

L'engraissement spontané du foie chez les palmipèdes : état des lieux et perspectives de recherche

Christelle KNUDSEN¹, Cécile BONNEFONT¹, Laurence FORTUN-LAMOTHE¹, Karine RICAUD², Xavier FERNANDEZ¹

¹ GenPhySE, Université de Toulouse, INRA, ENVT, 31326, Castanet Tolosan, France

² INRA, Univ Pau & Pays Adour, E2S UPPA, UMR 1419, Nutrition, Métabolisme, Aquaculture, 64310, Saint Pée sur Nivelle, France

Courriel : christelle.knudsen@inra.fr

■ Aujourd'hui, la production de foie gras repose sur le gavage des animaux. Dans un contexte d'intensification du questionnement sociétal relatif aux impacts du gavage sur le bien-être animal, questionnement relayé par les associations de protection animale ainsi que par le Conseil de l'Europe, l'INRA a entrepris depuis 2009 des recherches sur des méthodes alternatives à cette pratique pour la production de foie engraisé.¹

Introduction

Chez les oiseaux, dont les palmipèdes, le foie constitue un organe de synthèse et de stockage lipidique transitoire, utilisé en phase pré-migratoire notamment (Odum, 1960 ; Pond, 1978). Cette aptitude est exploitée chez les palmipèdes dans le cadre de la production de foie gras lors du gavage. Selon la définition de Labie et Tournut (1970), le foie gras des palmipèdes gavés est l'expression d'une stéatose hépatique, autrement dit un engraissement du foie, d'origine nutritionnelle, hypertrophique et réversible. 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'affaires, 30 000 emplois directs et 100 000 indirects en France en 2014 (estimations du Comité Interprofessionnel des Palmipèdes à Foie Gras – CIFOG).

L'embucage, acte d'introduction de l'embuc de gavage dans le jabot (canards) ou pseudo-jabot (oies), et le caractère forcé de l'ingestion sont aujourd'hui remis en question par les associations de protection animale, mais aussi par le conseil de l'Europe. Depuis 1999 le conseil de l'Europe recommande ainsi que la production de foie gras ne soit exercée dans aucun pays européen n'étant pas déjà producteur à cette date (Article 24 du texte relatif aux canards de Barbarie et les hybrides de canards de Barbarie et de canards domestiques et Article 25 du texte relatif aux oies domestiques et à leurs croisements du 22 juin 1999). Cette recommandation n'a à ce jour été retranscrite spécifiquement pour les palmipèdes que dans la législation Italienne en 2001 et l'était déjà dans la législation polonaise depuis 1997, mais les législations de plusieurs pays Européens tels que l'Allemagne, le Danemark, la Suède, le Royaume Uni et les Pays Bas stipulent d'ores et déjà que l'alimentation forcée d'un

animal est interdite, sauf pour raison de santé. Outre cette mesure, 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 (Articles 24 et 25). Ces recommandations, ainsi que les controverses autour de la filière foie gras, ont entraîné le déploiement de 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 non engraisés supplémentées en graisse animale ou végétale et les foies engraisés spontanément, sans alimentation forcée. Quelques éleveurs en France, en Espagne et aux États Unis notamment ont ainsi témoigné de la possibilité

¹ Cet article est adapté de la synthèse présentée aux Journées de la Recherche Avicole 2017 (Knudsen *et al.*, 2017b).

d'induire une stéatose hépatique spontanée chez les palmipèdes, mais aucune donnée bibliographique chiffrée n'est disponible sur ces élevages.

La présente synthèse a pour objectif de définir l'état d'avancement des travaux menés sur l'engraissement hépatique des palmipèdes sans alimentation forcée et d'en présenter les perspectives de recherche. Nous nous focaliserons ainsi sur les différentes recherches académiques menées sur ce sujet et les perspectives de recherches en ayant découlé. Nous parlerons de foies « engraisés » pour se référer au produit de systèmes sans gavage et non de « foie gras » puisque, par l'absence de l'acte de gavage, le produit ne répond pas à sa définition réglementaire actuelle (Article L.654-27-1 du code rural).

1. Bases biologiques de la stéatose hépatique chez les oiseaux

La stéatose hépatique d'origine nutritionnelle 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, migrateurs 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. Les lipides alimentaires sont dégradés dans l'intestin grêle. Chez les mammifères les lipides alimentaires sont transportés sous forme de chylomicrons dans le système lymphatique avant de rejoindre le système veineux, court-circuitant ainsi le foie (McWilliams *et al.*, 2004), alors que chez les oiseaux, les lipides simples sont absorbés à travers la paroi des entérocytes et réassemblés avant d'être transportés par la veine porte jusqu'au foie (Bensadoun et Rothfeld, 1972). Ces lipides passent donc par le foie avant de rejoindre la circulation générale,

permettant un faible captage des lipides par cet organe. La lipogenèse *de novo* se fait à partir de glucides alimentaires qui sont dégradés en glucose dans la partie supérieure du tube digestif, puis absorbés à travers la paroi de l'intestin grêle et transportés jusqu'au foie. Le glucose y est alors métabolisé en acides gras puis en triglycérides. Le foie constitue le site principal, et quasi exclusif, de la synthèse endogène de lipides chez les oiseaux, alors que chez les mammifères, elle s'effectue principalement au niveau des tissus périphériques, adipeux notamment (O'Hea et Leveille, 1969 ; Evans, 1972 ; Leveille *et al.*, 1975). Ainsi, bien que les sites de synthèse varient, 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 vers les tissus adipeux et les muscles 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 *et al.*, 1988 ; Hermier, 1997). Plusieurs facteurs métaboliques, la choline notamment, participent à l'exportation des triglycérides. Afin de permettre le captage des acides gras par les tissus périphériques, les VLDL circulantes sont ensuite hydrolysées via la lipoprotéine lipase à proximité des sites utilisateurs (principalement les muscles, les tissus adipeux et le foie). Les acides gras libérés traversent les cellules endothéliales et sont métabolisés en triglycérides, qui constituent la forme principale de stockage des lipides.

Dans des conditions métaboliques dites « basales » (hors croissance, reproduction...) il existe un équilibre entre la lipogenèse et l'exportation des lipides. Mais lorsque l'activité de lipogenèse dépasse la capacité d'exportation des lipides, à savoir la capacité de synthèse et de sécrétion des lipoprotéines, un phénomène de stéatose hépatique, c'est-à-dire d'engraissement du foie, se produit. Ce phénomène peut être observé dans des situations particulières nécessitant

une forte mobilisation d'énergie, comme la reproduction ou la migration. Chez les oiseaux le stockage des lipides s'effectue ainsi principalement au niveau des adipocytes et des myocytes, mais peut également se faire de façon transitoire au niveau des hépatocytes.

■ 1.2. Comportement alimentaire et métabolisme hépatique chez les oiseaux migrateurs

Afin de répondre aux 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 et Farner, 1965). Ainsi, chez certains oiseaux, comme la fauvette des jardins (*Sylvia borin*) ou le colibri à gorge rubis (*Archilochus colubris*), le poids vif peut être plus que doublé en l'espace de quelques jours ou semaines, avec des réserves essentiellement sous forme de lipides (Odum et Connell, 1956 ; Odum, 1960 ; Pond, 1978 ; Bairlein et Gwinner, 1994). Cet engraissement semble principalement induit par une hyperphagie, *i.e.* une consommation alimentaire accrue, mais aussi par une amélioration de l'efficacité digestive (Bairlein et Gwinner, 1994), même si cette amélioration est variable selon les espèces (King et Farner, 1965). Il a ainsi été observé qu'en captivité plusieurs espèces d'échassiers migrateurs, ayant accès à une alimentation à volonté, pouvaient avoir une ingestion jusqu'à 8 fois supérieure à celle nécessaire pour couvrir leur métabolisme basal, et dépassant les niveaux nécessaires à la reproduction ou au maintien en conditions de froids extrêmes par exemple (Kvist et Lindstrom, 2003). Une modification du régime et des préférences alimentaires des oiseaux migrateurs, avec une ingestion d'aliments riches en glucides et en lipides comme les fruits par exemple, a également pu être observée en phase de migration (Guglielmo, 2018). Durant cette période les niveaux d'ingestion importants permettent aux oiseaux de couvrir leurs besoins protéiques malgré des teneurs en protéines dans les aliments faibles.

