

# L'ENGRAISSEMENT SPONTANE DU FOIE CHEZ LES PALMIPÈDES : ETAT DES LIEUX ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE

**Knudsen Christelle<sup>1</sup>, Guy Gérard<sup>2</sup>, Bonnefont Cécile MD<sup>1</sup>, Fortun-Lamothe Laurence<sup>1</sup>, Ricaud Karine<sup>3</sup>, Fernandez Xavier<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *GenPhySE, Université de Toulouse, INRA, INPT, ENVT, 24 Chemin de Borde Rouge, 31326 Castanet-Tolosan, France*

<sup>2</sup> *INRA, Unité Expérimentale des Palmipèdes à Foie Gras, 1076 Route de Haut Mauco, 40280 Benquet, France*

<sup>3</sup> *NuMéA, INRA, UPPA, 64310 Saint Pée sur Nivelle, France*

[christelle.knudsen@inra.fr](mailto:christelle.knudsen@inra.fr)

## RÉSUMÉ

La production de foie gras, telle que pratiquée aujourd'hui, est remise en question par les associations de protection animale, mais aussi par la commission européenne. Le Comité Permanent de la Convention Européenne pour la protection des animaux dans les élevages a ainsi recommandé que des études portant sur des méthodes alternatives à la prise forcée d'aliment chez les palmipèdes soient mises en place dans les pays européens producteurs de foie gras. La présente synthèse a pour objectif de définir l'état d'avancement des recherches sur ces méthodes alternatives. Les voies de synthèse et de stockage de lipides chez les oiseaux seront abordées, et le comportement alimentaire et le métabolisme hépatique des oiseaux migrateurs exploré, permettant de définir les fondements des recherches menées sur la stéatose spontanée chez les palmipèdes domestiques. Les résultats de la recherche sur l'engraissement hépatique des palmipèdes, les effecteurs de celui-ci et l'impact en termes de durabilité du système seront discutés. Enfin, plusieurs perspectives de recherche sur cette thématique, telles que l'alimentation, la conduite d'élevage, la sélection génétique et l'étude du microbiote intestinal, seront proposées.

## ABSTRACT

### **Spontaneous liver steatosis in waterfowls: overview on the current research and perspectives**

Today foie gras production is being questioned by animal welfare associations but also by the European Commission. Indeed, the Permanent Comity of the European Convention for the protection of animals kept for farming purposes has recommended that studies on alternative methods to force-feeding in waterfowl should be conducted by the foie gras producing European countries. This review aims to present an overview of the research conducted on this topic. The metabolic pathways of lipid synthesis and storage in birds will be presented and the feed intake behavior and the hepatic metabolism of migratory birds addressed enabling to define the founding principles of the research conducted on spontaneous liver fattening in domestic waterfowl. The results of the research on spontaneous liver fattening in waterfowl, its triggers and the impact of the production system in terms of sustainability will be discussed. Finally, some research perspectives on the topic, such as feeding and breeding management, genetic selection and the study of the intestinal microbiota will be presented.

## INTRODUCTION

Chez les mammifères, le foie n'est pas un organe de stockage habituel des lipides et les stéatoses sont donc associées à des phénomènes d'ordre pathologique. En revanche, chez les oiseaux, dont les palmipèdes, le foie constitue un organe de stockage lipidique de courte durée, utilisé en phase pré-migratoire notamment (Odum, 1960; Pond, 1978). Cette aptitude naturelle à l'engraissement est exploitée dans le cadre de la production de foie gras lors du gavage. Ce mets est considéré depuis 2006 comme faisant partie du patrimoine culturel et gastronomique protégé en France (Article L.654-27-1 du code rural) et est générateur de 2 milliards d'euros de chiffre d'affaire, 30 000 emplois directs et 100 000 indirects en France en 2014 (estimations du CIFOG).

Selon la définition de Labie et Tournut (1970), le foie gras des palmipèdes gavés est l'expression d'une stéatose hépatique d'origine nutritionnelle, hypertrophique et réversible (Hermier et al., 1999). De même, l'absence d'élévation du taux de corticostérone après l'acte de gavage (Guemene et al., 2007) suggère que l'acte d'embucage ne génère pas de stress aigu chez les animaux. Pourtant, la production de foie gras, telle qu'elle est pratiquée aujourd'hui, est remise en question par les associations de protection animale, mais aussi par la commission européenne. Depuis 1999 la production de foie gras est ainsi interdite dans tous les pays européens n'étant pas déjà producteurs. Outre ces mesures, le Comité Permanent de la Convention Européenne pour la protection des animaux dans les élevages a recommandé que des études portant sur des méthodes alternatives à la prise forcée d'aliment chez les palmipèdes soient mises en place dans les pays européens producteurs de foie gras, à savoir la France, la Hongrie, la Bulgarie, l'Espagne et la Belgique (Recommandation européenne du 22 juin 1999, article 24).

Cette demande, ainsi que les controverses autour de la filière foie gras, a fait naître des produits alternatifs au foie gras à base de matières premières végétales ou animales. Les produits issus de matières premières animales peuvent se distinguer en deux catégories : les préparations à base de foies maigres et de graisse animale ou végétale ajoutée et les foies engraisés spontanément, sans alimentation forcée. Plusieurs éleveurs ont ainsi témoigné de la possibilité d'induire une stéatose hépatique spontanée chez les palmipèdes, mais aucune donnée bibliographique ne sont disponibles sur ces élevages. La présente synthèse se focalisera ainsi sur les différentes recherches menées sur l'engraissement hépatique chez les palmipèdes sans alimentation forcée et les perspectives de recherches à venir sur cette thématique.

## 1. BASES BIOLOGIQUES DE LA STEATOSE CHEZ LES OISEAUX

La stéatose hépatique se définit comme l'accumulation de lipides sous forme de triglycérides dans les cellules du foie, les hépatocytes. Dans cette partie nous allons définir les voies métaboliques et les comportements alimentaires spécifiques aux oiseaux, migrants ou non, induisant ce phénomène.

### 1.1. Voies métaboliques de synthèse, de transport et de stockage des lipides chez les oiseaux

Les lipides peuvent avoir deux origines : alimentaire ou endogène. Chez les oiseaux, comme chez les mammifères, les lipides alimentaires sont dégradés dans l'intestin grêle, puis les lipides simples absorbés à travers la paroi des entérocytes et réassemblés avant d'être transportés par la veine porte jusqu'au foie (Bensadoun and Rothfeld, 1972). Ces lipides passent donc par le foie avant de rejoindre la circulation générale, permettant un premier captage par cet organe. La lipogenèse *de novo* se fait à partir de l'amidon alimentaire qui est dégradé en glucose, puis absorbé à travers la paroi intestinale et transporté jusqu'au foie. Celui-ci constitue le site principal, et quasi exclusif, de la synthèse endogène de lipides chez les oiseaux, alors que chez les mammifères, elle s'effectue également au niveau des tissus périphériques, adipeux notamment (Evans, 1972; Leveille et al., 1975). Chez les oiseaux, comme chez les mammifères, les précurseurs glucidiques alimentaires sont assemblés principalement en triglycérides, mais aussi en phospholipides et en cholestérol. Les lipides alimentaires et endogènes peuvent ensuite être exportés ou stockés. L'exportation des lipides via la circulation sanguine se fait sous forme de lipoprotéines en s'associant à l'apolipoprotéine B pour les triglycérides, formant les VLDL (Very Low Density Lipoproteins) et l'apolipoprotéine A-I pour les phospholipides et le cholestérol, formant les HDL (High Density Lipoproteins) (Hermier, 1997; Hermier et al., 1988). Plusieurs facteurs métaboliques, la choline notamment, participent à la formation et l'exportation des triglycérides. Afin de permettre le captage des acides gras par les tissus périphériques, les VLDL circulants sont ensuite hydrolysés via la lipoprotéine lipase à proximité des sites utilisateurs. Le stockage des lipides se fait ainsi au niveau des tissus périphériques, mais aussi au niveau du foie. En effet, chez les oiseaux, les hépatocytes peuvent stocker les lipides de réserve, alors que chez les mammifères les réserves lipidiques se font quasi exclusivement dans les adipocytes et les myocytes. Le phénomène de stéatose hépatique, c'est-à-dire d'engraissement du foie, se produit dès lors que l'activité de lipogenèse dépasse la capacité d'exportation des lipides, à savoir la capacité de synthèse et de sécrétion des lipoprotéines. Des résultats récents (Tavernier et al., 2016) suggèrent par ailleurs, que la variabilité de l'aptitude à la stéatose hépatique chez le canard repose également sur la capacité de recaptage des lipides circulants associée à l'expression du gène

