

R 2801

QUELQUES ASPECTS DES RECHERCHES EN PHYSIOLOGIE DIGESTIVE CHEZ LE PORC : APPLICATIONS POSSIBLES

A. RERAT, T. CORRING, J.P. LAPLACE

*Laboratoire de Physiologie de la Nutrition
I.N.R.A. - 78350 Jouy-en-Josas*

INTRODUCTION

Au cours des dix dernières années, la plupart des recherches concernant la nutrition et l'alimentation du Porc ont été exposées au cours des Journées de la Recherche porcine. C'étaient essentiellement les travaux pouvant avoir des applications à plus ou moins brève échéance, touchant soit aux besoins des porcs de diverses catégories (croissance, reproduction...) soit à des aliments traditionnels ou nouveaux et à leurs combinaisons destinées à couvrir les besoins soit encore au rationnement et sa conception pour l'obtention d'une carcasse maigre.

Ces travaux représentent la partie émergée de l'iceberg. Leurs conclusions ne sont valables que, parce que, parallèlement, d'autres travaux sont menés afin d'éclairer les mécanismes entrant en jeu dans l'utilisation biologique des aliments et des nutriments qui en découlent, tant au niveau digestif qu'au niveau métabolique. C'est généralement sous cet angle que sont conçues les recherches du département de Nutrition de l'I.N.R.A. Au sein de ce département, les problèmes biologiques touchant à la fonction de nutrition sont abordés de façon analytique par deux voies complémentaires, soit en considérant les aliments et les variations de leur composition et de leur valeur nutritive, soit en étudiant un métabolisme donné sous ses aspects physiologiques et biochimiques. Dans ce but, les chercheurs de ce département mettent au point une méthodologie élaborée (fistulations de divers types, microscopie électronique, etc...) leur permettant de procéder à des études en profondeur de nutrition comparée sur un petit nombre d'animaux de diverses espèces fournissant un grand nombre de données.

L'orientation des travaux des laboratoires de ce département, ainsi que certaines des méthodes mises en jeu et des résultats obtenus, ont déjà fait l'objet d'un rapport aux Journées de la Recherche Porcine (RERAT, 1974) et il est inutile de revenir sur cette analyse. Par contre, il paraît intéressant de montrer, à l'aide d'exemples précis, les motivations de certains travaux dont les applications éventuelles à court terme ne sont pas évidentes. Ces exemples seront empruntés aux recherches de certaines équipes du laboratoire de Physiologie de la Nutrition.

1 - LE LABORATOIRE DE PHYSIOLOGIE DE LA NUTRITION DU C.N.R.Z. - THEMES D'ETUDE ET BUTS POURSUIVIS

Les thèmes d'étude de ce laboratoire concernent d'une part les aspects neurophysiologiques du déterminisme de l'appétit chez le Porc et l'Oie (Equipe de P. AUFRAY) et certains aspects de la dépense énergétique liée à la consommation alimentaire chez le Porc (Equipe de CHARLET-LERY), d'autre part la physiologie de la digestion des aliments et de l'absorption des principes alimentaires chez le monogastrique.

Le but de ces études est l'acquisition et l'amélioration des connaissances concernant les mécanismes présidant aux phénomènes de consommation, de digestion et d'absorption afin de mettre au point des méthodes d'élevage et d'alimentation (rythme et fréquence des repas, nature des aliments...) permettant une meilleure efficacité de la machine animale. Il est également de fournir des renseignements de physiologie comparée aux chercheurs d'autres organismes (INSERM, notamment) aux fins d'applications médicales.

Les travaux concernant le comportement alimentaire et la dépense énergétique liée au repas ayant fait l'objet de communications à des Journées antérieures (respectivement AUFRAY, 1974 ; CHARLET-LERY et al., 1973), c'est essentiellement aux travaux de physiologie digestive que sera consacré ce rapport.

2 - LES RECHERCHES DE PHYSIOLOGIE DIGESTIVE DU LABORATOIRE DE PHYSIOLOGIE DE LA NUTRITION : MOTIVATIONS ET ORIENTATIONS

La digestion, qui assure la transformation des aliments en nutriments absorbables et utilisables par l'organisme pour sa croissance, son entretien ou ses productions, est constituée par un ensemble de phénomènes en partie synchrones (transit, hydrolyses enzymatiques, absorption) dont certains sont relativement peu connus. Or l'insuffisance de l'un ou l'autre de ces processus digestifs et leur chronologie inadéquate peuvent représenter des facteurs limitants de l'utilisation digestive et métabolique des nutriments.

On sait que la digestibilité est essentiellement variable d'un aliment à l'autre. Ce fait signifie qu'existe dans les fèces un résidu d'origine alimentaire plus ou moins important, mélangé à un excrétum d'origine endogène (sucs digestifs, cellules desquamées, mucoprotéines, urée et acides aminés produits par le catabolisme cellulaire, albumine, microorganismes). Une première question se pose au nutritionniste : est-il possible de réduire l'importance de ce résidu, qu'il soit d'origine exogène ou endogène, et, ce faisant, d'améliorer la digestibilité de l'aliment ? La réponse à une telle question implique une connaissance complète de la séquence des phénomènes digestifs et des facteurs susceptibles de les faire varier.

Ainsi, la nature des produits libérés au cours de la digestion dépend à la fois du transit digestif et des capacités enzymatiques de l'animal. Un transit digestif plus ou moins rapide va conditionner le temps de contact de l'aliment avec les enzymes digestives, d'où peut résulter une hydrolyse plus ou moins complète des constituants de cet aliment et l'apparition de substrats favorables au développement de tel ou tel type de flore dont l'action de dégradation n'est pas forcément favorable. Par ailleurs, la vitesse de transit va également conditionner le temps de contact des produits de la digestion avec les surfaces absorbantes, d'où peut résulter d'une part l'existence d'un résidu plus ou moins important malgré une hydrolyse réelle, mais localement inadaptée, d'autre part l'apparition différée de certains produits de la digestion dans le milieu intérieur, ce qui peut être à l'origine de leur mauvaise utilisation au plan métabolique (ELMAN, 1939, 1953).

Inversement toute anomalie de telle ou telle sécrétion, ou telle défaillance d'absorption peut conduire à la présence de quantités anormalement élevées de substances nutritives dans un segment digestif auquel elles n'auraient pas dû parvenir. Par exemple, la faible quantité de lactase endogène dans la paroi de l'intestin grêle du porc ne permet pas la digestion du lactose en quantités importantes ; l'excès de celui-ci parviendra au gros intestin où il sera responsable de troubles diarrhéiques.

Cet exemple simple montre donc l'interdépendance des divers mécanismes qui assurent la digestion : moteurs, sécrétoires et d'absorption.

Bien évidemment, tous ces phénomènes digestifs doivent être mis en relation tant avec les caractéristiques physicochimiques de l'aliment qu'avec les modalités de la prise de nourriture (fréquence, volume, teneur en eau des repas notamment). On comprend ainsi les motifs qui ont incité à développer les recherches sur le tube digestif selon trois thèmes, tout d'abord explorés séparément, concernant le transit digestif, les sécrétions enzymatiques et l'absorption des nutriments afin d'examiner ultérieurement les interrelations entre ces phénomènes. Ces recherches, outre les précisions qu'elles apportent sur le déroulement de la digestion, doivent fournir des renseignements sur les limites entre lesquelles peuvent évoluer les processus digestifs - donc sur le potentiel digestif de l'animal - et sur les facultés d'adaptation de l'organisme face à des sources alimentaires nouvelles, ou à de nouveaux modes d'alimentation.

3 - LES PHENOMENES MOTEURS DU TUBE DIGESTIF (J.P. LAPLACE, C. GERMAIN et al.) (1)

3.1. Complexité et interactions

Tous les phénomènes moteurs de l'estomac, de l'intestin grêle et du gros intestin ont évidemment pour rôle de transférer les matériaux alimentaires et d'évacuer leurs résidus, de les mêler intimement aux sécrétions digestives qui les dissocieront en nutriments, et enfin d'amener ces nutriments au contact des surfaces muqueuses chargées d'en assurer l'absorption.

(1) ROGER A., FREDOU G., VAN HECKE A.

Mais ce processus mécanique apparemment simple est d'une grande fragilité en raison d'interactions multiples. Ainsi la motricité de la paroi du tube digestif peut être modifiée de diverses façons sous des influences nerveuses ou humorales. Ces perturbations ont évidemment des conséquences à l'égard du déplacement ou transit des contenus digestifs. L'étude des phénomènes moteurs doit ainsi être abordée sous deux aspects dont on aurait pu croire initialement qu'ils ne faisaient qu'un : motricité du tube digestif lui-même d'une part, transit des contenus d'autre part.

3.2. Motricité et transit : objectifs et exigences méthodologiques.

3.2.1. Motricité

3.2.1.1. Les moyens de l'étude descriptive

Etudier la motricité gastro-intestinale consiste à définir au préalable la nature des contractions et leurs diverses formes pour chaque portion du tube digestif, à en analyser les fréquences respectives et l'organisation dans le temps. Cette définition initiale est tributaire dans sa qualité de toute une technologie utilisable chez le Porc (miniballonnetts ou cathéters ouverts reliés à des capteurs de pression, jauges de contrainte miniaturisées implantables, électrodes chroniques). C'est préférentiellement l'électromyographie que nous avons développée en raison de son extrême finesse qui autorise l'exploration globale de l'activité de la paroi intestinale : dans ce but sont couramment implantées (LAPLACE, 1972) dans la paroi digestive, sous anesthésie générale, jusqu'à 24 électrodes constituées de minces fils isolés, de 120 microns de diamètre, qui permettront, après récupération post-opératoire, d'enregistrer 24 h sur 24, à l'insu d'un animal éveillé et s'alimentant normalement, les phénomènes moteurs du tube digestif et de les quantifier automatiquement (LATOUR, 1973) de façon à disposer à chaque minute de la valeur numérique de l'intensité du travail déployé par la musculature intestinale (figure 1).

(voir figure 1, page suivante)

3.2.1.2. Les mécanismes de contrôle et la régulation

Les descriptions rigoureuses qui peuvent être obtenues dans diverses situations font apparaître l'extraordinaire souplesse de fonctionnement du tube digestif qui fait preuve de l'existence de multiples mécanismes de contrôle et d'ajustement assurant une certaine régulation de la fonction. La connaissance de ces mécanismes, qui sont d'ordre humoral et d'ordre nerveux, est nécessaire à l'évaluation de l'étendue des facultés d'adaptation du tube digestif à l'aliment et des troubles fonctionnels qui peuvent se manifester.

Les influences humorales s'exerçant sur la musculature digestive sont multiples :

- a) caractéristiques biochimiques du milieu intérieur ou du contenu digestif lui-même,
- b) hormones sécrétées par les diverses glandes endocrines,
- c) hormones gastro-intestinales élaborées par certaines lignées cellulaires du tube digestif.

Ces influences ne font pas actuellement l'objet des travaux du laboratoire.

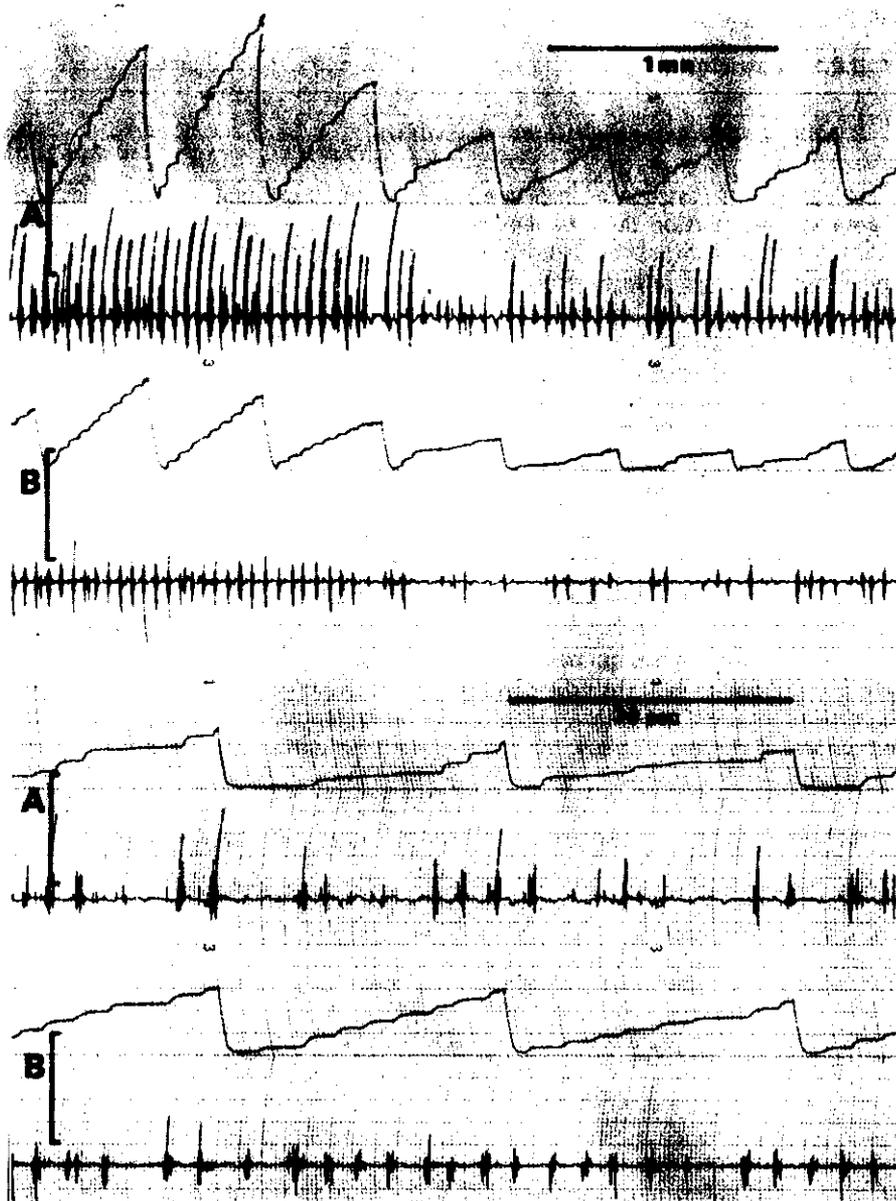
Plus importants encore paraissent être les facteurs nerveux (innervations intrinsèque et extrinsèque) par leur intervention quasi permanente dans le fonctionnement moteur du tube digestif. De tous les mécanismes réflexes supportés par le système nerveux et qui font que s'exerce le péristaltisme, que s'évacuent l'estomac, l'intestin grêle et le côlon selon des règles très précises, il est un processus sur lequel il faut insister. Toute cette innervation ne sert pas qu'à donner des ordres moteurs ; elle comporte également des voies sensibles.

