

Les attentes des consommateurs, des nouveaux critères de sélection porcine.

Pascal Leroy¹

Jean-Marie Beduin¹, Vincent Verleyen¹

Philippe Lebailly², Fabio Berti²

La demande des consommateurs

Dans le cadre de la qualité de la viande de porc, la demande de l'industrie agroalimentaire et la demande des consommateurs sont deux éléments que l'approche globale de la production ne peut négliger. Par approche globale, nous entendons une approche interdisciplinaire concernant la nutrition animale, la santé, la gestion, la génétique et la sélection ainsi que le bien-être animal et la protection de l'environnement.

L'exposé se concentrera sur les aspects de la génétique animale et de la sélection ayant un impact sur la qualité et plus particulièrement sur les aspects liés aux consommateurs.

Les exigences des consommateurs se situent essentiellement à deux niveaux. D'une part, elles concernent les caractéristiques appréciées notamment par la vue, l'odorat, le goût, mais aussi par la préhension et la mastication, d'autres exigences proviennent de la partie « invisible » de l'évaluation; il s'agit de la sécurité alimentaire, de la valeur nutritionnelle et de certains éléments relevant du respect de règles et de conduites d'élevage et de fabrication, rassemblées dans la notion d'éthique.

L'ensemble de ces exigences est complexe et varie en fonction de la situation géographique (traditions), de la religion (interdits) et plus récemment de concepts nouveaux comme ceux inhérents au mode d'élevage, en particulier aux constituants de l'alimentation des animaux, pensons aux organismes génétiquement modifiés.

Le consommateur demande à l'industrie de lui fournir de la viande ou des produits de viande assurant un niveau de qualité hygiénique, technologique et nutritionnelle. Il s'agit généralement de respecter des seuils définis dans les textes législatifs. Ainsi, le consommateur considérera comme acquis, comme implicite, le respect de normes de « good manufacturing practices » et considérera que les états feront respecter ces normes. La chute de la fréquence de la mortalité suite aux intoxications alimentaires est un bon exemple des progrès de l'industrie.

Aspects économiques et sélection

Chez le porc, dans le système d'élevage « naisseur - engraisseur », pris ici comme référence, le profit est directement fonction du prix du porcelet au sevrage, du coût de

¹ Département des Productions Animales, Faculté de Médecine Vétérinaire, Université de Liège B43, B-4000 Liège – Tél : +32-4-366 41 20, Fax (22)

pascal.leroy@ulg.ac.be, jm.beduin@ulg.ac.be, vincent.verleyen@ulg.ac.be

² Economie et développement rural, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques, Passage des Déportés, 2 – B-5030 Gembloux, Tél : +32-81-62 23 61, Fax : +32-81- 61 59 65
lebailly.p@fsagx.ac.be, berti.f@fsagx.ac.be

l'engraissement et enfin du prix de la carcasse. Dans cet ensemble, l'aliment représente près de 70% du coût de production.

Les aspects économiques ont logiquement participé à la définition des objectifs d'amélioration des caractères ; à ce niveau chez le porc, l'économie du secteur fait donc apparaître les principaux éléments du profit :

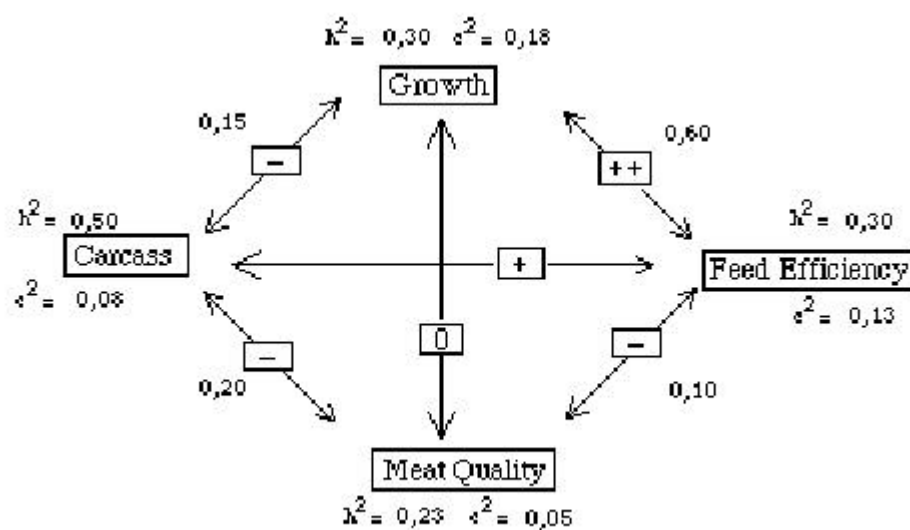
- La durée des cycles et la prolificité des truies influençant le nombre et le prix du porcelet,
- les performances de croissance,
- la qualité des carcasses et de la viande.

