauche la matrice des corrélations phénotypiques (corrélations de Spearman), en haut à droite, la représentation des dimensions 1 et 2 (62.7% de variance expliquée) ; en bas à gauche la représentation des dimensions 1 et 3 (49% de variance expliquée) ; et en bas à droite la représentation des dimensions 2 et 3 (44.6% de variance expliquée).

Ces résultats sont peu concluants par rapport aux attentes que nous avons, les corrélations n'étant pas significativement différentes de zéro entre les valeurs isotopiques et les caractéristiques de performances et d'efficacité alimentaires des tilapias. Les valeurs d'isotopie ne semblent pas être de bons indicateurs de l'efficacité alimentaire. Cependant, il est nécessaire de prendre ces résultats avec précaution car les prélèvements d'écaillés avaient été réalisés quelques semaines après les mesures d'efficacité alimentaire, ce qui a pu avoir un impact sur nos résultats. De plus, les aliments n'ayant pas été prélevés et mesurés pour leurs valeurs isotopiques, il n'est pas possible de dire dans quel état isotopique (dynamique ou stable) étaient les tilapias.

Cette approche utilisant les valeurs isotopiques des poissons pose de nombreuses questions auxquelles je n'avais pas forcément pensé au départ. En effet, il semblait relativement simple d'évaluer l'assimilation des poissons par cette méthode, mais des questions sur le choix du meilleur moment des prélèvements, des tissus à prélever et du protocole expérimental à mettre en place avant les prélèvements ont été soulevées au cours des expérimentations. Il n'est pas possible actuellement de conclure définitivement quant à la pertinence de ces caractères dans l'objectif d'améliorer l'efficacité alimentaire bien que les derniers résultats ne semblent pas être particulièrement positifs !

5.2.9. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES DE CE TRAVAIL SUR L'EFFICACITE ALIMENTAIRE

L'ensemble de ce travail sur les possibilités d'amélioration de l'efficacité alimentaire chez les poissons illustre bien la complexité du caractère étudié, tant pour la difficulté de mesurer directement et rapidement le caractère que pour la difficulté de trouver des indicateurs indirects. De nombreux travaux seront donc encore à mettre en place pour arriver à inclure l'efficacité alimentaire comme critère de sélection dans les schémas de sélection génétique.

Le point le plus important à mes yeux concerne le phénotypage. En effet, il n'existe aucune méthode parfaite de mesure de la consommation alimentaire chez les poissons. Alors que certaines méthodes sont très chronophages (analyses vidéo par exemple), d'autres induisent des pertes d'interactions sociales qui posent question quant au lien avec les environnements classiques d'élevage. D'autre part, les conditions d'élevage (température, rations...) impactent fortement sur l'efficacité alimentaire des poissons, il est donc essentiel de bien prendre en compte ces caractéristiques avant de mettre en place des expérimentations dans l'objectif de sélectionner les poissons sur leur efficacité alimentaire. De toute évidence, le choix de la meilleure méthode à utiliser ne sera pas le même selon l'espèce et les conditions d'élevage considérées.

Malgré toutes ces questions sur la méthodologie des mesures, il apparaît que ces caractères d'efficacité alimentaire sont héréditaires, variables et donc possiblement améliorables par sélection génétique. C'est un bon début !

Pour aller plus loin, plusieurs types d'expérimentations pourraient être mises en place pour évaluer la possibilité et la pertinence de l'ajout de l'efficacité alimentaire comme critère de sélection.

1/ Il serait pertinent d'évaluer au niveau génétique (et pas uniquement phénotypique) les méthodes de mesures de l'efficacité alimentaire dans les environnements d'élevage classique. Concernant le tilapia, l'élevage classique le plus répandu est un système en étang, où il est particulièrement complexe d'évaluer l'efficacité alimentaire individuelle des poissons. Il serait intéressant d'évaluer des tilapias

en aquariums, puis suite à un tri en fonction de leur efficacité alimentaire, de mettre ces poissons en étangs en fonction de leur phénotype mesuré en aquarium. L'objectif serait d'évaluer l'impact de la sélection en aquariums sur l'efficacité alimentaire mesuré en groupe en étangs (en groupes familiaux). Cette question semble, au vu des résultats obtenus sur l'analyse comparant les deux méthodes de mesures (vidéos vs. aquarium isolé, **A21**), tout à fait pertinente mais implique des expérimentations très chronophages et complexes à mettre en place en termes de quantités de poissons à phénotyper.

2/ Ce dernier point m'amène tout naturellement à la question de l'effort de phénotypage. Simplifier le phénotypage permettrait d'avoir plus de poissons phénotypés (donc une plus forte intensité de sélection) dans un temps plus court. Actuellement, cette complexité des mesures d'efficacité alimentaire est l'un des principaux freins pour les sélectionneurs. Il serait pertinent de trouver des moyens de simplification. Certains sont en cours d'évaluation, c'est le cas de l'approche que j'ai commencé à étudier grâce à une collaboration avec le LIRMM est l'utilisation des avancées en intelligence artificielle. S'il était possible d'automatiser les analyses vidéo, il n'y aurait alors « plus qu'à » faire des vidéos des repas des poissons pour avoir les phénotypes sans avoir besoin de passer des heures (jours, semaines, mois...) à analyser des vidéos de poissons en train de manger. Cette approche est très prometteuse mais nécessite encore un peu de développement avant d'être mise en place. Je ne doute pas qu'en liant les compétences de biologie et d'informatique, ces analyses vidéos pourraient être réalisées de façon automatisée, réduisant alors de façon considérable le temps nécessaire pour phénotyper les poissons.

3/ Afin de réduire les efforts de phénotypage, dans l'idéal, une sélection assistée par marqueurs (SAM) pourrait être pertinente. Par étude d'association de type GWAS (Genome Wide Association Study), il serait potentiellement possible de trouver des QTLs (Quantitative trait loci) en lien avec l'efficacité alimentaire. Les premières analyses que j'ai pu faire en collaboration avec le Roslin Institute (Ecosse) avec le jeu de données que j'ai présenté précédemment montrent que ces caractères de consommation et d'efficacité alimentaire sont polygéniques, un grand nombre de gènes étant donc impliqués pour expliquer les variations des compétences des poissons. Cela n'est pas vraiment étonnant étant donné le nombre de mécanismes physiologiques impliqués dans les processus de digestion, d'assimilation et de métabolisme des animaux, mais nécessiterait de prendre plus de temps que ce que j'ai pu y consacrer jusqu'à maintenant. Il semble donc très peu probable de pouvoir identifier des gènes utilisables en sélection. Par conséquent, développer des approches de sélection génomique serait une solution prometteuse. En effet, la mise en place d'un programme de sélection génomique pourraient permettre de réduire l'effort de phénotypage. Prédire de façon précise le phénotype de poissons uniquement génotypés à partir d'individus phénotypés et génotypés permettrait de réduire le nombre de poissons à phénotyper. Cependant, cette approche ne permet pas de réduire très fortement ces efforts de phénotypages, car il restera toujours nécessaire de phénotyper un grand nombre de poissons très régulièrement pour maintenir la validité des équations de prédiction de la sélection génomique.

4/ Il va sans dire qu'avec les évolutions des aliments actuels (telles que la réduction des huiles et farines de poissons, l'augmentation de l'utilisation des farines d'insectes et de composés moins faciles à digérer), il va être nécessaire d'évaluer les interactions génétique x aliment. Il est fort probable qu'un poisson montre des caractéristiques d'efficacité alimentaire différentes en fonction de l'aliment qui lui

est donné. Il est aussi fort possible que ces interactions génétique x environnement alimentaire soient dépendantes de l'espèce de poisson considérée, les poissons omnivores montrant peut-être moins de variations que les poissons ayant une alimentation plus spécifique. Dans ce sens, travailler sur plusieurs espèces permettrait d'avoir une vision bien plus générique des évolutions de ces interactions.

Pour conclure, il y a encore beaucoup de travail à développer et les chercheurs généticiens travaillant sur ces questions ne vont certainement pas s'ennuyer ! De mon côté, je reste persuadé que les approches multi-spécifiques permettront d'avancer de façon bien plus rapide qu'un travail ciblé sur une espèce spécifique qui a ses caractéristiques propres.

5.3. DURABILITE, OUI, MAIS IL N'Y A PAS QUE L'EFFICACITE ALIMENTAIRE !

Dans l'objectif d'améliorer la durabilité des élevages, j'ai essentiellement développé la thématique de l'amélioration de l'efficacité alimentaire. Cette thématique est essentielle mais n'est pas suffisante pour avoir une vue globale de la production animale. Parmi les différents projets que j'ai menés ou auxquels j'ai participé, j'ai pu me pencher sur de nombreuses questions parmi lesquelles des questions de thermotolérance des tilapias aux jeunes stades dans l'objectif de réduire l'utilisation des hormones masculinisantes (très polluantes et ayant un possible impact de déséquilibre des sex-ratios des populations de poissons sauvages) en élevage (**A6**) ; le déterminisme du sexe chez les tilapias GIFT (**A17**) d'avec l'objectif de mettre en place des croisements spécifiques permettant de réduire l'utilisation des hormones masculinisantes ; les possibilités de prédire la croissance des larves de bars et tilapias au cours des stades précoces (**A7, C5, C8**) et donc potentiellement de différencier mâles et femelles dès les premiers stades de vie (réduisant du coup l'utilisation des hormones masculinisantes) ; les analyses de génétique des populations de tilapias à Madagascar dans le cadre de l'encadrement de thèse de Monique Ravakarivelo (**A12, C9**).

Dans la suite de ce rapport, j'ai choisi de détailler deux aspects en particulier, le premier sur l'adaptation des tilapias à la salinité dans un contexte d'augmentation d'utilisation des étangs en eaux saumâtre et la réduction de l'accès à l'eau douce, et le second sur le recours à la sélection participative qui apporte une façon nouvelle de travailler, impliquant l'ensemble des acteurs de la filière, et permettant d'aboutir à des consensus qui sont particulièrement pertinents pour pérenniser les programmes d'amélioration génétique dans un contexte de développement durable des pays du Sud.

5.3.1. SELECTION GENETIQUE ET ADAPTATION A LA SALINITE

Certaines espèces de tilapias montrent une forte croissance mais une faible tolérance à la salinité (comme *Oreochromis niloticus* sur lequel j'ai travaillé sur les questions d'efficacité alimentaire) alors que d'autres espèces montrent une bonne tolérance à la salinité mais une faible croissance (comme *O. mossambicus*). A partir de ce constat, une sélection avait mise en place avec pour objectif d'avoir des tilapias montrant une bonne croissance dans un environnement d'eau saumâtre (salinité autour de 20 ppt¹⁵) dans un contexte de raréfaction d'eau douce. Le schéma de sélection initial avait été proposé par Bernard Chevassus (INRAE), et incluait une hybridation entre les deux espèces de tilapias

¹⁵ Ppt : parts pour mille (parts per thousand)

O. niloticus et *O. mossambicus* suivi d'un backcross par *O. mossambicus* pour augmenter la tolérance à la salinité des poissons. Après ces croisements, l'idée était de réaliser une sélection génétique intrafamiliale avec croisement rotatif sur plusieurs générations et la croissance comme critère de sélection, et ceci dans deux environnements d'élevage différents : un environnement intensif (bassin et aliment exogène) et un environnement extensif (étang et fertilisation de l'étang pour l'alimentation). La sélection était donc double : d'une part, une sélection active sur la croissance, et d'autre part, une sélection passive sur la salinité, puisque les animaux étaient élevés en continu dans un environnement saumâtre. Lors de mon recrutement au Cirad, de nombreuses données avaient été acquises dans le cadre de ce programme (nommé Molobicus) mais aucune évaluation ni valorisation n'avait été réalisée. J'ai donc pris en charge l'analyse des données et l'ensemble des interactions avec le partenaire philippin (BFAR : Bureau of Fisheries and Aquatic Resources) où la sélection avait été mise en place. J'ai pu évaluer l'impact de la sélection après 4 générations de sélection (**A8, C6, C7**) :

- Le poids moyen des poissons avait augmenté de 50g comparé à un témoin (tilapia de couleur rouge conservé dans les bassins mais non sélectionné sur la croissance).
- L'amélioration était plus forte en système intensif (élevage en bassins avec apport d'aliment exogène) qu'en système extensif (élevage en étangs avec fertilisation par des rejets de poulets). L'élevage en milieu intensif a dû favoriser la croissance, donc l'expression du potentiel génétique de croissance, et donc la réponse à la sélection.
- L'héritabilité réalisée pour le poids corporel était significative uniquement en système intensif (0.19 ± 0.07 vs. 0.11 ± 0.06 en système extensif).

En dehors des analyses, j'ai pu mettre en place de nombreuses études avec ce partenaire, et les collaborations perdurent. En effet, nous avons évalué la tolérance à la salinité en 7^{ème} génération de sélection, qui s'est révélée être stable par rapport à l'origine du programme. Et nous sommes actuellement en train de mettre en place une étude concernant les compétences de reproduction des tilapias sélectionnés en milieu salin. Les tilapias Molobicus montrent de faibles niveaux de reproductions, ce qui est d'une part dû à l'hybridation entre deux espèces et d'autre part dû à l'environnement d'élevage saumâtre. Il est donc, pour la pérennité du programme et sa potentielle diffusion au niveau des pisciculteurs, essentiel de pouvoir avoir des poissons ayant de bonnes capacités de reproduction.

Ce programme a eu des hauts et des bas. J'ai pu voir concrètement à quel point il n'était pas simple de mettre en place et de rendre pérenne un tel programme de sélection génétique. Plusieurs raisons me font penser qu'il est très complexe de développer un programme de sélection génétique dans les pays du Sud, d'autant plus quand on n'est pas présent régulièrement sur place et que le programme est complexe. Molobicus étant un hybride entre deux espèces de tilapias inter-fertiles, il y a des reproductions, mais celles-ci ne sont pas aussi fréquentes et aussi bonnes qu'intra-espèce. Cela a posé de nombreux problèmes pour conserver un nombre assez conséquent de familles, et il s'avère qu'actuellement, le nombre de familles sélectionnées se réduit de génération en génération, ajoutant des problèmes de consanguinité. S'ajoute à cela des conditions climatiques compliquées (incluant de réguliers typhons et inondations), où de nombreux poissons ont été perdus. Enfin, l'arrivée aléatoire et irrégulière de financements n'ont jamais permis d'avoir une vision à long terme du programme de sélection génétique qui vit malheureusement un peu trop au jour le jour. C'est d'ailleurs grâce à une collaboration avec le WorldFish et l'Université de Stirling (Ecosse) que nous avons pu étudier la composition génétique de la lignée Molobicus après 7 générations de sélection (**A18**). L'idée était ici

de faire le lien entre l'impact de la sélection active sur la croissance et passive sur la tolérance à la salinité et le génome des tilapias hybrides.

Originellement, les tilapias Molobicus portaient 75% de génome de *O. mossambicus* et 25% de génome de *O. niloticus* (hybridation puis une génération de backcross sur *O. mossambicus*). Les résultats de génotypage SNPs des tilapias de 7^{ème} génération de sélection indiquent qu'il y a eu une déviation de la contribution d'origine des deux espèces au sein de la lignée sélectionnée en faveur de *O. niloticus*, ce qui pouvait être attendu du fait de la sélection sur la croissance, *O. niloticus* présentant une plus forte croissance qu'*O. mossambicus*. Cette déviation était plus forte pour les poissons sélectionnés dans un système d'élevage intensif, ce qui est à mettre en parallèle de la meilleure réponse à la sélection dans ce système comparé au système d'élevage extensif. Ces résultats sont illustrés dans la Figure 10, présentant des résultats d'ACP discriminante (DAPC : Discriminant Analysis of Principal Component) sur laquelle on peut clairement distinguer les populations de référence (*O. niloticus* GIFT, et *O. mossambicus*), les hybrides F1 (croisement entre des *O. mossambicus* et *O. niloticus* GIFT) et les poissons de 7^{ème} générations dans les environnements extensifs et intensifs.

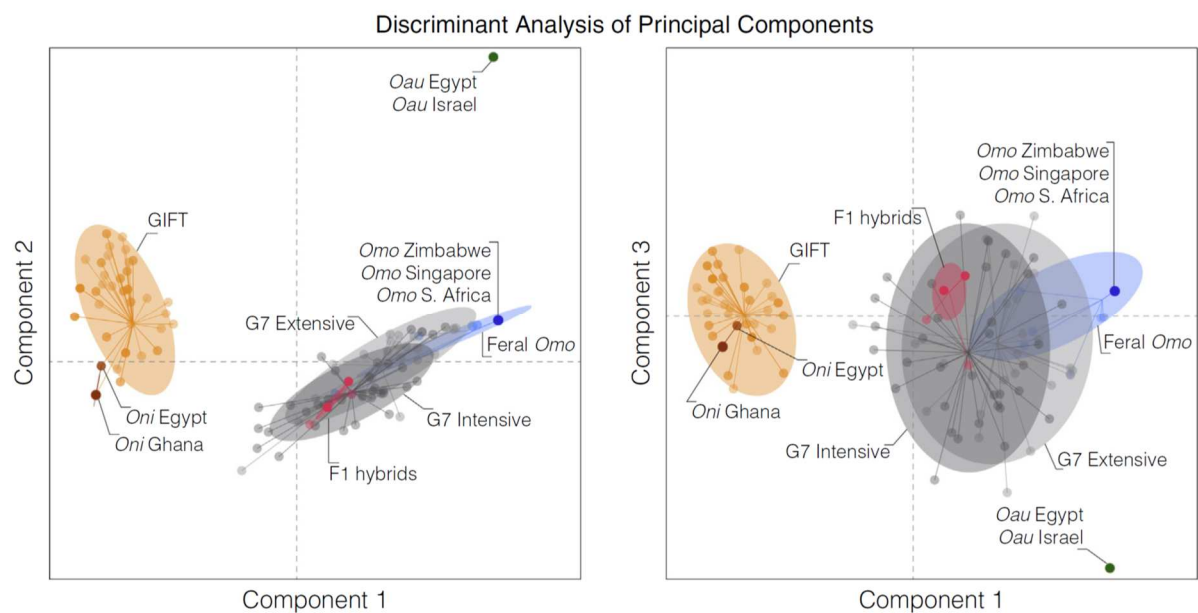


Figure 10 - Représentation des résultats de l'ACP discriminante

A gauche : représentation des composantes 1 et 2 de l'ACP ; A droite : représentation des composantes 1 et 3 de l'ACP ; Oni : *O. niloticus* ; Omo : *O. mossambicus* ; Oau : *O. aureus* ; Feral Omo : souche parentale *O. mossambicus* de Molobicus (en bleu) ; F1 Hybrids : Molobicus F1 (hybrides croisés entre les deux espèces parentales, en rouge), G7 : Molobicus de 7^{ème} génération de sélection en milieu extensif et intensif (en gris).

Ces résultats mettent en évidence la dérive du génome hybride de la lignée Molobicus lors de la sélection sur la croissance des poissons. Il est probable que la sélection active sur la croissance a eu plus d'impact sur le génome des tilapias que la sélection passive sur la tolérance à la salinité, vu que la dérive n'est pas allée dans le sens d'une augmentation de la proportion du génome de *O. mossambicus*, malgré la génération de backcross avec cette espèce. Cela pourrait être dû à un élevage

avec un taux de salinité trop faible pour que la sélection passive soit très contraignante pour les poissons (en moyenne 15 et 22 ppt pour les systèmes extensifs et intensifs, respectivement).

5.3.2. SELECTION PARTICIPATIVE

Jusqu'à présent, j'ai essayé de trouver des moyens d'inclure un caractère complexe dans les schémas de sélection génétique, en me plaçant dans un schéma de sélection de type pyramidal, où la sélection est réalisée par un ou quelques sélectionneurs, qui diffusent la lignée améliorée à des écloseurs, qui eux-mêmes diffusent vers les producteurs. Dans un tel schéma, il est nécessaire que les sélectionneurs aient une grande quantité de poissons et un (très) gros budget à investir dans le programme de sélection. C'est possible pour certaines espèces d'intérêt économique majeur, et principalement dans les pays développés. Malheureusement, développer un programme de sélection est long et coûteux à mettre en place, il est donc particulièrement complexe de développer ce type de programme sur des espèces de moindre intérêt économique dans les pays du Sud. C'est tout l'intérêt que peut avoir un programme de sélection génétique participatif .

Suite au projet PARRUR (2010-2014) et à la restitution que j'en ai faite à Madagascar en 2019 concernant les travaux sur la carpe commune (*Cyprinus carpio*, en partenariat avec M. Vandeputte d'INRAE, **O1**), nous avons pu montrer que la variabilité génétique des carpes n'était actuellement pas un problème sur les Hautes Terres malgache autour de la capitale Antananarivo, du moment que les alevineurs effectuent un minimum d'échange/renouvellement de géniteurs. Cependant, lors de ces ateliers de restitution dans 3 régions des Hautes Terres (Analamanga, Itasy et Vakinankaratra), des questions ont été posées par rapport à des plans de gestion de ces échanges. Quel était le nombre minimum de géniteurs femelle/mâle pour continuer à maintenir cette bonne variabilité génétique ? Quelle devait être la taille d'un groupe de pisciculteurs pour réaliser cette gestion ? Quelle fréquence et taux de renouvellement/échange des géniteurs ? Ce contexte de l'élevage de carpes sur les Hautes Terres malgaches est totalement en adéquation avec la possibilité de démarrer un programme de sélection participatif. En effet, si la variabilité génétique est bonne aujourd'hui, même dans des systèmes de reproduction en rizière, il est important de réfléchir dès maintenant à un plan de gestion des géniteurs pour un maintien de cette variabilité, et de travailler sur un programme de sélection génétique pour améliorer les performances des carpes. Même si cette amélioration des souches n'est pas la première préoccupation des pisciculteurs aujourd'hui, elle le deviendra dans les prochaines années car cela permettra une forte augmentation des performances (par exemple, un gain de croissance d'environ 5 à 10% par génération si la sélection cible ce critère de sélection). La mise en œuvre d'un programme de sélection génétique, qu'il soit participatif ou non, prend plusieurs années et il convient donc d'engager la réflexion dès maintenant.

Plusieurs étapes doivent être mises en place avant de démarrer programme de sélection génétique. Il est essentiel que tous les acteurs de la filière soient acteurs du programme de sélection : le choix des caractères à améliorer est un choix qui doit être mûrement réfléchi et doit permettre de satisfaire l'ensemble de la filière. Au cours des ateliers réalisés précédemment, il avait été mis en évidence par les pisciculteurs et alevineurs un fort intérêt pour 1/ les carpes de phénotype miroir (avec une ligne d'écaille simple mais pas complètement écaillées, préférence alimentaire à Madagascar) et 2/ les carpes à forte croissance. De toutes ces informations, j'ai proposé d'inclure ces approches dans le programme Ampiana2 (Programme d'Appui au Financement de l'Agriculture et aux Filières Inclusives

dans le Centre de Madagascar) qui vient d'être financé par l'Union Européenne. Les différentes étapes de ce projet de sélection génétique participative ne seront pas détaillées dans le présent rapport mais sont brièvement les suivantes :

- Définir les objectifs de sélection : ce travail a déjà débuté lors des ateliers avec les pisciculteurs, mais doit être entrepris avec l'ensemble des acteurs de la filière pour être le plus large possible et induire un gain pour les producteurs-sélectionneurs qui auront investi du temps et de l'argent sur la sélection.
- Comparer les performances des populations présentes : il y a deux principales populations de carpes à Madagascar, d'origine française et hongroise pour lesquelles les caractéristiques de croissance et de survie ne sont pas bien connues. Nous allons donc évaluer les performances des deux souches dans des milieux environnementaux variés pour anticiper le changement global et les effets des activités anthropiques présentes sur les Hautes Terres malgaches. Si l'une des deux populations est plus performante dans les conditions d'élevage des pisciculteurs, il sera important de prendre cette population en considération dans le programme de sélection.
- Evaluer l'adaptabilité et la plasticité des souches et phénotypes d'intérêt face à des environnements soumis au changement global et à une pression d'anthropisation de plus en plus fortes et qui touchent particulièrement les pays vulnérables au Sud. En effet, s'il apparaît par exemple que les carpes de phénotype écaillé présentent une meilleure adaptabilité au changement global que les carpes de phénotype miroir, il serait nécessaire de se poser la question de l'intérêt du phénotype miroir dans le programme de sélection.
- Caractériser chaque pisciculture afin de valider la capacité de chaque pisciculteur d'intégrer ce programme d'amélioration. En effet, l'idée générale est de mettre en place un programme de sélection participatif (incluant un grand nombre de pisciculteurs).
- Démarrer le programme en lui-même chez les pisciculteurs avec à minima 200 géniteurs au début du programme (soit une centaine de pisciculteurs impliqués). Il est important de montrer qu'un programme d'amélioration ne change pas fondamentalement les pratiques d'élevage classique pour les pisciculteurs, mais uniquement à la marge, lors des échanges de géniteurs. En effet, la plupart des étapes nécessaires au succès d'un programme d'amélioration génétique sont déjà mis en place et il ne manque qu'une structuration un peu plus forte et contrôlée pour pouvoir mettre en place une telle sélection. Actuellement, tous les pisciculteurs échangent des géniteurs régulièrement entre eux et le principal changement dans le programme de sélection sera de diriger ces échanges afin de garder une bonne variabilité génétique tout en améliorant petit à petit les caractères sous sélection.

L'intérêt d'un programme de sélection génétique participatif est qu'il n'est pas dépendant d'un projet financé avec un début et une fin. L'implication des pisciculteurs et leur formation au cours du projet Ampiana2 leur permettra d'avoir toutes les connaissances requises pour pouvoir continuer ce programme de façon autonome. Il sera donc important pour la pérennité du programme d'amélioration génétique, de réaliser un suivi régulier (par les techniciens piscicoles et l'équipe en charge de cette activité spécifique dans le projet) et des formations sur le maintien d'un programme d'amélioration. Ce programme participatif étant réalisé dans des environnements d'élevages aussi divers qu'il y a de pisciculteurs, les poissons, en dehors des critères de sélection directs, seront aussi sélectionnés sur leur adaptabilité à l'environnement, ce qui ne peut être que positif dans le contexte actuel de forts impacts visibles du changement climatique.

De plus, les approches de recherche participative sont amenées à se développer de plus en plus pour qu'il y ait une adhésion des consommateurs-citoyens aux méthodes de production de leur alimentation. Cette activité relie génétique et développement, avec une application directe de la mise en place d'un programme de sélection, ce qui me semble tout à fait intéressant dans un pays comme Madagascar où il existe déjà un très fort réseau de pisciculteurs et une réelle motivation à évoluer pour améliorer les caractéristiques des poissons produits.

6. ET POUR LA SUITE ? ET POURQUOI PASSER L'HDR ?

L'ensemble des travaux et projets que j'ai menés jusqu'à présent se sont focalisés sur les possibilités d'améliorer les élevages (avicoles et aquacoles) dans une optique de développement durable. Il me semble essentiel, à l'heure actuelle, de continuer à travailler sur ces approches, qui concernent plus largement tous les pans de la production agricole. Les prévisions de croissance de population humaine mondiale sont en effet toujours largement à la hausse, et la malnutrition va malheureusement dans le même sens. Il est particulièrement important de trouver des moyens de permettre à la population mondiale de pouvoir bien se nourrir. C'est donc sur cet objectif que je vais continuer à travailler dans les années à venir.

Mais avant d'aller plus loin sur le futur, j'aimerais dire quelques mots sur nos métiers et ma vision de la recherche. Dans l'ensemble de mes activités, j'ai toujours eu besoin de réaliser des expérimentations sur des modèles vivants. Il a toujours été essentiel pour moi de mener les expériences, d'être présent au cours des pesées, des biométries et de toutes les étapes permettant d'acquérir des données à analyser. Ce travail ne peut pas être réalisé seul, et c'est grâce à tout un ensemble de personnes sur lesquelles j'ai pu compter (et parfois me reposer) que j'ai pu mener mes travaux à bien. Tous les corps de métiers sont importants et ont un rôle à jouer dans les quelques avancées scientifiques que j'ai pu mener. De plus, l'enrichissement personnel se fait par des rencontres, des discussions avec des collègues d'autres univers, d'horizons divers et variés et qui m'ont nourri dans mes recherches. Quel que soit l'organisme de recherche avec lequel j'ai pu travailler, que ce soit à INRA (à l'époque), l'Ifremer, INRAE, le Cirad ou le WorldFish, j'ai eu la chance de rencontrer des personnes formidables par leur savoirs, mais aussi leurs savoir vivre et leur savoir être, qui m'ont fait évoluer et grandir¹⁶.

Ce travail de réflexion et de rédaction de mon HDR que je viens de mener m'a permis de prendre du recul sur ma situation scientifique actuelle et mes motivations dans la recherche. J'ai écrit ce rapport au cours d'une période de forte remise en question de mes activités de recherche et je pense qu'avoir fait ce travail m'a permis de retrouver une motivation qui s'étiolait petit à petit. J'espère avoir pu illustrer dans ce rapport mon intérêt pour la sélection et la génétique, disciplines qui me semblent déterminantes pour pouvoir atteindre les objectifs du développement durable. C'est donc en gardant cette discipline qui m'est chère que je vais continuer à développer mes activités de recherches. Cependant, l'unité expérimentale de proximité sur laquelle reposait une part très importante de mes travaux est en train de fermer, et les conditions ne seront donc bientôt plus réunies pour me permettre de continuer ce travail à cheval entre le bureau et le terrain (ou le laboratoire). Je suis dans une démarche de changement de modèle biologique. En effet, après avoir travaillé sur le poulet, puis le tilapia (aussi appelé poulet aquatique), j'envisage de me tourner vers le monde végétal, et plus spécifiquement le riz et le sorgho, qui sont deux céréales particulièrement importantes pour la sécurité alimentaire des pays les plus pauvres. Dans ce contexte, l'impact des changements climatiques est très important, avec des alternances de périodes de sécheresses fortes et d'inondations assez dévastatrices. S'il ne s'agira bien entendu plus d'évaluer l'efficacité alimentaire du sorgho ou du riz¹⁷, la continuité se fera au travers du fait que, comme pour les productions animales, il faut trouver des

¹⁶ J'en profite pour remercier ceux qui se reconnaîtront, ainsi que tous les animaux qui ont plutôt bien lu les protocoles expérimentaux me permettant d'avoir des résultats intéressants ☺

¹⁷ Ce serait voué à l'échec !

moyens, via la sélection génétique, de développer une production durable dans des conditions qui sont de plus en plus complexes avec le changement climatique, déjà bien visible dans certaines zones de notre planète. Dans ce contexte, je suis actuellement en train de faire évoluer mon projet et mes questions de recherches avec trois points spécifiques :

- Comment les interactions génétiques x environnement (x pratiques de cultures) impactent les rendements et la productivité des céréales en Afrique de l'Ouest ?
A travers ce questionnement se posent un grand nombre de questions liées aux meilleures variétés de céréales à inclure dans les populations de base des programmes de sélection génétiques. Il existe une grande quantité de variétés de riz et chacune a ses propres caractéristiques et ses propres performances dans un environnement donné. Il serait donc intéressant d'évaluer les rendements de ces variétés dans des environnements qui ne sont pas les plus favorables mais qui représentent les environnements de culture tels qu'ils seront dans quelques années voire dizaines d'années. Cela permettra ensuite d'initier des programmes de sélection génétique avec les variétés les moins mal-adaptées possibles aux futurs environnements de culture.
- Il semble à l'heure actuelle essentiel de développer les approches de sélection génomiques, voire multi-omiques, qui permettront certainement d'optimiser les schémas de sélection génétique et d'accélérer les gains génétiques. Dans ce contexte, la deuxième question de recherche sur laquelle je souhaite développer mes activités portera sur l'importance de l'apport des données -omiques dans les schémas de sélection. L'objectif sera de déterminer d'une part comment les approches-omique peuvent concrètement conduire à l'amélioration des précisions de prédiction génomique et d'autre part l'impact des coûts financiers de ces apports.
- Enfin, les deux premières questions de recherche impliquent de très nombreux essais en champs et il n'est pas possible d'essayer autant de possibilités qu'on pourrait le souhaiter. Je propose donc de développer des approches de simulation et de modélisation des schémas de sélection afin d'évaluer les meilleurs tests à réaliser en champs. Cela me permettra aussi d'évaluer les coûts financiers en fonction des schémas de sélection proposés et l'impact des choix réalisés pendant le processus de sélection génétique sur le long terme.

C'est donc un changement assez radical que je propose de réaliser par rapport aux travaux que j'ai pu mener jusqu'à présent, plutôt tournés vers le développement de méthodes de sélection pour l'amélioration d'un caractère complexe. Ce changement de modèle biologique va être un vrai challenge particulièrement motivant pour moi, avec les approches de sélection génétique totalement différentes entre modèle animal et modèle végétal. Ce tournant va aussi me permettre d'aller explorer des domaines que je ne connais pas forcément actuellement, mais qui sont particulièrement importants à l'heure où la sécurité alimentaire mondiale est un problème de plus en plus prégnant, d'autant plus avec l'impact du dérèglement climatique. Cela me permettra aussi de monter et de coordonner de nouveaux projets de recherche, permettant de développer de nouvelles connaissances et de former de nouveaux étudiants en thèse.

Pour finir, je me suis souvent demandé pendant ces dernières années, pourquoi passer mon HDR ? Grâce à l'encadrement de la thèse de Charles Rodde qu'il vient de terminer avec brio, et des différents encadrements de masters, j'ai pu évaluer mon envie de continuer à contribuer à la formation par la recherche. L'HDR est la meilleure façon de pouvoir assumer ces responsabilités dans l'encadrement

d'étudiants. Sans ce partage de connaissances et de compétences entre l'encadrant et l'encadré, la recherche n'existerait pas. J'ai probablement autant appris au cours des trois années de thèse de Charles que Charles lui-même. C'est une façon de se co-enrichir les uns les autres qui me semble intéressante, chacun étant gagnant dans ce processus. Le travail d'encadrement n'est pas qu'une histoire de connaissances, mais aussi de savoir-être et d'échanges. Connaître son sujet spécifique est essentiel dans une thèse, et l'encadrant aide en ça, évidemment, mais il doit d'abord et surtout faire comprendre à l'étudiant l'importance de développer sa curiosité, de se poser les bonnes questions et de trouver comment mettre en place des moyens pour y répondre tout en gardant un œil critique et du recul sur ses propres résultats. Charles Rodde a déjà trouvé un travail dans le pôle Recherche & Développement d'une entreprise internationale basée en Malaisie travaillant sur les farines d'insectes comme aliment pour les poissons. Son succès dans cette recherche, dans les conditions sanitaires actuelles qui ne simplifient pas la recherche d'emploi, est aussi une réelle satisfaction pour moi, cela finalise parfaitement tout le travail que nous avons tous les deux mené pendant sa thèse.

MES PUBLICATIONS

incluant **étudiants encadrés** co-signataires et **facteurs d'impact**.

