

Étude et modélisation du phénomène de croissance compensatrice chez le porc

P.A. LOVATTO (1,2), D. SAUVANT (1), J. VAN MILGEN (3)

(1) INRA, Laboratoire de Nutrition et Alimentation - I.N.A-P.G., 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris 05

(2) Universidad Federal de Santa Maria/CNPq - 97119-900, Santa Maria, RS, Brésil

(3) INRA, Station de Recherches Porcines - 35590 Saint-Gilles

Étude et modélisation du phénomène de croissance compensatrice chez le porc

Une étude bibliographique quantitative a permis d'établir les principaux effets zootechniques de restrictions alimentaires quantitatives (Rqt) et de réductions des taux protéiques (Rtp) chez le porc en croissance. Les objectifs étaient de mettre en évidence la croissance compensatrice pour en intégrer le principe dans un modèle mécaniste de croissance. Ont été rassemblées 21 références, regroupant 63 expériences et 124 lots. Pendant la Rqt l'ingestion, le GMQ et l'IC ont été inférieurs ($P < 0,05$) pour les restreints (1,48 vs 2,16 kg/j, 0,56 vs 0,81 kg/j et 2,90 vs 2,40). La Rtp n'a pas eu d'effet sur l'ingestion (1,24 vs 1,22), cependant le GMQ (0,49 vs 0,61) et l'IC (2,38 vs 1,98) ont été différents ($P < 0,05$). Pendant la phase post-restrictive (PR) les relations entre l'ingestion le GMQ et l'IC ont été moins marquées alors que le GMQPR est dépendant du poids vif moyen et de la durée de la restriction. Le modèle est constitué de deux sous-modèles : l'un "déroule" le programme génétique en supposant l'absence de facteur limitant, l'autre subi une restriction quantitative et répond avec la croissance compensatrice. Le modèle considère que l'effet de la restriction sur le GMQ se répercute sur les flux de l'anabolisme et du catabolisme protéique. La "force de rappel" de la croissance compensatrice est déterminée par le déficit pondéral de l'animal restreint par rapport au témoin. Les résultats mettent en évidence le phénomène de croissance compensatrice chez le porc en croissance ainsi qui permettent de l'intégrer dans un modèle simple de croissance tissulaire.

Study and modelling of compensatory growth in pigs

Literature data was used to study the main effects of a quantitative (Rqt) or qualitative (protein, Rtp) restriction on growth performance in growing pigs. The objective was to show that compensatory growth exists and to integrate it into a simple, mechanistic growth model. Twenty-one papers were used, concerning 63 experiments and 124 groups of pigs. During feed restriction (Rqt), feed intake (FI, kg DM/d), average daily gain (ADG, kg/d) and feed conversion ratio (FCR) were lower than controls ($P < 0.05$) (1.48 vs 2.16, 0.56 vs 0.81 and 2.90 vs 2.40). During protein restriction (Rtp), FI (1.24 vs 1.22) was not different, however the ADG (0.49 vs 0.61) and FCI (2.38 vs 1.98) were different ($P < 0.05$). During the post-restricted phase (PR), the relationships between FI, ADG and FCR were less marked. The ADGPR depended on the average live weight and the length of restriction. The model developed integrates the concepts at two levels; the first module involves the "genetic program" (absence of a limiting factor) and the second module the effect of a quantitative restriction and the resulting compensatory growth. Growth restriction was assumed to affect both protein anabolism and catabolism. The importance of compensatory growth was determined by the difference between the weight of restricted and control animals. The results show that compensatory growth exists in the growing pig and that it can be integrated into a simple tissue growth model.

INTRODUCTION

La vitesse de croissance du porc, comme celle des autres espèces, varie en fonction de facteurs environnementaux, de l'alimentation en particulier. Chez le porc, la pratique de restriction alimentaire a été étudiée principalement en vue de contrôler l'engraissement de certains génotypes (CLEVELAND et al, 1983 ; DE GREEF et al, 1992). La diversification actuelle des modes d'élevage relance des problématiques de productions porcines plus extensives dans lesquelles l'animal peut être soumis à des périodes transitoires de restriction alimentaire. Les périodes de sous alimentation sont suivies de phases appelées de "croissance compensatrice" pendant lesquelles le GMQ est significativement accéléré et l'animal tend à rejoindre la trajectoire normale de sa croissance.