FABP4, codant pour un transporteur de lipides dans le foie.

Chez les oiseaux, le foie joue donc un rôle majeur dans la production et le stockage de l'énergie et de nombreux cas de stéatose hépatique peuvent être observés. C'est notamment le cas chez la poule pondeuse avant l'ovulation, afin de couvrir les besoins énergétiques forts liés à la vitellogenèse (Hermier, 1997). La stéatose hépatique constitue ainsi, chez les oiseaux, une adaptation à des situations particulières où des stockages énergétiques importants sont nécessaires (reproduction, migration,...).

## **1.2. Comportement alimentaire et métabolisme hépatique chez les oiseaux migrateurs**

Afin de combler les besoins énergétiques importants lors de leur voyage, les oiseaux migrateurs développent un engraissement important durant la phase pré-migratoire. Cet engraissement est généralement dépendant de la distance à parcourir, des arrêts potentiels sur le trajet et du gabarit de l'oiseau (King and Farner, 1965). Ainsi, chez certains oiseaux, comme la fauvette des jardins ou le colibri à gorge rubis, le poids vif peut être plus que doublé en l'espace de quelques jours ou semaines, avec des réserves essentiellement sous forme de lipides (Bairlein and Gwinner, 1994; Odum, 1960; Odum and Connell, 1956; Pond, 1978). Cet engraissement semble principalement induit par une hyperphagie, i.e. une consommation alimentaire accrue, mais aussi par une amélioration de l'efficacité digestive (Bairlein and Gwinner, 1994), même si cette amélioration est variable selon les espèces (King and Farner, 1965). Une modification du régime alimentaire des oiseaux migrateurs a également pu être observée en période de migration, mettant en évidence des besoins nutritionnels particuliers durant cette période. Peu de données sont disponibles quant à la répartition de la masse grasseuse, qui semble variable selon les espèces (Pond, 1978). La majeure partie de l'engraissement semble cependant se faire au niveau sous-cutané, une proportion minoritaire étant stockée dans le foie et les muscles. Chez l'oie bernache de Hutchins, un engraissement périphérique associé à un engraissement hépatique a ainsi été observé durant la migration de printemps (Raveling, 1979). De même, chez le bruant à gorge blanche, une augmentation du taux de lipides hépatiques de 6 à 11% a pu être observée durant la phase pré-migratoire (Odum, 1960).

Plusieurs facteurs environnementaux sont responsables du comportement d'hyperphagie pré-migratoire, la photopériode étant le facteur prépondérant chez les oiseaux migrateurs sauvages (Bairlein and Gwinner, 1994; Cornelius et al., 2013; King and Farner, 1965). Selon les espèces et la saison, les conditions climatiques locales telles que la

température, l'hygrométrie, le champ géomagnétique, la vitesse et la direction du vent, la disponibilité alimentaire et les interactions sociales modulent également ce comportement (Cornelius et al., 2013). La température influence ainsi indirectement la date de départ de la migration d'automne via ses effets sur la disponibilité hydrique et alimentaire. De plus, pour une température inférieure à la neutralité thermique l'engraissement est fortement corrélé à la température ambiante, affectant ainsi directement la prise alimentaire et l'engraissement, comme c'est le cas chez la majorité des homéothermes (King and Farner, 1965). La modulation de la disponibilité alimentaire semble également accélérer l'engraissement chez certaines espèces comme la fauvette des jardins (Cornelius et al., 2013; Totzke et al., 2000). Les facteurs environnementaux induisant le comportement d'hyperphagie pré-migratoire semblent cependant être très différents entre le printemps et l'automne. En effet, les conditions environnementales varient énormément entre le printemps et l'automne, et les réponses physiologiques de migration des animaux également (Agatsuma and Ramenofsky, 2006; Cornelius et al., 2013). Les animaux seraient ainsi plus sensibles à la photopériode au printemps qu'en automne par exemple (Bairlein and Gwinner, 1994).

Des facteurs hormonaux pourraient également être des inducteurs du comportement migratoire, mais peu de données concordantes sur ces leviers d'action sont disponibles (Ramenofsky and Wingfield, 2007). La migration de printemps serait régulée par les hormones androgènes, en lien avec la mise en place de la reproduction à cette période, alors que la migration automnale serait en partie régulée par les hormones thyroïdiennes. L'implication de ces régulations hormonales dans le comportement hyperphagique et la mise en place d'un engraissement reste cependant peu documentée. L'effet de la prolactine a par exemple été étudié chez la caille migratrice et l'oie des neiges, mais son implication dans l'engraissement pré-migratoire n'a pas pu être mise en évidence (Boswell et al., 1995; Campbell et al., 1981) alors qu'elle a pu l'être chez le bruant à couronne blanche (Meier and Farner, 1964).

## **2. LA DEMARCHE DE CONCEPTION INNOVANTE UTILISEE**

Afin de pouvoir répondre à la demande de la Commission Européenne, les systèmes alternatifs au gavage pour la production d'un foie engraisé développés ne doivent pas utiliser d'alimentation forcée et se rapprocher au mieux du comportement naturel de l'animal.

Partant de ces deux prérequis (pas d'alimentation forcée et naturalité) et des connaissances de la physiologie et du comportement des palmipèdes, deux axes de travail peuvent être exploités pour induire une

stéatose spontanée : le niveau d'ingestion et le métabolisme lipidique.

## 2.1. Choix du modèle animal et des inducteurs potentiels de l'hyperphagie

Trois paramètres induisant un comportement hyperphage et un engraissement chez les palmipèdes sauvages en période pré-migratoire peuvent être retenus pour être appliqués au niveau expérimental : la modulation de l'éclairement, de la température et de la disponibilité alimentaire.