Pour schématiser, disons que c'est en partie parce que d'innombrables informations, captées par les récepteurs de toutes natures (mécano, tensio, chémo récepteurs...) inclus dans la paroi digestive, sont véhiculées par la voie sensible jusqu'au centre supérieur que ce dernier peut, en permanence envoyer des ordres moteurs ajustés aux quantités et caractéristiques physico-chimiques des contenus digestifs. L'exploration de ces processus est actuellement développée chez le Porc et l'on comprend aisément qu'il doit à terme permettre de répondre à la question de savoir quels ordres et phénomènes moteurs particuliers constituent la réponse à telle variation précise survenue dans la lumière digestive.

FIGURE 1

ELECTROMYOGRAMME DUODENAL CHEZ LE PORC ET QUANTIFICATION DE LA MOTRICITE :

A la moitié supérieure, vitesse lente (échelle de temps : 1 mn) ; à la moitié inférieure, vitesse plus rapide (échelle de temps : 30 sec). Pour chaque groupe (A à 18 cm de pylore et B à 20 cm du pylore) : la ligne inférieure illustre l'électromyogramme direct, telles que sont recueillies les variations rapides de potentiel, après filtrage de la composante lente, en vue de l'enregistrement 24h/24 (LAPLACE, 1972) ; la ligne supérieure illustre graphiquement le résultat de l'intégration linéaire des variations de potentiel par unité de temps selon LATOUR (1973), l'amplitude totale du pic étant proportionnelle au travail effectué par l'intestin dans l'unité de temps écoulée.



3.2.1.3. Motricité et transit digestif

Le troisième ordre d'objectifs des travaux sur la motricité digestive tend à éclairer la relation entre les contractions gastro-intestinales et les mouvements des contenus digestifs (LAPLACE, 1975). Il faut en effet répondre à la question suivante : en présence de matériaux alimentaires de caractéristiques physicochimiques connues, quelle sera l'action propulsive de telle ou telle organisation de la motricité qui déterminera en quelle quantité et à quel rythme ils seront portés au contact des surfaces absorbantes ?

Ce type de recherches, également mis en oeuvre chez le Porc, implique l'association des techniques d'étude de la motricité et du transit digestif. Les observations réalisées ne sont pas exemptes de surprises, chez le

Porc comme pour d'autres espèces. On peut ainsi constater (figure 2) que l'absence de motricité correspond bien à une absence de tout déplacement de contenu, qu'une motricité irrégulière constituée d'un mélange de contractions d'intensité variable et d'ondes péristaltiques rapides produit un déplacement de volumes irréguliers de contenus, mais aussi que la motricité régulière au cours de laquelle l'intestin fournit le travail le plus intense ne s'exerce sur aucun contenu. Il semble pourtant que cette activité régulière qui migre lentement au long de l'intestin et reparaît de façon cyclique (LAPLACE et GERMAIN, 1976) joue un rôle important à l'égard du temps de passage des contenus digestifs. Il se pourrait aussi qu'elle ait un rôle essentiel à l'égard des processus d'absorption. On conçoit ainsi l'intérêt de l'exploration des phénomènes moteurs pour eux-mêmes, si leur fonction n'est pas seulement de pousser des aliments.

FIGURE 2

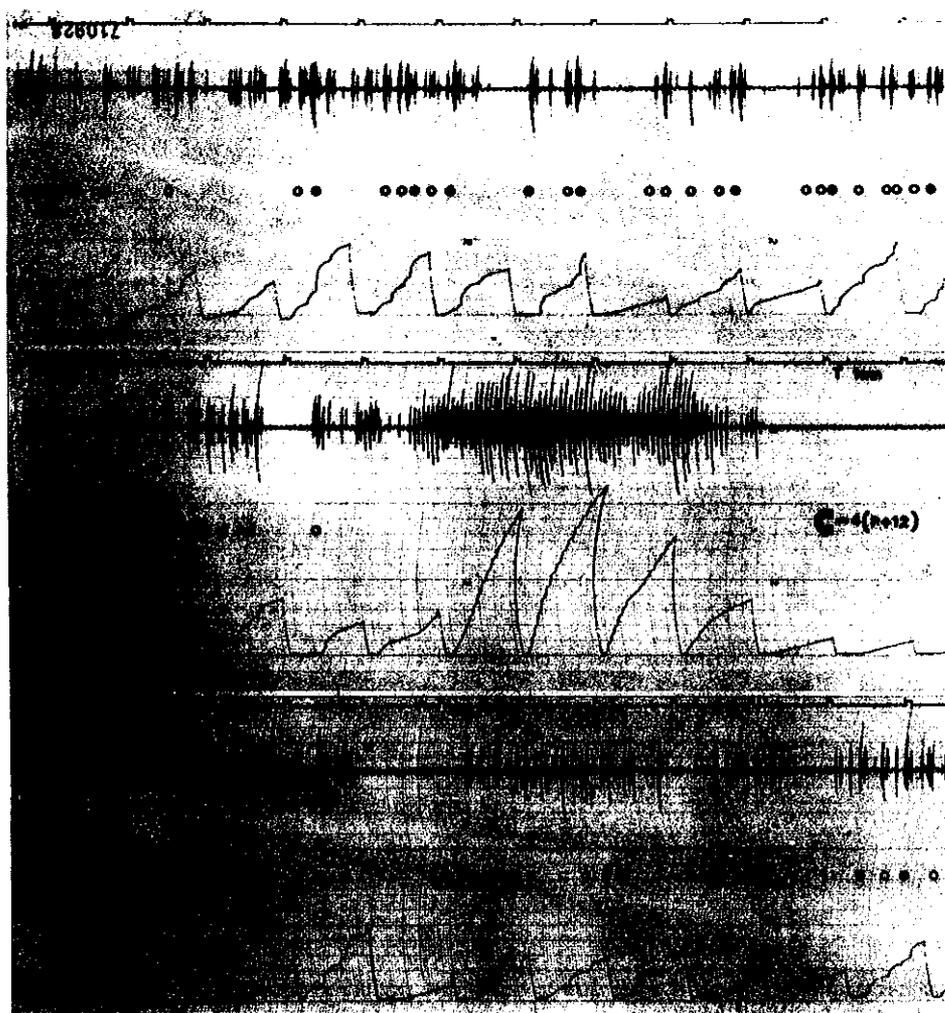
ORGANISATION DES ACTIVITES RAPIDES INTESTINALES ET TRANSIT DIGESTIF CHEZ LE PORC
(d'après LAPLACE et GERMAIN, 1976).

Illustration du déplacement des digesta, tels qu'ils sont collectés au niveau d'une fistule duodénale proximale à 12 cm en aval du pylore :

- jets d'un volume inférieur à 10 ml.
- jets d'un volume compris entre 10 et 30 ml.

Chaque bande de tracé comporte de bas en haut : la base de temps de 1 mn, l'électromyogramme duodénal dérivé 4 cm en amont de la fistule, et ce même enregistrement après intégration selon le principe illustré par la figure 1.

Les jets de contenu surviennent de façon irrégulière en présence d'une activité dispersée (tracés supérieur et inférieur). Durant les 4 mn de déroulement d'une activité régulière, aucun mouvement de contenu n'est observé. Il en est de même lors de l'épisode de silence moteur qui lui fait suite (extrémité droite du tracé médian).



3.2.2. Transit

3.2.2.1. Difficultés et précautions méthodologiques

Aborder l'étude du déplacement et de la transformation biochimique subis par les contenus digestifs au long de leur parcours suppose plus que la mesure élémentaire d'un temps de rétention entre l'ingestion et la défécation ou la mesure de la digestibilité globale d'un aliment. Il est nécessaire d'isoler les phénomènes inhérents à chaque compartiment digestif, donc de pouvoir recueillir les contenus digestifs en tout point sans introduire de perturbation de la fonction normale.

Cet objectif suppose la création de voies d'accès artificielles à la lumière digestive par fistulation (LAPLACE et TOMASSONE, 1970) avec des techniques chirurgicales et des canules adaptées à l'espèce (figure 3). Cependant la région terminale de l'intestin grêle reste un site au niveau duquel la présence de canules réentrantes induit un véritable blocage physiologique (LAPLACE et BORGIDA, 1976) par le jeu des réflexes normaux (réflexe intestino-iléo-caecal). Ce problème, qui n'a pas à ce jour reçu de solution satisfaisante, devra pourtant être résolu afin que puisse être correctement évaluée la digestibilité dans l'intestin grêle.

FIGURE 3

FISTULATION DUODENALE PAR VOIE TRANS THORACIQUE EXTRAPLEURALE CHEZ LE PORC

Animal de 80 kg porteur d'une fistule réentrante du duodénum proximal réalisée selon la technique de LAPLACE et TOMASSONE (1970). Cartouche droit : canules réalisées au laboratoire en silicone médical habillé de tissu à usage chirurgical ; cartouche gauche : localisation de la fistulation par rapport au cercle de l'hypochondre dessiné en noir sur la peau (canules mises en place après ablation de 2 côtes).



Ce cas particulier montre aussi que la technique pourtant classique, de fistulation digestive n'est pas d'une totale innocuité. Les travaux réalisés pour en définir les exactes limites de validité soulignent ce fait, même pour des territoires au niveau desquels les canules sont cliniquement très bien supportées. De surcroît les diverses

manoeuvres nécessaires comportent un risque important de perturbation des phénomènes normaux si la restitution des contenus après échantillonnage n'est pas fidèlement calquée sur leur émission à la canule proximale. Enfin la fidélité de l'échantillonnage d'un contenu digestif généralement fort hétérogène et qui ne peut être accumulé sur de longs intervalles de temps est difficile à obtenir. La conjonction de ces 2 problèmes a donc nécessité le développement d'une machinerie complexe assurant, par une automatisation partielle, la fidélité des manoeuvres de collecte et restitution en même temps qu'une très bonne représentativité de l'échantillonnage (BORGIDA et LAPLACE, 1977a). En complément de cette méthodologie a été recherchée une forme de modélisation mathématique des courbes d'évacuation gastrique permettant en dernier ressort de tester par une analyse de variance les principaux facteurs déterminants de la courbe susceptibles d'être affectés par la composition de l'aliment.

3.2.2.2. Objectifs des études de transit

Toutes ces difficultés méthodologiques ont été affrontées non seulement afin de rendre possible la détermination par différences successives de la digestibilité dans les principaux segments consécutifs du tube digestif, mais aussi pour tenter d'aborder directement l'étude de quelques interrelations fonctionnelles. Il devient en effet possible d'évaluer *in situ* la digestion enzymatique des matériaux alimentaires et sa progression au cours du transit. De façon conjuguée, il devient aussi possible d'évaluer, pour tel ou tel constituant alimentaire, ce qui disparaît de la lumière digestive en un temps donné et de le comparer à ce qui apparaît dans le sang efférent de la veine porte pour apprécier quantitativement les transformations survenant au cours du franchissement de la paroi digestive et éventuellement la ponction effectuée au passage par celle-ci pour ses propres besoins.

