

Nos modèles de simulation actuels sont-ils adéquats pour prédire la croissance corporelle et les besoins nutritionnels des porcs charcutiers ?

Candido POMAR

Agriculture et agroalimentaire Canada, C.P 90, Lennoxville (Qc), J1M 1Z3 Canada

Nos modèles de simulation actuels sont-ils adéquats pour prédire la croissance corporelle et les besoins nutritionnels des porcs charcutiers ?

La performance zootechnique de tout système de production animale résulte de la productivité de chacun des individus du système. La variabilité des performances de ces individus est déterminée par leur variabilité génétique et son interaction avec le milieu de production, la santé et certaines pratiques de conduite. Pour évaluer l'effet de la variabilité génétique sur la réponse zootechnique des porcs charcutiers, des populations de porcs de différents niveaux de variabilité génétique ont été simulées avec un modèle de croissance porcine. La réponse des populations à des apports croissants de protéine idéale montre que le modèle linéaire avec plateau utilisé pour représenter la réponse individuelle est compatible avec la réponse curvilinéaire observée dans les populations de porcs. Cependant, la forme de cette réponse est affectée par la variabilité entre les individus. Le gain et le dépôt protéique moyen des populations diminuent et la conversion alimentaire augmente avec la variabilité génétique des populations. Les différences entre la réponse individuelle et celle des populations aux apports de nutriments sont donc importantes et peuvent conduire à des recommandations très différentes en ce qui concerne les apports nutritionnels nécessaires à l'obtention des réponses désirées au niveau des populations. Il est conclu que les modèles mathématiques de la croissance porcine utilisés pour simuler les réponses zootechniques ou pour estimer les besoins nutritionnels des populations doivent intégrer les différentes sources de variation qui affectent la croissance des porcs.

Actual pig growth models, are they adequate to predict growth and nutrient requirements?

Pig production efficiency is the result of the responses of individual animals. The variation of individual animal performance results from between-animal genetic variation and the interaction between this genetic variation and the environment, including health and some management practices. To illustrate the impact of between-animal variation on population responses to dietary treatments, a mathematical pig growth model was used. Population responses to increasing levels of ideal protein intake indicated that the linear-plateau model used to represent protein responses for an individual pig is compatible with the curvilinear response observed in populations of pigs. However, the form of this response is affected by the between-animal variation. Variation between animals decreases population protein deposition rate, daily gain and feed conversion ratio. The differences between individual and population responses to increasing levels of available nutrients are important and can lead to large variation in the recommend amount of nutrients required to optimise population responses. It is concluded that mathematical models designed to simulate population responses to treatments or to predict nutrient requirements need to integrate the effect of population variation on growth and performance.

INTRODUCTION

L'alimentation animale vit actuellement une évolution conceptuelle majeure (SAUVANT, 1992) dans laquelle les régimes alimentaires autrefois formulés pour couvrir, voire dépasser, les besoins nutritionnels sont aujourd'hui optimisés en fonction des réponses des animaux. Ces réponses sont évaluées en terme d'efficacité zootechnique et économique, de qualité des produits, et d'impact sur l'environnement, sur le comportement, sur le bien-être et sur la santé des animaux (LOVATTO et SAUVANT, 1999). Cette évolution entraîne des changements importants en ce qui concerne les systèmes d'unités d'alimentation, les programmes de recherche en matière de nutrition appliquée, mais aussi dans les méthodes d'estimation des apports nutritionnels nécessaires à l'obtention des réponses animales désirées (SAUVANT et al, 1995 ; BLACK et al, 2002).

La production porcine se démarque des autres productions animales par l'utilisation de la modélisation mathématique pour représenter la réponse animale dans différents contextes nutritionnels, génétiques et environnementaux. Depuis les premiers travaux de WHITTEMORE et FAWCETT en 1974, de nombreux groupes de recherche à travers le monde ont proposé la modélisation mathématique comme un outil de choix pour représenter les interactions existant entre l'animal et son environnement ou pour estimer la réponse animale aux apports nutritionnels dans les différents contextes de recherche ou de production. Les premiers modèles s'appuyaient sur des lois empiriques moyennes pour représenter les différentes fonctions métaboliques et l'utilisation des nutriments consommés. Ces modèles ont depuis évolué en complexité devenant plus mécanistes (moins empiriques), considérant d'autres facteurs d'influence et ayant les paramètres mieux caractérisés. Mais dans la majorité de ces modèles, les phénomènes biologiques représentés sont ceux d'un animal unique et conséquemment, la réponse obtenue est celle de cet animal, moyen peut-être, dans le contexte de production simulée.

La productivité zootechnique de tout système de production animale résulte cependant de la productivité de chacun des individus du système. Cependant, lorsque nous devons analyser ou comparer des systèmes de production, il est de pratique courante d'utiliser la moyenne comme critère d'évaluation. Parallèlement, peu d'intérêt est porté sur les variances observées autour de ces moyennes alors qu'elles peuvent être elles aussi des éléments importants de la productivité globale du système (KNAP, 1995). D'autre part, la réponse d'un individu peut difficilement représenter celle d'une population puisque ces deux réponses, c'est-à-dire celle d'un individu (représentant d'une population) et celle de la population elle-même, sont différentes autant en forme qu'en ampleur (POMAR, 1995 ; POMAR et al, 2003 ; WELLOCK et al, 2004 ; BERHE, 2004). Plus encore, l'écart entre ces réponses augmente avec l'hétérogénéité des individus (POMAR, 1995 ; POMAR et al, 2003) ce qui nous amène à penser que l'hétérogénéité des populations doit être considérée dans l'interprétation des réponses zootechniques des populations et des phénomènes biologiques impliqués dans ces réponses, lors de l'établissement des lois générales régissant

la réponse des animaux (POMAR et al, 2003 ; WELLOCK et al, 2004) ou lors de la détermination du niveau optimal de nutriments nécessaires à la croissance des animaux (POMAR, 1995 ; LECLERCQ et BEAUMONT, 2000). Dans ce contexte, nous devons donc nous questionner sur le type de modèle mathématique à développer et sur le niveau d'agrégation de ces modèles lorsque nous cherchons à simuler la réponse d'une population d'animaux pour optimiser les apports nutritionnels ou la conduite d'élevage. Le but de ce travail est donc d'analyser l'impact que peut avoir la variation entre les animaux d'une même population sur leur réponse zootechnique et leurs besoins nutritionnels et d'apporter quelques réflexions sur la façon dont la réponse des populations doit être représentée dans les modèles de simulation des porcs charcutiers.