Peu de données sont disponibles quant à la répartition de la masse grasseuse, qui semble variable selon les espèces (Pond, 1978 ; Guglielmo, 2018). 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. Le poids de foie augmente durant la migration, mais cette prise de poids n'est pas toujours associée à un engraissement. Chez une espèce de passereaux (*Dumetella carolinensis*) par exemple le poids de foie augmente d'environ 25 % avant la migration d'automne alors que son taux de lipides reste constant (Corder *et al.*, 2016). À l'inverse chez la bernache du Canada (*Branta canadensis minima*), un engraissement périphérique associé à un engraissement hépatique a été observé durant la migration de printemps (Raveling, 1979). De même, chez le bruant à gorge blanche (*Zonotrichia albicollis*), une augmentation du taux de lipides hépatiques de 6 à 11 % a pu être observée durant la phase pré-migratoire (Odum, 1960), tout comme chez l'étourneau roselin (*Sturnus roseus*) où le taux de lipides hépatiques est plus que doublé en phase pré-migratoire printanière (Pilo et George, 1983). La migration semble ainsi être associée à un engraissement hépatique variable selon les espèces.

Plusieurs facteurs environnementaux sont responsables du comportement d'hyperphagie pré-migratoire, la photopériode étant le facteur prépondérant chez les oiseaux migrateurs sauvages (King et Farner, 1965 ; Bairlein et Gwinner, 1994 ; Cornelius *et al.*, 2013). 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, comme c'est le cas chez la majorité des homéothermes (King and Farner 1965).

La modulation de la quantité et de la qualité nutritionnelle des aliments disponibles semble également accélérer l'engraissement chez certaines espèces comme la fauvette des jardins (*Sylvia borin*, Totzke *et al.*, 2000 ; Cornelius *et al.*, 2013). 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 et Ramenofsky, 2006, Cornelius *et al.*, 2013). Les oiseaux seraient ainsi plus sensibles à la photopériode au printemps qu'en automne (Bairlein et 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 et Wingfield, 2007). La migration de printemps serait régulée par les hormones androgènes chez les femelles comme les mâles, 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 des blés (*Coturnix coturnix*, Boswell *et al.*, 1995) et l'oie des neiges (*Anser caerulescens caerulescens*, Campbell *et al.*, 1981), mais son implication dans l'engraissement pré-migratoire n'a pas pu être mise en évidence, alors qu'elle a pu l'être chez le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys gambelii*, Meier et Farner, 1964).

2. La démarche de conception innovante utilisée

Un engraissement périphérique accompagné d'un engraissement hépatique a ainsi été observé naturellement chez certains oiseaux sauvages

à certains stades de vie. Les animaux domestiques ont fait l'objet d'un processus de domestication et de sélection et sont élevés dans des conditions maîtrisées par l'homme pour répondre à ses objectifs (production, sport, récréation...). En conséquence, leur comportement peut être assez éloigné de celui des animaux sauvages. C'est pourquoi, dans cette synthèse nous parlerons de comportement « normal » des animaux, au sens de « attendu pour cette espèce en l'absence de contraintes fortes », plutôt que de comportement naturel. Il s'agit par exemple, pour les palmipèdes, de comportements tels que celui de se déplacer librement, de battre des ailes, d'avoir des interactions sociales, etc. Afin de répondre aux attentes sociétales relatives au gavage, les systèmes alternatifs développés pour la production d'un foie engraisé ne doivent pas avoir recours à l'alimentation forcée et doivent permettre aux animaux d'exprimer un comportement « normal ». Partant de ces deux prérequis 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 hyperphagique et un engraissement chez les palmipèdes sauvages en période pré-migratoire ont été retenus pour être appliqués au niveau expérimental dans les premières études effectuées par l'INRA : la modulation de l'éclairage, 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 (Heikkinen *et al.*, 2015), 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 ont été conduits sur ce modèle animal. L'oie ne représentant actuellement qu'une faible proportion

Tableau 1. Aptitudes à la stéatose spontanée des différents palmipèdes domestiques communément utilisés dans la filière foie gras (d'après Guy *et al.*, 1997 ; Baéza *et al.*, 2005 ; Baéza *et al.*, 2013).

	Capacité d'ingestion en 24h	Comportement migratoire des ancêtres	Aptitudes physiologiques à la stéatose	Interactions possibles avec la maturité sexuelle
Oie grise des Landes	****	*** (Oie cendrée)	***	**
Canard de Barbarie	**	0	****	?
Canard mulard	***	*	***	?
Canard commun	**	*** (Colvert)	*	?

* : aptitude faible ; ** : aptitude modérée ; *** : aptitude forte ; **** : aptitude très forte ; ? : non déterminée.

de la production française de foie gras (< 2 %), par rapport à celle issue du canard, mulard principalement, l'INRA a également réalisé une expérimentation avec ce dernier modèle. Afin d'éviter la multiplication des facteurs expérimentaux et dans une démarche de réduction des effectifs animaux, chez l'oie comme le canard les premiers essais ont été menés exclusivement avec des animaux d'un seul sexe. Les mâles ont été choisis afin de s'affranchir des effets de la ponte chez les femelles.

■ 2.2. Choix du modèle alimentaire

Lors de la phase pré-migratoire, au-delà de l'hyperphagie, des modifications métaboliques, notamment dans le foie, favorisent également la lipogenèse et l'engraissement périphérique et hépatique (Guglielmo, 2018). Dans ce cadre, l'aliment a un rôle primordial. Il doit être appétent pour favoriser l'hyperphagie, avoir une forte valeur énergétique sous forme de pré-curseurs glucidiques de la lipogenèse (amidon), avoir une bonne digestibilité et être pauvre en composés favorisant l'exportation des lipides dans les tissus périphériques (choline notamment). Le maïs répond à l'ensemble de ces critères, ce qui en fait la matière première privilégiée pendant le gavage (Baéza *et al.*, 2013), et l'aliment retenu pour les premières études sur l'induction d'une stéatose hépatique spontanée.