3.3. Quelques acquisitions récentes

3.3.1. Données fondamentales et organisation de la motricité chez le Porc

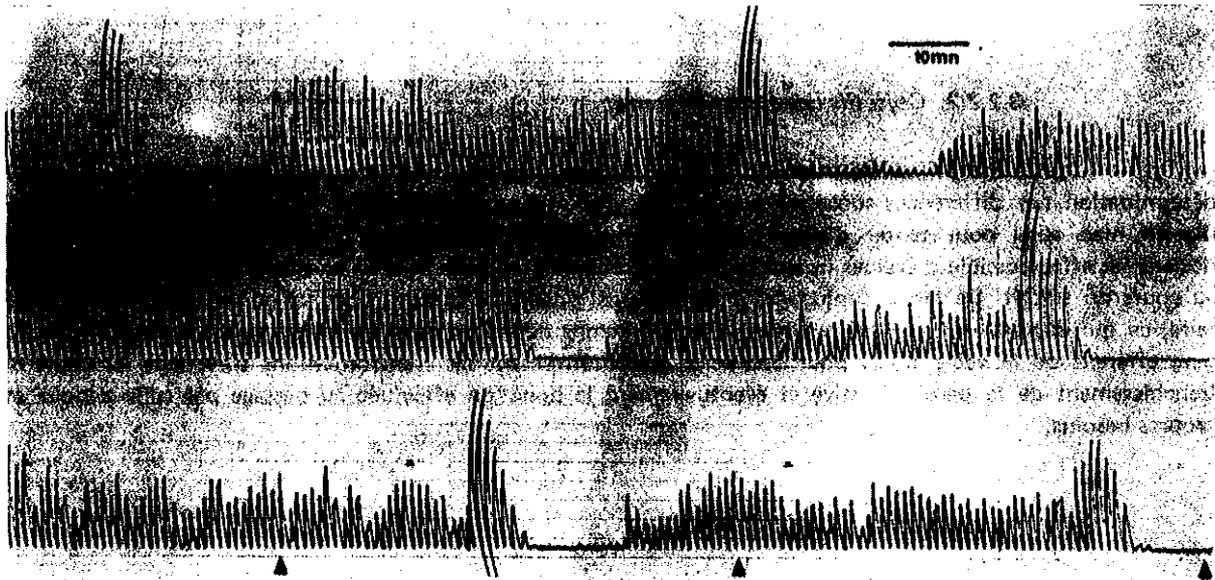
La première étape des travaux réalisés a consisté en l'identification des diverses formes d'activité électrique de l'estomac et de l'intestin grêle du Porc (LAPLACE, 1972, 1974), comparativement aux données disponibles dans d'autres espèces. L'activité électrique issue de la couche musculaire longitudinale est d'une immuabilité remarquable pour chaque site qu'elle caractérise : les variations lentes de potentiel qui la constituent sont rythmiques (4 fois par mn sur l'estomac, 18 fois sur le duodénum, 11 fois sur l'iléon) mais ne correspondent à aucune motricité ; elles sont un véritable métronome, déterminant la fréquence maximum d'apparition des contractions, dont la propagation régit aussi le déplacement. Les contractions du viscère correspondent aux activités électriques issues de la couche musculaire circulaire, dites activités rapides. C'est le couplage des 2 couches musculaires et la coordination de leurs activités qui autorisent une motricité efficace.

Ces caractéristiques spécifiques, quoiqu'identiques dans leurs principes fondamentaux à ce qui était connu pour d'autres espèces, étant établies, c'est donc l'organisation spatio-temporelle des activités rapides traduisant de véritables contractions qui doit être précisée pour des conditions standard. La mise en oeuvre des techniques spécialement développées a permis la description (LAPLACE et GERMAIN, 1976), d'une séquence de phénomènes, de récurrence cyclique à intervalles de 70 mn environ au niveau du duodénum et qui fait l'objet d'une lente translation au long de l'intestin grêle. Cette séquence est constituée d'une phase de repos d'environ 10 mn, puis d'une période d'activité motrice irrégulière (55 mn) et enfin d'un épisode de segmentation rythmique (5 mn). Ces trois types d'activités, dont a été antérieurement indiquée la signification à l'égard du transit des matériaux alimentaires, surviennent consécutivement (figure 4) et leur succession se répète indéfiniment (environ 20 fois par 24 h sur le duodénum). Le déplacement de chacune de ces séquences nées sur le duodénum se fait à une vitesse décroissante de 50 cm/mn (duodénum) à 5 cm/mn (iléon), soit à un rythme moyen de 11 cm/mn, et se poursuit dans 60 p. 100 des cas au moins jusqu'à la jonction iléo-caecale.

FIGURE 4

ORGANISATION DE LA MOTRICITE DE L'INTESTIN GRELE DU PORC
(d'après LAPLACE et GERMAIN, 1976)

Enregistrement à vitesse lente de la motricité duodénale (à 20cm en aval du pylore) sous forme quantifiée (intégration linéaire par unité de temps de 1 mn). La hauteur de chaque pic est proportionnelle au travail de la musculature intestinale. On constate la régularité de la séquence d'organisation : 1, quiescence - 2, activité dispersée - 3, activité régulière. Chaque tracé est extrait d'un nycthémeré différent, dans les trois cas entre 2 h.30 et 5 h. du matin.



3.3.2. Influence du régime

Par rapport à ces données de référence obtenues lors d'ingestion d'un aliment standard à 35 p. 100 d'orge, 15 p. 100 de blé et 15 p. 100 de maïs, la consommation d'un régime constitué pour 70 p. 100 d'amidon de maïs purifié induit des modifications très nettes. Si 75 p. 100 des séquences migrent jusqu'à la jonction iléo-caecale, leur rythme de franchissement de l'intestin grêle est environ 33 p. 100 plus lent que pour le régime standard. Il leur faut ainsi près de 40 mn de plus pour effectuer le même parcours et cette particularité paraît corrélative d'un ralentissement du passage des matériaux alimentaires. Parallèlement l'intensité du travail moteur de l'intestin est très affaiblie, surtout dans sa portion terminale, en raison de la très haute digestibilité d'un régime purifié ne laissant à l'intestin grêle que peu de résidus non digestibles à transférer au territoire caeco-colique.

L'ingestion de grandes quantités de lactose conduit à un effet beaucoup plus spectaculaire, véritable dislocation de l'activité intestinale. En effet les séquences de phénomènes sont maintenues en région proximale, mais elles s'effacent rapidement au cours de leur migration qui est par ailleurs excessivement lente. Toute séquence organisée peut ainsi être absente pendant 12 h au niveau distal. Dans tous les cas, la restauration d'une activité subnormale correspond au développement d'une certaine hypermotilité caeco-colique et précède l'apparition de la diarrhée. Cette influence particulière du lactose sur l'activité motrice de l'intestin grêle n'est peut être pas étrangère à la genèse des perturbations biochimiques du contenu caeco-colique, responsables directes de la diarrhée. Il reste donc à en préciser la signification physiopathologique.

3.3.3. Evacuation gastrique et technologie de l'amidon de pomme de terre

En ce qui concerne le transit digestif, une application limitée à la digestion de l'amidon de pomme de terre (BORGIDA et LAPLACE, 1977b) a servi de test aux diverses techniques et méthodologies élaborées depuis quelques années dans le but d'atteindre une exploration à la fois quantitative et qualitative des mouvements des contenus et de leur transformation biochimique. Il apparaît que l'évacuation gastrique de la seule matière sèche est, en 7 h. après un repas, supérieure de 40 p. 100 lorsque le régime incorpore une fécule de pomme de terre soumise à un traitement thermique par extrusion par rapport à une fécule de pomme de terre

crue. On constate ainsi (figure 5) que le repas à base de féculé extrudée est évacué selon un rythme régulier (volumes émis) avec une régulation rapide relativement fine par alternance d'émissions gastriques riches ou pauvres en matière sèche. A l'inverse, le régime à base de féculé crue fait l'objet d'une évacuation massive incontrôlée durant la première heure, suivie d'un véritable blocage reflétant la surcharge de l'intestin grêle par une masse alimentaire relativement peu digestible et dont les sous-produits d'hydrolyse trop longs à apparaître et en quantité trop faible n'ont pu stimuler à temps les récepteurs duodénaux à partir desquels s'instaure normalement la régulation par rétroaction.

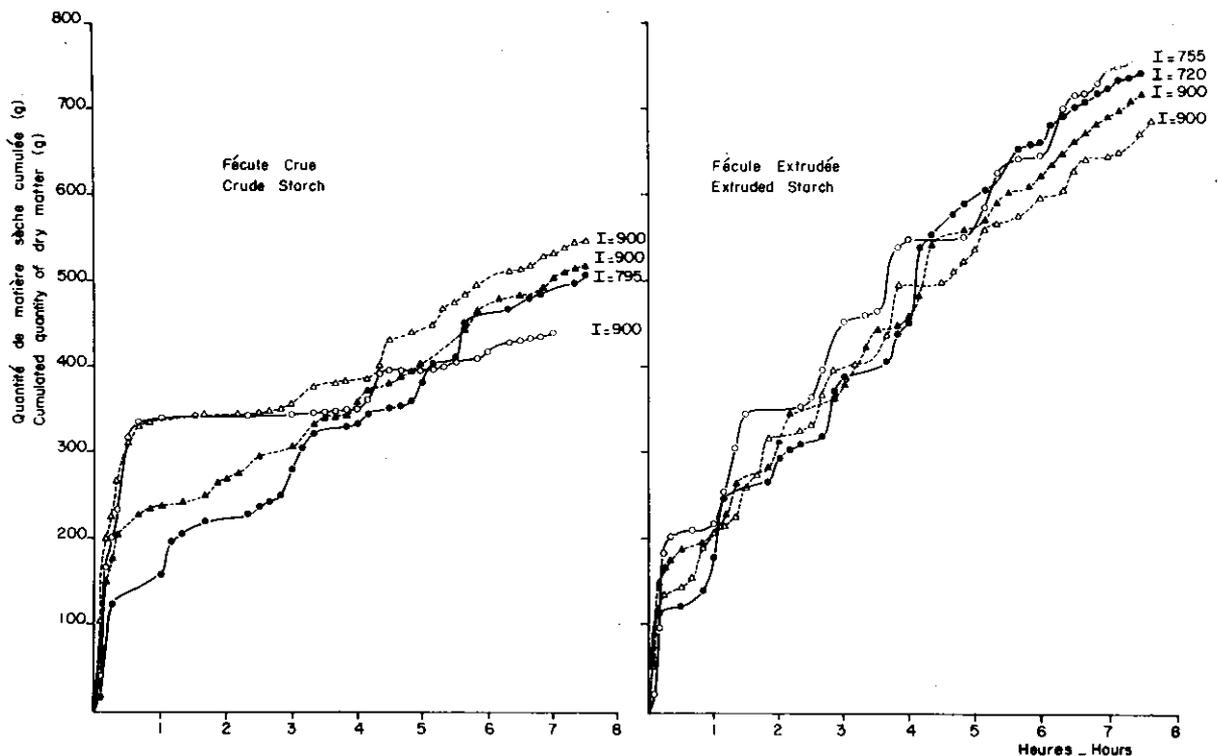
FIGURE 5

DIGESTION DE L'AMIDON DE POMME DE TERRE
(d'après BORGIDA et LAPLACE, 1977, b)

Evacuation gastro duodénale comparée de la matière sèche au cours des 8 heures consécutives à l'ingestion d'un aliment semi-synthétique comportant (en plus de 22,5 p. cent d'amidon de maïs) soit 50 p. cent de féculé de pomme de terre crue, soit 50 p. cent de féculé de pomme de terre extrudée à 190°C.

I : quantité de matière sèche ingérée au cours du repas d'essai considéré.

On constate l'évacuation globalement beaucoup plus rapide (40 p. cent de plus en 7 h.) lorsque la féculé a subi un traitement thermique.



Cet effet d'une intensité remarquable paraît suffisant, par la dissociation des apports alimentaires énergétiques et azotés lors de la digestion du régime amidon de pomme de terre crue, pour rendre compte des effets néfastes de celui-ci sur le bilan nutritionnel. S'agissant dans cette expérimentation d'une féculé purifiée, le rôle d'un hypothétique alcaloïde ne saurait être évoqué. En somme ces résultats suggèrent l'importance probable de perturbations digestives fonctionnelles à l'égard du bilan nutritionnel.

3.3.4. Perspectives scientifiques et pratiques

Les quelques exemples précis qui viennent d'être fournis montrent que l'élaboration de techniques adaptées au Porc, poursuivie depuis plusieurs années, et l'établissement des bases d'information nécessaires, ont atteint leur objectif d'efficacité : au plan scientifique, il est désormais possible d'explorer dans des conditions satisfaisantes les fonctions motrices du tube digestif, les mécanismes de contrôle qui en assurent la régulation, et les interrelations avec les phénomènes sécrétoires et d'absorption. Mais on voit aussi que ces travaux permettent

à chaque étape de préciser l'origine éventuellement fonctionnelle de troubles particuliers, d'étiologie mal précisée, rencontrés dans la pratique avec tel ou tel aliment. En fait chaque situation expérimentale, choisie en raison d'un intérêt pratique, constitue un moyen nouveau d'explorer les phénomènes physiologiques. Cette interaction constante pourrait être appliquée en particulier dans un proche avenir au porcelet dans le cadre d'une étude conjointe de l'ontogénèse de l'organisation de la motricité et de la pathologie digestive du porcelet au sevrage en relation avec l'alimentation de sevrage précoce.