EN COURS DE FINALISATION

S1. Rodde, C., H. de Verdal, M. Vandeputte, F. Allal, J. Nati, M. Besson, F.R. Blasco, D.J. McKenzie. 2021. An investigation of links between metabolic rate and feed efficiency in European sea bass *Dicentrarchus labrax*. *Soumis*

S2. Détrez, E., M.M. Belhaj, V. Kerzérho, A. Vergnet, **H. de Verdal**, T. Rouyer, S. Bonhommeau, A. Lamlih, M. Julien, F. Ben Ali, S. Bernard, F. Soulier. 2021. Setting up experiment to discriminate fish gonadal developmental stages using bioimpedance spectroscopy. *Soumis*

S3. de Verdal, H., A. Barria, R.D. Houston, J.A.H. Benzie, D.J. de Koning. 2021. Implications on the application of genomic selection for feed conversion ratio related-traits on a farmed Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) population. *En rédaction*

PUBLIEES DANS DES JOURNAUX A COMITE DE LECTURE

A21. Rodde, C., M. Vandeputte, T.Q. Trinh, V. Douchet, M. Canonne, J.A.H. Benzie, **H. de Verdal**. 2021. The Effects of Feed Restriction and Isolated or Group Rearing on the Measurement of Individual Feed Intake and Estimation of Feed Conversion Ratio in Juvenile Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) for Selective Breeding Purposes. *Frontiers in Genetics* 11: 596521 **IF = 3.79**

A20. Rodde, C., M. Vandeputte, F. Allal, M. Besson, F. Clota, A. Vergnet, J.A.H. Benzie, **H. de Verdal**. 2020. Population, temperature and feeding rate effects on individual feed efficiency in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Frontiers in Marine Science* 7: 578976 **IF = 3.66**

A19. Rodde, C., H. de Verdal, S. Lefebvre, C. Menniti, M. Vandeputte, F. Clota, F. Allal, D.J. McKenzie, J.A.H. Benzie, S. Nahon. 2020. Variations in isotope incorporation rates and trophic discrimination factors of carbon and nitrogen stable isotopes in scales from three European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 533: 151468 **IF = 2.25**

A18. Bartie K.L., K Taslima, M. Bekaert, S. Wehnera, M. Syaifudin, J.B. Taggart, **H. de Verdal**, W. Rosario, N. Muyalde, J.A.H. Benzie, B.J. McAndrew, D.J. Penman. 2020. Species composition in the Molobicus hybrid tilapia strain. *Aquaculture* 526: 735433 **IF = 3.22**

A17. Taslima, K., S. Wehner, J.B. Taggart, **H. de Verdal**, J.A.H. Benzie, M. Bekaert, B.J. McAndrew, D.J. Penman. 2020. Sex determination in the GIFT strain of tilapia is controlled by a locus in linkage group 23. *BMC Genetics* 21:49 **IF = 2.56**

A16. Reverter, M., S. Sarter, D. Caruso, J.C. Avarre, M. Combe, E. Pepey, L. Pouyaud, S. Vega-Heredia, **H. de Verdal**, R. Gozlan. 2020. Aquaculture at the crossroads of global warming and antimicrobial resistance. *Nature Communications* 11, 1870 **IF = 12.12**

A15. Rodde, C., B. Chatain, M. Vandeputte, T.Q. Trinh, J.A.H. Benzie, **H. de Verdal**. 2020. Can individual feed conversion ratio at commercial size be predicted from juvenile performance in individually reared Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture Reports* 17: 100349 **IF = 2.29**

A14. de Verdal, H., C.M. O'Connell, W. Mekkawy, M. Vandeputte, B. Chatain, M.L. Bégout, J.A.H. Benzie. 2019. Agonistic behavior and feed efficiency in juvenile Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* 505 : 271-279 **IF = 3.48**

A13. de Verdal H., M. Vandeputte, W. Mekkawy, B. Chatain, J.A.H. Benzie. 2018. Quantifying the genetic parameters of feed efficiency in Nile tilapia. *BMC Genetics* 19:105 **IF = 2.67**

A12. Ravakarivelo, M., E. Pepey, J.A.H. Benzie, N. Raminosoa, H. Rasamoelina, O. Mikolasek, **H. de Verdal**. 2019. Genetic variation in farmed and feral populations of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* in Madagascar. *Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux* 72(3): 101-106 **Sans IF**

A11. de Verdal H., H. Komen, E. Quillet, B. Chatain, F. Allal, J.A.H. Benzie, M. Vandeputte. 2018. Improving feed efficiency using genetic breeding: a review. *Reviews in Aquaculture* 10 (4): 833-851 **IF = 4.71**

- A10. de Verdal H.**, W. Mekki, C.E. Lind, M. Vandeputte, B. Chatain, J.A.H. Benzie. 2017. Measuring individual feed efficiency and its correlations with performance traits in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* **468**: 489-495 **IF = 2.95**
- A9.** Costa, C., M. Vandeputte, F. Antonucci, C. Boglione, **H. de Verdal**, B. Chatain. 2015. Are trunk lateral line anomalies and disoriented scale patterns in European seabass (*Dicentrarchus labrax*) influenced by genetics? *Aquaculture* **448**: 38-43 **IF = 2.08**
- A8. de Verdal H.**, W. Rosario, M. Vandeputte, N. Muyalde, P. Morissens, J.F. Baroiller, B. Chevassus. 2014. Response to selection for growth in an interspecific hybrid between *Oreochromis mossambicus* and *O. niloticus* in two distinct environments. *Aquaculture*, **430**, 159-165 **IF = 2.14**
- A7. de Verdal H.**, M. Vandeputte, E. Pepey, M.O. Vidal, B. Chatain. 2014. Individual growth monitoring of European sea bass larvae by image analysis and microsatellite genotyping. *Aquaculture*, **434**, 470-475 **IF = 2.14**
- A6.** Poonlaphdecha, S., E. Pepey, M. Canonne, **H. de Verdal**, J.-F. Baroiller, H. D'Cotta. 2013. Temperature induced-masculinization in the Nile tilapia causes rapid up-regulation of both *dmrt1* and *amh* expressions. *General and Comparative Endocrinology* **193**: 234-242 **IF = 2.81**
- A5. de Verdal, H.**, A. Narcy, D. Bastianelli, N. Mème, S. Urvoix, A. Collin, E. Le Bihan-Duval, S. Mignon-Grasteau. 2013. Genetic variability of metabolic characteristics in chickens selected for their ability to digest wheat. *Journal of Animal Science*, **91**:2605-2615 **IF = 2.00**
- A4. de Verdal, H.**, S. Mignon-Grasteau, D. Bastianelli, N. Mème, E. Le Bihan-Duval, A. Narcy. 2013. Reducing the environmental impact of poultry breeding by genetic selection. *Journal of Animal Science*. **91**: 613-622 **IF = 2.00**
- A3. de Verdal, H.**, A. Narcy, D. Bastianelli, H. Chapuis, N. Mème, S. Urvoix, E. Le Bihan-Duval, S. Mignon-Grasteau. 2011. Improving the efficiency of feed utilization in poultry by selection. 1. Genetic parameters of anatomy of the gastro-intestinal tract and digestive efficiency. *BMC Genetics*, **12** : 59 **IF = 2.78**
- A2. de Verdal, H.**, A. Narcy, D. Bastianelli, H. Chapuis, N. Mème, S. Urvoix, E. Le Bihan-Duval, S. Mignon-Grasteau. 2011. Improving the efficiency of feed utilization in poultry by selection. 2. Genetic parameters of excretion traits and correlations with anatomy of the gastro-intestinal tract and digestive efficiency. *BMC Genetics*, **12** : 71 **IF = 2.78**
- A1. de Verdal, H.**, S. Mignon-Grasteau, **C. Jeulin**, E. Le Bihan-duval, M. Leconte, S. Mallet, **C. Martin**, A. Narcy. 2010. Digestive tract measurements and histological adaptation in broiler lines divergently selected for digestive efficiency. *Poultry Science*, **89**: 1955-1961 **IF = 1.78**

CHAPITRE D'OUVRAGE

- O1.** Oswald, M., M. Ravakarivelo, O. Mikolasek, H. Rasamoelina, **H. de Verdal**, B. Bentz, E. Pepey, F. Cousseau, M. Vandeputte. 2015. Croiser une approche compréhensive des systèmes d'élevage piscicole et leur diagnostic génétique – de l'ambition aux résultats. *Le volet Madapisci du projet Parrur*. Ouvrage de vulgarisation scientifique

PRESENTATIONS EN CONFERENCES

- C15. de Verdal, H.**, M. Vandeputte, F. Allal, M. Besson, W. Mekki, D.J. de Koning, J.A.H. Benzie. 2019. Are genetics and genomics helpful to improve feed efficiency in Nile tilapia *Oreochromis niloticus*? EAS. Berlin (Allemagne) 7-10 Octobre 2019
- C14. de Verdal H.**, **C. Rodde**, M. Cannone, M. Vandeputte, P. Haffray, 2019. Possibilité d'amélioration génétique de l'efficacité alimentaire chez le tilapia du Nil – projet DADA-EAT. 6ièmes Journées Recherche Filière Piscicole, Paris, 2-3 juillet 2019.
- C13. Rodde, C.**, M. Vandeputte, F. Allal, M. Besson, A. Vergnet, F. Clota, **H. de Verdal**. 2019. Individual feed intake and body weight gain relationship according to genetic origin and rearing temperature in European sea bass *Dicentrarchus labrax*. EAS. Berlin (Allemagne) 7-10 Octobre 2019
- C12. de Verdal, H.**, M. Vandeputte, **C.M. O'Connell**, M.L. Bégout, W. Mekki, B. Chatain, J.A.H. Benzie. 2018. Measuring individual feed efficiency and its correlations with performances and agonistic behaviours in juvenile Nile tilapia *Oreochromis niloticus* reared in groups. AQUA2018. Montpellier (France). 25-29 Aout 2018

- C11.** Mortillaro, J.M., D. Rakotomanana, D.E. Andria Mananjara, E.A. Raminoharisoa, P. Martel, R. Andriamarolaza, M. Raliniaina, O. Mikolasek, **H. de Verdal**, L. Andriantafita, T.M. Rakotomalala and A.H. Rasolofo. 2018. Comparison of pre-growth performances of two tilapia strains (*Oreochromis niloticus*, GIFT and Highlands) in Madagascar, under feed only or green water conditions. AQUA2018. Montpellier (France). 25-29 Aout 2018
- C10. de Verdal, H.**, M. Vandeputte, W. Mekawy, B. Chatain, J.A.H. Benzie. 2018. Estimation of the genetic parameters of feed efficiency in Juvenile Nile tilapia *Oreochromis niloticus* using video analyses. International Symposium of Genetics in Aquaculture XIII. Cairns (Australia). 15-20 July 2018
- C9.** Rakotomalala, T.M., **H. de Verdal**, E. Pepey, M. Raliniaina, O. Mikolasek, P. Martel, N.R. Raminosoa, H. Rakotomanana, E. Baras, J.-M. Mortillaro, 2017. Potential of local ichthyophagic fish species in the optimization of multitrophic farming system in Madagascar. WAS, Cape Town (27- 30 June 2017)
- C8. de Verdal H**, M. Vandeputte, E. Pepey, M.O. Vidal, **C. Ouedraogo**, M. Canonne, H. D’Cotta, J.F. Baroiller, E. Baras, B. Chatain. 2014. Estimation of body weight of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) larvae by image analysis. *10th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Vancouver, Canada*.
- C7. de Verdal H**, Rosario W, Muyalde N, Morissens P, Vandeputte M, Baroiller J-F, Chevassus B. 2013. Response to selection for growth in a saline resistant interspecific hybrid between *Oreochromis niloticus* and *O. mossambicus* “Molobicus” tilapia strain) with reference to the context of global warming in the Philippines. *National Tilapia Conference, Clarks, Philippines*.
- C6. de Verdal H**, Baroiller J-F, Vandeputte M, Rosario W, Muyalde N, Morissens P, Chevassus B. 2013. Response to selection for growth in an interspecific hybrid between *Oreochromis mossambicus* and *O. niloticus*. *International Symposium on tilapia in Aquaculture X, Jerusalem, Israel*.
- C5. Ouedraogo, C., H. de Verdal**, M. Canonne, H. D’Cotta, J.F. Baroiller, E. Baras. 2013. Micro-tagging of Nile tilapia with small electronic tags and estimation of body weight by image analysis. *International Symposium on tilapia in Aquaculture X, Jerusalem, Israel*.
- C4.** Mignon-Grasteau, S., A. Narcy, S.T. Tran, **H. de Verdal**, D. Bastianelli, H. Juin, B. Carré. 2012. Genetic variability of FCR with suboptimal food and prospects for selection. *World Poultry Congress, Salvador, Brazil*.
- C3. de Verdal, H.**, A. Narcy, H. Chapuis, D. Bastianelli, N. Mème, E. Le Bihan-Duval, S. Mignon-Grasteau. 2011. Possibilités de diminution des rejets chez les poulets par la sélection génétique. *9èmes journées de la Recherche Avicole, Tours, France*.
- C2. de Verdal, H.**, A. Narcy, E. Le Bihan-Duval, H. Chapuis, D. Bastianelli, N. Mème, S. Mignon-Grasteau. 2010. Selection for excretion traits in chicken. *9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Leipzig, Allemagne*.
- C1. de Verdal, H.**, A. Narcy, E. Le Bihan-Duval, S. Mignon-Grasteau. 2010. Excretion and gastro-intestinal tract development in chickens divergently selected on their capacity of digestion. *World’s Poultry Science Journal*, **66** : 223 *XIIIth European Poultry Conference, Tours, France*.

RÉFÉRENCES

- Ankra-Badu, G.A., Pesti, G.M., Aggrey, S.E., 2010. Genetic interrelationships among phosphorus, nitrogen, calcium, and energy bioavailability in a growing chicken population. *Poultry Science* 89, 2351–2355. <https://doi.org/10.3382/ps.2010-00870>
- Aubin, J., Papatryphon, E., Van der Werf, J.H.J., Chatzifotis, S., 2009. Assessment of the environmental impact of carnivorous finfish production systems using life cycle assessment. *Journal of Cleaner Production* 17, 354–361.
- Besson, M., Allal, F., Chatain, B., Vergnet, A., Clota, F., Vandeputte, M., 2019. Combining Individual Phenotypes of Feed Intake With Genomic Data to Improve Feed Efficiency in Sea Bass. *Frontiers in Genetics* 10, 1–14. <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00219>
- Brundtland, G.H., 1987. Our Common Future—Call for Action. *Environmental Conservation* 14, 291–294.
- Cantalapiedra-Hijar, G., Ortigues-Marty, I., Schiphorst, A.-M., Robins, R.J., Tea, I., Prache, S., 2016. Natural (15)N Abundance in Key Amino Acids from Lamb Muscle: Exploring a New Horizon in Diet Authentication and Assessment of Feed Efficiency in Ruminants. *J Agric Food Chem* 64, 4058–4067. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.6b00967>
- Cantalapiedra-Hijar, G., Ortigues-Marty, I., Sepchat, B., Agabriel, J., Huneau, J.F., Fouillet, H., 2015. Diet-animal fractionation of nitrogen stable isotopes reflects the efficiency of nitrogen assimilation in ruminants. *British Journal of Nutrition* 113, 1158–1169. <https://doi.org/10.1017/S0007114514004449>
- Carré, B., Peron, A., Mignon-Grasteau, S., Garcia, V., Juin, H., 2006. The wheat value: improvements by feed technology, plant breeding and animal genetics. *World's Poultry Science Journal suppl.*, ., 278.
- Daulé, S., Vandeputte, M., Vergnet, A., Guinand, B., Grima, L., Chatain, B., 2014. Effect of selection for fasting tolerance on feed intake, growth and feed efficiency in the European sea bass *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture* 420–421, S42–S49.
- Drouilhet, L., Achard, C.S., Zemb, O., Molette, C., Gidenne, T., Larzul, C., Ruesche, J., Tircazes, A., Segura, M., Bouchez, T., Theau-Clément, M., Joly, T., Balmisse, E., Garreau, H., Gilbert, H., 2016. Direct and correlated responses to selection in two lines of rabbits selected for feed efficiency under ad libitum and restricted feeding: I. Production traits and gut microbiota characteristics. *Journal of Animal Science* 94, 38–48. <https://doi.org/10.2527/jas.2015-9402>
- Dvergedal, H., Ødegård, J., Øverland, M., Mydland, L.T., Klemetsdal, G., 2019a. Selection for feed efficiency in Atlantic salmon using individual indicator traits based on stable isotope profiling. *Genetics Selection Evolution* 51, 13. <https://doi.org/10.1186/s12711-019-0455-9>
- Dvergedal, H., Ødegård, J., Øverland, M., Mydland, L.T., Klemetsdal, G., 2019b. Indications of a negative genetic association between growth and digestibility in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 510, 66–72. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.05.036>
- FAO, 2021. FIGIS - Time-series query on: Production [WWW Document]. URL http://www.fao.org/figis/servlet/SQServlet?file=/usr/local/tomcat/8.5.16/figis/webapps/figis/temp/hqp_957931523192116771.xml&outtype=html (accessed 2.10.21).
- Ferket, P.R., van Heugten, E., van Kempen, T.A.T.G., Angel, R., 2002. Nutritional strategies to reduce environmental emissions from nonruminants. *Journal of Animal Science* 80, E168–E182. https://doi.org/10.2527/animalsci2002.80E-Suppl_2E168x
- Grima, L., Quillet, E., Boujard, T., Robert-Granié, C., Chatain, B., Mambrini, M., 2008. Genetic variability in residual feed intake in rainbow trout clones and testing of indirect selection criteria. *Genetic Selection Evolution* 40, 607–624.
- Grima, L., Vandeputte, M., Ruelle, F., Vergnet, A., Mambrini, M., Chatain, B., 2010. In search for indirect criteria to improve residual feed intake in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Part I: Phenotypic relationship between residual feed intake and body weight variations during feed deprivation and re-feeding periods. *Aquaculture* 300, 50–58.
- Kause, A., Kiessling, A., Martin, S.A.M., Houlihan, D., Ruohonen, K., 2016. Genetic improvement of feed conversion ratio via indirect selection against lipid deposition in farmed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaun). *British Journal of Nutrition* 116, 1656–1665.

- Kause, A., Tobin, D., Dobby, A., Houlihan, D., Martin, S., Mäntysaari, E.A., Ritola, O., Ruohonen, K., 2006. Recording strategies and selection potential of feed intake measured using the X-ray method in rainbow trout. *Genetic Selection Evolution* 38, 389–409.
- Knap, P.W., Kause, A., 2018. Phenotyping for Genetic Improvement of Feed Efficiency in Fish: Lessons From Pig Breeding. *Front. Genet.* 9. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00184>
- Knowlton, K.F., Radcliffe, J.S., Novak, C.L., Emmerson, D.A., 2004. Animal management to reduce phosphorus losses to the environment1. *Journal of Animal Science* 82, E173–E195. https://doi.org/10.2527/2004.8213_supplE173x
- Lanyon, L.E., Thompson, P.B., 1996. Changing emphasis of farm production., in: *Animal Agriculture and the Environment: Nutrients, Pathogens, and Community Relations.* pp. 15–23.
- McKenzie, D.J., Vergnet, A., Chatain, B., Vandeputte, M., Desmarais, E., Steffensen, J.F., Guinand, B., 2014. Physiological mechanisms underlying individual variation in tolerance of food deprivation in juvenile European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *The Journal of Experimental Biology* 217, 3283–3292.
- Meschy, F., Jondreville, C., Dourmad, J.-Y., Narcy, A., Nys, Y., 2008. Maitrise des rejets de phosphore dans les effluents d'élevage. *INRA Productions Animales* 21, 79–86.
- Mignon-Grasteau, S., Juin, H., Sellier, N., Bastianelli, D., Gomez, J., Carré, B., 2010a. Genetic parameters of digestibility of wheat- or corn-based diets in chickens, in: *9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production.* Leipzig, Germany, p. 4p. <https://doi.org/584>
- Mignon-Grasteau, S., Lafeuille, O., Dourmad, J., Hillion, S., Bastianelli, D., Arnould, C., Phocas, F., Carre, B., 2010b. Consequences of Selection for Digestibility on Feeding Activity and Excretion. Presented at the XIIIth European Poultry Conference, Tours, France, p. 5.
- Mignon-Grasteau, S., Muley, N., Bastianelli, D., Gomez, J., Peron, A., Sellier, N., Millet, N., Besnard, J., Hallouis, J.-M., Carre, B., 2004. Heritability of Digestibilities and Divergent Selection for Digestion Ability in Growing Chicks Fed a Wheat Diet. *Poultry Science* 83, 860–867. <https://doi.org/10.1093/ps/83.6.860>
- Monteiro, D.O., Pinheiro, V.M.C., Mourão, J.L.M., Rodrigues, M.A.M., 2010. Strategies for mitigation of nitrogen environmental impact from swine production. *R. Bras. Zootec.* 39, 317–325. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982010001300035>
- 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). *Journal of Animal Breeding and Genetics* 122, 264–270. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2005.00531.x>
- Ponzone, R.W., Hong Nguyen, N., Khaw, H.L., Hamzah, A., Abu Bakar, K.R., Yee, H.Y., 2011. Genetic improvement of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) with special reference to the work conducted by the WorldFish Center with the GIFT strain. *Reviews in Aquaculture* 3, 27–41. <https://doi.org/3>
- Pym, R.A.E., 1990. Nutritional genetics, in: *Poultry Breeding and Genetics.* Elsevier, Amsterdam; Oxford; New York, pp. 847–876.
- Sharpley, A., 1999. Agricultural phosphorus, water quality, and poultry production: are they compatible? *Poultry Science* 78, 660–673. <https://doi.org/10.1093/ps/78.5.660>
- Soleimani, T., Gilbert, H., 2020. Evaluating environmental impacts of selection for residual feed intake in pigs. *animal* 14, 2598–2608. <https://doi.org/10.1017/S175173112000138X>
- Tesseraud, S., 1995. Métabolisme protéique chez le poulet en croissance. Effet des protéines alimentaires. *INRA Productions Animales* 8, 197–212.
- Troell, M., Naylor, R.L., Metian, M., Beveridge, M., Tyedmers, P.H., Folke, C., Arrow, K.J., Barrett, S., Crépin, A.-S., Ehrlich, P.R., Gren, Å., Kautsky, N., Levin, S.A., Nyborg, K., Österblom, H., Polasky, S., Scheffer, M., Walker, B.H., Xepapadeas, T., Zeeuw, A. de, 2014. Does aquaculture add resilience to the global food system? *PNAS* 111, 13257–13263. <https://doi.org/10.1073/pnas.1404067111>
- Urdaneta-Rincon, M., Leeson, S., 2004. Muscle (pectoralis major) protein turnover in young broiler chickens fed graded levels of lysine and crude protein. *Poultry Science* 83, 1897–1903. <https://doi.org/10.1093/ps/83.11.1897>

Wheadon, N.M., McGee, M., Edwards, G.R., Dewhurst, R.J., 2014. Plasma nitrogen isotopic fractionation and feed efficiency in growing beef heifers. *Br J Nutr* 111, 1705–1711.
<https://doi.org/10.1017/S0007114513004078>

PUBLICATION 1 : IMPROVING THE EFFICIENCY OF FEED UTILIZATION IN POULTRY BY SELECTION. 2. GENETIC PARAMETERS OF EXCRETION TRAITS AND CORRELATIONS WITH ANATOMY OF THE GASTRO-INTESTINAL TRACT DIGESTIVE EFFICIENCY (2011 - *BMC GENETICS*, 12: 71)

de Verdal et al. *BMC Genetics* 2011, 12:71
<http://www.biomedcentral.com/1471-2156/12/71>



RESEARCH ARTICLE

Open Access

Improving the efficiency of feed utilization in poultry by selection. 2. Genetic parameters of excretion traits and correlations with anatomy of the gastro-intestinal tract and digestive efficiency

Hugues de Verdal¹, Agnès Narcy¹, Denis Bastianelli², Hervé Chapuis³, Nathalie Mème¹, Séverine Urvoix¹, Elisabeth Le Bihan-Duval¹ and Sandrine Mignon-Grasteau^{1*}

Abstract

Background: Poultry production has been widely criticized for its negative environmental impact related to the quantity of manure produced and to its nitrogen and phosphorus content. In this study, we investigated which traits related to excretion could be used to select chickens for lower environmental pollution. The genetic parameters of several excretion traits were estimated on 630 chickens originating from 2 chicken lines divergently selected on apparent metabolisable energy corrected for zero nitrogen (AMEn) at constant body weight. The quantity of excreta relative to feed consumption (CDUDM), the nitrogen and phosphorus excreted, the nitrogen to phosphorus ratio and the water content of excreta were measured, and the consequences of such selection on performance and gastro-intestinal tract (GIT) characteristics estimated. The genetic correlations between excretion, GIT and performance traits were established.

Results: Heritability estimates were high for CDUDM and the nitrogen excretion rate (0.30 and 0.29, respectively). The other excretion measurements showed low to moderate heritability estimates, ranging from 0.10 for excreta water content to 0.22 for the phosphorus excretion rate. Except for the excreta water content, the CDUDM was highly correlated with the excretion traits, ranging from -0.64 to -1.00. The genetic correlations between AMEn or CDUDM and the GIT characteristics were very similar and showed that a decrease in chicken excretion involves an increase in weight of the upper part of the GIT, and a decrease in the weight of the small intestine.

Conclusion: In order to limit the environmental impact of chicken production, AMEn and CDUDM seem to be more suitable criteria to include in selection schemes than feed efficiency traits.

Background

Animal excreta provide valuable organic fertilizers. However, in regions where they are used in excess, they can be associated with environmental pollution [1], such as nitrate contamination, soil acidification and water eutrophication. This is often the case for poultry production in Europe, due to the high concentration of poultry farms in several regions such as Brittany in France. For example, French poultry meat production was estimated to be 2.0 10⁶t in 2005 and the quantity of faeces generated has

been estimated at 3.0 10⁶t for manure and 6.0 10⁶t for excreta and liquid manure [2].

Nitrogen (N) and phosphorus (P) concentrations in poultry manure are two major issues [3,4]. P is partly present in poultry diets as phytic phosphorus, i.e. a form that is poorly digestible for birds due to a lack of the adequate endogenous phytase activity [3]. As a consequence, the amount of P excreted represents up to 60 or even 80% of P intake [5]. The problem of N mainly originates from the difference between the amino-acid (AA) composition of the diet and the ideal AA profile for broilers. Meeting animal requirements therefore involves increasing the protein content of the diet, and thus N excretion [6]. The common approach to solve these problems is either

* Correspondence: sandrine.grasteau@tours.inra.fr

¹INRA, UR83 Recherches Avicoles, F-37380, Nouzilly, France

Full list of author information is available at the end of the article



© 2011 de Verdal et al; licensee BioMed Central Ltd. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/2.0>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

using synthetic amino acids to limit the protein content of a diet or supplementing the feed with phytase to improve P absorption, which could limit N and P excretion by birds [3,7].

In addition to nutritional methods to reduce poultry excretion, genetic solutions can also be sought. Indeed, several experiments have shown that selection could make a significant contribution to reduction in poultry excretion. For example, using divergent selection on phytate phosphorus bioavailability over 3 generations, Zhang et al. [8] obtained a difference of 9.7% between the high and low lines selected on their capacity to retain P and chickens of the low line showed an improvement of BW and FCR compared to the high line [9].

Similarly, Mignon-Grasteau et al. [10] created the D+ and D- chicken lines by a divergent selection experiment based on high or low ability to digest a poor variety of wheat, respectively, at constant BW. Digestive efficiency was assessed by apparent metabolisable energy corrected for zero nitrogen retention (AMEn). Selection was made at 3 weeks of age. At the 7th generation of selection, D+ birds showed more favourable values than D- birds for AMEn (3258 vs 1916 kcal.kgMS⁻¹, respectively) or FCR (1.70 vs 3.13, respectively). Both lines had similar BW at 21 d (399 vs 394 g for D+ and D-, respectively) and at 53 d (1943 vs 1903 g for D+ and D-, respectively, [11]). In addition to the wide differences in digestive capacity obtained between these lines, de Verdal et al. [12] showed that the gastro-intestinal tract had been extensively modified by the selection process. More recently, Mignon-Grasteau et al. [13] showed that D- birds excreted 36.6% more than the D+ birds, and that the difference was even greater for P (+52.5% for D- birds). However, the genetic relationships between the selection criterion (AMEn) and the traits modified by selection (morphology and excretion) remain to be established. Furthermore, it would be interesting to compare the impact on the excretion characteristics of selection on the usual selection criterion of feed efficiency (FCR) or on digestive efficiency (AMEn). It can be expected that responses will not be the same since FCR is related to a broad range of traits including feed consumption, tissue deposition, heat production due to basal metabolic intensity, digestion or to physical activity and efficiency in converting of feed [14] whereas AMEn is more closely linked to digestive efficiency.

The aim of the present study was first to estimate the genetic parameters of the excretion traits in these two divergent lines, second to estimate the genetic correlations between excretion traits, growth performance and gastro-intestinal tract (GIT) morphology and, finally, to evaluate which criteria could be used to select against chicken excretion, including excretion of N and P, without any significant impact on growth performance.

Methods

Birds and housing

The experiment was conducted according to the guidelines of the French Ministry of Agriculture for Animal Research, and included 630 birds (307 males and 323 females) of the 8th generation of selection of D+ and D- lines, reared in 3 hatches, each separated by 4 weeks. The pedigree file included animals from all the generations of selection (i.e., 4495 birds). They were individually weighed at hatching and placed in groups of 4 or 5 chicks in metal cages (36 cm long × 22 cm wide × 40 cm high) for 3 d. After 3 d, chicks were randomly allocated to individual cages, in 3 different rearing rooms. The environmental conditions were controlled for ventilation, lighting program (24 L: 0D from 1 d to 7 d and 23 L: 1D from 8 d to 23 d, dark periods beginning at midnight) and temperature (from 33°C at 1 d to 22°C at 23 d). Mortality was recorded daily. The birds had free access to water and food. They were fed a wheat-based diet similar to that used by de Verdal et al. [15].

Growth and excretion traits

All birds were individually weighed at 17 (BW17) and 23 d (BW23) of age. The weight gain between 17 and 23 d was calculated (WG). Individual total feed intake (FI) was recorded from 17 to 23 d and feed conversion ratio (FCR) was calculated. Excreta were collected individually between 17 and 23 d, using the method of individual total collection of excreta [16]. Total excreta were weighed and dried to obtain both fresh excreta weight (FEW) and dry excreta weight (DEW). The water content of excreta (WE) was calculated as (FEW-DEW)/FEW. The fresh and dry excreta weights relative to body weight (FEW/BW and DEW/BW, respectively) were calculated. AMEn, nitrogen excretion (NE) and nitrogen consumption (NI) were measured for all birds using Near Infrared spectrophotometry (NIRS, Foss spectrometer NIRSystems 6500, Inc., Silver Spring, MD), according to the method of Bastianelli et al. [17] after validating and updating calibration equations with 20 reference measurements. AMEn was calculated according to the equation described by Lessire [18]:

$$EMAn = 1/C.[C.Ba - E.Be - (C.Na/100 - E.S/100.NT/100).34406] \quad (1)$$

where C is the feed intake in dry mass (MS) (g), Ba the gross energy of the diet (J.g⁻¹), Na the total nitrogen concentration of the diet (%), E the lyophilized excreta weight (g), S the MS proportion in the lyophilized excreta (%), Be the gross energy of the lyophilized excreta (J.g⁻¹), and NT the total nitrogen concentration in the excreta (%).

Phosphorus excretion (PE) and consumption (PI) were determined according to the Vanadate colorimetric

method using a Phosphorus UV-kit (BioMérieux SA, Lyon, France). The NE/PE and FEW/FI ratios, the coefficient of digestive use of dry matter (CDUDM = 100 - (DEW/FI.100), NE/NI and PE/PI ratios were calculated. NE/PE can be viewed as an indicator of individual environmental performances whereas NE/NI and PE/PI are rather biological indicators of individual capacities to retain N and P. The residual feed intake (RFI) was calculated as the difference between the observed feed consumption and its estimate obtained by linear regression on metabolic BW ($BW^{0.75}$) and weight gain (BWG) between 17 and 23 d [19].

Morphology of digestive tract

At 23 d of age, after overnight fasting (8 h), all chicks were sacrificed by CO₂ inhalation. The crop, proventriculus and gizzard were excised and weighed (CRW, PRW, and GZW, respectively). The duodenum (from pylorus to pancreatic loop), jejunum (from the pancreatic loop to Meckel's diverticulum), and ileum (from Meckel's diverticulum to the ileo-caecal junction) were sampled and their lengths measured (DL, JL, and IL, respectively). Segments were then cleaned and weighed (DW, JW, and IW, respectively). The weight to length ratio of each segment (DD, JD, and ID, respectively) was also calculated as an indicator of intestine density [20]. All the data regarding organ weight and length were expressed per kg of BW.

Statistical analyses

All data were analyzed according to the General Linear Models (GLM) procedure of SAS [21]. For all traits, the following model was used:

$$y_{ijkl} = \mu + L_i + C_j + H_k + S_l + e_{ijkl} \quad (2)$$

where y_{ijkl} is the performance of animal m , μ the general mean, L_i the fixed effect of line i ($i = D+$ or $D-$), C_j the effect of rearing room j ($j = 1$ to 3), H_k the fixed effect of hatch k ($k = 1$ to 3), S_l the fixed effect of sex l , and e_{ijkl} the residual term for animal l . Least square means and standard deviations were estimated for $D+$ and $D-$ lines for each trait. Differences were considered significant when the P -value was lower than 0.05.

Estimation of genetic parameters

Genetic parameters were estimated by the REML (REstricted Maximum Likelihood) method with the VCE4 software [22]. For all traits except BW23, FCR, GZW PRW and CDUDM, the model [3] was used. As preliminary analyses indicated the presence of a significant maternal effect for BW23, FCR, GZW, PRW and CDUDM, these traits were analyzed with model [4].

$$y_{ijklm} = \mu + L_i + C_j + H_k + S_l + a_m + d_n + e_{ijklm} \quad (3)$$

$$y_{ijklm} = \mu + L_i + C_j + H_k + S_l + a_m + d_n + e_{ijklm} \quad (4)$$

with a_m the random additive genetic effect of the animal m ($N = 4495$) and d_n the maternal permanent environmental effect. The pedigree file included animals from the 8 generations of the selection experiment which have been all recorded for BW23, FCR, AMEn and CDUDM. All these data have been included in the analyses. Anatomy and excretion traits were recorded only for the last generation ($N = 630$). As several traits presented very strong genetic correlations, it was not possible to run a single analysis including all traits, meaning that distinct multi-trait analyses were performed. In order to avoid bias in estimates due to the effect of selection in our lines, all analyses included selection criteria, i.e. AMEn and BW23. Each analysis also included two other traits, to be able to estimate genetic correlations between all traits. A total of 169 analyses were thus performed with 4 traits each time: BW23, AMEn and two others traits. The parameter estimates and the standard errors presented were the average of the estimates obtained in the various analyses. Standard errors were not available for several analyses, as several traits presented very high correlations and/or low heritability estimates, preventing the maximum likelihood algorithm from reaching a single optimum.

The following equations were used to compare the expected direct ($CR_{(Y,Y)}$, equation [5]) and indirect ($CR_{(Y,X)}$, equation [6]) correlated response to selection on the different criteria:

$$CR_{(Y,Y)} = i_Y \times h^2_Y \times \sigma_{p_Y} \quad (5)$$

$$CR_{(Y,X)} = i_X \times \sqrt{(h^2_X \times h^2_Y)} \times r_{g_{XY}} \times \sigma_{p_Y} \quad (6)$$

where $CR_{(Y,X)}$ is the expected correlated response of trait Y when selection in on X ; $CR_{(Y,Y)}$ is the expected direct response of the selection on Y ; i_X and i_Y are the intensity of selection on X and Y , respectively; h^2_X and h^2_Y are the heritability estimates for X and Y , respectively; $r_{g_{XY}}$ is the genetic correlation between X and Y ; and σ_{p_Y} is the standard deviation of Y phenotype. A similar value of 1 was set for i_X and i_Y . Since σ_{p_Y} is constant between equations [5] and [6], there were dropped from calculations. Expected responses to selection were thus expressed in units of phenotypic standard deviation.

Results

Between line differences

Descriptive statistics for excretion traits are reported in Table 1 for both lines. A line effect was highly significant for all traits. The coefficient of the digestive

Table 1 Basic statistics (LS Means ± Standard Error) for all traits analysed (N ranging from 481 to 602 according to the trait)

Traits	D+	D-	D+/D- ratio (%)	Significance of line effect
BW23	490 ± 3.62	428 ± 3.62	14.5	< 0.001
WG	166 ± 1.69	146 ± 1.69	13.7	< 0.001
FI	285 ± 3.13	363 ± 3.18	-21.5	< 0.001
FCR	1.72 ± 0.03	2.72 ± 0.03	-36.8	< 0.001
CDUDM	75.4 ± 0.56	58.8 ± 0.56	28.2	< 0.001
FEW	245 ± 11.7	417 ± 11.8	-41.3	< 0.001
DEW	70.3 ± 3.27	153 ± 3.29	-54.1	< 0.001
FEW/BW	0.53 ± 0.04	1.04 ± 0.04	-49.0	< 0.001
DEW/BW	0.13 ± 0.01	0.33 ± 0.01	-60.6	< 0.001
FEW/FI	0.85 ± 0.03	1.16 ± 0.03	-26.7	< 0.001
WE	71.0 ± 0.53	65.8 ± 0.53	7.90	< 0.001
NE/NI	0.41 ± 0.01	0.63 ± 0.01	-34.9	< 0.001
PE/PI	0.47 ± 0.01	0.58 ± 0.01	-19.0	< 0.001
NE/PE	3.46 ± 0.04	4.34 ± 0.04	-20.3	< 0.001

¹ BW23, body weight at 23 d of age (g); WG, body weight gain between 17 and 23 d of age (g); FI, feed intake between 17 and 23 d of age (g); FCR, feed conversion ratio between 17 and 23 d (g.g⁻¹); CDUDM, coefficient of digestive use of dry matter (g); FEW, fresh excreta weight (g); DEW, dry excreta weight (g); FEW/BW and DEW/BW, fresh and dry excreta weight relative to body weight at 23 d; FEW/FI, fresh excreta weight relative to feed intake(g.g⁻¹); WE, water content of excreta (%); NE/PE, ratio of nitrogen to phosphorus excretion (g.g⁻¹); NE/NI, PE/PI, nitrogen and phosphorus excreted relative to nitrogen and phosphorus intake (g.g⁻¹)

utilization of dry matter (CDUDM) was 28.2% higher in D+ than in D- birds.

Whatever the trait, the D+ birds excreted significantly less than the D- birds. In terms of quantity, FEW and DEW were 70.2% and 118.3% higher in D- birds, respectively. The D+ birds also excreted 35.1% less water than D- birds. This difference partly reflected a difference in feed consumption, which was 27.2% higher in D- birds between 17 and 23d. However, even when correcting for this difference in feed consumption, FEW, DEW, and the gross quantity of water were still 36.8, 67.9, and 25.1% higher in D- birds. Furthermore, the D+ birds excreted 49.0 and 60.6% less fresh and dry excreta than D- birds for the same BW at 23 d of age. In terms of the composition of excreta, the relative nitrogen and phosphorus excretion levels were 34.9 and 19.0% lower for D+ than for D- birds, respectively. As the difference between lines was greater for nitrogen than for phosphorus, the nitrogen to phosphorus ratio in excreta was 20.3% higher for D+ than for D- birds. .

Heritability estimates for excretion traits

Heritability estimates of BW23, WG, AMEn, FCR, RFI, FI and the gastro-intestinal tract can be found in de Verdal et al. [15]. The heritability estimates of excretion traits are shown in Table 2. Heritability was low for WE and FEW/BW (0.10 and 0.09, respectively). For other excretion traits, estimates were moderate (0.18 to 0.22 for DEW/BW, FEW/FI, NE/PE, and PE/PI). The highest estimates were found for CDUDM and NE/NI (0.29 and

0.30, respectively). CDUDM was also found to be affected by a significant maternal permanent environment effect (0.08 ± 0.01).

Genetic correlations between excretion traits

The genetic correlations between the various excretion traits are shown in Table 2. As several traits presented very strong genetic correlations, convergence was more difficult to establish in some analyses, meaning that it was impossible to estimate standard errors of genetic correlations. As expected, CDUDM was highly negatively correlated with all excretion traits, with correlations ranging between -0.64 and -1.00, however the -1.00 correlation between CDUDM and NE/NI was probably an overestimation due to the presence of CDUDM and AMEn in the same analysis. Consistent with this, fresh excreta weight relative to feed intake was highly positively correlated with WE, NE/NI, and PE/PI (between 0.54 and 0.87) but only the latter was significantly different from 0 as standard errors could not be estimated for the first 2 values. The only difference between relative fresh excreta weight and CDUDM was that the former was not genetically correlated with NE/PE ($r_g = -0.05$) whereas the latter was very highly correlated with this trait ($r_g = -0.87$). The genetic correlation between FEW/BW or DEW/BW and FEW/FI, NE/NI, PE/PI and NE/PE were high (ranging from 0.36 to 0.82). Excretion of nitrogen and phosphorus was highly correlated ($r_g = 0.74$). Finally, it should be noted that the balance between N and P in excreta was mainly correlated with N excretion

Table 2 Estimated heritability (\pm standard errors, on diagonal) and genetic correlations (\pm standard errors, above diagonal) for excretion traits

	CDUDM ¹	FEW/BW	DEW/BW	FEW/FI	WE	NE/NI	PE/PI	NE/PE
CDUDM	0.30 \pm 0.02	-0.94 \pm ne	-0.93 \pm ne	-0.64 \pm ne ²	0.39 \pm ne	-1.00 \pm ne	-0.68 \pm 0.07	-0.87 \pm ne
FEW/BW		0.09 \pm 0.01	1.00 \pm 0.01	0.76 \pm 0.07	-0.22 \pm 0.25	0.82 \pm ne	0.43 \pm 0.18	0.76 \pm 0.23
DEW/BW			0.20 \pm 0.03	0.51 \pm 0.09	-0.37 \pm 0.15	0.76 \pm ne	0.36 \pm 0.08	0.67 \pm 0.13
FEW/FI				0.17 \pm 0.04	0.54 \pm ne	0.67 \pm ne	0.87 \pm 0.08	-0.05 \pm 0.17
WE					0.13 \pm 0.05	-0.34 \pm ne	0.33 \pm 0.17	-0.75 \pm 0.12
NE/NI						0.29 \pm 0.02	0.74 \pm 0.06	0.58 \pm ne
PE/PI							0.22 \pm 0.04	-0.11 \pm ne
NE/PE								0.18 \pm 0.04

¹ CDUDM, coefficient of digestive use of dry matter; FEW/BW and DEW/BW, fresh and dry excreta weight relative to body weight at 23 d; FEW/FI, fresh excreta weight relative to feed intake, WE, water content of excreta, NE/PE, ratio of nitrogen to phosphorus excretion; NE/NI, PE/PI, nitrogen and phosphorus excreted relative to nitrogen and phosphorus intake

² ne: not estimated

($r_g = 0.58$), but very poorly with P excretion ($r_g = -0.11$) but standard errors of the parameters could not be estimated.

Genetic correlations between excretion and performance traits

The genetic correlations between excretion traits and performance traits are shown in Table 3. AMEn and FCR showed similar correlations with excretion traits, but logically with opposite signs. Except for WE, the correlations with all excretion traits were very high, absolute values of genetic correlations ranging between 0.64 and 0.99. Once again, correlation above 0.97 were obtained in analyses including simultaneously AMEn and CDUDM, very strongly correlated, and/or FEW/BW which has low heritability. In contrast, BW23 and RFI were more moderately correlated with FEW/FI and NE/PE and RFI was correlated with NE/NI but both BW23 and RFI were not correlated with PE/PI. Finally, RFI was highly correlated with FEW/BW and DEW/BW, and BW23 highly correlated with WE. The genetic correlations between FI and the excretion traits were of opposite sign but lower than those between AMEn and the excretion traits.

The expected response on excretion traits to direct selection or to indirect selection of AMEn, CDUDM,

FCR and RFI are shown in Table 4. The values were calculated with the equations [5] and [6], supposing that selection intensity was 1 for all traits. Direct selection on excretion traits showed lower or rather similar expected responses than indirect selection on AMEn or CDUDM. Moreover, the expected responses of a selection on feed efficiency were similar or lower than direct, AMEn or CDUDM selection, except for the indirect expected response of a RFI selection for DEW/BW and FEW/BW.