L'objectif de ce travail était, d'une part, de faire le point de la connaissance sur les possibilités de contrôler la croissance et la composition de la carcasse du porc en modulant les apports alimentaires et, d'autre part, d'utiliser ces connaissances pour jeter les bases d'un modèle mécaniste simple intégrant les phénomènes de restriction alimentaire et de croissance compensatrice.

1. APPROCHE STATISTIQUE DE LA CROISSANCE COMPENSATRICE

Une base de données d'essais dans laquelle ces phénomènes ont été étudiés a été rassemblée pour ce travail. Elle comprend 21 références, 63 comparaisons et 124 lots expérimentaux. Une première analyse de ces références indique que deux types de restriction ont été appliqués : restriction quantitative des apports (Rqt) et réduction des taux protéiques du régime (Rtp).

1.1. Description des données

Les principaux paramètres qui constituent la base de données sont présentés dans le tableau 1. Les effets des restrictions ont été étudiés en 63 expériences (34 pour la Rqt et

29 pour la Rtp) et ont concerné 124 lots de 15 ± 12 animaux chacune. Un nombre d'animaux et une dispersion plus important par lot sont observés pour la Rqt. Les durées des restrictions ont été en moyenne de 40 jours pour les deux groupes. La Rtp a été appliquée sur des animaux plus légers (18,2 à 36,1 kg) que la Rqt (30,7 à 56,6 kg). Cette différence se répercute sur la phase post-restrictive (38,7 à 85,9 vs 52,4 à 100,2 kg). Le niveau de la Rqt a été de $32 \pm 22\%$ du témoin ($0,69 \pm 0,57$ kg MS/j), ce qui représente une restriction totale alimentaire de $27,6 \pm 19,3$ kg de MS. Les taux azotés ont été de $18,0 \pm 3,8$ et $13,2 \pm 6,3\%$ MS pour le régime témoin et le Rtp, respectivement. Les animaux ont été abattus, dans la plupart des expériences, à poids constant, les données de la phase post-restrictive sont donc différentes entre les lots d'une même expérience. Les niveaux d'ingestion et les GMQ des lots témoins ont été dépendants des poids vifs moyens et ont présenté des valeurs comparables à celles qui sont habituellement observées.

1.2. Effets zootechniques pendant la restriction (RE)

Dans le cas de la restriction quantitative les animaux pesaient en moyenne $43,7 \pm 19,7$ kg PV. Les témoins ont ingéré $2,16 \pm 0,53$ kg MS/j, ont eu une croissance de $0,81 \pm 0,15$ kg/j et un indice de consommation sur matière sèche de $2,40 \pm 0,64$. Les valeurs correspondantes ont été significativement différentes pour les animaux restreints : $1,48 \pm 0,60$; $0,56 \pm 0,13$ et $2,90 \pm 0,61$. Il apparaît (figure 1) une relation positive significative intra-essai entre le gain de poids moyen quotidien (GMQ_{Rqt} , kg/j) et le niveau d'ingestion (ING_{Rqt} , kg/j) :

$$GMQ_{Rqt} = -0,195 + 0,461 ING_{Rqt} \quad [\text{Eq. 1}]$$

(n = 47, n_{exp} = 27, R = 0,86, etr = 0,11)

Lorsque ces variables sont exprimées intra-essai, en pourcentage des valeurs du témoin, la relation précédente devient :

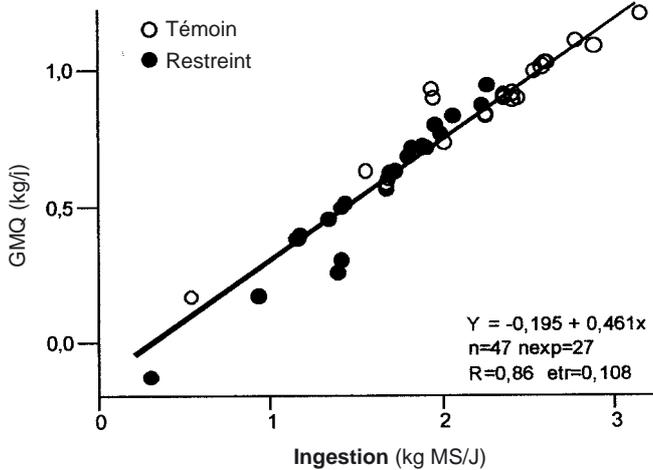
$$GMQ_{Rqt} (\%) = 1,21 ING_{Rqt} (\%) \quad [\text{Eq. 2}]$$