1. EFFET DE LA VARIATION ENTRE LES INDIVIDUS D'UNE POPULATION SUR L'EFFICACITÉ MOYENNE DU DÉPÔT PROTÉIQUE

La quantité de protéines, ou d'acides aminés, nécessaire pour satisfaire les besoins totaux en ces nutriments des animaux en croissance est la somme des besoins d'entretien et de croissance. Pour les besoins de croissance, cette quantité est exprimée en valeur disponible en tenant en compte de l'efficacité de l'utilisation de la protéine absorbée (ou des acides aminés individuellement) pour la croissance musculaire corporelle. L'efficacité avec laquelle la protéine absorbée au-dessus des besoins d'entretien est utilisée pour le dépôt protéique corporel (e_p) peut être définie comme étant la proportion de la protéine idéale disponible métaboliquement après satisfaction des besoins d'entretien et retenue dans le corps de l'animal quand ce nutriment est le plus limitant (KYRIAZAKIS et EMMANS, 1992). En pratique, une estimation de e_p (e_p^*) est obtenue en mesurant l'augmentation du dépôt de protéines chez des porcs consommant des quantités croissantes de ce nutriment, dans des conditions où celui-ci est le seul facteur limitant. La valeur de e_p estimée par la relation entre les apports de protéine idéale et le dépôt de protéines a été considérée comme étant constante (ZHANG et al, 1984), curvilinéaire (ARC, 1981 ; MOUGHAN, 1989 ; FULLER et GARTHWAITE, 1993), linéaire avec plateau (BLACK et GRIFFITHS, 1975 ; CAMPBELL et al, 1984 ; EMMANS et KYRIAZAKIS, 1997 ; NRC, 1998) ou ayant deux phases linéaires (TAYLOR et al, 1979 ; BATTERHAM et al, 1990). Cependant, le modèle linéaire avec plateau a été considéré comme étant le plus représentatif de la réponse animale, tel que proposé originalement par BLACK et GRIFFITHS (1975) chez le mouton et par CAMPBELL et al (1984) chez le porc. Depuis, ce modèle a été adopté par la majeure partie des modèles de simulation de la croissance des porcs (WHITTEMORE et FAWCETT, 1976 ; BLACK et al, 1986 ; MOUGHAN et al, 1987 ; POMAR et al, 1991 ; NRC, 1998 ; FERGUSON et al, 1994 ; KNAP, 1999 ; WHITTEMORE, 1995 ; WELLOCK et al, 2004) et des volailles (EMMANS, 1981 ; GOUS et al, 1999). Néanmoins, la pertinence du modèle linéaire avec plateau n'est pas toujours vérifiée par les résultats expérimentaux. Ainsi, BIKKER (1994) indiquait, après avoir analysé les données provenant de 100 porcs alimentés avec 15 niveaux croissants de protéines, que les propriétés mathématiques de ces différents

modèles ne différaient pas significativement quoique le modèle linéaire avec plateau semblait être celui qui présentait le meilleur ajustement aux données. D'un autre côté, des doutes ont été soulevés sur la pertinence de ce modèle pour représenter la réponse d'une population, plus au moins hétérogène, à des apports croissants d'un nutriment lorsque celui-ci est le nutriment limitant (BAKER, 1986 ; MOUGHAN, 1999). CURNOW (1973), FISHER et al (1973), FULLER et GARTHWAITE (1993), POMAR (1995) et POMAR et al (2003) ont ainsi suggéré que la réponse d'une population à des apports croissants de protéines fournis au-delà des besoins d'entretien mais tout en étant limitants est de nature curvilinéaire. POMAR (1995) et POMAR et al (2003) ont de plus suggéré que la forme de ce modèle varie avec le niveau d'hétérogénéité de la population.

Pour illustrer l'effet de la variation entre les individus sur la réponse des populations à des apports croissants de protéines, POMAR et al (2003) avaient utilisé un modèle de simulation de la croissance des porcs charcutiers qui permet de prédire la prise alimentaire, la composition corporelle et la rétention de protéines et de lipides corporels des porcs de tous âges, génotype et statut corporel. Ce modèle est basé sur celui développé par KNAP (1999, 2000a), lequel inclut des éléments du modèle de MOUGHAN et SMITH (1984) et utilise les règles proposées par EMMANS (1988) pour prédire la prise alimentaire ainsi que les règles concernant la répartition de l'énergie entre le dépôt de protéines et de lipides, ainsi que d'autres éléments proposés par KYRIAZAKIS et EMMANS (1995). Dans ce modèle, comme dans beaucoup d'autres, la quantité de protéines déposées par les tissus est déterminée selon une relation linéaire avec plateau, la phase linéaire étant caractérisée par un $e_p = 0,82$ et le plateau par un $e_p = 0$. La valeur de e_p de la phase linéaire a été considérée indépendante de l'âge, du sexe et du type génétique de l'animal. Par ailleurs, le potentiel maximal de dépôt protéique est caractérisé génétiquement par trois paramètres que sont la masse protéique à maturité (Pm), le niveau intrinsèque d'adiposité corporel représenté par le rapport entre la masse lipidique et la masse protéique à maturité (LPRm) et une constante représentant la vitesse de maturation (B). EMMANS (1988, 1997) et FERGUSON et al (1994) ont décrit les bases théoriques de ce modèle. Dans celui-ci, le potentiel de croissance protéique est simulé sous la forme d'une fonction de Gompertz alors que le potentiel de croissance lipidique est prédit en fonction de LPRm et Pm. La composition corporelle et les potentiels de croissance protéique et lipidique journaliers servent à déterminer les besoins journaliers en énergie et protéines chez des porcs nourris à volonté et élevés dans des conditions de thermo-neutralité. Ainsi, lorsqu'un porc est élevé sans contraintes nutritionnelles ni environnementales, ce modèle considère qu'il consommera une quantité d'un aliment non équilibré jusqu'à ce que le besoin du nutriment le plus limitant soit satisfait. C'est-à-dire que dans ce modèle, la quantité d'aliment consommé par un animal est dictée par la concentration du nutriment le plus limitant. Néanmoins, seuls les apports en énergie et en protéine idéale ont été simulés par POMAR et al (2003). Notons aussi que dans ce modèle, la quantité maximale d'un aliment non équilibré qu'un porc peut consommer est limitée par sa capacité à dissiper de la

chaleur. Le modèle est décrit en détail dans POMAR et al (2003).

Pour évaluer l'impact que la variation entre les individus peut avoir sur l'efficacité e_p^* observée dans une population de porcs en croissance, POMAR et al (2003) ont simulé la croissance de 2 500 porcs issus de 5 populations distinctes caractérisées par un même potentiel génétique de croissance moyen mais des variances génétiques différentes. Ainsi, les valeurs moyennes des trois paramètres utilisés pour caractériser les génotypes étaient dans toutes les populations de $\mu Pm = 32$ kg, $\mu LPRm = 1,2$ kg/kg et $\mu B^* = 0,04079$ par jour, B^* étant égal à $B \times Pm^{0,27}$. Ces valeurs ont été caractérisées par KNAP (2000b) à partir des données obtenues par VAN LUNEN et al (1994) sur des porcs ayant un fort potentiel de croissance protéique. Les variances associées à ces paramètres étaient de 0,07, 0,15 et 0,03 dans la population d'origine. Ces variances ont été considérées normalement distribuées et les corrélations entre les paramètres Pm, LPRm et B^* ont été considérées nulles. Ainsi, cinq populations ayant le même potentiel génétique moyen mais des variances intra population différentes ont été obtenues en multipliant les variances observées dans la population d'origine par 0, 0,5, 1, 1,5 et 2. La population ayant une variance nulle est en fait constituée d'un animal unique, celle ayant été obtenue par le facteur multiplicatif de 1 représente une population d'hétérogénéité moyenne alors que celle ayant été obtenue par le facteur 0,5 et 2 sont respectivement des populations faiblement et fortement hétérogènes.