A ce stade, il convient d'indiquer que suite à la faible héritabilité (<5%) de la prolificité, les intervenants ont préconisé la production de lignées de truies hybrides nées de croisements dirigés entre races ou lignées, ces truies étant inséminées par des verrats musclés (verrat terminal). Dans plusieurs pays européens, les lignées composites comme les lignées sino-européennes sont apparues plus récemment. Ces femelles sont élevées pour le croisement avec trois types de verrats : race pure (Piétrain), verrats F1 (Piétrain x autre race) et verrats de lignées composites créés spécialement pour le croisement (Legault (1992)).

En Belgique, l'utilisation de verrats Piétrain sur des truies hybrides a généralement conduit à un revenu plus élevé que d'autres alternatives et que l'élevage en race pure. Ces initiatives ont conduit certains à se spécialiser en fournisseurs de reproducteurs.

L'amélioration génétique concerne donc plusieurs caractères en corrélation génétique. L'illustration des relations génétiques est donnée à la figure suivante empruntée à Ducos (1994) et dans laquelle l'importance et le signe des corrélations sont donnés sur les lignes reliant les caractères.

Relations génétiques entre les caractères de croissance, de carcasses et de qualité de viande chez le porc (Ducos (1994)).



Les corrélations génétiques r_A sont négatives entre les caractères de carcasses (rendement à l'abattage, épaisseur du lard) et ceux relatifs à la qualité de la viande (rendement technologique du jambon cuit), entre les caractères de carcasses et la croissance (poids, GQM). Cette situation indique que toute sélection en faveur de la qualité de viande s'accompagnera d'une évolution défavorable des caractères de carcasse. De même, la sélection sur la croissance conduira à une perte en qualité de carcasse.

Le programme d'amélioration génétique concernera dès lors plusieurs caractères corrélés et la méthodologie préconisée est celle des index de sélection. C'est la raison pour laquelle les index "porc" comprennent toujours une composante carcasse, une composante croissance et une composante efficacité alimentaire.

Plus récemment, les caractères de la qualité de la viande (pH, réflectance, temps d'imbibition), regroupés dans l'IQV (index de qualité de viande), ont rejoint les trois autres composantes.

Génétique et qualité de la viande chez le porc

L'évolution des connaissances en génétique animale permet de définir différentes grandes périodes allant du Mendélisme, à la génétique quantitative et à la génétique moléculaire. La génétique quantitative s'intéresse aux caractères mesurables pour lesquels on postule l'existence d'un grand nombre de gènes à effets petits, additifs ; c'est le modèle polygénique qui a conduit au porc à croissance rapide. La génétique moléculaire identifie des polygènes mais aussi des gènes dits majeurs dont la présence conduit à une augmentation/diminution d'une déviation standard phénotypique du caractère étudié (différence mesurée entre les deux types d'homozygotes). Le Blanc-Bleu Belge, le Piétrain et le Texel constituent des exemples de fixation de gènes majeurs en partie identifiés.

Différences entre races

Les différences génétiques entre les animaux sont dues à des différences entre races et à des différences entre les animaux dans les races. Dans la liste de plus de 400 races de porcs, établie au niveau mondial, une dizaine dont une race belge ont joué, et joue encore, un rôle prédominant. Legault (1978) a proposé de les diviser en races mixtes (Large White, Landrace) améliorant la reproduction et la croissance, en races spécialisées, dont le Piétrain, utilisées en croisement terminal et enfin en races « rustiques ».

