

INCIDENCE DE L'ÉQUILIBRE EN ACIDES AMINÉS DU RÉGIME SUR L'APPÉTIT ET LA CROISSANCE DU PORC, SELON LE TAUX DE PROTÉINES ET LEUR NATURE : l'exemple du Tryptophane

Y. HENRY, B. SEVE

*Institut National de la Recherche Agronomique
Station de recherches porcines - 35590 Saint-Gilles.*

avec la collaboration technique de G. CONSEIL, M. LEMARIÉ, A. AMET, Y. BÉNARD, et J.C. RISSEL pour l'expérimentation sur animaux, R. VILBOUX pour la fabrication des aliments expérimentaux, M. ALIX, L. JAFFRENNOU, H. RENOULT et P. SUREL pour les observations à l'abattage, P. ECOLAN et P. PEINIAU pour les mesures de qualité de viande, Annick BLANCHARD et Nadine MEZIERE pour l'analyse des régimes, Y. COLLEAUX pour les dosages des acides aminés et Maryse CORVAISIER pour la préparation du manuscrit.

La présente étude avait pour objet de faire le point des effets du taux et de la nature des protéines du régime sur l'ingestion alimentaire et les performances de croissance chez le porc, en fonction de la nature et du niveau de l'acide aminé limitant. Cette synthèse était basée sur les résultats de deux expériences réalisées sur des animaux en finition (40-100 kg de poids vif) nourris à volonté, l'une avec la lysine, l'autre avec le tryptophane.

Dans des régimes renfermant un taux limitant de lysine (0,55 ou 0,65%) l'élévation de la teneur en protéines de 13 à 15,6% (soit + 25%), au-delà des besoins en acides aminés indispensables et en maintenant le même profil de composition en acides aminés, est pratiquement sans effet sur le niveau d'ingestion alimentaire, mais la vitesse de croissance est légèrement réduite et l'indice de consommation est accru, en raison d'une augmentation des coûts énergétiques résultant du catabolisme des protéines excédentaires. Cette diminution de l'efficacité alimentaire n'a pas lieu lorsque l'élévation du taux de protéines est assurée par un apport équivalent d'acides aminés non indispensables (acide glutamique).

Dans le cas de régimes renfermant des taux respectivement déficient (0,09%) et optimal (0,13%) en tryptophane, l'augmentation de la teneur en protéines de 12,5 à 15,7%, en maintenant le même profil de composition en acides aminés, entraîne un effet dépressif sur la consommation d'aliment, particulièrement net au bas taux de tryptophane et chez les femelles comparativement aux mâles castrés. Il s'ensuit des variations dans le même sens de la vitesse de croissance et des gains de muscle et de gras, tandis que l'indice de consommation est augmenté. Avec un aliment déficient en tryptophane, à l'effet du catabolisme des protéines en excès s'ajoute ainsi une action spécifique sur l'appétit qui renforce l'influence défavorable sur la croissance et l'efficacité alimentaire.

Inversement, lorsque l'apport de protéines excédentaires est effectué sous la forme d'un mélange d'acides aminés non indispensables (acide glutamique et glycine), on n'observe plus cet effet fortement dépressif sur l'ingestion alimentaire au bas taux de tryptophane. De ce résultat il ressort que l'influence dépressive d'un excès de protéines sur l'appétit en présence d'un taux insuffisant de tryptophane est en relation avec le rapport tryptophane/acides aminés neutres (TRP/LNAA), à la fois dans l'aliment et au niveau plasmatique. D'une façon plus particulière, le rapport TRP/LNAA est en relation directe avec les teneurs en 5-hydroxy-indolamines cérébrales (sérotonine ou 5-HT + acide 5 hydroxy-indolacétique ou 5-HIAA), qui interviennent dans la régulation de l'ingestion alimentaire. Par ailleurs, l'administration d'un régime carencé en tryptophane a entraîné, chez les femelles, à l'inverse des mâles castrés, une vitesse de chute moins rapide du pH musculaire post-mortem, accompagnée d'un pH ultime plus élevé qu'avec un régime normalement pourvu en tryptophane.

Ces deux études montrent que les effets d'un excès relatif de protéines sur l'appétit et la croissance du porc résultent aussi bien de l'action spécifique de l'acide aminé limitant que de celle de la nature des protéines en excès.

Incidence of dietary amino acid balance on appetite and growth performance in the pig, according to the level and the source of protein : the example of tryptophan.

The objective of the present study was to examine the effects of dietary protein level and source on voluntary feed intake and growth performance in the pig, according to the type and level of the limiting amino acid. This review was based on the results of two experiments conducted on ad libitum fed finishing pigs (40 to 100 kg live weight), with lysine and tryptophan, respectively.

In diets containing a limiting content of lysine (0.55 or 0.65 %) increasing protein level from 13 to 15.6% (e.g. + 25%), beyond the levels of essential amino acids required for optimal growth and by maintaining constant dietary amino acid pattern, did not affect feed intake, but growth rate was slightly decreased and feed conversion ratio was increased, due to the energy cost for catabolizing protein in excess. This decrease in feed efficiency did not occur when the increase in protein level was provided by an equivalent supply of non essential amino acids (glutamic acid).