Les cinq populations de porcs décrites précédemment ont été alimentées avec 11 aliments complets contenant tous 0,20 kg/kg de protéine brute avec la même digestibilité idéale. Néanmoins, le rapport protéine idéale/protéine digestible variait de 0,68 à 0,93, ceci étant obtenu en ajoutant de la lysine et d'autres acides aminés de synthèse à une protéine de faible qualité. Pour simplifier l'interprétation des résultats, tous les porcs avaient le même poids vif initial de 50 kg et consommaient la même quantité d'aliment, soit 1,9 kg par jour. Tous les porcs simulés consommaient donc la même quantité de protéine brute et digestible alors que la quantité de protéine idéale variait entre 212 et 290 g/jour. Ainsi, par exemple, un porc de 50 kg recevant l'aliment le plus riche en protéine idéale réalisait une croissance de 997 g/jour, les dépôts protéiques et de lipides simulés étant respectivement de 181 et 159 g/jour. Ce modèle de simulation a été basé sur le principe que l'efficacité de la protéine idéale disponible pour le dépôt protéique suit un modèle linéaire-plateau, la phase linéaire étant caractérisée par e_p et le plateau par le potentiel maximal de dépôt protéique, celui-ci étant lui-même déterminé suivant une courbe de Gompertz. Ainsi, la réponse de la population avec une variance nulle est de type linéaire-plateau en accord avec les hypothèses de départ (figure 1), le rapport protéine idéale/protéine digestible de 0,75 permettant de maximiser la croissance.

Pour les autres populations, la réponse à l'amélioration de la qualité de la protéine est curvilinéaire, l'arrondi de la courbe augmentant avec le niveau d'hétérogénéité. Ce type de réponse a déjà été observé expérimentalement par d'autres

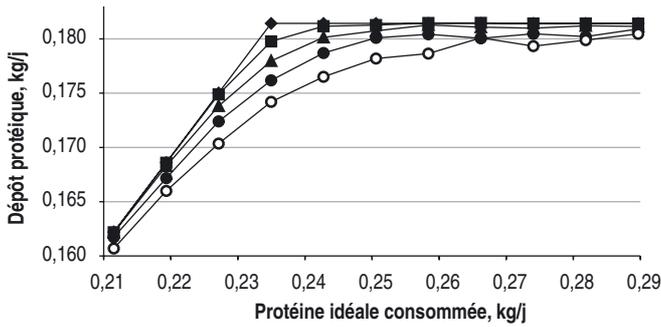


Figure 1 - Effet de la variabilité entre les individus (0 : -◆-, 0,5 : -■-, 1 : -▲-, 1,5 : -●- et 2 : -○- fois l'écart type de la population de référence) et de la protéine idéale consommée sur le dépôt protéique moyen journalier des populations de porc de 50 kg de poids vif.

auteurs (ARC, 1981 ; MOUGHAN, 1989 ; FULLER et GARTHWAITE, 1993 ; BIKKER, 1994 ; SCHINCKEL et al, 2003) mais les résultats de cette simulation indiquent que cette réponse curvilinéaire peut être le résultat des différences de potentiels génétiques de croissance protéique entre les individus qui constituent la population. Ainsi, pour chacune de ces populations, la réponse moyenne est caractérisée par trois zones de réponse, la première étant linéaire avec une pente égale à celle de l'animal moyen ($e_p = e_p^* = 0,82$). Cette zone est suivie d'une zone de transition ($e_p > e_p^* > 0$), curvilinéaire dont l'amplitude et le niveau d'arrondissement augmentent avec le niveau d'hétérogénéité de la population. Dans cette zone de transition, une partie de la population est limitée par la disponibilité de la protéine pendant que d'autres sujets, moins exigeants, consomment suffisamment de protéine pour satisfaire leurs besoins protéiques. A mesure que la quantité de protéine idéale apportée par l'aliment augmente, le nombre d'animaux comblés augmente, ce qui explique la diminution progressive de la valeur moyenne de e_p^* observée dans la population. Finalement, lorsque tous les animaux de la population peuvent exprimer leur plein potentiel de croissance protéique, la réponse moyenne de la population atteint la troisième zone dans laquelle la valeur de e_p^* est égale à 0, tel qu'observé dans la population avec une variance nulle. Notons que pour la population ayant la plus forte variation génétique, les zones linéaires sont pratiquement absentes. En effet, dans ces populations très hétérogènes, des porcs ayant des potentiels génétiques très bas et d'autres des potentiels très élevés sont présents.

Ces résultats sont très voisins de ceux obtenus antérieurement avec une approche similaire mais avec un modèle de simulation très différent chez le porc (POMAR, 1995) et chez la volaille (BERHE, 2004). Ces résultats corroborent en partie l'hypothèse formulée par SCHINCKEL et al (2003) et selon laquelle l'efficacité d'utilisation de la protéine a une phase linéaire pour des niveaux suboptimaux de protéine suivie d'une phase curvilinéaire où l'efficacité marginale de la protéine décroît de 0,70 à 0. Les caractéristiques de cette phase curvilinéaire sont déterminées par les apports nutritionnels et le potentiel de croissance protéique des animaux. Les résultats de notre étude indiquent que malgré le fait que la réponse d'un animal soit linéaire, l'introduction de la variabilité entre les individus conduit à une réponse de la population

qui tendra à être curvilinéaire, ce phénomène s'accroissant avec le niveau d'hétérogénéité de la population. Notons cependant que le fait d'observer une réponse curvilinéaire à partir de réponses individuelles linéaires ne nous garantit pas que cette hypothèse de départ soit vraie. En fait, ces résultats indiquent simplement que le modèle linéaire avec plateau utilisé dans nos modèles de simulation est compatible avec la réponse curvilinéaire observée en pratique sur des groupes d'individus.

D'autres sources de variation causeront aussi des réponses similaires à celles mises en évidence dans ces simulations. C'est le cas, par exemple, de la variation qui peut exister au niveau du poids des animaux, les interactions sociales (WELLOCK et al, 2004), le sexe, etc. Indépendamment de la source, la variation entre les individus générera des réponses moyennes de la population qui seront curvilinéaires, avec des allures qui seront propres à chaque source de variation et à chaque variable mesurée.

