

Modélisation du métabolisme phosphocalcique chez le porc charcutier : devenir du phosphore ingéré dans les contenus digestifs

Marie-Pierre LÉTOURNEAU MONTMINY (1), Catherine JONDREVILLE (2), Philippe LESCOAT (3), François MESCHY (1),
Candido POMAR (4), Jean-Yves DOORMAD (2), Aurélie WILFART (2), Jaap VAN MILGEN (2), Daniel SAUVANT (1)

(1) Unité Mixte de Recherche INRA-INA PG Physiologie de la Nutrition et Alimentation, 16, rue Claude Bernard,
75231 Paris cedex 5, France

(2) Unité Mixte de Recherches INRA-Agrocampus Rennes Systèmes d'Élevage, Nutrition Animale et Humaine,
35590 Saint-Gilles, France

(3) INRA, Unité de Recherches Avicoles, 37380 Nouzilly, France

(4) Centre de recherche et de développement sur le bovin laitier et le porc de Lennoxville - Agriculture et agroalimentaire
Canada, C.P. 90, 2000 Route 108 Est, Lennoxville, Québec J1M 1Z3, Canada

catherine.jondreville@rennes.inra.fr

Modélisation du métabolisme phosphocalcique chez le porc charcutier : devenir du phosphore ingéré dans les contenus digestifs

La formulation des aliments pour porcs repose sur le concept de digestibilité apparente, qui représente un ensemble de phénomènes digestifs et/ou métaboliques par un coefficient unique. Cette façon de procéder ne permet pas de quantifier l'impact de certains facteurs de variation, liés à l'animal ou à l'aliment, de l'utilisation de P alimentaire par l'animal. L'intégration des données de la littérature doit permettre d'améliorer les concepts pour aboutir à un modèle du métabolisme phosphocalcique et pour réduire les marges de sécurité appliquées en formulation. La première étape de ce modèle, consacrée au devenir de P alimentaire dans les contenus digestifs en fonction de leur nature, est présentée. Les outils de la modélisation compartimentale déterministe et semi-mécaniste ont été utilisés. La solubilisation et l'hydrolyse des phytates ont fait l'objet d'une attention particulière. L'analyse de sensibilité du modèle montre que l'apport calcique alimentaire, le temps de séjour des digesta dans l'estomac et le pH gastrique influencent le degré d'hydrolyse des phytates par les phytases et donc la digestibilité de P. L'étape de validation montre que le modèle hiérarchise correctement les rations selon la digestibilité de P. Il rend compte de la moindre efficacité de la phytase végétale par rapport à la phytase microbienne pour une même activité mesurée *in vitro*. Pour améliorer le modèle, d'autres éléments tels que les régulations hormonales qui régissent le métabolisme phosphocalcique devront être intégrées dans la poursuite de ce travail.

A Model of calcium and phosphorus metabolism in growing pigs: fate of ingested P in the digestive tract

Formulation programs are based on digestibility concept which summarizes digestive and metabolic phenomenon by a single coefficient. The impact of some factors of variation, related to animal or feed, on the digestibility of P are not fully taken into account. Our aim is to integrate literature data within model of phosphorus and calcium metabolism to improve the concepts used to formulate diets and to reduce safety margins. This report depicts the first step of the model. It is devoted to the fate of the diet P in the digestive content related to their nature. The model is dynamic and semi-mechanistic. Solubilisation and hydrolysis of phytates were particularly stressed. The model is sensitive to dietary calcium, to transit time of digesta in stomach and to gastric pH which influence the degree of solubilisation and hydrolysis of phytates by phytase and, in turn, P digestibility. *In vivo* digestibility data were used to evaluate the model. A good ranking according to the feed digestibility was obtained. It was also efficient to represent the lower efficacy of plant phytase compared to microbial phytase for an identical activity measured *in vitro*. To improve the model, other elements, such as hormonal regulation of P and Ca metabolism, will be integrated in the next steps of this work.