L'espèce domestique avec les meilleures prédispositions à la stéatose spontanée semble être l'oie

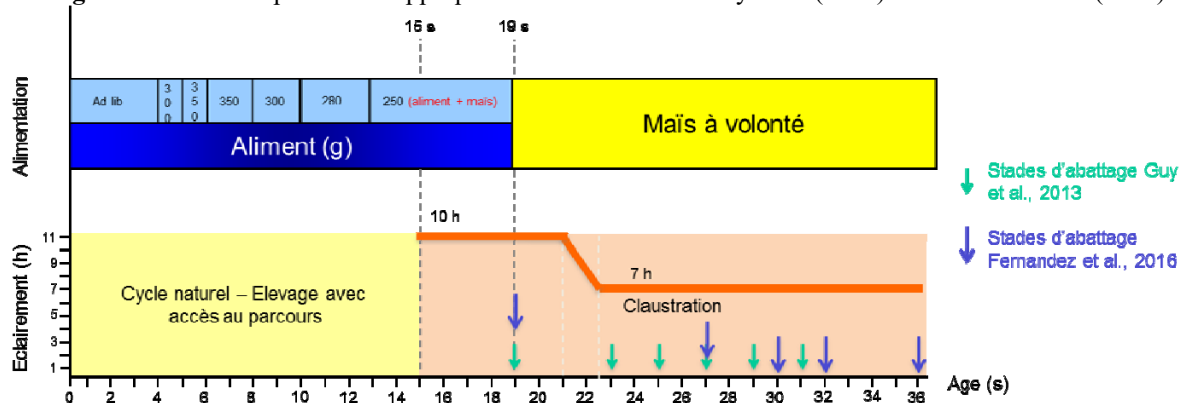
grise landaise (*Anser anser*) qui est restée, d'un point de vue génétique, proche de son ancêtre, l'oie cendrée sauvage migratrice, et qui présente une forte capacité d'ingestion et une bonne aptitude à la stéatose (Tableau 1). C'est pourquoi, les premiers travaux de l'INRA se sont basés sur l'utilisation de ce modèle animal. L'oie ne constitue cependant qu'une faible proportion de la production française de foie gras (<3%, Agreste, 2016), dominée de loin par le canard, le mulard principalement. L'INRA a donc également réalisé un essai sur ce modèle.

**Tableau 1.** Aptitudes à la stéatose spontanée des différents palmipèdes domestiques communément utilisés dans la filière foie gras

|                        | Capacité d'ingestion en (24h) | Comportement Migratoire des ancêtres | Aptitudes physiologiques à la stéatose | Interactions possibles avec maturité sexuelle |
|------------------------|-------------------------------|--------------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------------------------|
| Oies grises des Landes | ****                          | ***<br>(oie cendrée)                 | ***                                    | **                                            |
| Barbarie               | **                            | 0                                    | ****                                   | ?                                             |
| Mulard                 | ***                           | *                                    | ***                                    | ?                                             |
| Canard commun          | **                            | ***<br>(colvert)                     | *                                      | ?                                             |

D'après Baeza et al. (2013; 2005) et Guy et al. (1997)

**Figure 1.** Schéma expérimental appliqué dans les travaux de Guy et al. (2013) et Fernandez et al. (2016)



## 2.2. Choix du modèle alimentaire

Lors de la phase pré-migratoire, au-delà de l'hyperphagie, des modifications métaboliques favorisent également l'engraissement. Dans ce cadre, l'aliment a un rôle primordial, et doit être appétant pour favoriser l'hyperphagie, avoir une forte valeur énergétique et une bonne digestibilité favorisant l'engraissement et être riche en composés qui sont utiles à la lipogenèse et pauvre en composés favorisant l'exportation des lipides dans les tissus périphériques (choline, notamment). Le maïs répond à l'ensemble de ces critères, en faisant la matière première de choix utilisée pendant le gavage, et un choix judicieux dans un premier temps pour l'induction d'une stéatose hépatique spontanée.

## 3. LES LEVIERS D'ACTIONS UTILISES ET LES RESULTATS OBTENUS

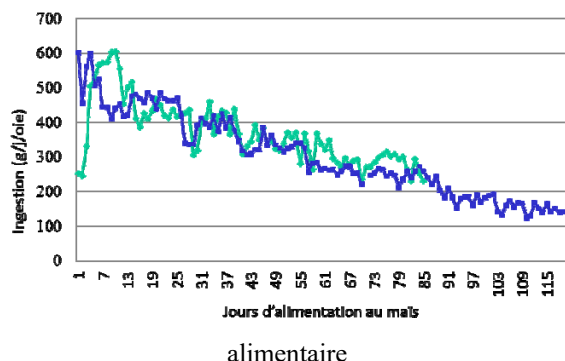
### 3.1. Induction et modulation de l'hyperphagie

Des méthodes d'induction de l'hyperphagie impliquant la destruction du centre de satiété (noyau ventromédian de hypothalamus) ont été testées dans les années 70 (Auffray and Blum, 1970). Ce type de méthodes nous semble cependant peu applicable pour des raisons éthiques et économiques. Nous avons donc fait le choix dans cette synthèse de ne discuter que les systèmes développés favorisant au maximum la naturalité.

### 3.1.1. Une stratégie d'élevage basée sur le comportement migratoire

Les premiers travaux amorcés par l'INRA en 2009 sur la stéatose spontanée se sont basés sur le comportement migratoire des oiseaux sauvages et sur les pratiques et observations réalisées sur les animaux reproducteurs. Le protocole expérimental (Figure 1) a ainsi consisté à appliquer une restriction alimentaire à la fin de la période de croissance suivie d'une distribution à volonté de maïs pendant plusieurs semaines, de façon concomitante avec une réduction de la durée du jour en bâtiment obscur (de 10 à 7 h/j). Les premiers résultats, obtenus en période hivernale ont permis d'apporter une preuve de concept en montrant la possibilité d'induire un comportement hyperphagique transitoire chez le jar (Fernandez et al., 2016; Guy et al., 2013). La consommation alimentaire était ainsi supérieure à 400g par jour pendant les 3 premières semaines d'alimentation au maïs, puis diminuait graduellement pour atteindre des niveaux d'ingestion inférieurs à 300g par jour (Figure 2). Ces niveaux étaient donc largement supérieurs à ceux observés dans les rares études disponibles chez l'oie adulte nourrie à volonté (340 et 380g/j, Arroyo et al., 2012b; Sauveur et al., 1988), témoignant d'une hyperphagie.

**Figure 2** Consommation de maïs inerté offert à volonté chez l'oie après une phase de restriction



D'après Guy et al. (2013) : — et Fernandez et al. (2016) : —.

Ces travaux ont également permis de tester les hypothèses avancées quant aux facteurs induisant cette hyperphagie chez l'oie et d'initier leur optimisation.

### 3.1.2. L'éclairage

La lumière est l'inducteur principal du comportement d'hyperphagie pré-migratoire chez les oiseaux sauvages. Les travaux de Bonnefont et al. (2015) ont permis de évaluer son effet chez l'oie grise landaise en comparant trois programmes lumineux : maintien de 10h d'éclairage (lot A) ; une diminution de l'éclairage de 10 à 7h/j par pas de 30 min tous les 2 jours à partir de la mise à disposition du maïs à

volonté (lot B), tel que cela a été utilisé par Guy et al. (2013) et Fernandez et al. (2016); et un programme analogue au lot B réalisé de façon plus précoce, qui permettait d'atteindre 7h d'éclairage le jour de la mise à disposition du maïs (lot C). La consommation au cours de la première semaine d'accès au maïs était plus élevée dans le lot C que dans les deux autres lots (436 vs 343 et 330 g/j), même si sur l'ensemble de la période la consommation de maïs était identique dans les 3 lots. Cette étude a donc permis de mettre en évidence l'importance du créneau temporel pour stimuler le comportement d'hyperphagie. Des études restent cependant à effectuer afin de déterminer plus finement l'effet de la stimulation lumineuse sur le comportement d'hyperphagie.