Genetic correlation between excretion traits and GIT morphology

The genetic correlations between the excretion traits and GIT characteristics are shown in Table 5. All the GIT organs were correlated with excretion traits. CDUDM was positively correlated with relative proventriculus and gizzard weights (0.63 and 0.43, respectively), and negatively correlated with the relative weight and the density of the intestinal segments (correlations ranging from -0.35 to -0.75) but not with their relative length. It is however to note that standard errors were not available for genetic correlations between CDUDM and PRW, JW, and ID (0.63, -0.66 and -0.52, respectively). In contrast, the fresh excreta weight relative to feed intake was

Table 3 Genetic correlations (\pm standard errors) between excretion traits and performance

Trait ¹	CDUDM	FEW/BW	DEW/BW	FEW/FI	WE	NE/NI	PE/PI	NE/PE
BW23	0.16 \pm 0.06	-0.16 \pm 0.21	-0.20 \pm 0.15	0.44 \pm 0.16	0.86 \pm 0.10	-0.19 \pm 0.12	0.03 \pm 0.19	-0.52 \pm 0.18
WG	0.21 \pm ne	-0.28 \pm ne	-0.29 \pm ne	0.02 \pm ne	0.24 \pm 0.22	-0.37 \pm ne	-0.42 \pm 0.15	-0.16 \pm ne
FI	-0.75 \pm ne	0.58 \pm ne	0.73 \pm ne	0.41 \pm ne	-0.17 \pm 0.18	0.45 \pm ne	0.20 \pm 0.14	0.34 \pm 0.16
FCR	-0.98 \pm 0.01	0.99 \pm 0.03	0.92 \pm 0.05	0.76 \pm ne ²	-0.27 \pm ne	0.95 \pm ne	0.66 \pm 0.11	0.88 \pm ne
AMEn	0.99 \pm 0.00	-0.97 \pm 0.04	-0.92 \pm 0.03	-0.66 \pm 0.07	0.46 \pm 0.15	-0.99 \pm 0.01	-0.64 \pm 0.07	-0.84 \pm 0.08
RFI	-0.64 \pm ne	0.91 \pm ne	0.88 \pm ne	0.38 \pm 0.15	-0.15 \pm ne	0.37 \pm 0.09	0.08 \pm 0.14	0.30 \pm ne

¹ BW23, body weight at 23 d; WG, weight gain between 17 and 23 d; FI, feed intake between 17 and 23 d; FCR, feed conversion ratio; AMEn, apparent metabolisable energy corrected for zero nitrogen balance; RFI, residual feed intake; CDUDM, coefficient of digestive use of dry matter; FEW/BW and DEW/BW, fresh and dry excreta weight relative to body weight at 23 d; FEW/FI, fresh excreta weight relative to feed intake; WE, water content of excreta; NE/NI, PE/PI, ratio of nitrogen and phosphorus excretion to intake; NE/PE, ratio of nitrogen to phosphorus excretion.

² ne: not estimated

Table 4 Expected responses to direct selection on excretion traits or on indirect selection on digestibility (AMEn and CDUDM) and on feed efficiency (FCR and RFI), supposing that selection intensity was 1 for all traits

Response ¹	Direct	Selection on			
		AMEn	CDUDM	FCR	RFI
CDU-DM	0.300	0.297	0.300	-0.246	-0.238
FEW/BW	0.090	-0.159	-0.154	0.136	0.185
DEW/BW	0.200	-0.225	-0.228	0.189	0.267
FEW/FI	0.170	-0.149	-0.145	0.144	0.106
WE	0.130	0.091	0.077	-0.045	-0.037
NE/NI	0.290	-0.292	-0.295	0.234	0.135
PE/PI	0.220	-0.164	-0.175	0.142	0.025
NE/PE	0.180	-0.195	-0.202	0.171	0.086

Responses are expressed in phenotypic standard deviations of the trait.
¹AMEn, apparent metabolisable energy corrected for zero nitrogen balance; CDUDM, coefficient of digestive use of dry matter; FCR, feed conversion ratio; RFI, residual feed intake; FEW/BW, DEW/BW, fresh and dry excreta weight relative to body weight at 23 d; FEW/FI, fresh excreta weight relative to feed intake; WE, water content of excreta; NE/NI, PE/PI, ratio of nitrogen and phosphorus excretion to intake; NE/PE, ratio of nitrogen to phosphorus excretion

positively correlated only with the relative weight of the ileum ($r_g = 0.47$) and with the density of the 3 intestinal segments (from 0.42 to 0.72). An increased water excretion rate was genetically linked to a shorter and denser intestine (correlations ranging from 0.45 to 0.90 in absolute values), and with a lighter proventriculus ($r_g = -0.48$).

A high positive genetic correlation was observed between phosphorus and nitrogen excretion and relative weights of jejunum and ileum (r_g between 0.63 and 0.76), but only moderate correlations with densities ($r_g = 0.39$ on average). In the same way, FEW/BW and DEW/BW were positively correlated with intestine relative weight and density, the only non significant correlation being

found between DEW/BW and DD. Phosphorus excretion was also moderately correlated with PRW, and nitrogen excretion with duodenum weight relative to BW²³. The similarity of genetic correlations of anatomic traits with NE/NI and PE/PI ratios mean that the NE/PE ratio was weakly or moderately correlated with anatomic characteristics. Indeed, the NE/PE ratio was only moderately correlated with proventriculus relative weight and with jejunum relative weight and length.

Discussion

Heritability estimates of excretion traits

Genetic parameters of digestibility, feed efficiency and anatomy of the digestive tract have been discussed previously by de Verdal et al. [15] on the same data set and are not detailed further here. However, it should be noted that the D+ birds had 33.5% higher AMEn, 14.5% higher BW²³ and 36.8% lower FCR than D- birds. Furthermore, AMEn and FCR heritabilities were estimated at 0.30 and 0.21, respectively [15].

While chicken manure can be used as fertiliser, at high levels it is considered a pollutant, increasing water eutrophication, excessive algae development and ammonia volatilisation in the air. Thus, in view of the problems related to the management and the environmental impact of chicken manure, the selection of birds producing reduced quantities of excreta is important.

To our knowledge, the present study is the first to present estimated genetic parameters of broiler excretion traits and their correlations with performance characteristics and GIT morphology. However, probably due to the low number of birds used, the standard errors were sometimes relatively high, and consequently, some results should be taken with caution. In some other cases, several

Table 5 Genetic correlations (\pm standard errors) between excretion traits and gastro-intestinal tract morphology

Trait ¹	CDUDM	FEW/BW	DEW/BW	FEW/FI	WE	NE/NI	PE/PI	NE/PE
CW	0.11 \pm 0.10	0.43 \pm 0.17	0.17 \pm 0.15	0.30 \pm 0.19	0.26 \pm ne	-0.11 \pm 0.13	0.02 \pm 0.09	-0.13 \pm ne
PRW	0.63 \pm ne	-0.44 \pm 0.32	0.02 \pm 0.22	0.04 \pm 0.18	-0.48 \pm 0.18	-0.12 \pm 0.19	0.36 \pm 0.18	-0.48 \pm 0.18
GZW	0.43 \pm 0.15	0.01 \pm 0.20	-0.19 \pm 0.15	-0.14 \pm ne	0.13 \pm 0.21	-0.20 \pm 0.14	0.07 \pm 0.18	-0.23 \pm 0.20
DW	-0.37 \pm 0.08	0.44 \pm 0.17	0.32 \pm 0.10	-0.02 \pm 0.15	-0.48 \pm ne	0.42 \pm 0.10	0.20 \pm 0.15	0.05 \pm 0.14
JW	-0.66 \pm ne	0.65 \pm 0.10	0.50 \pm 0.11	0.17 \pm ne	-0.38 \pm 0.20	0.72 \pm 0.08	0.63 \pm 0.12	0.28 \pm 0.14
IW	-0.75 \pm 0.07	0.73 \pm 0.10	0.44 \pm ne	0.47 \pm 0.15	0.09 \pm 0.16	0.70 \pm 0.06	0.76 \pm 0.11	0.20 \pm 0.14
DL	-0.03 \pm ne	0.02 \pm ne	0.17 \pm ne	-0.35 \pm 0.18	-0.87 \pm 0.07	0.19 \pm ne	-0.09 \pm ne	0.54 \pm ne
JL	-0.06 \pm ne	-0.19 \pm 0.19	0.09 \pm 0.12	-0.25 \pm 0.19	-0.90 \pm 0.09	0.25 \pm ne	0.17 \pm 0.17	0.37 \pm 0.18
IL	-0.01 \pm ne	-0.20 \pm ne	0.06 \pm 0.13	-0.31 \pm 0.19	-0.77 \pm 0.21	0.08 \pm ne	0.07 \pm ne	0.23 \pm ne
DD	-0.35 \pm 0.08	0.43 \pm 0.16	0.10 \pm 0.12	0.48 \pm 0.15	0.54 \pm 0.22	0.28 \pm 0.10	0.33 \pm 0.15	-0.10 \pm 0.16
JD	-0.41 \pm 0.08	0.59 \pm 0.15	0.25 \pm 0.12	0.42 \pm 0.14	0.45 \pm 0.20	0.32 \pm ne	0.39 \pm 0.14	-0.14 \pm 0.12
ID	-0.52 \pm ne	0.68 \pm ne	0.27 \pm 0.13	0.72 \pm 0.13	0.55 \pm ne	0.50 \pm 0.10	0.57 \pm 0.13	-0.14 \pm 0.14

¹CW, PRW, GZW, LW, DW, JW, IW, relative weights of crop, proventriculus, gizzard, liver, duodenum, jejunum, and ileum; DL, JL, IL, relative lengths of duodenum, jejunum, and ileum; DD, JD, ID, density of duodenum, jejunum, and ileum; CDUDM, coefficient of digestive use of dry matter; FEW/BW and DEW/BW, fresh and dry excreta weight relative to body weight at 23 d; FEW/FI, fresh excreta weight relative to feed intake; WE, water content of excreta; NE/NI, PE/PI, ratio of nitrogen and phosphorus excretion to intake; NE/PE, ratio of nitrogen to phosphorus excretion.

² ne: not estimated

parameters in the same analysis were close to the limit of parameter space (genetic correlation close to unity and h^2 of some traits close to 0), which makes convergence more difficult. It was for example the case when FEW/BW with low h^2 was included simultaneously with DEW/BW, with which it was very highly correlated. Similarly, even if FCR and AMEn had already been shown to be strongly correlated (-0.70 [10]), the genetic correlation of 0.98 between CDUDM and FCR was probably overestimated due to the presence of 3 highly correlated traits in the analysis.

Excretion traits were moderately heritable, showing that it should be possible to include such traits in poultry selection. The estimated heritability of PE was much higher than that reported by Zhang et al. [23] and Ankra-Badu et al. [24] who reported a value of 0.09 for phytic phosphorus bioavailability (PBA). However, even with this rather low heritability, Zhang et al. [8] obtained a divergence of 9.7% on P bioavailability after 3 generations. We can hypothesize that this wide difference between different studies is related to the diet used, as Zhang et al. [23] and Ankra-Badu et al. [24] used a corn-based diet that is easy to digest, while the wheat diet used in the present study made it easier to distinguish between animals with poor or high capacity of retention. Furthermore, these experiments differed from ours by genetic lines used, which showed a much slower growth than ours. Mignon-Grasteau et al. [25] showed that heritability estimates of metabolisable energy and coefficients of digestive use of proteins and lipids were much higher when animals were fed with poor wheat than with corn.

Phenotype differences between D+ and D- lines and genetic correlations for excretion traits

In the present study, we found that D+ birds had a 28.2% greater CDUDM than D- birds, showing that digestive utilization was improved in D+ compared to D- birds. This could be explained by the genetic correlations between CDUDM and GIT morphology. Indeed, it seems that selection on high CDUDM would increase the relative weight of the upper part of the GIT (proventriculus and gizzard) and conversely decrease the relative weight and the density of the small intestine, consistent with previous results [12]. A larger gizzard and proventriculus would lead to greater nutrient accessibility in the small intestine and thus to better digestive efficiency. At the intestinal level, the genetic correlations were higher between CDUDM and the relative weights of the jejunum and the ileum than between the CDUDM and the relative weight of the duodenum, which could potentially be explained by the fact that absorption processes mainly take place in the jejunum and ileum [26].

This higher digestive utilisation in D+ birds leads to a 41.3 and 54.1% reduction in FEW and DEW, respectively, compared to D-. These differences are also

present at later ages. Furthermore, the commercial line used at the beginning of the selection experiment excreted 31.5% more DEW/FI between 21 and 53 d of age than D+ birds [11]. Selection for a better AMEn thus led to a reduced environmental impact of chicken production. Although WE was greater in D+ birds, the total quantity of water excreted and the FEW/FI ratio were 51.2% and 26.7% lower than in D- birds. As Williams et al. [27] explained that water consumption closely follows food consumption, and since FI was 27.4% higher in D- than in D+ birds, it could be hypothesized that D- birds consume almost 30% more water than D+ birds. This is important since this can have consequences in terms of health and welfare. An increase in the quantity of water excreted would lead to a more humid litter and consequently to an increase in the incidence of associated poultry diseases, such as breast blisters, skin burns, scabby areas, bruising, rejection or downgrades [28]. Moreover, the litter moisture content is known to have a high impact on the ammonia losses by volatilization, which may cause respiratory disorders in birds and farmers and increase the imbalance between N and P in manure [29].

However, most of the studies related to environmental problems due to the spreading of manure focus on N and P content [30] and their deleterious environmental impact. The capacity of D+ birds to retain N and P was 34.9 and 19.0% higher, respectively, compared to the D-, as shown by NE/NI and PE/PI ratios. Thus, for each 100 g of BW, D+ and D- excreted 0.73 and 1.65 g of N and 0.17 and 0.32 g of P, respectively. It has already been shown that the lower NE/NI ratio in D+ can be linked to the 8.7 to 13.1% better ability of these birds to utilise proteins [10,13,25]. Moreover, the NE/NI ratio was more highly correlated genetically with the lower rather than the upper part of the GIT. This suggests a major contribution of the lower part of the intestine compared to the upper part in N utilization. Péron et al. [31] showed that the pancreas was heavier in D- than in D+ birds, and found negative phenotype correlations between pancreas weight in relation to BW and AMEn and lipid, protein and starch digestibility. These authors explained that the enlargement of the pancreas could be an adaptation to decreased digestion in D- birds.

Furthermore, NE/NI and PE/PI ratios were more genetically correlated with jejunum and ileum relative weights and densities than with those of the duodenum. This illustrates the major contribution of the lower part of the intestine in N and P absorption [32,33]. Nevertheless, in contrast to the NE/NI ratio, the PE/PI ratio was positively genetically correlated with PRW, indicating a major contribution of this segment to P availability. These results are probably related to the morphological and functional differences in the upper GIT characterizing both lines

[12,34]. Indeed, the greater development of the upper part of the GIT in D+ birds may underlie an increase in the synthesis of hydrochloric acid. Moreover, the mean retention time in the upper part of the GIT is greater in D+ than in D- birds [35]. All of these phenomena could lead to a lower pH of digesta that promote solubility of mineral phosphates [36] in D+ birds and the capacity of residual endogenous phytase of the feed [37]. They can also favour the hydrolysis of phytic P by endogenous bacteria [38].

These high levels of differences in N and P excretion between D+ and D- birds could explain why the ratio of the NE to PE was 25.4% higher in D- than in D+ birds. French and European regulations limit the amounts of N and phosphates (P_2O_5) that can be spread on fields to 170 kg. ha⁻¹ and 100 kg. ha⁻¹, respectively, the ideal ratio of N to P_2O_5 on spread manure should thus be 1.7 [2]. Considering the litter and the water part of the manure being spread, the ratio of N to P_2O_5 that would be found in the manure would be 1.95 and 2.33 for the D+ and the D- birds, respectively. However, since 50% of the N excreted by chickens is lost between excretion and spreading [39], these ratios would become 0.976 for the D+ and 1.166 for the D- birds for manure ready to be spread on fields, implying that the manure of both lines is too rich in P_2O_5 compared to N. This suggests first that N losses should be limited to increase the N/ P_2O_5 ratio in manure and secondly that this limitation should take into account the genotype of birds. Indeed, N losses in manure should be limited to 15% in D+ birds and 37% in D-birds, whereas the usual value is closer to 50%.

A second way to improve manure quality would be to combine genetic and nutritional approaches, i.e. by reducing the P rate in the diet and adjusting the phytase quantity added to the diet to each genotype in order to reduce P excretion [40].

Direct selection on excretion traits vs indirect selection on efficiency

It is often assumed that excretion can be reduced by selection on feed efficiency. By providing a full set of genetic parameters of excretion traits and efficiency, our study allows comparison of the expected responses to direct selection on excretion traits and digestibility and to indirect selection on feed efficiency. Using equations [5] and [6], for most excretion traits (CDUDM, WE, NE/NI, PE/PI and NE/PE) the expected responses to selection on FCR would be reduced by 12.3 to 50.5% as compared to selection on AMEn or CDUDM, and selection on RFI would lead to expected responses reduced by 19.9 to 85.7% compared to AMEn or CDUDM selection. While the indirect expected response was higher for selection on AMEn or CDUDM than on FCR for DEW/BW and FEW/BW, a selection on RFI would be 16.4 to 20.1% more efficient than on AMEn or CDUDM. At the

opposite, for the FEW/FI ratio, the expected responses were similar for selection on AMEn, CDUDM or FCR, but selection on RFI would be 26.4 to 28.9% less efficient.

It therefore appears that, in order to reduce environmental pollution, selecting chickens on AMEn or CDUDM would be more effective than selection on feed efficiency, all the more true that actual methods (as NIRS) allow measuring these traits at a very moderate cost.

Besides AMEn or CDUDM selection, direct selection on excretion traits could be considered. Using equation [5], it appears that for FEW/FI, DEW/FI, NE/PE and NE/NI ratios, indirect selection on AMEn or CDUDM would be more effective than direct selection, with improvements ranging from 1 to 78%. For the other excretion traits, indirect selection could be almost as effective as direct selection. Indeed, the responses of the FEW/FI ratio to indirect selection on AMEn or CDUDM were 88.2% of those of direct selection. Similarly, using AMEn or CDUDM as indirect selection criterion of WE would also be very effective (ranging from 62 to 69% of the direct response). Moreover, the PE/PI ratio would be considerably modified by selection on AMEn or CDUDM, with indirect responses ranging between 73 and 82% of the direct response. Consequently, introducing AMEn or CDUDM in selection schemes could be a good way to reduce excretion and hence the environmental impact of chicken production. Finally, if evolution of genetic values in D+ and D- are symmetric, it is not the case for phenotypic values, which is commonly observed in divergent selection experiments. To draw a definitive conclusion on practical interest of such a selection, it would be necessary to compare to a control line (CL) such as the line used at the beginning of selection experiment. First elements brought by such a comparison indicated that DEW/FI was 31.5% lower in D+ than in CL birds [11], between 21 and 53 d (age at which birds reached commercial market weight).

Conclusion

Our genetic results indicate that limiting the environmental impact of chicken production by selection could be achieved by selecting on AMEn as well as on the CDUDM. According to the estimated genetic correlations, a decrease in chicken excretion is associated with an increase in proventriculus and gizzard relative weights, which would be likely to improve nutrient accessibility in the small intestine and thus the digestibility. Because of the increased competition between humans and animals for access to food (mainly cereals) and the use of non-renewable materials (such as inorganic P) in animal nutrition, the adaptation of birds to alternative diets of lower nutritional quality will become an important issue. This study highlights that there is wide genetic variability, and

this may be used to improve feed digestibility and thus limit the excretion responsible for environmental pollution. Finally, even if classical selection criteria as FCR would reduce environmental impact of poultry production, greater responses could be expected from selection on digestive efficiency.

Acknowledgements

We thank the PEAT experimental unit (UE 1295 Pôle Expérimental Avicole de Tours, INRA, Nouzilly, France) and especially K. Gérard for bird management, L. Bonnal (CIRAD, Montpellier, France) for his help in the NIRS measurements of the excreta and all those who helped with the data collection.

Author details

¹INRA, UR83 Recherches Avicoles, F-37380, Nouzilly, France. ²CIRAD, UMR SELMET, 34398 Montpellier cedex 5, France. ³SYSAAF, UR83 Recherches Avicoles, F-37380, Nouzilly, France.

Authors' contributions

HDV, AN, ELB and SMG contributed to the experimental design, data analysis, interpretation of data and manuscript preparation. HC contributed to the data analysis. DB contributed to the use of NIRS in digestibility measurements. NM and SU assisted in the acquisition of data. All authors read and approved the final manuscript.

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests

Received: 17 May 2011 Accepted: 17 August 2011

Published: 17 August 2011

References

- McLeod A, Thieme O, Mack SD: **Structural changes in the poultry sector: will there be smallholder poultry development in 2030?** *Proceedings of the XXIII World's Poultry Congress: Brisbane, Australia* 2008.
- CORPEN: Estimation des rejets d'azote, de phosphore, de potassium, de calcium, de cuivre et de zinc par les élevages avicoles. Influence de la conduite alimentaire et du mode de logement des animaux sur la nature et la gestion des déjections. *Rapport French Agricultural Minister*; 2006, 55.
- Dilger RN, Adeola O: Estimation of true phosphorus digestibility and endogenous phosphorus loss in growing chickens fed conventional and low-phytate soybean meals. *Poult Sci* 2006, **85**:661-668.
- Nahm KH: Feed formulations to reduce N excretion and ammonia emission from poultry manure. *Bioresour Technol* 2007, **98**(12):2282-2300.
- Jondreville C, Dourmad JY: Le phosphore dans la nutrition des porcs. *INRA Prod Anim* 2005, **18**(3):183-192.
- Stewens L: **Protein and amino acid metabolism.** *Avian biochemistry and molecular biology* Cambridge. Cambridge: Cambridge University Press; 1996, 65-81.
- Namroud NF, Shivazad M, Zaghari M: **Effects of fortifying low crude protein diet with crystalline amino acids on performance, blood ammonia level, and excreta characteristics of broiler chicks.** *Poult Sci* 2008, **87**(11):2250-2258.
- Zhang W, Aggrey SE, Pesti GM, Bakalli RI, Edwards HM: **Genetic analysis on the direct response to divergent selection for phytate phosphorus bioavailability in a randombred chicken population.** *Poult Sci* 2005, **84**(3):370-375.
- Zhang W, Aggrey SE, Pesti GM, Bakalli RI, Edwards HM: **Correlated responses to divergent selection for phytate phosphorus bioavailability in a randombred chicken population.** *Poult Sci* 2005, **84**:536-542.
- Mignon-Grasteau S, Muley N, Bastianelli D, Gomez J, Peron A, Sellier N, Millet N, Besnard J, Hallouis JM, Carré B: **Heritability of digestibilities and divergent selection for digestion ability in growing chicks fed a wheat diet.** *Poult Sci* 2004, **83**:860-867.
- de Verdal H, Narcy A, Le Bihan-Duval E, Mignon-Grasteau S: **Excretion and gastro-intestinal tract development in chickens divergently selected on their capacity of digestion.** *XIIIth European Poultry Conference: 23-27 August 2010 Tours, France*; 2010, 4.
- de Verdal H, Mignon-Grasteau S, Jeulin C, Le Bihan-Duval E, Leconte M, Mallet S, Martin C, Narcy A: **Digestive tract measurements and histological adaptation in broiler lines divergently selected for digestive efficiency.** *Poult Sci* 2010, **89**:1955-1961.
- Mignon-Grasteau S, Lafeuille O, Dourmad JY, Hillion S, Bastianelli D, Arnould C, Phocas F, Carré B: **Consequences of selection for digestibility on feeding activity and excretion.** *XIIIth European Poultry Conference: 23-27 August 2010 Tours, France: World's Poultry Science Journal*; 2010, 615.
- Skinner-Noble DO, Teeter RG: **Components of feed efficiency in broiler breeding stock: The use of fasted body temperature as an indicator trait for feed conversion in broiler chickens.** *Poult Sci* 2004, **83**:515-520.
- de Verdal H, Narcy A, Bastianelli D, Chapuis H, Mème N, Urvoix S, Le Bihan-Duval E, Mignon-Grasteau S: **Reducing poultry excretion by selection. 1. Genetic parameters of efficiency and anatomy of digestive tract.** *BMC Genetics* 2011.
- Bourdillon A, Carré B, Conan L, Duperray J, Huyghebaert G, Leclercq B, Lessire M, McNab J, Wiseman J: **European reference method for the in vivo determination of metabolizable energy with adult cockerels - Reproducibility, effect of food-intake and comparison with individual laboratory methods.** *Br Poult Sci* 1990, **31**:557-565.
- Bastianelli D, Bonnal L, Juin H, Mignon-Grasteau S, Davrieux F, Carré B: **Prediction of the chemical composition of poultry excreta by near infrared spectroscopy.** *J Near Infra Spe* 2010, **18**:69-77.
- Lessire M: **Valeurs nutritives pour les volailles. Tables de composition et de valeur nutritives** INRA-AFZ; 2004, 37-41.
- Tixier-Boichard M, Boichard D, Groenvelde E, Bordas A: **Restricted maximum likelihood estimates of genetic parameters of adult male and female rhode island red chickens divergently selected for residual feed consumption.** *Poult Sci* 1995, **74**:1245-1252.
- Taylor RD, Jones GPD: **The incorporation of whole grain into pelleted broiler chicken diets. II. Gastrointestinal and digesta characteristics.** *Br Poult Sci* 2004, **45**:237-246.
- SAS Institute: **SAS® Institute. t Version 6. 4 edition.** Cary, NC., USA: SAS Institute Inc.; SAS Institute; 1999.
- Neumaier A, Groenvelde E: **Restricted maximum likelihood of covariances in sparse linear models.** *Genet Sel Evol* 1998, **30**:13-26.
- Zhang W, Aggrey SE, Pesti GM, Edwards HM, Bakalli RI: **Genetics of phytate phosphorus bioavailability: Heritability and genetic correlations with growth and feed utilization traits in a randombred chicken population.** *Poult Sci* 2003, **82**(7):1075-1079.
- Ankra-Badu GA, Pesti GM, Aggrey SE: **Genetic interrelationships among phosphorus, nitrogen, calcium, and energy bioavailability in a growing chicken population.** *Poult Sci* 2010, **89**(11):2351-2355.
- Mignon-Grasteau S, Juin H, Sellier N, Bastianelli D, Gomez J, Carré B: **Genetic parameters of digestibility of wheat- or corn-based diets in chickens.** *9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production: 2-6 August 2010; Leipzig, Germany* 2010, 4.
- Denbow DM: **Gastrointestinal anatomy and physiology.** Edited by: Whittow GC. Academic Press; , Fifth 1999:299-325.
- Williams RB: **The ratio of the water and food consumption of chickens and its significance in the chemotherapy of coccidiosis.** *Vet Res Commun* 1996, **20**:437-447.
- Ritz CW, Fairchild BD, Lacy MP: **Litter quality and broiler performance.** *service Ce, vol. Bulletin 1267 Georgia: The university of Georgia college of agricultural and environmental sciences*; 2005, 1-7.
- Ni JQ, Heber AJ, Hanni SM, Lim TT, Diehl CA: **Characteristics of ammonia and carbon dioxide releases from layer hen manure.** *Br Poult Sci* 2010, **51**:326-334.
- Bolan NS, Szogi AA, Chuasavathi T, Seshadri B, Rothrock Jr. MJ, Panneerselvam P: **Uses and management of poultry litter.** *World's Poult Sci J* 2010, **66**(4):673-698.
- Péron A, Gomez J, Mignon-Grasteau S, Sellier N, Besnard J, Derouet M, Juin H, Carré B: **Effects of wheat quality on digestion differ between the D+ and D-chicken lines selected for divergent digestion capacity.** *Poult Sci* 2006, **85**:462-469.
- Kamisoyama H, Honda K, Isshiki Y, Hasegawa S: **Effects of dietary protein levels on the nutrient digestibility at different sites of chicken intestines.** *J Poult Sci* 2009, **46**:193-197.

33. Rapp C, Lantzsch HJ, Drochner W: **Hydrolysis of phytic acid by intrinsic plant and supplemented microbial phytase (*Aspergillus niger*) in the stomach and small intestine of minipigs fitted with re-entrant cannulas. 3. Hydrolysis of phytic acid (IP6) and occurrence of hydrolysis products (IP5, IP4, IP3 and IP2).** *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition (Berlin)* 2001, **85**:420-430.
34. Rougière N, Gomez J, Mignon-Grasteau S, Carré B: **Effects of diet particle size on digestive parameters in D+ and D- genetic chicken lines selected for divergent digestion efficiency.** *Poult Sci* 2009, **88**:1206-1215.
35. Rougière N, Carré B: **Comparison of gastrointestinal transit times between chickens from D+ and D- genetic lines selected for divergent digestion efficiency.** *Animal* 2010, **4**:1861-1872.
36. Montminy MP, Jondreville C, Lescoat P, Meschy F, Pomar C, Bernier JF, Sauvant D: **First step of a model calcium and phosphorus metabolism in growing pigs: fate of ingested phosphorus in the stomach.** *Livest Sci* 2007, **109**:63-65.
37. Forsberg CW, Phillips JP, Golovan SP, Fan MZ, Meidinger RG, Ajakaiye A, Hilborn D, Hacker RR: **The enviropig physiology, performance, and contribution to nutrient management advances in a regulated environment: the leading edge of change in the pork industry.** *J Anim Sci* 2003, **81**:E68-E77.
38. Shirai K, Revah-Moissev S, Garcia-Garibay M, Marshall VM: **Ability of some stains of lactic acid bacteria to degrade phytic acid.** *Lett Appl Microbiol* 1994, **19**:366-369.
39. Ritz CW, Fairchild BD, Lacy MP: **Implications of ammonia production and emissions from commercial poultry facilities: A review.** *J Appl Poult Res* 2004, **13**(4):684-692.
40. Nancy A, Jondreville C, Letourneau-Montminy MP, Magnin M, Nys Y: **Voies nutritionnelles d'économie de phosphore chez le poulet.** *8èmes Journées de la Recherche Avicole: 25-26 march 2009; Saint Malo* 2009, 115-123.

doi:10.1186/1471-2156-12-71

Cite this article as: de Verdal *et al.*: Improving the efficiency of feed utilization in poultry by selection. 2. Genetic parameters of excretion traits and correlations with anatomy of the gastro-intestinal tract and digestive efficiency. *BMC Genetics* 2011 **12**:71.

**Submit your next manuscript to BioMed Central
and take full advantage of:**

- Convenient online submission
- Thorough peer review
- No space constraints or color figure charges
- Immediate publication on acceptance
- Inclusion in PubMed, CAS, Scopus and Google Scholar
- Research which is freely available for redistribution

Submit your manuscript at
www.biomedcentral.com/submit



Improving feed efficiency in fish using selective breeding: a review

Hugues de Verdal^{1,2} , Hans Komen³, Edwige Quillet⁴, Béatrice Chatain⁵, François Allal⁵, John A.H. Benzie^{2,6} and Marc Vandeputte^{4,5}

1 CIRAD, UMR116 ISEM, Montpellier Cedex 5, France

2 Worldfish, Penang, Malaysia

3 Animal Breeding and Genomics Centre, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands

4 GABI, INRA, AgroParisTech, Paris-Saclay University, Jouy-en-Josas, France

5 Chemin de Maguelone, Ifremer, Palavas-les-Flots, France

6 School of Biological Earth and Environmental Sciences, University College Cork, Cork, Ireland

Correspondence

Hugues de Verdal, CIRAD, UMR116 ISEM, TA B-116/16, 73 rue Jean-François Breton, 34398 Montpellier Cedex 5, France.
Email: hugues.de_verdal@cirad.fr

Received 15 December 2016; accepted 9 May 2017.

Abstract

Improving feed efficiency (FE) is key to reducing production costs in aquaculture and to achieving sustainability for the aquaculture industry. Feed costs account for 30–70% of total production costs in aquaculture; much work has been done on nutritional and husbandry approaches to improve FE but only a limited amount of research has been devoted to using genetics, despite its potential. This paper reviews past work to improve FE in fish using selective breeding and assess future directions. Direct selection on FE traits requires methods to measure individual feed consumption and estimate FE efficiently and accurately. This is particularly difficult to do in fish because of the environment in which they live. Many of the published studies on FE were found to be inaccurate because of methodological problems. The relatively low heritability estimates of FE traits in fish published to date are probably partly as a result of inaccurate measurements of feed intake. Improving ways to measure the individual feed intake with high accuracy will be critical to the successful application of genetics to improving FE. Indirect selection criteria that could be used to improve FE (including growth after starvation/refeeding, body composition, neuropeptides or hormone levels) are discussed. Promising approaches to measuring feed intake accurately that may enable these studies to be undertaken are identified. More work using these will be needed prior to assessing the practicality of the introduction of direct or indirect traits for FE in fish genetic improvement programmes.

Key words: feed conversion ratio, feed efficiency, feed intake, fish, genetics, selection.

Introduction

With an increasing world population predicted to attain 9.6 billion in 2050, the sustainable increase in food supply, and more specifically animal protein production, is a key challenge. Animals not only need to become more productive but, more importantly, they also need to become more efficient. Farmed fish species offer an opportunity in that regard. Compared with farmed terrestrial species, farmed fish are more efficient in converting feed to biomass (Table 1) using feed amount as the reference. Feed compositions differ significantly among different animals; in terms of protein rates, fish diets

contain around 35% protein compared with around 18–20% in pigs or chickens.

Total fish harvested has grown 2.87% per year since 1950, essentially through increased farmed fish production (1.93% per year; Earth Policy Institute 2013). In 2014, global aquaculture production (excluding algae and plants) was estimated at 74 million tons, roughly similar to the global production of beef cattle. At the same time, farmed fish species consume around six times less feed than beef cattle to produce the same volume of body mass (Table 1). Despite the higher efficiency compared with livestock species, the cost of feed – ranging from 30% to 70% of the total production costs – is the primary expenditure of

Table 1 Feed efficiency and feed consumption of the main livestock and fish species at the world scale

Species	FCR ^a	World production (in 2011; 10 ⁶ tons)	Feed consumption (estimated, 10 ⁶ tons)
Beef cattle	8–12.7 ^b	63 ^f	504–800
Sheep and lamb	5–16.9 ^c	13 ^f	65–220
Pig	5–6.5 ^b	110 ^f	550–715
Broiler chicken	2–2.5 ^b	95 ^f	190–237.5
Fish species	1–2.68	62 ^f	62–166.2
Carp and other cyprinids (10 major species) ^e	1.40–2.68 ^g	22.95 ^d	32.1–61.5
Nile tilapia (<i>Oreochromis niloticus</i>)	1–1.32 ^h	2.81 ^d	2.81–3.71
Atlantic salmon (<i>Salmo salar</i>)	0.65–0.92 ⁱ	1.73 ^c	1.12–1.59
Rainbow trout (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	1.01–1.29 ^j	0.77 ^d	0.78–0.99

^aFCR (Feed Conversion Ratio) = Feed intake * Body weight gain⁻¹.

^bCassidy *et al.* (2013).

^cUnited States Department of Agriculture (USDA) (2013).

^dFAO Yearbook (2012).

^e*Cyprinus carpio*, *Ctenopharyngodon idellus*, *Carassius carassius*, *Megalobrama amblycephala*, *Mylopharyngodon piceus*, *Catla catla*, *Labeo rohita*, *Cirrhinus mrigala*, *Hypophthalmichthys molitrix*, *Hypophthalmichthys nobilis*.

^fEarth Policy Institute (2013).

^gMásillo *et al.* (2014) and Abidi and Khan (2014).

^hCrovatto Veras *et al.* (2013), Koumi *et al.* (2011) and Wang *et al.* (2009).

ⁱMundheim *et al.* (2004), Kolstad *et al.* (2004), Sunde *et al.* (2004) and Quinton *et al.* (2007a).

^jFarhangi and Carter (2007), Grima (2010), Henryon *et al.* (2002) and Sanchez *et al.* (2001).

intensive fish farming systems (Doupé & Lybery 2004; Kolstad *et al.* 2004). Improving feed efficiency (FE) is therefore key to reducing production costs. In salmon, for example, a 2–5% improvement in FE would save 42.9–107 million USD feed costs per year, respectively (following Table 1 and with a feed price of 1.35 USD kg⁻¹).

Improving FE would also have a positive effect on the environmental impact of fish farming. Whatever the species, a FE improvement will result in a reduction in emissions (Pym 1990; Pinares-Patino *et al.* 2003; Zhang & Aggrey 2003; Hill & Azain 2009; de Verdal *et al.* 2011a; Besson *et al.* 2016). For example, Bouvarel *et al.* (2006) showed that a 4.8% improvement of FE in broiler chicken reduced nitrogen and phosphorus excretions by 9% and 14%, respectively. In aquaculture production, several life cycle assessment (LCA) studies (Aubin *et al.* 2009; Samuel-Fitwi *et al.* 2012; Mungkung *et al.* 2013) have investigated the major environmental impacts of improving FE. These studies showed that improving FE will have less negative impact on eutrophication, acidification, climate change and energy demand per ton of fish produced, mainly as a result of reduced nitrogen excretion of fish (Aubin *et al.* 2009; Besson *et al.* 2016).

In terrestrial species, selective breeding has played an important role in improving feed efficiency (Table 2). Since 1960, feed efficiency has increased by ~20–30% (broilers, laying hens and pigs, respectively). Most of this gain is due to selection, next to improved management practices and feed formulation. Several studies have estimated genetic

Table 2 Improvement in productivity and efficiency due to selective breeding

Species	Trait	Performance		
		1960	2005	Δ (%)
Pigs†‡	Growth g day ⁻¹	629	925	47
	FCR	3.24	2.65	18
Broilers§	Growth g day ⁻¹	10	40	400
	FCR	2.85	1.98	30
Laying hens¶	# eggs per year	230	315	30
	FCR (g g ⁻¹ egg)	3.13	2.28	27
Nile tilapia††	Growth g day ⁻¹	0.61	4.75	780
	FCR	1.58	1.45	8

†Rauw *et al.* (1998).

‡Saintilan *et al.* (2013) (estimates for 2005 from average of data collected between 2000 and 2009).

§Zuidhof *et al.* (2014).

¶Leenstra *et al.* (2016).

††Omasaki and Komen (unpublished data from a domesticated and unselected Kenyan strain and from the GIFT strain, generation 5 of growth selection, commercial results from 2005).

parameters for FE traits in livestock (reviewed by Hoque & Suzuki 2009; Grima 2010; Willems *et al.* 2013) and found moderate to high heritabilities, ranging from 0.12 to 0.67. However, direct selection for feed efficiency remains difficult, as it requires the precise recording of individual feed intake. In terrestrial livestock, it is widely recognized that much of the historical gain on FE has been obtained indirectly through selection for growth rate (Emmerson 1997).

In fish, measuring FE implies measuring feed intake, which is highly complex as fish are generally reared in water and in large groups. In such conditions, it is impossible to measure individual feed consumption and collect uneaten food. Furthermore, according to the species, social interactions between fish may modify FE (see Section 'How to measure FI for selective breeding in fish?'), which could lead to large differences between measurements performed on isolated fish and measurements obtained in group-rearing conditions. As a consequence, most past efforts aimed at improving FE in aquaculture have focused on feed formulation (Reigh & Ellis 1992; Nematipour & Gatlin 1993; Elangovan & Shim 2000; Gaylord & Gatlin 2001; Lin *et al.* 2008; Tacchi *et al.* 2011; Guroy *et al.* 2013; Yao *et al.* 2014) and/or husbandry (Alanära 1996; Bendiksen *et al.* 2003; Imsland *et al.* 2005; Li *et al.* 2008; Magnussen *et al.* 2008; Yilmaz & Arabaci 2010; Arbelaez-Rojas *et al.* 2011; Zhao *et al.* 2013). These studies have shown strong effects of nutrition, diet and husbandry on FE. In contrast, little work has been done on genetics. Any genetic selection approach would need, of course, to pay specific attention to the feeds used and the age/size of the fish as key aspects of the environment/selection subject that could influence the genetic outcome.