INTRODUCTION

La réduction des apports alimentaires de P aux porcs, sans nuire à leur santé ni à leur productivité, est une voie de diminution des rejets de cet élément à risque pour l'environnement. Cette approche repose sur l'ajustement précis des apports alimentaires de P aux besoins des animaux et notamment sur la recherche de voies d'amélioration de sa disponibilité. Les travaux publiés au cours des vingt dernières années permettent de formuler les aliments pour porcs sur la base de P digestible (INRA-AFZ, 2004 ; Jondreville et Dourmad, 2005). Bien que constituant un progrès indéniable par rapport à la formulation sur la base de P total, cette façon de procéder revient à représenter un ensemble de phénomènes digestifs et/ou métaboliques par un coefficient unique. En particulier, la régulation hormonale à laquelle est soumis le métabolisme de Ca, étroitement lié à celui de P, limite la capacité de ce système d'évaluation à rendre compte de l'impact de certains facteurs de variation de l'utilisation de cet élément par l'animal, qu'ils soient liés à l'animal (stade physiologique, réserve minérale) ou à l'aliment (apport calcique, vitamine D...). L'intégration des données de la littérature pour aboutir à un modèle du métabolisme phosphocalcique chez le porc permettra d'améliorer ces concepts en vue de limiter les risques et réduire les marges de sécurité appliquées en formulation. Le modèle se veut suffisamment générique dans sa structure pour permettre à terme l'utilisation pour d'autres espèces. L'objet du présent article est la première étape de modélisation. Il est consacré au devenir de P alimentaire dans les contenus digestifs. La phase de solubilisation et d'hydrolyse des phytates dans le tube digestif, en relation avec la présence de phytase végétale ou microbienne dans l'aliment, qui est une composante déterminante de l'utilisation de P par les monogastriques, a fait l'objet d'une attention particulière.

1. PRÉSENTATION DU MODÈLE

1.1. Présentation générale

Une approche de modélisation semi-mécanistique a été mise en oeuvre pour représenter la dynamique des flux de P sous ses différentes formes dans le tube digestif. Le modèle simplifié est présenté à la figure 1. Il représente deux zones du tube digestif : 1) la région gastro-duodénale (« Est » ou « 1 ») 2) l'intestin grêle proximal (« IG » ou « 2 »). A la faveur d'un pH acide, la première est le siège de la solubilisation des phytates et de leur hydrolyse par les phytases. Elle est également le site de sécrétions endogènes de P. A la remontée du pH, la seconde zone est le siège de l'insolubilisation d'une partie des composés solubles issus de l'estomac et de l'annulation de l'activité des phytases (Jongbloed et al., 1992). Elle est de plus le site d'absorption de P d'origine alimentaire et endogène. La possible implication des parties aval du tube digestif dans l'absorption de P n'est pas considérée dans cette version de modèle.

Les entrées du modèle sont P d'origine alimentaire et endogène. Dans P alimentaire, on distingue P provenant des sources minérales (Pmin) et P présent dans les matières premières. Cette dernière catégorie est subdivisée en P sous forme phytique (PPhyt) et P non phytique (Pnon-phyt). Les sorties du modèle sont P absorbé et P excrété.

Le phosphore présent dans l'un des compartiments est supposé transiter à la même vitesse que la matière sèche vers le compartiment suivant ou la sortie. Le transit de matière sèche le long du tube digestif a été adapté du modèle de digestion et d'absorption mis au point par Bastianelli et al. (1996). Le modèle fonctionne à l'état stable, c'est-à-dire avec une ingestion et un flux continu.

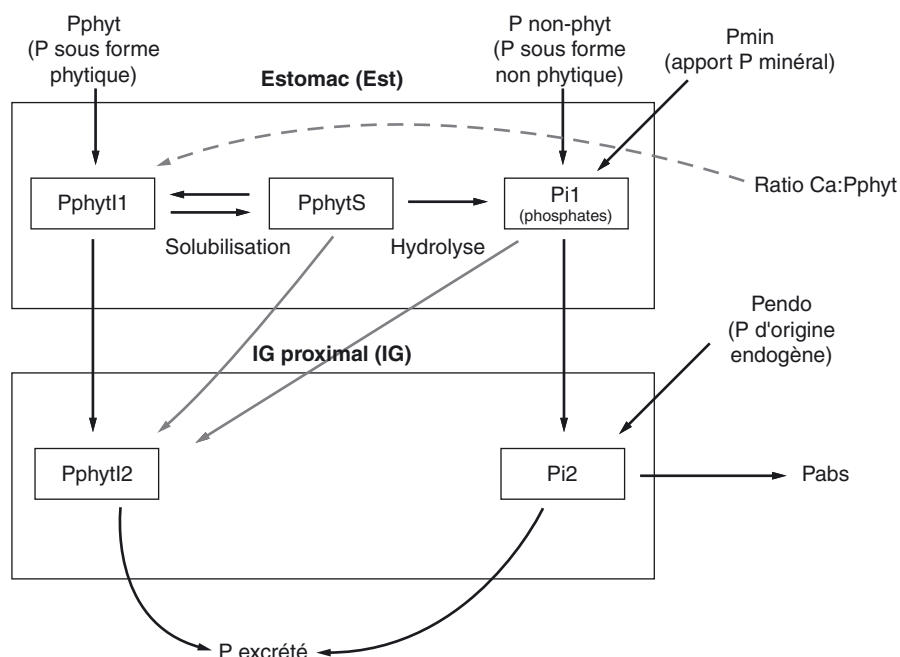


Figure 1 - Diagramme des flux du modèle

Le modèle a été ajusté à partir de données de la littérature à chaque étape. Certaines concernent l'étude *in vivo* des facteurs de variation de la solubilisation des phytates et de leur hydrolyse par les phytases. D'autres rapportent la mesure *in vivo* des produits de la dégradation des phytates par les phytases à différents niveaux du tube digestif des porcs. D'autres encore concernent la mesure de la digestibilité de P de différentes rations chez le porc en croissance. Dans le cas des études *in vivo*, des méta-analyses ont été conduites afin de quantifier l'effet de certains facteurs de variation sur les phénomènes décrits dans le modèle.