2. EFFET DE LA LONGUEUR DE LA PÉRIODE DE SIMULATION SUR L'EFFICACITÉ MOYENNE DU DÉPÔT PROTÉIQUE

L'erreur expérimentale est une mesure de la variation qui existe entre les observations prises sur des unités expérimentales soumises à un même traitement. Cette variation provient de la variabilité inhérente au matériel expérimental, de l'application des procédures expérimentales et des erreurs de mesure (STEEL et al, 1997). Dans la partie précédente, nous avons traité de l'impact de la variation qui peut exister dans le matériel expérimental (e.g. les animaux dans le cas précédent). Nous allons maintenant étudier d'autres sources de variation résultant de l'application des procédures expérimentales. À titre d'exemple et pour continuer avec la même problématique qu'auparavant, nous évaluerons l'impact que peut avoir la longueur de la période de croissance sur la mesure de e_p . En fait, il est fréquemment ignoré que la réponse animale à un traitement déterminé peut changer pendant la période de collecte, ce qui peut entraîner des réponses moyennes différentes selon la longueur de l'expérience. Par exemple, le potentiel maximal de croissance protéique d'un porc particulier évolue

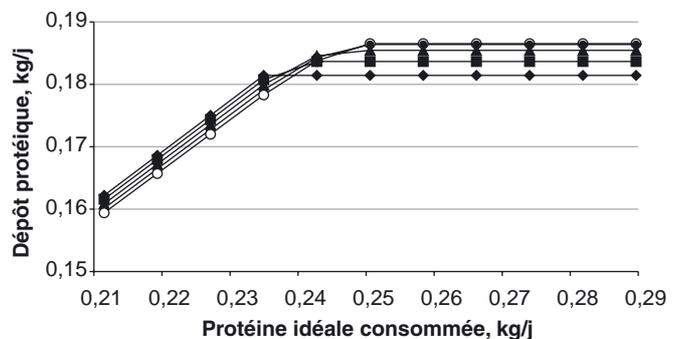


Figure 2 - Effet de la longueur de la période de simulation (1 : -◆-, 7 : -■-, 14 : -▲-, 21 : -●- et 28 : -○- jours) et de la protéine idéale consommée sur le dépôt protéique moyen journalier des populations de porc de 50 kg de poids vif.

dans le temps, ce qui implique des changements dans la réponse globale.

L'effet de la longueur de la période de collecte sur le dépôt protéique peut être illustré en simulant la réponse d'un seul animal à des niveaux croissants d'ingestion de protéine idéale. Pour cela, le porc moyen et les 11 aliments utilisés ci-dessus ont été utilisés et les mesures de dépôt protéique ont été intégrées sur 1, 7, 14, 21 et 28 jours de simulation. Comme dans le cas antérieur, le poids initial des porcs est de 50 kg de poids vif et la consommation est limitée à 1,9 kg/jour pour simplifier l'interprétation des résultats. Pour un jour de simulation, les résultats obtenus sont les mêmes que ceux observés auparavant pour la population avec une variance nulle. Pour ce porc moyen simulé, le potentiel génétique de dépôt protéique est atteint pour une ingestion de protéine idéale de 235 g/jour. Néanmoins, lorsque la longueur de la période de simulation augmente de 1 à 28 jours, le point auquel le potentiel de croissance maximal est atteint augmente et une zone de transition curvilinéaire apparaît entre la phase linéaire ($e_p = e_p^* = 0,82$) et le plateau ($e_p = e_p^* = 0$) (figure 2). Étant donné que le potentiel génétique de dépôt protéique s'accroît avec le temps, le dépôt moyen augmente avec la longueur de la période de simulation. De façon similaire, les besoins en protéines pour l'entretien augmentent avec l'âge des animaux, quoique légèrement, ce qui explique la légère diminution du niveau de dépôt protéique de la première zone linéaire à mesure que la longueur de la période de croissance augmente. Cependant, la pente, soit la valeur de e_p^* , reste inchangée et égale à 0,82. Ce qui doit être noté dans ces résultats, c'est que la longueur de la zone de transition, c'est-à-dire celle se trouvant entre les deux phases linéaires, augmente avec la durée de la période de simulation.

Ces résultats sont différents en valeur absolue de ceux obtenus avec un modèle de simulation différent par POMAR (1995). Dans les deux cas cependant, la forme de la réponse est similaire. Néanmoins, comme dans la partie précédente, ces résultats ne permettent pas de conclure sur la réelle adéquation du modèle linéaire avec plateau. Ces résultats suggèrent seulement que pour des animaux pris individuellement, le modèle linéaire avec plateau est compatible avec la réponse curvilinéaire qui peut être observée dans des expériences dans lesquelles le dépôt protéique est mesuré sur des périodes relativement longues. En fait, lors de la planification d'expériences servant à mesurer des variables qui changent pendant la période expérimentale, tel que montré dans cet exercice de simulation pour le dépôt protéique, la longueur de la période expérimentale doit être prise en compte. Plus encore, la valeur moyenne observée pendant cette période sera fonction de la longueur de la période de collecte et devra être extrapolée à d'autres situations avec précaution. C'est le cas, par exemple, lorsque les niveaux optimaux de nutriments, tels les acides aminés, sont obtenus pendant des périodes de croissance relativement longues, tel que proposé par la méthode empirique de détermination des besoins nutritionnels. De plus, l'information obtenue dans des expériences comportant de longues périodes de collecte pendant lesquelles les variables d'intérêt présentent des changements importants, ne sera pas d'un grand intérêt

pour comprendre les mécanismes biologiques impliqués dans la réponse animale étudiée.

3. EFFET DE LA VARIABILITÉ ENTRE LES INDIVIDUS D'UNE POPULATION SUR LA CROISSANCE CORPORELLE

À partir des résultats obtenus dans les sections précédentes, il est prévisible que la réponse des populations génétiquement hétérogènes à des augmentations d'apports de protéine idéale soit fortement arrondie suite aux effets conjoints de la variabilité génétique et de la longueur de la période de collecte. Ainsi, pour étudier ces effets sur les performances zootechniques, les mêmes populations de porcs et les mêmes aliments ont été utilisés dans l'intervalle de 25 et 95 kg de poids vif avec une alimentation à volonté.

Les résultats moyens obtenus pour les différentes populations et traitements alimentaires vont de 1,94 à 1,89 kg/j pour la prise alimentaire (PA), de 965 à 906 g/j pour le gain moyen quotidien (GMQ), de 175 à 159 g/j pour le gain protéique moyen quotidien (GPMQ), et de 171 à 156 g/j pour le gain lipidique moyen quotidien (GLMQ). Les traitements alimentaires ont eu peu d'effet sur les écarts-types autour de ces moyennes alors que ces derniers augmentent avec la variabilité des populations. Aussi, ce sont les populations les plus hétérogènes qui ont présenté les écarts-types les plus grands dans les variables étudiées (POMAR et al, 2003).