(n = 47, n_{exp} = 27, R = 0,94, etr = 7,08)

Tableau 1 - Principaux paramètres liés aux protocoles expérimentaux pris dans la base de données

Paramètre	Restriction	
	Quantitative	Taux protéique
Expérience, nb	34	29
Animaux, nb/lot ($\mu \pm \sigma$)	20 ± 15	11 ± 5
Durée de la phase restrictive, j ($\mu \pm \sigma$)	40 ± 28	39 ± 18
Durée de la phase post-restrictive, j ($\mu \pm \sigma$)	50 ± 22	47 ± 23
Poids vif initial de la phase restrictive, kg ($\mu \pm \sigma$)	$30,7 \pm 17,7$	$18,2 \pm 17,0$
Poids vif final de la phase restrictive, kg ($\mu \pm \sigma$)	$56,6 \pm 28,2$	$36,1 \pm 17,1$
Poids vif initial de la phase post-restrictive, kg ($\mu \pm \sigma$)	$52,4 \pm 26,2$	$38,7 \pm 17,5$
Poids vif final de la phase post-restrictive, kg ($\mu \pm \sigma$)	$100,2 \pm 22,7$	$85,9 \pm 28,8$

Figure 1 - Relations intra-essai entre le niveau d'ingestion et le GMQ dans le cas d'une restriction alimentaire quantitative



Une influence défavorable de la restriction sur l'indice de consommation (IC_{Rqt}) a été observée pour l'ensemble de données :

$$IC_{Rqt} = 3,49 - 0,37 IN_{Rqt} \quad [Eq. 3]$$

(n = 47, nexp = 27, R = 0,88, etr = 0,329)

Cette relation est vraisemblablement la conséquence de la part accrue de l'entretien dans le besoin des animaux restreints. Malgré la rareté des études sur la composition corporelle il semble que la cinétique tissulaire varie en fonction de plusieurs facteurs, principalement la durée et l'intensité de la restriction ainsi que l'âge de l'animal (PRINCE et al, 1983 ; WALHSTROM et LIBAL, 1983). Cela a été démontré sur des porcelets jeunes (6 à 12 kg) soumis à une restriction quantitative de 45% (0,54 à 0,30 kg), qui ont eu une diminution de 60% du GMQ (0,49 à 0,19 kg), de 40% de l'IC (1,13 à 1,58) et de 33% des lipides corporels (1,02 à 0,69 kg). En revanche la masse protéique a augmenté de 16% (1,65 à 1,92 kg) (STAMATARIS et al, 1991).

La restriction protéique a été appliquée sur des animaux de 27,1 ± 17,0 kg PV. L'ingestion (1,24 vs 1,22 kg MS/j) n'a pas été statistiquement modifiée. En revanche le gain de poids des animaux a été altéré (0,49 ± 0,19 vs 0,61 ± 0,21 kg/j) et une relation significative, lie le GMQ au taux azoté (MAT % MS) du régime (figure 2) :

$$GMQ_{Rtp} = 0,269 + 0,017 MAT \quad [Eq. 4]$$

(n = 52, nexp = 26, R = 0,90, etr = 0,104)

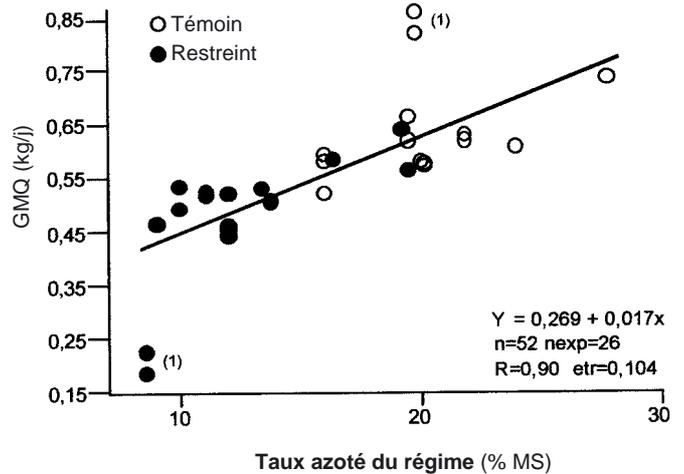
En conséquence le taux azoté du régime influence également significativement l'indice de consommation :