1.2. Zone gastro-duodénale

P phytique, totalement insoluble dans l'aliment (PPhyt1), est solubilisé (PPhytS1) puis éventuellement hydrolysé par la phytase pour rejoindre le compartiment de phosphates (Pi1), forme soluble et absorbable de P. Pnon-phyt et Pmin sont partiellement insolubilisés. La part soluble rejoint le compartiment Pi1. Les sécrétions endogènes de P sont calculées comme la somme des quantités réabsorbées et excrétées. Elles rejoignent le compartiment Pi1. En première approche, l'excrétion quotidienne de P fécal endogène est fixée à 10 mg P/kg PV (Guéguen et Pérez, 1981). Notre modèle, dans son état actuel, ne prend donc pas en compte le rôle de l'homéostasie sur ces pertes.

1.2.1. Solubilisation et hydrolyse des phytates

Dans le modèle, la solubilisation des phytates suit une loi d'action de masse influencée par le pH du milieu. La valeur du pH d'inflexion a été fixée afin de rendre compte d'une solubilité des phytates de 90 % à pH 5 (Grynspan et Cheryan, 1983), de sorte que la quasi-totalité des phytates soient solubles dans l'estomac du porc (Taylor, 1965).

Les phytates solubles sont ensuite hydrolysés par la phytase, microbienne ou végétale. Cette réaction enzymatique suit une loi enzyme substrat de type Michaelis-Menten, caractérisée par les paramètres V_{max} (vitesse maximale) et K_m (quantité de substrat nécessaire pour atteindre 50 % de V_{max}). Les valeurs de K_m introduites dans le modèle ont été mesurées *in vitro* par Ullah (1988) pour la 3-phytase et la phytase de blé, prises comme modèles des phytases respectivement microbienne et végétale. Le pH du milieu influence V_{max} mais est sans effet sur K_m (Ullah, 1988). A pH 5, le paramètre V_{max} pour la phytase microbienne a été estimé à partir d'une équivalence de 0,75 g de P digestible libéré par 500 unités de phytase microbienne (Kornegay, 2001), en tenant compte d'un coefficient d'absorption de P libéré par la phytase de 80 % (Whittemore et al., 1972) et d'un temps de séjour des digesta dans le compartiment gastro-duodénal de 300 minutes. Pour la phytase microbienne, V_{max} à pH 5 est donc de $6,25 \cdot 10^{-6}$ g P par unité de phytase et par minute. Cette vitesse est divisée par un facteur 2 dans le cas de la phytase végétale afin de rendre compte d'une efficacité *in vivo* de l'ordre 1,4 à 2,5 fois inférieure à celle de la 3-phytase microbienne (Eeckhout et de Paepe, 1992 ; Zimmerman et al., 2002). La variation de V_{max} en fonction du pH a été ajustée, pour chacune des phytases, à partir des courbes d'efficacité publiées par Eeckhout et de Paepe en 1992 (Figure 2). Selon

ces données, la phytase végétale est plus sensible à une diminution du pH que la phytase microbienne.

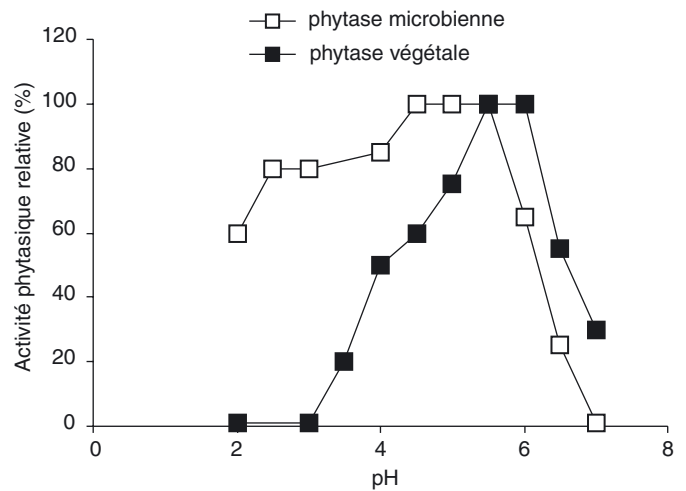


Figure 2 - Effet du pH sur l'activité phytasique relative des phytases végétale et microbienne (3-phytase) (d'après Eeckhout et de Paepe, 1992)