Par ailleurs, dans le cadre de la qualité chez le porc, de nombreux éléments sont liés à la notion de pH et de rétention d'eau. La diversification des produits au départ d'une carcasse constitue une réelle originalité dans cette espèce et, en fonction de certains paramètres, une réelle orientation au niveau industriel ; mais des progrès sont encore attendus. La chute rapide du pH après l'abattage chez les porcs belges stress positifs conduit à des viandes de type PSE. Le locus RN découvert dans le Hampshire en France a un impact sur le pH ultime (plus bas) avec des pertes conséquentes à la cuisson. Le tissu adipeux est également un élément « clé » puisqu'il joue un rôle notamment au niveau de

la consistance du gras qui serait influencée par la réduction de la quantité de graisse par sélection (Sellier et al. (1992)). L'introduction de races chinoises prolifiques comme le Meishan a conduit à une augmentation de la quantité de graisse, limitant considérablement leur utilisation. L'évocation de certaines races porcines « rustiques » françaises, anglaises et espagnoles est synonyme de qualité. De même, il est généralement admis que le gène Hal est absent chez le Large White et le Duroc.

Différences individuelles dans les races

Dans les races, les différences entre les individus sont de nature non génétique et génétique. Une variation génétique existe bien pour divers caractères impliqués dans la qualité de la viande. L'importance de cette variation, mesurée par l'héritabilité (h^2), est modérée pour la perte en eau, le gras intramusculaire, la couleur et les caractéristiques de fibres musculaires (Larzul et al. (1997)). Les possibilités d'amélioration génétique sont par contre faibles pour les caractères comme la flaveur, la tendreté et la « jutosité ».

Des difficultés apparaissent également avec l'impossibilité de mesurer certains caractères sur l'animal vivant, ce qui est un facteur limitant. Toutefois, avec la génétique moléculaire, des progrès importants sont attendus notamment par la mise en évidence de gènes majeurs, de marqueurs et de gènes candidats associés à ces caractères. En plus l'utilisation de techniques modernes d'ultrasons et leur portabilité va permettre de mieux cerner la quantité de graisse dorsale, intramusculaire ainsi que l'épaisseur et la surface du muscle ilioépineux (carré).

Génétique, qualités sensorielles et différences entre races et individus chez le porc

La recherche scientifique a largement indiqué les pistes d'amélioration des principaux éléments de la qualité comme la couleur, le gras visible, l'eau et sa rétention, la tendreté, la « jutosité », la flaveur ainsi que l'odeur. Pour tous ces éléments, à côté des différences raciales bien documentées, les résultats de la recherche notamment en génétique moléculaire, indiquent la présence de gènes majeurs et de variation génétique de nature polygénique.

Facteurs génétiques impliqués à divers niveaux de la qualité de la viande chez le porc

<i>Caractère</i>	<i>Origine</i>	<i>Aspects génétiques</i>
<i>Couleur</i>	Myoglobine PH	pH-Hal
<i>Gras visible</i>	Gras intramusculaire (persillé – marbré)	IMF
<i>Eau</i>	Exsudat	pH – Hal (PSE)
<i>Tendreté</i>	Collagène Lipides musculaires Maturation (incomplète)	Différences raciales Différences raciales pH – Hal
<i>Jutosité</i>	Rétention d'eau Lipides et salivation	pH – Hal Différences raciales
<i>Flaveur</i>	Composition en ac. gras	Différences raciales

	« muscles rouges »	
Odeur	Androstérone	h ² , gène majeur, lien SLA

Gènes majeurs et qualité de la viande chez le porc

Les gènes majeurs impliqués dans la qualité de la viande chez le porc font l'objet d'une attention continue. Dans le cadre de cette présentation, les principaux gènes majeurs identifiés sont Hal, IMF, IGF2 et RN; cette liste n'est pas exhaustive mais essentiellement illustrative.