With diets containing deficient (0.09%) and optimal (0.13%) levels of tryptophan, respectively, the increase in protein level from 12.5 to 15.7%, by maintaining similar amino acid pattern, exerted a depressive effect on voluntary feed intake, which was especially marked at the low level of tryptophan and in females as opposed to castrated males. This resulted in lower rate of gain, as well as lower muscle and fat gains, while feed conversion ratio was increased. Therefore, with a tryptophan-deficient diet, the catabolism of dietary protein in excess was associated with a specific influence of tryptophan on appetite which reinforced the detrimental incidence on growth and feed conversion.

Conversely, when the supply of protein in excess was provided by a mixture of non essential amino acids (glutamic acid and glycine), this particularly depressive effect on feed intake at low tryptophan level was no longer observed. From this result it appears that the depressive influence of dietary protein in excess on voluntary feed intake, when tryptophan level is limiting, is expressed by tryptophan/large neutral amino acids (TRP/LNAA) ratio, both in the diet and at plasma level. More specifically, TRP/LNAA ratio was directly related to brain content of 5-hydroxyindoleamines (serotonin or 5-HT+ 5 hydroxyindoleacetic acid or 5-HIAA), which take part in the central regulation of feed intake. On the other hand, dietary tryptophan deficiency, in females as opposed to castrated males, was associated with a lower decline in post-mortem pH in muscle and a higher ultimate pH than with an adequate tryptophan diet.

These two studies show that the effect of a relative excess of dietary protein on appetite and growth performance in the pig includes both a specific influence of the limiting amino acid and that of the composition of protein in excess.

1. INTRODUCTION

1.2. Position du problème

L'incidence de l'équilibre en acides aminés du régime sur l'appétit et les performances de croissance constitue désormais une préoccupation majeure dans l'alimentation du porc, ceci en raison de l'évolution rapide qui s'est fait jour tant dans la conduite alimentaire que dans les potentialités des animaux. Certes, les nombreux travaux réalisés Outre-Atlantique sur les excès d'acides aminés chez le porc à partir d'un modèle aussi sécurisant que l'association maïs-tourteau de soja (EDMONDS et BAKER, 1987) n'ont permis de révéler des effets dépressifs sur la consommation d'aliment et la croissance qu'à des taux d'un acide aminé particulier dépassant très largement le niveau du besoin. En réalité, l'élévation de la teneur en protéines du régime est connue pour limiter l'ingestion alimentaire et favoriser le dépôt de tissus maigres dans la carcasse au détriment du gras (HENRY, 1985, 1988).

D'un point de vue pratique, le problème posé est celui de la relation entre l'acide aminé limitant, apporté en quantité juste suffisante pour satisfaire le besoin, et l'ensemble des protéines, dont une partie est nécessairement en excès par rapport au besoin azoté global. L'acide aminé limitant, ou considéré comme tel lors de la formulation de l'aliment, est le plus généralement la lysine. Mais, en raison de la diversification des sources d'approvisionnement alimentaire, avec l'emploi croissant de sous-produits de l'agro-industrie souvent riches en composants fibreux, il y a un risque de voir apparaître une

déficience en un acide aminé limitant secondaire (thréonine, tryptophane ou méthionine), notamment à la suite d'une baisse de sa digestibilité par rapport aux teneurs initialement estimées. La question est alors de savoir comment le porc réagit à l'excès de protéines par rapport à l'acide aminé limitant selon la nature de ce dernier. Par ailleurs, cet excès de protéines, en quoi consiste-t-il ? Tout à fait logiquement, il s'agit autant des acides aminés indispensables les moins limitants par rapport aux besoins (acides aminés ramifiés et aromatiques, arginine...) que des acides aminés non indispensables. On peut ainsi se demander si l'incidence des protéines en excès sur l'ingestion alimentaire et la croissance ne dépend pas de leur nature, c'est-à-dire des proportions respectives d'acides aminés indispensables et non indispensables, ou de l'équilibre des acides aminés indispensables entre eux.

Dans les conditions habituelles d'alimentation, la teneur en protéines du régime est ajustée de manière à assurer la couverture du besoin en l'acide aminé limitant primaire, le plus souvent la lysine. Il s'ensuit que l'effet de la lysine sur les performances est totalement confondu avec celui des protéines, et il est dès lors impossible de dissocier l'effet propre des protéines en excès de celui de l'acide aminé limitant, qu'il s'agisse du niveau d'ingestion d'aliment, du gain pondéral et de l'efficacité alimentaire ou des caractéristiques des carcasses à l'abattage. Pour ce faire, il convenait, à taux de lysine égal, d'examiner la réponse du porc à l'élévation de la teneur en protéines, en modifiant le cas échéant la nature de ces dernières.

Du côté de l'animal, on a pu mesurer les conséquences d'une sélection soutenue en faveur d'une plus forte croissance de tissus maigres sur le niveau d'ingestion alimentaire, au point de considérer que l'appétit pourrait constituer un facteur limitant de la croissance musculaire (CAMPBELL, 1987). Dans ce cas, l'amélioration de l'équilibre en acides aminés du régime, en stimulant la consommation, comme nous avons pu l'observer expérimentalement (NOBLET et al., 1980), pourrait contribuer à la pleine extériorisation des performances d'animaux génétiquement de plus en plus performants (HENRY, 1988). Ceci nous conduit à nous préoccuper davantage de l'incidence éventuelle du génotype sur la relation protéines - acide aminé limitant, sous l'angle de l'appétit et des performances de croissance.