Il ne s'agit là encore que d'un exemple mais, dans l'ensemble, l'orientation des travaux tend à répondre aux deux questions clefs : comment l'intestin ajuste-t-il son travail de façon coordonnée (motricité, sécrétions, absorption) à la quantité et à la qualité des matériaux alimentaires qu'il contient ? Que faut-il ne pas faire pour préserver cette exceptionnelle faculté ?

4 - PHYSIOLOGIE DES SECRETIONS DIGESTIVES (T. CORRING, A.M. GUEUGNEAU et al., (1))

4.1. Orientations de recherches

Les constituants du régime ingéré par l'animal subissent au cours de leur déplacement le long du tractus digestif l'action séquentielle d'un ensemble de sécrétions digestives endogènes, et au niveau distal celle de la microflore intestinale. Il s'ensuit une transformation progressive des molécules chimiques complexes telles que les protéines, glucides et triglycérides en éléments simples tels que les acides aminés, glucose et acides gras qui seront alors assimilables par l'organisme.

Les travaux effectués sur la physiologie digestive, tant en France qu'à l'étranger, sont nombreux. Cependant, il est à noter qu'à quelques exceptions près (équipes de Reading, G.B. : Dr. BRAUDE et de Jablonna, Pologne : Dr. BURACEWSKI), les différentes sécrétions digestives sont étudiées indépendamment de leur véritable rôle : transformer par voie chimique ou enzymatique les composants alimentaires. Ce sont principalement des équipes médicales (INSERM) qui recherchent une réponse à des injections d'une dose plus ou moins physiologique de telle ou telle hormone, ou à une excitation nerveuse par exemple. Les recherches effectuées au Laboratoire de Physiologie de la Nutrition de l'I.N.R.A. ont eu, au contraire, comme principal but de respecter la relation qui existe entre ces sécrétions et la nutrition de l'animal.

Un premier aspect de ces recherches concerne la nécessité d'étudier la physiologie de base d'une sécrétion dans des conditions nutritionnelles bien définies (régime de composition déterminée, fréquence des repas, etc...). Un second aspect concerne l'effet d'une modification des différents facteurs nutritionnels sur la physiologie de la sécrétion et c'est ce second aspect qui sera développé ici.

4.2. Etude de la sécrétion exocrine pancréatique du Porc

Au cours de ces huit dernières années, un ensemble important de travaux a porté essentiellement sur l'étude de la sécrétion du pancréas exocrine. La sécrétion pancréatique est la plus importante, par son action, de toutes les sécrétions digestives. Elle possède, comparée aux autres, un équipement enzymatique riche et surtout complet. En effet le suc pancréatique déverse dans la lumière duodénale des enzymes protéolytiques (notamment la chymotrypsine, la trypsine et les carboxypeptidases A et B), une enzyme amylolytique (I^{α} amylase) et une enzyme lipolytique (la lipase). Ces enzymes vont respectivement hydrolyser les protéines, glucides et lipides du régime. Il faut noter que l'action des enzymes protéolytiques est primordiale dans la chaîne des transformations biochimiques puisqu'il a été démontré chez le porc, que l'absence de suc pancréatique dans la lumière intestinale diminue fortement la digestibilité (CORRING et BOURDON, 1976, 1977) et l'absorption de l'azote (RERAT et al., 1977 a).

Parmi les travaux effectués sur la sécrétion pancréatique du Porc, il faut distinguer entre autres les études menées chez le jeune animal en cours de sevrage et celles entreprises chez l'animal après sevrage.

(1) ROGER A., FREDOU G., VAN HECKE A.

4.2.1. Etude de la sécrétion pancréatique et relation avec l'alimentation avant sevrage

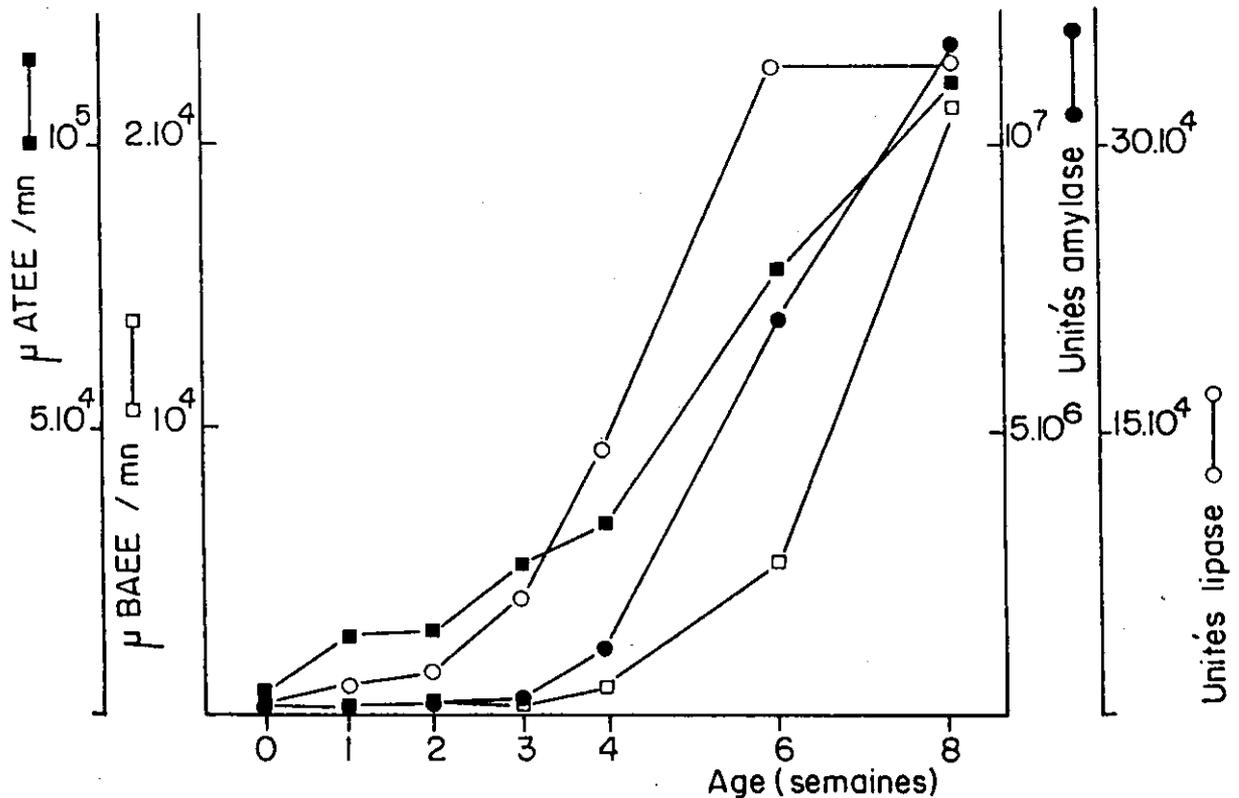
Le sevrage du porc a lieu traditionnellement à l'âge de 8 semaines. Au cours de cette période post-natale, l'alimentation du jeune animal passe progressivement du régime lacté à un régime diversifié dans ses composants. Pour des raisons d'ordre économique, l'éleveur a tendance à raccourcir la période de lactation pour accroître le nombre de porcelets produits par truie et par an en augmentant la fréquence des mises-bas. La principale question est alors la suivante : peut-on précocement et brutalement arrêter l'alimentation lactée du jeune animal et nourrir ce dernier avec un aliment complexe renfermant des constituants d'origine différente ou même des principes nouveaux comme l'amidon. Dans ce cas, l'animal et principalement son potentiel enzymatique digestif, sont-ils capables de s'adapter à une telle modification ?

Une étude effectuée chez le porcelet (CORRING et al., 1977) a permis de mettre en évidence deux points qui paraissent importants dans l'évolution de l'équipement enzymatique pancréatique, de la naissance à l'âge de 8 semaines (figure 6). En premier lieu, le niveau des enzymes considérées : protéolytiques (chymotrypsine et trypsine) amylolytique (amylase) et lipolytique (lipase) est très faible de la naissance à l'âge de 3-4 semaines. Il augmente très fortement par la suite et atteint à l'âge de 6 semaines les valeurs observées chez l'adulte. Cette évolution de la sécrétion pancréatique exocrine se retrouve chez d'autres espèces telles que le lapin (LEBAS et al., 1971) et apparaît indépendante de la modification du régime alimentaire due au sevrage progressif (CORRING et al., 1972). Il semble exister chez le jeune animal un âge physiologique à partir duquel la fonction pancréatique est stimulée. Divers travaux réalisés dans des laboratoires étrangers et français (PROCHAZKA et al., 1964 ; COURTOT, 1972) montrent que cette stimulation serait d'origine endogène et vraisemblablement le fait de la mise en place d'un équilibre hormonal.

FIGURE 6

ACTIVITES ENZYMATIQUES TOTALES DU PANCREAS DU PORC, DE LA NAISSANCE AU SEVRAGE

■ chymotrypsine □ trypsine
● amylase ○ lipase



Il apparaît donc que l'équipement enzymatique pancréatique ne peut permettre au porcelet, avant l'âge de 3-4 semaines, d'utiliser un aliment complexe à base d'amidon. Par ailleurs, avant cet âge la nature et la composition du régime n'ont aucun effet sur l'évolution des enzymes pancréatiques. La mise au point d'une technique de sevrage précoce doit tenir compte de ces données physiologiques. On peut s'interroger sur la possibilité d'agir sur le développement enzymatique du pancréas exocrine et d'obtenir précocement une stimulation de sa fonction digestive. Il semble, d'après les données bibliographiques que seule une stimulation hormonale (hydrocortisone, cortisone, prédnisolone...) puisse entraîner cette stimulation. Mais on ignore tout des effets secondaires d'une telle méthode. Peut-on penser à remplacer dans un aliment de sevrage précoce tout ou partie des éléments complexes par leurs produits d'hydrolyse ? Est-ce financièrement envisageable ?

Par contre, à partir de l'âge de 3-4 semaines, l'équipement enzymatique pancréatique devient potentiellement important et on est en droit de s'interroger sur l'adaptation possible de l'animal à son régime alimentaire. C'est pour répondre à une telle question qu'ont été initiés les travaux suivants effectués sur l'animal après sevrage.

4.2.2. Adaptation de la sécrétion pancréatique à la composition du régime alimentaire après sevrage

Après sevrage, l'animal est appelé à subir des changements dans son régime. De telles modifications sont nécessaires en fonction des besoins variant avec le stade physiologique. Elles sont également nécessaires en fonction de contingences économiques, notamment du prix élevé des protéines d'origine animale, ce qui entraîne des recherches sur l'utilisation de protéines d'origine végétale. On peut se demander si l'équipement enzymatique digestif peut s'adapter à de telles modifications pour assurer à l'organisme les éléments indispensables à son développement.

On a réalisé sur le porc en croissance un ensemble de travaux qui visaient à décrire l'évolution de la sécrétion pancréatique exocrine en réponse à une modification du régime alimentaire. Dans ce but une technique de fistulation permanente du pancréas exocrine a été mise au point et son application testée lors de l'étude du rythme nyctéméral de la sécrétion pancréatique (CORRING et al., 1972). Cette technique consiste à placer un cathéter directement dans le canal pancréatique de façon à recueillir en permanence et en totalité la sécrétion du pancréas, et un cathéter dans le duodénum de façon à retourner à l'animal le suc dans lequel ont été déterminées les activités enzymatiques. Les animaux ainsi fistulés sont utilisables sur une période moyenne de 30 jours.

Grâce à cette technique, nous avons pu montrer (CORRING et SAUCIER, 1972 ; CORRING, 1975) que le niveau des enzymes protéolytiques dans le suc pancréatique recueilli s'élève quand la teneur en protéines du régime augmente (figure 7). De même, les niveaux en amylase et lipase augmentent lorsque les régimes sont respectivement enrichis en glucides et lipides (figure 8). La réponse du pancréas se produit en moyenne 48 heures après la modification du régime et l'adaptation au nouveau régime est complète 5 à 7 jours après. La sécrétion exocrine du pancréas apparaît donc étroitement liée à l'alimentation et varie lorsqu'on modifie les conditions nutritionnelles, du moins après sevrage de l'animal. Ceci est un exemple d'une sécrétion digestive qui s'adapte à une telle modification et qui permet à l'animal de pouvoir très rapidement utiliser de nouvelles sources alimentaires.