En moyenne, la PA a été peu affectée par les traitements alimentaires bien que les valeurs les plus basses soient obtenues avec les traitements fournissant la protéine de moindre qualité (résultats non rapportés). L'effet de l'augmentation de la qualité de la protéine alimentaire sur le GMQ et la conversion alimentaire est par contre plus important (figures 3 et 4). Pour éviter des interactions et rendre l'interprétation de ces résultats plus simple, nous avons utilisé le même aliment tout au long de la croissance. Ainsi, pour la majorité des animaux, les aliments n'ont pas fourni suffisamment de protéine pendant la première phase de croissance alors que l'apport de protéine était fortement excédentaire à la fin de la période de simulation. L'étendue de ces deux phases, soit la phase limitante et celle excédentaire, est déterminée par les caractéristiques génétiques de chaque porc. Pour ceux plus musclés, qui normalement ont des besoins accrus en protéines, la phase limitante est plus longue que pour les plus gras, ces derniers ayant en général un appétit plus élevé que les premiers. De la même manière, pour un même porc, l'étendue de ces deux phases est affectée par la qualité de la protéine consommée, la première phase se raccourcissant avec l'accroissement de la qualité de la protéine.

L'accroissement de la variation entre les individus diminue le GPMQ (figure 3) et le GMQ (résultats non présentés). Pour tous les porcs, la sous-alimentation protéique diminue la rétention de protéines et le gain de poids, alors que la sur-alimentation n'a que peu d'effet sur ces variables. Aussi, l'effet de la sous-alimentation est approximativement proportionnel au niveau de sous-alimentation. Par conséquent, pour une population hétérogène donnée et dont une partie des animaux est sous-alimentée et une autre suralimentée, la

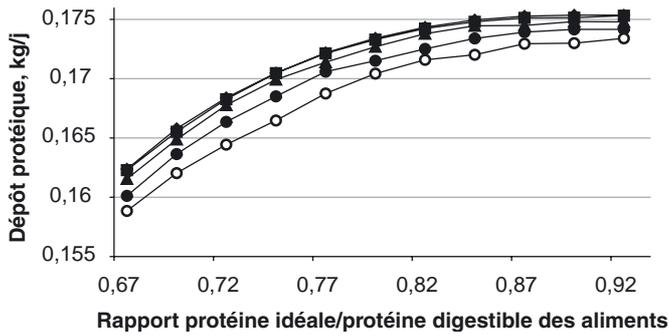


Figure 3 - Effet de la variabilité entre les individus (0 : -◆-, 0,5 : -■-, 1 : -▲-, 1,5 : -●- et 2 : -○- fois l'écart type de la population de référence) et du rapport protéine idéale/protéine digestible des aliments sur le dépôt protéique moyen journalier dans l'intervalle de 25 à 90 kg de poids vif.

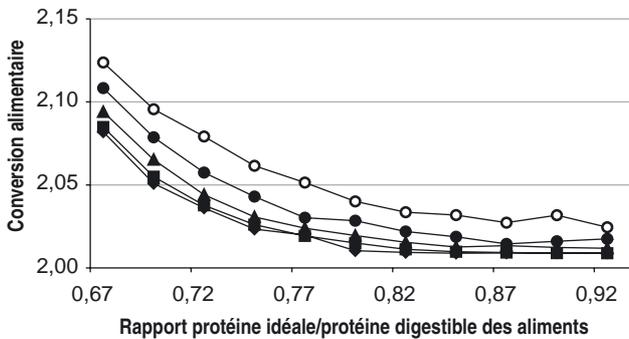


Figure 4 - Effet de la variabilité entre les individus (0 : -◆-, 0,5 : -■-, 1 : -▲-, 1,5 : -●- et 2 : -○- fois l'écart type de la population de référence) et du rapport protéine idéale/protéine digestible des aliments sur l'indice de conversion alimentaire simulé dans l'intervalle de 25 à 90 kg de poids vif.

moyenne de réponse de la population diminuera à mesure que la proportion d'animaux sous-alimentés augmente. De la même manière, l'effet négatif d'une alimentation déficiente en protéine augmente avec l'hétérogénéité des populations. Ainsi, lorsque la variabilité de la populations augmente, le GPMQ passe de 162 ± 0 à $159 \pm 15,6$ g/j avec la protéine de moindre qualité et de 175 ± 0 à $173 \pm 19,6$ g/j avec les aliments de meilleure qualité. Des résultats similaires ont été obtenus pour le GMQ qui varie de 918 ± 0 à 906 ± 105 g/j pour les aliments de moindre qualité et de 965 ± 0 à 951 ± 118 g/j pour ceux de meilleure qualité. Pour la conversion alimentaire (figure 4), les conclusions sont similaires à celles obtenues pour le GPMQ.

4. EFFET DE LA VARIATION ENTRE LES INDIVIDUS SUR LES BESOINS NUTRITIONNELS D'UNE POPULATION

Les besoins nutritionnels peuvent être définis comme étant la quantité de nutriments nécessaire pour optimiser un facteur

de production, tel que la vitesse de croissance ou la conversion alimentaire. Essentiellement, deux méthodes sont utilisées pour déterminer les besoins nutritionnels : la méthode empirique et la méthode factorielle (FULLER et CHAMBERLAIN, 1982). La méthode empirique estime le besoin d'un nutriment en étudiant la réponse des animaux à des augmentations progressives de ses apports. La méthode factorielle estime les besoins journaliers en nutriments (protéines ou acides aminés) par l'addition des besoins d'entretien et de production. Ces besoins sont estimés pour chaque nutriment, ou ses précurseurs, en tenant compte de leur efficacité métabolique (VAN MILGEN et NOBLET, 2003).

Nous utiliserons les résultats présentés ci dessus pour estimer les besoins en protéine idéale des porcs suivant l'approche empirique. Ainsi, si le critère de réponse utilisé pour déterminer les besoins nutritionnels est le dépôt protéique, dans le cas d'un porc de 50 kg de poids vif ayant les caractéristiques définies précédemment, ces besoins sont de 235 g/j (figure 1). Évidemment, comme la réponse a été mesurée sur un seul animal et pendant un seul jour, ce besoin coïncide avec celui qui serait estimé avec la méthode factorielle. Par contre, lorsque nous regardons la réponse d'un groupe d'animaux ayant une certaine hétérogénéité, la réponse maximale de la population s'obtient à des niveaux supérieurs à ceux observés pour l'animal moyen. Plus encore, ce niveau de réponse maximale est d'autant plus élevé que le niveau d'hétérogénéité de la population est grand. Ainsi, les niveaux d'ingestion nécessaires pour maximiser le GPMQ des populations ayant des variances génétiques 0,5 et 1 fois celle de la population de référence, sont de 245 et 251 g/j de protéine idéale. À la limite, le dépôt protéique moyen des populations les plus hétérogènes ne semble pas s'être stabilisé aux niveaux de protéine les plus élevés. Par contre, le gain protéique marginal obtenu avec l'augmentation des apports protéiques diminue avec le niveau d'hétérogénéité des populations.