### 3.1.2. La température

Comme chez la quasi-totalité des homéothermes, des températures inférieures à la neutralité thermique favorisent la prise alimentaire et l'engraissement chez les oiseaux migrateurs (King and Farner, 1965). Ceci a pu être confirmé chez l'oie grise landaise dans le cadre des travaux de Guy et al. (2013) et Fernandez et al. (2016). Ainsi, plus les températures sont basses, plus la consommation alimentaire est élevée. Les essais menés jusqu'à présent ont cependant été effectués en périodes hivernales, avec des conditions climatiques non contrôlées (bâtiment non climatisé). Il serait donc intéressant d'évaluer l'effet de la température dans le cadre d'essais à ambiance contrôlée afin de définir et d'optimiser plus finement l'impact de la température sur l'hyperphagie des palmipèdes.

Enfin, un essai avec un protocole identique à celui de Fernandez et al. (2016) a pu être mené au printemps, et les niveaux d'hyperphagie étaient nettement inférieurs à ceux obtenus en période hivernale. L'hyperphagie était ainsi de plus courte durée (consommation >400g sur 2 semaines au lieu de 3) et la consommation globale sur les 12 semaines d'alimentation au maïs était réduite (254 vs 316g/j/oie, Fernandez et al., résultats non publiés). Comme observé chez l'oie sauvage, l'induction d'un comportement hyperphagie chez l'oie domestique au printemps requerrait donc d'utiliser d'autres stimulants.

### 3.1.3. Modulation de la disponibilité alimentaire

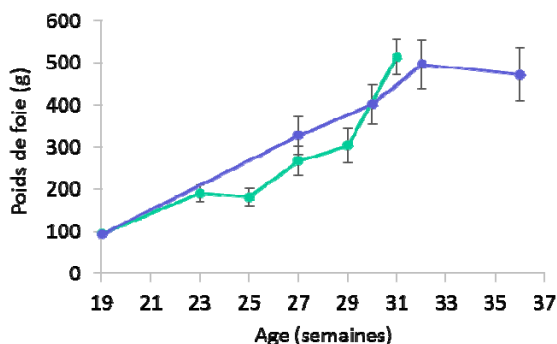
La modulation de la disponibilité alimentaire est aussi un inducteur potentiel du comportement hyperphagie chez les oiseaux migrateurs. Dans le cadre de la conduite d'élevage conventionnelle les animaux sont soumis à une restriction alimentaire avant gavage afin de favoriser une hyperphagie sur des périodes de courte durée et ainsi développer leur jabot, et donc leurs capacités d'ingestion (Arroyo et al., 2012a). L'application d'une restriction alimentaire en amont de l'alimentation au maïs serait dès lors un inducteur

de l'hyperphagie. Les premières études chez le canard ont également montré qu'une modulation de la disponibilité alimentaire durant l'alimentation au maïs induit une augmentation transitoire de l'ingestion (Knudsen et al., 2017).

### 3.2. Induction de la stéatose hépatique

Dans le cadre des travaux de Guy et al. (2013) et Fernandez et al. (2016), un engraissement périphérique et hépatique a été observé (Figure 3) puisque, après 12 semaines d'alimentation au maïs, le poids de foie était de 500g en moyenne et le gras abdominal représentait environ 570g (7,2% du PV). Toutefois, la variabilité du poids de foie était élevée (CV de 45%, allant d'environ 170 à 1100g). Au-delà de 12 semaines d'alimentation au maïs le poids de foie stagne et aucun engraissement supplémentaire n'est observé alors que l'engraissement périphérique semble se stabiliser plus rapidement, après 6 semaines de maïs. Les travaux de Fernandez et al. (2015) montrent ainsi que le niveau d'engraissement de la carcasse obtenu après 12 semaines d'alimentation libre au maïs est globalement similaire, voir supérieure, à celui obtenu après le gavage, alors que les performances de poids de foie sont très inférieures ( $445 \pm 24$  vs  $1102 \pm 23$ ).

**Figure 3.** Evolution du poids de foie en fonction de l'âge lors d'une alimentation libre au maïs



D'après Guy et al. (2013) : — et Fernandez et al. (2016) : —.

De plus, les foies issus d'animaux ayant développé une stéatose spontanée sont moins engraisés (53% vs 56% de lipides), ont un rendement à la cuisson plus faible (82 vs 89%) et ont une concentration en glycogène (48 vs 33  $\mu\text{mol/g}$ ) et en glucose (21 vs 15  $\mu\text{mol/g}$ ) supérieure à des animaux gavés, alors que les profils en lipides neutres des foies sont similaires. Ces résultats permettent donc d'affirmer qu'une stéatose spontanée est possible chez l'oie grise landaise, mais les performances obtenues sont cependant encore loin de celles obtenues après gavage des animaux.

#### 3.2.1. Corrélation hyperphagie – stéatose

Chez les oiseaux migrateurs sauvages, l'engraissement est fortement corrélé à l'hyperphagie pré-migratoire. L'étude de Fernandez et al. (2016) a permis de vérifier ce phénomène chez l'oie grise landaise et déterminer la corrélation entre ingestion et stéatose hépatique sur des oies logées individuellement. Dans ce dispositif, la consommation moyenne des oies était très inférieure à celle d'animaux en groupe (-29% durant la première semaine). Ceci s'explique par la rupture du mode de vie grégaire des animaux qui ne bénéficiaient donc plus des effets d'entraînement du groupe en matière de comportement alimentaire et qui étaient potentiellement en situation de stress de par leur isolement social. Les performances de poids de foie chez ces animaux étaient également inférieures à celles d'animaux en groupe. Cette étude a cependant permis de mettre en évidence une corrélation forte entre le niveau d'ingestion et le poids de foie après 8, 11 et 13 semaines d'alimentation au maïs ( $r^2 = 0,6$ ,  $0,7$  et  $0,8$  respectivement), avec un effet important de l'ingestion précoce (au cours des trois premières semaines). L'aptitude à la stéatose hépatique sans alimentation forcée dépend donc en premier lieu de la capacité d'hyperphagie des oies durant les premières semaines d'alimentation au maïs.

#### 3.2.2. Effet de l'espèce animale

Comme précisé précédemment, la variabilité interindividuelle de l'hyperphagie, ainsi que de la stéatose hépatique est très forte chez l'oie grise landaise. Plusieurs pistes de recherches permettant d'expliquer ce phénomène, et donc potentiellement de le réduire, existent et seront développées en Partie 5. Les premiers travaux menés chez le canard mulard (Knudsen et al., 2017) ont montré que l'application d'une stratégie d'élevage analogue à celle mise en place chez l'oie (Guy et al., 2013) ne permettait pas d'induire d'hyperphagie durable. Des essais préliminaires chez le canard de Barbarie ont indiqué des résultats similaires (Guy et al., données non publiées). L'hyperphagie engendrée était en effet de très courte durée (570g d'ingestion sur la première journée), le canard régulant très rapidement son ingestion lors de la transition alimentaire, confirmant les résultats obtenus par Guy et al. chez le canard en croissance préalablement restreint (Guy et al., 1997). Cette brève hyperphagie était associée à un engraissement négligeable du foie (84 g de foie en moyenne au point culminant, après 2 semaines d'alimentation au maïs, vs 58g avant alimentation au maïs). Une très forte variabilité de la stéatose inter-espèces semble donc être observée et les effecteurs de l'hyperphagie et de la stéatose semblent être très dépendants de l'espèce d'étude, comme c'est aussi le cas chez les oiseaux migrateurs sauvages.