Gènes majeurs impliqués à divers niveaux de la qualité de la viande chez le porc

Gène majeur	Races	Effet	Mode de transmission	Auteur(s)
Hal	Piértrain, Landrace belge	Viande « PSE » Chute rapide pH <6 PSS	Récessif	Eikelenboom et Minkema 1974
RN	Hampshire	Viande « acide » Amplitude la chute de pH <5,5 PH ultime Protéines musculaires	Récessif	Naveau (1986)
IMF	Meishan	Gras intramusculaire	Récessif	Janss et al. (1994)
IGF2	Piértrain	Muscle(+),graisse(-)	Imprinting	Nezer et al. (1999)
Androstérone	Toutes races	Odeur de verrat	Dominant (favorable)	Fouilloux et al. (1997)

Hal

Le gène a été découvert en Belgique dans les années 1970 ; à cette époque, l'anesthésie gazeuse se développait en Médecine Vétérinaire et elle a rapidement conduit à l'apparition de l'hyperthermie maligne dans de très nombreuses situations. Eikelenboom et Minkema (1974) ont démontré la relation entre Halothane, hyperthermie maligne et stress chez le porc. Rapidement la notion de viande pâle et pisseuse (PSE) est apparue avec sa liaison au syndrome du stress chez le porc (PSS). Fuji (1991) a découvert la mutation ponctuelle responsable et plus particulièrement la mutation d'une base C en T chez les porcs atteints c'est-à-dire pratiquement tous les Landrace belges et les Piértrain. Depuis cette découverte, la possibilité de distinguer les homozygotes résistants(CC) des hétérozygotes résistants(CT) par rapport aux homozygotes (TT) tous sensibles, a confirmé les expériences antérieures de sélection sur base de marqueurs sanguins ayant conduit au Piértrain ReHal à l'Université de Liège. Depuis 1998, les spécialistes parlent des trois types de Piértrain : CC, CT et TT. Les deux premiers sont des stress négatifs. En

2000, les Piétrain CC et CT(plus fréquents) sont largement utilisés et le centre d'insémination d'Argenteaux (CIAP) commercialise ce type de verrat.

Rn⁻

Le gène a été découvert en France dans la race Hampshire par Naveau (1986). Le Roy et al.(1990) ont montré qu'un gène majeur récessif (**RN⁻**) était impliqué dans la chute de 5% à 6% du rendement technologique du jambon cuit. L'allèle indésirable du locus RN étant uniquement présent chez le porc de race Hampshire, son impact en Belgique est négligeable (le Hampshire est une race exclue des chartes).

IMF

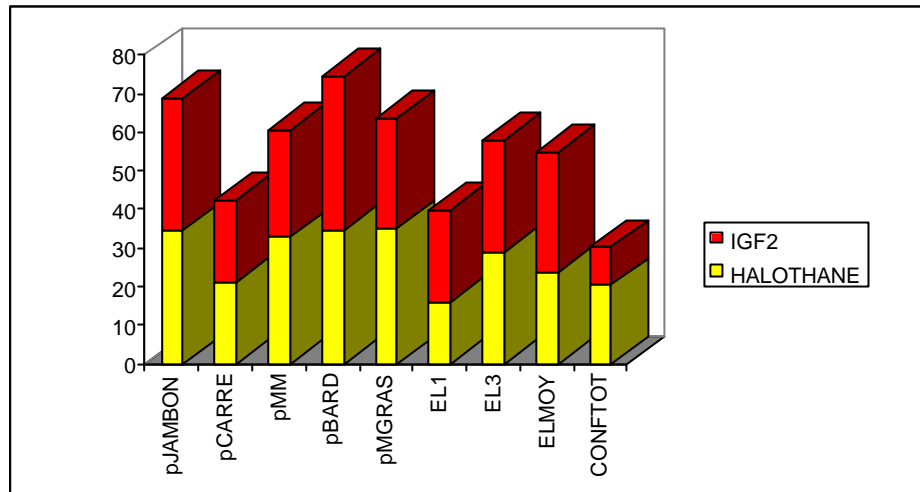
C'est en croisant des porcs chinois de race Meishan et des porcs hollandais que Jans et al. (1994) ont détecté un gène majeur récessif ; les animaux présentant deux copies du gène ont en moyenne 2,1% de GIM en plus dans le carré.