$$IC_{Rtp} = 3,158 - 0,059 MAT \quad [Eq. 5]$$

(n = 52, nexp = 26, R = 0,88, etr = 0,301)

Les expériences réalisées par DE GREEF et al (1992) indiquent que pour une restriction protéique de 57% entre 28 à

Figure 2 - Relations intra-essai entre le taux azoté du régime et le GMQ



(1) De Greef et al (1992)

60 kg PV, l'ingestion diminue 28% (de 1,94 à 1,40 kg/j), le GMQ 60% (de 1,06 à 0,42 kg/j) et les dépôts quotidiens protéique et lipidique 75 (de 170 à 43 g) et 15% (de 196 à 166 g), respectivement. Dans ces deux cas de restriction les dépôts tissulaires diminuent, cependant la réorientation d'utilisation de l'énergie semble être différente selon l'âge.

En regroupant les 2 modes de restriction une relation significative intra-essai associe l'indice de consommation et le GMQ :

$$IC_{RE} = 3,513 - 1,758 GMQ_{RE} \quad [Eq. 6]$$

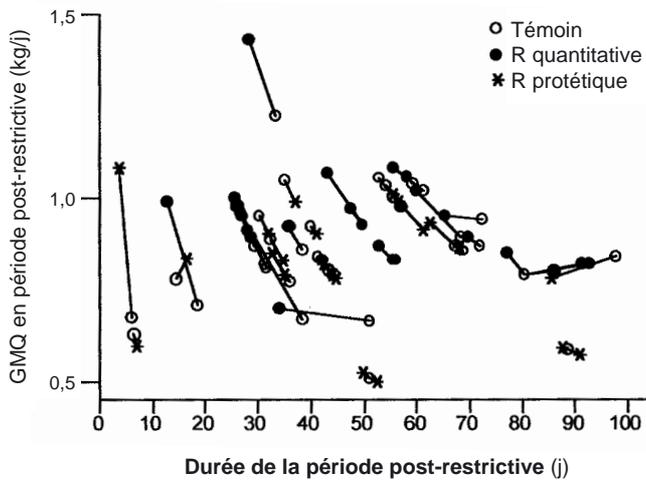
(n = 88, nexp = 44, R = 0,93, etr = 0,252)

Au sein de cette équation il apparaît cependant que le coefficient de régression est significativement plus important dans le cas de la restriction protéique que dans le cas d'une restriction quantitative : - 2,78 ± 0,30 vs - 0,90 ± 0,16. Cette différence est peut être due au fait que la restriction protéique réduit le GMQ tout en accroissent fortement le niveau d'adiposité comme cela a été démontré (HOGBERG et ZIMMERMAN, 1978 ; CHIBA et al, 1999).

1.3. Étude de la phase post- restrictive (PR)

D'une façon générale, les relations entre les niveaux d'ingestion, le GMQ et l'indice de consommation sont bien moins nettes pendant la phase post-restrictive que pendant la période de restriction. En particulier, on n'observe plus de relation statistique intra-expérience entre la vitesse de croissance et le niveau d'ingestion des animaux. La vitesse de croissance post-restrictive apparaît comme dépendante du poids moyen de l'animal considéré et surtout de la durée de restriction. Le GMQ_{PR} est d'autant plus important que la durée de la restriction est courte (figure 3). Ce fait est peut être expliqué par une déposition protéique importante dans les viscères splanchniques au début de la phase post-restrictive qui se prolonge jusqu'au moment où ces viscères repren-