L'effet négatif de Ca sur la solubilité de P phytique a été mesuré *in vitro* (Grynspan et Cheryan, 1983). En revanche, toujours *in vitro*, aucun impact de la présence de Ca dans le milieu sur l'efficacité de la phytase microbienne n'a été montré (Ullah, 1988). Afin de rendre compte de l'effet négatif de l'excès de Ca sur la digestibilité de P en présence de phytase dans l'aliment, nous avons donc fait intervenir le rapport Ca : PPhyt sur la constante de solubilisation des phytates. Pour quantifier cet effet, nous avons utilisé les données de Qian et al. (1996) et de Liu et al. (1998). Nous avons établi qu'à partir d'une valeur de 1,7, l'augmentation du rapport Ca:PPhyt de 0,1 point conduit à une diminution de la digestibilité de P de 0,5 unité. Cette valeur a été directement reportée sur la constante de solubilisation des phytates.

Ce paramétrage des étapes de solubilisation puis d'hydrolyse des phytates permet de prévoir de façon satisfaisante la quantité de P inorganique libérée à la sortie du duodénum à partir de P phytique mesuré chez des porcs en croissance recevant des aliments contenant de la phytase végétale ou microbienne (Jongbloed et al., 1992 ; Kemme et al., 1998 ; Rapp et al., 2001) (P inorganique libéré estimé = 0,9 P inorganique libéré mesuré, $R^2 = 0,97$; ETR = 0,26 ; $n = 10$; $P < 0,001$)

1.2.2. Devenir de P non phytique et P minéral

Afin de tenir compte de la digestibilité variable des phosphates utilisés dans l'alimentation des porcs, nous avons introduit un coefficient dit d'insolubilisation qui permet de soustraire une partie de P apportée sous formes minérale et non phytique au pool inorganique absorbable. Notre étude reposant principalement sur des données faisant intervenir des phosphates bicalciques, ce coefficient a été fixé à 20 %, en tenant compte d'un coefficient d'absorption de P inorganique présent aux abords des sites d'absorption de 80 %,

pour aboutir à une digestibilité d'environ 65 % (INRA-AFZ, 2004). La digestibilité de P non phytique a été estimée comme équivalente à celle de P provenant d'un phosphate bicalcique. Le même coefficient d'insolubilisation lui a donc été appliqué.

1.3. Zone intestinale

1.3.1. Entrées et sorties

Les phytates solubilisés mais non hydrolysés dans l'estomac (P_{phytS}), sont insolubilisés à la faveur de la remontée du pH dans l'intestin. Avec les phytates non solubilisés (P_{Phyt1}) et la part de P_{min}, P_{non-phyt} et P endogène insolubilisés, ils constituent le compartiment P phytique insoluble (P_{Phyt2}) de la zone intestinale. Cette fraction sera intégralement excrétée après avoir subi des transformations dans le gros intestin.

Le P sous forme inorganique dans la première zone (Pi₁) demeure sous cette forme dans la zone intestinale où il constitue un pool de P potentiellement absorbable (Pi₂).

1.3.2. Absorption intestinale de P

Dans cette première approche, le coefficient d'absorption du pool de P absorbable présent dans l'intestin grêle (Pi₂) est considéré comme constant, indépendamment du statut de l'animal et de la nature de l'aliment, bien que la régulation de l'absorption de P constitue une voie de maintien de l'homéostasie. Une proportion constante de P inorganique dans l'intestin grêle est donc absorbée et le reste est excrété. Pour estimer la valeur de ce paramètre, nous avons travaillé à partir d'une base de six publications correspondant à la détermination *in vivo* de la digestibilité apparente de 31 rations chez le porc en croissance. La valeur de 70 % permet d'estimer de façon satisfaisante la digestibilité apparente de P mesurée *in vivo* de l'ensemble de cette population (P digestible simulé = 1,083 P digestible mesuré, R² = 0,87 ; ETR = 0,53 ; n = 31 ; P < 0,001). Pi₂ est donc considéré comme un pool nul : P entrant est immédiatement distribué entre l'absorption et l'excrétion.

Nous avons constaté, sans pouvoir le prendre en compte dans l'état actuel d'avancement de notre modèle, que ce coefficient d'absorption nécessitait un ajustement en fonction des niveaux d'apport de P et Ca alimentaires relativement aux besoins des animaux. Plus la déficience était importante, plus le coefficient d'absorption devait être augmenté jusqu'à des valeurs pouvant atteindre 90 %. Ainsi, le coefficient d'absorption est variable dans le modèle.