3. Les leviers d'actions utilisés et les résultats 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 1970 (Auffray et 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 présenter que les systèmes développés répondant aux exigences définies précédemment.

a. Une stratégie d'élevage basée sur le comportement migratoire

Les protocoles des premiers travaux amorcés par l'INRA en 2009 sur la stéatose spontanée ont été basés sur le comportement migratoire des oiseaux sauvages et sur les pratiques et observations réalisées chez 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 jars après une période de restriction alimentaire (Guy *et al.*, 2013 ; Fernandez *et al.*, 2016). La consommation alimentaire était ainsi supérieure à 400 g/j pendant les trois premières semaines d'alimentation au maïs, puis diminuait graduellement pour atteindre des niveaux d'ingestion inférieurs à 300 g/j (figure 2). Ces niveaux étaient donc supérieurs à ceux observés dans les rares études disponibles chez l'oie adulte nourrie à volonté avec de l'aliment complet (340 et 380 g/j, Sauveur *et al.*, 1988 ; Arroyo *et al.*, 2012a) témoignant d'une hyperphagie transitoire. Ces travaux ont également permis de tester les hypothèses avancées quant aux facteurs induisant cette hyperphagie chez l'oie et d'initier leur optimisation.

b. L'éclaircissement

La lumière est un inducteur important du comportement d'hyperphagie pré-migratoire chez les oiseaux sauvages. Les travaux de Bonnefont *et al.* (2015) ont permis d'évaluer son effet chez l'oie grise landaise en comparant en période hivernale trois programmes lumineux : maintien de 10 h d'éclaircissement (lot A) ; une diminution de l'éclaircissement 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'éclaircissement 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. L'hypothèse que le cycle lumineux déclenche l'hyperphagie n'est donc pas vérifiée, mais les résultats obtenus mettent en évidence l'intérêt d'une stimulation lumineuse précoce pour optimiser ce comportement. Des études restent cependant à effectuer

Figure 1. Schéma expérimental appliqué dans les travaux de Guy et al. (2013) et de Fernandez et al. (2016) visant à induire une stéatose spontanée chez le jars (*Anser anser*).

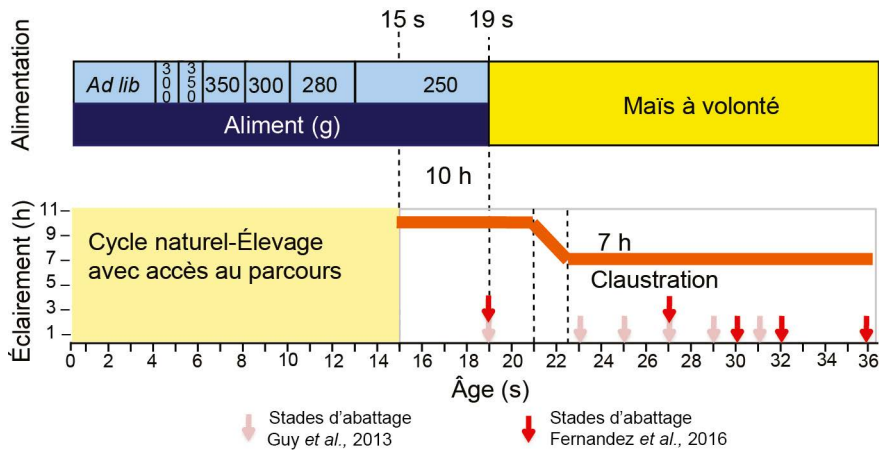
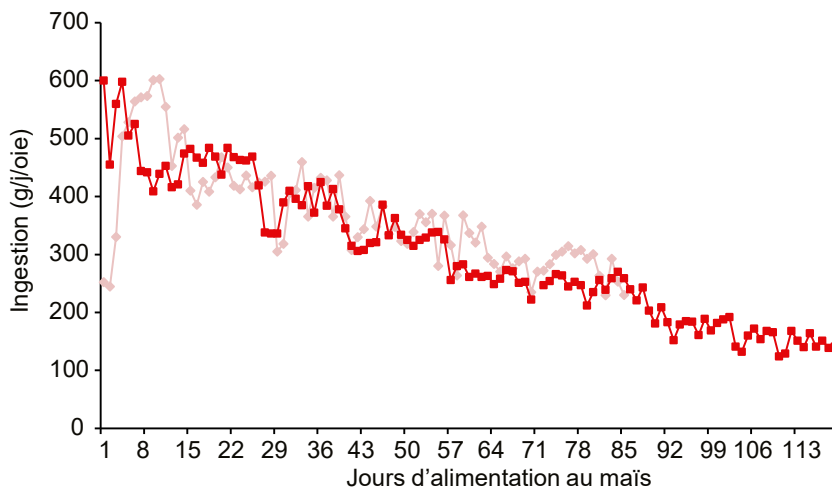


Figure 2. Consommation de maïs inerté offert à volonté chez le jars (*Anser anser*) à compter de 19 semaines d'âge après une phase de restriction alimentaire (d'après Guy et al., 2013 en rose ; Fernandez et al., 2016 en rouge).



afin de déterminer plus finement l'effet de la stimulation lumineuse sur le comportement d'hyperphagie.

c. 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 et Farner, 1965). Ceci a pu être suggéré chez l'oie grise landaise dans le cadre des travaux de Guy et al. (2013) et de 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 en ambiance contrôlée afin de définir et d'optimiser plus finement l'impact de la température sur le comportement d'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 supérieure à 400 g/j pendant 2 semaines au lieu de 3) et la consommation globale sur les 12 semaines

d'alimentation au maïs était réduite (254 vs 316 g/j/oié, Fernandez et al., résultats non publiés). Comme observé chez l'oie sauvage, l'induction d'un comportement hyperphagique chez l'oie domestique au printemps requerrait donc d'utiliser d'autres facteurs stimulants.

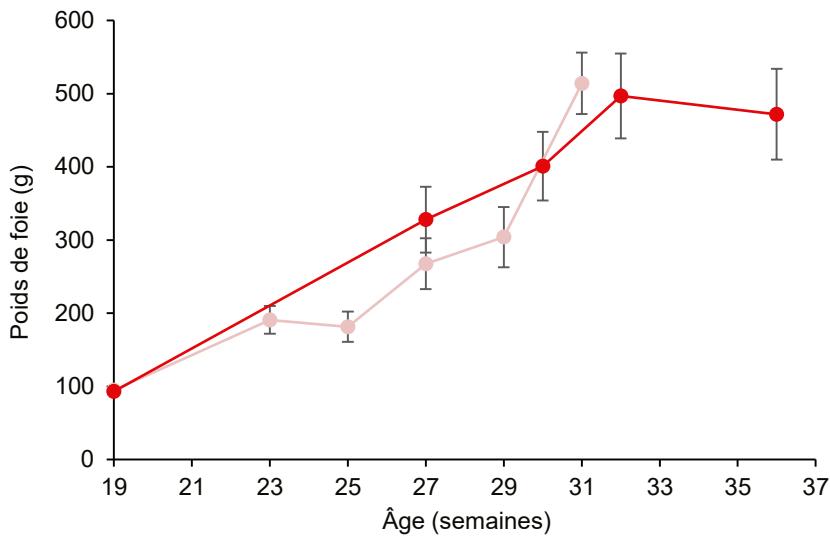
d. Modulation de la disponibilité alimentaire

La modulation de la disponibilité alimentaire est aussi un inducteur potentiel du comportement hyperphagique chez les oiseaux migrateurs. Dans le cadre de la conduite d'élevage conventionnelle les animaux sont soumis à une restriction alimentaire horaire avant gavage afin de favoriser une hyperphagie lors de l'accès à l'aliment et ainsi développer le volume de leur pseudo-jabot, et donc leurs capacités d'ingestion (Arroyo et al., 2012b). 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 (restriction horaire de l'accès à la mangeoire) durant l'alimentation au maïs post restriction alimentaire induit une augmentation transitoire de l'ingestion (Knudsen et al., 2017a) comme cela a également pu être démontré avec une alimentation restreinte aux granulés (Guy et al., 1997).

■ 3.2. Induction de la stéatose hépatique

Dans le cadre des travaux de Guy et al. (2013) et de 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 500 g en moyenne et le gras abdominal représentait environ 570 g (7,2 % du poids vif). Toutefois, la variabilité du poids de foie était élevée (CV de 45 %, allant d'environ 170 à 1 100 g). Au-delà de 12 semaines d'alimentation au maïs, le poids de foie stagne et aucun engraissement hépatique supplémentaire n'est observé alors que l'engraissement périphérique semble se stabiliser plus rapidement, après 6 semaines d'alimentation au maïs. Les travaux de

Figure 3. Évolution du poids de foie en fonction de l'âge lors d'une alimentation à volonté au maïs chez le jars (*Anser anser*) (d'après Guy *et al.*, 2013 en rose ; Fernandez *et al.*, 2016 en rouge).