(voir figures 7 et 8, page suivante)

4.2.3. Etude d'un mécanisme d'autorégulation de la sécrétion pancréatique du Porc

Il apparaît (CORRING, 1974) que lorsqu'on dérive le suc pancréatique de la lumière intestinale, la sécrétion du pancréas est stimulée tant au niveau du volume qu'à celui des enzymes. Le retour du suc dans le duodénum inhibe la sécrétion ainsi stimulée et nous avons démontré que les enzymes étaient responsables de ce phénomène de régulation par rétroaction négative (figure 9, page suivante). Elles agissent sur la sécrétion en l'inhibant, selon des mécanismes en cours d'étude. Tout blocage de cette action, sous l'effet d'un inhibiteur trypsique par exemple (présent dans les fèves, tourteau de soja cru, certaines céréales), stimule la sécrétion du pancréas. Or, on sait que l'inhibiteur trypsique dans l'alimentation animale est un facteur inhibant partiellement la croissance. Le mécanisme décrit permet d'expliquer que la présence de cet inhibiteur favorise l'excrétion d'azote dans les fèces d'une part en augmentant la quantité d'azote endogène excrété et d'autre part en diminuant les possibilités d'hydrolyse de la protéine alimentaire par blocage des enzymes protéolytiques. Il faut noter également que, comme pour un certain nombre des études faites dans ce Laboratoire, la description de ce mécanisme de régulation du pancréas peut avoir une application médicale immédiate. En effet dans les cas d'insuffisance

FIGURE 7
ADAPTATION DE LA SECRETION PANCREATIQUE AUX PROTEINES ALIMENTAIRES, CHEZ LE PORC.
ACTIVITES ENZYMATIQUES SPECIFIQUES ET PROTEINES TOTALES PAR ML DE SUC PANCREATIQUE.
MOYENNES PAR 24 HEURES.

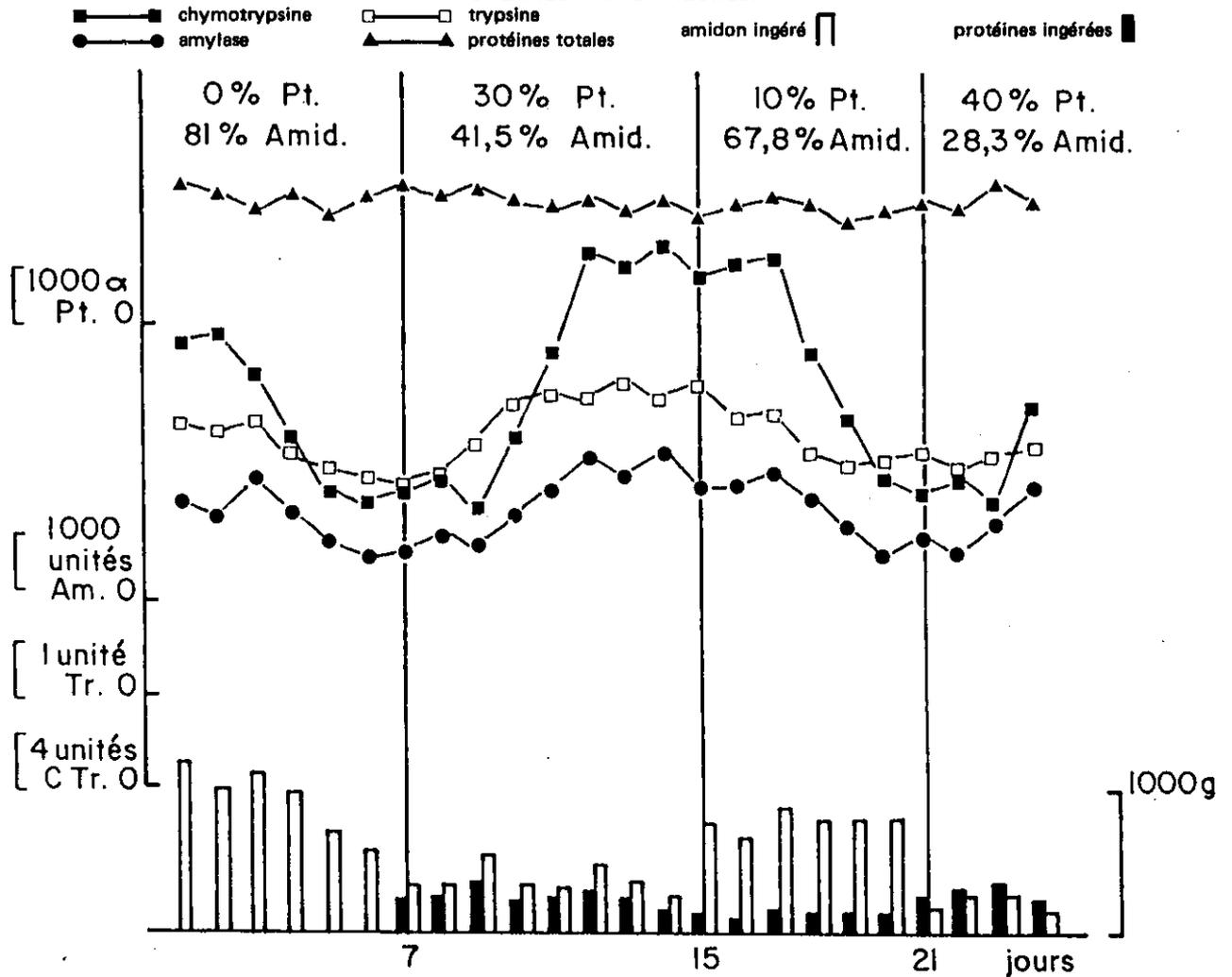


FIGURE 8
ADAPTATION DE LA SECRETION PANCREATIQUE AUX GLUCIDES ET LIPIDES ALIMENTAIRES CHEZ LE PORC.
ACTIVITES ENZYMATIQUES SPECIFIQUES ET PROTEINES TOTALES PAR ML DE SUC PANCREATIQUE.
MOYENNES PAR 24 HEURES

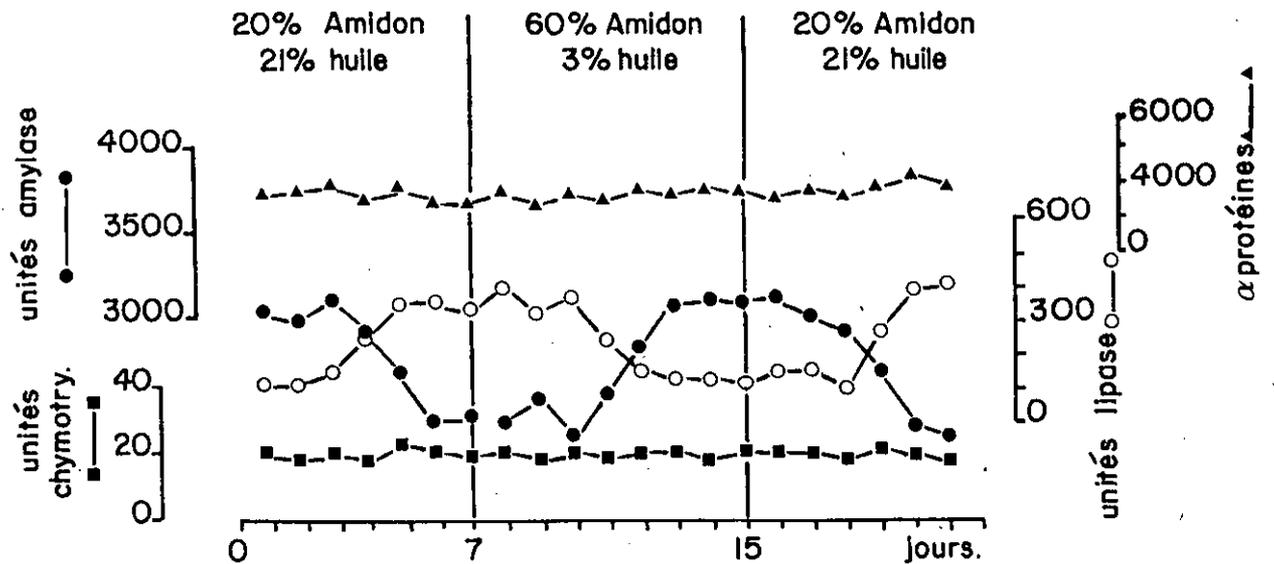
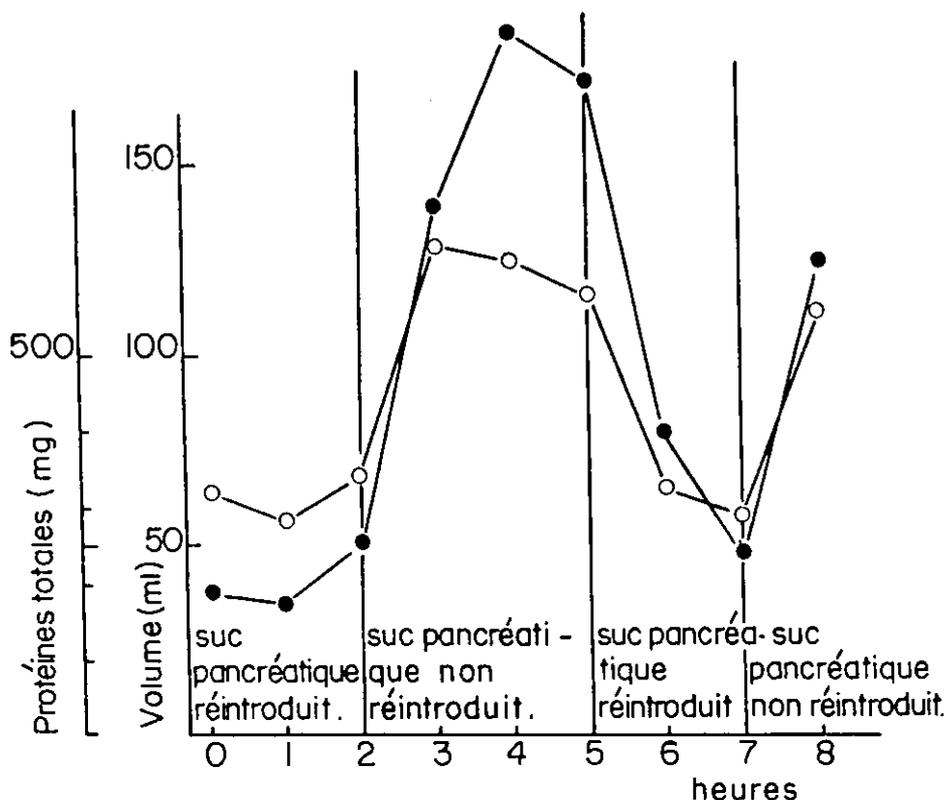


FIGURE 9
REGULATION DE LA SECRETION PANCREATIQUE DU PORC PAR RETROACTION NEGATIVE.



enzymatique pancréatique chez l'homme, la thérapeutique consiste à compenser le déficit par des enzymes d'origine diverse ingérées par le patient. N'y a-t-il pas alors risque d'inhibition complète de la sécrétion pancréatique par utilisation d'un tel traitement ?

Les exemples qui ont été donnés illustrent l'impact que peuvent avoir les études d'enzymologie sur les possibilités d'amélioration de la production animale générale et porcine en particulier. Ces travaux ne peuvent être limités à l'observation de phénomènes physiologiques. Ils sont actuellement poursuivis dans le but de préciser et connaître la nature des mécanismes intimes de la sécrétion pancréatique, (rôle des produits de la digestion, régulation, etc...). La connaissance de ces mécanismes devrait conduire à contrôler et orienter l'action digestive de cette sécrétion en fonction des besoins de l'animal. Par ailleurs, il faut également signaler ici que l'étude d'autres sécrétions digestives, telles que les sécrétions salivaires et biliaires a été récemment abordée. L'aspect descriptif de la physiologie de ces sécrétions est en cours d'étude, et comme pour la sécrétion du pancréas exocrine des travaux seront effectués pour préciser l'effet de différents facteurs nutritionnels.

5 - ABSORPTION DES NUTRIMENTS (A. RERAT, P. VAISSADE, P. VAUGELADE et al. (1))

5.1. But des études réalisées

Les études sur l'absorption des nutriments n'ont pas qu'un intérêt théorique. Elles doivent permettre d'apprécier quelles sont les quantités de nutriments mis à la disposition de l'organisme au cours de la digestion en précisant en outre le déroulement de ce phénomène. Or les méthodes utilisées jusqu'à présent sont basées sur la technique de digestibilité qui permet de mesurer les quantités disparues entre les extrémités orale et aborale du tube digestif. Ces méthodes sont insuffisantes tant au plan quantitatif qu'au point de vue de la cinétique de l'absorption.

(1) ROGER A., FREDOU G., VAN HECKE A.

- Au plan quantitatif, les différences ingéré-fèces ne rendent pas complètement compte des quantités apparues dans l'organisme. En effet, la disparition d'un principe alimentaire au cours de son transit ne signifie pas forcément qu'il ait été absorbé, et ne préjuge nullement de la forme sous laquelle il est susceptible d'apparaître dans l'organisme. Ce principe peut être décomposé ou détruit dans le tube digestif sous l'action de la microflore ; il peut être métabolisé par les cellules de la paroi digestive au cours de son absorption ; il peut être retenu dans cette même paroi. D'autres principes peuvent apparaître, apportés par les sécrétions digestives, ou synthétisés par les microorganismes. A titre d'exemple, il ressort d'un ensemble de travaux canadiens et polonais (revue de RERAT, 1977b) réalisés à l'aide de canules permanentes de l'iléum, que dix à vingt p. cent de la matière sèche digestible disparaît dans le gros intestin. Dans le cas des glucides un certain nombre d'éléments permettent de penser que les nutriments absorbés sont les acides gras volatils utilisables en majeure partie au plan énergétique par les tissus ; par contre, dans le cas des protéines, notre ignorance est complète, et on présume que cette disparition correspond essentiellement à l'apparition d'ammoniaque dans l'organisme, pratiquement inutile au plan de la synthèse protéique. A souligner que l'on constate parfois dans les fèces l'apparition de certains acides aminés fixés dans les protéines microbiennes. Ces faits signifient qu'au moins pour les protéines, la technique classique de digestibilité surestime généralement dans des proportions non négligeables les quantités de principes nutritifs mis à la disposition de l'organisme, cette surestimation étant en outre variable selon la composition du reste du régime et en particulier selon l'origine des glucides.

