

BASES D'UN MODÈLE MÉCANISTE SIMPLE DE LA DIGESTION CHEZ LE PORC

D.BASTIANELLI (1), D.SAUVANT (1), A.RÉRAT (2)

Institut National de la Recherche Agronomique

(1) *Laboratoire INA-PG de Nutrition et Alimentation - 16 rue Claude Bernard, 75231 Paris Cédex 05*

(2) *Département de Nutrition, Alimentation, Sécurité Alimentaire - 78352 Jouy en Josas Cédex*

Un modèle mécaniste simple de la digestion chez le porc a été réalisé. Il comprend trois compartiments anatomiques (estomac, intestin grêle, gros intestin), dans lesquels 6 constituants de la ration et leurs produits de dégradation sont suivis. Le pas de temps d'intégration est de 1 mn, ce qui permet de simuler d'une manière dynamique les événements digestifs (transit, dégradations, absorption). La comparaison des valeurs prédites par le modèle et de résultats issus de la bibliographie montre que le comportement dynamique global du modèle est satisfaisant. On retrouve en outre quelques résultats généraux, comme l'effet du taux de fibres de la ration sur le temps moyen de transit ou sur la digestibilité de l'énergie. Des développements ultérieurs devraient permettre de prendre en compte d'autres facteurs de variation de la digestion, et d'associer le modèle à un volet métabolique afin de pouvoir simuler la croissance des animaux. Le principe du modèle pourra être appliqué, avec des jeux de paramètres différents, à d'autres espèces monogastriques.

Bases of a simple mechanistic model of digestion in the pig.

A simple mechanistic model of digestion in the pig was developed. It includes 3 anatomical compartments (stomach, small intestine and hindgut), in which the level of 6 different components of the feed and of their degradation products is assessed. The integration time interval is 1 mn, which allows to simulate the dynamics of the digestive events (transit, degradations, absorption). The comparison between the values predicted by the model and the results of the literature shows that the global dynamic behaviour of the model is satisfactory. In particular, the results are in agreement with some general laws, e.g. the effect of the level of fiber on transit time and on energy digestibility. Further development of the model should aim at taking into account other factors of variation of the digestion, and to associate it to a metabolism part. This would allow the simulation of the growth of animals. The principle of the model could be applied to any monogastric species with only changes in the parameters.

INTRODUCTION

Les connaissances sur la physiologie digestive du porc ont rapidement évolué au cours des dernières décennies en raison des efforts de recherche consentis sur cette espèce avec une finalité d'élevage, mais également avec un objectif de modèle biologique humain. Les résultats récents de la recherche ne sont malheureusement peut être pas valorisés à leur juste niveau par manque d'effort d'intégration, si bien qu'un certain fossé tend à se creuser entre celles-ci et les critères d'évaluation classiques des nutritionnistes zootechniciens (coefficients de digestibilité,...).

La modélisation s'impose dans différents secteurs scientifiques et techniques, en particulier comme l'outil de base de l'intégration des connaissances à différentes fins. La nutrition du porc n'a pas échappé à cette évolution, qui avait déjà touché le secteur du ruminant il y a près de 30 ans. Cependant l'analyse de la situation actuelle de la modélisation en nutrition porcine laisse apparaître quelques «grands trous» révélant les aspects justifiant une concentration des efforts. Deux secteurs paraissent en particulier négligés dans la littérature. Il s'agit d'une part de la digestion et d'autre part de la prise en compte de phénomènes de pas de temps d'échelle ultradienne.

En effet, les principaux modèles publiés jusqu'alors en matière de nutrition du porc en croissance ou en lactation se sont essentiellement attachés à l'intégration des phénomènes majeurs de l'utilisation métabolique des nutriments. La digestion y est en général résumée par l'application d'un coefficient de digestibilité de l'ensemble de la ration (WHITTEMORE et FAWCETT, 1974) ou, au mieux, de ses principaux constituants (BLACK et al, 1986; PETTIGREW et al, 1992).