Fernandez *et al.* (2015) ont comparé les performances du système de production alternatif et du système de production conventionnel (avec gavage) chez des oies grises landaises mâles. Les jars du système alternatif ont été abattus à 224 j, après 12 semaines d'alimentation libre au maïs, alors que les autres jars ont été abattus à 115 j après 17 jours de gavage. Ces travaux montrent que pour des poids vifs de 8,2 kg et de 9,3 kg respectivement, le niveau d'engraissement de la carcasse obtenu est globalement similaire, voir supérieur, à celui obtenu après un gavage, alors que les poids de foie sont très inférieurs (445 ± 24 vs $1\ 102 \pm 23$), suggérant une lipogenèse active, mais une exportation des lipides néo-synthétisés accrue. De plus, les foies issus d'animaux ayant développé une stéatose spontanée sont légèrement moins engraisés (53 vs 56 % de lipides) et ont un rendement à la cuisson plus faible (82 vs 88 %). Leurs concentrations en glycogène (103 vs 70 $\mu\text{mol/g}$) et en glucose (45 vs 35 $\mu\text{mol/g}$) sont supérieures à celles 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, même si les performances obtenues sont inférieures à celles obtenues après gavage des animaux, en particulier sur le plan de l'homogénéité du poids de foie.

a. Corrélation entre hyperphagie et 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 de déterminer la corrélation entre ingestion et stéatose hépatique sur des oies logées individuellement. Dans ce dispositif, la consommation moyenne des oies était significativement 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, bien que les animaux pouvaient se voir et s'entendre. Les poids de foie de ces animaux étaient également inférieurs à ceux d'animaux élevés en groupe mais la variabilité individuelle du poids de foie était en revanche identique (CV de 62 et 63 %, respectivement), ce qui a permis d'étudier les corrélations entre ingestion et stéatose dans des conditions représentatives de la variabilité du caractère à ce stade. Cette étude a permis de mettre en évidence une corrélation forte entre le niveau d'ingestion de maïs 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. Il serait intéressant de vérifier ces corrélations dans des conditions d'élevage collectif.

b. 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, après la période d'hyperphagie, la consommation à volonté de maïs diminue alors que le poids de foie continue d'augmenter (Guy *et al.*, 2013 ; Fernandez *et al.*, 2016). 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 %, Hermier *et al.*, 1999 ; Davail *et al.*, 2000). Cela suggère une saturation de ces lieux de stockage, pouvant expliquer l'engraissement hépatique ultérieur. À 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 du poids de foie (Babilé *et al.*, 1998 ; Arroyo *et al.*, 2017). Ainsi certaines stéatoses se prolongent au-delà de la période d'hyperphagie. Il semble donc y avoir une modulation des mécanismes métaboliques qui se met en place lors de la stéatose spontanée chez l'oie qu'il est important d'explorer. Des travaux sont actuellement en cours à l'INRA pour répondre à ce questionnement et définir la nature de la stéatose mise en place.

c. Effet de l'espèce animale

Comme précisé précédemment, la variabilité interindividuelle de l'hyperphagie et 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 dans la partie 5.

Les premiers travaux menés chez le canard mulard (Knudsen *et al.*, 2017a) 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 (570 g d'ingestion sur la première journée), le canard régulant très rapidement son ingestion lors de la transition alimentaire, confirmant les résultats obtenus chez le canard en croissance préalablement restreint (Guy *et al.*, 1997). Cette brève hyperphagie lors d'une alimentation au maïs à volonté était associée à une augmentation négligeable du poids de foie (84 g de foie en moyenne au point culminant, après 2 semaines d'alimentation au maïs, vs 58 g avant alimentation au maïs). Une très forte variabilité de l'appétit à la stéatose spontanée inter-espèces semble donc être observée et les effecteurs de l'hyperphagie et de la stéatose semblent être très dépendants de l'espèce, comme c'est aussi le cas chez les oiseaux migrateurs sauvages comme présenté précédemment.

4. Évaluation de la durabilité du système innovant

Comparativement au système conventionnel, les performances pondérales en stimulation de la stéatose spontanée sont en moyenne moitié moindres que dans le cadre d'un gavage (500 vs 1 000 g de poids de foie) et la variabilité individuelle de ces performances est deux à trois fois plus élevée qu'à l'issue d'un gavage (45-60 vs 20 %) pour une durée d'engraissement cinq fois plus élevée (12 semaines vs 16 jours) (Guy *et al.*, 2013 ; Fernandez *et al.*, 2016). Ce système d'élevage innovant, et le produit qui en est issu, est donc très différent d'un système conventionnel et il convient de définir ses impacts en termes de durabilité. Ici, nous avons fait le choix d'évaluer la durabilité selon ses trois piliers fondateurs : le pilier environnemental, le pilier économique et le pilier social. Pour cela, nous avons adapté 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 réalisée porte sur l'évaluation du pilier environnemental pour lequel l'analyse des cycles de vie (ACV) a été utilisée 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.*, (2015b) 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 ACV. Les impacts environnementaux de la production d'un kilogramme de foie sont ainsi plus importants pour le système où la stéatose est obtenue de façon spontanée (tableau 2, figure 4). 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 (514 vs 815 g, tableau 3). L'aliment

Tableau 2. Impacts environnementaux de la production d'un kg de foie chez le jars (*Anser anser*) dans les systèmes conventionnel (avec gavage) et alternatif (sans gavage) (d'après Brachet *et al.*, 2015b).

Impact potentiel	Conventionnel	Alternatif
Potentiel de changement climatique (kg CO ₂ -eq.)	53,02	140,55
Potentiel d'eutrophisation (kg PO ₄ ³⁻ -eq.)	0,37	0,84
Potentiel d'acidification (kg SO ₂ -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 ³)	3,44	8,16
Occupation des surfaces (m ² .an)	66,74	142,68

Figure 4. Évaluation de la durabilité d'un système de production de foie engraisé résultant d'une stéatose spontanée chez le jars (*Anser anser*) (Cadre conceptuel adapté de Litt *et al.*, 2014 ; et résultats d'après Brachet *et al.*, 2015b ; Fernandez *et al.*, 2015).

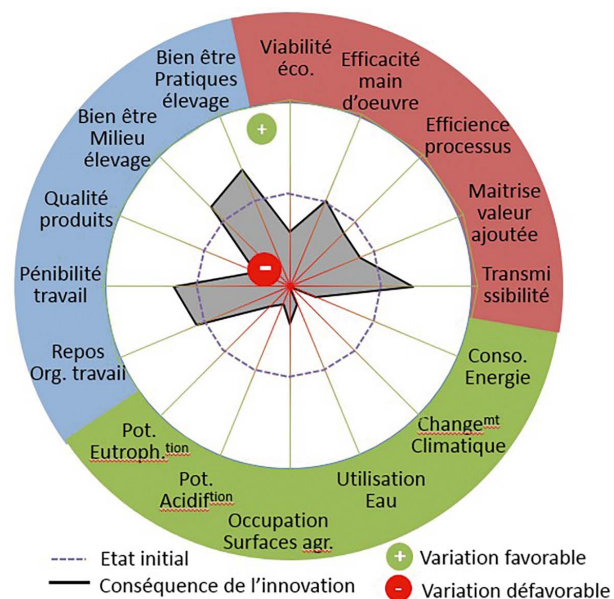


Tableau 3. Principales caractéristiques et performances zootechniques dans les systèmes de production conventionnel (foie gras issu du gavage) et alternatif (foie engraisé spontanément) chez le jars (*Anser anser*) (d'après Brachet et al., 2015b).