IGF2

En 1999, le Piétrain a livré une partie de ses secrets avec la découverte d'un nouveau gène majeur localisé dans la région d'IGF2 (Nezer et al. (1999)) qui explique en moyenne 25% de la différence entre Piétrain et Large White pour les principaux caractères de conformation (musculature (+) et quantité de graisse (-)). La particularité de ce gène est qu'il ne s'exprime que lorsqu'il est hérité du père. L'allèle favorisant l'hypertrophie musculaire étant présent à très haute fréquence au sein de la race Piétrain, l'utilisation d'un verrat Piétrain pur en croisement industriel est donc plus favorable que celle d'un verrat croisé Piétrain. A l'heure actuelle, on peut dire que la probabilité qu'un verrat Piétrain pur soit porteur de 2 copies favorables du gène est très élevée, alors que pour un verrat croisé le risque de rencontrer une copie non favorable est loin d'être négligeable. Le test génétique permettant de déterminer le génotype au niveau de ce locus n'étant pas encore accessible et le gène n'étant transmis que par le père, il est donc de loin préférable d'utiliser un verrat Piétrain pur pour que l'ensemble de la descendance hérite de l'allèle favorable du gène. En ce qui concerne la différence entre les races Piétrain et Large White, les auteurs ont montré que pour le pH mesuré une heure après l'abattage au niveau du carré, le locus Hal explique virtuellement toute la différence entre les deux races. Pour le pourcentage de viande dans la carcasse, le locus Hal et le locus IGF2 explique chacun environ 25% de cette différence soit 50% au total. Ce qui indique que les 50% restant sont dus à d'autres gènes encore non identifiés.

Les éleveurs trouveront dans IGF2, l'explication scientifique de l'intérêt de l'utilisation du verrat Piétrain en croisement terminal. La découverte de l'effet positif de la région d'IGF2 sur l'hypertrophie musculaire permet également de rejeter l'équation HM (hyperthermie maligne) = HM (hypertrophie musculaire). Une fois le test génétique disponible, les éleveurs pourront obtenir un produit de bonne conformation en sélectionnant CONTRE le locus Hal et POUR le locus IGF2.

Pourcentage de variation génétique expliquée par le Locus Hal et IGF2. (Estimations réalisées à partir de la F2 Piétrain LargeWhite, adapté de Nezer and Georges).



Exploitation des gènes majeurs en Belgique

Compte tenu de résultats de la recherche et des expériences antérieures, les gènes majeurs ont fait l'objet d'une attention particulière. Les porcs « label fermier » sont tous des porcs stress négatifs. Il en est de même pour certaines chartes de qualité où les élevages impliqués sont invités à utiliser des verrats stress négatifs (Promobel).

Le développement du Piétrain CT puis du Piétrain CC par l'Université de Liège, Detry, le CIAP et les éleveurs de Piétrain (ARPP) ainsi que le maintien de l'allèle favorable d'IGF2 débouchent sur le porc Piétrain stress négatif. Son utilisation sur des truies commerciales et donc dans des conditions commerciales, a donné des résultats exceptionnels et notamment des pourcentages de viande estimés de l'ordre de 59% ce qui est 0,5% en dessous de la race pure (Piétrain TT) (Leroy et al. (1999)).

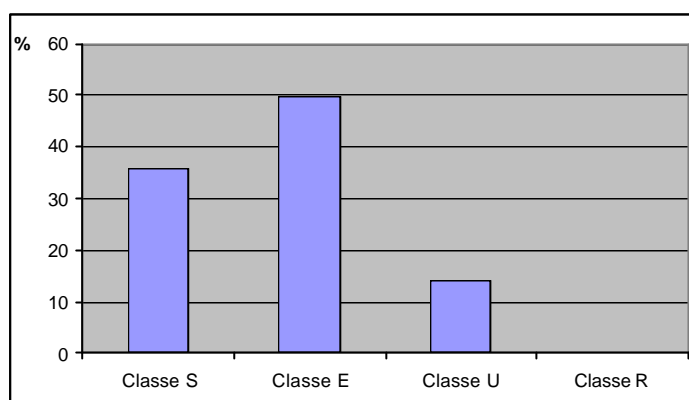
Le pourcentage des produits terminaux en classe S et E est de 85% indiquant bien que l'élimination de l'allèle défavorable au locus Hal n'affecte pas le rendement de la carcasse.

Les verrats Piétrain CT et CC présentent un réel intérêt et sont également testés en régions chaudes notamment au Vietnam (Nord, Centre et Sud) et bientôt en Chine et en Afrique de l'Ouest (Burkina Faso).