- Au plan chronologique, l'arrivée simultanée de l'ensemble des acides aminés sur les lieux de la synthèse protéique paraît nécessaire si l'on veut obtenir le meilleur rendement alimentaire (GEIGER, 1950) ; la fourniture synchrone d'énergie paraît également nécessaire (CUTHBERTSON et MUNRO, 1939). On peut rappeler à ce sujet une expérience rapportée aux Journées de la Recherche Porcine (RERAT et BOURDON, 1975) montrant que l'addition discontinue de lysine, une fois par jour, à un régime qui en est déficient, se révèle insuffisante pour compenser le retard de croissance lié au déficit, contrairement à ce qui se passe lorsque la même dose est répartie sur les deux repas quotidiens. Ce phénomène est lié à l'absence de mise en réserve des acides aminés et notamment de lysine. On conçoit ainsi que l'étude de la cinétique de l'absorption des nutriments est nécessaire pour comprendre les variations de la valeur nutritive des aliments et notamment des protéines en fonction de la "disponibilité" (1) des nutriments qu'ils contiennent, et de leur absorption plus ou moins rapide, et éventuellement pour prendre les mesures destinées à prévenir ces phénomènes.

Tels sont les motifs qui nous ont incité à mettre au point une technique de mesure directe de l'absorption, rendant compte à la fois des quantités de nutriments apparus dans l'organisme, de leur nature, et de leur cinétique d'apparition.

5.2. Principe et modalités de la méthode

La méthode utilisée (RERAT, 1971b, 1977a) consiste à quantifier l'enrichissement en divers nutriments (sucres, acides aminés, etc...) du sang efférent intestinal par la mesure simultanée des différences porto-artérielle de concentration ($C_p - C_a$) et du débit D de sang dans la veine porte. Les quantités absorbées q durant la période d'étude (dt) sont dès lors fournies par la formule :

$$q = (C_p - C_a) D dt$$

Cette mesure concerne seulement l'absorption apparente ; en effet, certains nutriments en provenance de la lumière intestinale ou du sang artériel peuvent être métabolisés ou catabolisés dans la paroi digestive ; pour un principe ingéré, le bilan d'absorption fourni par cette technique ne permet pas d'apprécier l'importance respective des soustractions ou additions éventuelles dans la paroi. Les données obtenues correspondent en fait à l'excédent d'absorption vis-à-vis du métabolisme tissulaire lorsque la différence porto-artérielle est positive, ou à l'excédent du métabolisme tissulaire vis-à-vis de l'absorption quand la différence porto-artérielle est négative. Par contre, pour un principe non ingéré, elle permet de mesurer sa synthèse apparente par la paroi digestive.

Pour mettre en oeuvre cette méthode, les animaux sont munis d'une sonde électromagnétique pour la mesure du débit sanguin au niveau de la veine porte (RERAT, 1971a) et de deux cathéters introduits de façon permanente dans la veine porte (ARSAC et RERAT, 1962) et dans le tronc brachio-céphalique gauche par voie carotidienne ; il est ainsi possible de procéder chez l'animal éveillé à des prélèvements sanguins indolores, ayant

(1) D'après MAURON (1961), la disponibilité peut être définie comme le pourcentage de cette substance qui est utilisée pour la synthèse protéique quand elle constitue le facteur limitant du régime.

pour origine le système porte hépatique et la circulation artérielle, et de mesurer simultanément le débit de sang dans la veine porte.

Au cours des expériences, les prélèvements sont effectués pendant toute la période périprandiale (de 30 mn avant le repas, jusqu'à 8-12 h après, exceptionnellement 24 h.) soit de façon discontinue, soit de façon continue en reliant directement les canules à un analyseur automatique ; les dosages sont effectués selon des techniques décrites antérieurement (RERAT, 1977a).

5.3. Applications

Cette méthodologie a été utilisée pour tenter de résoudre un certain nombre de problèmes nutritionnels. On ne fera pas état ici de recherches plutôt susceptibles d'intéresser les équipes médicales, telles les études sur la dérivation du suc pancréatique et son influence sur la digestion des glucides et des protéines, études qui permettent de situer le rôle du pancréas exocrine dans l'ensemble digestif (RERAT et al., 1977a). On examinera plutôt les recherches pouvant trouver une application zootechnique à moyen terme : il faut ainsi signaler celles qui concernent la nature et la quantité d'azote endogène recyclé dans le tube digestif, la cinétique relative d'absorption des acides aminés provenant de la digestion de diverses protéines ou d'acides aminés synthétiques ajoutés au régime pour le rééquilibrer, et la cinétique de digestion de glucides de diverses origines.

5.3.1. Quantité et nature de l'azote endogène recyclé au niveau du tube digestif au cours de la digestion (RERAT, 1973 ; RERAT et al., 1977b).

Les contenus du tube digestif sont formés non seulement des résidus non absorbés des aliments ingérés, mais également de nombreux produits d'origine endogène (cf. chapitre 2) qui viennent diluer de façon plus ou moins marquée les résidus exogènes. Au plan nutritionnel, divers problèmes concernent l'azote endogène, qui s'étendent de la quantité qui en est sécrétée, et de sa composition, jusqu'à sa susceptibilité à la digestion, et la chronologie de son absorption et de son recyclage. Il existe ainsi de très fortes variations dans l'estimation de cet apport endogène. Chez un porc de 50 kg, cet apport endogène serait d'environ 40 g par jour (ZEBROWSKA et BURACZEWSKA, 1972). Compte tenu des conséquences nutritionnelles de ces variations d'estimation, tant au plan de l'appréciation de la dépense azotée de l'organisme que du rééquilibrage possible de régimes carencés en certains acides aminés (selon NASSET, 1965) par l'apport endogène, il nous est apparu essentiel d'entreprendre une étude destinée à mesurer de façon précise les quantités d'azote endogène entrant dans l'organisme au cours de la digestion, le critère utilisé étant l'absorption apparente des acides aminés après ingestion d'un régime protéoprive.

Dans le tableau 1 sont rapportées les quantités (moyennes cumulées) d'acides aminés totaux apparaissant dans la circulation portale à différents temps après le repas.

TABLEAU 1

CINETIQUE D'APPARITION D'ACIDES AMINES LIBRES DANS LE SANG PORTE
AU COURS DE LA DIGESTION D'UN REGIME PROTEIPRIVE (QUANTITES MOYENNES CUMULEES EN g)

(RERAT et al., 1977b)

Temps après le repas (h)	1	2	3	4	5	6	7
Quantités (g) d'acides aminés libres totaux *	2,03 ± 0,39	4,20 ± 0,67	5,91 ± 0,82	8,04 ± 0,98	10,26 ± 1,11	12,26 ± 1,18	14,88 ± 1,39

* Moyenne sur dix-huit repas

± Ecart-type de la moyenne.

Le tableau 2 fournit les quantités apparentes de chaque acide aminé absorbé pendant la période postprandiale (7 h).

TABEAU 2
QUANTITES MOYENNES CUMULEES D'ACIDES AMINES D'ORIGINE ENDOGENE
APPARUES DANS LA VEINE PORTE AU COURS D'UNE PERIODE POSTPRANDIALE DE 7 h.

(RERAT et al., 1977 a)

Histidine	0,54 ± 0,08	Acide aspartique	0,62 ± 0,15
Lysine	0,80 ± 0,15	Asparagine	0,33 ± 0,14
A.A. aromatiques	0,99 ± 0,22	Proline	0,84 ± 0,25
Leucine	0,86 ± 0,19	Hydroxyproline	0,20 ± 0,03
Isoleucine	0,46 ± 0,10	Sérine	0,49 ± 0,12
A.A. soufrés	0,50 ± 0,09	Acide glutamique	0,87 ± 0,35
Valine	0,62 ± 0,11	Glutamine	0,31 ± 0,11
Thréonine	0,32 ± 0,08	Glycine	1,12 ± 0,22
Arginine	0,39 ± 0,11	Alanine	2,01 ± 0,46
Somme des A.A. indispensables	5,44 ± 0,88	Citrulline	1,21 ± 0,17
Somme des A.A. totaux	14,38 ± 2,07	Ornithine	0,51 ± 0,05
		1 et 3 méthyl-histidines	0,39 ± 0,09
		Somme des A.A. non essentiels	8,87 ± 1,27

Moyenne sur onze repas (± écart-type de la moyenne).

L'apparition des acides aminés pendant une période de 7 h après un repas protéoprive n'est pas négligeable. Sur un plan quantitatif, elle correspond au 1/7ème environ d'un mélange d'acides aminés fourni par un repas "normal", ce pourcentage étant variable pour chaque acide aminé. Bien que la sécrétion d'azote endogène soit probablement moindre en dehors des périodes de pleine digestion, l'absorption journalière de matières azotées endogènes peut être estimée à 40 et 50 g environ chez un porc de 50 kg. Parmi les acides aminés essentiels, les apports les plus larges sont constitués par les acides aminés aromatiques, les plus faibles par la thréonine et l'arginine. En ce qui concerne les acides aminés non essentiels, il faut souligner l'apport considérable d'alanine de glycolle et de citrulline. Il faut insister sur le fait que la quantité mesurée ne représente que l'excédent des acides aminés non retenus au passage pour la reconstitution des tissus de la paroi. Quoi qu'il en soit, cet apport ne saurait compenser le déficit d'un régime déséquilibré : si l'on reprend l'exemple du régime à base de tourteau de sésame pour lequel la supplémentation retardée de lysine n'avait agit que partiellement (RERAT et BOURDON, 1975) c'est une quantité de 0,4 p. cent qui doit être rajoutée au régime (soit 2 à 3 g environ par repas selon le poids de l'animal) et on peut constater que la sécrétion endogène ne permet même pas de combler la moitié du déficit.

5.3.2. Nature et quantité des nutriments apparaissant dans l'organisme au cours de la digestion des protéines.

La nature des produits de la digestion des protéines apparaissant dans l'organisme et leur vitesse d'apparition sont sujettes à discussion, (cf. revue de RERAT et al., 1976). Pour préciser ces notions, des séries d'expériences ont été réalisées chez le porc, à l'aide de régimes naturels complexes (céréales-soja) ou simplifiés (céréale unique : orge ou blé, maïs ou avoine) ou semi-synthétiques (farine de poisson + amidon), ces régimes étant administrés sous forme de repas à niveaux variables (200 g à 1.600 g), et les critères retenus étant la quantité d'acides aminés totaux ou individuels absorbés à divers temps après l'ingestion du repas. Ces études, entreprises depuis 1973, sont actuellement en cours et il est seulement possible de fournir des résultats préliminaires.

— Céréales (orge et blé)

Les résultats sont exprimés sous forme de régression des quantités d'acides aminés totaux absorbés en 8 h. sur les quantités totales ingérées (tableau 3).

TABEAU 3

RELATIONS ENTRE LES QUANTITES D'ACIDES AMINES TOTAUX ABSORBES (y) (3) PENDANT 8 h. APRES LE REPAS ET LES QUANTITES DE MATIERES AZOTEES INGEREES (x) (3)

(RERAT, VAUGELADE, VAISSADE, Résultats inédits)

	n	REGRESSION	r	\bar{x}	\bar{y}	SIGNIFICATION (2)
Blé (1)	14	$y = 0,49 x + 9,9$	0,859	118,1	68,3	**
Orge (1)	15	$y = 0,30 x + 11,1$	0,680	83,0	34,3	**

(1) Blé : 12,45 p. cent de matières azotées

Orge : 9,82 p. cent de matières azotées.

(2) Signification ** au niveau 0,01

(3) En grammes

Il ressort de la comparaison des deux céréales administrées seules (avec un mélange minéral) qu'au cours des premières heures après l'ingestion du repas, l'apparition des acides aminés est plus rapide dans le cas du blé que dans celui de l'orge. Au plan quantitatif, ceci signifie que pour 100 g de protéines ingérées, 60 g environ d'acides aminés provenant du blé ont été absorbés dans les 8 h. suivant le repas alors que pour l'orge, il n'y en a eu que 40 g environ. Il faut cependant souligner ici les limitations de l'expérimentation telle qu'elle a pu être faite : en effet, les études n'ont porté que sur les 8 h. qui ont suivi le repas, et on ne sait ce qui se produit au cours des périodes où l'étude a cessé. On peut supposer aisément que l'absorption se poursuit puisque les digestibilités iléales de ces deux céréales sont élevées (KEYS et al., 1974). Le phénomène décrit correspond donc essentiellement à un plus grand étalement dans le temps de la digestion de l'orge par rapport au blé. A noter la grande variabilité des données trouvées pour l'orge, qui s'exprime par le coefficient de corrélation relativement peu élevé, quoique significatif. Toutes choses égales par ailleurs, les quantités absorbées au cours de la période post-prandiale, dans un cas comme dans l'autre, sont inférieures à celles trouvées pour un mélange de céréales-soja (RERAT et al., 1977a) chez des animaux porteurs d'une fistule pancréatique, mais dont le suc pancréatique est réintroduit. Cette différence peut être attribuée en partie à la présence de soja dans le régime, mais également à différents facteurs (niveaux d'alimentation différents, habitude ou non des animaux, etc...) qui feront l'objet d'études ultérieures.