	Conventionnel	Alternatif
IC ⁽¹⁾ Démarrage– Élevage	4,28	5,73
ITM ⁽²⁾ Gavage/engraissement	17,55	54,37
Quantité d'aliment consommée (kg/oie)		
Démarrage	9,3	8,9
Élevage	19,0	27,2
Gavage/engraissement	14,3	28,0
Âge d'abattage (jours)	115	224
Poids d'abattage (g)	9 280	8 267 ± 963
Poids de foie (g)	815	514 ± 231
Muscle magret/foie	0,33	0,80 ± 0,54
Mortalité (%)		
Démarrage– Élevage	5	7
Gavage/engraissement	1	4

⁽¹⁾ : IC : Indice de Consommation (aliment consommé/gain de poids vif).

⁽²⁾ : ITM : Indice de Transformation du Maïs (maïs consommé pendant l'engraissement/poids de foie).

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, mais dégradée par la saisonnalité de la production (actuellement une bande par an en hiver). La production pourrait être dessaisonnée mais impliquerait des investissements importants pour contrôler la photopériode et la température des bâtiments, augmentant ainsi la consommation d'énergie

ce qui pourrait dégrader certaines performances environnementales. Dans cette évaluation le système sera donc considéré comme saisonnalisé. 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, obligeraient à proposer un prix très au-delà du prix actuel du foie gras pour couvrir les coûts de production.

■ 4.3. Performances sociales

Litt et al (2014) ont défini que, dans le pilier social, pour être durables 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) notamment sur des critères d'aspect, d'odeur et de goût (tableau 4). 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 justifieraient le développement du système de production alternatif au gavage. La maîtrise de l'éclairage impose cependant une claustration des animaux sur une grande partie de la durée d'élevage pouvant avoir un impact potentiellement négatif sur le bien-être animal. Des études comparatives spécifiques seraient donc nécessaires pour définir précisément l'impact de ces deux systèmes sur différentes composantes du bien-être animal au cours des différentes phases d'élevage. Enfin, les animaux n'étant pas gavés, le système proposé s'affranchit des contraintes posturales liées au gavage et est moins exigeant en temps de travail et donc en main d'œuvre. Une réduction de la pénibilité au travail et une augmentation du temps de repos peuvent donc être escomptées avec ce système.

Le système alternatif au gavage, tel qu'il est expérimenté aujourd'hui pourrait donc permettre d'améliorer les performances en termes de bien-être animal et de qualité de vie de l'éleveur, mais dégraderait l'ensemble des autres performances de la durabilité (figure 4). À ce stade, une optimisation du système est nécessaire ainsi qu'une évaluation plus fine et complète de sa durabilité.

Tableau 4. Appréciation des foies de jars (*Anser anser*) selon le système de production, conventionnel (foie gras issu du gavage) ou alternatif (foie engraisé spontanément) et la gamme de poids dans le cadre de tests d'acceptabilité par le consommateur (d'après Fernandez et al., 2015).

	Gavés	Stimulés 600-800 g	Stimulés 800-1 000 g	P-values
Aspect	6,38 ± 1,84 ^b	5,00 ± 2,35 ^a	5,28 ± 2,23 ^a	***
Odeur	6,43 ± 1,84 ^b	5,86 ± 2,07 ^{ab}	5,59 ± 2,07 ^a	***
Goût	6,90 ± 1,78 ^b	5,90 ± 2,21 ^a	5,23 ± 2,39 ^a	*
Texture	6,91 ± 1,73 ^b	5,28 ± 2,38 ^a	5,35 ± 2,33 ^a	***
Appréciation globale	6,83 ± 1,55 ^b	5,77 ± 2,16 ^a	5,59 ± 2,07 ^a	***

* : $p < 0,05$; *** : $p < 0,001$; a, b : des lettres différentes entre moyennes d'une même ligne indiquent des différences significatives au seuil de 5 %.

5. Perspectives de recherche

Nous avons fait le choix dans cette synthèse de présenter les perspectives de recherche possibles pouvant répondre au mieux à l'ensemble des critères de durabilité énoncés précédemment sur ses trois piliers fondateurs : le pilier environnemental, le pilier économique et le pilier social en évitant de léser de façon importante un pilier au profit d'un autre. Pour répondre à ces critères, le système d'élevage mis en place pour stimuler la stéatose spontanée doit être optimisé afin de : *i*) répondre aux enjeux sociétaux et améliorer l'acceptabilité du produit auprès du consommateur ; *ii*) réduire son impact environnemental ; *iii*) réduire son coût de production. Afin de répondre à ces enjeux, la conduite d'élevage doit être optimisée, avec pour objectif d'entraîner des comportements d'hyperphagie et d'améliorer les performances hépatiques, sans dégrader les rendements en viande, tout en répondant aux prérequis énoncés d'absence d'alimentation forcée et d'expression du comportement normal de l'animal. Les poids de foie et leur niveau de stéatose doivent être homogénéisés tout en améliorant leur qualité sensorielle.

■ 5.1. Induire et maintenir une hyperphagie

a. 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., 2012b). Ainsi, selon l'appétence de ceux-ci la consommation sera plus ou moins élevée. Bien que le maïs soit déjà un aliment très appétent, l'hyperphagie pourrait être stimulée en optimisant l'appétence et la préhension de l'aliment par les palmipèdes, en modifiant sa forme et sa présentation par cuisson par exemple.

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 pseudo-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., 2012b ; Brachet et al., 2015a). 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 (Brachet et al., 2015a).

b. 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 (Bonfont et al., 2015). 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 (Guy et al., 1997 ; Knudsen et al., 2017a). Cette modulation, si elle est vérifiée chez l'oie et le canard, permettrait dès lors de maximiser l'ingestion sur une période donnée. La maîtrise des paramètres d'ambiance peut cependant avoir un impact sur le bien-être animal qu'il conviendrait d'évaluer. Enfin, bien que les performances pondérales puissent être dégradées, une conduite d'élevage en lumière naturelle pourrait être envisagée afin de se rapprocher au mieux des conditions de vie normales de l'animal, en permettant en particulier l'accès à un parcours extérieur. L'impact sur les performances pondérales, économiques et environnementales de ce type de système mériterait également d'être évalué.

Enfin, dans un souci de durabilité, 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.

c. 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 (Heikkinen *et al.*, 2015). Les canards mulards ou barbarie 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 populations plus proches génétiquement de leurs ancêtres migrants, comme le canard de Pékin, malgré des capacités d'hyperphagie ou de stéatose moindres (tableau 1).