D'autre part, les modèles proposés sont cohérents avec le pas de temps de 24 heures habituellement utilisé pour raisonner en pratique la nutrition porcine. Or des études ont clairement démontré que des phénomènes dynamiques d'échelle ultradienne pouvaient présenter des conséquences zootechniques appréciables. C'est par exemple le cas des différences d'efficacité alimentaire de la lysine entre les formes cristalline et liée aux protéines alimentaires (YEN et al, 1991; COOK et al, 1985), c'est aussi le cas de l'influence de suppléments asynchrones de régimes par leur acide aminé limitant (RERAT et BOURDON, 1975).

Dans le cadre d'un travail pluridisciplinaire focalisé sur les conséquences nutritionnelles de différences de composition entre protéagineux (programme CEE ECLAIR 48), nous avons été bloqués, pour les raisons évoquées ci dessus, par l'absence d'un modèle permettant d'interpréter des écarts de composition en terme de valeur nutritive, et en particulier d'impact quantitatif sur les phénomènes digestifs et d'absorption des nutriments. En conséquence, nous avons entrepris un travail de modélisation de la digestion du monogastrique, calibré au cas du porc, partiellement présenté dans cette communication.

1. PRÉSENTATION DU MODÈLE

1.1. Présentation générale

Afin de pouvoir intégrer les phénomènes biologiques sous-jacents et les pas de temps qui sont déterminants de la dynamique des flux de nutriments absorbés suite à un repas,

nous avons opté pour un modèle mécaniste considérant le tube digestif comme un système à compartiments hiérarchisé en deux niveaux : trois segments du tube digestif comprenant des sous compartiments de substrats ou de microorganismes. La figure 1 présente le diagramme général simplifié du système considéré.

À chaque compartiment est attachée une équation différentielle dynamique exprimant que la variation (dQ_i/dt) de la quantité de substance Q_i dans le compartiment i est égale à la somme algébrique des flux entrants ($\sum Fe$) et sortants ($\sum Fs$) pendant le même intervalle de temps :

$$dQ_i/dt = \sum Fe - \sum Fs$$

la mise en place du modèle nécessite donc le recensement et la quantification des flux qui relient les compartiments. L'intégration du système d'équations différentielles ainsi obtenu s'effectue par une méthode numérique, c'est-à-dire par calcul itératif. Différents types de langages, et même de simples tableurs, sont capables d'effectuer ce type de calculs. Le modèle présenté a été développé sur le logiciel DYNAMO, en choisissant la durée d'une minute comme pas de calcul.

1.1.1. Compartiments anatomiques

Par soucis de simplicité, 3 compartiments anatomiques ont été considérés : l'estomac, l'intestin grêle et le gros intestin (y compris le caecum). La partition de l'intestin grêle en segments, logique compte tenu des différences physiologiques entre le duodénum, le jéjunum et l'iléum, a été testée mais n'apporte pas d'amélioration significative du modèle en son état actuel. Il en est de même pour le gros intestin et le caecum, assimilés à un seul compartiment de digestion microbienne.

1.1.2. Constituants alimentaires pris en compte

La description biochimique de l'aliment et des digesta doit être assez précise pour permettre de rendre compte au mieux des phénomènes digestifs, mais elle doit utiliser autant que possible les critères analytiques universels utilisés dans les publications servant à la création ou à la validation du modèle. Dans sa version actuelle, le modèle prend en compte les éléments suivants :