L'élevage alternatif du porc

Les retombées économiques dans le secteur porcin ne sont pas uniquement fonction des effectifs mais de plus en plus fonction de la qualité des produits ; des produits européens, ayant au départ un caractère local, ont dépassé les frontières de leur pays d'origine et les copies n'ont jamais atteint le niveau du produit original.

Utilisation du Piétrain stress négatif sur des truies commerciales. Pourcentage des produits terminaux en classe S, E, U et R (Leroy et Verleyen(1999), Leroy et al. (1999)).



En effet, à côté de la production « de masse » ayant malheureusement des effets négatifs sur l'environnement et le bien être animal, un autre type de production a vu le jour. Cet élevage alternatif a non seulement sa place, mais convient particulièrement à la Wallonie présentant encore des surfaces considérables. Soucieuse de participer au respect du milieu et rencontrant les souhaits des citoyens, notre Région a opté pour des types de production nouveaux ; c'est un choix politique, laissant à d'autres régions du pays, la charge de l'élevage intensif avec les inconvénients que l'on connaît mais surtout la cascade de limitations et de contraintes déjà annoncées.

L'élevage en milieu difficile et l'élevage en plein air, ne s'improvisent pas. Les travaux de recherches appliquées sont à la disposition des agriculteurs optant pour la diversification.

Exploitation des gènes majeurs en Belgique et produit label

Les structures existantes

Dans le cadre de la production de porc « haut de gamme », la filière porcine distingue deux types de productions selon que le cahier de charges est reconnu officiellement ou qu'il est de type privé ou faisant l'objet d'une charte. Tous ces acteurs du secteur porcin utilisent des animaux totalement ou partiellement stress négatifs (gène Hal). Certains tirent profit du locus IGF2 du Piétrain.

Les différents cahiers de charge en Wallonie (Filière Porcine Wallonne (2000))

<i>Cahier de charges reconnu officiellement</i>	<i>Cahier de charges privé ou Charte de qualité</i>
<i>Coprosain scrl</i> Stress négatif - Porc de robe blanche	<i>Promobel asbl (Filière « Porc Aubel »)</i> Stress négatif - Porc de robe blanche
<i>Porcs Qualité Ardenne (PQA scrl)</i> Stress négatif - Porc de robe blanche	<i>Cobelvian scrl</i> Stress négatif - Porc de robe blanche
<i>Label BIOGARANTIE, Union Professionnelle des Producteurs (UNAB)</i> Stress négatif - Porc de robe blanche	<i>Covima sprl (Le porc des prairies d'Ardenne)</i> Stress négatif - Porc de robe blanche
	<i>Filière Fleuri asbl (Région Wallonne, Université de Liège, Faculté des Sc. Agr. Gembloux, Ass. Reg. El. de porcs Piétrain)</i> Stress négatif - Porc de robe Pie-Noire

Le défi de la relance du Piétrain en Wallonie

L'ensemble des découvertes récentes a conduit l'Université de Liège et la Faculté Universitaire des Sc. Agronomiques de Gembloux, à revoir l'élevage du porc en Wallonie. Les Universités ont suggéré de dynamiser le secteur avec les éleveurs wallons en proposant des alternatives. Ainsi le porc Piétrain stress négatif, produit de préférence



sur paille, sans farines animales et sans antibiotiques, portera dorénavant le nom de « porc fleuri » ; il est déjà commercialisé dans quatre supermarchés liégeois sous le label « Vert Bocage ». Le Piétrain est resté leader mondial pour le caractère : croissance musculaire journalière. Les Universités ont voulu tirer parti de l'absence du gène Hal et de la présence d'IGF2 pour mettre en avant cette race exceptionnelle amenée à jouer un rôle important tant que ressource génétique (exportation) mais aussi en tant qu'élevage alternatif en Wallonie.

Enfin, le porc fleuri bénéficie de deux niveaux élémentaires de « traçabilité » :

1. Comme tous les Piétrain, il présente des taches noires, les fleurs du fleuri
2. Après les opérations d'abattage, la présence des oreilles courtes « tracent » encore la race avec certitude.

Les nouveaux critères de sélection porcine en Wallonie

Dans notre Région, l'élevage intensif et extensif coexisteront et pourront bénéficier des progrès de la science et des techniques. En dehors des directives et décrets relatifs à l'élevage du porc, deux niveaux d'exigence apparaissent clairement à savoir les aspects économiques incontournables et le consommateur.