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

a. Métabolisme de l'hôte

La choline, d'origine alimentaire ou endogène, est impliquée dans les phénomènes d'exportation de triglycérides du foie vers les tissus périphériques sous forme de VLDL. La fourniture d'un aliment faiblement concentré en choline, tel que le maïs réduirait l'exportation lipidique, favorisant ainsi la stéatose (Baéza *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 (Hejja-Vetesi, 1975 ; Camiruaga et Lecaros, 1989). 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 alimentaire (Spencer *et al.*, 2011). On peut donc faire l'hypothèse de l'existence d'interactions entre l'apport en choline et le microbiote intestinal sur les mécanismes de stéatose chez les palmipèdes. Ces hypothèses restent cependant à vérifier. L'impact de ces mesures sur la santé et le bien-être des animaux devra également être évalué.

b. Microbiote intestinal

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 également. En effet, des études récentes ont montré des différences de composition du microbiote intestinal entre les canards de Barbarie, Pékin et mulards. Ainsi, les microbiotes du canard de Barbarie et du canard mulard sont majoritairement composés du genre *Clostridium*, tandis que chez le canard Pékin (plus efficace sur l'engraissement périphérique qu'hépatique), ce sont les bactéries des genres *Streptococcus* et *Enterococcus* qui dominent (Vasai *et al.*, 2014a ; Vasai *et al.*, 2014b). Ces deux genres de canards et leur hybride ont des aptitudes à la stéatose hépatique différentes qui pourraient, en partie, s'expliquer par des différences de microbiote intestinal. Chez les mammifères le microbiote intestinal d'individus obèses est différent de celui d'individus minces avec un enrichissement en bactéries lactiques comme chez le canard Pékin (Ley *et al.*, 2006 ; Turnbaugh *et al.*, 2008) par exemple. Une étude récente a montré que des souris nourries avec un même aliment riche en lipides et avec le même patrimoine génétique pouvaient développer des niveaux variables de stéatose hépatique non alcoolique (NAFLD) pouvant être corrélés à des différences de composition du microbiote intestinal (Le Roy *et al.*, 2013). Cette étude est même allée plus loin en démontrant que la propension à développer une stéatose hépatique chez la souris était transmissible via des inoculations de microbiote digestif, mettant en évidence un lien direct entre microbiote digestif et métabolisme hépatique. Aucune étude n'a à ce jour été publiée sur les effets potentiels du microbiote intestinal, ou de souches commerciales, sur la stéatose spontanée chez les palmipèdes. Des études sont en cours à l'INRA afin d'évaluer les corrélations possibles et le lien de causalité entre microbiote et aptitude à la stéatose spontanée.

■ 5.3. Identifier puis réduire les sources de variabilité de la réponse

a. Sélection génétique

À l'heure actuelle, les lignées de palmipèdes gras utilisées pour la production de foie gras sont sélectionnées

pour le système conventionnel en gavage (Baéza *et al.*, 2013). Les effecteurs et les mécanismes métaboliques et physiologiques mis en place lors de la stéatose spontanée diffèrent probablement 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 de réduire la variabilité de réponse des animaux. Les premières études sur ces critères ont montré une héritabilité modérée du temps passé à la mangeoire en alimentation à volonté chez l'oie ($h^2 = 0,29$, Molnar *et al.*, 2006). Ce paramètre peut être corrélé au niveau d'ingestion, mais des mesures plus précises du niveau d'ingestion et du comportement alimentaire seraient cependant à faire. L'aptitude à la stéatose spontanée étant dépendante du niveau d'hyperphagie mais aussi de facteurs métaboliques une évaluation de l'héritabilité de l'aptitude à la stéatose spontanée serait souhaitable.

b. 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 trois premières semaines d'alimentation au maïs. En d'autres termes, les animaux hyperphagiques 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 mais aussi de servir de support de sélection. Une adaptation de l'utilisation de systèmes de contrôle automatisés du comportement alimentaire (Cobo *et al.*, 2017a ; Cobo *et al.*, 2017b) chez l'oie semble prometteuse dans ce cadre.

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. Des méthodes d'imagerie ont été mises en place et permettent une bonne prédiction des performances pondérales, mais à l'heure actuelle celles-ci restent encore contraignantes pour l'animal (Locsmandi *et al.*,

2005 ; Cobo *et al.*, 2015 ; Xu *et al.*, 2018). L'utilisation de marqueurs plasmatiques serait donc à privilégier en routine. En médecine humaine, de nombreuses publications, comme celles citées dans la revue bibliographique de Amacher (2011), font le bilan des molécules plasmatiques ou sériques pouvant constituer de bons prédicteurs de stéatose 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. Plusieurs études exploratoires des marqueurs plasmatiques potentiels de la stéatose chez les palmipèdes sont en cours pour répondre à ces questionnements.

Conclusions et perspectives générales

Les premiers travaux réalisés sur les possibilités d'obtention d'un foie engraisé sans acte de gavage ont 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 en moyenne moitié moindre que celle obtenue dans le système conventionnel et associée à une forte variabilité de performances interindividuelles. Dès lors, bien que ce système permette d'éviter le recours à

une pratique considérée antinomique avec la notion de bien-être animal et de réduire la pénibilité du travail de l'éleveur, la qualité du produit, son impact environnemental et la viabilité du système d'élevage sont en l'état actuel dégradés. Pour être durable, une optimisation du système est donc nécessaire afin d'augmenter les niveaux d'hyperphagie et de stéatose hépatique avec une plus grande homogénéité 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 le microbiote intestinal sont aujourd'hui identifiés et mériteraient d'être explorés tout en veillant à préserver au mieux le bien-être animal et les autres composantes de la durabilité dans le système développé.