#### 3.2.3. Modulation du métabolisme lipidique

L'hyperphagie favorise fortement la stéatose hépatique, mais d'autres facteurs métaboliques rentrent également en compte dans les mécanismes d'engraissement pré-migratoires (Cornelius et al., 2013). En effet, chez l'oie grise landaise le poids de foie continue d'augmenter jusqu'à 12 semaines d'alimentation avec du maïs offert à volonté, alors même que la consommation diminue (Fernandez et al., 2016; Guy et al., 2013). L'engraissement périphérique semble stable à partir de 6 semaines de maïs (Fernandez et al., 2016), dépassant les niveaux observés en gavage (7,2% de PV vs 4,7-5,5%, Davail et al., 2000; Hermier et al., 1999), indiquant un potentiel saturation de ces lieux de stockage, pouvant expliquer l'engraissement hépatique ultérieur. A l'opposé, dans le cadre d'une stéatose induite par gavage, une durée de jeûne prolongée, ou une diminution de l'ingestion, provoque une diminution immédiate du poids de foie (Arroyo et al., 2017). Il y a donc bien une modulation des mécanismes métaboliques qui se met en place lors de la stéatose spontanée chez l'oie qu'il serait urgent d'explorer.

#### 4. EVALUATION DE LA DURABILITE DU SYSTEME INNOVANT

Comparativement au système conventionnel, les performances pondérables en stimulation de la stéatose spontanée sont en moyenne moitié moindres que dans le cas d'un gavage (500 vs 1000 g de poids de foie) et la variabilité individuelle de ces performances est 2 à 3 fois plus élevée qu'à l'issue d'un gavage (45% vs 20%) pour une durée d'engraissement 5 fois plus élevée (12 semaines vs 16 jours) (Fernandez et al., 2016; Guy et al., 2013). Ce système d'élevage innovant, et le produit qui en est issu, sont donc très différents du système conventionnel et il convient de définir ses impacts en termes de durabilité. Ici, nous évaluerons la durabilité selon ses trois piliers fondateurs : le pilier environnemental, le pilier économique et le pilier social. Pour cela, nous adapterons le cadre conceptuel proposé par Litt et al. (2014) pour évaluer la durabilité des ateliers d'élevage de palmipèdes à foie gras. La principale adaptation porte sur l'évaluation du pilier environnemental pour lequel nous utiliserons l'analyse des cycles de vie plutôt que des indicateurs de pratiques au niveau de l'atelier, répondant en cela aux recommandations de Lairez et al. (2015).

##### 4.1. Performances environnementales

Les travaux de Brachet et al. (2015a) ont permis de déterminer les impacts environnementaux potentiellement générés par la production de foies engraisés, obtenu par gavage ou de façon spontanée grâce à une analyse de cycle de vie (ACV). Les impacts environnementaux de la production d'un kg de foie sont ainsi plus importants pour le système où la stéatose est obtenue de façon spontanée (Tableau

2). Ces résultats s'expliquent principalement par une durée d'engraissement plus longue (12 semaines vs 16 jours) et une consommation d'aliment accrue (64,1 vs 42,6 kg par oie et 124,5 vs 52,3 kg par kg de foie) pour des poids de foie inférieurs (515 vs 815 g de foie). L'aliment et les déjections animales expliquent 90% des impacts environnementaux. Une optimisation du système est donc nécessaire afin de diminuer les impacts environnementaux.

##### 4.2. Performances économiques

Pour être durable, un atelier d'élevage de palmipèdes à foie gras doit être rentable, flexible et adaptable (Litt et al., 2014). On peut supposer que la flexibilité du système alternatif est améliorée dans la mesure où il s'affranchit des investissements, très importants, liés à la salle de gavage. En revanche, les autres paramètres de ce pilier (la viabilité économique, l'efficacité de la main d'œuvre, l'efficacité du processus, la maîtrise de la valeur ajoutée) sont quant à eux difficiles à évaluer en l'absence de marché réel. Toutefois, la faible quantité de produit obtenu pour l'instant, et sa saisonnalité, obligerait à proposer un prix très au-delà du niveau actuel pour couvrir les coûts de production.

**Tableau 2.** Impacts environnementaux de la production d'un kg de foie dans les systèmes conventionnel et alternatif au gavage

| Impact potentiel                                                   | Conv.  | Altern. |
|--------------------------------------------------------------------|--------|---------|
| Potentiel de changement climatique (kg CO <sub>2</sub> -eq.)       | 53,02  | 140,55  |
| Potentiel d'eutrophisation (kg PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> -eq.) | 0,37   | 0,84    |
| Potentiel d'acidification (kg SO <sub>2</sub> -eq.)                | 0,75   | 1,74    |
| Potentiel de toxicité terrestre (kg 1,4-DB-éq)                     | 0,15   | 0,32    |
| Consommation d'énergie primaire (MJ-eq)                            | 406,66 | 905,62  |
| Consommation de la ressource en eau (m <sup>3</sup> )              | 3,44   | 8,16    |
| Occupation des surfaces (m <sup>2</sup> .an)                       | 66,74  | 142,68  |

D'après Brachet et al. (2015a)

##### 4.3. Performances sociales

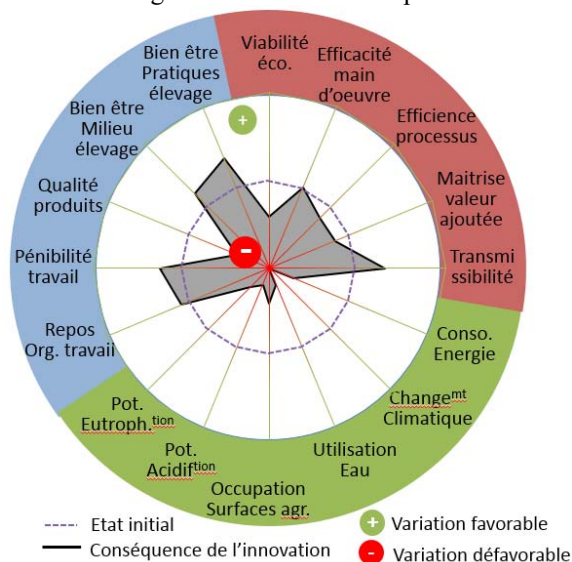
Litt et al. (2014) ont défini que, dans le pilier social, pour être durable les systèmes doivent produire des produits de qualité, respecter le bien-être animal, et préserver les conditions de travail et la qualité de vie de l'éleveur.

La qualité du produit a été comparée pour des foies issus d'animaux engraisés spontanément ou gavés via des analyses sensorielles et des tests d'acceptabilité par les consommateurs. Ceux-ci

indiquent que, dans une même gamme de poids, les foies obtenus par engraissement spontané sont moins bien notés et moins bien appréciés que les foies issus du gavage (Fernandez et al., 2015). Il semble dès lors pertinent d'explorer les mécanismes sous-jacents à la stéatose spontanée pour un objectif finalisé d'optimisation du système de production.

L'acte d'embucage est supprimé avec le système d'élevage basé sur la stéatose spontanée et les animaux sont élevés en groupe et au sol durant toute la durée d'élevage. Ce sont des points très positifs en termes de réponse aux demandes des citoyens consommateurs (Figure 4), et qui justifient le développement du système de production alternatif au gavage. Enfin, les animaux n'étant pas gavés, le système proposé s'affranchit des contraintes posturales liées au gavage et est moins gourmand en main d'œuvre et en temps de travail. Une réduction de la pénibilité au travail et une augmentation du temps de repos peuvent donc être escomptées avec ce système.