2. RÉSULTATS - DISCUSSION

2.1. Analyse de sensibilité

L'exemple présenté à la figure 3 montre l'influence du pH gastrique, de l'apport alimentaire de Ca (Ca/P_{Phyt}) et de la vitesse de transit des digesta dans la zone gastro-duodénale sur la digestibilité de P lorsque l'aliment contient de la phytase microbienne. Le ralentissement du transit des digesta entraîne une augmentation quasiment linéaire de la digestibilité de P. Au contraire, le raccourcissement du temps de séjour des digesta dans l'estomac, donc du temps de contact entre la phytase et son substrat, conduit à une diminution de la digestibilité de P. L'abaissement du pH gastrique ayant peu d'influence sur l'efficacité de la phytase microbienne, ce paramètre a peu d'effet sur la digestibilité de P. La figure est différente lorsque l'aliment contient de la phytase végétale, puisque son efficacité diminue rapidement avec le pH (Figure 2). La digestibilité de P diminue rapidement lorsque le rapport Ca/P_{Phyt} augmente de plus de 25 %, soit pour un rapport excédant 2,1.

2.2. Validation externe du modèle

La validation externe du modèle a consisté à comparer le flux de P digestible estimé pour une ration donnée avec les valeurs obtenues *in vivo*. Le but est de vérifier la cohérence du modèle et sa capacité à discriminer et hiérarchiser des rations différentes. Pour toutes les estimations qui suivent, le pH gastrique a été fixé à 5 et le temps de séjour dans l'estomac à 300 minutes.

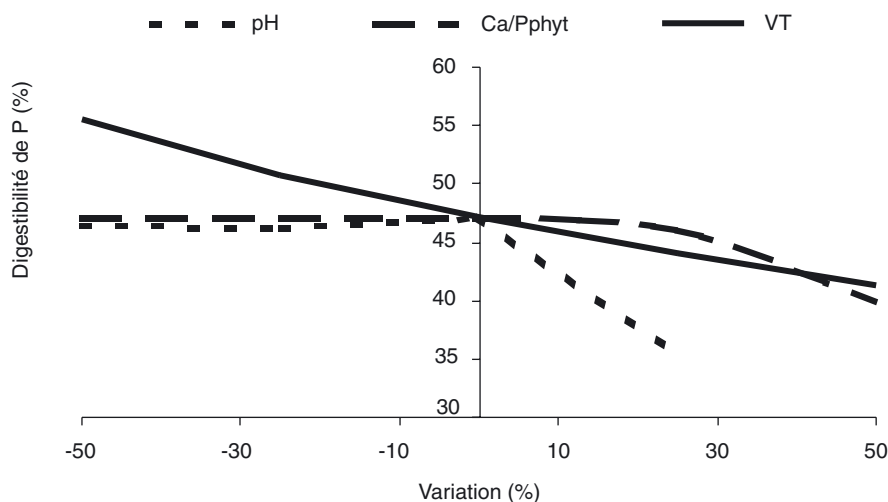


Figure 3 - Influence de la variation (%) du pH gastrique, du ratio Ca:P_{Phyt} et de la vitesse de transit (VT) des digesta dans le compartiment gastro-duodénal sur l'estimation de la digestibilité de P dans un aliment contenant de la phytase microbienne. Les valeurs de référence sont pH = 5, Ca:P_{Phyt} = 1,7 et VT = 0,0036 g de matière sèche /min

2.2.1. Digestibilité de P de rations

La validation s'est appuyée sur cinq essais de digestibilité, différents de ceux utilisés à l'étape d'estimation du coefficient d'absorption, au cours desquels la digestibilité de P de 26 aliments contenant ou non de la phytase végétale ou microbienne a été mesurée *in vivo* chez des porcs pesant moins de 100 kg. Les aliments apportaient une quantité de P digestible inférieure aux besoins des animaux.

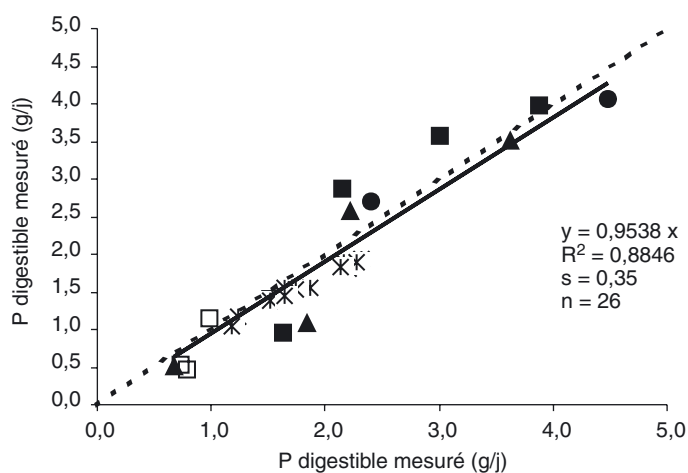


Figure 4 - Validation du modèle : comparaison des quantités de P digestible mesurée et simulée par le modèle (chaque symbole correspond à un unique essai de digestibilité)

Le modèle est à même de hiérarchiser des aliments selon la digestibilité de P (Figure 4). Cependant, l'absorption active de Ca et celle de P au niveau intestinal étant régulées par les mêmes mécanismes (Schröder et al., 1996), un apport calcique alimentaire faible, donc la détérioration du statut minéral des animaux, pourrait stimuler l'absorption intestinale de P inorganique présent dans l'intestin grêle. Ainsi, la qualité de la prévision de P digestible par le modèle est améliorée lorsque deux populations, définies par un apport calcique de 20 % respectivement supérieur et inférieur à 2,9 fois l'apport de P digestible apparent sont distingués.