Références

- Agatsuma R., Ramenofsky M., 2006. Migratory behaviour of captive white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*, differs during autumn and spring migration. *Behaviour*, 143, 1219-1240.
- Amacher D.E., 2011. Strategies for the early detection of drug-induced hepatic steatosis in preclinical drug safety evaluation studies. *Toxicology*, 279, 10-18.
- Arroyo J., Auvergne A., Dubois J.P., Lavigne F., Bijja M., Fortun-Lamothe L., 2012a. Influence of feeding sorghum on the growth, gizzard development and carcass traits of growing geese. *Animal*, 6, 1583-1589.
- Arroyo J., Fortun-Lamothe L., Dubois J.P., Lavigne F., Auvergne A., 2012b. Conduite et gestion des transitions alimentaires chez les oies destinées à la production de foie gras. *INRA Prod. Anim.*, 25, 419-430.
- Arroyo J., Molette C., Lavigne F., Knudsen C., Deneufbourg C., Fortun-Lamothe L., 2017. Influence de la durée de jeun avant abattage et du niveau d'incorporation de maïs grain dans la pâtée sur les performances du canard mulard en gavage. *Journ. Rech. Avicole et Palmipèdes à Foie Gras*, Tours, France, 12, 521-525.
- Auffray P., Blum J.C., 1970. Hyperphagia and hepatic steatosis in goose after lesion of ventro-median nucleus of hypothalamus. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 270, 2362-2365.
- Babilé R., Auvergne A., Dubois J.P., Bénard G., Manse H., 1998. Réversibilité de la stéatose hépatique chez l'oie. *Journ. Rech. sur les Palmipèdes à Foie Gras*, Bordeaux, France, 3, 45-48.
- Baéza E., Rideau N., Chartrin P., Davail S., Hoo-Paris R., Mourot J., Guy G., Bernadet M. D., Hermier D., 2005. Canards de Barbarie, Pékin et leurs hybrides : aptitude à l'engraissement. *INRA Prod. Anim.*, 18, 131-141.
- Baéza E., Marie-Etancelin C., Davail S., Diot C., 2013. La stéatose hépatique chez les palmipèdes. In : *Palmipèdes à foie gras*. Fortun-Lamothe L. (Ed). Dossier, *INRA Prod. Anim.*, 26, 403-414.
- Bairlein F., Gwinner E., 1994. Nutritional mechanisms and temporal control of migratory energy accumulation in birds. *Annu. Rev. Nutr.*, 14, 187-215.
- Bensadoun A., Rothfeld A., 1972. Form of absorption of lipids in chicken, *Gallus domesticus*. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 141, 814-817.
- Bonnefont C., Leotoing d'Anjony H., Guy G., Laverze J.B., Brachet M., Fortun-Lamothe L., Fernandez X., 2015. Effet de la stimulation lumineuse sur le déclenchement de la stéatose hépatique chez l'oie en absence de gavage. *Journ. Rech. Avicole et Palmipèdes à Foie Gras*, Tours, France, 11, 1077-1081.
- Boswell T., Sharp P.J., Hall M.R., Goldsmith A.R., 1995. Migratory fat deposition in European quail - a role for prolactin? *J. Endocrinol.*, 146, 71-79.
- Brachet M., Arroyo J., Bannelier C., Cazals A., Fortun-Lamothe L., 2015a. Hydration capacity: A new criterion for feed formulation. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 209, 174-185.
- Brachet M., Guy G., Fernandez X., Arroyo J., Fortun-Lamothe L., 2015b. Impacts environnementaux de la production de foie gras d'oie: comparaison des systèmes de production avec ou sans gavage. *Journ. Rech. Avicole et Palmipèdes à Foie Gras*, Tours, France, 11, 950-954.
- Camiruaga L.M., Lecaros J., 1989. Fatty liver production in geese. Effect of choline supplementation before force-feeding. *Ciencia e Investigacion Agraria*, 16, 187-192.
- Campbell R.R., Etches R.J., Leatherland J.F., 1981. Seasonal changes in plasma prolactin concentration and carcass lipid levels in the lesser snow goose (*Anser caerulescens caerulescens*). *Comp. Biochem. Physiol. A-Physiol.*, 68, 653-657.
- Cobo E., Molette C., Touze J.L., Venturi E., Bernadet M.D., Staub C., 2015. Mise en place d'une méthodologie en imagerie pour prédire des caractères de production chez les palmipèdes à foie gras. *Journ. Rech. Avicole et Palmipèdes à Foie Gras*, Tours, France, 11, 1234-1238.
- Cobo E., Lagüe M., Cornuez A., Bernadet M.D., Martin X., Heirman T., Bompa J.F., Laperruque F., Ricard E., Gilbert H., 2017a. Validation d'un distributeur automatique d'aliment comme outil de phénotypage de la croissance, du comportement et de la consommation alimentaires individuels de canards élevés en lot. *Journ. Rech. Avicole et Palmipèdes à Foie Gras*, Tours, France, 12, 747-751.
- Cobo E., Lagüe M., Cornuez A., Bernadet M.D., Martin X., Ricard E., Gilbert H., Drouilhet L., 2017b. Evaluation du comportement et de la consommation alimentaires du canard mulard pendant la période de croissance avec 40 canards par distributeur automatique d'aliment. *Journ. Rech. Avicole et Palmipèdes à Foie Gras*, Tours, France, 12, 742-746.
- Conseil de l'Europe. Comité Permanent de la Convention Européenne pour la protection des animaux dans les élevages, 1999a. Recommandation concernant les canards de Barbarie (*Cairina moschata*) et les hybrides de canards de Barbarie et de canards domestiques (*Anas platyrhynchos*). Article 24, 37^e réunion le 22 juin 1999.
- Conseil de l'Europe. Comité Permanent de la Convention Européenne pour la protection des animaux dans les élevages, 1999b. Recommandation concernant les oies domestiques (*Anser anser f. domesticus*, *Anser cygnoides f. domesticus*) et leurs croisements. Article 24, 37^e réunion le 22 juin 1999.
- Corder K.R., DeMoranville K.J., Russell D.E., Huss J.M., Schaeffer P.J., 2016. Annual life-stage regulation of lipid metabolism and storage and association with PPARs in a migrant species: the gray catbird (*Dumetella carolinensis*). *J. Exp. Biol.*, 219, 3391-3398.