Quoiqu'il en soit, il ressort de ces expériences que les quantités d'acides aminés apparues dans l'organisme à un temps donné après le repas sont variables selon l'aliment d'où ils proviennent. Ce phénomène n'est sans doute que le reflet du transit différent de ces aliments, ce qui peut conditionner la vitesse de l'évacuation gastrique, et sans doute le niveau de l'appétit. Par ailleurs, cela correspond à un étalement dans le temps de l'apport des nutriments nécessaires à la synthèse protéique, ce qui peut être un facteur favorable de l'utilisation de ces nutriments. Ainsi l'absorption plus lente des acides aminés de l'orge peut avoir pour conséquence un appétit moins important de l'animal, mais également une utilisation tissulaire plus efficace.

— Régime semi-synthétique à base de farine de poisson (résultats préliminaires).

Il s'agit là aussi de résultats préliminaires concernant l'absorption des acides aminés individuels.

Si l'on considère individuellement chaque acide aminé, leur taux d'absorption n'est pas uniforme (RERAT et DUEE, 1973 ; RERAT, in RERAT et al. 1976). La composition du mélange d'acides aminés essentiels absorbés (tableau 4) est cependant assez voisine de celle de l'aliment.

TABLEAU 4

COMPOSITION COMPAREE DES PROTEINES INGEREES ET DU MELANGE D'ACIDES AMINES ESSENTIELS
(EN POURCENTAGE DE LEUR SOMME) APPARUS DANS LA VEINE PORTE AU COURS
D'UNE PERIODE POSTPRANDIALE DE 7 h.
(MOYENNE DE TROIS ANIMAUX : REGIME A BASE DE FARINE DE POISSON ADDITIONNE DE METHIONINE

(RERAT, in RERAT et al., 1976)

	PROTEINES ALIMENTAIRES	MELANGES D'ACIDES AMINES APPARUS DANS LA VEINE PORTE
Histidine	4,6	6,5 ± 0,3
Lysine	15,8	17,0 ± 1,7
Phénylalanine	8,0	7,6 ± 1,8
Leucine	15,6	15,1 ± 0,8
Isoleucine	9,6	7,5 ± 0,7
Méthionine	7,2	8,4 ± 1,6
Valine	11,6	12,4 ± 0,8
Thréonine	9,0	7,5 ± 0,7
Arginine	10,9	10,1 ± 1,7
Tyrosine	5,8	7,1 ± 0,3

Par contre, on assiste à un remaniement considérable des acides aminés non essentiels (tableau 5).

TABLEAU 5

COMPOSITION COMPAREE DES PROTEINES INGEREES ET DU MELANGE D'ACIDES AMINES NON ESSENTIELS (EN POURCENTAGE DE LEUR SOMME) APPARUS DANS LA VEINE PORTE AU COURS D'UNE PERIODE POSTPRANDIALE DE 7 h. (MOYENNE DE TROIS ANIMAUX ; REGIME A BASE DE FARINE DE POISSON ADDITIONNEE DE METHIONINE).

	PROTEINES ALIMENTAIRES	MELANGES D'ACIDES AMINES APPARUS DANS LA VEINE PORTE
Glutamine + acide glutamique	26,1	17,1 ± 4,9
Acide aspartique	17,0	3,5 ± 1,6
Sérine	7,5	9,3 ± 1,6
Proline	8,0	9,7 ± 4,8
Glycine	11,4	18,8 ± 4,7
Alanine	12,4	18,6 ± 2,8
Citrulline	—	8,5 ± 3,0
Ornithine	—	3,8 ± 0,5

Le taux d'absorption des diacides est faible, ceci étant particulièrement net pour l'acide aspartique. On voit apparaître, par contre, des quantités très importantes de glycine, d'alanine, de citrulline et d'ornithine comme cela a été signalé par d'autres auteurs (ELWYN et al., 1968). Ces remaniements ont probablement pour origine le métabolisme de la paroi digestive.

5.3.3. Cinétique d'absorption des acides aminés libres

L'addition d'acides aminés d'origine industrielle à des régimes qui en sont naturellement déficients est actuellement devenue une pratique courante. Cette addition ne peut jouer pleinement son rôle de supplémentation que dans la mesure où l'acide aminé ajouté parvient sur les lieux de la synthèse protéique en même temps que les acides aminés provenant de l'ingestion des protéines (ELMAN, 1939). Or, les acides aminés libres présentent une vitesse de transit digestif souvent plus grande que les protéines alimentaires (ROLLS et al., 1972) et disparaissent plus rapidement des contenus digestifs que les acides aminés provenant de l'hydrolyse des protéines (BURACZEWSKA et al., 1972).

La mesure quantitative de l'apparition de méthionine marquée (^{35}S) dans la circulation (tableau 6) montre qu'effectivement la méthionine libre ajoutée à un régime présente une cinétique d'absorption différente de celle de la méthionine contenue dans les protéines de poisson.

TABLEAU 6

COEFFICIENT D'ABSORPTION (QUANTITE ABSORBEE/QUANTITE INGEREE x 100) DE LA METHIONINE LIBRE (L) OU DE LA METHIONINE PROVENANT DE LA DIGESTION DE LA FARINE DE POISSON (P). VARIATION SELON LE TEMPS ECOULE APRES LE REPAS. MOYENNE SUR TROIS PORCS. (RERAT et PION, in RERAT et al., 1976)

ORIGINE DE LA METHIONINE	QUANTITE INGEREE (g)	TEMPS ECOULE APRES LE REPAS (h)			
		1	2	3	4
L	0,8 – 1,7	16,3 ± 2,4	34,7 ± 1,7	43,7 ± 1,8	51,0 ± 3,8
P	1,6 – 3,7	9,3 ± 2,8	20,7 ± 8,2	37,0 ± 5,7	60,7 ± 9,2
	Equation de régression du coefficient d'absorption (y) sur le temps (t) :				
L		y = (11,3 ± 1,3) t + 8,2		r = 0,94	
P		y = (17,0 ± 2,9) t – 10,7		r = 0,88	

L'absorption de l'acide aminé libre ajouté au régime est beaucoup plus rapide que celle de la méthionine de poisson au cours de la première heure. Il n'en demeure pas moins, qu'après 3 à 4 h., le pourcentage d'absorption est le même, que la méthionine provienne de l'additif ou de la protéine. Les résultats de cette étude sont conformes à ceux d'études antérieures réalisées avec d'autres acides aminés industriels et d'autres aliments protidiques (PION et RERAT, 1967, 1969, 1972). Dans l'état actuel de nos connaissances et sauf cas particulier, il paraît exclu que la supplémentation ne puisse jouer son rôle à cause d'une absorption trop rapide de la substance ajoutée, sauf si les protéines du régime sont dégradées très lentement.

5.3.4. Cinétique d'absorption des sucres et formes d'absorption

L'énergie dans l'alimentation des porcs provient en général de l'amidon des céréales. Cependant, il est des cas où des sous-produits industriels sont utilisés, comme le lactosérum et la mélasse, qui contiennent d'autres types de glucides (lactose, saccharose...). La digestion de ces divers glucides se déroule-t-elle selon un rythme identique ? L'apport des produits de leur digestion sur les lieux de la synthèse protéique se fait-il de façon contemporaine de celui des amino-acides, ce qui permettrait la valorisation de celui-ci (ELMAN, 1953) ? Telles sont les questions qui motivent les études de l'absorption des sucres. Il s'agit en l'occurrence d'amidon de maïs, de lactose, de saccharose et de glucose (cérélose) administrés à raison de 200 à 1.600 g en addition à un régime concentré (150 g) fournissant l'apport azoté, cellulosique, minéral et vitaminique correspondant à un des deux repas quotidiens de l'animal. Plusieurs aspects ont été étudiés qui s'étendent de la vitesse et de la durée de l'absorption à la nature des produits d'hydrolyse ou de métabolisation dans la paroi. Certains résultats partiels ont déjà été fournis (RERAT, 1977c).

– Vitesse et durée d'absorption

Les relations entre les quantités de sucres réducteurs absorbés dans les 8 h qui suivent le repas et les quantités d'holosides ingérés sont très étroites, sauf pour le lactose, ainsi qu'il ressort des données du tableau 7.

TABLEAU 7

RELATIONS ENTRE LES QUANTITES DE SUCRES REDUCTEURS (Yg)
APPARUES DANS L'ORGANISME AU COURS D'UNE PERIODE POSTPRANDIALE DE 8 h.
ET LES QUANTITES DE SUCRES INGEREES (Xg).

(RERAT, VAISSADE, VAUGELADE, résultats inédits)

NATURE DU GLUCIDE	n	REGRESSION	r	\bar{x}	\bar{y}	SIGNIFICATION (1)
Cérélose	15	$y = 0,76 x - 33,07$	0,921	455	313	**
Saccharose	22	$y = 0,61 x + 6,57$	0,901	570	353	**
Lactose	14	$y = 0,05 x + 126,07$	0,095	566	152	NS
Amidon de maïs	19	$y = 0,42 x + 41,15$	0,895	689	432	**

(1) Signification

** au niveau 0,01

NS non significatif

Ces équations mettent en évidence des différences marquées selon le glucide ingéré puisque les pentes des droites qu'elles représentent sont très différentes. Si l'on utilise ces équations pour des ingérés de 400 ou de 800g, ce qui (avec l'ingéré azoté) correspond au niveau d'ingestion recommandé pour un des deux repas quotidiens respectivement chez un porc de 30 ou 50 kg (échelle d'alimentation de READING), on obtient les données du tableau 8, dans lequel ont été rapportées également les données vraies expérimentales pour les mêmes ingérés.

(voir tableau 8, page suivante)

Dans ces conditions, c'est le cérélose qui est le plus rapidement digéré, son coefficient moyen d'absorption apparent étant de 70 p. 100 après 8 h ; celui du saccharose est alors de 61,5 et celui de l'amidon de 49,5. Dans le cas du lactose, il n'existe plus aucune relation entre les quantités de sucres apparues dans la

veine porte et les quantités ingérées, et le coefficient d'absorption, relativement faible (36 p. 100 pour 400 g d'ingéré) est pratiquement divisé de moitié quand on double la quantité ingérée ; en d'autres termes, il existe un facteur limitant qui concerne soit probablement l'hydrolyse du lactose, soit éventuellement l'absorption des produits de son hydrolyse.

TABLEAU 8
QUANTITES CUMULEES DE SUCRES REDUCTEURS APPARUES DANS L'ORGANISME
AU COURS DES 8 h. APRES LE REPAS

a) d'après les équations de régression du tableau 7.
b) d'après les données brutes.

(RERAT, VAISSADE, VAUGELADE, résultats inédits).

	CERELOSE	SACCHAROSE	LACTOSE	AMIDON DE MAIS
Quantité de sucre ingéré : 800 g.				
a) quantités absorbées calculées (g)	574,9	494,6	166,1	377,2
Coefficient d'absorption (1)	71,9	60,9	20,7	47,1
b) quantités moyennes absorbées observées (g) (2)	(4) 592 ± 27	(5) 521 ± 28	(4) 113 ± 35	(5) 360 ± 55
Quantité de sucre ingéré : 400 g.				
a) quantités absorbées calculées (g)	270,9	250,6	146,1	209,2
Coefficient d'absorption (1)	67,7	62,6	36,5	52,3
b) quantités moyennes absorbées observées (g) (2)	(6) 241 ± 40	(10) 257 ± 40	(5) 119 ± 9	(7) 214 ± 30

(1) $\frac{\text{quantité absorbée}}{\text{quantité ingérée}} \times 100 = \text{coefficient d'absorption (p. cent.)}$.

(2) nombre de données entre parenthèses.

Ces données démontrent que la vitesse d'hydrolyse des sucres et d'apparition de leurs produits d'hydrolyse dans le sang efférent du tube digestif diminue quand on passe du cérélose au saccharose, du saccharose à l'amidon de maïs, et de l'amidon de maïs au lactose. Ces différences apparaissent dans l'heure qui suit l'ingestion du repas : elles sont donc très précoces. Il résulte de ces faits que 8 h après le repas, des quantités importantes d'amidon de maïs, et plus importantes encore de lactose subsistent dans le tube digestif, alors que la digestion du cérélose et du saccharose est très avancée. Le tube digestif du porc est ainsi susceptible de constituer une réserve énergétique importante pendant une période prolongée après l'ingestion du repas, notamment quand celui-ci est à base d'amidon ou de lactose.

— Nature des produits d'hydrolyse apparaissant dans la circulation.