1.2. Le cas de la lysine

Les effets des taux de lysine et de protéines du régime sur l'ingestion alimentaire, les performances de croissance et la composition corporelle ont été étudiés dans un travail réalisé sur des porcs en finition entre 40 et 100 kg de poids vif (HENRY, 1990), dont nous rapportons ci-après les résultats principaux :

1.2.1. Pour un même taux de lysine limitant pour la croissance (0,55 ou 0,65%), l'élévation du taux de protéines de 13 à 15,6% dans un régime à base de blé et de tourteaux de soja et d'arachide, en maintenant le profil de composition des protéines en acides aminés, est pratiquement sans effet sur l'ingestion alimentaire, quelle que soit la teneur en lysine. Mais la vitesse de croissance est légèrement diminuée et l'indice de consommation augmenté, en grande partie en raison du coût supplémentaire d'énergie résultant du catabolisme des protéines excédentaires, comme l'ont montré NOBLET et al. (1987a,b). Ce résultat confirme en même temps le faible rendement d'utilisation de l'énergie des protéines alimentaires pour la croissance comparativement à l'amidon (NOBLET et al., 1989). Quant aux caractéristiques de composition corporelle à l'abattage, elles ne sont pas modifiées.

1.2.2. Après une élévation équivalente de la teneur en protéines de 13 à 15,2%, par addition d'acides aminés non indispensables (acide glutamique), le niveau d'ingestion alimentaire est abaissé mais l'indice de consommation n'est pas modifié, de même qu'après prise en compte des différences de consommation, contrairement à ce qui est observé à la suite d'une simple augmentation de la teneur en protéines à partir des composants du régime de base. On peut dès lors émettre l'hypothèse (qu'il reste cependant à vérifier) que l'effet dépressif des protéines en excès sur l'efficacité alimentaire, notamment en accroissant les dépenses énergétiques consécutives à leur dégradation, est susceptible de varier en fonction de leur nature, c'est-à-dire selon leur composition en acides aminés.

1.2.3. L'effet dépressif de l'addition d'acide glutamique sur la consommation d'aliment, en présence d'un taux accru de lysine et en maintenant les mêmes taux d'acides aminés indispensables que dans le régime de base à 13% de protéines, résulte vraisemblablement, comme l'indique l'examen des teneurs en acides aminés libres plasmatiques (HENRY et al., non publié), d'un déficit en acides aminés secondaires, en l'occurrence en méthionine et, probablement presque au même niveau, en thréonine. Tandis que la teneur en acides aminés soufrés s'élevait à 0,43%, soit 66% de la concentration en lysine, la teneur en méthionine seule ne représentait que

0,16%, soit 25% du taux de lysine au lieu des 30% recommandés. Cet exemple constitue ainsi une illustration de l'incidence d'un déficit induit en un acide aminé limitant secondaire (méthionine) sur l'appétit et la croissance du porc.

2. OBJECTIF DE L'ÉTUDE

A la suite de l'expérience précédente, il est apparu intéressant de vérifier si l'absence d'interaction observée entre la lysine et les protéines au niveau de l'ingestion d'aliment et des performances de croissance se retrouve ou non avec les autres acides aminés limitants du régime. On peut se demander en particulier si certains de ces derniers sont susceptibles de modifier d'une manière spécifique la réponse du porc selon le taux et la nature des protéines en excès. C'est le cas précisément du tryptophane, qui est connu comme étant le précurseur de la sérotonine cérébrale, laquelle joue un rôle de premier plan parmi les neuromédiateurs intervenant dans la régulation de l'ingestion alimentaire (FANTINO, 1989).

La relation tryptophane-protéines en excès mérite en elle-même une attention particulière. En effet, l'influence d'un taux de protéines excessif sur l'appétit et la croissance peut être considérée comme un phénomène de déséquilibre entre les acides aminés neutres de grande taille moléculaire («Large Neutral Amino Acids» ou LNAA : leucine, isoleucine, valine, phénylalanine et tyrosine), les moins limitants, et celui d'entre eux qui est le plus limitant, le tryptophane (TRP). Ce dernier utilise le même système de transport transmembranaire que les autres acides aminés neutres de grande taille. Se trouvant en plus faible concentration sanguine que les autres, il franchit moins rapidement la barrière hémato-encéphalique, de sorte que sa teneur cérébrale, ainsi que la synthèse consécutive de sérotonine (5-hydroxytryptamine ou 5-HT) est réduite et plus particulièrement sous la dépendance du rapport Tryptophane/Acides aminés neutres (TRP/LNAA) au niveau plasmatique (FERNSTROM et WURTMAN, 1972 ; LI et ANDERSON, 1983 ; LEATHWOOD, 1987).

Ceci nous a ainsi conduit à étudier, chez le porc en finition, les effets du taux de tryptophane du régime sur l'ingestion alimentaire et les performances de croissance, selon le taux de protéines et la nature de ces dernières, soit en conservant un profil comparable de composition en acides aminés du régime, soit en maintenant les mêmes taux d'acides aminés indispensables par addition d'un mélange d'acides aminés non indispensables (AANI). Nous nous limiterons à une présentation succincte des résultats de ce travail, qui ont été rapportés par ailleurs (HENRY et SÈVE, 1990).

3. MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a fait l'objet de deux essais sur porcs en finition de race Large White, femelles et mâles castrés.

Dans la première expérience (Exp. 1), 120 porcs d'un poids vif moyen initial de 44 kg, et regroupés en blocs randomisés complets basés sur le sexe, le poids vif initial et l'âge (10 blocs de femelles et 10 de mâles castrés), sont répartis entre 6 traitements, correspondant à un schéma factoriel 2x3 :

- 2 taux de tryptophane : 0,09 et 0,13%, choisis respectivement comme étant suboptimum et optimum pour la crois-

sance. Le taux supérieur était obtenu après addition de 0,04% de L-tryptophane sous forme libre.