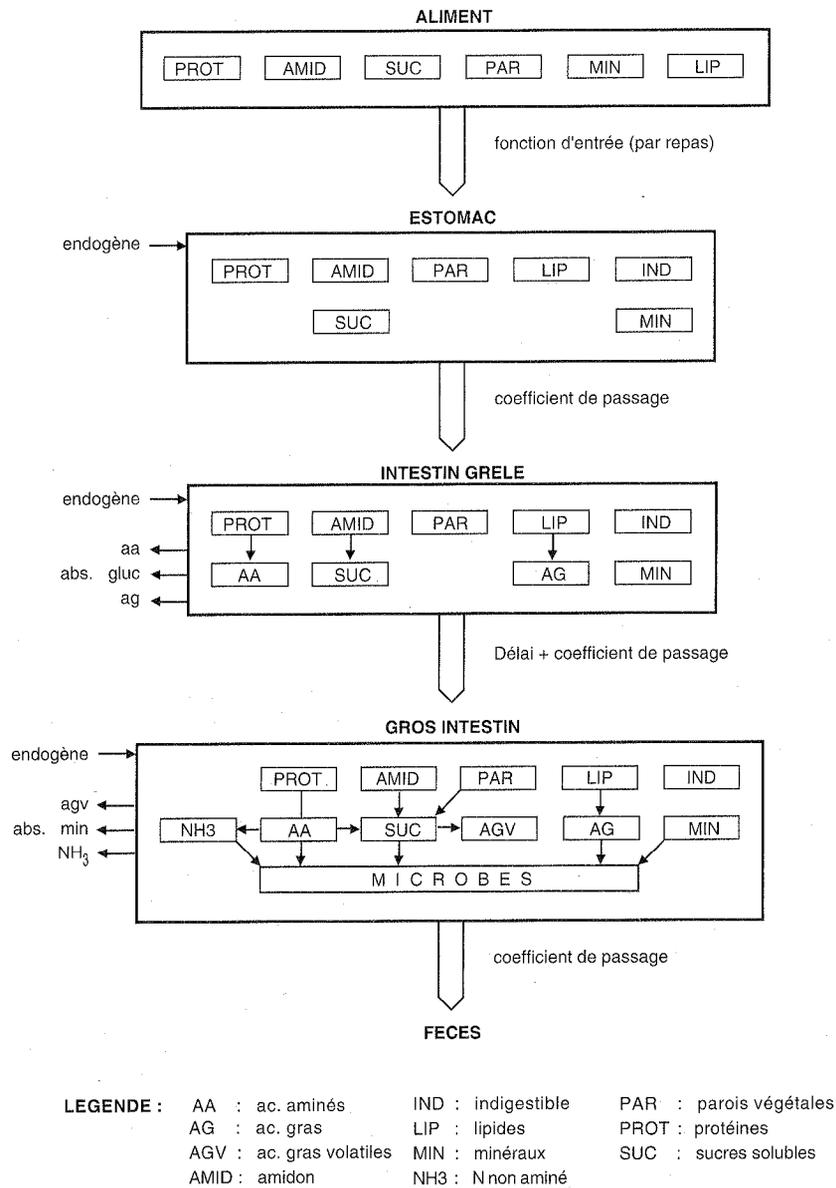
- les protéines, le pool des acides aminés et l'azote soluble
- l'amidon et les sucres solubles
- les parois végétales
- les lipides et les acides gras
- le pool des acides gras volatils (A.G.V.)
- les matières minérales
- une fraction «Indigestible» regroupant la partie intrinsèquement indigestible des fibres, protéines et amidon.

1.1.3. Voies métaboliques considérées

On considère, d'une part, les voies cataboliques, liées aux dégradations dans l'intestin grêle ou dans le côlon :

- amidon digestible → sucres solubles
- fibres digestibles → sucres solubles (dans le côlon)
- protéines digestibles → acides aminés
- sucres solubles → AGV (dans le côlon)
- acides aminés → sucres solubles + N soluble
- lipides → acides gras

Figure 1 - Diagramme simplifié du modèle



et d'autre part les voies anaboliques microbiennes du côlon :

- N soluble + sucres solubles + acides aminés → protéines microbiennes
- Acides gras → lipides microbiens
- sucres solubles → glucides microbiens

1.1.4. Flux de matière dans le modèle

Dans un compartiment, les flux entrants (F_e) peuvent être :

- l'entrée par transit du compartiment digestif situé en amont
- la dégradation enzymatique d'un autre constituant
- un flux de sécrétion endogène

Et les flux sortants (F_s) :

- la sortie par transit vers un compartiment situé en aval
- la dégradation enzymatique du constituant
- l'utilisation par les microbes
- l'absorption

Les flux suivent généralement une loi d'action de masse : c'est à dire qu'ils sont à chaque instant proportionnels à la

quantité de substance dans le compartiment considéré. Ils peuvent dans d'autres cas être limités (par exemple, les flux d'absorption) : ils suivent alors une cinétique michaelienne, de la forme :

$$F_{abs} = V_{max} * (p/p+K_m)$$

V_{max} étant la vitesse maximale d'absorption (pour une proportion du constituant égale à 1), p la proportion du constituant dans le compartiment anatomique considéré et K_m une constante.