- Cornelius J.M., Boswell T., Jenni-Eiermann S., Breuner C.W., Ramenofsky M., 2013. Contributions of endocrinology to the migration life history of birds. *General Comp. Endocrinol.*, 190, 47-60.
- Davail S., Guy G., Andre J.M., Hermier D., Hoo-Paris R., 2000. Metabolism in two breeds of geese with moderate or large overfeeding induced liver-steatosis. *Comp. Biochem. Physiol. A-Mol. Integrative Physiol.*, 126, 91-99.
- Evans A.J., 1972. In vitro lipogenesis in the liver and adipose tissue of the female Aylesbury duck at different stages. *Br. Poult. Sci.*, 13, 595-602.
- Fernandez X., Guy G., Laverze J.B., Fortun-Lamothe L., Lazzarotto V., Bonnefont C., 2015. Analyse comparée de la composition chimique et des qualités sensorielles des foies d'oies issus du gavage ou d'un engraissement spontané. *Journ. Rech. Avicole et Palmipèdes a Foie Gras, Tours, France*, 11, 903-907.
- Fernandez X., Guy G., Laverze J.B., Bonnefont C., Knudsen C., Fortun-Lamothe L., 2016. A kinetic study of the natural induction of liver steatosis in Greylag Landaise geese: the role of hyperphagia. *Animal*, 10, 1288-1295.
- Guglielmo C.G., 2018. Obese super athletes: fat-fueled migration in birds and bats. *J. Exp. Biol.*, 221.
- Guy G., Faure J.M., Guémené D., 1997. Capacity of ingestion in male mule duck. In: *WPSA European Symposium on Waterfowl, Nantes, France*, 11, 240-245.
- Guy G., Fortun-Lamothe L., Benard G., Fernandez X., 2013. Natural induction of spontaneous liver steatosis in Greylag Landaise geese (*Anser anser*). *J. Anim. Sci.*, 91, 455-464.
- Heikkinen M.E., Ruokonen M., Alexander M., Aspi J., Pyhajarvi T., Searle J.B., 2015. Relationship between wild greylag and European domestic geese based on mitochondrial DNA. *Anim. Genet.*, 46, 485-497.
- Hejja-Vetesi M., 1975. Effect of choline as a feed additive on the liver weight of geese. *Baromfiipar*, 22, 28-30.
- Hermier D., 1997. Lipoprotein metabolism and fattening in poultry. *J. Nutr.*, 127, 805-808.
- Hermier D., Forgez P., Laplaud P.M., Chapman M.J., 1988. Density distribution and physicochemical properties of plasma lipoproteins and apolipoproteins in the goose, *Anser anser*, a potential model of liver steatosis. *J. Lipid Res.*, 29, 893-907.
- Hermier D., Salichon M.R., Guy G., Peresson R., Mourout J., Lagarrigue S., 1999. La stéatose hépatique des palmipèdes gavés : bases métaboliques et sensibilité génétique. *INRA Prod. Anim.*, 12, 265-271.
- King J.R., Farner D.S., 1965. Studies of fat deposition in migratory birds. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 131, 422-440.
- Knudsen C., Bonnefont C.M., Fortun-Lamothe L., Ricard E., Bompas J.F., Nozet G., Laverze J.B., Lague M., Bernadet M.D., Fernandez X., 2017a. Effect of different feeding strategies on the induction of a durable hyperphagia and spontaneous liver steatosis in mule ducks. *Journ. Rech. Avicole et Palmipèdes à Foie Gras, Tours, France*, 12, 985-989.
- Knudsen C., Guy G., Bonnefont C., Fortun-Lamothe L., Ricard K., Fernandez X., 2017b. Spontaneous liver steatosis in waterfowls: overview on the current research and perspectives. *Journ. Rech. Avicole et Palmipèdes à Foie Gras, Tours, France*, 12, 397-409.
- Kvist A., Lindstrom A., 2003. Gluttony in migratory waders - unprecedented energy assimilation rates in vertebrates. *Oikos*, 103, 397-402.
- Labie C., Tournut J., 1970. Recherches sur les modifications histologiques et biochimiques chez les oies soumises au gavage. *Cah. Méd. Vét.*, 39, 247-261.
- Lairez J., Feschet P., Aubin J., Bockstaller C., Bouvarel I., 2015. Agriculture et développement durable, Guide pour l'évaluation multicritère. Educagri Editions/ Editions Quae, Dijon et Versailles, France, 226p.
- Le Roy T., Llopis M., Lepage P., Bruneau A., Rabot S., Bevilacqua C., Martin P., Philippe C., Walker F., Bado A., Perlemuter G., Cassard-Doulier A.M., Gerard P., 2013. Intestinal microbiota determines development of non-alcoholic fatty liver disease in mice. *Gut*, 62, 1787-1794.
- Leveille G.A., Romsos D.R., Yeh Y.Y., Ohea E.K., 1975. Lipid biosynthesis in the chick. A consideration of site of synthesis, influence of diet and possible regulatory mechanisms. *Poult. Sci.*, 54, 1075-1093.
- Ley R.E., Turnbaugh P.J., Klein S., Gordon J.I., 2006. Microbial ecology - Human gut microbes associated with obesity. *Nature*, 444, 1022-1023.
- Litt J., Coutelet G., Arroyo J., Bignon L., Laborde M., Theau-Clément M., Brachet M., Guy G., Drouilhet L., Dubois J.P., Grossiord B., Herault F., Fortun-Lamothe L., 2014. Évaluation de la durabilité et innovations pour des ateliers CUNicoles et PALMipèdes gras plus durables : projet CUNIPALM. *Innov. Agron.*, 34, 241-258.
- Locsmandi L., Romvari R., Bogenfurst F., Szabo A., Molnar M., Andrassy-Baka G., Horn P., 2005. In vivo studies on goose liver development by means of computer tomography. *Anim. Res.*, 54, 135-145.
- McWilliams R.S., Guglielmo C., Pierce B., Klaassen M., 2004. Flying, fasting, and feeding in birds during migration: a nutritional and physiological ecology perspective. *J. Avian Biol.*, 35, 377-393.
- Meier A.H., Farner D.S., 1964. A possible endocrine basis for pre-migratory fattening in the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii* (Nuttall). *General Comp. Endocrinol.*, 4, 584-595.
- Mendes A.S., Paixao S.J., Restelatto R., Morello G.M., de Moura D.J., Possenti J.C., 2013. Performance and preference of broiler chickens exposed to different lighting sources. *J. Appl. Poult. Res.*, 22, 62-70.
- Molnar M., Nagy I., Molnar T., Bogenfurst F., 2006. Animal welfare aspects of goose liver production without force feeding: selection possibilities for behaviour forms. *Acta Agraria Kaposvariensis* 10, 223-227.
- O'Hea E.K., Leveille G.A., 1969. Significance of adipose tissue and liver as sites of fatty acid synthesis in the pig and the efficiency of utilization of various substrates for lipogenesis. *J. Nutr.*, 99, 338-344.
- Odum E.P., 1960. Premigratory hyperphagia in birds. *American J. Clinical Nutr.*, 8, 621-629.
- Odum E.P., Connell C.E., 1956. Lipid levels in migrating birds. *Science*, 123, 892-894.
- Owen M., 1978. Food selection in geese. *Verh. orn. Ges. Bayern*, 23, 169-176.
- Parvin R., Mushtaq M.M.H., Kim M.J., Choi H.C., 2014. Light emitting diode (LED) as a source of monochromatic light: a novel lighting approach for behaviour, physiology and welfare of poultry. *Worlds Poult. Sci. J.*, 70, 543-555.
- Pilo B., George J.C., 1983. Diurnal and seasonal variation in liver glycogen and fat in relation to metabolic status of liver and M. pectoralis in the migratory starling, *Sturnus roseus*, wintering in India. *Comp. Biochem. Physiol. Part A: Physiology*, 74, 601-604.
- Pond C.M., 1978. Morphological aspects and the ecological and mechanical consequences of fat deposition in wild vertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 9, 519-570.
- Ramenofsky M., Wingfield J.C., 2007. Regulation of migration. *Bioscience*, 57, 135-143.
- Raveling D.G., 1979. Annual cycle of body composition of Canada geese with special reference to control of reproduction. *Auk*, 96, 234-252.
- Sauveur B., Rousselot-Pailley D., Larrue P., 1988. Alimentation énergétique de l'oie reproductrice. *INRA Prod. Anim.*, 1, 209-214.
- Spencer M.D., Hamp T.J., Reid R.W., Fischer L.M., Zeisel S.H., Fodor A.A., 2011. Association between composition of the human gastrointestinal microbiome and development of fatty liver with choline deficiency. *Gastroenterology*, 140, 976-986.
- Totzke U., Hubinger A., Dittami J., Bairlein F., 2000. The autumnal fattening of the long-distance migratory garden warbler (*Sylvia borin*) is stimulated by intermittent fasting. *J. Comp. Physiol. B-Biochem. Syst. Environ. Physiol.*, 170, 627-631.
- Turnbaugh P.J., Baekhed F., Fulton L., Gordon J.I., 2008. Diet-induced obesity is linked to marked but reversible alterations in the mouse distal gut microbiome. *Cell Host Microbe*, 3, 213-223.
- Vasai F., Ricaud K. B., Bernadet M. D., Cauquil L., Bouchez O., Combes S., Davail S., 2014a. Overfeeding and genetics affect the composition of intestinal microbiota in *Anas platyrhynchos* (Pekin) and *Cairina moschata* (Muscovy) ducks. *Fems Microbiol. Ecol.*, 87, 204-216.
- Vasai F., Ricaud K.B., Cauquil L., Daniel P., Peillod C., Gontier K., Tizaoui A., Bouchez O., Combes S., Davail S., 2014b. *Lactobacillus sakei* modulates mule duck microbiota in ileum and ceca during overfeeding. *Poult. Sci.*, 93, 916-925.
- Xu L., Duanmu Y., Blake G.M., Zhang C.X., Zhang Y., Brown K., Wang X.Q., Wang P., Zhou X.G., Zhang M.L., Wang C., Guo Z., Guglielmi G., Cheng X.G., 2018. Validation of goose liver fat measurement by QCT and CSE-MRI with biochemical extraction and pathology as reference. *Eur. Radiol.*, 28, 2003-2012.

Résumé

La production de foie gras, telle que pratiquée aujourd'hui, est remise en question par les associations de protection animale, mais aussi par le Conseil de l'Europe. 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. Cette synthèse a pour objectif de présenter l'état d'avancement des recherches sur ces méthodes alternatives. Les voies de synthèse et de stockage de lipides chez les oiseaux seront abordées ainsi que le comportement alimentaire et le métabolisme hépatique des oiseaux migrateurs, ayant permis de définir les bases biologiques des recherches menées sur la stéatose spontanée chez les palmipèdes domestiques. Les résultats des recherches conduites sur l'engraissement hépatique spontané des palmipèdes, les effecteurs de celui-ci et l'impact en terme de durabilité du système seront discutés. Enfin, plusieurs perspectives de recherche sur des leviers possibles tels 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 current research and perspectives

Today "foie gras" production is being questioned by animal welfare associations but also by the European Council. Indeed, the Permanent Committee 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 biological background 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 practice in terms of sustainability will be discussed. Finally, some research perspectives on this topic, such as feeding strategies, rearing management, genetic selection and investigations on the role of the intestinal microbiota will be presented.

KNUDSEN C., BONNEFONT C., FORTUN-LAMOTHE L., RICAUD K., FERNANDEZ X., 2018. L'engraissement spontané du foie chez les palmipèdes : état des lieux et perspectives de recherche. INRA Prod. Anim., 31, 117-130.

<https://doi.org/10.20870/productions-animales.2018.31.2.2318>