- 3 types d'apport de protéines (Nx6,25) : 12,5% d'un régime de base maïs-tourteau de soja ; 15,7% du même type de régime, avec incorporation complémentaire de gluten de maïs pour maintenir le taux de tryptophane à 0,09% et un profil de composition en acides aminés comparable à celui du régime de base ; 16,2% d'un régime apportant les mêmes taux d'acides aminés indispensables que les précédents, après addition d'un mélange d'acides aminés non indispensables (acide L-glutamique HCl et L-glycine, correspondant respectivement à 2/3 et 1/3 des 3 points d'équivalent protéines additionnels).

Afin de maintenir la teneur en tryptophane dans le régime de base à 0,09% aux deux taux de protéines, il est procédé à un apport supplémentaire des autres acides aminés sous forme de L-Lysine-HCl, L-thréonine et DL-méthionine, correspondant aux recommandations pour le porc en finition (INRA, 1984). Les rapports thréonine/lysine et méthionine/lysine sont ajustés respectivement à 0,65 et 0,30. Les teneurs en protéines des régimes sont rééquilibrées par addition de L-glycine. Les apports de Na, K et Cl sont également maintenus constants grâce à l'incorporation de KCl, Na₂CO₃ et K₂CO₃ en quantités variables dans le mélange minéral.

Les animaux sont élevés en loge individuelle. Ils reçoivent l'aliment à volonté sous forme de granulés de 4,5 mm de diamètre et disposent d'eau à volonté. Pendant la période pré-expérimentale ils ont reçu un régime standard suivant un plan d'alimentation correspondant à un apport de 125 g d'aliment/kg de poids métabolique (kg^{0,75}).

A un poids vif final avoisinant 100 kg, les porcs sont abattus après un jeûne de 16 heures en moyenne. Sur les carcasses chaudes, on procède aux mesures linéaires de gras et de maigre à l'aide de l'appareil Fat-O-Meater, en vue de l'estimation des teneurs en muscle et en gras à partir des équations de prédiction établies par DESMOULIN et al. (1988). Après une période de ressuyage de 24 heures, chaque demi-carcasse gauche est fractionnée en pièces suivant la découpe parisienne normalisée (DPN). Les résultats de découpe ont servi aux calculs des teneurs en muscle et en gras à partir des équations de DESMOULIN et al. (1988). Les gains journaliers de muscle et de gras sont calculés à partir des quantités finales de muscle et de gras dans la carcasse et des quantités initiales de tissus estimées selon NOBLET et KAREGE (communication personnelle).

Une deuxième expérience (Exp.2) est réalisée en vue d'observations complémentaires sur les concentrations en acides aminés libres plasmatiques, les teneurs en sérotonine (5-HT) et son produit de dégradation (acide 5-hydroxy-indolacétique : 5-HIAA), ainsi qu'en catécholamines (noradrénaline, dopamine et ses métabolites) dans différentes structures du cerveau, complétées par la mesure du pH des muscles Adducteur, Demi-membraneux et Long Dorsal, 45 minutes et 24 heures après l'abattage. Cet essai a été limité à 4 traitements parmi les 6 combinaisons factorielles (0,09 et 0,13% de tryptophane ; 12,5 et 15,6 % de protéines) en maintenant le même profil de composition en acides aminés. Il comprend 8 répétitions par traitement (4 femelles et 4 mâles castrés). Les animaux sont élevés en loge individuelle et alimentés à volonté comme dans la première expérience, puis abattus à l'issue d'une période de 21 jours.

Les dosages de tryptophane dans les aliments ont permis de confirmer la teneur de 0,09% dans les régimes de base, aux deux taux de protéines utilisés, et 0,13% dans les régimes bénéficiant d'un apport de tryptophane supplémentaire. La valeur énergétique des régimes s'élève en moyenne à 3 200 kcal d'ED/kg.

Le traitement statistique des données expérimentales a été effectué en utilisant la procédure GLM du logiciel SAS (1988).

4. RÉSULTATS ET DISCUSSION

4.1. Effet de la supplémentation en tryptophane sur l'ingestion alimentaire et les performances de croissance

Comme l'indique le tableau 1, l'augmentation du taux de tryptophane de 0,09 à 0,13% entraîne un accroissement de la consommation journalière d'aliment (2,85 kg/j contre 2,34), accompagné d'une amélioration de la croissance (928 g/j contre 704), comme du gain de muscle (302 vs 243 g/j) et du dépôt de gras (250 vs 195 g/j), tandis que l'indice de consommation est très sensiblement abaissé (3,08 vs 3,43). D'une façon générale, la composition des carcasses n'est pas modifiée après supplémentation en tryptophane. Cet effet dépressif d'une carence en tryptophane sur l'appétit et la croissance du porc confirme les observations antérieures (HENRY et PAS-TUSZEWSKA, 1976 ; MONTGOMERY et al., 1978, 1980 ; HENRY et al., 1986 ; KIENER et al., 1988). Il en est de même lorsqu'on utilise des régimes à base d'associations alimentaires (par exemple, taux élevé de pois protéagineux) pouvant conduire à une déficience primaire en tryptophane (PEREZ et BOURDON, 1982) ou encore à la suite d'un traitement technologique particulier, comme la solubilisation des protéines de poisson par hydrolyse enzymatique (SÈVE et al., 1978)

4.2. Effets d'interaction entre le tryptophane et les protéines excédentaires, suivant la nature de ces dernières.

L'augmentation de la teneur en protéines de 12,5 à 15,7%, sans modification de leur profil de composition en acides aminés, entraîne un effet dépressif sur la consommation d'aliment qui est particulièrement marqué au bas taux de tryptophane (0,09%) : -24% contre -5% à 0,13% (tableau 1). Il en résulte une chute importante du gain moyen pondéral (-32% à 0,09% contre -5% à 0,13%) et une détérioration de l'indice de consommation (+19% à 0,09% de tryptophane, alors qu'à 0,13% il n'y a pratiquement pas d'effet). Le gain de muscle et le dépôt de gras subissent les mêmes changements que le gain pondéral.