1.1.5. Sorties du modèle

Les différentes sorties du modèle sont les estimations :

- de l'absorption des sucres, acides aminés, acides gras et AGV dans le temps et en cumul.
- de la composition de chacun des compartiments anatomiques à tout instant.
- de la composition des sorties fécales.
- de la digestibilité iléale et fécale des constituants considérés.
- du temps moyen de rétention dans les différents compartiments anatomiques et du temps moyen de transit total.

1.2. Description du modèle

1.2.1. Estomac

On considère que la matière sèche (MS) gastrique est évacuée suivant une loi d'action de masse : le flux de MS qui sort de l'estomac à chaque instant est proportionnel à la quantité de MS contenue dans l'estomac. C'est une approximation des résultats de RÉRAT et LOUGNON (1963) ou de LAPLACE (1984). Il est supposé qu'il n'y a qu'une phase dans l'estomac, en conséquence tous les constituants de la MS sont évacués à la même vitesse. L'introduction de deux phases distinctes (solides et liquides) ne présente pas de difficultés théoriques (BERNIER et al, 1988), mais n'a pas été effectuée dans un but de simplification du modèle. La principale raison de ce choix est que les expériences réalisées dans la littérature sont le plus souvent réalisées avec une farine ou une «soupe» homogènes et sans grosses particules.

Il est supposé de plus que la digestion gastrique n'aboutit pas à des quantités significativement importantes de produits terminaux (sucres, acides aminés,...), (LOW, 1979; MIRANDA et PELISSIER, 1983; KEYS et DE BARTHES, 1974b;...) même si certains auteurs pensent que la dégradation de l'amidon peut libérer une quantité non négligeable de sucres solubles (HOLMES, 1974).

L'apport endogène a été considéré comme constant au cours du temps (KRAVIELITSKI et al, 1990), ce qui représente une approximation de la réalité.

1.2.2. Intestin grêle

L'intestin grêle étant considéré comme un seul compartiment anatomique. Il a été nécessaire de créer un compartiment intermédiaire, dit de délai, pour rendre compte du fait que les digesta entrant dans l'intestin ne peuvent pas en ressortir immédiatement. Le transit s'effectue alors suivant une loi d'action de masse de type :

$$Fig(t) = K_s * (QIG(t) - QDEL(t))$$

Fig(t) étant la quantité qui sort à l'instant t, K_s la constante de taux de sortie, QIG(t) la quantité de matière sèche présente dans l'intestin grêle à l'instant t et QDEL(t) la quantité présente dans le compartiment de délai. C'est dans l'intestin grêle que s'effectuent la digestion enzymatique des aliments (protéines, amidon, lipides) et l'absorption des produits terminaux issus de cette dégradation (sucres solubles, acides aminés, acides gras). La dégradation des parois végétales a été considérée comme nulle à ce niveau (KEYS et DE BARTHE, 1974a; ...). Il convient de souligner que la littérature ne fournit en fait que peu de valeurs de vitesses de dégradation des substrats inclus dans les digesta. Il a donc été nécessaire d'utiliser des valeurs inspirées de résultats in vitro, et qui ne représentent que des ordres de grandeur des phénomènes.

Des apports protéiques endogènes sont dus aux sécrétions enzymatiques et à la desquamation des cellules intestinales. Nous avons retenu des valeurs proches de celles données par SOUFFRANT, 1991 pour les bilans journaliers. Les flux ont, ici encore, été considérés comme constants dans le temps, et leur niveau n'a dans un premier temps pas été défini par rapport à des éléments de la composition du régime (taux de NDF,...).

1.2.3. Gros intestin

La sortie du compartiment colique suit une loi d'action de masse modulée par la proportion de fibres dans le côlon :

$$Fgi(t) = K_v(f) * QGI(t)$$

K_v(f) étant un coefficient positivement lié au taux de fibres, et QGI(t) la quantité de MS dans le gros intestin.