Pour un apport de protéine idéale donné, il est possible d'estimer dans une population la proportion d'individus qui sont sous-alimentés ou qui reçoivent suffisamment du nutriment limitant pour atteindre leur plein potentiel de croissance. Dans les conditions de simulation précédentes, les besoins en protéine idéale d'un porc de 50 kg de poids vif ont été estimés à 235 g/j. Ainsi, un porc unique sera sous-alimenté en protéines lorsqu'il recevra une quantité inférieure et suralimenté lorsque les apports dépasseront ce niveau (figure 5). Lorsque nous alimenterons une population hétérogène avec un aliment apportant 235 g/j de protéine idéale, seulement 50 % de cette population, indépendamment de son niveau d'hétérogénéité, consommera suffisamment de ce nutriment pour pouvoir exprimer son plein potentiel de croissance. Si nous diminuons le niveau de protéines dans les aliments, la proportion d'animaux sous-alimentés augmentera et ceci d'autant plus que la variabilité entre les individus de la population sera faible. Par exemple, lorsque la quantité de protéine idéale fournie est de 219 g/j, soit 7 % de moins que le besoin estimé pour le porc moyen, 100, 94, 85 et 76 % des porcs des populations ayant 0,5, 1, 1,5 et 2 fois la variabilité de la population de référence seront sous-alimentés (figure 5). De la même manière, si nous fournissons

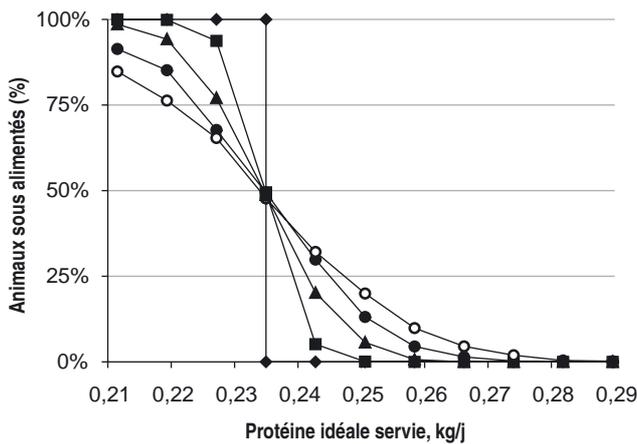


Figure 5 - Effet de la variabilité entre les individus (0 : -◆-, 0,5 : -■-, 1 : -▲-, 1,5 : -●- et 2 : -○- fois l'écart type de la population de référence) et de la quantité de protéine idéale offerte sur le nombre de porcs sous-alimentés dans une population de porcs de 50 kg de poids vif.

251 g/l de protéine idéale, soit 7 % de plus que le besoin estimé, 0, 6, 13 et 20 % des individus de ces mêmes populations continueront à être sous-alimentés. À la limite, pour la population la plus hétérogène, il faut fournir près de 20 % de plus de protéines que les besoins calculés pour le porc moyen pour que pratiquement tous les individus de la population soient satisfaits.

Nous avons évalué plus haut la réponse sur une journée de cinq populations présentant des variances génétiques différentes, à des apports croissants de protéines. Si nous regardons la réponse de ces mêmes populations sur une période plus longue, nous pourrions nous servir de l'approche empirique pour déterminer l'apport optimal de nutriments en fonction de la réponse souhaitée de la population. Dans la figure 3, nous avons représenté le dépôt protéique moyen de ces cinq populations lorsque les animaux étaient nourris avec des aliments présentant la même concentration de protéines mais de qualité variable. Pour le porc moyen "unique", la réponse plafonne lorsque la qualité des protéines s'améliore, alors que pour les autres populations, la réponse moyenne continue d'augmenter. En fait, dans le modèle de simulation utilisé, les porcs nourris à volonté avec des aliments riches en protéines, sont peu pénalisés en ce qui concerne le dépôt protéique moyen alors que les porcs sous-alimentés le sont fortement. En conséquence, si nous alimentons les animaux pour maximiser le dépôt protéique, nous devons utiliser des aliments équilibrés et riches en nutriments afin de d'assurer que les animaux les plus exigeants de la population puissent exprimer leur plein potentiel.

5. DISCUSSION ET CONCLUSION

Traditionnellement, la recherche expérimentale étudie les différentes composantes de la productivité animale de façon indépendante et par discipline. Cette démarche est nécessaire pour évaluer en profondeur et de façon progressive des aspects spécifiques de l'animal. Néanmoins, étant donné la nature même de cette méthodologie, les progrès se font de

manière fragmentée en négligeant souvent les interrelations entre les différents aspects du métabolisme animal (KOONG et al, 1976). D'autre part, la complexité des interactions qui existent au niveau et entre chacun des facteurs qui déterminent la production animale (physiologie, nutrition, génétique, environnement etc.) ne peut être évaluée de façon quantitative et dynamique, ni par l'intelligence humaine ni par la recherche traditionnelle (BALDWIN, 1976 ; KOONG et al, 1976 ; WHITTEMORE, 1986). En conséquence, l'analyse de systèmes à travers la modélisation mathématique devient un outil essentiel de l'approche scientifique (WHITTEMORE, 1986) en augmentant le pouvoir analytique de l'intelligence humaine par le biais des mathématiques (FORRESTER, 1971). Dans cette perspective, la modélisation mathématique complète et enrichit la recherche traditionnelle car elle représente les connaissances scientifiques dans un contexte global.

En production porcine, la modélisation mathématique s'est fortement développée depuis les premiers travaux de WHITTEMORE et FAWCETT en 1974. Ce modèle, et la plupart des modèles qui ont suivi, représente la réponse d'un seul animal de façon déterministe, à savoir que la réponse obtenue par simulation est fixe pour un ensemble de variables d'entrée donné (FRANCE et THORNEY, 1984). Les caractéristiques génétiques et du milieu de production, ainsi que leurs interactions sont alors considérées comme constantes tout au long de la croissance des animaux. Ces modèles sont aussi mécanistes puisqu'ils représentent de façon quantitative et dynamique les principaux facteurs impliqués dans la réponse animale.

Les résultats présentés dans ce document ont été obtenus avec un modèle de nature déterministe adapté à partir des modèles de KNAP (1999, 2000a), MOUGHAN et SMITH (1984), EMMANS (1988) et EMMANS et KYRIAZAKIS (1999) tel que décrit par POMAR et al (2003). Ainsi, lors de la simulation d'un animal, ses caractéristiques génétiques et celles de son milieu de production sont fixes. Cependant, ce modèle a été rendu aléatoire (stochastique) en simulant une population de porcs caractérisée par des potentiels génétiques de dépôt protéique qui varient suivant des distributions normales préétablies. Une seule source de variation, la variance génétique associée au potentiel de dépôt protéique, a été représentée. D'autres sources de variation, génétique et environnementale, existent et elles peuvent avoir des effets encore plus importants sur la performance des populations et sur leur variance phénotypique que ceux obtenus dans nos simulations (WELLOCK et al, 2004). Aussi, l'ampleur des réponses simulées dans notre travail ne représente que partiellement la réalité : les tendances des réponses observées sont cependant vraisemblables, ce qui est corroboré par le fait qu'elles sont très voisines de celles déjà obtenues avec un modèle différent à celui utilisé dans cette étude (POMAR, 1995) ou encore avec un modèle de croissance chez la volaille (BERHE, 2004).