En second lieu, la réponse des animaux aux variations concomitantes des teneurs en tryptophane et en protéines fait apparaître une interaction très prononcée avec le sexe. Ainsi, l'effet dépressif des protéines excédentaires sur le niveau d'ingestion alimentaire est plus marqué chez les femelles que chez les mâles castrés, et plus particulièrement au bas taux de tryptophane : -31% à 0,09% de tryptophane contre -18% pour les mâles castrés et -13% contre -10% au taux de 0,13%. Ce refus de consommer chez les femelles était d'autant plus net que 5 d'entre elles sur les 10 du traitement 2 ne purent atteindre un poids final suffisamment proche des 100 kg prévus. Ceci a pour conséquence une plus forte dépression de la croissance

chez les femelles que chez les mâles castrés sous l'effet de l'élévation du taux de protéines : respectivement -42% et -23% au bas taux de tryptophane, -11% et sans changement au taux de 0,13%. Le gain de muscle et le dépôt de gras subissent des modifications comparables. Il en est de même de l'indice de consommation qui augmente de +27% et de +10% avec l'élévation du taux de protéines à 0,09% de tryptophane, respectivement chez les femelles et les mâles castrés, mais ne subit pratiquement pas de modification au taux de 0,13%.

Globalement, l'effet dépressif de la carence en tryptophane sur la consommation d'aliment est plus marqué chez les femelles (-20%) que chez les mâles castrés (-13%), tandis que la vitesse de croissance est réduite respectivement de -22% et -14%, et l'indice de consommation est accru de +17% et +10%. Comme le gain de muscle et le dépôt de gras sont affectés dans le même sens sous l'effet des interactions entre les taux de tryptophane et de protéines, la composition corporelle finale ne subit pas de changement en fonction des traitements.

TABEAU 1
RÉSULTATS GÉNÉRAUX DE CROISSANCE, CONSOMMATION ET COMPOSITION CORPORELLE (EXP. 1) (1)

Tryptophane, %		0,09			0,13			S \bar{x} (2)	Contrastes (2)			
Protéines, %		12,6	15,7	16,3	12,3	15,7	16,0		Sexe	Trp	Prot	AANI
AANI Traitement		-	-	+	-	-	+					
		1	2	3	4	5	6					
Aliment ingéré/j, kg (3)	Sexe (1) F	2,39	1,65	2,27	2,67	2,41	2,84	0,064	**	**	**	
	M	2,76	2,27	2,71	3,05	3,01	3,09					
Gain moy./j,g (4)	F	768	449	672	891	795	934	26		**	**	
	M	869	670	795	998	1002	945					
Ind. consommation (5)	F	3,12	3,97	3,39	3,01	3,04	3,04	0,075	*	**	**	*
	M	3,18	3,51	3,42	3,07	3,02	3,28					
Muscle % carcasse (6)	F	51,4	51,4	51,0	51,2	51,0	50,6	0,72	**			
	M	48,0	49,2	47,7	47,7	45,7	48,5					
Gras % carcasse (6)	F	26,1	25,7	27,6	27,4	26,8	27,1	0,76	**			
	M	30,4	28,5	31,2	30,4	32,0	30,4					
Gain de muscle/j, g	F	263	197	234	303	275	305	9,4		**	**	†
	M	278	233	253	322	297	310					
Dépôt de gras/j, g (7)	F	178	139	175	217	192	224	12,1		**	*	
	M	251	188	239	287	306	274					

(1) Poids vif moyen initial : 44,0 (s=1,6) kg ; final : 98,9 (s=6,1) kg. 20 animaux par traitement (10 femelles : F ; 10 mâles castrés : M)

(2) S \bar{x} : écart-type de la moyenne

Effets Trp: supplémentation en tryptophane (1-2-3 vs 4-5-6) ; Prot (addition de protéines à profil de composition en acides aminés constant : 1-4 vs 2-5) ; AANI (addition d'acides aminés non indispensables à taux d'acides aminés indispensables constant : 1-4 vs 3-6)

Seuils de signification : **: P < .0,01 ; * : P < 0,05 ; = : † < 0,10

(3) Interactions Trp x Prot. : ** ; Prot. x sexe : †

(4) Interactions Trp x sexe : †

(5) Interactions Trp x Prot. : ** ; Trp x sexe : † ; Prot. x sexe : †

(6) % carcasse sans tête. Poids moyen de la carcasse chaude avec tête : 83,2 (s = 2,5) kg ; rendement moyen de la carcasse : 82,6 (s = 1,3) %

(7) Interaction Trp x Prot. : †

En opposition avec l'effet de la simple augmentation de la teneur en protéines à partir de celle du régime de base,

l'addition d'acides aminés non indispensables, en maintenant les mêmes taux d'acides aminés indispensables que dans le

régime de base, ne fait apparaître aucune interaction significative avec le taux de tryptophane, qu'il s'agisse de l'ingestion alimentaire ou des performances de croissance. Le niveau de consommation est légèrement diminué (-3 à -4%), quoique non significativement. La vitesse de croissance, ainsi que le gain de muscle sont réduits de 10% au bas taux de tryptophane. Il en résulte un accroissement significatif ($P < 0,05$) de l'indice de consommation : respectivement +8% et +4% à 0,09 et 0,13% de tryptophane.