L'estimation de P digestible se rapproche alors davantage des valeurs mesurées lorsque le coefficient d'absorption de P inorganique présent dans le tube digestif est augmenté de 70 à 80 % pour la seconde catégorie de porcs. Par rapport à l'équation représentée à la figure 4, l'équation devient :

$P \text{ digestible simulé} = 1,01 P \text{ digestible mesuré}$, $R^2 = 0,89$
 $ETR = 0,33$, $n = 26$, $P < 0,001$.

2.2.2. Hiérarchisation de différentes sources de phytases

Deux études totalisant 26 régimes ont été utilisées (Zimmermann et al., 2002 ; Zimmermann et al., 2003). Elles avaient pour objectif la comparaison *in vivo* de l'efficacité des phytases microbienne (3-phytase) et végétale (phytase de blé ou de seigle) mesurée chez des porcs de 40 kg. Les aliments contenaient en proportion variable, du blé ou du

seigle, contenant de la phytase végétale, ou du blé ou du seigle dont la phytase avait été dénaturée par traitement thermique. Ils étaient additionnés ou non de quantités croissantes de phytase microbienne.

Afin de tenir compte d'apports alimentaires phosphocalciques faibles par rapport aux besoins des animaux, le coefficient d'absorption de P présent dans l'intestin a été fixé à 90 %.

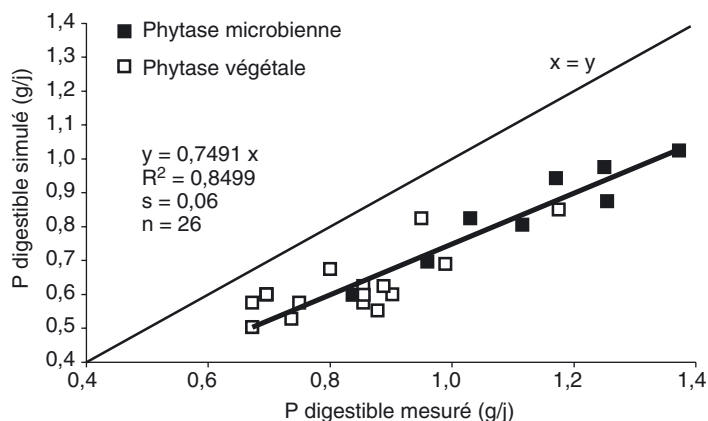


Figure 5 - Validation du modèle : comparaison de P digestible mesuré par Zimmermann et al. (2002, 2003) et simulé avec le modèle en fonction de l'origine de la phytase

modèle différencie de façon adéquate les phytases selon leur source (Figure 5). Le rapport d'efficacité entre phytase microbienne et phytase végétale calculé à partir de notre simulation est de 3,2, proche de la valeur de 2,5 calculée à partir des mesures conduites *in vivo* dans cette expérimentation. Cependant, la prévision sous estime de 25 % la mesure. Il est difficile de cerner l'origine de cette différence systématique dans l'état actuel d'avancement de notre modèle. Des facteurs de variation de l'utilisation de P, tels que le statut minéral des animaux, qui induit des processus de régulation, pourraient être impliqués. De plus, notre modèle a été paramétré au moyen de rations constituées de plusieurs matières premières et son utilisation pour prévoir la digestibilité de P des régimes monocéréales est peut être en limite de validité. Ce biais systématique pourrait aussi être expliqué en partie par la provenance unique des données *in vivo* utilisées : les méthodes de collecte des digesta et de dosage de P, de P phytique et de l'activité phytasique peuvent être à l'origine de différences systématiques entre laboratoires.

2.2.3. Prévision de P digestible des matières premières

Une base de données comprenant 18 régimes destinés à déterminer la teneur en P digestible de 13 matières premières d'origine végétale et d'un phosphate monocalcique chez des porcs de 45 kg a été utilisée (Skiba et al., 2000 ; Skiba et al., 2004). Excepté pour les céréales, la digestibilité de P des matières premières a été obtenue par différence à partir d'une base constituée de maïs. Ainsi, les aliments sont constitués pour plus de 90 % d'une seule matière première ou pour moitié de maïs et pour moitié de la matière première à tester. Nous avons estimé la teneur en P digestible des

aliments expérimentaux et non celle des matières premières. Comme précédemment, le coefficient d'absorption de P présent dans l'intestin a été fixé à 90 % pour tenir compte d'apports alimentaires faibles.