Les résultats rapportés dans cette étude mettent en évidence le fait que la réponse d'un individu à des traitements alimentaires ou autres peut être différente en forme et en ampleur de celle d'une population. Ces différences entre la réponse

individuelle et celle des populations sont importantes et par conséquent, l'utilisation de modèles simulant un seul animal peut conduire à des recommandations inappropriées en ce qui concerne les apports nutritionnels nécessaires à l'obtention des réponses désirées au niveau des populations. Les modèles de simulation actuellement utilisés en production porcine sont sans doute adaptés pour estimer la réponse individuelle lorsqu'ils sont bien conçus, leurs paramètres bien estimés et les conditions de simulation bien adaptées au contexte de production. Cependant, ces modèles doivent être utilisés avec précaution pour estimer la réponse des populations hétérogènes et ils ne sont pas recommandables pour déterminer les besoins en nutriments des populations.

Lorsque l'intérêt de la modélisation est celui de simuler la réponse d'une population d'animaux dans un contexte de production donné ou de déterminer les apports nutritionnels nécessaires à l'obtention de la réponse désirée de cette population, les modèles doivent être conçus pour simuler non pas un animal unique représentant la population, mais la population elle-même. Dans les modèles utilisés actuellement, les principaux facteurs impliqués dans la réponse d'un seul animal et ses interactions sont représentés. Dans un modèle de populations, c'est la réponse de toute une population qui doit être représentée. Les modèles déterministes simulant la réponse des populations seront cependant plus empiriques que les modèles simulant un seul animal puisque la réponse des populations est affectée par leur hétérogénéité génétique et nécessairement aussi par la variabilité associée au milieu de production. Les limitations de ces modèles seront liées à l'approche empirique utilisée. Il s'agit en particulier du manque de signification biologique des équations et des paramètres utilisés, de la difficulté à utiliser les mêmes paramètres dans les différents systèmes de production ou d'inclure plusieurs facteurs de production et l'impossibilité d'estimer les variances associées aux réponses moyennes de production. Par contre, ces modèles seront plus précis lorsque calibrés pour répondre à des changements de peu de facteurs dans un contexte précis de production. Un exemple de ces modèles est celui proposé par PARKS (1982).

L'utilisation de modèles mécanistes pour représenter la réponse des populations est sans doute souhaitable mais elle est aussi complexe puisque cette approche implique la simulation d'un échantillon d'individus représentatif de la population à simuler. La représentativité de cet échantillon doit être déterminée en considérant l'hétérogénéité génétique associée à chacun des facteurs représentés dans le modèle (i.e., potentiel de croissance protéique, besoins d'entretien, sensibilité au stress, etc.), la variabilité du milieu de production pouvant de plus affecter l'impact de ces facteurs (i.e., température, espace disponible, composition des aliments, etc.), l'hétérogénéité associée à la conduite de

production (i.e., poids initial, etc.) et autres. L'utilisation des modèles aléatoires est potentiellement une voie prometteuse pour représenter ces sources de variation telle que proposée par POMAR (1995), FERGUSON et al (1997), KNAP (2000a), POMAR et al (2003), WELLOCK et al (2004) et BERHE (2004). Cependant, seul un nombre limité de sources de variation a été intégré dans ces modèles et par conséquent les moyennes et les variances phénotypiques générées ne sont pas représentatives des populations simulées. Dans la réalité, les réponses d'une population à des apports nutritionnels résultent de l'influence des principaux facteurs impliqués dans la détermination de cette réponse, de la variation associée à ces facteurs, de la variation des facteurs environnementaux pouvant affecter l'expression de ces facteurs et de la variation provenant de la conduite d'élevage. Plus encore, lors de la formulation de modèles mécanistes et aléatoires nous devons tenir compte des variances et des covariances associées avec toutes ces sources de variation. Or, les modèles proposés jusqu'à présent sont trop simples pour simuler avec précision la réponse des populations ou pour déterminer ses besoins nutritionnels. Des modèles plus empiriques comme celui proposé par LECLERCQ et BEAUMONT (2000), SCHINKEL et al (2002) ou WANG et ZUIDHOF (2004) peuvent simuler la variation observée sans avoir à représenter les mécanismes qui la génèrent. Cependant, comme pour les modèles empiriques, les paramètres utilisés sont valides pour le contexte de production dans lesquels ils ont été obtenus mais ils peuvent difficilement être utilisés dans d'autres contextes de production. Il est donc nécessaire de repenser nos modèles de simulation porcine pour que ceux-ci puissent, dans un avenir prochain, être utilisés pour évaluer la réponse des populations aux changements nutritionnels et environnementaux ou pour déterminer les apports nutritionnels nécessaires pour optimiser la réponse d'une population.

Les défis à relever lors du développement de ces modèles sont :

- 1) l'identification des facteurs qui doivent être représentés dans ces modèles de populations pour bien simuler les variances phénotypiques,
- 2) la quantification des variances et des covariances associées avec ces facteurs,
- 3) la validation de ces modèles dans des contextes de production commerciale.