Il ressort de ces résultats que l'interaction entre le tryptophane et les protéines excédentaires sur l'ingestion alimentaire et les performances de croissance apparaît seulement en présence d'un apport excessif d'acides aminés indispensables, vraisemblablement sous la forme d'acides aminés neutres. On peut donc supposer que l'effet dépressif des protéines en excès sur l'appétit, notamment au bas taux de tryptophane, est en relation avec les variations du rapport TRP/LNAA, d'abord dans le régime, ensuite au niveau plasmatique, qui influent elles-mêmes sur la libération de 5-HT dans les centres régulateurs de l'appétit au niveau cérébral. Dans la présente étude, le rapport alimentaire TRP/LNAA au taux suboptimal de tryptophane décroît de 2,5 à 1,7% lorsque le taux de protéines augmente de 12,5 à 15,7%, alors qu'il est maintenu à 2,5 avec l'addition d'acides aminés non indispensables. A la faveur d'observations complémentaires (Exp. 2) sur les acides aminés libres plasmatiques (HENRY et al., non publié), il est apparu qu'à cette diminution du rapport TRP/LNAA dans l'aliment avec l'accroissement du taux de protéines correspond une diminution du même ordre de ce rapport au niveau plasmatique : de 3,0 à 2,2%. Par ailleurs, le dosage de la 5-HT et de la 5-HIAA dans l'hypothalamus postérieur (Exp. 2) nous a permis de montrer que la libération de 5-HT, tout comme le taux de 5-HIAA, dont nous avons fait apparaître antérieure-

ment (SEVE et al., 1991 ; MEUNIER-SALAÜN et al., 1991) la liaison avec les teneurs en tryptophane alimentaire et plasmatique, sont en relation directe avec le rapport TRP/LNAA plasmatique. Ceci confirme que chez le porc, comme chez le rat, l'excès de protéines par rapport au tryptophane, par le biais des acides aminés neutres de grande taille, agit défavorablement sur l'appétit, et par contre coup sur les performances de croissance et l'efficacité alimentaire.

Un point particulièrement important, qui mérite des éclaircissements complémentaires, concerne la grande sensibilité des femelles à la carence en tryptophane, comme à l'excès de protéines par rapport au tryptophane, comparativement aux mâles castrés. Cette différence de réponse peut être expliquée en partie par un besoin en tryptophane plus élevé chez les femelles (HENRY et al., 1986), ce qui rendrait cet acide aminé moins disponible pour la synthèse de sérotonine. Par ailleurs, nous avons pu vérifier que les teneurs en indolamines cérébrales (5-HT + 5-HIAA) chez les femelles augmentent moins fortement avec l'apport de tryptophane alimentaire que chez les mâles castrés. On pourrait en déduire que cette réponse plus faible au tryptophane supplémentaire dans le cas des femelles est liée à l'excès d'acides aminés neutres au niveau plasmatique, une fois effectué le prélèvement pour le besoin de croissance. Cela conduirait ainsi, en cas de carence en tryptophane, à une libération insuffisante de ce neuromédiateur, qui retentirait défavorablement sur le comportement alimentaire et l'appétit.

4.3. Conséquence d'une carence en tryptophane, selon le sexe, sur la qualité de la viande.

Les résultats de la deuxième expérience ont confirmé en tout point les observations faites précédemment sur l'ingestion

TABLEAU 2
INFLUENCE DU TAUX DE TRYPTOPHANE SUR LES CARACÉRISTIQUES DE QUALITÉ DE VIANDE, SELON LE SEXE (EXP. 2) (1)

Tryptophane, % (2)		0,09	0,13	S \bar{x} (3)	Contrastes (3)		
					Trp	Trp x Sexe	
- pH45 (4)	Sexe(2)						
		F	6,62	6,36	0,060	*	†
	M	6,54	6,52				
		F	6,65	6,40	0,053	†	**
	M	6,54	6,60				
- pH ultime	. M. adducteur	F	5,91	5,77	0,084		†
		M	5,81	5,97			
	. M. demi-membraneux	F	5,90	5,67	0,085		*
		M	5,64	5,82			
	. M. Long dorsal (5)	F	5,73	5,67	0,054		
		M	5,61	5,73			

(1) Poids vif moyen initial : 50,2 (s= 2,0) kg ; final : 68,1 (s= 5,2) kg. Durée de l'essai : 21 jours.

(2) 16 animaux (8 femelles : F ; 8 mâles castrés : M) par taux de tryptophane.

(3) S \bar{x} : Ecart-type de la moyenne intra sexe (8 animaux) : seuils de signification : **: $P < 0,01$; * : $P < 0,05$; † : $P < 0,10$.

(4) Mesuré 45 minutes après l'abattage sur un homogénat de muscle (pH45) ou 24 heures après l'abattage.