**Figure 4.** Evaluation de la durabilité du système d'élevage basé sur la stéatose spontanée



D'après Litt et al. (2014), Brachet et al. (2015a) et Fernandez et al. (2015).

Le système alternatif au gavage, tel qu'il est expérimenté aujourd'hui permet donc d'améliorer les performances en termes de bien-être animal et de qualité de vie de l'éleveur, mais dégrade l'ensemble des autres performances de la durabilité (Figure 4). Une optimisation du système est dès lors nécessaire afin d'améliorer sa durabilité.

## 5. PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Comme défini précédemment le système d'élevage mis en place pour stimuler la stéatose spontanée doit être optimisé afin de : 1/ répondre aux enjeux sociétaux et améliorer l'acceptabilité du produit auprès du consommateur ; 2/ réduire son impact

environnemental ; 3/ réduire son coût de production, tout en répondant au prérequis énoncés d'absence d'alimentation forcée et de naturalité. Afin de répondre à ces enjeux les niveaux d'hyperphagie et de stéatose hépatique doivent être améliorés et la durée d'élevage et la variabilité des performances diminuées.

### 5.1. Induire et maintenir une hyperphagie

#### 5.1.1. Facteurs alimentaires

Comme précisé en partie 2, le choix de l'aliment joue un rôle primordial sur le niveau d'ingestion des animaux. Plusieurs facteurs favorisant son ingestion peuvent ainsi être travaillés : son appétence, et sa capacité d'hydratation et d'induction d'une satiété.

Les palmipèdes, comme la majorité des oiseaux, sont sensibles à l'aspect visuel (couleur) et tactile (taille et texture des particules) des aliments (Owen, 1978), ainsi qu'à leur flaveur (Arroyo et al., 2012a). Ainsi, selon l'appétence de ceux-ci la consommation sera plus ou moins élevée. Bien que le maïs soit déjà un aliment très appétant, l'hyperphagie pourrait être stimulée en optimisant l'appétence et la préhensibilité de l'aliment par les palmipèdes, en modifiant par exemple sa forme et sa présentation.

La capacité d'ingestion est également fonction de paramètres physiologiques inhérents à l'animal, à savoir la vitesse de transit et la capacité volumique de son tractus digestif, le jabot notamment. La taille de celui-ci peut être développée durant la phase de croissance à l'aide d'aliments à haute capacité d'hydratation, et donc à fort pouvoir gonflant (Arroyo et al., 2012a; Brachet et al., 2015b). L'utilisation d'aliments de ce type pourrait dès lors être envisagée durant la phase de restriction alimentaire permettant ainsi de développer les capacités d'ingestion des animaux. De plus, la forte occupation du tractus digestif favorise la sensation de satiété, et pourrait donc contribuer à améliorer le bien-être animal durant la phase de restriction alimentaire.

#### 5.1.2. Conduite d'élevage

Les premiers travaux sur la stéatose spontanée chez l'oie domestique ont montré un fort impact des conditions environnementales sur le comportement d'hyperphagie.

Jusqu'à présent, seule la durée d'éclairage a pu être étudiée en période hivernale chez l'oie. Plusieurs autres facteurs, comme la nature du spectre lumineux et son intensité pourraient cependant avoir un impact significatif sur le comportement d'ingestion, les performances pondérales et le bien-être des palmipèdes, comme c'est le cas chez les poulets de chair (Mendes et al., 2013; Parvin et al., 2014). Concernant la température, des études en conditions climatiques contrôlées permettraient d'évaluer précisément son effet sur l'hyperphagie et la stéatose, et ainsi de définir des itinéraires techniques optimaux. Enfin, les premiers travaux chez le canard ont montré

qu'une modulation de la durée de mise à disposition de l'aliment permettait de relancer brièvement l'hyperphagie (Knudsen et al., 2017). Cette modulation, si elle est vérifiée chez l'oie et le canard, permettrait dès lors d'optimiser le système.

Enfin, dans un souci de durabilité et d'efficacité économique, l'utilisation des deux sexes dans le dispositif de stéatose spontanée serait préférable, et des travaux sur cette thématique sont en cours. La maturité sexuelle n'ayant pas lieu de façon synchrone chez les mâles et les femelles, une adaptation de l'itinéraire technique serait à prévoir avec une modulation de l'âge de stimulation selon les sexes. De plus, dans le cadre du système conventionnel, un gavage précoce permet l'obtention de foies plus lourds qu'un gavage tardif. Une alimentation au maïs précoce dans le cadre de la stimulation de la stéatose spontanée serait donc également envisageable pour optimiser le système de production.

#### 5.1.3. Mécanismes neurologiques et hormonaux régulant le comportement alimentaire

Comme précisé en partie 1, des facteurs hormonaux pourraient également être des inducteurs du comportement d'hyperphagie pré-migratoire, mais peu de données concordantes sur ces leviers d'action sont disponibles (King and Farner, 1965; Ramenofsky and Wingfield, 2007).

Chez les mammifères, la leptine joue un rôle important dans la régulation de l'ingestion et le sentiment de satiété et participerait également à la régulation de la répartition lipidique (Xie et al., 1999). L'obésité chez les rongeurs et les humains est ainsi associée à des niveaux de leptine élevés. Longtemps controversée, l'existence de la leptine a récemment été mise en évidence chez les oiseaux (Seroussi et al., 2016). Cependant, les niveaux protéiques circulants seraient très inférieurs à ceux observés chez les mammifères, avec des fonctions potentiellement différentes (Cornelius et al., 2013). L'effet de la leptine, et la régulation de sa production endogène, seraient dès lors à définir chez les palmipèdes. Les facteurs hormonaux peuvent également être d'origine exogène, avec le cas notamment des phytohormones, pouvant être apportées par l'aliment. Leur effet est cependant très peu documenté, mais pourrait également être une piste de recherche potentielle.

#### 5.1.4. Différences interspécifiques

L'oie grise landaise présente de bonnes prédispositions à la stéatose spontanée étant, d'un point de vue génétique, proche de son ancêtre, l'oie cendrée sauvage migratrice. Les canards mulards ou barbares en revanche sont très éloignés de leurs ancêtres migrants. Dans l'optique éventuelle d'un développement d'une stéatose spontanée chez le canard, il conviendrait dès lors d'étudier sa faisabilité chez des lignées plus proches génétiquement de leurs

ancêtres migrants, comme le canard commun, malgré des capacités d'hyperphagie ou de stéatose moindres (Tableau 1).

### 5.2. Favoriser la synthèse des lipides et leur stockage dans le foie

#### 5.2.1. Métabolisme de l'hôte

Certains facteurs métaboliques pourraient également favoriser la stéatose. La choline, d'origine alimentaire ou endogène, est ainsi impliquée dans les phénomènes d'exportation de triglycérides du foie vers les tissus périphériques sous forme de VLDL. La fourniture d'un aliment carencé en choline, tel que le maïs réduirait l'exportation lipidique, favorisant ainsi la stéatose (Baeza et al., 2013). De plus, il a été montré chez l'oie que la supplémentation en choline lors de la phase d'élevage favorisait la stéatose lors du gavage (Camiruaga L and Lecaros, 1989; Hejja-Vetesi, 1975). Ceci pourrait être dû à une réduction de la production endogène de choline par l'animal. Enfin, chez l'homme, certains taxons bactériens, associés à la stéatose, ont été identifiés en lien avec des déficiences en choline (Spencer et al., 2011). Des interactions entre l'apport en choline et le microbiote intestinal sur les mécanismes de stéatose chez les palmipèdes seraient donc envisageables.