The objective of the present paper is therefore to review the possibilities to improve FE in fish using selective breeding. In the first part, we will explore the concept of FE and how it can be measured. In the second part, we review the different ways to measure feed intake in fish, while in the third part, we focus on the possibilities to directly select for feed intake or FE. Finally, in the last part, we outline various possibilities to use indirect selection criteria to improve FE, based on growth and bio-energetics models.

What is feed efficiency and what are the parameters used to measure it?

Improving feed efficiency means reducing feed consumption per kg of fish produced, or increasing fish production from the same amount of feed. It is important to note that FE will vary from one species to another, with rearing environment (i.e. temperature, salinity, pH and feed composition, Árnasson *et al.* 2009) and the developmental stage of the fish (Henryon *et al.* 2002; Árnasson *et al.* 2009). One major aspect determining FE is the level of feed intake (FI): FE tends to improve up to an optimum when FI increases, and then decreases until maximum FI is reached (Jobling 1994). If for some reason FI is less than optimal, increasing FI will increase FE. Conversely, if FI is higher than the optimum, increasing FI will decrease FE.

A second major point is the relation of FE to fish size, with smaller fish generally having a better FE than larger fish (Andersen & Riis-Vestergaard 2003). FE is related to metabolic rate which is function of fish size. To correct for

size differences, weights are scaled to metabolic weights ($\text{kg}^{0.8}$; Clarke & Johnston 1999; Jobling 2002). While improving FE is the general objective, we need to define ways to measure it. The most used measure of FE is the ratio of FI to body weight gain (BWG) and is named feed conversion ratio (FCR). However, its inverse (feed efficiency ratio, $\text{FER} = \text{BWG FI}^{-1}$) measures the same trait. Improving feed efficiency thus means reducing FCR or increasing FER. In these two measurements of FE, the part of FI allocated for body maintenance is not distinguished from the part of FI dedicated to growth (Willems *et al.* 2013). Another way to measure FE is thus to estimate the residual feed intake (RFI).

The equation for calculating RFI in a phenotypic approach is given as:

$$\text{FI} = \beta_0 + \beta_1 * \text{MBW} + \beta_2 * \text{BWG} + \text{RFI}$$

with FI being the feed intake, β_0 the regression intercept, β_1 the partial regression coefficient of animal's FI on metabolic body weight, MBW the average metabolic body weight during the experiment, β_2 the partial regression coefficient of animal's FI on body weight gain, BWG the body weight gain and RFI the residual error of the model. This model allocates the feed intake according to expected maintenance and growth requirements, the remaining part being defined as the residual feed intake.

Residual feed intake is phenotypically independent from growth rate (Koch *et al.* 1963; Kennedy *et al.* 1993; Doupé & Lymbery 2004; Crew 2005), which is not the case for FCR or FER ratios (Arthur *et al.* 2001; Martins *et al.* 2011). Used for the first time by Koch *et al.* (1963) on beef cattle, RFI is defined as the difference between feed consumed by an animal and its predicted consumption estimated by a regression model taking into account the feed requirements for maintenance and growth as independent variables (Kennedy *et al.* 1993; Doupé & Lymbery 2003; Martins *et al.* 2011). Individuals with positive RFI consume more than the average, whereas animals with negative RFI consume less, suggesting the latter are more efficient. RFI has been widely investigated in terrestrial animals (i.e. pigs, cattle, hens, chicken), and genetic parameter estimates are generally moderate to high with heritabilities ranging from 0.10 to 0.47 (Johnson *et al.* 1999; Arthur *et al.* 2001; Gilbert *et al.* 2007; de Verdal *et al.* 2011b; Do *et al.* 2013; Wolc *et al.* 2013).

The main issue about RFI estimation is the difficulty of modelling it in the correct parameters. A lot of different models could be implemented depending on whether nutritional composition of the feed, coefficient of digestive utilization of metabolizable energy, protein, lipid or starch, or body composition of the fish is considered. Equations developed on livestock species, where selection schemes had already been developed using RFI, show that even more

traits could be included (Luiting & Urff 1991; Arthur *et al.* 2001; Robinson & Oddy 2001; Hoque & Suzuki 2009; Will-ems *et al.* 2013). As an example, in laying hens, the RFI model takes into account the egg weight to correct RFI by the energy used to produce eggs (Luiting & Urff 1991). The same approach is used in dairy cattle for milk production (Kennedy *et al.* 1993; Connor *et al.* 2013). In this context, the model used is as follows:

$$y = \beta_0 + \beta_1 * MBW + \beta_2 * BWG + \beta_3 * PW + RFI$$

with β_3 being the partial regression coefficient of animal's FI on production weight and PW the production weight (egg or milk production for example). This type of model could be interesting to use in fish, for example to correct for visceral and/or intramuscular lipid content.

An important question in terms of selective breeding for feed efficiency is the choice of the trait(s) to include in the index. As FCR and FER are ratios, they are genetically correlated with the two terms of the ratio, BWG and FI, and so genetic change of FCR or FER cannot be simply related to underlying genetic variation for growth, feed consumption or both (Turner 1959; Sutherland 1965). As a consequence, selecting directly on FCR or FER will lead to poor selection response (Lin 1980; Gunsett 1984) and does not enable an accurate prediction of genetic gain (Gunsett 1987). However, linear indexes combining body weight gain and FI can be designed which have optimal properties in terms of accuracy and achieved genetic gain (Turner 1959; Lin 1980; Gunsett 1984, 1987; Lin & Aggrey 2013). Alternatively, residual feed intake can also be used as the selection criterion, especially in multiple trait selection combining RFI and growth (Kennedy *et al.* 1993). When used in single trait models, RFI should be based on genotypic and not phenotypic regression of feed intake on production, to avoid a component linked to the genetic variation for one or more elements of production (Kennedy *et al.* 1993).

In any case, to develop a selective breeding programme to improve feed efficiency characteristics, it is important to have individual data of the trait under selection. Whatever the trait used to calculate FE, the crucial issue is to measure both growth and FI. While growth and growth rate are easily measurable, measuring FI of individual fish is much more challenging.

How to measure FI for selective breeding in fish?

The simplest way to measure FI in fish is to rear fish in a group and to calculate the FE of the group. Using separately reared full-sib families, it is possible to estimate the genetic variability of the trait (Henryon *et al.* 2002) and then do between-family selection.

A frequently proposed way to measure FI is the use of automatic or self-feeders on family groups, with recovery of the feed waste to calculate the feed consumption of the aquarium or the tank (Helland *et al.* 1996; Aksnes *et al.* 1997; Lemieux *et al.* 1999; Thodesen *et al.* 2001; Mambrini *et al.* 2004a; Li *et al.* 2005a; Albrektsen *et al.* 2006; Aksnes *et al.* 2006). The main advantage of this technique is that it enables the estimation of the family FI, and the genetic variation between families (Kolstad *et al.* 2004). However, this technique is also widely criticized. First, it leaves unexplored the intrafamilial variations for the trait considered, resulting in overestimated heritabilities (Doupé & Lymbery 2004; Kause *et al.* 2006a). Consequently, this type of selection will be less efficient than selection that also acts on the within-family component. A way of bypassing the problem is the use of self-feeders with registration of the triggering individual and the quantity of feed delivered. However, in practice only some of the fish will activate the self-feeder while the other fish eat the feed they find in the tank, so this method would be a measurement of the feeding motivation/behaviour rather than a real measurement of individual FI (Brännäs & Alanära 1993; Millot & Bégout 2009). Moreover, the feeding system itself could be responsible for bias in FE estimation. Individual fish that are fed using self-feeders or with automatic feeders do not grow with the same rate. Mambrini *et al.* (2004a) showed that brown trout (*Salmo trutta*) fed with self-feeders grew faster and showed an improved FE compared to trout fed in excess with automatic feeders.

Very careful manual feeding to avoid loss of feed is also difficult to manage. There is a large effect of the 'feeder' and, consequently, a low repeatability of the measurement (H. de Verdal, pers. comm., 2016).

An alternative method in fish to measure FI of 'genetic individuals' reared in groups could be the use of clonal lines, as shown by Grima *et al.* (2008) for rainbow trout. In fish, isogenic clonal lines are obtained by pair-mating unrelated homozygous gynogenetic or androgenetic parents (Komen & Thorgaard 2007; Quillet *et al.* 2007). In such lines, all individuals are strictly genetically identical but heterozygous and exhibit performance in the range of those of conventional trout. Isogenic lines are an exceptional tool that allows the measurement of the genetic variability of traits showing a high environmental variability, as is the case for FE traits. However, clonal lines can only be used for experimental purposes and consequently, results are not representative of production conditions, nor can they be used in the implementation of a breeding programme.

Another way to estimate individual FI is by rearing animals separately in aquaria. This type of rearing requires large number of aquaria and confounds the environmental effect of aquarium with the phenotype of the individual evaluated. More importantly, as stated before, it does not

take into account the social interactions and feeding ranks between fish, which may have a significant impact on FI and FE. In sunfish, Hayward *et al.* (2000) showed that group rearing reduces both growth rate and FI probably due to competitive social interactions, which has a negative impact on FE. McComish (1971) estimated a reduction of more than 50% for FI and around 30% for growth when bluegill are reared in group rather than in isolation, in aquaria with an *ad libitum* feeding regime. In rainbow trout, Silverstein (2006) demonstrated a moderate phenotypic correlation ($r_p = 0.66$) between FE estimated in fish held individually or in a social group, the latter showing greater RFI than isolated fish, in agreement with studies from Hayward *et al.* (2000) and McComish (1971). Therefore, according to fish species and their degree of social interactions, the FI measured in isolation will differ from measurements taken in groups. This implies that it is necessary to consider behavioural aspects and the impacts it can have on performance traits.

As rearing isolated fish can have an impact on the estimation of FI, it would be more accurate if FI could be measured on individuals that are kept in groups. Several methods and techniques have been developed to measure individual FI on fish held in groups (Jobling *et al.* 2001). The simplest method is to analyse the stomach content of each fish obtained by dissection (Bromley 1994; Cortés 1997; Rindorf & Lewy 2004). However this method is limited to the evaluation of a single meal; it is not suited to follow the feed consumption over time.

Another method, much used in the past, is the use of chemical markers integrated in the feed (Walsh *et al.* 1987; Morris *et al.* 1990; Johnston *et al.* 1994; Unprasert *et al.* 1999). Essentially used to study the digestive process and the gastrointestinal transit time, it requires measuring the quantity of a marker in the faeces, which is only possible if faeces can be collected individually, or when done directly in the gastrointestinal tract, which involves sacrificing the fish before analyses or at least handling and anaesthetizing it.

A third method is X-radiography of eaten meals, using X-ray dense markers (generally radio-opaque ballottini glass beads) included in pellets (Talbot & Higgins 1983; McCarthy *et al.* 1993; Jobling *et al.* 2001; Silverstein *et al.* 2001; Boujard *et al.* 2006; Kause *et al.* 2006a; Quinton *et al.* 2007a,b; Grima *et al.* 2008). Just after feeding this labelled feed, fish are anaesthetized and the number of radio-opaque beads in the gastrointestinal tract is counted on an individual radiography of each fish, allowing the estimate of FI of each fish. This technique is highly accurate for one meal but has the disadvantage that it allows only measuring the FI of one meal at each time, since recovery can take days or weeks before a new measurement can be performed. Furthermore, it seems that some fish can

distinguish feed with and without radio-opaque beads, which can modify their feeding behaviour and their ingestion (B. Chatain, pers. comm., 2016). This method is therefore not suited for measuring FI for a long period or for species that show high day-to-day variability in FI as this causes a low repeatability of the measurements ($r = 0.09$ – 0.32 ; Kause *et al.* 2006a; Grima *et al.* 2008). Kause *et al.* (2006a) estimated that at least three FI measurements were needed to ensure a good estimation of the average FI, while 4–6 measurements were better.

The last method consists in direct observation or video recording of individual daily feed intake (Adams *et al.* 1995; Smith *et al.* 1995; Tuene & Nortvedt 1995; Hughes & Kelly 1996; Damsgard & Ugedal 1997; Ang & Petrell 1997; Baras *et al.* 2012; de Verdal *et al.* 2017). Feed consumption can be measured for each fish by counting the number of eaten pellets during a given time span. Video registration of feed consumption for a specific period (potentially a few consecutive days) is possible without disturbing the fish, but much time is required to observe the fish or to analyse the video recordings. Duration of the observation is variable according to the fish species ranging from some minutes to several hours. Whatever the duration, it should be done at the same time every day, since the feeding response and behaviour may change over the day (Toguyeni *et al.* 1996). Furthermore, the need for external tagging and individual tracking of each individual limits the group size to 10–20 fish. Such sizes are not representative of farm rearing conditions.

It can be concluded that all methods described above have their shortcomings and that there is still a need for more accurate and tractable methods to help us measure individual variation in FI and FE. However, in the absence of any better techniques, the methods above have been used to estimate genetic parameters of FI and FE in different species. The results of these experiments will be reviewed in the next section.

What is the variability of FE and can we select for FE directly?

As noted before, there are two levels at which genetic variation in FE can be estimated. The first one is to rear fish in full-sib families, to measure the family mean FI and estimate the existence of genetic variability between these families (Thodesen *et al.* 2001; Henryon *et al.* 2002; Kolstad *et al.* 2004). The second one is to measure individually each fish and estimate the heritability of the trait considered (Silverstein *et al.* 2001; Kause *et al.* 2006a,b; Quinton *et al.* 2007a,b; Grima *et al.* 2008). The heritability is a genetic criteria estimating the amount of variation in a phenotypic trait in a population explained by the genetic variation among individuals in this specific population. It can be

expressed as a ratio of genetic variance over phenotypic variance (broad sense heritability) or more commonly additive genetic variance over phenotypic variance (narrow sense heritability).

Using family as the measurement unit, it can be concluded that while FE traits do show some genetic variation (Thodesen *et al.* 2001; Kolstad *et al.* 2004), they present a low coefficient of variation; ranging from 4.0% to 13.9% (Henryon *et al.* 2002). Many studies have used the X-ray method to estimate individual FI and heritabilities of FI or FE (FER or FCR). Whatever the species and the experimental procedure, estimation of heritability of FE is always low (ranging from 0 to 0.07) while those of FI are low to moderate ranging from 0.07 to 0.23 (Kause *et al.* 2006b in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*; Quinton *et al.* 2007a,b in European whitefish *Coregonus lavaretus*). The only exception is the study of Silverstein *et al.* (2001) who estimated heritabilities of FI of channel catfish *Ictalurus punctatus* to be 0.37 ± 0.15 . The most likely reasons to explain this high value compared to other studies are i) that the authors performed their experiment with only one meal (without any repetition) and with only 290 fish, which implies a limited accuracy of the FI measurement, and ii) the full-sib genetic design confounds the environmental common effects with the additive genetic variance, which tends to increase heritability estimates.

In fish, the only study using RFI to estimate genetic variability of FE was performed on rainbow trout clonal lines using the X-ray methodology (Grima *et al.* 2008). These authors showed substantial genetic variability among individual genotypes ($h^2 = 0.23$).

According to Quinton *et al.* (2007a), the generally observed low heritability could be explained by the fact that fish are poikilotherms. Energy intake (by the feed) is used for growth, maintenance or physical activities. The relative share of maintenance requirement is much lower in fish. For example, white grouper (*Epinephelus aeneus*), European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and gilthead sea bream (*Sparus aurata*) use 34.05, 45.38 and 47.89 kJ of digested energy (DE) $\text{kg}^{-0.80} \text{day}^{-1}$, respectively, which is less than terrestrial animals (e.g. 459.8 kJ of DE $\text{kg}^{-0.75} \text{day}^{-1}$ in pigs; Martins *et al.* 2011). There is a possibility that maintenance requirement variability, being relatively lower in fish than in terrestrial animals, results in a lower variability of FE, as hypothesized by Gjedrem (1983). Another reason that could explain these low heritability estimates is that measurements were performed during the exponential growth phase where most of the feed is used for growth (Quinton *et al.* 2007a). Finally, the low repeatability of the X-ray method itself (range from 0.09 to 0.32) sets an upper bound for heritability estimates, which are consequently also low (Falconer & MacKay 1996).

It is important to keep in mind that all estimations of FE traits in fish were done at specific ages, and it is consequently not possible to generalize these results for the global rearing period. Regarding the age effect, it is known that FE decreases with the age of the fish. Studying rainbow trout families and using family measurements of FI, Henryon *et al.* (2002) estimated a higher FER (1.09) during the final period of measurement (i.e. days 186–215) compared to the first phase of measurement (1.68, i.e. days 52–76).

From these studies, it can be concluded that direct measurement of FE is difficult and results in low estimates of heritability, often with high standard errors. The main reason seems to be the low repeatability of the methods used to measure FI. Furthermore, none of methods reviewed here are suitable for large-scale phenotyping as required for selective breeding. Consequently, finding traits highly correlated with FI and FE that could be used as indirect criteria for selection could be a better option for selective breeding for FE in fish.

Which indirect criteria could be used to estimate and improve FE?

Different categories of traits have been proposed to account for variations in FE, the major two categories being traits derived from growth models and traits derived from bioenergetic models.

Growth model traits

Growth models

The most widely selected trait in aquaculture is growth rate. Growth can be defined in different ways (Jobling 2003; Dumas *et al.* 2010):

- (1) body weight gain, which is the difference in two body weight measurements taken at time t and $t + \Delta t$:
$$\text{BWG} = \text{BW}_2 - \text{BW}_1,$$
- (2) the specific growth rate (SGR), which is BWG expressed at a logarithmic scale to reduce the heterogeneity of variance between two body weight measurements, taken at different ages, and divided by the time between the two measurements t and $t + \Delta t$:

$$\text{SGR} = (\ln \text{BW}_2 - \ln \text{BW}_1) / \Delta t * 100$$

- (3) the daily growth coefficient (DGC), which uses the cubic relation between BW and length to make growth rate linear over time:

$$\text{DGC} = 100 * (\text{BW}_2^{(1/3)} - \text{BW}_1^{(1/3)}) / \Delta t$$

- (4) the thermal growth coefficient (TGC), which is the same as DGC but now corrected for the water temperature of the rearing environment during the measurement period:

$$\text{TGC} = (\text{BW}_2^{(1/3)} - \text{BW}_1^{(1/3)}) / (T * \Delta t) * 100$$

Correlations of growth with FE

In livestock species, it is generally admitted that FE is correlated with growth rate, but in fish, this is still debatable. Estimations of phenotypic and genetic correlations between growth traits and FE traits are summarized in Table 3. At the phenotypic level and using X-ray method, Thodesen *et al.* (1999, 2001) and Kolstad *et al.* (2004) reported positive correlations, ranging from 0.60 to 0.90, between growth rate (expressed as TGC and BWG, respectively) and FE (expressed as FER) in Atlantic salmon *Salmo salar*. Using video analyses to record feed intake, de Verdal *et al.* (2017) found high phenotypic correlation between growth rate (expressed as BWG) and FCR (of 0.62 ± 0.06) in Nile tilapia *Oreochromis niloticus*, which was in the same range as that estimated in Atlantic salmon.

The results from tilapia agree with those of Thodesen *et al.* (1999) who compared wild Atlantic salmon with a selected strain and concluded that an improvement of growth rate of around 10% could result in a 4.6%

improvement in FER by one generation of selection. The authors explained this high potential impact of selection for growth on FER by the fact that it could be associated with a reduction in the energy costs per unit of gain, and consequently, an increase in metabolizable energy available for gain rather than for maintenance requirements. However, this explanation is questionable since the energy needed for maintenance requirement in fish is low.

Ogata *et al.* (2002) compared Japanese flounder selected on growth rate for two generations with wild individuals and concluded that the selected line had higher growth rate and FI, as well as a better FE after correction for a phenotypic effect of body size. In both studies (Thodesen *et al.* 1999; Ogata *et al.* 2002), selected fish were compared with wild-caught fish. Therefore, the selected and wild groups differed not only for selection for growth, but also for domestication state, which could bias the results as wild fish are expected to show poor growth and high FCR in captivity (Millot *et al.* 2010, 2011). The difference for FE or FI between selected and wild fish could therefore be due to domestication, selection or a combination of both.

In another study on amago salmon (*Oncorhynchus masou*), fish selected for improved growth on a low fishmeal diet were compared to controls, both on a fishmeal and on a low fishmeal diet (Yamamoto *et al.* 2015). The selected fish had a better FER than the controls, especially on the low fishmeal diet (0.98 vs. 0.84). This seems to be due to a strong increase in feed intake in the selected fish

Table 3 Estimations of phenotypic and genetic correlations between growth traits and feed intake and FE traits†

	Species	Growth trait	Feed trait	Correlations	Results
Thodesen <i>et al.</i> (1999)	Atlantic salmon (<i>Salmo salar</i>)	TGC	FER	Phenotypic	$r = 0.90$
Thodesen <i>et al.</i> (2001)	Atlantic salmon (<i>S. salar</i>)	TGC	FER	Phenotypic	$r = 0.79$
Silverstein (2006)	Rainbow trout (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	TGC	RFI	Phenotypic	Fed at satiation ($r = -0.31$) 5% BW ration ($r = -0.57$)
Kolstad <i>et al.</i> (2004)	Atlantic salmon (<i>S. salar</i>)	BWG	FI FER	Phenotypic	Between FCE and BWG ($r = 0.6$) Between FCE and FI ($r = 0.45$) Between BWG and FI ($r = 0.98$)
Doupé and Lymbery (2004)	Black bream (<i>Acanthopagrus butcheri</i>)	BWG	FI	Phenotypic	After 42 days ($r = 0.78$) After 56 days ($r = 0.69$)
Kause <i>et al.</i> (2006b)	Rainbow trout (<i>O. mykiss</i>)	DWG BW	DFI	Phenotypic Genetic	Between DFI and BW: 0.48–0.54 Between DFI and DWG: 0.51–0.74 Between DFI and BW: 0.72–0.90 Between DFI and DWG: 0.86–0.96
Quinton <i>et al.</i> (2007a)	European whitefish (<i>Coregonus lavaretus</i>)	DWG	DFI	Phenotypic Genetic	$r = 0.86$ –0.88 $r = 0.93$ –0.97
Henryon <i>et al.</i> (2002)	Rainbow trout (<i>O. mykiss</i>)	BW	FER‡	Genetic	0.63–0.99
de Verdal <i>et al.</i> (2017)	Nile tilapia (<i>Oreochromis niloticus</i>)	BWG	FI FCR RFI	Phenotypic	Between BWG and FI: 0.74 Between BWG and FCR: -0.62 Between BWG and RFI: -0.03

†All the measurements were done with the X-ray methods or by measuring directly the feed intake of the family group.

‡FER estimated as the cumulative FER for all the grow-out period.

BW, body weight; BWG, body weight gain; DWG, daily weight gain (=BWG. number of experimental days⁻¹); TGC, temperature growth coefficient. FER, feed efficiency ratio; RFI, residual feed intake; FI, feed intake; DFI, daily feed intake (=FI. number of experimental days⁻¹).

fed the low fishmeal diet (2.01% vs. 1.71% BW day⁻¹), whereas control and selected fish had the same feed intake when fed the fishmeal diet. In such a case, it is likely that the increase in FE is linked to the fact that control fish have a suboptimal feed intake level when fed a low fishmeal diet, thus increasing the relative cost of maintenance. This also highlights that the type of feed used may have a high impact on the components of the genetic response (growth and feed intake).

The general conclusion of a number of studies comparing FI and FE on brown trout selected for growth with fish from a control line (Sanchez *et al.* 2001; Mambrini *et al.* 2004a,b, 2006; Boujard *et al.* 2006), is that the improvement of growth is only explained by the increase in feed consumption in selected fish and that FE is not affected. This lack of response in FE could be explained when we assume that faster growing fish will most likely be those that feed more, and these are not necessarily the ones that are also more efficient. This effect is likely to be more pronounced in situations where fish are fed *ad libitum* with automated feeders. As discussed earlier, fish fed with automated feeders can have lower FE than fish fed with self-feeders. This theory is supported by phenotypic observations on responses to six generations of selection on growth and FCR in Nile tilapia. In this selection experiment, growth rate, expressed as DGC, increased from 2.29 to 4.46 while FCR remained constant at 1.3–1.4 across generations (H. Komen, pers. comm., 2016). In this experiment, fish were fed with automated feeders, and feeding rate was adjusted each generation to accommodate the higher growth rate as a result of selection. Consequently, using *ad libitum* feed ration, selected fish would be fish that are faster growing and feed less, but also fish that are faster growing because they feed more.

Estimates of the *genetic* correlation between FE and growth are scarce in fish. Kause *et al.* (2006b) and Quinton *et al.* (2007a) found correlations between FI and body weight, ranging from 0.72 to 0.90 and from 0.93 to 0.97 in full/half sib families of rainbow trout and European whitefish, respectively. Quinton *et al.* (2007a) concluded from this high genetic relationship that an indirect selection for FE combining selection for high growth and low FI would be at least twice as efficient as selection for growth only.

Henryon *et al.* (2002) also estimated the genetic correlations between FE (expressed as FER) and growth (expressed as body weight at a given age) in full-sib families of rainbow trout. The genetic correlations estimated for seven successive periods of growth between 52 and 215 days of age, and for the cumulative periods, were found ranging from 0.63 to 0.99, with an average of 0.87 for the cumulative rearing period. The moderate to high genetic correlations between FER and BW indicate that these two traits share some genetic control. However, it is important to note that

in this study, fish were fed with a restricted amount of feed. Due to this restricted feeding regime, FER and growth were congruent (fish who grew faster are those showing higher FER), there was less variation for voluntary feed intake, and consequently estimates of the genetic correlation between FER and growth traits are high (Henryon *et al.* 2002).

The results discussed in this section could be summarized as follows: positive correlations between growth and FE were observed when selected fish were compared with wild fish. These correlations are likely biased by domestication effects on behaviour which makes fish less stressed and better adapted to the farming environment. Phenotypic trends in growth and FE within selection lines indicate that selection for higher growth rate alone could favour fish which have higher FI but these are not necessarily more efficient – and this may depend on the starting level of FI before selection, and to the type of feed used.

There is the risk of a bias if comparisons are done on small and big fish in the same analyses given the relationship between FE and fish size. However, in nutrition experiments, this bias is usually dealt with by calculating FE on the basis of metabolic FI and growth rate (i.e. FI in g kg^{-0.8} and growth rate in g kg^{-0.8}). In genetic experiments, fish are compared usually at the same age rather than same weight/size. Indeed, the aim is to estimate the phenotype of a large number of fish and it is impossible in practice to measure the feed intake of each fish individually at the same size even if the experiment is started with fish of similar size. However, from a genetic perspective such experiments should detect those fish that are more efficient. The relationship between efficiency and fish size does mean that FE needs to be measured over a series of size/age classes over the production lifetime of the fish (and on a defined feed) to obtain a practical measure for selection for a given production system.

Growth after starvation and refeeding periods

To bypass the issues associated with the measure of FI, some authors have investigated the potential of indirect but tractable criteria linked to growth under specific conditions to predict FE. Grima *et al.* (2008, 2010a) proposed that body weight loss and gain during, respectively, feed deprivation (FD) and refeeding (RF) periods could serve as possible proxies of FE (defined as RFI in their work). Figure 1 outlines the general principle of measuring FD and RF. The loss of weight during FD is assumed to be correlated to the maintenance requirement of the fish (Lupatsch *et al.* 2003; Grima *et al.* 2008). The RF period is also known as a compensatory growth period, where an unusually rapid growth follows a period of starvation (Xie *et al.* 2001; Ali *et al.* 2003). Russell and Wootton (1992) defined this period as ‘the ability of a dietary restricted animal to achieve its normal body weight and form by a growth spurt on re-

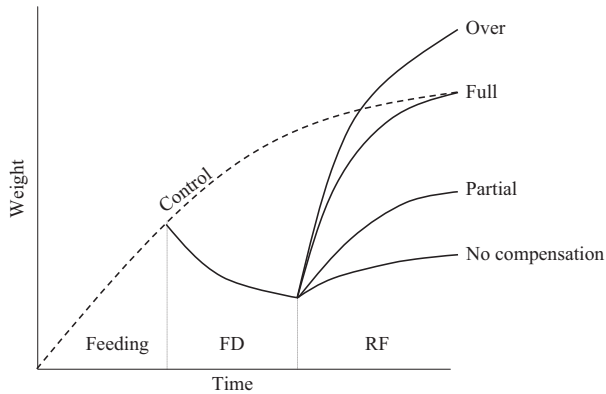


Figure 1 Variation of body weight after feed deprivation and refeeding period, based on Jobling (1994), modified from Ali *et al.* (2003).

alimentation'. Compensatory growth has been reported in a large range of fish species (Russell & Wootton 1992; Jobling *et al.* 1994; Nicieza & Metcalfe 1997; Mélard *et al.* 1997; Boujard *et al.* 2000; Gaylord & Gatlin 2000; Wang *et al.* 2000; Chatakondi & Yant 2001; Barreto *et al.* 2003). There is large variability in the protocols used to measure the weight loss during FD, with measurements performed on groups or on isolated fish, with different durations of FD period, with repetitive FD periods or not, and with different sizes and ages of fish at the beginning of the experiment (Li *et al.* 2005b; reviewed in Ali *et al.* 2003). Using a specific procedure with 3 weeks of FD followed by 3 weeks of RF, repeated twice in rainbow trout, Grima *et al.* (2008) found no significant correlation between RFI and weight loss during FD or growth capacity during RF considered separately. However, combining both traits increased the proportion of variance in RFI explained, and the best criterion to estimate RFI was the combination of all the measurements over the two periods of survey, which explained 60% of RFI variation. More recently, Grima *et al.* (2010b) observed that European sea bass sorted for low weight loss during FD and high compensatory growth during RF exhibited an improvement of RFI when compared to groups sorted for opposite characteristics, but that most of the difference came from the weight loss during FD. However, Daulé *et al.* (2014) did not find any significant response on FE (FCR or RFI) after one generation of divergent selection of sea bass for weight loss during FD only.

Several authors showed significant positive correlations between the increase in growth after a FD period and the improvement of FE (Russell & Wootton 1992; Barreto *et al.* 2008). This was considered to be due to a reduction in the basal metabolic rate of the fish during the FD period which continued for a small period of time after the end of the FD period (Russell & Wootton 1992). However, this hypothesis is questionable since it is known that the energy needed for maintenance is low in fish (Gjedrem 1983; Martins *et al.*

2011). Using fish selected for high or low weight loss during starvation, Dupont-Prinet *et al.* (2010) showed no significant difference in standard metabolic rate during fasting. Other authors proposed that compensatory growth is only explained by a hyperphagia without any modification of FE (Hayward *et al.* 2000; Wang *et al.* 2000; Xie *et al.* 2001; Nikki *et al.* 2004).

Bio-energetic models

An alternative approach to the use of growth models is to look into the bio-energetics of growth to identify traits that could be used for selection on FE (Jobling 1993; Karjalainen *et al.* 1997; Cho & Bureau 1998). Growth models do not take into account the available and digestible energy and nutrients in the feed, nor the energy and proteins retained by the fish. Both digestibility of nutrients and energy flux can have a large impact on growth and FE of animals.

It is possible to model FI in energetic terms, as described in Figure 2 and in the following equation (Strand 2005):

$$FI = (E_F + E_N + E_M) + (M_S + M_R + M_A + M_F) + (G_S + G_R)$$

where FI is feed intake; E_F the faeces excretion; E_N the urinary loss and gill excretion; E_M the mucus epidermal cells

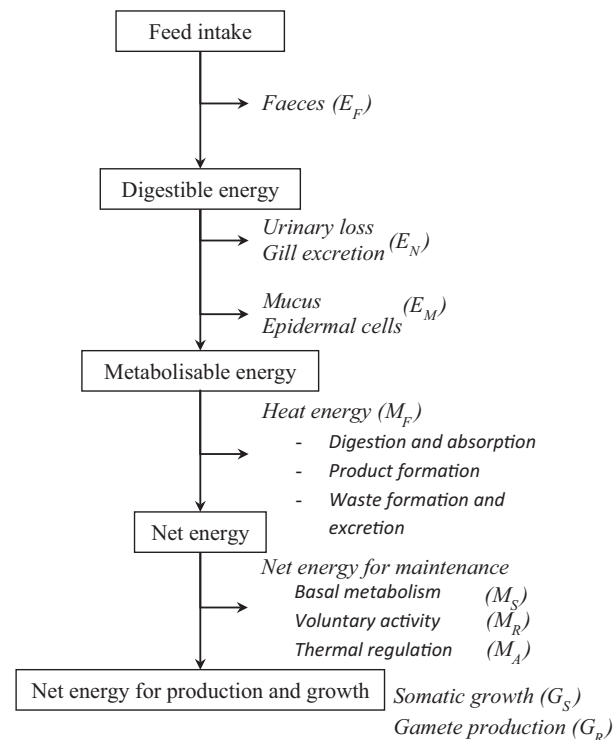


Figure 2 Energy flux in fish, criteria used in the bio-energetic models (from Strand (2005), modified from Bailey (2003)).

loss; M_S the basal metabolism; M_R the voluntary activity; M_A the thermal regulation; M_F the heat energy; G_S the somatic growth and G_R the gamete production (Figure 2).

Such a model takes into account all the energetic components from FI to excretion, growth and heat production. The interest here is to be able to estimate the optimal feed consumption and the energy losses with particular attention to different parameters as growth prediction, estimation of the digestible energy needed, determination of digestible energy in the feed and growth (Cho & Bureau 1998; Kaushik 1998). Using these models could help finding new measurable traits explaining individual FE differences. It could be potentially important to estimate the physical activity of the fish or the thermal regulation which are easier to measure than individual faeces excretion, urinary loss or gill excretion.

Lipid and protein are energetically the most important components of body composition. The ratio between lipid and protein deposition could have an impact on FE (Azevedo *et al.* 1998). In this section, we will discuss lipid deposition and protein turnover rates in the context of the bio-energetic model and show how they could be used in prediction for FE.

Lipid deposition

It is well established from terrestrial species like poultry or pigs that FE is linked to body fat deposition, with leaner individuals exhibiting increased FE. While protein content is mostly determined by fish size, lipid deposition is highly variable, depending on physiological age and feed composition (Shearer 1994). Older fish tend to deposit more fat, resulting in lower FE. Because of the lower energy content of proteins (17 kJ g^{-1}) compared to lipids (37 kJ g^{-1}), the increased protein deposition and lower fat deposition in leaner animals contribute to the reduction in metabolic cost of tissue. Faure *et al.* (2013) for instance showed that pigs selected for low RFI have lower lipid content than pigs from the divergent high RFI line whatever the body compartment in which the fat was deposited (thinner back fat, less internal fat and lower intramuscular fat).

Similar relationships between body fat and FE have been recorded in fish. A divergent selection for muscle fat content has been carried out in rainbow trout (Quillet *et al.* 2005). A survey after four generations of selection showed that fish from the lean-muscle selected line had lower body and muscle lipid contents and that FCR was improved by about 6–9% compared to the fat-muscle selected line irrespective of the carbohydrate content of the diet (Kamalam *et al.* 2012). The difference in FE among lines was confirmed and enhanced after seven generations of selection (E. Quillet, pers. comm., 2016). Similarly, in coho salmon *Oncorhynchus kisutch*, 16 generations of selection for growth resulted in both higher FE and body leanness than

in the unselected parental stock (Neely *et al.* 2008). In European whitefish *Coregonus larvaretus*, Quinton *et al.* (2007b) found no significant phenotypic and genetic correlations between whole-body lipid content and daily FCR. Nevertheless, they calculated that combining selection for reduced lipid content with selection for high BWG could accelerate indirect FCR improvement compared with selection for BWG only. Similar results were found in rainbow trout (Kause *et al.* 2016). In contrast with those studies, Grima *et al.* (2010b) concluded in sea bass that the most efficient individuals should be the ones having the highest muscle fat content. However, in this experiment, the whole-body fat content was not measured, and the correlation was observed on fish that had experienced two fasting–refeeding periods a few months before, which may have influenced the results.

Altogether, these results indicate that relationships between body lipids and FE in fish deserve further investigations. Traits related to lipid deposition are usually highly heritable (Quillet *et al.* 2005, 2007; Tobin *et al.* 2006; Kause *et al.* 2009). Moreover, it is now possible to estimate lipid content in different body compartments with non-invasive methods. Muscle fat content can be efficiently estimated using apparatus like the Distell Fish Fatmeter[®]. Internal ultrasound and 2D external imagery allow *in vivo* prediction of carcass yields (Haffray *et al.* 2014), which in turn is highly correlated to perivisceral fat, another important site of lipid deposition. Taken together, these results suggest that it should be possible to use lipid deposition as indirect selection criterion to enhance FE. However, care should be given to selection against muscle fat content as this may interfere with meat quality. The most interesting target to select against is perivisceral fat as this is generally perceived as an economic loss.

Protein turnover rates and nitrogen retention

Another criterion potentially interesting to focus on to improve FE could be the nitrogen retention (excretion to intake ratio). In chicken, this trait was previously described with a heritability of 0.29 and with a genetic correlation with FCR equal to 0.95 (de Verdal *et al.* 2011a). In pig strains, Saintilan *et al.* (2013) estimated genetic correlations ranging from 0.97 to 0.98 and from 0.38 to 0.83 between nitrogen retention and FCR and RFI, respectively, indicating that the nitrogen retention could be a good criterion in view to improve FE. However, despite its relatively easy measurement in terrestrial animals, this trait is highly complex to measure in fish since the ability to estimate the nitrogen retention of each individual reared in groups is difficult, reducing the practicality of this trait as a selection criterion in fish species. In European sea bass (*D. labrax*), McKenzie *et al.* (2014) found that the differences between fasting-tolerant and fasting-sensitive phenotypes were more

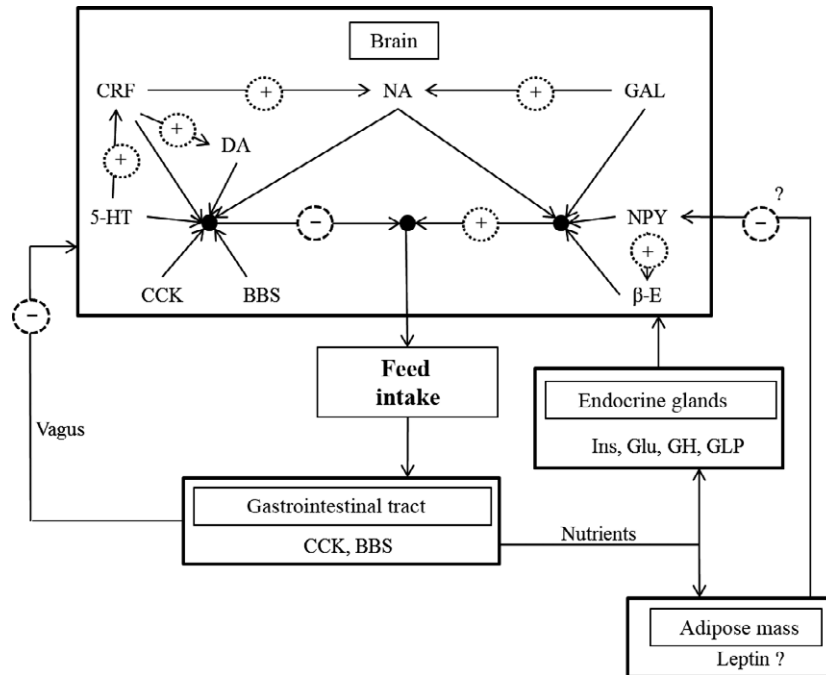


Figure 3 A model for feed intake regulation by hormones and neuropeptides in fish (modified from de Pedro and Björnsson (2001)) with +, stimulatory input; −, inhibitory input; 5-HT, serotonin; BBS, bombesin; CCK, cholecystokinin; CRF, corticotrophin-releasing factor; DA, dopamine; GAL, galanin; GH, growth hormone; GLP, glucagon-like peptide; Glu, glucagon; Ins, insulin; NA, noradrenaline; NPY, neuropeptide Y; β-E, β-endorphin.

probably explained by differences in the use of dietary lipids and proteins, fasting-tolerant fish using less proteins as metabolic fuel than fasting-sensitive fish.