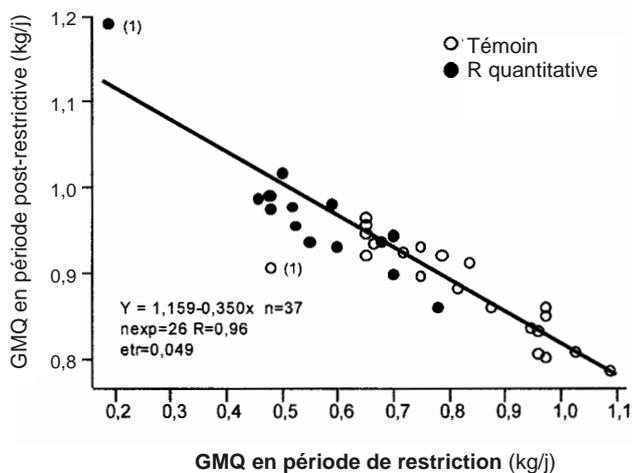
Figure 3 - Relations entre GMQ et la durée de la période post-restrictive



rent leur taille normale (STAMATARIS et al, 1991 ; CHIBA, 1994).

Lorsque l'on compare pour les animaux restreints, les GMQ de la période post-restrictive à ceux mesurés pendant la phase de restriction, une corrélation globale positive apparaît (figure 4) : le GMQPR est plus élevé que le GMQRqt. Même les lots témoins ont dans l'ensemble un GMQPR supérieur au GMQ pendant la restriction. La différence est particulièrement marquée pour les animaux les plus jeunes présentant les GMQR les plus faibles et qui sont dans une phase d'accélération de leur croissance. Dans le cas de la restriction quantitative il apparaît une relation intra-essai significative et négative entre les GMQ après et pendant la phase de restriction (figure 5) :

Figure 5 - Relations intra-essai entre les GMQ en période de restriction quantitative et en période post-restrictive



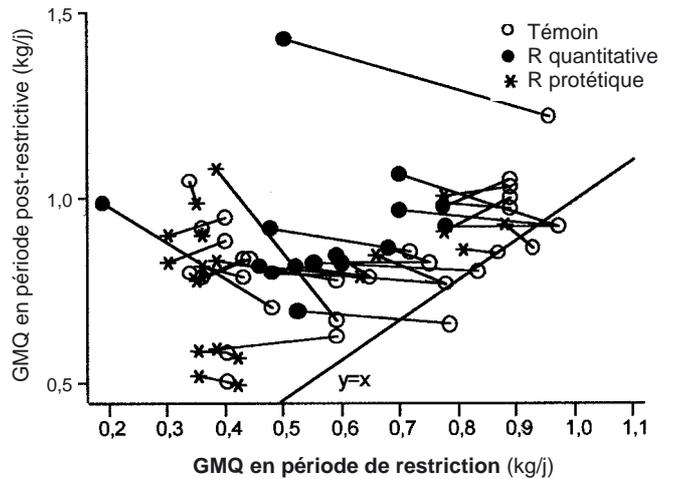
(1) De Greef et al (1992)

$$\text{GMQ}_{\text{PR}} = 1,159 - 0,350 \text{GMQ}_{\text{Rqt}} \quad [\text{Eq. 7}]$$

(n = 37, nex = 23, R = 0,96, etr = 0,049)

Ce résultat démontre l'existence d'un phénomène de croissance compensatrice, une réduction du GMQ_{Rqt} de 100 g/j

Figure 4 - Relations entre les GMQ en période de restriction et en période post-restrictive



induit, par rapport aux témoins, un accroissement moyen de GMQ_{PR} de 35g/j. Par contre il n'apparaît pas de liaison intra-essai significative entre les niveaux d'ingestion après et pendant la période de restriction.

L'analyse inter- ou intra-essai ne met pas en évidence de relation entre les quantités ingérées pendant et après la restriction alimentaire. En outre, il n'y a pas de différence d'ingestion en intra-essai entre les animaux témoins et préalablement restreints. Ce dernier résultat suggère que l'appétit de l'animal restreint n'augmente pas en phase post-restrictive. Dans le cas de la restriction protéique il n'apparaît pas d'influence du taux azoté du régime en période de restriction sur le niveau de consommation et le GMQ de la phase post-restrictive.