Les méthodes modernes de sélection incluant la prolificité, la croissance, l'efficacité alimentaire, la qualité de la carcasse et la qualité de viande sont actuellement mises en place. Tous les porcs bénéficieront de ces progrès et la généralisation de l'évaluation génétique à tous les porcs de Wallonie est en discussion. Pour y arriver, stockage centralisé de l'information, accès des données aux chercheurs, participation active des éleveurs sont les éléments incontournables de demain. Le testage en station conjointement avec les données en ferme constituent deux sources d'information à combiner dans des modèles mathématiques déjà identifiés et testés. La liaison de l'ensemble avec Sanitel, le Centre d'insémination et les Universités et Centres de recherches ainsi que les associations d'éleveurs, contribuera à assurer le niveau de sécurité attendu par les citoyens.

En plus, l'élevage alternatif, avec l'élimination de gènes défavorables (Hal, Rn) et la fixation d'autres à effets bénéfiques (IMF, IGF2), conduit naturellement à des produits « haut de gamme » destinés à une niche économique bien identifiée.

Les notions de niveaux de « traçabilité » et des modes d'élevage différents, avec comme conséquences des prix différents, apparaissant clairement. Le citoyen a, en partie, réponse à ses exigences, il choisira.

Bibliographie

DUCOS A., 1994. Thèse INAPG.

EIKELENBOOM G., MINKEMA D. 1974. Prediction of pale soft exsudative muscle with a non-lethal test for the halothane-induced porcine malignant hyperthermia syndrome. Tijdschr. Diergeneeskunde, **99** :421-426.

FOUILLOUX M.N., LE ROY P., GRUAND J., RENARD C., SELIER P. & BONNEAU M. 1997. Support for single major genes influencing fat androstenone level and development of bulbo-urethral glands in young boars. Meat Sci., **31**:1

JANS L.L.G., VAN ARENDONK, BRASCAMP E.W. 1994. Identification of a single gene affecting intramuscular fat in crossbreds using Gibbs sampling. Proc. 5th World Cong. Genet. Appl. Livest. Prod. **18**: 361-364

LARZUL C., LE ROY P., GUEBLEZ R., TALMANT A., GOGUÉ J., SELIER P. & MONIN G., 1997, Phenotypic and genetic parameters for longissimus muscle fiber characteristics in relation to growth, carcass and meat quality traits in Large White pigs. J. Anim. Sci., **75**: 3126-3137.

LEROY P.L., VERLEYEN V., DETRY J-P., 1999, Le porc Piétrain résistant au stress (ReHal) dans la filière porcine. 4^{ème} Carrefour des productions animales de Gembloux - 27-01-99, P39-P40.

LEROY P.L., VERLEYEN V., 1999, Performances of the Piétrain ReHal, the new stress negative Piétrain line. In Quality of meat and fat in pigs affected by genetics and nutrition, EAAP publication N°100, Zürich 22-26 August, pages 161-164

LE ROY P., NAVEAU J., ELSEN J-M., SELIER P., 1990, Evidence for a new major gene influencing meat quality in pigs. Genet. Res. (Camb.), **55** : 33-40

LEGAULT C., 1978, Génétique et reproduction chez le porc. Journées Rech. Porcine en France, **10**, 43-60.

LEGAULT C., 1992, L'amélioration génétique en France : le contexte et les acteurs. Le porc. In Génétique quantitative, Productions animales, INRA, 25-34

NAVEAU J., 1986, Contribution à l'étude du déterminisme génétique de la qualité de la viande porcine. Journées Rech. Porcine en France, **18** : 265-276.

NEZER C., MOREAU L., BROUWERS B., COOPIETERS W., DETILLEUX J., HANSET R., KARIM L., KVASZ A., LEROY P. & GEORGES M. , 1999, An imprinted QTL with major effect on muscle mass and fat deposition maps to IGF2 locus in pigs. Nature Genetics, **21** : 155-156

SELIER P., BOUIX J., RENAND G., MOLENAT M., 1992, Les objectifs et les critères de sélections : les aptitudes bouchères :croissance, efficacité alimentaire et qualité de carcasse. In Génétique quantitative, Productions animales, INRA, 147-160