Oxygen consumption

The rate of oxygen consumed increases after feeding in fish. The first study using oxygen consumption to estimate FE was done by Kinghorn (1983) on young rainbow trout. According to this author, a high FI associated with high genetic growth capacity will lead to improved FE by increasing the availability of metabolizable energy for body weight gain relative to maintenance requirement costs. By measuring the metabolized energy, more specifically the oxygen consumption, and the energy required for growth, Kinghorn (1983) showed that oxygen consumed was highly negatively correlated with gross feed efficiency ratio. Furthermore, variation in oxygen consumption was highly heritable (0.51 ± 0.12) with moderate coefficient of variation ($CV = 18.3\%$; Kinghorn 1983). It is interesting to note that the family mean heritability of gross FER was very low (0.03 ± 0.10), which is in the same range as reported from direct estimations of FER by X-ray techniques (ranging from 0 to 0.07, see What is the variability of FE and can we select for FE directly?). Furthermore, feed consumption showed a moderate to high family mean heritability (0.41 ± 0.13), but this trait was moderately correlated with FER (Kinghorn 1983). These results should be interpreted

with care since calculations were based on a number of assumptions (oxygen consumption as an indirect measure of FI, a constant maintenance requirement and heritability was estimated from family means; Thodesen *et al.* 1999).

Other traits

Neuropeptides and hormones

It is well known that many neuropeptides and hormones are involved in the FI and digestive processes, as illustrated in Figure 3. Feeding activities are regulated by a multitude of hormones and neuropeptides produced by the brain and other peripheral organs as the liver, the gut or the stomach. Complete reviews of the role of these neuropeptides and hormones in fish were written by de Pedro and Björnsson (2001) and Volkoff *et al.* (2010). There is no doubt that the regulation of FI in fish involves orexigenic and anorexigenic signals at the brain level (Lin *et al.* 2000; Bernier & Peter 2001; Volkoff *et al.* 2010). Feed deprivation generally causes an upregulation of the expression of orexigenic factors and a downregulation of the expression of anorexigenic factors (Volkoff *et al.* 2010).

Consequently, it would be interesting to study the potential regulation processes of these hormones and neuropeptides on FI and FE and estimate the relationship between FE traits and the level of these hormones and neuropeptides. For example, it was previously shown that the level of

plasmatic growth hormone (GH) in Nile tilapia tends to be negatively correlated with the increase in food ration (Toguyeni *et al.* 1996). Furthermore, regulatory hormone levels are heritable in humans (h^2 ranging from 0.34 to 0.67 for ghrelin, amylin, insulin and leptin; Fisher *et al.* 2007).

Gastrointestinal tract morphology and functioning

The upper limit of FE is related with the digestive tract capacity to assimilate nutrients from feed (Lemieux *et al.* 1999). Consequently, FE is dependent on the digestive tract morphology and functioning. According to Volkoff *et al.* (2010), variations in fish feeding habits are linked with different morphologies and physiologies. These authors illustrated this by the development of teeth and stomach, generally poorly developed in omnivorous or herbivorous fish species but well developed in carnivorous fish species (e.g. salmon, sea bass). In Nile tilapia, Charo-Karisa *et al.* (2007) showed that selection for growth on a herbivorous diet for three generations in low input earthen ponds resulted in an increase in gut length index (GLI: gut length/standard length) from 3.1 to 4.2. Heritability of GLI was low, 0.09, but the genetic correlation with body weight was 0.22. In chickens, genetic relationships were found between FE and the development of the gastrointestinal tract in terms of weight, length and weight to length ratio (de Verdal *et al.* 2010, 2011b). In those two studies, chickens had been selected on the ability to digest a low-quality diet. It was previously shown in chicken that difference in FE linked to increases in digestibility was apparent only when using the low-quality diet, while they were not significant using a highly digestible diet (Mignon-Grasteau *et al.* 2010).

Feed efficiency is also dependent on the availability of digestive enzymes and on their capacity to degrade and transport nutrients from the digestive tract to the blood (Lemieux *et al.* 1999). For example, pepsin is the main enzyme in the stomach and is active in protein digestion, and alkaline phosphatase is involved in the transport and absorption of lipid and carbohydrates. However, it is complex to identify if the enzyme activities are based on gastrointestinal digesta (from the feed) or on gastrointestinal tissues (from the gut).

Several studies on proteolytic enzymes in fish have provided the evidence that trypsin and chymotrypsin are key enzymes for feed utilization and growth through their involvement in the processes of protein digestion (Lemieux *et al.* 1999; Bélanger *et al.* 2002; Rungruangsak-Torrissen *et al.* 2006; Chan *et al.* 2008). In two salmonid species (Atlantic salmon and rainbow trout), a strong linear correlation was found between trypsin activity and protein digestibility (Krogdahl *et al.* 1994; Rungruangsak-Torrissen *et al.* 2006). Trypsin and chymotrypsin are the major protease enzymes secreted by the pancreas in the anterior part

of the intestine (Dabrowski 1983). Trypsin activity is also correlated with FER, while chymotrypsin was not, according to Lemieux *et al.* (1999) in a study on Atlantic cod *Gadus morhua*. This link can be as strong as the relation with growth rate [trypsin activity expressed in U g of fish⁻¹ exhibited a significant relationship with growth rate, FI and FER ($r^2 = 0.58, 0.38$ and 0.19 , respectively)], which supports the hypothesis of trypsin activity in feed utilization. In the same way, the protease activity ratio of trypsin to chymotrypsin (T/C ratio) was shown to be linked with growth rate (Rungruangsak-Torrissen *et al.* 2006) and FER (Sunde *et al.* 2001) in Atlantic salmon. Considering the correlation between FER and pyloric caecal T/C ratio, it would be interesting to use this last trait as an indicator of FE (Sunde *et al.* 2004; Rungruangsak-Torrissen 2007).

While these traits might be useful to estimate FE, a lot of work is still needed from a genetic point of view. Most correlations described are phenotypic and estimates of genetic correlations are in almost all cases lacking. It is necessary to have an accurate idea of the correlations between each of these traits before including them in a selection process. As some of these traits show common pathways, there is a possibility that selecting on one trait could result in negative correlations with other traits in the same pathway. It should be also noted that the measurement of almost all these indirect metabolic traits is lethal, which reduces their potential efficiency and increases the cost of selective breeding, as in this case recording of additional slaughtered sibs would be necessary to implement a breeding programme.

Finally, genomic tools could be useful as was previously highlighted that some genomic regions were linked with FE characteristics in livestock species (Chen *et al.* 2011; Wolc *et al.* 2013; Al-Husseini *et al.* 2014; Tran *et al.* 2014). However, nothing has been reported to date on fish to our knowledge. The rapid development of new sequencing technologies in aquaculture (Robledo *et al.* 2017) will allow improving quicker FE traits when these will be well measured or estimated.

Conclusion

Improving FE in fish by the selective breeding will have high positive economic and environmental impacts. Many methods have been suggested and tested to improve FE using genetics, but results in terms of response to selection are often inconclusive as FE-related traits show little genetic variation. Furthermore, many results are questionable due to flawed experimental protocols, especially for measuring individual feed intake. There is an urgent need for sound experimental procedures that are economically and practically feasible at production scales. The primary issue appears to be improving methods to measure individual FI with high accuracy. Increasing the repeatability of the

measurements over time and environments and the assessment of FE over the whole rearing period are two other critical elements that require a much more attention.

Nevertheless, while FE improvement using selective breeding in fish will not be easy, it is likely to be feasible. One way forward would be to combine different traits showing a correlation with FE and implement a multitrait selection using BLUP (best linear unbiased prediction). The development of genomic tools for FE, as was recently done for livestock animals where some genomic regions were found to be linked with FE, could also be investigated in fish. Since it is difficult to measure FI, the identification of molecular markers linked to QTLs (quantitative trait loci) or metabolism pathways associated with genes controlling FI or FE would be valuable. In the event of a trait under highly polygenic control, the development of genomic selection may allow significant increases in the precision of estimated breeding values, as well as easier selection if the association of genomic markers and phenotype can be done in controlled reference populations, while selection itself would rely solely on the multilocus genotype of selection candidates (Meuwissen *et al.* 2016).

Acknowledgements

This study contributes to the CGIAR Research Program on Livestock and Fish.

References

- Abidi SF, Khan MA (2014) Evaluation of feeding rate based on growth, feed conversion, protein gain and carcass quality of fingerlink Indian major carp, *Catla catla* (Hamilton). *Aquaculture Research* **45**: 439–447.
- Adams CE, Huntingford FA, Krpal J, Jobling M, Burnett SJ (1995) Exercise, agonistic behaviour and food acquisition in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Environmental Biology of Fishes* **43**: 213–218.
- Aksnes A, Izquierdo MS, Robaina L, Vergara JM, Montero D (1997) Influence of fish meal quality and feed pellet on growth, feed efficiency and muscle composition in gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Aquaculture* **153**: 251–261.
- Aksnes A, Hope B, Jönsson E, Björnsson BT, Albrektsen S (2006) Size-fractionated fish hydrolysate as feed ingredient for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed high plant protein diets. I: growth, growth regulation and feed utilization. *Aquaculture* **261**: 305–317.
- Alanärä A (1996) The use of self-feeders in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) production. *Aquaculture* **145**: 1–20.
- Albrektsen S, Mundheim H, Aksnes A (2006) Growth, feed efficiency, digestibility and nutrient distribution in Atlantic cod (*Gadus morhua*) fed two different fish meal qualities at three dietary levels of vegetable protein sources. *Aquaculture* **261**: 626–640.
- Al-Husseini W, Gondro C, Quinn K, Herd RM, Gibson JP, Chen Y (2014) Expression of candidate genes for residual feed intake in Angus cattle. *Animal Genetics* **45**: 12–19.
- Ali M, Nicieza A, Wootton RJ (2003) Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and Fisheries* **4**: 147–190.
- Andersen NG, Riis-Vestergaard J (2003) The effects of food consumption rate, body size and temperature on net food conversion efficiency in saithe and whiting. *Journal of Fish Biology* **62**: 395–412.
- Ang KP, Petrell RJ (1997) Control of feed dispensation in sea-cages using underwater video monitoring: effects on growth and food conversion. *Aquacultural Engineering* **16**: 45–62.
- Arbelaez-Rojas GA, Inoue LAKA, Moraes G (2011) Proteolytic activity and growth of matrinxa at sustained swimming speed and fed two protein levels. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* **46**: 1521–1529.
- Árnason T, Björnsson BT, Steinarsson A, Oddgeirsson M (2009) Effects of temperature and body weight on growth rate and feed conversion ratio in turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture* **295**: 218–225.
- Arthur PF, Archer JA, Johnston DJ, Herd RM, Richardson EC, Parnell PF (2001) Genetic and phenotypic variance and covariance components for feed intake, feed efficiency, and other postweaning traits in Angus cattle. *Journal of Animal Science* **79**: 2805–2811.
- Aubin J, Papatryphon E, Van der Werf JHJ, Chatzifotis S (2009) Assessment of the environmental impact of carnivorous fin-fish production systems using life cycle assessment. *Journal of Cleaner Production* **17**: 354–361.
- Azevedo PA, Cho CY, Leeson S, Bureau D (1998) Effects of feeding level and water temperature on growth, nutrient and energy utilization and waste outputs of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquatic Living Resources* **11**: 227–238.
- Bailey J (2003) Energy requirements and feeding behaviour of salmonids in culture. *PhD thesis. Department of Aquaculture. Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå.*
- Baras E, Montalvan Naranjos GV, Silva del Aguila DV, Chu Koo F, Dugué R, Chavez C *et al.* (2012) Ontogenetic variation of food intake and gut evacuation rate in larvae of the doncella *Pseudoplatystoma punctifer*, as measured using a non-destructive method. *Aquaculture Research* **43**: 1764–1776.
- Barreto RE, Moreira PSA, Carvalho RF (2003) Sex-specific compensatory growth in food-deprived Nile tilapia. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* **36**: 477–483.
- Barreto RE, de Miranda M, Cabral Gontijo A, Delicio HC (2008) Correlations between pre- and post-fasting growth in Nile tilapia. *Journal of Applied Animal Research* **34**: 113–116.
- Bélanger F, Blier PU, Dutil J-D (2002) Digestive capacity and compensatory growth in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Fish Physiology and Biochemistry* **26**: 121–128.
- Bendiksen EA, Berg OK, Jobling M, Arnesen AM, Masoval K (2003) Digestibility, growth and nutrient utilisation of Atlantic salmon parr (*salmo salar* L.) in relation to temperature, feed fat content and oil source. *Aquaculture* **224**: 283–299.

- Bernier NJ, Peter RE (2001) The hypothalamic-pituitary-interrenal axis and the control of food intake in teleost fish. *Comparative Biochemistry and Physiology: Part B* **129**: 639–644.
- Besson M, Aubin J, Komen H, Poelman M, Quillet E, Vandeputte M *et al.* (2016) Environmental impacts of genetic improvement of growth rate and feed conversion ratio in fish farming under rearing density and nitrogen output limitations. *Journal of Cleaner Production* **116**: 100–109.
- Boujard T, Burel C, Médale F, Haylor G, Moisan A (2000) Effect of past nutritional history and fasting on feed intake and growth in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture Living Resources* **13**: 129–137.
- Boujard T, Cuvier A, Geurden I, Labbé L, Mambrini M (2006) Selection for growth and feeding hierarchy in brown trout. *Applied Animal Behavior Science* **99**: 344–356.
- Bouvarel I, Travel A, Lescoat P, Lessire M, Bastianelli D, Hervouet C *et al.* (2006) Approche multiple des relations nutrition-rejets chez la volaille. (OFIVAL-ADAR Report), 54 pp.
- Brännäs E, Alanärä A (1993) Monitoring the feeding activity of individual fish with a demand feeding system. *Journal of Fish Biology* **42**: 209–215.
- Bromley PJ (1994) The role of gastric evacuation experiments in quantifying the feeding rates of predatory fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **4**: 36–66.
- Cassidy ES, West PC, Gerber JS, Foley JA (2013) Redefining agricultural yields: from tonnes to people nourished per hectare. *Environmental Research Letters* **8**: 034015.
- Chan CR, Lee DN, Cheng YH, Hsieh DJY, Weng CF (2008) Feed deprivation and re-feeding on alterations of proteases in tilapia *Oreochromis mossambicus*. *Zoological Studies* **47**: 207–214.
- Charo-Karisa H, Bovenhuis H, Rezk MA, Ponzoni RW, van Arendonk JAM, Komen H (2007) Phenotypic and genetic parameters for body measurements, reproductive traits and gut length of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) selected for growth in low-input earthen ponds. *Aquaculture* **273**: 15–23.
- Chatakondi NG, Yant RD (2001) Application of compensatory growth to enhance production in channel catfish *Ictalurus punctatus*. *Journal of the World Aquaculture Society* **32**: 278–285.
- Chen Y, Gondro C, Quinn K, Herd RM, Parnell PF, Vanselow B (2011) Global gene expression profiling reveals genes expressed differentially in cattle with high and low residual feed intake. *Animal Genetics* **42**: 475–490.
- Cho CY, Bureau DP (1998) Development of bioenergetic models and the fish-PrFEQ software to estimate production, feeding ration and waste output in aquaculture. *Aquatic Living Resources* **11**: 199–210.
- Clarke A, Johnston NM (1999) Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *Journal of Animal Ecology* **68**: 893–905.
- Connor EE, Hutchinson JL, Norman HD, Olson KM, Van Tassel CP, Leith JM *et al.* (2013) Use of residual feed intake in Holsteins during early lactations shows potential to improve feed efficiency through genetic selection. *Journal of Animal Science* **91**: 3978–3988.
- Cortés E (1997) A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 726–738.
- Crew DH Jr (2005) Genetics of efficient feed utilization and national cattle evaluation: a review. *Genetics and Molecular Research* **4**: 152–165.
- Crovatto Veras G, Solis Murgas LD, Vieira Rosa P, Zangeronimo MG, Soares do Silva Ferreira M, Solis-De Leon JA (2013) Effect of photoperiod on locomotor activity, growth, feed efficiency and gonadal development of Nile tilapia. *Revista Brasileira de Zootecnia*, **42**: 844–849.
- Dabrowski K (1983) Digestion of protein and amino acid absorption in stomachless fish, common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Comparative Biochemistry and Physiology: Part A* **74**: 409–415.
- Damsgard B, Ugedal O (1997) The influence of predation risk on habitat selection and food intake by Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.). *Ecology of Freshwater Fish* **6**: 95–101.
- Daulé S, Vandeputte M, Vergnet A, Guinand B, Grima L, Chatain B (2014) Effect of selection for fasting tolerance on feed intake, growth and feed efficiency in the European sea bass *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture* **420–421**: S42–S49.
- de Pedro N, Björnsson BT (2001) Regulation of food intake by neuropeptides and hormones. In: Houlihan D, Boujard T, Jobling M (eds) *Food Intake in Fish*, pp. 269–296. Wiley-Blackwell, Cornwall.
- de Verdal H, Mignon-Grasteau S, Jeulin C, Le Bihan-Duval E, Leconte M, Mallet S *et al.* (2010) Digestive tract measurements and histological adaptation in broiler lines divergently selected for digestive efficiency. *Poultry Science* **89**: 1955–1961.
- de Verdal H, Narcy A, Bastianelli D, Chapuis H, Meme N, Urvois S *et al.* (2011a) Improving the efficiency of feed utilization in poultry by selection. 2. Genetic parameters of excretion traits and correlations with anatomy of the gastro-intestinal tract and digestive efficiency. *BMC Genetics* **12**: 71.
- de Verdal H, Narcy A, Bastianelli D, Chapuis H, Meme N, Urvois S *et al.* (2011b) Improving the efficiency of feed utilization in poultry by selection. 1. Genetic parameters of anatomy of the gastro-intestinal tract and digestive efficiency. *BMC Genetics* **12**: 59.
- de Verdal H, Mekki W, Lind CE, Vandeputte M, Chatain B, Benzie J (2017) Measuring individual feed efficiency and its correlations with performance traits in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* **468**: 489–495.
- Do DN, Strathe AB, Jensen J, Mark T, Kadarmideen HN (2013) Genetic parameters for different measures of feed efficiency and related traits in boars of three pig breeds. *Journal of Animal Science* **91**: 4069–4079.
- Doupé RG, Lymbery AJ (2003) Toward the genetic improvement of feed conversion efficiency in fish. *Journal of the World Aquaculture Society* **34**: 245–254.

- Doupé RG, Lymbery AJ (2004) Indicators of genetic variation for feed conversion efficiency in black bream. *Aquaculture Research* **35**: 1305–1309.
- Dumas A, France J, Bureau D (2010) Modelling growth and body composition in fish nutrition: where have we been and where are we going? *Aquaculture Research* **41**: 161–181.
- Dupont-Prinet A, Chatain B, Grima L, Vandeputte M, Claireaux G, McKenzie DJ (2010) Physiological mechanisms underlying a trade-off between growth rate and tolerance of feed deprivation in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *The Journal of Experimental Biology* **213**: 1143–1152.
- Earth Policy Institute (2013) *World animal production by type, 1950–2012*. [Cited 12 Jun 2013.] Available from URL: http://www.earth-policy.org/data_center/C24
- Elangovan A, Shim KF (2000) The influence of replacing fish meal partially in the diet with soybean meal on growth and body composition of juvenile tin foil barb (*Barbodes altus*). *Aquaculture* **189**: 133–144.
- Emmerson DA (1997) Commercial approaches to genetic selection for growth and feed conversion in domestic poultry. *Poultry Science* **76**: 1121–1125.
- FAO Yearbook. Fishery and Aquaculture Statistics (2012). FAO annuaire. Statistiques des pêches et de l'aquaculture. 2012/FAO anuario. Estadísticas de pesca y acuicultura. 2012. Rome/Roma, FAO. 76 pp.
- Falconer DS, MacKay TFC (1996) *Introduction to Quantitative Genetics*, 4th edn. Longman Scientific & Technical, Burnt Mill, Harlow, UK.
- Farhangi M, Carter CG (2007) Effect of enzyme supplementation to dehulled lupin-based diets on growth, feed efficiency, nutrient digestibility and carcass composition of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Aquaculture Research* **38**: 1274–1282.
- Faure J, Lefaucheur L, Bonhomme N, Ecolan P, Meteau K, Metayer Coustard S *et al.* (2013) Consequences of divergent selection for residual feed intake in pigs on muscle energy metabolism and meat quality. *Meat Science* **93**: 37–45.
- Fisher JO, Cai G, Jaramillo SJ, Cole SA, Comuzzie AG, Butte NF (2007) Heritability of hyperphagic eating behavior and appetite-related hormones among hispanic children. *Obesity* **15**: 1484–1495.
- Gaylord TG, Gatlin DM III (2000) Assessment of compensatory growth in channel catfish *Ictalurus punctatus* R. and associated changes in body condition indices. *Journal of the World Aquaculture Society* **31**: 326–336.
- Gaylord TG, Gatlin DM III (2001) Dietary protein and energy modifications to maximize compensatory growth of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Aquaculture* **194**: 337–348.
- Gilbert H, Bidanel JP, Gruand J, Caritez JC, Billon Y, Guillaouet P *et al.* (2007) Genetic parameters for residual feed intake in growing pigs, with emphasis on genetic relationships with carcass and meat quality traits. *Journal of Animal Science* **85**: 3182–3188.
- Gjedrem T (1983) Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. *Aquaculture* **33**: 51–72.
- Grima L, Quillet E, Boujard T, Robert-Granié C, Chatain B, Mambrini M (2008) Genetic variability in residual feed intake in rainbow trout clones and testing of indirect selection criteria. *Genetic Selection Evolution* **40**: 607–624.
- Grima L (2010) Vers une amélioration de l'efficacité alimentaire chez le poisson. Sciences de la Vie et de la Santé, pp. 208. AgroParisTech, Ecole doctorale ABIES.
- Grima L, Chatain B, Ruelle F, Vergnet A, Launay A, Mambrini M *et al.* (2010a) In search for indirect criteria to improve feed utilization efficiency in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Part II: heritability of weight loss during feed deprivation and weight gain during re-feeding periods. *Aquaculture* **302**: 169–174.
- Grima L, Vandeputte M, Ruelle F, Vergnet A, Mambrini M, Chatain B (2010b) In search for indirect criteria to improve residual feed intake in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Part I: phenotypic relationship between residual feed intake and body weight variations during feed deprivation and re-feeding periods. *Aquaculture* **300**: 50–58.
- Gunsett FC (1984) Linear index selection to improve traits defined as ratios. *Journal of Animal Science* **59**: 1185–1193.
- Gunsett FC (1987) Merit of utilizing the heritability of a ratio to predict the genetic change of a ratio. *Journal of Animal Science* **65**: 936–942.
- Guroy B, Sahin I, Kayali S, Mantoglu S, Canan B, Merrifield DL *et al.* (2013) Evaluation of feed utilization and growth performance of juvenile striped catfish *Pangasianodon hypophthalmus* fed with varying inclusion levels of corn gluten meal. *Aquaculture Nutrition* **19**: 258–266.
- Haffray P, Bugeon J, Rivard Q, Quittet B, Puyo S, Allamelou JM *et al.* (2014) Genetic parameters of in-vivo prediction of carcass, head and fillet yields by internal ultrasound and 2D external imagery in large rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* **420–421**: S134–S142.
- Hayward RS, Wang N, Noltie DB (2000) Group holding impedes compensatory growth of hybrid sunfish. *Aquaculture* **183**: 299–305.
- Helland SJ, Grisdale-Helland B, Nerland S (1996) A simple method for the measurement of daily feed intake of groups of fish in tanks. *Aquaculture* **139**: 157–163.
- Henryon M, Jokumsen A, Berg P, Lund I, Pedersen PB, Olesen NJ *et al.* (2002) Genetic variation for growth rate, feed conversion efficiency, and disease resistance exists within a farmed population of rainbow trout. *Aquaculture* **209**: 59–76.
- Hill RA, Azain M (2009) Growth and development symposium: the molecular basis for feed efficiency. *Journal of Animal Science* **87** (E-Suppl): E39–E40.
- Hoque MA, Suzuki K (2009) Genetics of residual feed intake in cattle and pigs: a review. *Asian-Australasian Journal of Animal Science* **22**: 747–755.
- Hughes NF, Kelly LH (1996) New techniques for 3-D video tracking of fish swimming movements in still or flowing water. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**: 2473–2483.
- Imsland AK, Foss A, Folkvord A, Stefansson MO, Jonassen TM (2005) The interrelation between temperature regimes and

- fish size in juvenile Atlantic cod (*Gadus marhua*): effects on growth and feed conversion efficiency. *Fish Physiology and Biochemistry* **31**: 347–361.
- Jobling M (1993) Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. In: Rankin JC, Jensen FB (eds) *Fish Ecophysiology*. Chapman & Hall, London, UK.
- Jobling M (1994) *Fish Bioenergetics*. Springer Netherlands, London.
- Jobling M, Meloy OH, Dos Santos J, Christiansen B (1994) The compensatory growth response of the Atlantic cod: effects of nutritional history. *Aquaculture International* **2**: 75–90.
- Jobling M, Covès D, Damsgard B, Kristiansen HR, Koskela J, Petusdottir TE et al. (2001) Techniques for measuring feed intake. In: Houlihan D, Boujard T, Jobling M (eds) *Food Intake in Fish*, pp. 49–87. Wiley-Blackwell, Cornwall.
- Jobling M (2002) Environmental factors and rate of development and growth. In: Hart PJB, Reynolds JD (eds) *Handbook of Fish Biology and Fisheries*, pp. 97–122. Blackwell Publishing, Oxford.
- Jobling M (2003) The thermal growth coefficient (TGC) model of fish growth: a cautionary note. *Aquaculture Research* **34**: 581–584.
- Johnson ZB, Chewning JJ, Nugent RA (1999) Genetic parameters for production traits and measures of residual feed intake in large white swine. *Journal of Animal Science* **77**: 1679–1685.
- Johnston WL, Atkinson JL, Glanville NT (1994) A technique using sequential feedings of different coloured foods to determine food intake by individual rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*: effect of feeding level. *Aquaculture* **120**: 123–133.
- Kamalam BS, Médale F, Kaushik S, Polakof S, Skiba-Cassy S, Panserat S (2012) Regulation of metabolism by dietary carbohydrates in two lines of rainbow trout divergently selected for muscle fat content. *The Journal of Experimental Biology* **215**: 2567–2578.
- Karjalainen J, Miserque D, Huuskonen H (1997) The estimation of food consumption in larval and juvenile fish: experimental evaluation of bioenergetics models. *Journal of Fish Biology* **51**: 39–51.
- Kause A, Tobin D, Dobby A, Houlihan D, Martin S, Mäntysaari EA et al. (2006a) Recording strategies and selection potential of feed intake measured using the X-ray method in rainbow trout. *Genetic Selection Evolution* **38**: 389–409.
- Kause A, Tobin D, Houlihan DF, Martin SAM, Mäntysaari EA, Ritola O et al. (2006b) Feed efficiency of rainbow trout can be improved through selection: different genetic potential on alternative diets. *Journal of Animal Science* **84**: 807–817.
- Kause A, Quinton CD, Ruohonen K, Koskela J (2009) Genetic potential for the regulation of variability in body lipid and protein content of European whitefish (*Coregonus lavaretus*). *British Journal of Nutrition* **101**: 1444–1451.
- Kause A, Kiessling A, Martin SAM, Houlihan D, Ruohonen K (2016) Genetic improvement of feed conversion ratio via indirect selection against lipid deposition in farmed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum). *British Journal of Nutrition* **116**: 1656–1665.
- Kaushik S (1998) Nutritional bioenergetics and estimation of waste production in non-salmonids. *Aquatic Living Resources* **11**: 211–217.
- Kennedy BW, van der Werf JHJ, Meuwissen THE (1993) Genetic and statistical properties of residual feed intake. *Journal of Animal Science* **71**: 3239–3250.
- Kinghorn B (1983) Genetic variation in food conversion efficiency and growth in rainbow trout. *Aquaculture* **32**: 141–155.
- Koch RM, Swiger LA, Chambers D, Gregory KE (1963) Efficiency of feed use in beef cattle. *Journal of Animal Science* **22**: 486–494.
- Kolstad K, Grisdale-Helland B, Gjerde B (2004) Family differences in feed efficiency in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **241**: 169–177.
- Komen H, Thorgaard GH (2007) Androgenesis, gynogenesis and the production of clones in fishes: a review. *Aquaculture* **269**: 150–173.
- Koumi AR, Koffi KM, Atsé BC, Kouame LP (2011) Growth, feed efficiency and carcass mineral composition of *Heterobranchius longifilis*, *Oreochromis niloticus* and *Sarotherodon melanotheron* juveniles fed different dietary levels of soybean meal-based diets. *African Journal of Biotechnology* **10**: 14990–14998.
- Krogdahl A, Lea TB, Olli JJ (1994) Soybean proteinase inhibitors affect intestinal trypsin activities and amino acid digestibilities in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Comparative Biochemistry and Physiology: Part A* **107**: 215–219.
- Leenstra F, Napel JT, Van Sambeek F (2016) Layer breeding programmes in changing production environments: a historic perspective. *World's Poultry Science Journal* **72**: 21–36.
- Lemieux H, Blier P, Dutil J-D (1999) Do digestive enzymes set a physiological limit on growth rate and food conversion efficiency in the Atlantic cod (*Gadus morhua*)? *Fish Physiology and Biochemistry* **20**: 293–303.
- Li MH, Robinson EH, Bosworth BG (2005a) Effects of periodic feed deprivation on growth, feed efficiency, processing yield, and body composition of channel catfish *Ictalurus punctatus*. *Journal of the World Aquaculture Society* **36**: 444–453.
- Li MH, Manning BB, Oberle DF, Robinson EH (2005b) Effects of maintenance feeding regimens on weight gain, feed efficiency, and body composition of pond-raised channel catfish. *North American Journal of Aquaculture* **67**: 129–132.
- Li MH, Robinson EH, Peterson BC, Bates TD (2008) Growth and feed efficiency of juvenile channel catfish reared at different water temperatures and fed diets containing various levels of fish meal. *North American Journal of Aquaculture* **70**: 347–352.
- Lin CY, Aggrey SE (2013) Incorporation of economic values into the component traits of a ratio: feed efficiency. *Poultry Science* **92**: 916–922.
- Lin X, Volkoff H, Narnaware Y, Bernier NJ, Peyon P, Peter RE (2000) Brain regulation of feeding behavior and food intake in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology: Part A* **126**: 415–434.

- Lin YC (1980) Relative efficiency of selection methods for improvement of feed efficiency. *Journal of Dairy Science* **63**: 491–494.
- Lin YH, Shie YY, Shiau SY (2008) Dietary copper requirements of juvenile grouper, *Epinephelus malabaricus*. *Aquaculture* **274**: 161–165.
- Luiting P, Urff EM (1991) Optimization of a model to estimate residual feed consumption in the laying hen. *Livestock Production Science* **27**: 321–338.
- Lupatsch I, Kissil GW, Sklan D (2003) Comparison of energy and protein efficiency among three fish species gilthead sea bream (*Sparus aurata*), European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and white grouper (*Epinephelus aeneus*): energy expenditure for protein and lipid deposition. *Aquaculture* **225**: 175–189.
- Magnussen AB, Imsland AK, Foss A (2008) Interactive effects of different temperature and salinities on growth, feed conversion efficiency, and blood physiology in juvenile spotted wolf-fish, *Anarhichas minor* Olafsen. *Journal of the World Aquaculture Society* **39**: 804–811.
- Mambrini M, Sanchez M-P, Chevassus B, Labbé L, Quillet E, Boujard T (2004a) Selection for growth increase feed intake and affects feeding behavior of brown trout. *Livestock Production Science* **88**: 85–98.
- Mambrini M, Médale F, Sanchez P-P, Recalde B, Chevassus B, Labbé L *et al.* (2004b) Selection for growth in brown trout increases feed intake capacity without affecting maintenance and growth requirements. *Journal of Animal Science* **82**: 2865–2875.
- Mambrini M, Labbé L, Randriamanantsoa F, Boujard T (2006) Response of growth-selected brown trout (*Salmo trutta*) to challenging feeding conditions. *Aquaculture* **252**: 429–440.
- Martins CIM, Conceição LEC, Schrama JW (2011) Feeding behavior and stress response explain individual differences in feed efficiency in juveniles of Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* **312**: 192–197.
- Másilko J, Hartvivch P, Rost M, Urbánek M, Hlaváč D, Dvořák P (2014) Potential for improvement of common carp production efficiency by mechanical processing of cereal diet. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **14**: 143–153.
- McCarthy ID, Houlihan DF, Carter CG, Moutou K (1993) Variation in individual food consumption rates of fish and its implications for the study of fish nutrition and physiology. *Proceedings of the Nutrition Society* **52**: 427–436.
- McComish TS (1971) *Laboratory Experiments on Growth and Food Conversion by the Bluegill*, p. 203. University of Missouri, Columbia.
- McKenzie DJ, Vergnet A, Chatain B, Vandeputte M, Desmarais E, Steffensen JF *et al.* (2014) Physiological mechanisms underlying individual variation in tolerance of food deprivation in juvenile European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *The Journal of Experimental Biology* **217**: 3283–3292.
- Mélaré C, Baras E, Desprez D (1997) Compensatory growth of Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. In: Fitzsimmons K (ed.) *Fourth International Symposium on Tilapia in Aquaculture*, Northeast Regional Agricultural Engineering Service, Ithaca, NY.
- Meuwissen THE, Hayes B, Goddard M (2016) Genomic selection: a paradigm shift in animal breeding. *Animal Frontiers* **6**: 6–14.
- Mignon-Grasteau S, Juin H, Sellier N, Bastianelli D, Gomez J, Carré B (2010) Genetic parameters of digestibility of wheat- or corn-based diets in chickens. 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Leipzig, Germany, pp. 4.
- Millot S, Bégout M-L (2009) Individual fish rhythm directs group feeding: a case study with sea bass juveniles (*Dicentrarchus labrax*) under self-demand feeding conditions. *Aquatic Living Resources*, **22**: 363–370.
- Millot S, Pean S, Leguay D, Vergnet A, Chatain B, Bégout M-L (2010) Evaluation of behavioral changes induced by a first step of domestication or selection for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*): a self-feeding approach under repeated acute stress. *Aquaculture* **306**: 211–217.
- Millot S, Pean S, Chatain B, Bégout M-L (2011) Self-feeding behavior changes induced by a first and a second generation of domestication or selection for growth in the European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Aquatic Living Resources* **24**: 53–61.
- Morris JE, D'Abramo LR, Muncy RC (1990) An inexpensive marking technique to assess ingestion of formulated feeds by larval fish. *The Progressive Fish-Culturist* **52**: 120–121.
- Mundheim H, Aksnes A, Hope B (2004) Growth, feed efficiency and digestibility in salmon (*Salmo salar* L.) fed different dietary proportions of vegetable protein sources in combination with two fish meal qualities. *Aquaculture* **237**: 315–331.
- Mungkung R, Aubin J, Prihadi TH, Slembrouck J, van der Werf HMG, Legendre M (2013) Life cycle assessment for environmentally sustainable aquaculture management: a case study of combined aquaculture systems for carp and tilapia. *Journal of Cleaner Production* **57**: 249–256.
- Neely KG, Myers JM, Hard JJ, Shearer KD (2008) Comparison of growth, feed intake, and nutrient efficiency in a selected strain of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and its source stock. *Aquaculture* **283**: 134–140.
- Nematipour GR, Gatlin DM III (1993) Effects of different kinds of dietary-lipid on growth and fatty-acid composition of juvenile sunshine bass, morone-chrypsops female × morone-saxatilis male. *Aquaculture* **114**: 141–154.
- Nicieza AG, Metcalfe NB (1997) Growth compensation in juvenile atlantic salmon: responses to depressed temperature and food availability. *Ecology* **78**: 2385–2400.
- Nikki J, Pirhonen J, Jobling M, Karjalainen J (2004) Compensatory growth in juvenile rainbow trout, *Onchorhynchus mykiss* (Walbaum), held individually. *Aquaculture* **235**: 285–296.
- Ogata HY, Oku H, Murai T (2002) Growth, feed efficiency and feed intake of offspring from selected and wild Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Aquaculture* **211**: 183–193.
- Pinares-Patino CS, Ulyatt MJ, Lasseby KR, Barry TN, Holmes CW (2003) Persistence of differences between sheep in

- methane emission under generous grazing conditions. *Journal of Agricultural Science* **140**: 227–233.
- Pym RAE (1990) Nutritional genetics. In: Crawford RD (ed.) *Poultry Breeding and Genetics*, pp. 847–876. AGRIS, Amsterdam, The Netherlands.
- Quillet E, Le Guillou S, Aubin J, Fauconneau B (2005) Two-way selection for muscle lipid content in pan-size rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* **245**: 49–61.
- Quillet E, Le Guillou S, Aubin J, Labbé L, Fauconneau B, Médale F (2007) Response of a lean muscle and a fat muscle rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) line on growth, nutrient utilization, body composition and carcass traits when fed two different diets. *Aquaculture* **269**: 220–231.
- Quinton CD, Kause A, Koskela J, Ritola O (2007a) Breeding salmonids for feed efficiency in current fishmeal and future plant-based diet environment. *Genetic Selection Evolution* **39**: 431–446.
- Quinton CD, Kause A, Ruohonen K, Koskela J (2007b) Genetic relationships of body composition and feed utilization traits in European whitefish (*Coregonus larvaretus* L.) and implications for selective breeding in fishmeal- and soybean meal-based diet environments. *Journal of Animal Science* **85**: 3198–3208.
- Rauw WM, Kanis E, Noordhuizen-Stassen EN, Grommers FJ (1998) Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animal: a review. *Livestock Production Science* **56**: 15–33.
- Reigh RC, Ellis SC (1992) Effects of dietary soybean and fish-protein ratios on growth and body-composition of red drum (*Sciaenops ocellatus*) fed isonitrogenous diets. *Aquaculture* **104**: 279–292.
- Rindorf A, Lewy P (2004) Bias in estimating food consumption of fish by stomach-content analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**: 2487–2498.
- Robinson DL, Oddy VH (2001) Improving estimates of weight gain and residual feed intake by adjusting for the amount of feed eaten before weighing. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **41**: 1057–1063.
- Robledo D, Palaokostas C, Bargelloni L, Martínez P, Houston RD (2017) Applications of genotyping by sequencing in aquaculture breeding and genetics. *Reviews in Aquaculture* 1–13. <https://doi.org/10.1111/raq.12193>.
- Rungruangsak-Torrissen K, Moss R, Andresen LH, Berg A, Waagbo R (2006) Different expressions of trypsin and chymotrypsin in relation to growth in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Fish Physiology and Biochemistry* **32**: 7–23.
- Rungruangsak-Torrissen K (2007) Digestive efficiency, growth and qualities of muscle and oocyte in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fed on diets with krill meal as an alternative protein source. *Journal of Food Biotechnology* **31**: 509–540.
- Russell NR, Wootton RJ (1992) Appetite and growth compensation in the European minnow, *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae), following short periods of food restriction. *Environmental Biology of Fishes* **34**: 277–285.
- Saintilan R, Mérour I, Brossard L, Tribout T, Dourmad JY, Sellier P et al. (2013) Genetics of residual feed intake in growing pigs: relationships with production traits, and nitrogen and phosphorus excretion traits. *Journal of Animal Science* **91**: 2542–2554.
- Samuel-Fitwi B, Wuertz S, Schroeder JP, Schulz C (2012) Sustainability assessment tools to support aquaculture development. *Journal of Cleaner Production* **32**: 183–192.
- Sanchez M-P, Chevassus B, Labbé L, Quillet E, Mambrini M (2001) Selection for growth of brown trout (*Salmo trutta*) affects feed intake but not feed efficiency. *Aquatic Living Resources* **14**: 41–48.
- Shearer KD (1994) Factors affecting the proximate composition of cultured fishes with emphasis on salmonids. *Aquaculture* **119**: 63–88.
- Silverstein JT, Bosworth BG, Waldbieser CG, Wolters WR (2001) Feed intake in channel catfish: is there a genetic component? *Aquaculture Research* **32**(Suppl 1): 199–205.
- Silverstein JT (2006) Relationship among feed intake, feed efficiency, and growth in juvenile rainbow trout. *North American Journal of Aquaculture* **68**: 168–175.
- Smith IP, Metcalfe NB, Huntingford FA (1995) The effects of food pellet dimensions on feeding response by Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a marine net pen. *Aquaculture* **130**: 167–175.
- Strand A (2005) Growth- and Bioenergetic models and their application in aquaculture of Perch (*Perca fluviatilis*). PhD thesis. Sveriges Lantbruks Universitet, Vattenbruksinstitutionen, Umeå.
- Sunde J, Taranger GL, Rungruangsak-Torrissen K (2001) Digestive protease activities and free amino acids in white muscle as indicators for feed conversion efficiency and growth rate in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Fish Physiology and Biochemistry* **25**: 335–345.
- Sunde J, Eiane SA, Rustad A, Jensen HB, Opstvedt J, Nygard E et al. (2004) Effect of fish feed processing conditions on digestive protease activities, free amino acid pools, feed conversion efficiency and growth in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture Nutrition* **10**: 261–277.
- Sutherland TM (1965) The correlation between feed efficiency and rate of gain, a ratio and its denominator. *Biometrics* **21**: 739–749.
- Tacchi L, Bickerdike R, Douglas A, Secombes CJ, Martin SAM (2011) Transcriptomic responses to functional feeds in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Fish & Shellfish Immunology* **31**: 704–715.
- Talbot C, Higgins PJ (1983) A radiographic method for feeding studies on fish using metallic iron powder as a marker. *Journal of Fish Biology* **23**: 211–220.
- Thodesen J, Grisdale-Helland B, Helland SJ, Gjerde B (1999) Feed intake, growth and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **180**: 237–246.
- Thodesen J, Gjerde B, Grisdale-Helland B, Storebakken T (2001) Genetic variation in feed intake, growth and feed utilization in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **194**: 273–281.
- Tobin D, Kause A, Mäntysaari EA, Martin SAM, Houlihan D, Dobby A et al. (2006) Fat or lean? The quantitative genetic basis for selection strategies of muscle and body composition traits in breeding schemes of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* **261**: 510–521.