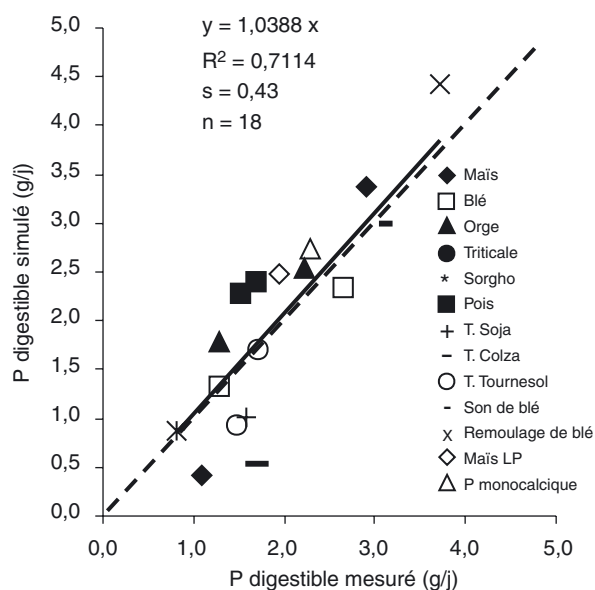


Figure 6 - Validation du modèle : comparaison de P digestible mesuré par Skiba et al. (2000, 2004) et simulé avec le modèle

Notre modèle hiérarchise correctement les aliments et en moyenne P digestible simulé prend la même valeur que P digestible mesurée *in vivo* (Figure 6). Cependant, certaines matières premières présentant une faible teneur en P digestible s'écartent de la droite de régression. Les mêmes éléments de discussion que précédemment peuvent être apportés concernant ces différences. De plus, nous montrons que la différence entre la valeur estimée et la valeur mesurée est d'autant plus importante que la proportion de P phytique dans P total est importante et que l'activité phytasique est faible, ce qui suggère une sous estimation systématique de l'hydrolyse des phytates par le modèle. Dans notre modèle, P phytique est totalement indigestible en l'absence de phytase. Cependant, certains auteurs rapportent une hydrolyse de P phytique dans le compartiment gastrique, de l'ordre de

3-15% (Jongbloed et al., 1992 ; Kemme et al., 1998 ; Rapp et al., 2001) même lorsque l'activité phytasique est négligeable. Cette hydrolyse pourrait être le fait de certaines bactéries lactiques (Rapp et al., 2001). De plus, certains auteurs (Pointillart, 1994) rapportent que les inositols phosphates contenant trois groupements phosphate et moins seraient absorbables sans hydrolyse.

CONCLUSION

Le travail présenté ici est la première étape dans l'élaboration d'un modèle mathématique du métabolisme phosphocalcique chez les monogastriques. A terme, il doit nous permettre de mieux cerner les lois de réponse des animaux aux apports alimentaires de P. La simulation du devenir de P alimentaire dans la partie proximale du tube digestif en fonction de sa nature, de la présence de phytase végétale ou microbienne et de la concentration de Ca dans l'aliment permet de hiérarchiser correctement l'efficacité des phytases et les matières premières pour la digestibilité de P. Le pH gastrique et le temps de contact entre phytases et phytates ont été identifiés comme des facteurs affectant la solubilisation et l'hydrolyse des phytates et donc la digestibilité de P alimentaire. La prise en compte d'études menées sur volailles permettra d'améliorer le dispositif en l'enrichissant de données très contrastées obtenues dans des conditions physicochimiques et de temps de séjour des digesta dans les compartiments digestifs. Le modèle de solubilisation et d'hydrolyse des phytates présenté ici n'est donc pas définitif et est encore susceptible d'être modifié. Dans le futur le modèle intégrera les mécanismes régulant l'absorption et précisera le devenir du flux endogène des minéraux, en fonction des niveaux d'apport et du statut minéral de l'animal. Enfin, cette première étape met clairement en évidence la nécessité de rendre compte de la régulation commune du métabolisme de P et de celui de Ca.