Ces défis, de taille sans doute, ne sont pas plus insurmontables que ceux relevés lors du développement des premiers modèles de simulation porcine comme celui de WHITTEMORE et FAWCETT en 1974.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie Jean-Yves Doumad pour son aide dans la préparation de ce manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARC, 1981. The Nutrient Requirements of Pigs. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, U.K.
- BAKER D.H., 1986. *J. Nutr.*, 116, 2339-2349.
- BALDWIN R.L., 1976. *Proc. New Zealand Soc. Anim. Prod.*, 36, 128.
- BATTERHAM E.S., ANDERSEN L.M., BAIGENT D.R., WHITE E., 1990. *Br. J. Nutr.*, 64, 81-94.
- BERHE E.T., 2004. Introducing stochasticity into a model of food intake and growth of broilers. M Sc Agric. thesis, University of KwaZulu-Natal, Pietermaritzburg, South Africa.
- BIKKER P., 1994. Protein and lipid accretion in body components of growing pigs: effects of body weight and nutrient intake. Ph.D. Thesis, University of Wageningen, Pays Bas.
- BLACK J.L., 2002. *J. Anim. Sci.*, 80 (Suppl. 1), 173.
- BLACK J.L., CAMPBELL R.G., WILLIAMS I.H., JAMES K.J., DAVIES G.T., 1986. *Res. Develop. Agric.*, 3, 121-145.
- BLACK J.L., GRIFFITHS D.A., 1975. *Br. J. Nutr.*, 33, 399-413.
- CAMPBELL R.G., TAVERNER M.R., CURIC D.M., 1984. *Anim. Prod.*, 38, 233-240.
- CURNOW R.N., 1973. *Biometrics*, 29, 1-10.
- EMMANS G.C., 1988. Dans Land R.B., Bulfield G.W., Hill G. Eds., *Animal Breeding Opportunities*. Br. Soc. Anim. Prod occasional publication 12. Br. Soc. Anim. Prod., Midlothian, Scotland, U.K.
- EMMANS G.C., 1997. *J. Theor. Biology*, 186, 189-199.
- EMMANS G.C., 1981. Dans Hillyer G.M., Whittemore C.T., Gunn R.G. Eds., *Computers in Animal Production*. Br. Soc Anim. Prod. occasional publication No 5, Thames Ditton, Surrey, U.K.
- EMMANS G.C., KYRIAZAKIS I., 1999. Kyriazakis I. Ed., *A Quantitative Biology of the Pig*. CAB International, Wallingford, Oxon, U.K.
- EMMANS G.C., KYRIAZAKIS I., 1997. *Livest. Prod. Sci.*, 51, 119-129.
- FERGUSON N.S., GOUS R.M., EMMANS G.C., 1997. *Anim. Sci.*, 64, 513-522.
- FERGUSON N.S., GOUS R.M., EMMANS G.C., 1994. *S. Afr. J. Anim. Sci.*, 24, 10-17.
- FISHER C., MORRIS T.R., JENNINGS R.C., 1973. *Br. Poult. Sci.*, 14, 469-484.
- FORRESTER J.W., 1971. *World Dynamics*. Wright Allen, Camb., Massachusetts, USA.
- FRANCE J., THORNLEY J.H.M., 1984. *Mathematical Models in Agriculture*. Butterworths, London, U.K.
- FULLER M.F., CHAMBERLAIN A.G., 1982. Dans Haresign W. Ed., *Recent Advances in Animal Nutrition - 1982*. Butterworths, London, U.K.
- FULLER M.F., GARTHWAITE P., 1993. *J. Nutr.*, 123, 957-963.
- GOUS R.M., MORAN E.T.Jr., STILBORN H.R., BRADFORD G.D., EMMANS G.C., 1999. *Poult. Sci.*, 78, 812-821.
- KNAP P.W., 1995. Dans Moughan P.J., Versteegen M.W.A. Visser-Reyneveld M.I. Eds., *Modelling Growth in the Pig*. Wageningen Press, Wageningen, Pays Bas.
- KNAP P.W., 1999. *Anim. Sci.*, 68, 655-679.
- KNAP P.W., 2000a. *Anim. Sci.*, 71, 11-30.
- KNAP P.W., 2000b. *Anim. Sci.*, 70, 39-49.
- KOONG L.J., BALDWIN R.L., ULYATT M.J., 1976. Dans *Proceedings of the Symposium on Use of the Computer in Animal Science Teaching, Research and Extension*. Texas A&M University, Texas, USA.
- KYRIAZAKIS I., EMMANS G.C., 1992. *Br. J. Nutr.*, 68, 615-625.
- KYRIAZAKIS I., EMMANS G.C., 1995. *Br. J. Nutr.*, 73, 191-207.
- LECLERCQ B., BEAUMONT C., 2000. *INRA Prod. Anim.*, 13, 47-59.
- LOVATTO P.A., SAUVANT D., 1999. *Journ. Rech. Porcine Fr.*, 31, 255-259.
- MOUGHAN P.J., 1999. Dans Kyriazakis I. Ed., *A Quantitative Biology of the Pig*, CAB International, Wallingford, Oxon, U.K.
- MOUGHAN P.J., 1989. *Res. Develop. Agric.*, 6, 7-14.
- MOUGHAN P.J., SMITH W.C., 1984. *N. Z. J. Agric. Res.*, 27, 501-507.
- MOUGHAN P.J., SMITH W.C., PEARSON G., 1987. *N. Z. J. Agric. Res.*, 30, 481-490.
- NRC, 1998. *Nutrient Requirements of Swine 10th ed.*, National Academy Press, Washington, DC, USA.
- PARKS J.R., 1982. *A theory of Feeding and Growth of Animals*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York, USA.
- POMAR C., 1995. Dans *Proc. of the symposium on Determinants of Production Efficiency in Swine*. Can. Soc. Anim. Sci., Ottawa, Ont., Canada, 361-375.
- POMAR C., HARRIS D.L., MINVIELLE F., 1991. *J. Anim. Sci.*, 69, 1468-1488.
- POMAR C., KYRIAZAKIS I., EMMANS G.C., KNAP P.W., 2003. *J. Anim. Sci.*, 81 (E. Suppl. 2), E178-E186. Disponible : <http://www.asas.org/symposia/03esupp2/jas2527.htm>.
- SAUVANT D., 1992. *Repr. Nutr. Dev.*, 32, 217-230.
- SAUVANT D., BASTIANELLI D., VAN MILGEN J., 1995. *Journ. Rech. Porcine Fr.*, 27, 237-244.
- SCHINCKEL A.P., LI N., EINSTEIN M.E., MILLER D., 2002. Dans *Purdue University 2002 Swine Research Report*. Disponible: <http://www.ansc.purdue.edu/swine/swineday/sday02/15.pdf>.
- SCHINCKEL A.P., LI N., RICHERT B.T., PRECKEL P.V., EINSTEIN M.E., 2003. *J. Anim. Sci.*, 81, 1106-1119.
- STEEL R.G.D., TORRIE J.H., DICKEY D.A., 1997. *Principles and Procedures of Statistics: A Biometrical Approach*. 3rd ed., McGraw-Hill Publishing Co., New York, USA.
- TAYLOR A.J., COLE D.J.A., LEWIS D., 1979. *Anim. Prod.*, 29, 327-338.
- VAN LUNEN T.A., 1994. A study of the growth and nutrient requirements of highly selected pigs. Ph.D. Thesis, University of Nottingham, U.K.
- VAN MILGEN J., NOBLET J., 2003. *J. Anim. Sci.*, 81 (E. Suppl. 2), E86-E93. Disponible: <http://www.asas.org/symposia/03esupp2/jas2426.htm>.
- WANG Z., ZUIDHOF M.J., 2004. *Poult. Sci.*, 83, 847-852.
- WELLOCK I.J., EMMANS G.C., KYRIAZAKIS I., 2004. *J. Anim. Sci.*, 82, 2442-2450.
- WHITTEMORE C.T., 1986. *J. Anim. Sci.*, 63, 615-621.
- WHITTEMORE C.T., 1995. *Agric. Sys.*, 47, 235-244.
- WHITTEMORE C.T., FAWCETT R.H., 1976. *Anim. Prod.*, 22, 87-96.
- ZHANG Y., PARTRIDGE I.G., KEAL H.D., MITCHELL K.G., 1984. *Anim. Prod.*, 39, 441-448.