Dans l'ignorance où l'on est du degré d'utilisation énergétique de certains hexoses comme le galactose, la nature des nutriments apparaissant dans le sang porte peut avoir son importance. La proportion de glucose vrai dans les sucres réducteurs totaux apparaissant dans la veine porte est rapportée dans le tableau 9.

TABLEAU 9
POURCENTAGE DE GLUCOSE VRAI DANS LES REDUCTEURS TOTAUX APPARUS DANS L'ORGANISME
AU COURS DE LA DIGESTION - EVOLUTION AVEC LE TEMPS

TEMPS APRES LE REPAS (h)		2	4	6	8
Régime	N (2)				
Cérélose	8	84,9 ± 3,3	88,3 ± 2,1	85,7 ± 0,8	86,1 ± 0,7
Saccharose	17	56,3 ± 3,2	54,4 ± 1,8	52,8 ± 1,5	52,3 ± 1,3
Lactose (1)	13	64,2 ± 4,5	63,9 ± 4,5	65,2 ± 4,3	65,0 ± 4,3
Amidon de maïs	12	87,0 ± 1,6	84,5 ± 1,7	84,1 ± 2,2	85,6 ± 2,8

(1) Compte tenu d'un pouvoir réducteur du galactose de 30 p. 100 inférieur à celui du glucose vis-à-vis du ferricyanure.

(2) N - nombre de données.

Cette proportion est variable selon le glucide soumis à la digestion. Ainsi, dans le cas du **cérélose**, les réducteurs totaux sont composés à raison de 85 à 88 p. 100 de glucose vrai, ce qui est également le cas pour l'**amidon de maïs** ; le reste des réducteurs totaux est vraisemblablement composé d'autres réducteurs tels que l'urée. Dans le cas du **lactose**, le pourcentage de glucose vrai est plus faible (64 à 65 p. 100 en moyenne), mais plus élevé que la composition chimique de ce corps ne permettrait de le prévoir. Le glucose constituant la moitié de la molécule de lactose, son pourcentage dans les réducteurs totaux après absorption ne devrait pas dépasser 50 p. 100 : l'écart du pourcentage théorique avec le pourcentage réel implique que 30 p. 100 environ du galactose ont été transformés en glucose vrai au cours de la digestion et de l'absorption. Enfin en ce qui concerne le **saccharose**, la proportion de glucose vrai est encore plus faible et semble en outre évoluer avec le temps, passant de 56 p. 100 en début d'absorption à 52 p. 100 en fin d'absorption. On retrouve ici la transformation partielle du fructose en glucose au cours de l'absorption mise en évidence chez d'autres espèces.

— Apparition d'acide lactique au cours de la digestion (tableau 10).

TABEAU 10
QUANTITES D'ACIDE LACTIQUE (MOYENNES + ECARTS TYPES DE LA MOYENNE)
APPARUES DANS L'ORGANISME AU COURS DE LA DIGESTION
EVOLUTION AVEC LE TEMPS

(RERAT, VAUGELADE, VAISSADE, données inédites)

	n	QUANTITES DE MATIERE FRAICHE INGEREE (g)	QUANTITES D'ACIDE LACTIQUE (g) APPARUES DANS LA VEINE PORTE APRES :			
			2 h	4 h	6 h	8 h
Cérélose	13	469 ± 68	6,75 ± 0,98	14,11 ± 2,09	19,83 ± 3,04	22,63 ± 3,36
Saccharose	6	392 ± 93	8,85 ± 1,59	14,78 ± 1,88	19,75 ± 2,27	23,40 ± 3,21
Amidon de maïs	16	675 ± 123	7,10 ± 0,55	14,90 ± 1,31	22,10 ± 2,05	28,31 ± 2,69
Lactose	8	541 ± 67	4,33 ± 0,57	10,06 ± 1,48	15,55 ± 2,40	20,05 ± 3,07
Orge	10	679 ± 143	4,75 ± 0,57	9,16 ± 1,29	13,40 ± 2,28	16,59 ± 3,11
Blé	6	987 ± 181	8,43 ± 1,09	16,42 ± 1,67	22,77 ± 2,54	28,13 ± 4,72

n = nombre de données.

La quantité d'acide lactique qui apparaît dans la circulation portale au cours de la digestion de ces divers glucides n'est pas négligeable. Elle paraît cependant plus importante dans le cas du blé et de l'amidon de maïs que dans celui des autres glucides, ce fait étant probablement associé à un niveau de consommation plus élevé. En effet, si l'on rapporte les quantités d'acide lactique absorbées après 8 h. aux niveaux alimentaires pour l'ensemble de ces glucides, on trouve une relation positive statistiquement significative.

$$y = 0,011 x + 16,589 \quad r = 0,393 \quad ** \quad n = 59$$

On peut ainsi présumer que d'une façon générale, la quantité d'acide lactique formée au cours de la digestion augmente en même temps que les quantités de matière sèche ingérée, sans cependant qu'il y ait proportionnalité. Cette apparition d'acide lactique dans l'organisme est en outre très précoce. Cet acide lactique peut naître au cours de la métabolisation de certains glucides par la paroi digestive ; il peut également constituer un des produits de la dégradation microbienne des glucides, mais rien ne permet de préjuger actuellement de l'origine de ce principe qui, par ailleurs, est bien utilisé au plan métabolique (CHARLET-LERY, 1964).

5.4. Conclusion

En définitive la technique mise au point, qui permet de décrire de façon quantitative les phénomènes d'absorption apparente et leur évolution dans le temps au cours de la digestion a été appliquée à la résolution de divers problèmes nutritionnels et quelques conclusions provisoires peuvent être tirées de ces travaux.

- La production endogène d'acides aminés par le tube digestif au cours de la digestion est insuffisante pour rééquilibrer, même provisoirement, un repas déficient en un acide aminé essentiel, ce qui explique l'inefficacité généralement observée des suppléments retardés à l'aide d'acides aminés de synthèse.

- La digestion de diverses céréales (en l'occurrence le blé et l'orge) ne se déroule pas selon la même chronologie, les acides aminés libérés étant mis à disposition de l'organisme plus lentement dans le cas de l'orge que dans celui du blé.
- L'addition d'acides aminés de synthèse à une ration qui en est déficiente peut se traduire par une apparition précoce de ces substances dans l'organisme, en comparaison avec les acides aminés de la protéine. On peut s'interroger sur les conséquences métaboliques de ce phénomène lorsque la protéine utilisée est de digestion lente.
- La digestion de divers glucides et l'apparition dans l'organisme des produits de leur dégradation sont plus ou moins rapides selon la nature de ces sucres. C'est ainsi que la digestion du lactose est particulièrement étalée dans le temps, alors que celles du cérélose et du saccharose sont relativement rapides ; la digestion de l'amidon se situe de façon intermédiaire.
- La paroi digestive est susceptible de modifier, dans des proportions importantes les mélanges de nutriments au cours de l'absorption. Ce fait est particulièrement net pour les acides aminés non essentiels, pour le fructose et pour le galactose, ces deux derniers principes donnant naissance à une proportion relativement importante de glucose.
- Au cours de la digestion, il apparaît dans l'organisme de l'acide lactique en quantité variable selon l'aliment ingéré et le niveau d'alimentation (en moyenne, 20 à 25 g en 8 h.).

Ces travaux seront poursuivis par l'étude de la disponibilité des acides aminés, en particulier dans les protéines détériorées par la chaleur, de la disponibilité de l'énergie de divers substrats soumis à des procédés technologiques, de l'évolution du cycle de l'urée dans l'intestin, et enfin de la formation d'acides gras volatils dans le gros intestin du monogastrique.

BIBLIOGRAPHIE

- ARSAC M., RERAT A., 1962 - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., **2**, 335-344.
- AUFRAY P., 1974 - Journées Rech. Porcine en France, 277-281, I.N.R.A., I.T.P., Ed., PARIS.
- BORGIDA L.P., LAPLACE J.P., 1977a - Ann. Zootech., **26**, 395-411.
- BORGIDA L.P., LAPLACE J.P., 1977b - Ann. Zootech., **26**, (sous presse).
- BURACZEWSKA L., BURACZEWSKI S., RACZYNSKI G., 1972 - Zeszyty Probl. Postep. Nauk Roln., **129**, 163-170.
- CHARLET-LERY G., 1964 - 3rd Symp. on Energy Metabolism, Ayrshire, Scotland in BLAXTER K. L. 1965 Energy Metabolism. E.A.A.P. publ. **11**, 280-283, Acad. Press, London,
- CORRING T., 1974 - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., **14**, 487-499.
- CORRING T., 1975 - Adaptation de la sécrétion du pancreas exocrine au régime alimentaire chez le porc. Physiologie comparée, étude expérimentale et mécanismes. Thèse Doctorat d'Etat, PARIS.
- CORRING T., AUMAITRE A., RERAT A., 1972 - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., **12**, 109-124.
- CORRING T., BOURDON D., 1976 - Nutr. Rep. Intern., **14**, 621-627.
- CORRING T., BOURDON D., 1977 - J. Nutr., **107**, 1216-1221.
- CORRING T., AUMAITRE A., DURAND G., 1977 - Nutr. Metab., **22** (sous presse).
- CORRING T., LEBAS F., COURTOT D., 1972 - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., **12**, 221-231.

- CORRING T., SAUCIER R., 1972 - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., **12**, 233-241.
- COURTOT D., 1972 - Ann. Rech. Veter., **3**, 593-606.
- CUTHBERTSON D.P., MUNRO H.N., 1939 - Biochem. J., **33**, 128.
- ELMAN R., 1939 - Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., **40**, 484-487.
- ELMAN R., 1953 - J. Clin. Nutr., **1**, 287.
- GEIGER E., 1950 - Science, **111**, 594-599.
- KEYS J.E. (Jr.), de BARTHE J.V., 1974 - J. Anim. Sci., **39**, 57-62.
- LAPLACE J.P., 1972 - Rec. Med. Vet., **148**, 37-61.
- LAPLACE J.P., 1974 - Rec. Med. Vet., **150**, 121-129.
- LAPLACE J.P., 1975 - Ann. Zootech., **24**, 489-551.
- LAPLACE J.P., BORGIDA L.P., 1976 - Ann. Zootech., **25**, 361-371.
- LAPLACE J.P., GERMAIN C., 1976 - 4th Int. Pig. Vet. Soc. Congress, AMES (Iowa - U.S.A., juin 1976).
- LAPLACE J.P., TOMASSONE R., 1970 - Ann. Zootech., **19**, 303-332.
- LATOUR A., 1973 - Ann. Rech. Vet., **4**, 347-353.
- LEBAS F., CORRING T., COURTOT D., 1971 - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., **11**, 399-413.
- MAURON J., 1961 - in "Progress in Meeting Protein needs of infants and preschool children". Nat. Acad. Sci., Nat. Res. Council Publ., **843**, 425-442.
- NASSET E.S., 1965 - Fedn. Proc. Fedn. Am. Socs. exp. Biol., **24** (4), 953-958.
- PION R., RERAT A., 1967 - C.R. Acad. Sci., Paris, série D, **264**, 632-635.
- PION R., RERAT A., 1969 - Z. Tierphysiol. Tierernährung Futtermittelk. Band D, **25**, H6, 363-368.
- PION R., PRUGNAUD J., RERAT A., 1972 - Nut. Rep. Intern., **6**, 331-338.
- PROCHAZKA P., HAHN P., KOLDOVSKY O., NOH YNEK M., ROKOS J., 1964 - Physiol. Bohemoslov, **13**, 288-291.
- RERAT A., 1971a - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., **11**, 175-180.
- RERAT A., 1971b - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., **11**, 277.
- RERAT A., 1973 - Proc. Nutr. Soc., **32**, 50 A.
- RERAT A., 1977 a - Bull. Ac. Vet. de France, **50**, 93-107.
- RERAT A., 1977 b - Amer. Soc. Anim. Sci., Symp. on "Digestion and absorption in the hindgut". A paraître dans J. Anim. Sci.
- RERAT A., 1977 c - in 1er Colloque sur la réanimation entérale à faible débit continu, PARIS, INSERM éd., **53**, 47-62.
- RERAT A., BOURDON D., 1975 - Journées Rech. Porcine en France, 27-37, I.N.R.A., I.T.P. éd., PARIS.
- RERAT A., DUÉE P.H., 1973 - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., **13**, 788-790.
- RERAT A., CORRING T., LAPLACE J.P., 1976 - in COLE D.J.A., BOORMAN K.N., BUTTERY P.J., LEWIS D., NEALE R.J., SWAN H. "Protein metabolism and nutrition" E.A.A.P. publ. 16, 97-138, Butterworths.
- RERAT A., CORRING T., VAISSADE P., VAUGELADE P., 1977a - Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., **17**, 583-588.
- RERAT A., VAISSADE P., VAUGELADE P., ROBIN D., ROBIN P., JUNG J., 1977b - Vth Intern. Symposium on Amino acids, BUDAPEST, fev. 1977, D₃ 1-8.
- ROLLS B.A., PORTER J.W.G., WESTGARTH D.R., 1972 - Brit. J. Nutr., **28**, 283-293.
- ZEBROWSKA T., BURACZEWSKA L., 1972 - Roczniki Nauk. Roln., **94** B1, 81 et 97.