Le critère qualité le plus mesuré a été l'épaisseur de lard dorsal ($2,49 \pm 0,57$ cm, nb=38). Ce paramètre n'apparaît pas lié aux différents paramètres zootechniques, excepte une relation intra-essai (nb=18) négative et surprenant avec le niveau d'ingestion en période post-restrictive.

2. MODÉLISATION MÉCANISTE DE LA CROISSANCE COMPENSATRICE

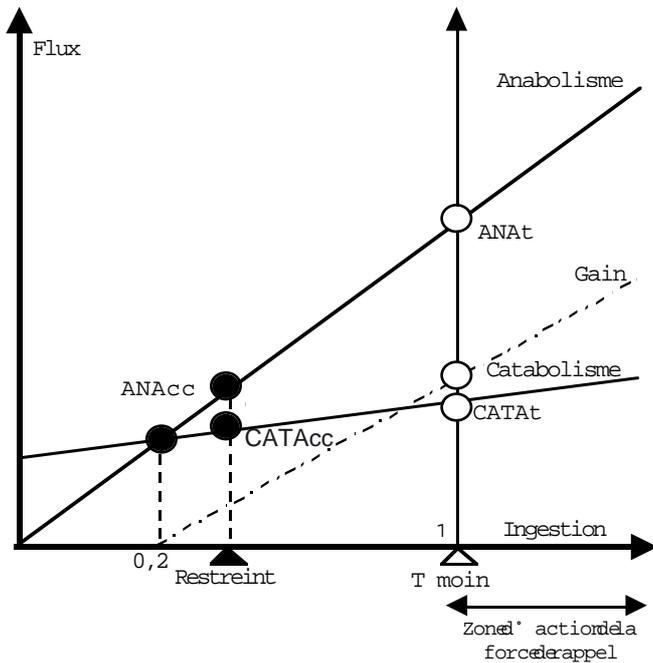
Les résultats et tendances mis à jour dans la partie précédente ont été intégrés dans une approche modélisatrice simple. L'objectif a été de bâtir un modèle conforme au concept présenté par LOVATTO et SAUVANT (1999) mais ramené, pour simplifier dans un premier temps, au compartiment protéique de l'organisme. On a supposé que le GMQ était entièrement déterminé par le poids vif (PV, kg) et gain protéique (GP, g/j) d'après une équation établie à partir d'un vaste ensemble de données (LOVATTO et SAUVANT, données non publiées) :

$$\text{GMQ} = 261 + 2,21 \text{PV} + 3,23 \text{GP} \quad [\text{Eq. 8}]$$

(n = 304, R = 0,71, etr = 148)

Le modèle établi est constitué d'une première sous-partie correspondant à un animal recevant une alimentation non limi-

Figure 6 - Modélisation des flux anabolique et catabolique en fonction du niveau alimentaire