La prise en compte du taux de fibres liée au choix de prendre en compte la MS des compartiments et non la matière brute : ainsi, la présence de fibres, qui ont une plus forte capacité de rétention d'eau que les autres constituants, a une action directe sur le volume brut des digesta.

La sortie du gros intestin est décrite comme continue, et non par défécations successives comme dans la réalité. Il est possible de rajouter un compartiment rectal ayant une fonction d'excrétion périodique. Cependant, il n'y a pas d'intérêt particulier à le faire dans le cadre des objectifs poursuivis par ce modèle.

Le gros intestin est considéré comme un fermenteur, et compte tenu de l'analogie biologique avec le rumen, il a été décidé de s'inspirer d'un modèle de fermentations ruminales développé au laboratoire (SAUVANT et al, n.p.). Les substrats arrivent de l'intestin grêle et sont plus ou moins métabolisés par des microbes. Il y a donc création de biomasse microbienne, et production de produits de dégradation : en particulier AGV et NH₃, qui peuvent être absorbés. Par contre, il n'y a pas d'absorption quantitativement importante d'acides aminés (SCHMITZ et al, 1991; JUST et al, 1981) et de glucose.

La croissance microbienne est limitée par l'énergie (la disponibilité en sucres solubles) car une présence d'azote soluble suffisante est assurée par des retours d'urée venant du milieu intérieur. Dans ces conditions, la production de sucres solubles par la dégradation des glucides complexes (parois végétales et amidon) et des acides aminés, une fois diminuée du besoin d'entretien énergétique des bactéries, est le moteur de la croissance microbienne.

2. RÉSULTATS ET COMMENTAIRES

2.1 Validation

Les résultats présentés ici constituent une partie de la validation «externe» du modèle : la comparaison entre les sorties du modèle et des résultats expérimentaux non utilisés pour sa création. Au stade actuel, on a surtout cherché à évaluer si d'une part le comportement dynamique global du modèle était cohérent, et si d'autre part quelques grands résultats classiques relatifs au transit et à la digestibilité pouvaient être retrouvés. Le jeu de paramètres utilisé dans ces simulations correspond à un porc en croissance d'environ 40 kg, ingérant deux repas de 800 grammes de MS (soit 1.84 kg d'aliment à 87% MS) par jour.

2.1.1. Transit de la matière sèche

La figure 2 compare l'évacuation gastrique de la MS simulée par le modèle et des résultats de la littérature. La qualité satisfaisante des résultats de la simulation suggère :