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié du soutien financier de la Fédération des Producteurs de Porc du Québec (FPPQ) que nous remercions. Les auteurs remercient aussi David Guillou (INZO) et Fabien Skiba (Arvalis Institut du Végétal) pour leur avoir gracieusement confié certaines données utilisées lors de l'élaboration de ce modèle.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bastianelli D., Sauvant D., Rérat A., 1996. Mathematical modeling of digestion and nutrient absorption in pigs. *J. Anim. Sci.*, 74, 1873-1887.
- Eeckhout W., de Paepe M., 1992. Phytase de blé, phytase microbienne et digestibilité apparente du phosphore d'un aliment simple pour porcelets. *Revue de l'Agriculture*, 45, 195-207.
- Grynspan F., Cheryan M., 1983. Calcium phytate: Effect of pH and molar ratio on *in vitro* solubility. *JAOCS*, 60, 1761-1764.
- Guégen L., Pérez J.M., 1981. A re-evaluation of recommended dietary allowances of calcium and phosphorus for pigs. *Proc. Nutr. Soc.*, 40, 273-278.
- INRA-AFZ, 2004. Tables de composition et de valeur nutritive des matières premières destinées aux animaux d'élevage. Porcs, volailles, bovins, ovins, caprins, lapins, chevaux, poissons. D. Sauvant, J.-M. Pérez, G. Tran (eds), Seconde Edition révisée, INRA, Paris, 301 pp.
- Jondreville C., Dourmad J.Y., 2005. Le phosphore dans la nutrition des porcs. *INRA Prod. Anim.*, 18, 183-192.
- Jongbloed A.W., Mroz Z., Kemme P.A., 1992. The effect of supplementary *Aspergillus niger* phytase in diets for pigs on concentration and apparent digestibility of dry matter, total phosphorus and phytic acid in different sections of the alimentary tract. *J. Anim. Sci.*, 70, 1159-1168.
- Kemme P.A., Jongbloed A.W., Mroz Z., Beynen A.C., 1998. Diurnal variation in degradation of phytic acid by plant phytase in the pig stomach. *Livest. Prod. Sci.*, 54, 33-44.
- Kornegay E. T., 2001. Digestion of phosphorus and other nutrients: the role of phytases and factors influencing their activity. In: M. R. Bedford and G. G. Partridge (eds), *Enzymes in Farm Animal Nutrition*, 237-271. CAB International, Wallingford, UK.
- Liu J., Bollinger D. W., Ledoux D. R., Veum T. L., 1998. Lowering the dietary calcium to total phosphorus ratio increases phosphorus utilization in low-phosphorus corn-soybean meal diets supplemented with microbial phytase for growing-finishing pigs, *J. Anim. Sci.*, 76, 808-813.
- Pointillart A., 1994. Phytates, phytases : leur importance dans l'alimentation des monogastriques. *INRA Prod. Anim.*, 7, 29-39.
- Qian H., Kornegay E.T., Conner D.E., 1996. Adverse effects of wide Calcium :phosphorus ratios on supplemental phytase efficacy for weanling pigs fed two dietary phosphorus levels. *J. Anim. Sci.*, 74, 1288-1297.
- Rapp C., Lantzsch H.-J. Drochner, 2001. Hydrolysis of phytic acid by intrinsic plant or supplemented microbial phytase (*Aspergillus niger*) in the stomach and small intestine of minipigs fitted with re-entrant cannulas. 3. Hydrolysis of phytic acid (IP6) and occurrence of hydrolysis products (IP5, IP4, IP3 and IP2). *J. Anim. Physiol. a. Anim. Nutr.*, 85, 406-413.
- Schröder B., Breves G., Rodehutsord M., 1996. Mechanisms of intestinal phosphorus absorption and availability of dietary phosphorus in pig. *Dtsch. Tierarztl. Wschr.*, 103, 209-214.
- Skiba F., Hazouard I., Bertin J.M., Chauvel J., 2000. Digestibilité du phosphore de 14 matières premières et influence de la phytase végétale dans l'alimentation du porc charcutier. *Journées Rech. Porcine en France*, 32, 169-175.
- Skiba F., Callu P., Castaing J., Paboeuf F., Chauvel J., Jondreville C., 2004. Variabilité intra-matière première de la digestibilité du phosphore des céréales et du pois chez le porc en croissance. *Journées Rech. Porcines en France*, 36, 9-16.
- Taylor T.G., 1965. The availability of the calcium and phosphorus plant materials for animals. *Proc. Nutr. Soc.*, 24, 105-112.
- Ullah A.H.J., 1988. *Aspergillus ficuum* phytase: partial primary structure, substrate selectivity and kinetic characterization. *Prep. Bioch.*, 18, 459-471.
- Whittemore C.T., Smith W.C., Thompson A., 1972. The availability and absorption of calcium and phosphorus in the young growing pigs, *Anim. Prod.*, 15, 265-271.
- Zimmermann B., Lantzsch H.J., Monsenthin R., Biesalski H.K., Drochner W., 2002. Comparative evaluation of the efficacy of cereal and microbial phytase in growing pigs fed diets with marginal phosphorus supply. *J. Sci. Agric.*, 82, 1298-1304.
- Zimmermann B., Lantzsch H. J., Mosenthin R., Biesalski H. K., Drochner W., 2003. Additivity of the effect of cereal and microbial phytases on apparent phosphorus absorption in growing pigs fed diets with marginal P supply. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 104, 143-152.