#### 5.2.2. Microbiote

Si la conduite alimentaire est un paramètre essentiel à l'optimisation de la stéatose spontanée chez les palmipèdes, le microbiote intestinal est une piste intéressante à creuser. En effet, des études menées sur les microbiotes intestinaux des canards de Barbarie, Pékin et mulards ont permis de corréler la composition microbienne avec des aptitudes au gavage différentes. Ainsi, les microbiotes du canard de Barbarie et du mulard sont majoritairement composés du genre *Clostridium*, tandis que chez le canard Pékin (plus efficace sur l'engraissement périphérique que hépatique), ceux sont les bactéries des genres *Streptococcus* et *Enterococcus* qui dominent (Vasai et al., 2014a; Vasai et al., 2014b). Ces résultats sont en accord avec des données chez les mammifères où le microbiote intestinal des individus obèses est clairement différent des individus minces avec un enrichissement en bactéries lactiques comme chez le canard Pékin (Ley et al., 2006; Turnbaugh et al., 2008). Ainsi, un facteur appelé FIAF (Fasting-induced Adipose Factor) a pu être identifié chez la souris et agit sur l'activité de la LPL (lipoprotéine lipase) augmentant le stockage des triglycérides dans les tissus périphériques (Backhed et al., 2007). Une étude récente menée par l'équipe de Philippe Gérard a également permis d'identifier des modifications de la diversité du microbiote intestinal chez des souris présentant une stéatose hépatique non alcoolique (NASH). Cette étude a également permis de montrer que l'inoculation d'un microbiote de souris présentant

une NASH induisait ce même phénotype chez une souris axénique (Le Roy et al., 2013). Aucune étude n'a à ce jour été publiée sur les effets potentiels du microbiote intestinal, ou de souches commerciales, sur la stéatose spontanée, mais il serait pertinent d'évaluer si le microbiote intestinal d'une oie ayant répondu positivement au protocole de stéatose spontanée serait un inducteur de ce phénomène.

### **5.3. Identifier les sources pour réduire la variabilité de la réponse**

#### *5.3.1. Sélection génétique*

A l'heure actuelle, les lignées de palmipèdes gras utilisés pour la production de foie gras sont sélectionnées sur le poids de foie après gavage (Baeza et al., 2013). Les effecteurs et les mécanismes métaboliques et physiologiques mis en place lors de la stéatose spontanée diffèrent cependant de ceux mis en place lors du gavage. Une sélection sur des critères d'hyperphagie et de réponse à la stéatose spontanée permettrait donc d'optimiser le système de production et ainsi réduire la variabilité de réponse des animaux. Les premières études sur ces critères ont montré une héritabilité modérée du niveau d'ingestion en alimentation à volonté chez l'oie ( $h^2=0,29$ , Molnar et al., 2006). Ces mesures seraient cependant à refaire dans le cadre d'une stimulation de l'hyperphagie pour explorer la variabilité génétique de l'aptitude à la stéatose spontanée.

#### *5.3.2. Définir des indicateurs précoces de performance*

Les travaux de Fernandez et al. (2016) ont montré que le poids de foie était fortement corrélé à l'ingestion au cours des 3 premières semaines d'alimentation au maïs. En d'autres termes, les animaux hyperphages sont aussi les animaux produisant les foies les plus lourds. Une détection précoce de ce comportement permettrait donc d'identifier les animaux pouvant, à l'âge adulte, induire une stéatose spontanée, et ainsi

de réduire la variabilité de réponse aux protocoles d'induction de la stéatose.

De même, la recherche de prédicteurs non invasifs du poids de foie permettrait d'optimiser la durée d'engraissement, et de l'adapter au niveau individuel. En médecine humaine, de nombreuses publications, comme la revue bibliographique d'Amacher et al. (2011), font le bilan des molécules plasmatiques ou sériques pouvant constituer de bons prédicteurs de stéatoses non alcooliques (NASH). La pertinence de ces marqueurs est cependant susceptible de varier énormément d'une espèce à une autre, d'autant que le métabolisme lipidique des oiseaux est, comme précisé en partie 1, très différent de celui des mammifères. Une étude exploratoire des marqueurs plasmatiques potentiels de la stéatose chez les palmipèdes serait dès lors à prévoir.

### **CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES GENERALES**

Ces premiers travaux ont ainsi permis de démontrer la faisabilité de l'induction d'une hyperphagie transitoire associée à une stéatose spontanée chez l'oie grise landaise. Plusieurs effecteurs de ce comportement ont pu être identifiés par analogie avec les espèces migratrices sauvages. La stéatose induite par ce système est cependant moitié moindre que celle obtenue dans le système conventionnel et associée à une forte variabilité de performances. Dès lors, bien que ce système permette d'améliorer le bien-être animal et la qualité de vie de l'éleveur, la qualité du produit, son impact économique et environnemental sont dégradés. Une optimisation du système est donc nécessaire afin d'augmenter les niveaux d'hyperphagie et de stéatose hépatique et de diminuer la durée d'engraissement et la variabilité des performances. Pour répondre à cet enjeu de taille plusieurs leviers d'action tels que l'alimentation, la conduite d'élevage, la sélection génétique et l'étude du microbiote intestinal sont aujourd'hui identifiés et mériteraient d'être explorés tout en veillant à préserver le bien être-animal dans le système développé.

### **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

1. Agatsuma, R., Ramenofsky, M. 2006. Behaviour, (143), 1219-1240.
2. Agreste, s. a. a. 2016.
3. Amacher, D. E. 2011. Toxicology, (279), 10-18.
4. Arroyo, J., Fortun-Lamothe, L., Dubois, J. P., Lavigne, F., Auvergne, A. 2012a. INRA Prod. Anim., (25), 419-429.
5. Arroyo, J., Auvergne, A., Dubois, J. P., Lavigne, F., Bijja, M., Fortun-Lamothe, L. 2012b. Animal, (6), 1583-1589.
6. Arroyo, J., Molette, C., Lavigne, F., Knudsen, C., Deneufbourg, C., Fortun-lamothe, L. 2017. Actes des 12emes Journées de la Recherche Avicole et Palmipèdes à Foie Gras, Tours
7. Auffray, P., Blum, J. C. 1970. Comptes Rendus Hebdomadaires Des Seances De L Academie Des Sciences Serie D, (270), 2362-&.