- Toguyeni A, Baroiller J-F, Fostier A, Le Bail P-Y, Kühn ER, Mol KA *et al.* (1996) Consequences of food restriction on short-term growth variation and on plasma circulating hormones in *Oreochromis niloticus* in relation to sex. *General and Comparative Endocrinology* **103**: 167–175.
- Tran TS, Narcy A, Carré B, Gabriel I, Rideau N, Gilbert H *et al.* (2014) Detection of QTL controlling digestive efficiency and anatomy of the digestive tract in chicken fed a wheat-based diet. *Genetics Selection Evolution* **46**: 25.
- Tuene S, Nortvedt R (1995) Feed intake, growth and feed conversion efficiency of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.). *Aquaculture Nutrition* **1**: 27–35.
- Turner HN (1959) Ratios as criterion for selection in animal or plant breeding, with particular reference to efficiency of food conversion in sheep. *Australian Journal of Agricultural Research* **10**: 565–580.
- United States Department of Agriculture (USDA) (2013) Statistics of grain and feed Agricultural Statistics (USDA National Agricultural Statistics United States Department of Agriculture). Washington, DC. pp. 46.
- Unprasert P, Taylor JB, Robinette HR (1999) Competitive feeding interactions between small and large channel catfish cultured in mixed-size populations. *North American Journal of Aquaculture* **61**: 336–339.
- Volkoff H, Hoskins LJ, Tuziak SM (2010) Influence of intrinsic signals and environmental cues on the endocrine control of feeding in fish: potential application in aquaculture. *General and Comparative Endocrinology* **167**: 352–359.
- Walsh M, Ayers KT, Huguenin JE (1987) A fish feed consumption monitor. *The Progressive Fish-Culturist* **49**: 133–136.
- Wang Y, Cui Y, Yang Y, Cai F (2000) Compensatory growth in hybrid tilapia, *Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*, reared in seawater. *Aquaculture* **189**: 101–108.
- Wang Y, Li C, Qin JG, Han H (2009) Cyclical feed deprivation and refeeding fails to enhance compensatory growth in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* L. *Aquaculture Research* **40**: 204–210.
- Willems OW, Miller SP, Wood BJ (2013) Aspects of selection for feed efficiency in meat producing poultry. *World's Poultry Science Journal* **69**: 77–88.
- Wolc A, Arango J, Jankowski T, Settar P, Fulton JE, O'Sullivan NP *et al.* (2013) Pedigree and genomic analyses of feed consumption and residual feed intake in laying hens. *Poultry Science* **92**: 2270–2275.
- Xie S, Zhu X, Cui Y, Wootton RJ, Lei W, Yang Y (2001) Compensatory growth in the gibel carp following feed deprivation: temporal patterns in growth, nutrient deposition, feed intake and body composition. *Journal of Fish Biology* **58**: 999–1009.
- Yamamoto T, Murashita K, Matsunari H, Oku H, Furuita H, Okamoto H *et al.* (2015) Selectively bred juvenile F2 amago salmon *Oncorhynchus masou ishikawae* fed a low fishmeal diet exhibit growth comparable to unselected juveniles fed a fishmeal-based diet. *Fisheries Science* **81**: 83–93.
- Yao YF, Jiang M, Wen H, Wu F, Liu W, Tian J *et al.* (2014) Dietary phosphorus requirement of GIFT strain of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* reared in freshwater. *Aquaculture Nutrition* **20**: 273–280.
- Yilmaz Y, Arabaci M (2010) the influence of stocking density on growth and feed efficiency in Gilthead seabream, *Sparus aurata*. *Journal of Animal and Veterinary Advances* **9**: 1280–1284.
- Zhang W, Aggrey SE (2003) Genetic variation on feed utilization efficiency of meat-type chickens. *World's Poultry Science Journal* **59**: 328–339.
- Zhao F, Wang Y, Zhang LZ, Zhuang P, Liu JY (2013) Survival, growth, food conversion efficiency and plasma osmolality of juvenile *Siganus guttatus* (Bloch, 1787): experimental analyses of salinity effects. *Fish Physiology and Biochemistry* **39**: 1025–1030.
- Zuidhof MJ, Schneider BL, Carney VL, Korver DR, Robinson FE (2014) Growth, efficiency, and yield of commercial broilers from 1957, 1978, and 2005. *Poultry Science* **93**: 1–13.

RESEARCH ARTICLE

Open Access



Quantifying the genetic parameters of feed efficiency in juvenile Nile tilapia *Oreochromis niloticus*

Hugues de Verdal^{1,2*}, Marc Vandeputte^{3,4}, Wagdy Mekawy^{2,5}, Béatrice Chatain⁴ and John A. H. Benzie^{2,6}

Abstract

Background: Improving feed efficiency in fish is crucial at the economic, social and environmental levels with respect to developing a more sustainable aquaculture. The important contribution of genetic improvement to achieve this goal has been hampered by the lack of accurate basic information on the genetic parameters of feed efficiency in fish. We used video assessment of feed intake on individual fish reared in groups to estimate the genetic parameters of six growth traits, feed intake, feed conversion ratio (FCR) and residual feed intake in 40 pedigreed families of the GIFT strain of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. Feed intake and growth were measured on juvenile fish (22.4 g mean body weight) during 13 consecutive meals, representing 7 days of measurements. We used these data to estimate the FCR response to different selection criteria to assess the potential of genetics as a means of increasing FCR in tilapia.

Results: Our results demonstrate genetic control for FCR in tilapia, with a heritability estimate of 0.32 ± 0.11 . Response to selection estimates showed FCR could be efficiently improved by selective breeding. Due to low genetic correlations, selection for growth traits would not improve FCR. However, weight loss at fasting has a high genetic correlation with FCR (0.80 ± 0.25) and a moderate heritability (0.23), and could be an easy to measure and efficient criterion to improve FCR by selective breeding in tilapia.

Conclusion: At this age, FCR is genetically determined in Nile tilapia. A selective breeding program could be possible and could help enabling the development of a more sustainable aquaculture production.

Keywords: Feed conversion ratio, Tilapia, Heritability, Genetic estimations, Correlations

Background

A major issue confronting the world today is how to sustainably feed the world's rising human population (predicted to attain 9.6 billion in 2050) with less space available for farming [1]. Key components of strategies to address this problem include the use of novel sources of food such as insects, greater access to underutilized farming systems such as aquaculture and, most importantly, improving the efficiency of existing farming systems [2].

Farmed fish species offer a particular opportunity in this regard. Aquaculture production has grown rapidly

in the last 40 years and world production of farmed fish in 2012 was 74 million tons [3], similar to the global production of beef cattle [4]. These farmed fish used around six times less feed than beef cattle to produce the same amount of body mass [5, 6] Improved efficiency of fish production would provide even more benefit and enable further sustainable development of a still underutilized food production system. However, lack of adequate technology for recording feed efficiency in aquatic species and consequently, lack of information on its basic genetic parameters in fish is a key impediment to the implementation of selective breeding required to achieve this goal.

The single greatest cost in intensive fish farming systems is feed, ranging from 30 to 70% of the total production costs [7, 8]. Reducing feed consumption for a given productivity level is therefore key to achieve economic

* Correspondence: hugues.de_verdal@cirad.fr

¹CIRAD, UMR116 ISEM, TA B-116/16, 73 rue Jean-François Breton, 34398 Montpellier Cedex 5, France

²Worldfish, Jalan Batu Maung, 11960 Bayan Lepas, Penang, Malaysia

Full list of author information is available at the end of the article



© The Author(s). 2018 **Open Access** This article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. The Creative Commons Public Domain Dedication waiver (<http://creativecommons.org/publicdomain/zero/1.0/>) applies to the data made available in this article, unless otherwise stated.

sustainability of fish farming [9]. At the environmental level, improved feed efficiency is expected to have strong positive impacts at different levels. First, through a reduction of the amount of resources used, including fish oil and fish meals, thus contributing to the preservation of marine ecosystems. A better feed efficiency would also reduce nutrient outputs (nitrogen, phosphorus) that can be detrimental to the environment [10]. Finally, reducing feed consumption would also reduce energy consumption and greenhouse gases emissions due to feed production [11]. From a social perspective, improving feed efficiency (FE) in animal production should lead to a reduction of the competition for raw materials between humans and animals, and increase the quantity of food for humans, particularly the poorest, enhancing their access to proteins and balanced nutrition.

Feed efficiency can be improved through husbandry, feed formulation and by selective breeding. For example, rearing systems and feeding regimes can be customized to promote more efficient feed use and reduce unnecessary movement and therefore energy expenditure [12–14]. Careful formulation of feeds can provide for more efficient digestion and utilization of feeds [15], and reduce the amounts of fish oils in diets [16].

Much of the historical gain on feed efficiency in livestock agricultural animals has been obtained indirectly through selection for growth rate [17]. However, in fish species, there is no clear results indicating an improvement of feed efficiency with a selective breeding programme on growth. Growth could contribute to improve feed efficiency, but all studies are not going in the same way [8, 18–22]. Heritability estimates of feed efficiency in fish are scarce, and lower than in livestock (0 to 0.11 [20, 23] vs typically 0.21 to 0.30 [24, 25]). This has been thought to reflect basic differences between (poikilotherm) fish and (homeotherm) livestock with different energy allocation strategies [20, 26].

While challenging to measure in terrestrial species, FE, or more specifically feed conversion ratio ($FCR = \text{Feed intake} \cdot \text{body weight gain}^{-1}$, representing the quantity of feed consumed to produce one unit of biomass) is even more complicated to measure in fish. As fish are reared in large groups in water, it is not possible to collect uneaten feed and measure individual feed intake. Special feed labeled with X-ray dense markers has been the main method used to estimate feed intake in fish [27–29]. Although noninvasive and accurate for a specific meal, the main disadvantages of this method are the stress associated with X-raying, but also the long recovery time (days or weeks) before the next possible assessment. This results in a relatively low repeatability of daily feed intake ($r = 0.09$ to 0.32 [19, 27, 30, 31]) since fish are not eating the same amount of feed from one meal to another. This can however be overcome by

multiple measurements over a long period of time [30, 31]. Video methods used to determine individual feed intake (FI) in groups of fish were assessed recently for tilapia by de Verdal et al. [32]. From this previous study, it appeared that feed intake measurements over 11 meals with two meals per day was necessary to achieve 95% repeatability. In the present study, five growth traits, feed intake, and feed efficiency traits were measured in pedigreed families of the GIFT strain of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. We used these data to estimate genetic parameters as well as the expected correlated response to different selection criteria to assess the potential of genetics as a means of improving FCR in the second most farmed fish in the world.

Methods

Rearing of fish

The study was carried out on the GIFT (Genetically Improved Farmed Tilapia) strain of Nile tilapia [33] selected for growth using a rotational breeding scheme. The families were produced by natural spawning from December 2014 to December 2015 at the WorldFish Jitra Research station, Malaysia. The pedigree of each fish was registered for the genetic parameter estimations. The total pedigree file included 3383 fish from the 15 generations of GIFT (fish measured in the present study and their ascendants). The experiment was undertaken using four batches representing 40 families (8 families starting in June 2015; 8 families starting in November 2015; 12 families starting in February 2016; 12 families starting in April 2016).

After donation and transfer to the Penang WorldFish station, fish were reared until the fry reached approximately 10 g of body weight. After a week of quarantine in tanks, the beginning of the experiment consisted to place 30 fish per family in 2 distinct 100 L indoor tanks (120 cm length, 35 cm width and 24 cm depth) in a recirculating water system.

In total, 1200 fish were studied during this experiment. The average temperature was $28 \text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ and the photoperiod 12 L: 12D. After anesthesia with clove oil, each fish was tagged in the dorsal muscle with two colored T-bar tags (Avery Dennison tags, 25 mm) using an Avery Dennison Mark III pistol Grip tool. Each fish in a tank was tagged with a unique colored T-bar tag to be able to identify each fish individually. Commercial feed with 34% of crude proteins, 5% of crude fat, 5% of crude fiber and 12% of moisture was used to feed the fish. A specific daily feed ration was used, calculated following the equation of M elard, et al. [34]:

$$DFR = 14.23 * \text{Mean body weight}^{-0.322}$$

where DFR is the daily food ration (% of body weight

per day) and mean body weight was the average body weight of the 15 fish within each aquarium. Using this feed ration, fish were not underfed and no competition for feed was observed during the experiment. The use of this calculation was done because feeding the fish until apparent satiation can vary lot according to the observer, thus reducing repeatability of the measurements and increasing the tank effects. If a group of fish stopped to eat before the end of the daily feed ration, the uneaten pellets were removed from the aquarium.

Mortality was recorded daily and the feed ration changed accordingly. At the beginning of the refeeding period, a relative high mortality was observed (around 100 fish in total), probably because these fish were unable to get up after the stress of fasting.

Experimental design and trait measurements

The experimental protocol was previously described in details by de Verdal et al. [32] and is summarized in Fig. 1. Body weight was measured at the beginning and end of the four time periods shown in Fig. 1: adaptation period (15 days), fasting period (10 days), feeding period (17 days) and FI period (7 days). After being tagged, fish were kept in groups in their aquarium to be acclimated to their new rearing system for 15 days before the beginning of the experiment as an adaptation period. Then, during the fasting period, fish did not have any feed and the aim was to measure the loss of weight during fasting. Following a fasting period, fish tends to compensate the loss of growth lived during the fasting period and by increasing their growth more than normally. It is known as the compensatory growth period, here noted as feeding period. Finally, after the growth compensation, feed intake was measured accurately using video records during the FI period.

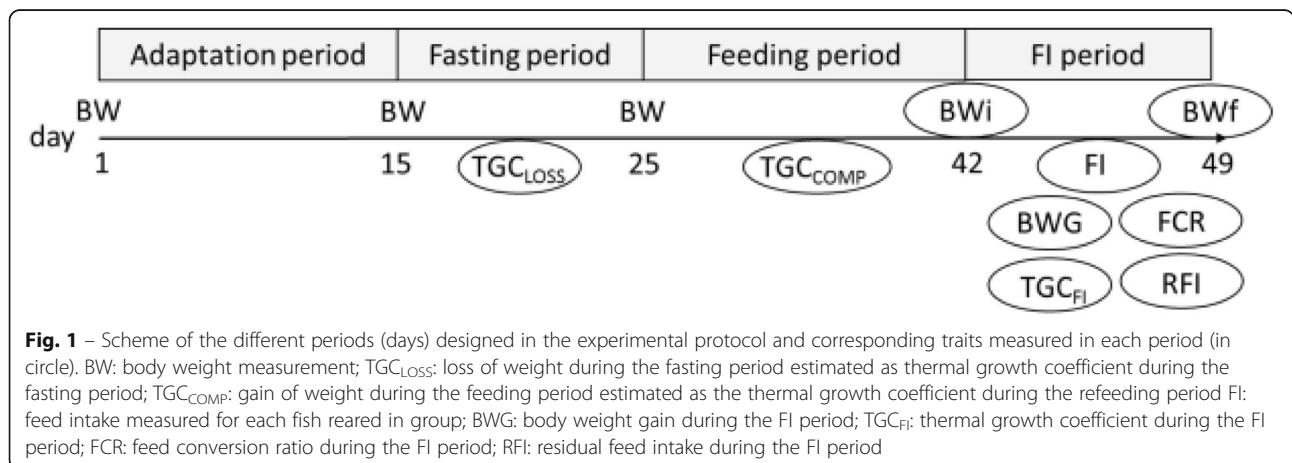
The difference of weight between the beginning and end of each period of measurement was calculated as the thermal growth coefficient (TGC), which uses the

cubic relation between BW and length to make growth rate linear over time and corrected for the water temperature (T) of the rearing environment during the measurement period:

$$TGC = \left(BW_2^{(1/3)} - BW_1^{(1/3)} \right) / (T \times \Delta t) \times 100.$$

With BW_2 the body weight at the end of the period; BW_1 the body weight at the beginning of the period; T the rearing temperature and Δt the number of days of the measured period. The TGC is widely used in fish to be able to compare the growth of different fish species with different optimal rearing temperature. The loss of weight during the fasting period was noted as $LOSS_{TGC}$ and the gain of weight during the compensatory refeeding period was noted as $COMP_{TGC}$.

After the compensatory growth period, FI was recorded for each fish over a period of 7 days (13 meals) to estimate feed efficiency traits as detailed in de Verdal et al. [32]. During this individual FI period, feed was delivered to each aquarium pellet by pellet by hand through two pipes by an observer screened from view in order to reduce the closeness between the person who give the pellets and the aquarium. This was done twice daily at 7.00 am and 1.00 pm. The first day, fish were weighed the morning and consequently, they received only one meal at 1.00 pm. Fish were fed until the calculated feed ration was finished. Video records of each meal was performed and video analyses were done to account for the number of pellets eaten by each individual fish during each meal. The day after the end of the FI measurement period, fish were anaesthetised with a high dose of clove oil and killed by decapitation. Fish were autopsied to measure different portions of the gastro-intestinal tract and sexed by visual observations of the gonads. The fish were too young to be reliably sexed using external morphology. Fish carcass were put in special bags, frozen and put in rendering wastes.



The Kinovea 0.8.15 software (Copyright © 2006–2011 – Joan Charmant & Contrib.) was used to analyse the videos of the meals. The main advantage of this software was to be able to play with the speed of reading and the zoom of the video for more accuracy. After weighing 500 pellets (mean = 16.4 ± SD = 1.76 mg, CV = 10.7%), the choice was done to consider that the pellet weight variability was low enough to assume that all the pellets had the same weight, which give the opportunity to calculate FI in grams. The total FI for an individual was calculated as the sum of the FI of all meals consumed. The thermal growth coefficient during the period when the feed intake was individually measured was noted as TGC_{FI} . The body weight gain (BWG), during the feed intake measurement period was calculated as the difference in two body weight measurements taken at the beginning and end of the FI period.

The feed conversion ratio (FCR = FI/ BWG) was used as an indicator of feed efficiency.

The residual feed intake (RFI) was calculated as the difference between the feed consumed by a fish and the prediction of the feed consumption of this fish using a regression model estimation, taking into account the feed required for maintenance and growth [35]. The equation used to estimate RFI was as follows:

$$RFI = FI - \beta_0 - \beta_1 \times BW_f^{0.8} - \beta_2 \times BWG \quad (r^2 \text{ of the model} = 0.58)$$

with, β_0 , β_1 and β_2 are the intercept of the regression, the partial regression coefficient of animal's FI on metabolic body weight, and the partial regression coefficient of animal's FI on BWG (measured as $BWG = BW_f - BW_i$), respectively, $BW^{0.8}$ is the metabolic body weight using 0.8 as the metabolic body coefficient, calculated by Lupatsch, et al. [36]. The more efficient fish are those with negative RFI, since these fish consume less than the average of fish with the same body weight and body weight gain whereas the less efficient fish are those with positive RFI, consuming more. The REG procedure of SAS (version 9.3, SAS Institute, Cary NC) was used to estimate the parameters of the regression equation.

Estimation of genetic parameters

Genetic parameters were estimated by the REML (Restricted Maximum Likelihood) method using the VCE6 software [37, 38]. The following model was used for all the traits:

$$y_{ijkl} = \mu + Sex_i + Batch_j + Aquarium_k + Animal_l + e_{ijkl} \quad (2)$$

Where Sex_i and $Batch_j$ are fixed effects, $Aquarium_k$ is a random environmental effect, and $Animal_l$ is the random additive genetic effect of the animal l ($N = 3383$).

The pedigree file included animals from the 15 generations of the selection process. Significance of fixed effects was tested using SAS (GLM procedure). As the aquarium effect was a random effect, it represented the common environmental effect, taking into account the non-genetic effect of the family as the fixed effect of the aquarium. Some of the studied traits showed very strong genetic correlations with each other, it was not possible to run a multiple trait analysis that include all traits, meaning that distinct bivariate analyses were performed. A total of 36 analyses were performed with two traits each. When the genetic parameter of a trait was estimated several times, the average of the estimation obtained was calculated.

To estimate the impact of the selection criterion on the other traits, the following equation from Falconer and Mackay [39] was used to compare the expected direct and indirect correlated response to selection ($CR_{X,Y}$ with Y the selection objective and X the selection criterion) on the different criteria:

$$CR_{X,Y} = i_X \times \sqrt{(h_X^2 \times h_Y^2)} \times rg_{XY} \times \sigma_{P_Y}$$

where $CR_{X,Y}$ is the expected correlated response of trait Y when selection is on X; i_X is the intensity of selection on X, considered equal for all the traits and estimated equal to 2.34 for the Nile tilapia selection breeding program in the present study (corresponding to 2.85% of fish kept as breeders for the next generation, as was previously done in the GIFT Nile tilapia breeding program); h_X^2 and h_Y^2 are the heritability estimated for X and Y, respectively; rg_{XY} is the genetic correlation between X and Y; and σ_{P_Y} is the standard deviation of Y phenotype. For the direct expected response, h_X^2 and h_Y^2 were similar (since X and Y were confounded) and rg_{XY} was equal to 1. Expected responses to selection were expressed in units of trait Y to improve.

Results

Phenotypic differences

Feed intake was measured on 40 families of the GIFT strain of Nile tilapia, as well as four growth characteristics (Fig. 1 for more details on the traits). Fish weighed on average 22.4 g and 31.9 g at the beginning and at the end of the FI period, respectively. This represent a growth of 9.33 g during the 7 days of FI measurement, representing a TGC of 0.16 during this period. During the same period, fish fed on average 8.35 ± 2.42 g. During fasting and refeeding periods, the TGC were respectively -0.036 and 0.282 (with 24.9 and 17.5% of CVs, respectively).

Feed conversion ratio (FCR) was estimated on 953 fish. The mean FCR was 0.94 (SD = 0.21), and a large (22.1%)

coefficient of variation (CV), close to that of body weight (Table 1). During the period of individual feed intake measurement, BWG was 10.3 g and 8.35 g for males and females, respectively, meaning that males grew 23.4% faster than females. Moreover, males consumed only 10.8% more feed than females during that period. In terms of FCR, males were significantly more efficient than females.

The phenotypic correlations between all the measured traits are shown in Table 2 (below the diagonal). Growth traits, except TGC_{LOSS} , were significantly and moderately to highly correlated with FI, with correlations ranged from 0.26 to 0.93.

Feed conversion ratio and RFI (the residual feed intake) were highly phenotypically correlated ($r_p = 0.83$), and FCR showed moderate phenotypic correlations with BWG and TGC_{FI} .

Genetic parameters

The genetic parameters for growth, FI, FCR and RFI are shown in Table 2. Except TGC_{FI} and TGC_{LOSS} , heritability estimates were significant and moderate to high, ranging between 0.22 ± 0.06 for TGC_{COMP} to 0.65 ± 0.11 for BWi. Feed intake, FCR and RFI showed significant moderate to high heritability, estimated at respectively 0.45 ± 0.09 , 0.32 ± 0.11 and 0.50 ± 0.10 .

Generally, the trend of genetic correlations (above the diagonal in Table 2) was consistent with phenotypic correlations. However, there were some exceptions. While the phenotypic correlations between BWG and FCR and RFI were negative and significant (-0.46 and -0.22 respectively), the genetic correlations between those traits

were much lower and not significantly different from zero (from 0.07 to 0.33 in absolute values). On the other hand, there were low phenotypic correlations between FCR, RFI and TGC_{LOSS} (0.09), but genetic correlations were all high (0.80 and 0.70, respectively), making TGC_{LOSS} a promising indirect indicator criterion for selection on FE.

Growth traits, except TGC_{COMP} and TGC_{FI} , and FI were highly and positively correlated, with correlations ranged from 0.55 to 0.77.

The genetic correlation between FCR and RFI was high (0.97 ± 0.03), suggesting that these two traits share the same genetic basis.

Expected response to selection

The expected responses to direct selection and indirect strategies on body weight, growth, feed intake, FCR and RFI are shown in Table 3, and are expressed in unit of improved trait.

Selection for body weight (BW_i or BW_f) would consistently improve all growth traits except TGC_{LOSS} (with a gain equal to 85.7 to 138.6% of that of a direct selection for the target growth trait). Selection for BW would also increase FI by 91.5 to 96.9% of the gain that could be obtained by direct selection for FI (representing around 2 g of increase for the period of 13 meals measured). Due to the low genetic correlations between body weight and FCR and RFI, and to the increase of FI and BWG in the same time period, selection for body weight would only moderately improve FCR (by 0.015 and 0.023 $g \cdot g^{-1}$ for BW_f and BW_i, respectively, representing an improvement of FCR of 1.60 and 2.45% per

Table 1 Basic statistics (LS Means \pm Standard Error) for all traits analysed

Trait ¹	N	Mean \pm SD	Min	Max	CV (%)	LS Means \pm SE	
						Males	Females
Growth traits and feed intake							
BWi	1029	22.4 \pm 5.64	7.74	40.15	25.1	23.4 \pm 0.17 ^a	21.01 \pm 0.18 ^b
BWf	993	31.9 \pm 8.26	10.04	56.61	25.9	33.7 \pm 0.26 ^a	29.4 \pm 0.27 ^b
TGC_{LOSS}	997	-0.036 \pm 0.01	-0.068	0.00	24.9	-0.036 \pm 0.001 ^a	-0.036 \pm 0.001 ^a
TGC_{COMP}	995	0.282 \pm 0.049	0.024	0.426	17.5	0.296 \pm 0.002 ^a	0.265 \pm 0.002 ^b
BWG	981	9.33 \pm 3.14	0.76	18.3	33.7	10.3 \pm 0.11 ^a	8.35 \pm 0.12 ^b
TGC_{FI}	993	0.16 \pm 0.04	0.03	0.28	22.5	0.17 \pm 0.001 ^a	0.15 \pm 0.002 ^b
FI	949	8.35 \pm 2.42	1.80	15.6	29.0	9.05 \pm 0.09 ^a	8.17 \pm 0.09 ^b
Feed efficiency traits							
FCR	953	0.94 \pm 0.21	0.47	1.55	22.1	0.91 \pm 0.01 ^a	1.01 \pm 0.01 ^b
RFI	935	0 \pm 1.53	-4.41	4.40	NR	-0.40 \pm 0.06 ^a	0.09 \pm 0.07 ^b

¹BWi and BWf: BW at the beginning and at the end of the FI period (in g), respectively; TGC_{LOSS} Loss of weight during the fasting period estimated as thermal growth coefficient during the fasting period, TGC_{COMP} Gain of weight during the feeding period estimated as the thermal growth coefficient during the refeeding period, BWG Body weight gain during the FI period (g), TGC_{FI} Thermal growth coefficient during the FI period, FI Feed intake (g), FCR Feed conversion ratio ($g \cdot g^{-1}$), RFI Residual feed intake (g)

NR CV are not relevant in these cases

^{a,b}LS Means within row with different superscript are significantly different (P-value < 0.05)

Table 2 Estimates (\pm standard error) of heritability (highlighted in grey, on the diagonal), genetic correlations (above diagonal) and phenotypic correlations (below diagonal) for all the traits measured

Growth traits and feed intake								Feed efficiency traits	
Trait1	BWi	BWf	TGC _{LOSS}	TGC _{COMP}	BWG	TGC _{FI}	FI	FCR	RFI
Growth traits and feed intake									
BWi	0.65 \pm 0.11	0.99 \pm 0.01	0.08 \pm 0.26	ne	0.86 \pm 0.08	0.33 \pm 0.26	0.77 \pm 0.08	0.11 \pm 0.21	0.01 \pm 0.18
BWf	0.95	0.60 \pm 0.11	-0.01 \pm 0.25	ne	0.93 \pm 0.04	0.47 \pm 0.21	0.77 \pm 0.08	0.08 \pm 0.22	0.07 \pm 0.19
TGC _{LOSS}	0.03	0.02	0.23 \pm 0.12	0.15 \pm 0.29	-0.18 \pm 0.29	-0.46 \pm 0.41	0.46 \pm 0.24	0.80 \pm 0.25	0.70 \pm 0.22
TGC _{COMP}	0.80	0.80	0.07	0.22 \pm 0.06	0.70 \pm 0.17	0.73 \pm 0.26	0.55 \pm 0.15	0.18 \pm 0.22	0.19 \pm 0.23
WG	0.63	0.85	-0.02	0.64	0.27 \pm 0.08	0.75 \pm 0.14	0.62 \pm 0.13	-0.07 \pm 0.24	-0.14 \pm 0.22
TGC _{FI}	0.26	0.54	-0.03	0.41	0.88	0.10 \pm 0.06	0.25 \pm 0.26	-0.29 \pm 0.28	-0.30 \pm 0.25
FI	0.6	0.69	0.05	0.52	0.67	0.53	0.45 \pm 0.09	0.67 \pm 0.15	0.63 \pm 0.12
Feed efficiency traits									
FCR	-0.11	-0.25	0.09	-0.19	-0.46	-0.55	0.26	0.32 \pm 0.11	0.97 \pm 0.03
RFI	-0.17	-0.18	0.09	-0.18	-0.22	-0.19	0.46	0.83	0.50 \pm 0.10

Bold indicates that the estimate significantly differs from zero

ne Non estimable due to a non-convergence of the estimation model

¹BWi and BWf: BW at the beginning and at the end of the FI period, respectively; *TGC_{LOSS}* Loss of weight during the fasting period estimated as thermal growth coefficient during the fasting period, *TGCCOMP* Gain of weight during the feeding period estimated as the thermal growth coefficient during the refeeding period, *BWG* Body weight gain during the FI period, *TGC_{FI}* Thermal growth coefficient during the FI period, *FI* Feed intake, *FCR* Feed conversion ratio, *RFI* Residual feed intake

generation, for a selection for BWf and BWi, respectively).

Selection for growth characteristics other than BW (BWG or TGC_{FI}) would improve growth, as expected, but would not improve FCR.

Selection for FCR or RFI would improve FCR by 0.150 and 0.181 per generation, representing an improvement of FCR by 16.0 and 19.3% per generation of selection.

Such selection would not influence body weight and BWG of the fish, and would moderately reduce TGC_{FI} (by $4.02e^{-3}$ and $5.09e^{-3}$, respectively, representing a decrease of TGC_{FI} of 2.5 to 3.2% per generation) and reduce FI (by 14.3 and 16.8% per generation).

Finally, it is important to highlight that selecting for TGC_{LOSS} would improve FCR by 10.9% per generation (representing 0.102 g.g^{-1}).

Table 3 Expected responses (expressed in unit of the trait improved) to direct selection (diagonal, in grey) or to indirect selection on body weight and growth variation (BWi, BWf, TGC_{LOSS}, TGCCOMP, BWG, TGC_{FI})¹ and on feed intake and efficiency (FI, FCR, RFI)² if one trait is used in the selective breeding program

Traits ²	Selection objective								
	Growth traits and feed intake							Feed efficiency traits	
	BWi	BWf	TGC _{LOSS}	TGC _{COMP}	BWG	TGC _{FI}	FI	FCR	RFI
Selection criterion ¹									
BWi	7.21	9.81	4.22e-04	.	2.21	6.67e-3	1.99	0.02	0.02
BWf	6.70	9.34	4.49e-05	.	2.27	8.93e-3	1.88	0.02	0.12
TGC _{LOSS}	0.34	0.06	4.19e-03	3.46e-03	0.27	5.44e-3	0.70	0.10	0.82
TGC _{COMP}	.	.	6.12e-04	2.25e-02	1.04	8.41e-3	0.81	0.02	0.22
BWG	3.89	5.83	8.10e-04	1.74e-02	1.63	9.49e-3	1.02	-0.01	-0.18
TGC _{FI}	0.92	1.81	3.28e-03	2.87e-02	0.75	7.79e-3	0.25	-0.02	-0.23
FI	4.40	6.08	2.60e-03	1.72e-02	1.28	3.95e-3	2.05	0.13	1.00
FCR	0.53	0.51	3.92e-03	4.87e-03	-0.12	-4.02e-3	1.19	0.15	1.34
RFI	0.06	0.55	4.27e-03	6.39e-03	-0.31	-5.09e-3	1.4	0.18	1.71

Bolds indicate high (> 75%) expected responses, respectively

¹As an example, select for FCR would improve FCR by 0.15 g.g^{-1} at each generation of selection, but would reduce BWG by 0.12 g, whereas select for BWG would increase BWG by 1.63 g but will not improve FCR, as the expected response to selection is -0.01 g.g^{-1}

²BWi and BWf: BW in g at the beginning and at the end of the FI period, respectively; *TGC_{LOSS}* Loss of weight during the fasting period estimated as thermal growth coefficient during the fasting period, *TGCCOMP* Gain of weight during the feeding period estimated as the thermal growth coefficient during the refeeding period, *BWG* Body weight gain in g during the FI period, *TGC_{FI}* Thermal growth coefficient during the FI period, *FI* Feed intake in g, *FCR* Feed conversion ratio in g.g^{-1} , *RFI* Residual feed intake in g

Discussion

Until now, the very few studies in fish that estimated genetic parameters of individual variation of feed efficiency traits used the X-ray methodology. This method has a poor repeatability of daily feed intake between two records ($r = 0.09$ to 0.32 [27, 30, 31]), and is thus likely to be unreliable since fish show strong variation in FI from meal to meal and from day to day [40, 41]. This problem has been solved by using repeated measurements over a long period of time. Using data with 0.1 to 0.3 repeatability of feed intake between two records, Kause et al. [30] estimated an increase of the repeatability to 0.25 and 0.56, respectively, when three records were used and until 0.72 if six measurements were recorded and pooled. Conversely, we showed previously that accurate measurement of feed intake of individual fish reared in groups can be achieved using videos assuming appropriate care is taken in the feeding procedure and FI is measured for several consecutive days together with growth [32]. The main advantages of the video method compared to the X-ray method is that it is possible to follow individual feed intake of fish during consecutive meals without stressing the fish by handling or anesthesia. While the results of de Verdal et al. [32] need to be taken carefully because tilapia were juvenile (less than 50 g and around 3 months at the end of the experiment), it seemed possible to use this methodology to measure accurately feed intake of several consecutive meals. This allowed to estimate accurately FCR and consequently, to estimate with good repeatability, the genetic parameters of feed efficiency. However, we need to highlight that even if the method was accurate, it was used only on juvenile Nile tilapia (final BW = 32 g on average), over a short period of time and fish were reared in aquariums, not in ponds, there normal rearing system. Practically speaking, this method also has its drawbacks, i.e. the need to feed fish pellet by pellet and the time needed for video recording analyses.

Heritability of feed efficiency

The present estimate of FCR heritability is much higher than the few published estimates from previous studies, which ranged from 0 to 0.07 in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* and European whitefish *Coregonus larvaretus* [19, 20, 31] vs. 0.32 ± 0.11 in the present study. FI was also more heritable in the present experiment ($h^2 = 0.45 \pm 0.09$) compared to published values for salmonids species in the literature, ranging from 0.07 to 0.29 [19, 20, 31, 42]. These differences could be partly explained by species differences or fish size differences, since they were not at the same stage of their growth curve, but may also reflect the more accurate methodology used in the present study to measure FI. Importantly, although higher than previous estimates in fish, the present

results are in line with genetic parameters found in terrestrial livestock species such as chicken ($h^2_{FCR} = 0.21 \pm 0.02$, $h^2_{RFI} = 0.46 \pm 0.06$ [25]) and pigs ($h^2_{FCR} = 0.34 \pm 0.05$ and $h^2_{RFI} = 0.26 \pm 0.05$ on average [24]). More accurate data from a range of fish species will however be required to settle the matter generally.

The demonstration of moderately to highly heritable FCR and RFI strongly suggests that a selective breeding program including these traits could efficiently improve feed efficiency. The high genetic correlations between FCR and RFI suggests these two traits are driven by the same genetic basis or represent the same trait, and that the improvement of one of these traits would improve the other one.

However, it is important to remind that fish studied in the present study were juvenile Nile tilapia. It could be interesting to try the same experiment on other fish species and at different ages to ensure that a selective breeding program will have an impact on all the rearing period rather than just at small range of fish size.