(5) Interaction Trp x sexe au seuil $P = 0,11$.

alimentaire et les performances de croissance. La mesure des critères de qualité de viande (tableau 2) montre que chez les femelles une carence en tryptophane (0,09%) est associée à une chute initiale du pH post-mortem (pH45) moins rapide qu'avec le régime supplémenté (0,13%) dans les muscles adducteur et demi-membraneux, indépendamment de la teneur en protéines, alors que chez les mâles castrés on n'observe pas cette différence. Cette interaction tryptophane x sexe est retrouvée également au niveau du pH ultime : valeur plus élevée chez les femelles avec le régime carencé en tryptophane. De même, aucune relation entre pH et vitesse de croissance n'apparaissant, l'effet observé sur le pH n'est pas lié à son influence dépressive sur le gain de poids.

Nous sommes naturellement amenés à faire un rapprochement entre la sensibilité des femelles à la carence en tryptophane au plan de l'appétit et leur réaction particulière au niveau du pH musculaire, en établissant une certaine relation avec la sérotonine cérébrale. Bien entendu, cette hypothèse reste à vérifier. Il en ressort en tout cas que les caractéristiques physico-chimiques du muscle, et par voie de conséquence la qualité de la viande, chez le porc, peut être affectée par un déséquilibre en acides aminés, dont les effets, pour certains d'entre eux (et c'est le cas du tryptophane), ne se limitent pas aux dépôts tissulaires, mais pourraient s'étendre au fonctionnement neuro-endocrinien.

5. SYNTHÈSE ET CONCLUSION

L'équilibre en acides aminés dans l'alimentation du porc, par ses répercussions sur l'appétit et les performances de croissance, constitue un sujet majeur de préoccupation avec les changements intervenus au niveau à la fois de la conduite alimentaire (diversification des sources d'approvisionnement de matières premières) et des aptitudes des animaux (plus maigres et à croissance plus rapide). L'influence de l'équilibre en acides aminés du régime est elle-même indissociable de celle du taux de protéines, conformément au concept de «protéine idéale». Nous montrons ici que les effets de l'excès relatif de protéines résultent aussi bien de l'action spécifique de l'acide aminé limitant du régime que de celle de la nature des protéines en excès (WANG et FULLER, 1989 ; FULLER et al., 1989).

L'apport de protéines excédentaires en présence d'un apport limitant de lysine est sans conséquence sur la consommation d'aliment, tout au moins dans nos conditions expérimentales (+25% par rapport au régime de base), mais l'efficacité alimentaire est abaissée en raison d'un coût énergétique plus élevé pour le catabolisme des protéines en excès. L'importance de ce coût pourrait d'ailleurs dépendre de la composition des protéines excédentaires en acides aminés (proportions relatives d'acides aminés indispensables et non indispensables, équilibre des acides aminés indispensables entre eux). Lorsqu'on fait varier séparément les taux de lysine et de protéines, comme dans le présent travail, on observe une relative indépendance de leurs effets sur la croissance du porc (effet bénéfique de la lysine sur la croissance musculaire, effet négatif des protéines en excès sur l'utilisation de l'aliment). A l'inverse, dans les conditions habituelles d'alimentation, où l'élévation du taux de protéines contribue aussi à assurer la couverture du besoin en lysine, les composantes «lysine» et

«protéines» conjuguent leurs effets bénéfiques sur le gain de tissus maigres, mais le déséquilibre des protéines ne permet pas d'exprimer pleinement l'amélioration de l'efficacité alimentaire attendue, à des degrés d'ailleurs différents selon le type génétique.

Dans le cas du tryptophane, au contraire, l'influence dépressive de l'excès de protéines sur l'efficacité alimentaire se double d'un effet spécifique de cet acide aminé sur l'appétit, par le biais des acides neutres de grande taille, qui interagissent avec le tryptophane pour la synthèse de sérotonine au niveau cérébral, avec une intensité différente selon le sexe (sensibilité particulière des femelles). Cette perturbation du système sérotonergique semble retentir en outre, plus particulièrement chez les femelles, sur certaines caractéristiques de qualité de la viande (diminution moins rapide du pH post-mortem et pH ultime plus élevé).

La réaction du porc à l'excès de protéines par rapport à l'acide aminé limitant dépend ainsi de la nature de ce dernier. Le tryptophane se différencie de la lysine, qui apparaît comme un acide aminé métaboliquement neutre en agissant surtout sur la croissance tissulaire. En dehors de ces deux acides aminés, le rôle de la thréonine qui, comme le tryptophane, fait partie du groupe des acides aminés neutres, mériterait d'être précisé, compte tenu de ses particularités au plan métabolique (BAL-LÈVRE et al., 1990 ; SÈVE, 1991).

Sur le plan pratique, il en résulte qu'un simple ajustement du taux de protéines dans l'alimentation du porc peut avoir des conséquences inattendues sur les résultats de croissance dès lors que des événements non maîtrisés, comme une digestibilité plus faible que prévu de certains composants du régime, modifient l'ordre des acides aminés limitants. De la même façon, il reste à analyser l'influence négative d'un large excès de protéines sur le niveau d'ingestion alimentaire, en dehors de tout déficit en acide aminé indispensable.