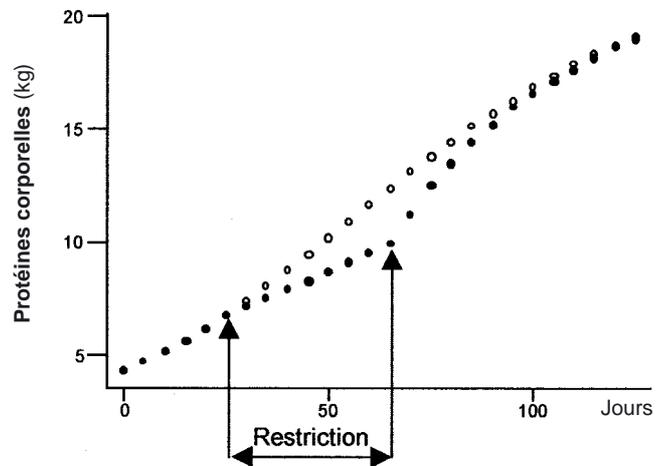


tante, dont la croissance est déterminée par les évolutions selon des lois exponentielles décroissantes des taux relatifs d'anabolisme et de catabolisme des protéines. Ce principe génère des flux d'anabolisme (ANAt) et de catabolisme (CATAt) dont la différence induit un gain. L'autre sous-partie est constituée par le compartiment protéique de l'animal subissant une restriction quantitative à un stade donné de sa croissance et pendant une durée déterminée. La restriction est exprimée en proportion du niveau alimentaire de l'animal témoin pris égal à 1. Cette restriction se répercute sur le GMQ conformément à l'équation [2] de l'étude statistique précédente. On a donc supposé que le GMQ était égal à zéro lorsque le niveau d'ingestion du lot restreint devenait égal à environ 20 % de celui du témoin. A ce niveau d'ingestion, le catabolisme est égal à l'anabolisme (figure 6). On a également supposé que le flux anabolique (ANAr) était directement proportionnel au niveau de restriction alimentaire imposé : $ANAr = INGr \cdot ANAt$ (avec $0 \leq INGr \leq 1$). Compte tenu de la relation [3] et de ces principes, il a été possible de calculer la relation associant le flux catabolique (CATAr) à la restriction alimentaire (figure 6) :

$$CATAr = 0,2 \cdot ANAr + 1,25 \cdot (CATAt - 0,2 \cdot ANAt) \cdot (INGr - 0,2) \quad [Eq. 9]$$

Cette figure indique que la restriction alimentaire réduit, de façon différentielle, les flux anabolique et catabolique et réduit également le turn-over tissulaire. Pendant la phase de restriction, le modèle calcule le déficit pondéral cumulé entre l'animal témoin et restreint. Le niveau de déficit atteint en fin de période de restriction est utilisé comme "force de rappel" pendant la période post-restrictive. Cette force de rappel est appliquée au niveau des flux anabolique et catabolique conformément à ce qui est indiqué à la figure 6. Cette force

Figure 7 - Simulation de la croissance du compartiment protéique corporel



de rappel tend effectivement à rapprocher les courbes de croissance des animaux restreints des témoins (figure 7). D'autre part, elle fait évoluer le GMQPR en fonction de la durée post expérimentale d'une façon cohérente avec la figure 3. Conformément aux données expérimentales, il a été supposé que l'ingestion était la même entre les témoins et les restreints pendant la phase post restrictive. L'étape suivante du développement du modèle intégrera les tissus adipeux et les principaux flux d'utilisation d'énergie.

CONCLUSION

Le nombre de publications relatives aux études de restriction-réalimentation chez le porc a permis de dégager les principales réponses zootechniques suivantes :

- La restriction quantitative altère le GMQ et dégrade l'indice, elle entraîne une croissance compensatrice post-restrictive sans un "appétit compensateur" ;
- La restriction des taux protéiques altère également le GMQ et surtout l'indice sans modifier le niveau d'ingestion, aucun phénomène particulier n'a pu être mis en évidence après une période de restriction protéique alimentaire ;
- Le modèle développé a permis de réfléchir à la représentation simple des phénomènes observés, ces principes seront incorporés dans un modèle plus complet dont les premiers développements ont été présentés en 1999 (LOVATTO et SAUVANT, 1999) ;

On peut déplorer que les mesures de gains tissulaires ou de composition de la carcasse n'aient pas été suffisantes pour aller plus loin sur la connaissance de la partition des nutriments pendant les phases de restriction-réalimentation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CHIBA, L.I., 1994. *Liv. Prod. Sci.*, 39,213-221.
- CHIBA, L.I., IVEY, H.W., CUMMINS, K.A., GAMBLE, B.E., 1999. *J. Anim. Sci.*, 77,1769-1776.
- CLEVELAND, E.R., JOHNSON, R.K., MANDIGO, R.W., 1983. *J. Anim. Sci.*, 56(3),560-569.
- DE GREEF, K.H., KEMP, B., VERSTEGEN, M.W.A., 1992. *Liv. Prod. Sci.*, 30,141-153.
- HOGBERG, M.G., ZIMMERMAN, D.R., 1978. *J. Anim. Sci.*, 47(4),893-899.
- LOVATTO, P.A., SAUVANT, D., 1999. *Journées Rech. Porcine en France*, 31, 355-359.
- PRINCE, T.J., JUNGST, S.B., KUHLERS, D.L., 1983. *J. Anim. Sci.*, 56(4),846-852.
- STAMATARIS, C., KYRIAZAKIS, I., EMMANS, G.C., 1991. *Anim. Prod.*, 53,373-381.
- WAHLSTROM, R.C., LIBAL, G.W., 1983. *J. Anim. Sci.*, 56,118-124.