Correlations of growth and feed efficiency traits

FCR is particularly difficult to measure directly on candidates in breeding programs. The present method, albeit accurate, requested the analysis of around 280 h of video recordings to evaluate 1004 fish. Thus, we also assessed different strategies for improving FCR given the correlations with other growth traits that are easier to measure and are already recorded in fish breeding programs. Using phenotypic information, several authors predicted that selection for growth in fish should be associated with an improvement of feed efficiency [8, 18, 21], as phenotypic correlation between feed efficiency and growth ranges from 0.6 to 0.9. In the present study, while the phenotypic correlations between BWG, TGC_{FI} and FCR were moderate (-0.46 and -0.55 , respectively), the genetic correlation were low and not significantly different from zero (-0.07 ± 0.24 and -0.29 ± 0.28 , respectively). Thus, we expect that contrary to the general thinking, selection for growth (BWG or TGC_{FI}) would not induce a correlated response on FCR, and the same was true for RFI. Selecting for BWG would improve BWG by 1.63 g at each generation, a 17.5% improvement per generation, but would decrease FCR by 0.009 g.g^{-1} at each generation (corresponding to an improvement of 0.96% of FCR at each generation). On the other hand, selecting tilapia for FCR would decrease FCR by 0.15 g.g^{-1} at each generation of selection, corresponding to a 16% improvement of FCR at each generation, but would increase BWG by only 0.12 g (1.26%) at each generation. These results differ from previous results using the X-ray methodology reported by Kause, et al. [19] and Quinton, et al. [20] who estimated that selection for high growth would substantially improve FCR

as a correlated response. These different results could be explained by the methodology used to measure FCR but also by the fish species as the present work was performed on tropical freshwater fish rather than previous works were done on saline seawater fish adapted to cold water temperature. From the statement that the basal metabolism is high on tropical fish than on cold water [43], it could be hypothesized that part of the feed consumed by a tropical fish is not going to the growth whereas in cold water fish species, almost all the FI is going through the growth, and consequently, the correlation between FCR and growth would be higher in cold water than in tropical water fish species.

Furthermore, the age of the fish could have an impact on these correlations between FCR and growth. More work is needed to clarify these results.

Practical traits and strategies for selection of feed efficiency

Successful use of a trait in a selective breeding program requires the trait to be accurately measured. Although the approach of de Verdal et al. [32] used in this study permitted an accurate measurement of individual feed intake and thus of FCR on 40 families, the method was time consuming and impractical for application in industry selection programs. The generation time of Nile tilapia is around 1 year and the selection criterion would need to be measured on all the fish (usually 100 or more families) within 1 year to be useful. Even if one were able to imagine a more efficient scale up within an industrial process the cost of such an approach is likely to be prohibitive.

An alternative and powerful way to add FCR or RFI into a selective breeding program would be to find easily measurable traits highly correlated with FCR or RFI. It was previously shown that the loss of weight during fasting and the gain of weight during compensatory growth were heritable and phenotypically correlated with RFI in European sea bass and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* [27, 44]. Heritability estimates for those traits in the present study were comparable to the estimations previously obtained on sea bass by Grima et al. [44]. These authors also concluded that compensatory growth when refeeding after a fasting period was not a useful trait to use to improve FCR in sea bass. The present results from tilapia were similar, and in our case this result was explained by the low genetic correlations between TGC_{COMP} and FCR or RFI.

However, selecting fish for TGC_{LOSS} could have a high impact in terms of FCR improvement. The genetic correlation between FCR and the loss of weight during fasting (TGC_{LOSS}) was high (0.80 ± 0.25). As TGC_{LOSS} is easy to measure in fish, since it is just growth measured during a period of fasting, it could be an efficient

indirect selection criterion to improve FCR. Selecting Nile tilapia for high TGC_{LOSS} could improve FCR by 0.102 g.g^{-1} (corresponding to 68.3% of a direct selection for FCR), representing an improvement of 10.9% of FCR at each generation of selection.

These results are surprising and not expected, as the previous reports estimating the correlations between the loss of weight during fasting and feed efficiency were in the opposite direction. Grima et al. [44] estimated that sea bass losing less weight during fasting were more efficient at converting feed into body mass. The contrasting results from sea bass and tilapia might be explained in three ways. Firstly, Grima et al. [44] measured a group of 50 fish rather than individual fish, and the correlation was a phenotypic correlation rather than a genetic correlation. At the phenotypic level, the present correlation between the loss of weight and FCR was not significantly different from zero. Secondly, sea bass lives in a relatively cold temperature and in seawater, while Nile Tilapia is a warm freshwater fish. It is possible that these two species do not store and use the same compartments (lipid, protein) in response to fasting. For example, for the same body weight, sea bass has much more perivisceral fat than tilapia and several authors have highlighted a relationship between feed efficiency and lipid percentage in cold water fish species *C. larvarietus* and *O. mykiss* [23, 31]. Thirdly, it is important to note that the present tilapia study focused on relatively small (around 30 g) and young fish (around 3 months) while those on sea bass were larger (50 g) and older (1 year to 18 months). It will be important to check for tilapia (or for any target species) if the genetic variation and correlations between traits are stable along time and the age at which selection is most effective. Recording individual FI and FCR is certainly easier in younger fish, but the impact of improving FCR on environment and economy is higher on larger fish. In this respect, if TGC_{LOSS} was also a good indirect selection trait for FCR in larger fish, it would be highly valuable as it remains easy to measure at any age.

Conclusion

Our results demonstrated strong genetic control of FCR and RFI in juvenile Nile tilapia. Importantly, they demonstrated that at this age, improvements in FCR would not be achieved effectively by selection on growth alone in Nile tilapia. The estimates of response to selection under a number of selection strategies calculated from these data showed that FCR could be efficiently improved by direct selection or by indirect selection on RFI. However, both require tedious and time consuming measurement of individual feed intake. It is also important to highlight that fish studied here were juvenile. At the production level, feed is mainly consumed when fish

are reaching harvest weight. Consequently, an estimation of the evolution of feed efficiency with the age of the tilapia could be helpful to understand at what age fish should be selected for feed efficiency improvement.

Interestingly, indirect selection for the relative weight loss at fasting would also yield substantial gains in FCR, and be much easier to implement. Additional work is required to measure FCR on older/larger fish and to estimate the impact of the fish age when the fasting period is performed. Furthermore, given the growing range and cost effectiveness of genomic tools, it could be particularly interesting to study the markers associated with FCR in view to use the genomic selection approaches to improve FCR. Our results show that selective breeding for feed efficiency in fish would be possible and would help enabling the development of a more sustainable aquaculture.

Abbreviations

BW: Body weight; BWG: Body weight gain during the FI period; FCR: Feed conversion ratio during the FI period; FI: Feed intake measured for each fish reared in group; RFI: Residual feed intake during the FI period; TGC_{COMP}: Gain of weight during the feeding period estimated as the thermal growth coefficient during the refeeding period; TGC_{FI}: Thermal growth coefficient during the FI period; TGC_{LOSS}: Loss of weight during the fasting period estimated as thermal growth coefficient during the fasting period

Acknowledgements

We thank Hooi Ling Khaw, Hoong Yip Yee and Khairul Rizal Abu Bakar for the supply of fish and maintenance of the water system, Marie-Laure Bégout for advice on visual tagging, and colleagues who improved this work through commenting on earlier drafts.

Funding

The design of the study, the collection of the data, the analysis and interpretation of the results and the writing of the paper was performed with the support of the Livestock and Fish CGIAR Research Program and on the FISH CGIAR Research Program. Funding bodies did not have any influence on the scientific analysis and interpretation of the study.

Availability of data and materials

The datasets used and/or analysed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Authors' contributions

H.d.V. designed and performed research; H.d.V., W.M. and M.V. analyzed data; H.d.V., M.V., W.M., B.C. and J.A.H.B. wrote the paper. All authors read and approved the final manuscript.

Ethics approval and consent to participate

Approved by the internal WorldFish ethics committee. The fish were derived from the WorldFish breeding programme developed in the WorldFish breeding station in Malaysia. All the parties agreed for this experiment.

Consent for publication

Not applicable.

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Publisher's Note

Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Author details

¹CIRAD, UMR116 ISEM, TA B-116/16, 73 rue Jean-François Breton, 34398 Montpellier Cedex 5, France. ²Worldfish, Jalan Batu Maung, 11960 Bayan Lepas, Penang, Malaysia. ³GABI, INRA, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, F-78350 Jouy-en-Josas, France. ⁴Ifremer, UMR9190 MARBEC, Chemin de Maguelone, F-34250 Palavas-les-Flots, France. ⁵Animal Production Department, Faculty of Agriculture, Ain Shams University, Hadaeq Shubra, Cairo 11241, Egypt. ⁶School Of Biological Earth and Environmental Sciences, University College Cork, Cork, Ireland.

Received: 1 December 2017 Accepted: 31 October 2018

Published online: 16 November 2018

References

- United Nations. World population prospects: the 2015 revision, key findings and advance tables. Working paper no. ESA/P/WP.241. 2015.
- FAO. How to feed the world in 2050. 2015.
- FAO. The state of world fisheries and aquaculture 2016. Contributing to food security and nutrition for all. 2016; 22/03/2016.
- Earth Policy Institute. World animal production by type, 1950-2012. 2013.
- Welch A, Hoenig R, Stieglitz J, Benetti D, Tacon AGJ, Sims N, et al. From fishing to the sustainable farming of carnivorous marine finfish. *Rev Fish Sci*. 2010;18:235–47.
- de Verdal H, Rosario W, Vandeputte M, Muyalde N, Morissens P, Baroiller J-F, et al. Response to selection for growth in an interspecific hybrid between *Oreochromis mossambicus* and *O. niloticus* in two distinct environments. *Aquaculture*. 2014;430:159–65.
- Doupé RG, Lymbery AJ. Indicators of genetic variation for feed conversion efficiency in black bream. *Aquac Res*. 2004;35:1305–9.
- Kolstad K, Grisdale-Helland B, Gjerde B. Family differences in feed efficiency in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*. 2004;241:169–77.
- de Verdal H, Komen H, Quillet E, Chatain B, Allal F, Benzie J. A. H, et al. (2017a). Improving feed efficiency in fish using selective breeding: a review. *Rev Aquac*. 10:833–851.
- Huntington TC, Hasan MR. Fish as feed inputs for aquaculture - practice, sustainability and implications: a global synthesis. In: Hasan MR, Halwart M, editors. *Fish as feed inputs for aquaculture: practices, sustainability and implications*. Rome: FAO: Fisheries and aquaculture technical paper; 2009. p. 1–61.
- Aubin J, Papatryphon E, Van der Werf JHJ, Chatzifotis S. Assessment of the environmental impact of carnivorous finfish production systems using life cycle assessment. *J Clean Prod*. 2009;17:354–61.
- Gaylord TG, Gatlin III DM. Dietary protein and energy modifications to maximize compensatory growth of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Aquaculture*. 2001;194:337–48.
- Guroy B, Sahin I, Kayali S, Mantoglu S, Canan B, Merrifield DL, et al. Evaluation of feed utilization and growth performance of juvenile striped catfish *Pangasianodon hypophthalmus* fed with varying inclusion levels of corn gluten meal. *Aquac Nutr*. 2013;19:258–66.
- Reigh RC, Ellis SC. Effects of dietary soybean and fish-protein ratios on growth and body-composition of red drum (*Sciaenops ocellatus*) fed isonitrogenous diets. *Aquaculture*. 1992;104:279–92.
- Cho CY, Bureau DP. A review of diet formulation strategies and feeding systems to reduce excretory and feed wastes in aquaculture. *Aquac Res*. 2001;32:349–60.
- Turchini GM, Torstensen BE, Ng W-K. Fish oil replacement in finfish nutrition. *Rev Aquac*. 2009;1:10–57.
- Emmerson DA. Commercial approaches to genetic selection for growth and feed conversion in domestic poultry. *Poult Sci*. 1997;76:1121–5.
- Henryon M, Jokumsen A, Berg P, Lund I, Pedersen PB, Olesen NJ, et al. Genetic variation for growth rate, feed conversion efficiency, and disease resistance exists within a farmed population of rainbow trout. *Aquaculture*. 2002;209:59–76.
- Kause A, Tobin D, Houlihan DF, Martin SAM, Mäntysaari EA, Ritola O, et al. Feed efficiency of rainbow trout can be improved through selection: different genetic potential on alternative diets. *J Anim Sci*. 2006;84:807–17.
- Quinton CD, Kause A, Koskela J, Ritola O. Breeding salmonids for feed efficiency in current fishmeal and future plant-based diet environment. *Genet Sel Evol*. 2007;39:431–46.
- Thodesen J, Grisdale-Helland B, Helland SJ, Gjerde B. Feed intake, growth and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*. 1999;180:237–46.

22. Ogata HY, Oku H, Murai T. Growth, feed efficiency and feed intake of offspring from selected and wild Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Aquaculture*. 2002;211:183–93.
23. Kause A, Kiessling A, Martin SAM, Houlihan D, Ruohonen K. Genetic improvement of feed conversion ratio via indirect selection against lipid deposition in farmed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaun). *Br J Nutr*. 2016;116:1656–65.
24. Saintilan R, Mérour I, Brossard L, Tribut T, Dourmad JY, Sellier P, et al. Genetics of residual feed intake in growing pigs: relationships with production traits, and nitrogen and phosphorus excretion traits. *J Anim Sci*. 2013;91:2542–54.
25. de Verdal H, Narcy A, Bastianelli D, Chapuis H, Mème N, Urvoix S, et al. Improving the efficiency of feed utilization in poultry by selection. 1. Genetic parameters of anatomy of the gastro-intestinal tract and digestive efficiency. *BMC Genet*. 2011;12:59.
26. Gjedrem T. Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. *Aquaculture*. 1983;33:51–72.
27. Grima L, Quillet E, Boujard T, Robert-Granié C, Chatain B, Mambrini M. Genetic variability in residual feed intake in rainbow trout clones and testing of indirect selection criteria. *Genet Sel Evol*. 2008;40:607–24.
28. McCarthy ID, Houlihan DF, Carter CG, Moutou K. Variation in individual food consumption rates of fish and its implications for the study of fish nutrition and physiology. *Proc Nutr Soc*. 1993;52:427–36.
29. Talbot C, Higgins PJ. A radiographic method for feeding studies on fish using metallic iron powder as a marker. *J Fish Biol*. 1983;23:211–20.
30. Kause A, Tobin D, Dobby A, Houlihan D, Martin S, Mäntysaari EA, et al. Recording strategies and selection potential of feed intake measured using the X-ray method in rainbow trout. *Genet Sel Evol*. 2006;38:389–409.
31. Quinton CD, Kause A, Ruohonen K, Koskela J. Genetic relationships of body composition and feed utilization traits in European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and implications for selective breeding in fishmeal- and soybean meal-based diet environments. *J Anim Sci*. 2007;85:3198–208.
32. de Verdal H, Mekaway W, Lind CE, Vandeputte M, Chatain B, Benzie J. Measuring individual feed efficiency and its correlations with performance traits in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture*. 2017;468:489–95.
33. Ponzoni RW, Hong Nguyen N, Khaw HL, Hamzah A, Abu Bakar KR, Yee HY. Genetic improvement of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) with special reference to the work conducted by the WorldFish center with the GIFT strain. *Rev Aquac*. 2011;3:27–41.
34. Mélard C, Baras E, Desprez D. Compensatory growth of Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. Fourth international symposium on Tilapia in Aquaculture; 1997.
35. Koch RM, Swiger LA, Chambers D, Gregory KE. Efficiency of feed use in beef cattle. *J Anim Sci*. 1963;22:486–94.
36. Lupatsch I, Kissil GW, Sklan D. Comparison of energy and protein efficiency among three fish species gilthead sea bream (*Sparus aurata*), European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and white grouper (*Epinephelus aeneus*): energy expenditure for protein and lipid deposition. *Aquaculture*. 2003;225:175–89.
37. Kovac M, Groeneveld E, Garcia-Cortez A. VCE 6 User's manual. version 6.0.2; 2008.
38. Neumaier A, Groeneveld E. Restricted maximum likelihood of covariances in sparse linear models. *Genet Sel Evol*. 1998;30:13–26.
39. Falconer DS, MacKay TFC. Introduction to quantitative genetics. 4th ed. Burnt Mill, Harlow: Longman Scientific & Technical; 1996.
40. Alanärä A, Kadri S, Paspatis M. Feeding management. In: Houlihan D, Boujard T, Jobling M, editors. Food intake in fish. Oxford: Blackwell Science Ltd Editorial Offices: Osney Mead; 2001. p. 332–53.
41. McCarthy ID, Carter CG, Houlihan DF. The effect of feeding hierarchy on individual variability in daily feeding of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaun). *J Fish Biol*. 1992;41:257–63.
42. Sanchez M-P, Chevassus B, Labbé L, Quillet E, Mambrini M. Selection for growth of brown trout (*Salmo trutta*) affects feed intake but not feed efficiency. *Aquat Living Resour*. 2001;14:41–8.
43. Clarke A, Johnston NM. Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *J Anim Ecol*. 1999;68:893–905. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00337.x>.
44. Grima L, Vandeputte M, Ruelle F, Vergnet A, Mambrini M, Chatain B. In search for indirect criteria to improve residual feed intake in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Part I: phenotypic relationship between residual feed intake and body weight variations during feed deprivation and re-feeding periods. *Aquaculture*. 2010;300:50–8.

Ready to submit your research? Choose BMC and benefit from:

- fast, convenient online submission
- thorough peer review by experienced researchers in your field
- rapid publication on acceptance
- support for research data, including large and complex data types
- gold Open Access which fosters wider collaboration and increased citations
- maximum visibility for your research: over 100M website views per year

At BMC, research is always in progress.

Learn more biomedcentral.com/submissions



PUBLICATION 4 : THE EFFECTS OF FEED RESTRICTION AND ISOLATED OR GROUP REARING ON THE MEASUREMENT OF INDIVIDUAL FEED INTAKE AND ESTIMATION OF FEED CONVERSION RATIO IN JUVENILE NILE TILAPIA (*OREOCHROMIS NILOTICUS*) FOR SELECTIVE BREEDING PURPOSES (2020 – *FRONTIERS IN GENETICS*, 11: 596521)



The Effects of Feed Restriction and Isolated or Group Rearing on the Measurement of Individual Feed Intake and Estimation of Feed Conversion Ratio in Juvenile Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) for Selective Breeding Purposes

OPEN ACCESS

Edited by:

Nguyen Hong Nguyen,
University of the Sunshine
Coast, Australia

Reviewed by:

Marie Lillehammer,
Norwegian Institute of Food, Fisheries
and Aquaculture Research
(Nofima), Norway

Ali Ali,

University of Maryland, College Park,
United States
Gareth Frank Difford,
Norwegian Institute of Food, Fisheries
and Aquaculture Research
(Nofima), Norway

*Correspondence:

Hugues de Verdal
hugues.de_verdal@cirad.fr

Specialty section:

This article was submitted to
Livestock Genomics,
a section of the journal
Frontiers in Genetics

Received: 19 August 2020

Accepted: 18 December 2020

Published: 15 January 2021

Citation:

Rodde C, Vandeputte M, Trinh TQ,
Douchet V, Canonne M, Benzie JAH
and de Verdal H (2021) The Effects of
Feed Restriction and Isolated or
Group Rearing on the Measurement of
Individual Feed Intake and Estimation
of Feed Conversion Ratio in Juvenile
Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) for
Selective Breeding Purposes.
Front. Genet. 11:596521.
doi: 10.3389/fgene.2020.596521

Charles Rodde^{1,2,3,4}, Marc Vandeputte^{4,5}, Trong Quoc Trinh³, Vincent Douchet^{1,2},
Marc Canonne^{1,2}, John A. H. Benzie^{3,6} and Hugues de Verdal^{1,2*}

¹ CIRAD, UMR ISEM, Montpellier, France, ² ISEM, Université Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France, ³ WorldFish, Bayan Lepas, Malaysia, ⁴ MARBEC, CNRS, Ifremer, IRD, University of Montpellier, Montpellier, France, ⁵ Université Paris-Saclay, INRAE, AgroParisTech, GABI, Jouy-en-Josas, France, ⁶ School of Biological, Earth and Environmental Sciences, University College Cork, Cork, Ireland

Accurately measuring the phenotype at the individual level is critical to the success of selective breeding programs. Feed efficiency is a key sustainability trait and is typically approached through feed conversion ratio (FCR). This requires measurements of body weight gain (BWG) and feed intake (FI), the latter being technically challenging in fish. We assessed two of the principal methods for measuring feed intake in fish over consecutive days: (1) group rearing 10 fish per group and video recording the meals and (2) rearing fish individually on a restricted ration. Juvenile Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) from the Genetically Improved Farmed Tilapia (GIFT) strain and the Cirad strain were entered into the study (128 GIFT and 109 Cirad). The GIFT strain were reared over three consecutive periods of 7 days each under different feeding, recording, and rearing scenarios (i) in groups fed an optimal ration (g100) or (ii) fed a 50% restricted ration (g50) both with video records of all meals and (iii) reared in isolation and fed a 50% restrictive ration. The Cirad strain were tested similarly but only for scenarios (i) and (iii). All fish were fed twice daily with a calculated ration. Correlations showed the same trends for the GIFT and the Cirad strains. For the GIFT strain, correlations were positive and significant for BWG and FI measured in scenarios (i) and (ii), 0.49 and 0.63, respectively, and FI measured in scenarios (i) and (iii) (0.50) but not for BWG measured in scenarios (i) and (iii) (0.29, NS). The phenotypic correlation estimated for FCR between scenarios (i) and (ii) with fish fed an optimal or a 50% restricted ration was low and not significant (0.22). Feed Conversion Ratio for GIFT fish reared in groups or in isolation and fed with a restricted ration [scenarios (ii) and (iii)] were not significantly correlated either. Social interactions between fish, potentially impacting their efficiency, may explain the results. Therefore, selective breeding programs seeking to improve feed efficiency will need to carefully

plan the feeding rate and the rearing system used to estimate FCR in order to optimize selection for the targeted production system.

Keywords: feed efficiency, individual rearing, group rearing, fish, video analyses, feed intake

INTRODUCTION

In aquaculture, feed represents 30–70% of farm costs (Doupé and Lymbery, 2004; de Verdal et al., 2018a) and is the primary expenditure of intensive fish farming (Rana et al., 2009). Several ways have been investigated to improve the use of feed by fish, including nutrition (Reigh and Ellis, 1992; Gaylord and Gatlin, 2001; Yao et al., 2014), husbandry (Alanärä, 1996; Imsland et al., 2005; Yilmaz and Arabaci, 2010), and genetics (Kause et al., 2006b; de Verdal et al., 2018b; Knap and Kause, 2018; Besson et al., 2020). While nutrition and husbandry have been widely studied and applied in production, genetic approaches need more investigation to enable practical implementation. A selective breeding program to improve feed efficiency typically involves recording of feed intake (FI) which has to be accurately measured at the individual level in order to calculate feed conversion ratio (FCR) which is the ratio between the feed consumed by a fish and its growth during the same period of time [FCR = feed intake/body weight gain (BWG)]. This is particularly challenging for fish as they are reared in water and generally in large groups. The most commonly used method of the few developed to date has been the X-ray method. This uses radio-opaque glass beads included in the feed pellets allowing an assessment of how much feed the fish have ingested (Talbot and Higgins, 1983; McCarthy et al., 1993; Jobling et al., 2001; Silverstein et al., 2001; Kause et al., 2006a; Grima et al., 2008). However, while this method is accurate to monitor feed intake in a one specific meal, the repeatability of FI measurement is relatively low (Kause et al., 2006a; Grima et al., 2008) and it is not possible to measure FI of several consecutive meals due to the recovery time needed between two measurements. In genetic studies, even with repeated measurements (five measurements at 2 weeks intervals), heritability of FCR remains low (<0.07) in whitefish, suggesting the existence of significant residual environmental variance (Quinton et al., 2007).

As the FI of an individual fish in consecutive days is highly variable (Jobling and Koskela, 1996; de Verdal et al., 2017), the ideal method to measure individual feed efficiency should allow the measurement of FI over several consecutive days, so that amount of feed eaten by a fish over a period where it achieves significant growth is known with a high accuracy.

Recently, two alternative methods have been developed which can be upscaled to meet the needs of recording hundreds of individuals for genetic studies and which overcome the constraints of between day variability in feed intake. The first one is individual rearing of fish in aquaria fed a known restricted feed ration, combined with precise daily counting of uneaten pellets (Besson et al., 2019). Using this method, fish can be reared for a few weeks or months, and FI can be measured accurately over a long period of time. An important aspect of this method is that fish are fed under a restricted ration, leading to a strong

correlation of FCR with growth as individuals cannot express their own variability for satiety level (Henryon et al., 2002). This can be an advantage, as simple selection for growth under restricted feeding can lead to improvement in feed efficiency, which are suggested in fish (Besson et al., 2019) and well-proven in rabbits and pigs (Nguyen et al., 2005; Drouilhet et al., 2016). Another advantage of restricted feeding is that the amount of uneaten pellets to be removed and counted every day is reduced compared to what would happen under satiation feeding, making the workload more compatible with the evaluation of hundreds of fish (Besson et al., 2019). However, restricted feeding may be problematic because the FCR expressed in this condition may differ from that under satiation feeding. Also, as fish are reared in isolation, they lose all the social interactions between each other, and this can have a high impact on performance.

The second method, developed some time ago (see review by Jobling et al., 2001) and adapted to genetic studies by de Verdal et al. (2017) consists of rearing small groups of fish in aquaria (ten to 15 fish together) and to video-record all the meals, pellets being provided one by one in several different places in the aquarium to reduce competition between fish. Using this methodology and having a visible identification of all the fish in the aquarium, it is possible to count the number of pellets eaten by each individual fish, and consequently, to estimate their feed intake. Measurement of FI using this method is accurate, the feed ration can be optimal (no need for any restriction), it permits social interactions between the fish during all the rearing period, but it is time-consuming, as it is necessary to analyse all the videos of all the meals.

When used with family designs in fish, both methods produced comparable heritability estimates: 0.47 for FCR in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) with the isolation method using restricted ration and genomic information (Besson et al., 2019), and 0.32 for FCR in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) with the video method using pedigree information (de Verdal et al., 2018b). However, these two methods (isolation with a restricted feed ration vs. in groups with an optimal feed ration) have very different approaches. There is presently no evidence of correlations between feed efficiency traits measured on the same fish with these two methods, which although tedious, have the potential to be used for selective breeding of more efficient fish. As an example, using another feed efficiency trait, the residual feed intake (RFI), Silverstein (2006) found a significant correlation at family level between RFI of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) reared individually and RFI of fish reared in groups. He also detected differences among families for FI, growth, and RFI when fish were fed *ad-libitum* but not when fed a restricted ration. Besson et al. (2019) found a moderate but non-significant correlation between individual growth of European sea bass under restricted ration measured in isolated fish with growth of the same fish reared in groups

under satiation. However, they found a relationship between individual FCR in fish reared in isolation with a restricted ration and subsequent *ad libitum* FCR in groups formed of the same fish. Given these variable results, it is important to determine whether both methods lead to similar FCR estimations or not, in order to help choose the most relevant methodology to set up selective breeding programs to improve feed efficiency.

The aim of the present study was to perform a comparison of data for traits relating to feed efficiency collected from Nile tilapia fed under different regimes, and to assess whether or not correlations were significant using different approaches. Growth, FI and FCR of individual Nile tilapia were compared when the same fish were held in small groups and fed either an optimal or restricted ration (half of the optimal ration), with FI being monitored using video-recording. Data collected from group-reared fish were also compared with those from the same fish reared in isolation on the same restricted ration, thereby testing the effects of group- and individual-rearing. Fish were reared over three consecutive periods of 7 days each under different feeding, recording and rearing scenarios: (i) in groups fed an optimal ration (g100) or (ii) fed a 50% restricted ration (g50), both with video recordings of all meals, and (iii) reared in isolation and fed a 50% restrictive ration. These comparisons were carried out in Malaysia on the Genetically Improved Farmed Tilapia (GIFT) strain, selected for 18 generations on growth by WorldFish (Ponzoni et al., 2011). The data from groups fed an optimal ration and from fish reared in isolation on a restricted ration were compared also in France in a second tilapia strain named “Cirad strain.” This additional test of the Cirad strain, which to our knowledge has not been selected for growth, provided a replication study to better assess the generality of the observations with the combination of a different strain (GIFT vs. Cirad), a different feed (Cargill vs. le Gouessant) and a different experimental countries (Malaysia vs. France).

MATERIALS AND METHODS

Ethics Statement

This study utilized phenotypic data collected as part of the GIFT selective breeding program managed by WorldFish at Jitra, Kedah State, Malaysia (6°15'32"N; 100°25'47"E). All fish in the GIFT breeding population are managed in accordance with the Guiding Principles of the Animal Care, Welfare and Ethics Policy of the WorldFish including the “3-Rs” rule. Regarding the Cirad strain, this part of the study was carried out in accordance with the recommendations of Directive 2010-63-EU on the protection of animals used for scientific purposes. The protocols were approved by C2EA-36 (“Comité d’Éthique en Expérimentation Animale Languedoc-Roussillon”) under authorization APAFis n° 2017112215278675 #12552 v4.

Origin and Rearing of the Fish

The study was carried out on two distinct populations (GIFT and Cirad) in two different countries (Malaysia and France). The GIFT strain of Nile tilapia was selected for growth using a fully pedigreed design for 18 generations (Ponzoni et al., 2011). The families were produced by natural spawning from the 4th

March to the 4th of April 2019 at the WorldFish Research station in Jitra, Kedah State, Malaysia (6°15'32"N; 100°25'47"E). The experiment was performed on 200 individuals from five families (40 fish per family) from the 10th of June to the 22nd of July 2019. After hatching, each family was reared in different hapas in the same pond and transferred to 1,500 L holding tanks (3 × 1 × 0.5 m) at 110 days post-hatching (dph). All the fish were injected with a Passive Integrated Transponder tag (PIT-tag, Trovan®) between 53 and 84 dph (around 10g of BW). Fish from each family were sorted according to their body weight to make four homogeneous groups of ten fish which were randomly put into four plastic aquaria of 60 L (61 × 30 × 33 cm). In total, 20 aquariums with ten fish in each were used. After anesthesia with clove oil (0.5 mL per liter of water), each fish was tagged in the dorsal muscle with two colored T-bar tags (Avery Dennison tags, 25 mm), one tag on each side of the body, using an Avery Dennison Mark III pistol Grip tool. This allowed each fish to be uniquely and individually identified by one color of tag within an aquarium regardless of which side of the body was shown and video recorded. Commercial pelleted feed (Cargill®, “Starter tilapia 6113”) with 34% of crude proteins, 5% of crude fat, 5% of crude fiber, and 12% of moisture was used to feed the fish during the whole experiment. Daily water temperature ranged from 28 to 30°C depending on the hour of measurement.

The Cirad strain of Nile tilapia was derived from a cross between Cirad-IRD females, originally from Egypt, kept in Cirad-IRD facility (Montpellier, France) for several generations and from males sold by FishGen (UK) in 2018 and kept in Cirad facilities in Palavas-les-Flots (France). This new cross was called “Cirad strain” to simplify the nomenclature for the present study. For this experiment, 320 fish from 16 families (20 fish per family) hatched from the 5th to the 26th of July 2019 were used. After hatching, each family was kept isolated until the end of the experiment. When fish reached on average 10g of BW, fish from each family were spread into two 38 L aquaria (10 fish per aquarium). After anesthesia with clove oil, each fish was tagged into the dorsal muscle with two colored T-bar tags (Avery Dennison tags, 25 mm), one tag on each side of the body, using an Avery Dennison Mark III pistol Grip tool. Each fish within an aquarium was tagged with an exclusive color to identify each fish individually regardless of which side of the body was shown and video recorded. Fish were fed a commercial pelleted feed (Le Gouessant, “Tilapia Starter Flot 1,” and “Tilapia Starter Flot 2”) with 38% of crude proteins, 8% of crude fat, 3.9% of crude fiber, and 7% of moisture during the whole experiment. Water temperature was maintained at 28°C during the whole experiment.

Experimental Design and Trait Measurements

The experimental design is summarized in **Figure 1**. The experiment consisted of three periods of FI measurement, and consequently, three FCR measurement periods: (i) individual FI measured in groups (ten fish per group) with an optimal feed ration (coded g100), (ii) individual FI measured in groups (10 fish per group) on the same fish as (i) with half of the optimal feed

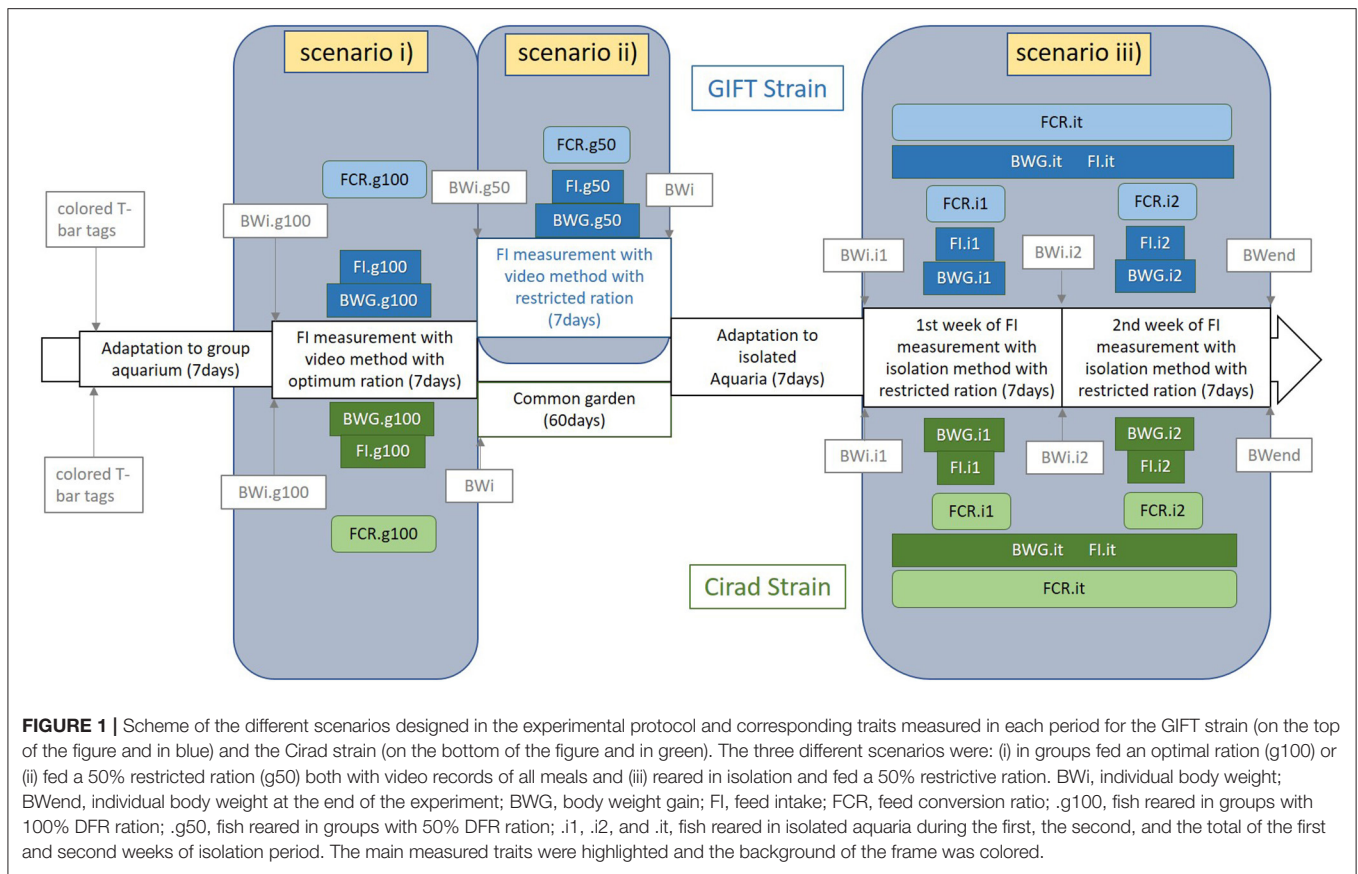


FIGURE 1 | Scheme of the different scenarios designed in the experimental protocol and corresponding traits measured in each period for the GIFT strain (on the top of the figure and in blue) and the Cirad strain (on the bottom of the figure and in green). The three different scenarios were: (i) in groups fed an optimal ration (g100) or (ii) fed a 50% restricted ration (g50) both with video records of all meals and (iii) reared in isolation and fed a 50% restrictive ration. BWi, individual body weight; BWend, individual body weight at the end of the experiment; BWG, body weight gain; FI, feed intake; FCR, feed conversion ratio; .g100, fish reared in groups with 100% DFR ration; .g50, fish reared in groups with 50% DFR ration; .i1, .i2, and .it, fish reared in isolated aquaria during the first, the second, and the total of the first and second weeks of isolation period. The main measured traits were highlighted and the background of the frame was colored.

ration (coded g50), (iii) individual FI measured in isolation on the same fish as (i) and (ii) with half of the optimal feed ration (coded i1, i2, and it for the first week of this period, the second week of this period and both weeks of this period together, respectively). In periods (i) and (ii), all the meals were video recorded. Fish were not measured in isolation with the optimal ration as they may waste too many pellets to allow precise counting, and the accuracy of the exact FI would thus be questionable. All fish were anesthetized with clove oil (0.5 mL per liter of water) when weighed during the course of the experiment. No sign of stress or abnormal behavior was seen during the experiment except the stress due to the normal fish interactions.

After 7 days of adaptation to group aquaria, all the individual fish were anesthetized and weighed (BWi.g100). In the first period of FI measurement fish were reared as previously described by de Verdal et al. (2017). To summarize, fish were fed twice a day with a 100% daily feed ration (DFR, in percentage of body weight) except the weighing day when they were not fed. The DFR was calculated based on the formula published by Mélard et al. (1997): $DFR = 14.23 \times BW^{-0.322}$ with BW the body weight of each fish (in g) at the beginning of each period (BWi.g100, BWi.g50, BWi.i1, and BWi.i2 were used to calculate the DFR used during the g100, g50, i1, and i2 periods, respectively, Figure 1). As different experimenters were involved in the feeding process, a calculated ration was preferred to an “*ad-libitum*” ration, which is less repeatable from one experimenter to

another. This calculated ration was also useful to ensure that the same maximal feed ration was given at every meal. The DFR was equally shared for each of the two daily meals. Feed was given using two pipes going to the aquarium, allowing a reduction of stress since the fish did not see the experimenter when given the feed. Frequently, fish did not eat the entire DFR and the choice was made to stop the meal when a few pellets remained uneaten after ~1 min (corresponding actually to an *ad-libitum* ration). Uneaten pellets were removed from the aquarium using a small net.

All the meals were recorded by video for FI.g100 and FCR.g100 estimations. At the end of this first period of 7 days (12 meals), fish were anesthetized and weighed (BWi.g50) and the individual growth during that period ($BWG.g100 = BWi.g50 - BWi.g100$) was calculated.

In the second period of FI measurement of 7 days (12 meals) in groups, fish were fed a restricted ration (calculated as 50% of the DFR using the previously mentioned equation) to estimate the impact of a restricted ration compared to an optimal ration on FCR. As during the 100% DFR period, all the meals were video-recorded to count the number of pellets eaten by each individual fish and estimate FI.g50. At the end of this second period of 7 days (12 meals), fish were anesthetized and weighed, allowing calculation of BWG.g50 and estimation of FCR.g50.

Before the beginning of the third period, the 200 fish were randomly distributed into 200 10 L isolated aquaria and

adapted for 7 days to this new individual rearing system. Each fish was able to see the fish in neighboring tanks. The third period consisted of 2 consecutive weeks with the same experimental protocol. All the fish were anesthetized and weighed at the beginning and the end of each week (BW_{i.i1}, BW_{i.i2}, and BW_{end}), allowing calculation of BWG_{i1} and BWG_{i2}. Fish were fed twice a day (except on the day of weighing) with 50% DFR, as in the second period. The DFR was updated every week for each fish. Feed for each individual fish was weighed accurately every day and the uneaten pellets were counted and removed from the aquaria at least 2 h after the last meal of the day. The uneaten feed weight was estimated assuming that all pellets had the same weight (16.2 ± 1.8 mg), and FI_{i1} and FI_{i2} were calculated for each week. Knowing the BWG and FI for both periods, it was possible to estimate FCR_{i1} and FCR_{i2} for the first and the second weeks of this third period of the experiment. To reduce the effects of FI fluctuations from 1 week to another, both weeks were combined and global estimations were done for BWG_{it}, FI_{it}, and FCR_{it}.