Si ces études ont permis de mieux comprendre le mécanisme d'action de l'excès de protéines dans le régime, au-delà de la satisfaction des besoins stricts en acides aminés indispensables et pour l'ensemble des acides aminés non indispensables, elles conduisent de toute manière à renforcer l'intérêt d'une correction du déséquilibre en acides aminés du régime, par un apport supplémentaire d'acides aminés de fabrication industrielle et l'abaissement concomitant de la teneur en protéines. Ce faisant, il convient cependant avant tout de tirer le meilleur profit pour l'animal des acides aminés fournis par les matières premières, grâce à une meilleure maîtrise de leur disponibilité (digestibilité idéale). Par ailleurs, le bénéfice attendu de l'amélioration de l'équilibre en acides aminés au plan de l'appétit et de l'efficacité alimentaire permet d'envisager une meilleure exploitation du potentiel de croissance musculaire des génotypes améliorés. Il ne paraît pas utile d'insister sur les retombées favorables au niveau de l'environnement (réduction des rejets d'azote dans les eaux et dans l'atmosphère) qui, pour l'occasion, coïncident avec les avantages concernant les performances des animaux (DOURMAD et al., 1989). Bien entendu, il ne s'agit pas d'occulter la dimension économique de ce problème, mais, compte tenu de la convergence des points positifs, l'évolution à attendre devrait s'affirmer en faveur d'une alimentation de mieux en mieux équilibrée en acides aminés pour les porcs.

REMERCIEMENTS

A M. T. KIENER et au laboratoire d'analyse de Rhône-Poulenc Animal Nutrition, 03600 Commentry, qui ont bien voulu assurer le dosage du tryptophane dans les régimes.

Les données sur la sérotonine ont été obtenues à l'Université de Rennes I, en collaboration avec MM. C. SALIGAUT et P. JEGO, Laboratoire de Physiologie des régulations, que nous remercions vivement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALLEVRE O., CADENHEAD A., COLDER A.J., REEDS W., LOBLEY G.E., FULLER M.F., GARLICK P.J., 1990. *Am. J. Physiol.*, Serie Endocrinology and Metabolism (in press).
- CAMPBELL R.G., 1987. In: *Manipulating Pig Production*. Austr. Pig Sci. Assoc., Werribee, Victoria, Australia, pp. 85-96.
- DESMOULIN B., ECOLAN P., BONNEAU M., 1988. *INRA Prod. Anim.*, 1, 59-64.
- EDMONDS M.S., BAKER D.H., 1987. *J. Anim. Sci.*, 64, 1664-1671.
- FANTINO M., 1989. *Cah. Nutr. Diet.*, 24, 181-187.
- FERNSTROM J.D., WURTMAN R.J., 1972. *Science*, 178, 414-416.
- FULLER M.F., Mc WILLIAM R., WANG T.C., GILES L.R., 1989. *Br. J. Nutr.*, 62, 255-267.
- HENRY Y., 1985. *Livest. Prod. Sci.*, 12, 339-354.
- HENRY Y., 1988. *INRA Prod. Anim.*, 1, 65-74.
- HENRY Y., 1990. *Journées Rech. Porcine en France*, 22, 193-200.
- HENRY Y., PASTUSZEWSKA B. 1976. *Ann. Zootech.* 25, 143-148.
- HENRY Y., SEVE B., 1990. 41èmes Journées de la FEZ. Commission Porcine. Session II. «Appétit : Effets sur la croissance et la reproduction», Toulouse.
- HENRY Y., DUEE P.H., RERAT A., PION R., 1986. *Nutr. Rep. Internat.* 34, 565-573.
- INRA, 1984. *L'alimentation des animaux monogastriques : Porc, Lapin, Volailles*. INRA, Paris, 282 pp.
- KIENER T., LOUGNON J., JUGY J.C., 1988. *Journées Rech. Porcine en France*, 20, 401-408.
- LEATHWOOD P.D., 1987. *Proc. Nutr. Soc.* 46, 143-156.
- LI E.T.S., ANDERSON G.H., 1983. *Nutr. Abstracts Reviews in Clinical Nutrition - Series A - 53*, 169-181.
- MEUNIER-SALAÜN M.C., M. MONNIER, COLLEAUX Y., SEVE B., HENRY Y., 1991. *J. Anim. Sci.* (in press).
- MONTGOMERY G.W., FLUX D.S., CARR J.R., 1978. *Physiol. Behav.* 20, 693-698.
- MONTGOMERY G.W., FLUX D.S., GREENWAY R.N., 1980. *Horm. Metab. Res.* 12, 304-309.
- NOBLET J., HENRY Y., BOURDON D., 1980. *Ann. Zootech.*, 29, 103-119.
- NOBLET J., HENRY Y., DUBOIS S., 1987a. *Journées Rech. Porcine en France*, 19: 259-264.
- NOBLET J., HENRY Y., DUBOIS S., 1987b. *J. Anim. Sci.* 65, 717 - 726.
- NOBLET J., FORTUNE H., DUBOIS S., HENRY Y., 1989. *Nouvelles bases d'estimation des teneurs en énergie digestible, métabolisable et nette des aliments pour le porc*. INRA, Paris, 106 pp.
- PEREZ J.M., BOURDON D., 1982. *Journées Rech. Porcine en France*. 20, 283-296.
- SAS, 1988. *SAS User's Guide : Statistics*. SAS Inst., Inc., Cary, N.C.
- SEVE B., 1991. *Journées Rech. Porcine en France*, 23, 91-110.
- SEVE B., AUMAITRE A., JAUBERT P., P. TORD, 1978. *Ann. Zootech.*, 27, 423-437.
- SEVE B., MEUNIER-SALAÜN M.C., MONNIER M., COLLEAUX Y., HENRY Y., 1991. *J. Anim. Sci.* (in press).
- WANG T.C., FULLER M.F., 1989. *Br. J. Nutr.* 62, 77-89.