8. Backhed, F., Manchester, J. K., Semenkovich, C. F., Gordon, J. I. 2007. *Proc Natl Acad Sci U S A*, (104), 979-984.
9. Baeza, E., Marie-Etancelin, C., Davail, S., Diot, C. 2013. *INRA Prod. Anim.*, (26), 403-414.
10. Baeza, E., Rideau, N., Chartrin, P., Davail, S., Hoo-Paris, R., Mourot, J., Guy, G., Bernadet, M. D., Hermier, D. 2005. *Productions Animales*, (18), 131-141.
11. Bairlein, F., Gwinner, E. 1994. *Annu. Rev. Nutr.*, (14), 187-215.
12. Bensadoun, A., Rothfeld, A. 1972. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, (141), 814-817.
13. Bonnefont, C., Leotoing d'Anjony, H., Guy, G., Laverze, J.-B., Brachet, M., Fortun-Lamothe, L., Fernandez, X. 2015. *Actes des 11emes Journees de la Recherche Avicole et Palmipedes a Foie Gras*, Tours. p 1077-1081.
14. Boswell, T., Sharp, P. J., Hall, M. R., Goldsmith, A. R. 1995. *J. Endocrinol.*, (146), 71-79.
15. Brachet, M., Guy, G., Fernandez, X., Arroyo, J., Fortun-Lamothe, L. 2015a. *Actes des 11emes Journees de la Recherche Avicole et Palmipedes a Foie Gras*, Tours. p 950-954.
16. Brachet, M., Arroyo, J., Bannelier, C., Cazals, A., Fortun-Lamothe, L. 2015b. *Anim. Feed Sci. Technol.*, (209), 174-185.
17. Camiruaga L, M., Lecaros, J. 1989. *Ciencia e Investigacion Agraria*, (16), 187-192.
18. Campbell, R. R., Etches, R. J., Leatherland, J. F. 1981. *Comp. Biochem. Physiol. A-Physiol.*, (68), 653-657.
19. Cornelius, J. M., Boswell, T., Jenni-Eiermann, S., Breuner, C. W., Ramenofsky, M. 2013. *General and Comparative Endocrinology*, (190), 47-60.
20. Davail, S., Guy, G., Andre, J. M., Hermier, D., Hoo-Paris, R. 2000. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular and Integrative Physiology*, (126), 91-99.
21. Evans, A. J. 1972. *Br. Poult. Sci.*, (13), 595-&.
22. Fernandez, X., Guy, G., Laverze, J.-B., Fortun-Lamothe, L., Lazzarotto, V., Bonnefont, C. 2015. *Actes des 11emes Journees de la Recherche Avicole et Palmipedes a Foie Gras*, Tours. p 903-907.
23. Fernandez, X., Guy, G., Laverze, J. B., Bonnefont, C., Knudsen, C., Fortun-Lamothe, L. 2016. *Animal*, (10), 1288-1295.
24. Guemene, D., Guy, G., Mirabito, L., Serviere, J., Faure, J. M. 2007. *Productions Animales*, (20), 53-57.
25. Guy, G., Faure, J. M., Guéméné, D. 1997. *11th WPSA European Symposium on Waterfowl*. p 240-245, Nantes, France.
26. Guy, G., Fortun-Lamothe, L., Benard, G., Fernandez, X. 2013. *J Anim Sci*, (91), 455-464.
27. Hejja-Vetesi, M. 1975. *Baromfiipar*, (22), 28-30.
28. Hermier, D. 1997. *J Nutr*, (127), 805-808.
29. Hermier, D., Forgez, P., Laplaud, P. M., Chapman, M. J. 1988. *J Lipid Res*, (29), 893-907.
30. Hermier, D., Salichon, M. R., Guy, G., Peresson, R., Mourot, J., Lagarrigue, S. 1999. *Productions Animales*, (12), 265-271.
31. King, J. R., Farner, D. S. 1965. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, (131), 422-&.
32. Knudsen, C., Bonnefont, C., Fortun-Lamothe, L., Ricard, E., Bompa, J. F., Nozet, G., Laverze, J. B., Lagüe, M., Bernadet, M. D., Fernandez, X. 2017. *Actes des 12emes Journees de la Recherche Avicole et Palmipedes a Foie Gras*, Tours
33. Labie, C., Tournut, J. 1970. *Cahiers de Médecine Vétérinaire*, (39), 247-261.
34. Lairez, J., Feschet, P., Aubin, J., Bockstaller, C., Bouvarel, I. 2015. *Agriculture et développement durable*, Guide pour l'évaluation multicritère, Dijon/versailles.
35. Le Roy, T., Llopis, M., Lepage, P., Bruneau, A., Rabot, S., Bevilacqua, C., Martin, P., Philippe, C., Walker, F., Bado, A., Perlemuter, G., Cassard-Doulcier, A.-M., Gerard, P. 2013. *Gut*, (62), 1787-1794.
36. Leveille, G. A., Romsos, D. R., Yeh, Y. Y., Ohea, E. K. 1975. *Poult. Sci.*, (54), 1075-1093.
37. Ley, R. E., Turnbaugh, P. J., Klein, S., Gordon, J. I. 2006. *Nature*, (444), 1022-1023.
38. Litt, J., Coutelet, G., Arroyo, J., Bignon, L., Laborde, M., Theau-Clément, M., Brachet, M., G., G., Drouilhet, L., Dubois, J. P., Grossiord, B., Herault, F., L., F.-L. 2014. *Innovations Agronomiques*, (34), 241-258.
39. Meier, A. H., Farner, D. S. 1964. *General and Comparative Endocrinology*, (4), 584-595.
40. Mendes, A. S., Paixao, S. J., Restelatto, R., Morello, G. M., de Moura, D. J., Possenti, J. C. 2013. *J. Appl. Poult. Res.*, (22), 62-70.
41. Molnar, M., Nagy, I., Molnar, T., Bogenfürst, F. 2006. *Acta Agraria Kaposvariensis* (10), 223-227.
42. Odum, E. P. 1960. *The American Journal of Clinical Nutrition*, (8), 621-629.
43. Odum, E. P., Connell, C. E. 1956. *Science*, (123), 892-894.
44. Owen, M. 1978. *Verh. orn. Ges. Bayern*, (23), 169-176.
45. Parvin, R., Mushtaq, M. M. H., Kim, M. J., Choi, H. C. 2014. *Worlds Poult. Sci. J.*, (70), 543-555.
46. Pond, C. M. 1978. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, (9), 519-570.
47. Ramenofsky, M., Wingfield, J. C. 2007. *Bioscience*, (57), 135-143.

48. Raveling, D. G. 1979. Auk, (96), 234-252.
49. Sauveur, B., Rousselot-Pailley, D., Larrue, P. 1988. INRA Productions, (1), 209-214.
50. Seroussi, E., Cinnamon, Y., Yosefi, S., Genin, O., Smith, J. G., Rafati, N., Bornelov, S., Andersson, L., Friedman-Einat, M. 2016. Endocrinology, (157), 737-751.
51. Spencer, M. D., Hamp, T. J., Reid, R. W., Fischer, L. M., Zeisel, S. H., Fodor, A. A. 2011. Gastroenterology, (140), 976-986.
52. Tavernier, A., Davail, S., Ricaud, K., Bernadet, M. D., Gontier, K. 2016. Mol Cell Biochem.
53. Totzke, U., Hubinger, A., Dittami, J., Bairlein, F. 2000. J. Comp. Physiol. B-Biochem. Syst. Environ. Physiol., (170), 627-631.
54. Turnbaugh, P. J., Baeckhed, F., Fulton, L., Gordon, J. I. 2008. Cell Host Microbe, (3), 213-223.
55. Vasai, F., Ricaud, K. B., Bernadet, M. D., Cauquil, L., Bouchez, O., Combes, S., Davail, S. 2014a. Fems Microbiology Ecology, (87), 204-216.
56. Vasai, F., Ricaud, K. B., Cauquil, L., Daniel, P., Peillod, C., Gontier, K., Tizaoui, A., Bouchez, O., Combes, S., Davail, S. 2014b. Poult. Sci., (93), 916-925.
57. Xie, C. P., Albrecht, E., Wegner, J., Brockmann, G. A., Kazala, C., Weselake, R. J., Ender, K. 1999. Arch. Tierz.-Arch. Anim. Breed., (42), 191-199.