The same measurements were performed on the Cirad strain, except the measurement of FI in groups with restricted ration which was not performed due to logistical reasons (i.e., limited infrastructure availability), with the experiment undertaken from the 8th of October 2019 to the 16th of December 2019. The experiment was performed as described for the GIFT strain except that fish were fed 13 meals during the group period (an extra-meal was given the afternoon after weighing the fish). From the 320 fish measured in groups, a total of 133 randomly drawn fish were kept and measured for FI in isolation and were included in the analyses. Due to the limited number of aquariums available, fish were measured in three distinct batches (around 50 fish per batch). The experimental protocol for each batch was similar and the batch effect was not significant whatever the considered trait and consequently, was not included in the present analyses. In the meantime, fish were identified with a passive integrated transponder tag (PIT-tag, Biolog-id[®]) and reared in a common garden environment in four 300 L tanks for 5–6 weeks.

In both experiments, the number of fish was not sufficient to perform a genetic study, so the aim was to assess the phenotypic correlations between the measurement methods. The weekly FI was the sum of all the daily FI of the week. Mortality was recorded daily and the feed ration changed accordingly during the group rearing periods and dead fish data were removed for all analyses. Body weight gain (BWG) was calculated as the difference between the body weight of each fish at the end and at the beginning of the week. The feed conversion ratio (FCR) was calculated as the ratio between FI and BWG ($FCR = FI/BWG$), the most efficient fish being the fish showing the smallest FCR values.

The Kinovea 0.8.15 software (Copyright © 2006–2011—Joan Charmant & Contrib.) was used to analyse the videos of the meals and to count for the number of pellets eaten by each fish when reared in groups.

Statistical Analyses

All statistical analyses were performed using the R software (R Development Core Team, 2018). Negative FCR (35 out of the

1,187 FCR measurements in total) values were not included in the statistical analysis. Outliers were highlighted using the `boxplot.stats` function of the R package “stats” (R Development Core Team, 2018) and were not included in the analyses. After checking with the Shapiro-Wilk test, data for several traits (mainly FCR) were not normally distributed even after several transformations and consequently, non-parametric tests were preferred for the data analyses. Wilcoxon tests were used to analyse the block effects (including the strain, experimental protocol, and feed used) when the same traits were measured in both conditions, to assess the consistency of the results. Spearman correlations between traits were estimated using the R package “psych” (Revelle, 2015).

RESULTS

Basic Statistics

The Nile tilapia used in this study were at the juvenile stage (**Table 1**), with initial BW (BW_{i.g100}) on average of 10.3 ± 2.6 and 11.2 ± 3.3 g for the GIFT and Cirad strain, respectively. The Cirad fish at the beginning of the isolation period were heavier than the GIFT fish (on average a difference of 4.2 g between both strains). The coefficient of variation of body weight was slightly higher for the Cirad strain (ranged from 27.5 to 41.0%) than for the GIFT strain (ranged from 23.0 to 26.9%, **Table 1**). The number of individuals in each family (from 1 to 28) and the number of families (five and 16 for the GIFT and the Cirad strain, respectively) were too small to consider this family level as relevant for the present analyses.

The GIFT Strain

During the restricted feeding period in groups, the BWG of GIFT fish was reduced and was to 37.3% of that of the same fish fed an optimal ration (**Table 1**). Feed intake during this restricted period was only reduced to 58.6% of the value observed with 100%DFR (from 3.48 to 2.04 g). Thus, FCR was lower in fish fed 100% DFR than in fish fed with 50% DFR. Interestingly, the coefficient of variation of BWG and FCR was higher when fish were fed under restriction than with an optimal ration (**Table 1**). Isolated GIFT fish showed similar growth, BWG, FI, and FCR during the first and the second week of measurement (**Table 1**). The coefficient of variation of BWG, FI and FCR was lower when fish were reared in isolation (ranged from 15.9 to 22.0%) than when they were reared in groups (from 26.5 to 52.7%).

The Cirad Strain

Because of the limited time infrastructure was available with the Cirad strain, it was only possible to compare FCR measured in groups with 100% DFR and in isolation. Therefore, we could not assess the specific effects of social interactions and feed ration on FCR but the comparison of the main results can be used to assess the replicability of some results with another strain and a different rearing protocol. Cirad strain fish reared in groups (on the optimal ration) had a lower FCR than in isolation (**Table 1**). It is interesting to note that whatever the trait, similar to the GIFT fish, coefficients of variation were higher when fish were reared in groups than they were in isolation.

TABLE 1 | Basic statistics: mean \pm standard deviation, minimum, maximum, and coefficient of variation (CV) of all the traits measured during the experiment for the GIFT and the Cirad strain, and the *p*-value of the block effect calculated using Wilcoxon tests.

	GIFT strain				CIRAD strain				Block effect
	Mean \pm SD	Min	Max	CV	Mean \pm SD	Min	Max	CV	
BWi.g100	10.3 \pm 2.60	5.20	16.5	24.7	11.2 \pm 3.31	6.04	18.70	27.5	0.040
BWi.g50	14.6 \pm 4.18	6.30	23.7	26.9
BWi.i1	21.1 \pm 5.84	10.7	33.3	24.6	25.3 \pm 10.6	9.98	54.9	4.00	0.007
BWi.i2	23.7 \pm 6.01	12.5	36.3	23.0	29.1 \pm 11.3	12.6	60.8	38.1	0.0004
BWG.g100	4.29 \pm 1.64	1.10	8.30	37.0	3.03 \pm 1.28	0.80	6.26	41.9	<0.0001
BWG.g50	1.60 \pm 0.87	0.30	4.00	52.3
BWG.i1	2.97 \pm 0.68	1.55	4.67	22.0	3.80 \pm 0.99	1.69	6.47	25.7	<0.0001
BWG.i2	2.58 \pm 0.54	1.30	3.95	19.6	4.22 \pm 1.25	1.72	7.50	29.5	<0.0001
BWG.it	5.55 \pm 1.07	2.85	7.91	18.4	8.02 \pm 1.98	3.84	12.5	24.6	<0.0001
FI.g100	3.48 \pm 0.97	1.50	5.87	26.5	2.27 \pm 0.76	1.04	3.90	32.6	<0.0001
FI.g50	2.04 \pm 0.61	0.91	3.64	28.2
FI.i1	3.02 \pm 0.62	1.80	4.16	18.0	3.75 \pm 1.07	2.03	6.45	28.0	<0.0001
FI.i2	3.35 \pm 0.62	2.12	4.60	16.8	4.13 \pm 1.10	2.37	6.92	25.9	<0.0001
FI.it	6.37 \pm 1.22	3.92	8.76	17.4	7.87 \pm 2.15	4.40	13.4	26.9	<0.0001
FCR.g100	0.87 \pm 0.26	0.39	1.88	28.7	0.81 \pm 0.22	0.40	1.44	27.5	0.041
FCR.g50	1.60 \pm 0.86	0.48	4.00	52.7
FCR.i1	1.04 \pm 0.20	0.68	1.59	18.9	1.00 \pm 0.23	0.61	1.65	22.1	0.050
FCR.i2	1.33 \pm 0.26	0.90	2.15	19.8	1.01 \pm 0.18	0.67	1.48	17.8	<0.0001
FCR.it	1.16 \pm 0.19	0.81	1.75	15.9	0.99 \pm 0.14	0.73	1.32	13.9	<0.0001

BWi, individual body weight; BWG, body weight gain; FI, feed intake; FCR, feed conversion ratio; .g100, fish reared in groups with 100% DFR ration; .g50, fish reared in groups with 50% DFR ration; .i1, .i2, and .it, fish reared in isolated aquaria during the first, the second, and the total of the first and second week of isolation period; ne, non-estimable.

Block Effect

The block effect, estimated using Wilcoxon tests (including the strain, site, experimental protocol and feed used) was always significant. Fish from Cirad strain were 8.7% bigger at the beginning of the group rearing period, and 19.9% heavier at the beginning of the isolated period than those of the GIFT strain (Table 1). The coefficients of variation of BWG and FI were higher for the Cirad strain than for the GIFT strain (Table 1).

Phenotypic Correlations

The details of the phenotypic correlations between the traits measured at all periods are presented in Table 2. The first question raised in this study was the impact of feed restriction on FCR in groups, which could only be estimated on the GIFT strain, as only those fish were subjected to a restricted feeding period in group rearing (Figure 2). The correlation between FCR.g100 and FCR.g50 was low and not significant (0.22) as illustrated in Figure 2. However, correlations were positive and significant, although not very high, between BWG.g100 and BWG.g50 (0.49) and between FI.g100 and FI.g50 (0.63).

The second question raised was whether FCR measured in groups was correlated with FCR measured on isolated fish. This was done on the GIFT strain only with restricted ration (Table 2 and Figure 3). The correlations between FCRs measured in groups with restricted feeding (FCR.g50) and FCRs measured in isolation (FCR.i1, FCR.i2, and FCR.it) were low, negative

(from -0.13 to -0.08) and not significant (Table 2). Here again, positive and significant correlations were seen between FI.g50 and FI.it (0.50) but this time not between BWG.g50 and BWG.it (0.29, NS). Comparison between fish reared in groups fed with an optimal ration (video method) and fish reared in isolation and fed with a 50% restricted ration (isolation method) was possible both for the Cirad and for the GIFT strain (Figure 4). In both strains, BWG.g100 and BWG.it were significantly correlated (0.54 in the Cirad strain, 0.36 in the GIFT strain), as well as FI.g100 and FI.it (0.71 in the GIFT strain, 0.50 in the Cirad strain). Additionally, BWG was significantly correlated to FI in both periods, with higher correlations for the GIFT strain (0.85) than for the Cirad strain (0.52, Table 2). Here again, FCRs measured in groups with optimal ration and in isolation with restricted ration were not significantly correlated (correlations of -0.17 and -0.18 for GIFT and Cirad strain, respectively).

DISCUSSION

In selective breeding programs, it is essential to measure accurately the trait under selection. No method is available to accurately measure the individual FI of fish reared in large groups (in tanks or ponds) during several consecutive days. The only two methods employed to date for genetic studies to precisely measure the individual FI of many fish during several consecutive

TABLE 2 | Phenotypic correlation between all the measured traits.

		BWG					FI					FCR				
		g100	g50	i1	i2	it	g100	g50	i1	i2	it	g100	g50	i1	i2	it
BWG	g100		0.49	0.56	0.34	0.54	0.73	0.54	0.85	0.85	0.85	-0.65	-0.25	0.19	0.42	0.35
	g50	.		0.30	0.18	0.29	0.40	0.59	0.57	0.56	0.56	-0.26	-0.85	0.17	0.28	0.25
	i1	0.40	.		0.54	0.91	0.49	0.24	0.61	0.69	0.65	-0.29	-0.23	-0.55	0.06	-0.32
	i2	0.25	.	0.56		0.83	0.27	0.08	0.39	0.43	0.41	-0.25	-0.15	-0.24	-0.60	-0.48
	it	0.36	.	0.85	0.90		0.44	0.21	0.59	0.66	0.63	-0.33	-0.23	-0.47	-0.24	-0.44
FI	g100	0.79	.	0.42	0.25	0.35		0.63	0.70	0.71	0.71	0.00	-0.10	0.11	0.36	0.26
	g50	0.50	0.49	0.50	-0.11	-0.11	0.16	0.33	0.28	
	i1	0.51	.	0.70	0.81	0.86	0.49	.		0.99	1.00	-0.46	-0.37	0.27	0.44	0.41
	i2	0.52	.	0.74	0.81	0.87	0.50	.	1.00		1.00	-0.46	-0.37	0.18	0.42	0.33
	it	0.52	.	0.72	0.81	0.86	0.50	.	1.00	1.00		-0.46	-0.37	0.22	0.43	0.37
FCR	g100	-0.66	.	-0.09	-0.08	-0.11	-0.10	.	-0.22	-0.22	-0.22		0.22	-0.17	-0.20	-0.22
	g50			-0.08	-0.13	-0.12
	i1	0.20	.	-0.22	0.39	0.14	0.16	.	0.50	0.45	0.47	-0.18	.		0.41	0.86
	i2	0.31	.	0.12	-0.49	-0.25	0.30	.	0.07	0.08	0.08	-0.15	.	0.00		0.80
	it	0.35	.	-0.11	-0.05	-0.08	0.29	.	0.41	0.37	0.39	-0.24	.		0.73	0.65

GIFT strain correlations are above the diagonal, and Cirad strain correlations are below the diagonal. Bold values are significantly different from zero. BWG, body weight gain; FI, feed intake; FCR, feed conversion ratio; .g100, fish reared in groups with 100% DFR ration; .g50, fish reared in groups with 50% DFR ration; .i1, .i2, and .it, fish reared in isolated aquaria during the first, the second, and the total of the first and second week of isolation period.

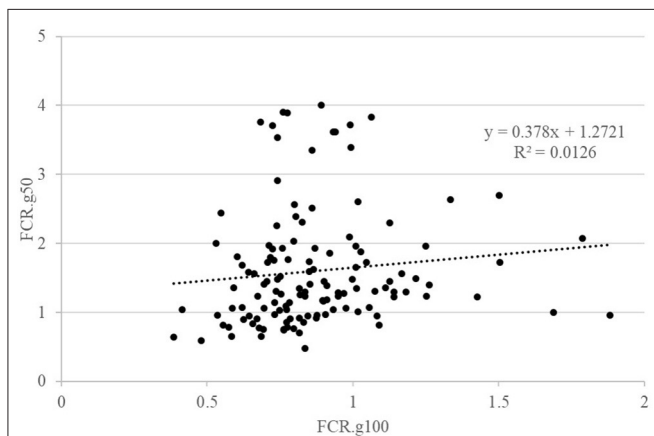


FIGURE 2 | Relations between FCR when fish were reared in groups and fed with either an optimal feed ration (g100) or a 50% restricted ration (g50). Each point is representing data for one fish.

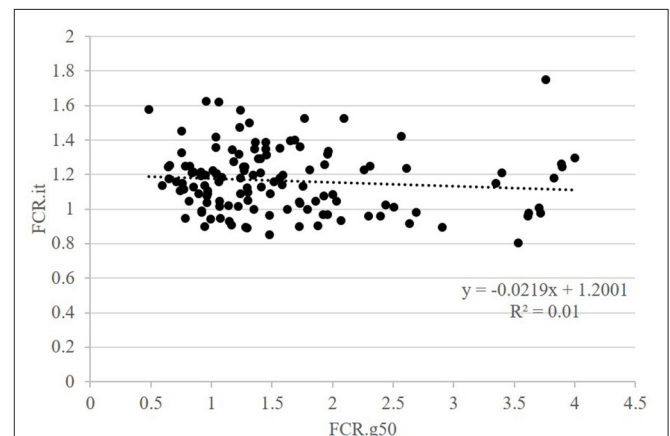


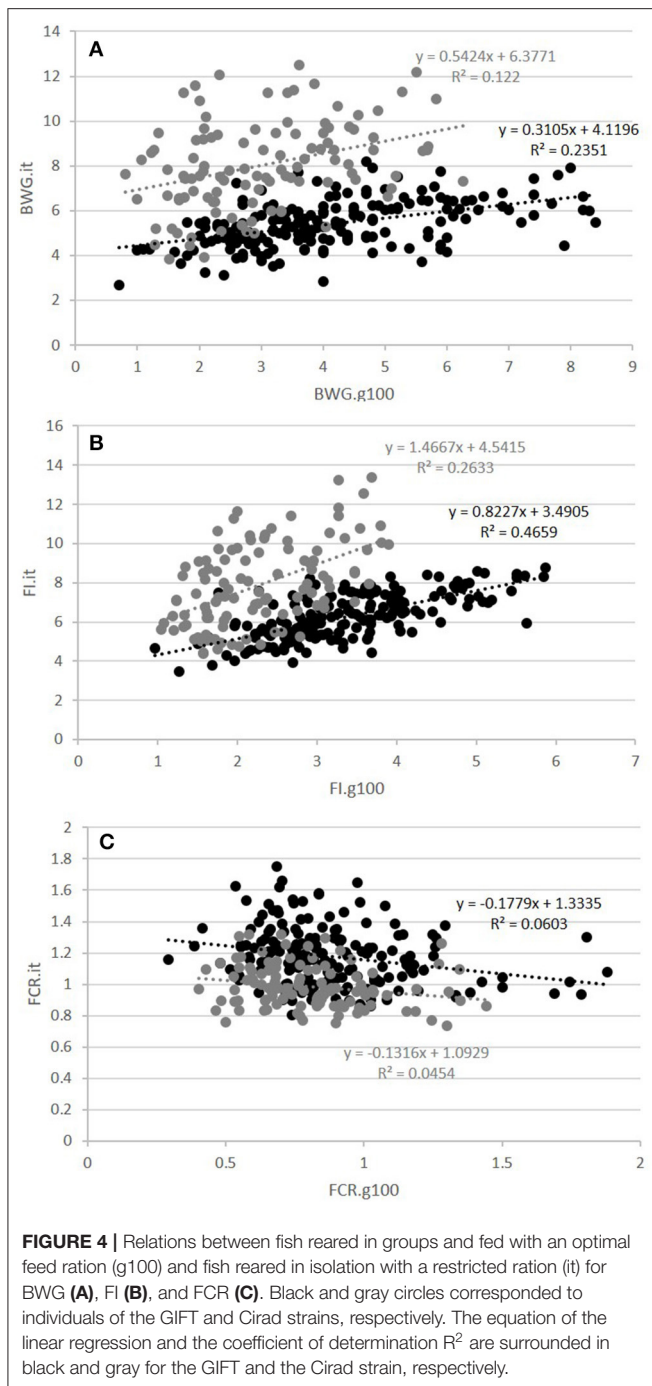
FIGURE 3 | Relations between FCR when fish were fed a restricted feed and reared in groups (g50) or in isolation (it). Data for GIFT only. Each point is representing data for one fish.

days are group rearing with video-recording of all the meals and *a posteriori* analysis of all the videos (de Verdal et al., 2017) or individual rearing with a restricted ration (Besson et al., 2019). The objectives of the present study were to assess the impact of ration level (100% DFR or 50% DFR) and of the rearing system (group rearing or isolation) on FCR, trait commonly used to assess feed efficiency.

Impact of Feed Restriction

Growth and FI were significantly and positively correlated when measured in groups with an optimal or a restricted ration. However, FCRs measured in both conditions were poorly to moderately correlated (0.22), and the correlation was not

significantly different from zero. Consequently, in groups, the most efficient fish fed with an optimal ration were not always the most efficient fish when fed with a restricted ration. Using group measurements in rainbow trout, Azevedo et al. (1998) and Rasmussen and Ostensfeld (2000) found a restricted feed ration had a significant effect on growth (fish under the restricted ration growing less than under high ration) but did not impact feed efficiency. In the present experiment, BWG and FCR in group reared fish were more variable when fish were fed with 50% DFR (CV = 52.3 and 52.7%, respectively) than when fish were fed with 100% DFR (CV = 37.0 and 28.7%, respectively) but the CV of FI did not change between these two periods. Using X-Ray methodology, Jobling and Koskela (1996) showed



a similar increase in the CV of BWG under restricted feeding in rainbow trout, which in their case was also accompanied by an increase in the CV of FI. They attributed this to an increase of the social interaction when feed is restricted, which could also partly be the case here, although no increased variability in FI was seen. With fish fed an optimal ration, de Verdal et al. (2019) did not find any correlations between agonistic behavior and growth and feed efficiency. However, it can be hypothesized that agonistic behaviors were exacerbated under restricted diets, and

consequently some fish will lose more energy to deal with these social interactions than others.

In rabbits and pigs selection for growth using a restricted feed ration was shown to improve feed efficiency of their progenies even when they were held in conditions where they were fed to satiety (Nguyen et al., 2005; Drouilhet et al., 2016). The proposed explanation of these results is that higher growth under a restricted diet is due to lower maintenance requirements, which is also beneficial for animals fed to satiety. The maintenance requirements of fish, as poikilotherms, cannot be easily compared to those of warm blooded livestock species, which may explain some differences observed between fish and livestock. In the present study, the phenotypic correlations were high (as in livestock species) between BWG.g50 and FCR.g50, but not between BWG.g50 and FCR.g100, indicating that selection for growth under restricted feeding in groups was unlikely to improve feed efficiency in fish fed to satiety. In rainbow trout, it was shown that feeding a restricted ration created social hierarchies in the tanks, leading to some fish consistently eating a larger or smaller share of the ration given, which was less the case under satiety (McCarthy et al., 1992; Jobling and Koskela, 1996). Then, it seems reasonable not to select fish for growth under restricted feeding in groups to improve feed efficiency. Nevertheless, our results were based only on phenotypic correlations, which can influence conclusions considerably. Firm conclusions on this issue will require the estimation of genetic correlations, but using a much larger number of fish.

Impact of the Social Interactions

Individual rearing systems remove all the direct social interactions between fish whereas clear social interactions were seen in videos of group reared fish, including an extensive repertoire of agonistic behaviors between fish (de Verdal et al., 2019). There were no significant correlations between FCR of GIFT strain reared under restricted ration when measured in groups (g50) or in isolation (i1, i2, or it). Using exactly the same experimental setting up with the video analyses method, de Verdal et al. (2019) noted that neither the amount of agonistic behaviors nor the hierarchy measured outside the meals in Nile tilapia were significantly correlated with feed efficiency when fish were fed with 100% DFR. These results would suggest there should be limited or no effects of social interactions. However, the present experiment shows a clear effect of group rearing on the FCR estimations. The experiment of de Verdal et al. (2019) only measured agonistic behavior but social interactions are broader and the present results suggest more complex interactions are involved. A number of studies have reported that fish reared in isolation were more efficient (Jackson et al., 2003; Silverstein, 2006) as a result of stress reduction. It is known that stress, by increasing the maintenance requirements, reduces the efficiency of the fish to convert feed (Martins et al., 2006, 2011). From the present data, GIFT fish reared under restricted feeding in groups (g50) showed a FCR 37.9% higher than when reared in isolation (it). It is important to note that under our feed ration conditions, the coefficient of variation of FCR of fish reared in groups was almost twice that of the same fish reared in isolation.

Group rearing could induce stress at the individual level, with a probable high variation between dominant and subordinate fish (Martins et al., 2005, 2006). This social impact, leading to an increased energy expenditure, could explain the differences in CVs of FCR between fish reared in groups or in isolation and why the most efficient fish were not the same when the rearing conditions changed. An interesting aspect of our study is also the fact that the correlation between FI in isolation under restricted feeding and FI in groups is higher when group results are obtained under satiation than when they are obtained under restricted feeding ($r = 0.71$ vs. 0.50). Similar observations are made with BWG ($r = 0.54$ vs. 0.29). This probably highlights, as discussed before, that social hierarchies are very high in groups under restricted feeding, and that social interactions are less intense both in individual rearing and in groups fed to satiation, in accordance with the results of de Verdal et al. (2019) estimating non-significant phenotypic correlations between FCR and agonistic behaviors in juvenile Nile tilapia reared in groups and fed to satiation. Still, although both BWG and FI are more correlated between group satiation and isolation than between groups under restricted feeding and isolation, this does not lead to significant correlations of FCR between both methods.

These results are probably dependent of the fish species under consideration. Nile tilapia is known to be a social species, with behavioral interaction between fish, which is not the case for all fish species. As a consequence, the difference of stress experienced by a Nile tilapia reared in groups or in isolation will not be comparable with other species, which may explain the different results found in the literature. Strand et al. (2007) indicated that juvenile perch (*Perca fluviatilis*) were much more efficient in large groups (FCR of around 1.1 when reared in groups of 12 fish) than in isolation (FCR of around 4.5) probably due to reduced stress when fish were reared in groups. Besson et al. (2019) also showed that FCR of European sea bass reared in individual aquaria was higher (1.38) than that of the same fish held in groups (~ 1.23). Taken as a whole all these results tend to show that the individual efficiency of fish reared in groups or in isolation differs, depending probably on the differences in stress levels experienced by the fish according to the rearing conditions and species.

Choice of Method for Use in Selective Breeding Programs

The final aim of the present work was to assess which methodology might be best in a selective breeding program targeting feed efficiency (through FCR) as one of the breeding objectives. To succeed in a selective breeding program, it is essential to have an accurate measure of the phenotype of interest, and the trait should also ideally be measured in conditions similar to commercial production to reduce the risk of genotype by environment interactions. Nile tilapia is produced in large groups in ponds/cages/tanks/raceways where social interactions occur. As the measure of FCR in groups and in isolation are not significantly correlated in the present study, selecting fish in groups seems more relevant in the case of the tilapia than measuring fish in isolation. As discussed in the preceding section

this is likely not true for all fish species. As an example, Besson et al. (2019) showed that the most efficient European sea bass measured in isolated aquaria tended to stay the most efficient later in life when reared in groups. One of the main advantages of the isolation method compared to the video method is the fact that the phenotypes are known immediately, whereas using the video method requires time-consuming video analysis in order to estimate the phenotypes. However, both methods involve a large amount of phenotyping work which may restrict the number of individuals and families that can realistically be evaluated.

The high CV of FCR when fish were fed under restriction could be seen as an interesting feature for a selective breeding program, as the level of phenotypic variance is one of the criteria to take into consideration when choosing the best trait for which to select, with higher variances being preferred (Falconer and MacKay, 1996). However, we discussed that selection under a restricted ration may increase agonistic behavior between fish, which would not be favorable in production systems, and could increase mortality in the farms. Those effects could be enough to outweigh the benefit of selecting from a higher observed variance. Furthermore, it was previously shown that agonistic behaviors were negatively correlated with growth when fish were reared in an environment where the level of social interactions was high (Ruzzante and Doyle, 1991). Thus, selecting fish for feed efficiency in groups under restricted feeding is likely not a valuable option.

There is no perfect method to measure FI accurately over several days and to estimate FCR robustly. However, rearing different tilapia strains in different conditions (experimental protocols, feed, and country) gave similar conclusions: there is no significant phenotypic correlations between the tested methods to measure accurately FI in Nile tilapia. This suggests some level of generality of the observations done. The aim of the present study was to compare two methods used to estimate accurately individual feed efficiency in Nile tilapia during several consecutive days and to highlight the most relevant method to use in selective breeding programs. To be sure the results undoubtedly meet our objective, it would be necessary to develop an experiment comparing these methods at the genetic level, including a much larger number of fish. Phenotypic correlations do not allow to predict how traits are correlated at the genetic level and what would be the impact of the measurement method in a selective breeding program.

The most favorable outcome would have been to see good correlations between FCR measurements done with the group or with the isolation method, which would have given more opportunities for designing breeding programs for feed efficiency. This was not the case, and then there is no simple answer to guide the choice of the method. What is relatively clear is that the group method under restricted feeding is not adequate, as it exacerbates social hierarchies, and it is not representative either of the *ad libitum* group method or of the isolation restricted method. As the question is complex, selection experiments will be needed to ascertain which are more efficient and economically viable phenotyping methods for selective breeding for feed efficiency. The global aim is to

have more efficient fish in a conventional farming environment (i.e., ponds). It could therefore be suggested to phenotype fish in aquariums (by video) and to place them in ponds according to their individual feed efficiency and then to evaluate their FCR with a specific feed ration when raised in ponds. Having ponds with “efficient” fish and ponds with “non-efficient” fish would allow the impact of selection in aquariums to be evaluated. The same experiment could be carried out using FCR values measured with isolated and restricted fish to sort the fish.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The raw data supporting the conclusions of this article will be made available by the authors, without undue reservation.

ETHICS STATEMENT

The animal study was reviewed and approved by C2EA–36 (Comité d’Éthique en Expérimentation Animale Languedoc-Roussillon) and Guiding Principles of the Animal Care, Welfare and Ethics Policy of the WorldFish including the 3-Rs rule.

REFERENCES

- Alanärä, A. (1996). The use of self-feeders in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) production. *Aquaculture* 145, 1–20. doi: 10.1016/S0044-8486(96)01346-4
- Azevedo, P. A., Cho, C. Y., Leeson, S., and Bureau, D. (1998). Effects of feeding level and water temperature on growth, nutrient and energy utilization and waste outputs of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquat. Living Resour.* 11, 227–238. doi: 10.1016/S0990-7440(98)89005-0
- Besson, M., Allal, F., Chatain, B., Vergnet, A., Clota, F., and Vandeputte, M. (2019). Combining individual phenotypes of feed intake with genomic data to improve feed efficiency in sea bass. *Front. Genet.* 10:219. doi: 10.3389/fgene.2019.00219
- Besson, M., Komen, H., Rose, G., and Vandeputte, M. (2020). The genetic correlation between feed conversion ratio and growth rate affects the design of a breeding program for more sustainable fish production. *Genet. Sel. Evol.* 52:5. doi: 10.1186/s12711-020-0524-0
- de Verdal, H., Komen, H., Quillet, E., Chatain, B., Allal, F., Benzie, J. A. H., et al. (2018a). Improving feed efficiency in fish using selective breeding: A review. *Rev. Aquac.* 10, 833–851. doi: 10.1111/raq.12202
- de Verdal, H., Mekki, W., Lind, C. E., Vandeputte, M., Chatain, B., and Benzie, J. A. H. (2017). Measuring individual feed efficiency and its correlations with performance traits in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* 468, 489–495. doi: 10.1016/j.aquaculture.2016.11.015
- de Verdal, H., O’Connell, C. M., Mekki, W., Vandeputte, M., Chatain, B., Bégout, M. L., et al. (2019). Agonistic behaviour and feed efficiency in juvenile Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* 505, 271–279. doi: 10.1016/j.aquaculture.2019.02.067
- de Verdal, H., Vandeputte, M., Mekki, W., Chatain, B., and Benzie, J. A. H. (2018b). Quantifying the genetic parameters of feed efficiency in juvenile Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *BMC Genet.* 19:105. doi: 10.1186/s12863-018-0691-y
- Doupé, R. G., and Lymbery, A. J. (2004). Indicators of genetic variation for feed conversion efficiency in black bream. *Aquac. Res.* 35, 1305–1309. doi: 10.1111/j.1365-2109.2004.01128.x
- Drouilhet, L., Achard, C. S., Zemb, O., Molette, C., Gidenne, T., Larzul, C., et al. (2016). Direct and correlated responses to selection in two lines of rabbits selected for feed efficiency under *ad libitum* and restricted feeding: I. Production traits and gut microbiota characteristics. *J. Anim. Sci.* 94, 38–48. doi: 10.2527/jas.2015-9402

AUTHOR CONTRIBUTIONS

CR and HV designed the experiment. CR, TT, VD, MC, and HV performed the experiment. CR, MV, and HV analyzed the data. CR, MV, TT, JB, and HV wrote the paper. All authors read and approved the final manuscript. All authors contributed to the article and approved the submitted version.

FUNDING

This publication was made possible through support provided by the project DADA-EAT, funded by the Fonds Européen pour les Affaires Maritimes et la Pêche (FEAMP), the CGIAR Research Program on Fish Agrifood Systems (FISH), and the International Fund for Agricultural Development (IFAD).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank all the technicians from WorldFish Aquaculture Extension Center in Jitra for their support, in particular Khairul Rizal Abu-Bakar, Mohd Aznan Bin Aziz, and Nor Azam Bin Amhad. We would like to thank the reviewers for their thoughtful comments and efforts toward improving the manuscript.

- Falconer, D. S., and MacKay, T. F. C. (1996). *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th Edn. Harlow: Longman Scientific & Technical.
- Gaylord, T. G., and Gatlin, D. M. III. (2001). Dietary protein and energy modifications to maximize compensatory growth of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Aquaculture* 194, 337–348. doi: 10.1016/S0044-8486(00)00523-8
- Grima, L., Quillet, E., Boujard, T., Robert-Granié, C., Chatain, B., and Mambri, M. (2008). Genetic variability in residual feed intake in rainbow trout clones and testing of indirect selection criteria. *Genet. Sel. Evol.* 40, 607–624. doi: 10.1051/gse:2008026
- Henryon, M., Jokumsen, A., Berg, P., Lund, I., Pedersen, P. B., Olesen, N. J., et al. (2002). Genetic variation for growth rate, feed conversion efficiency, and disease resistance exists within a farmed population of rainbow trout. *Aquaculture* 209, 59–76. doi: 10.1016/S0044-8486(01)00729-3
- Imslund, A. K., Foss, A., Folkvord, A., Stefansson, M. O., and Jonassen, T. M. (2005). The interrelation between temperature regimes and fish size in juvenile Atlantic cod (*Gadus marhua*): effects on growth and feed conversion efficiency. *Fish Physiol. Biochem.* 31, 347–361. doi: 10.1007/s10695-005-4244-8
- Jackson, L. S., Robinson, E. H., Li, M. H., Wolters, W. R., and McKee, D. A. (2003). Restricted and satiate feeding of two genetically isolated strains of juvenile channel catfish *ictalurus punctatus* reared on 28% and 32% protein diets. *J. World Aquac. Soc.* 34, 478–486. doi: 10.1111/j.1749-7345.2003.tb00086.x
- Jobling, M., Covès, D., Damsgard, B., Kristiansen, H. R., Koskela, J., Petusdottir, T. E., et al. (2001). “Techniques for measuring feed intake,” in *Food Intake in Fish*, eds D. Houlihan, T. Boujard, and M. Jobling (Wiley-Blackwell), 49–87.
- Jobling, M., and Koskela, J. (1996). Interindividual variations in feeding and growth in rainbow trout during restricted feeding and in a subsequent period of compensatory growth. *J. Fish Biol.* 49, 658–667. doi: 10.1111/j.1095-8649.1996.tb00062.x
- Kause, A., Tobin, D., Dobby, A., Houlihan, D., Martin, S., Mäntysaari, E. A., et al. (2006a). Recording strategies and selection potential of feed intake measured using the X-ray method in rainbow trout. *Genet. Sel. Evol.* 38, 389–409. doi: 10.1186/1297-9686-38-4-389
- Kause, A., Tobin, D., Houlihan, D. F., Martin, S. A. M., Mäntysaari, E. A., Ritola, O., et al. (2006b). Feed efficiency of rainbow trout can be improved through selection: Different genetic potential on alternative diets. *J. Anim. Sci.* 84, 807–817. doi: 10.2527/2006.844807x

- Knap, P. W., and Kause, A. (2018). Phenotyping for genetic improvement of feed efficiency in fish: lessons from pig breeding. *Front. Genet.* 9:184. doi: 10.3389/fgene.2018.00184
- Martins, C. I. M., Conceição, L. E. C., and Schrama, J. W. (2011). Feeding behavior and stress response explain individual differences in feed efficiency in juveniles of Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* 312, 192–197. doi: 10.1016/j.aquaculture.2010.12.035
- Martins, C. I. M., Schrama, J. W., and Verreth, J. A. V. (2005). The consistency of individual differences in growth, feed efficiency and feeding behaviour in African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell 1822) housed individually. *Aquac. Res.* 36, 1509–1516. doi: 10.1111/j.1365-2109.2005.01372.x
- Martins, C. I. M., Schrama, J. W., and Verreth, J. A. V. (2006). The relationship between individual differences in feed efficiency and stress response in African catfish *Clarias gariepinus*. *Aquaculture* 256, 588–595. doi: 10.1016/j.aquaculture.2006.02.051
- McCarthy, I. D., Carter, C. G., and Houlihan, D. F. (1992). The effect of feeding hierarchy on individual variability in daily feeding of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *J. Fish Biol.* 41, 257–263. doi: 10.1111/j.1095-8649.1992.tb02655.x
- McCarthy, I. D., Houlihan, D. F., Carter, C. G., and Moutou, K. (1993). Variation in individual food consumption rates of fish and its implications for the study of fish nutrition and physiology. *Proc. Nutr. Soc.* 52, 427–436. doi: 10.1079/PNS19930083
- Mélar, C., Baras, E., and Desprez, D. (1997). “Compensatory growth of Nile tilapia *Oreochromis niloticus*,” in *Fourth International Symposium on Tilapia Aquaculture* (Orlando, FL), Vol. 1, 178–185.
- Nguyen, N. H., McPhee, C. P., and 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. doi: 10.1111/j.1439-0388.2005.00531.x
- Ponzoni, R. W., Hong Nguyen, N., Khaw, H. L., Hamzah, A., Abu Bakar, K. R., and Yee, H. Y. (2011). Genetic improvement of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) with special reference to the work conducted by the WorldFish Center with the GIFT strain. *Rev. Aquac.* 3, 27–41. doi: 10.1111/j.1753-5131.2010.01041.x
- Quinton, C. D., Kause, A., Koskela, J., and Ritola, O. (2007). Breeding salmonids for feed efficiency in current fishmeal and future plant-based diet environment. *Genet. Sel. Evol.* 39, 431–446. doi: 10.1186/1297-9686-39-4-431
- R Development Core Team (2018). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available online at: <http://www.R-project.org/>
- Rana, K. J., Siriwardena, S., and Hasan, M. R. (2009). *Impact of Rising Feed Ingredient Prices on Aquafeeds and Aquaculture Production*. Rome: FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper, 63.
- Rasmussen, R. S., and Ostenfeld, T. H. (2000). Effect of growth rate on quality trait and feed utilisation of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Aquaculture* 184, 327–337. doi: 10.1016/S0044-8486(99)00324-5
- Reigh, R. C., and Ellis, S. C. (1992). Effects of dietary soybean and fish-protein ratios on growth and body-composition of red drum (*Sciaenops ocellatus*) fed isonitrogenous diets. *Aquaculture* 104, 279–292. doi: 10.1016/0044-8486(92)90210-C
- Revelle, W. (2015). *Package “psych”—Procedures for Psychological, Psychometric and Personality Research*. R Package. Available online at: <https://personality-project.org/r/psych> (accessed April 21, 2020).
- Ruzzante, D. E., and Doyle, R. W. (1991). Rapid behavioral changes in medaka (*Oryzias latipes*) caused by selection for competitive and noncompetitive growth. *Evolution* 45, 1936–1946. doi: 10.1111/j.1558-5646.1991.tb02698.x
- Silverstein, J. T. (2006). Relationship among feed intake, feed efficiency, and growth in juvenile rainbow trout. *N. Am. J. Aquac.* 68, 168–175. doi: 10.1577/A05-010.1
- Silverstein, J. T., Bosworth, B. G., Waldbieser, C. G., and Wolters, W. R. (2001). Feed intake in channel catfish: is there a genetic component? *Aquac. Res.* 32, 199–205. doi: 10.1046/j.1355-557x.2001.00015.x
- Strand, Å., Alanärä, A., and Magnhagen, C. (2007). Effect of group size on feed intake, growth and feed efficiency of juvenile perch. *J. Fish Biol.* 71, 615–619. doi: 10.1111/j.1095-8649.2007.01497.x
- Talbot, C., and Higgins, P. J. (1983). A radiographic method for feeding studies on fish using metallic iron powder as a marker. *J. Fish Biol.* 23, 211–220. doi: 10.1111/j.1095-8649.1983.tb02896.x
- Yao, Y. F., Jiang, M., Wen, H., Wu, F., Liu, W., Tian, J., et al. (2014). Dietary phosphorus requirement of GIFT strain of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* reared in freshwater. *Aquac. Nutr.* 20, 273–280. doi: 10.1111/anu.12075
- Yilmaz, Y., and Arabaci, M. (2010). The influence of stocking density on growth and feed efficiency in Gilthead seabream, *Sparus aurata*. *J. Anim. Vet. Adv.* 9, 1280–1284. doi: 10.3923/javaa.2010.1280.1284

Conflict of Interest: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Copyright © 2021 Rodde, Vandeputte, Trinh, Douchet, Canonne, Benzie and de Verdad. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.