Figure 2 - Évacuation gastrique de la matière sèche

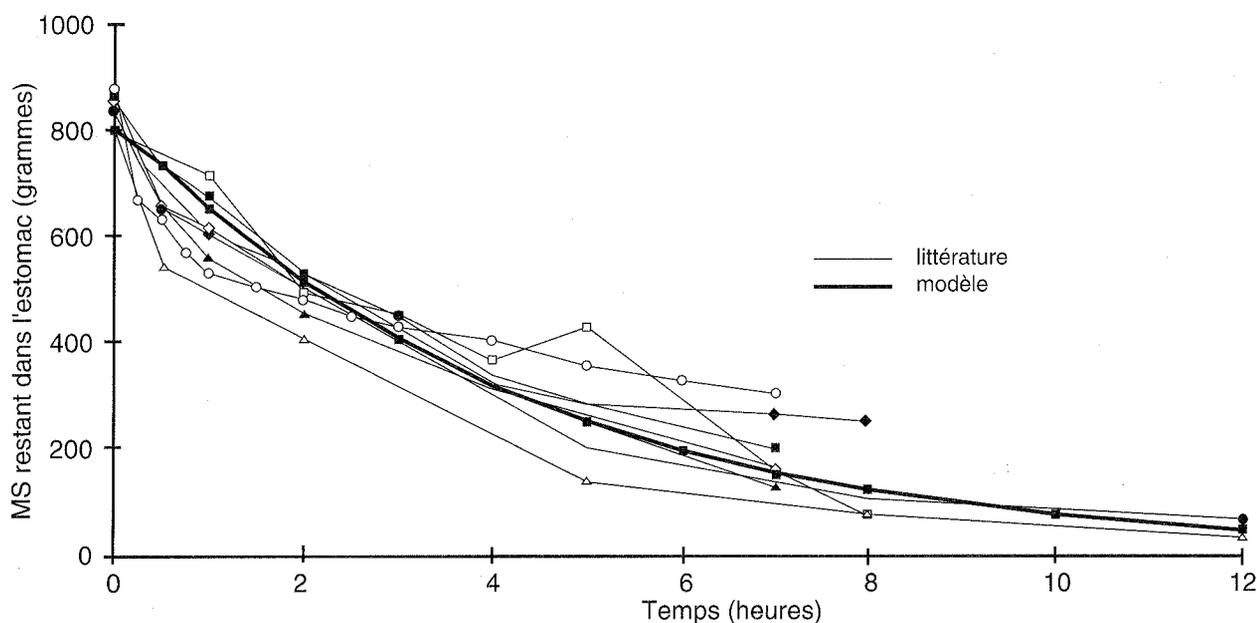
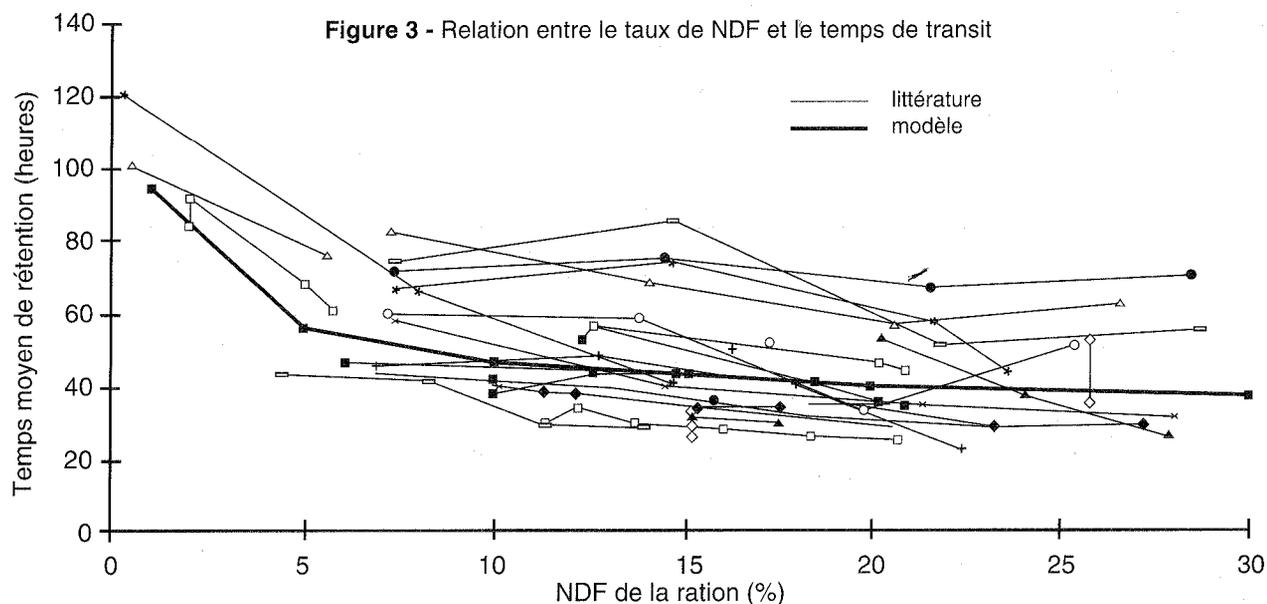


Figure 3 - Relation entre le taux de NDF et le temps de transit



- que la structure du modèle est à ce niveau adaptée à la description du phénomène.
- que la valeur choisie pour le paramètre de transit est acceptable.

Il convient néanmoins de s'interroger sur les causes de variation qui existent entre expériences et éventuellement sur la manière de les prendre en compte dans le modèle.

La figure 3 montre les résultats d'une compilation bibliographique sur l'influence du taux de NDF de la ration sur le temps de transit (BASTIANELLI et al, n.p.). L'observation du résultat des simulations réalisées avec le modèle montre que l'ordre de grandeur du temps de rétention et le sens de sa variation lors de l'augmentation du taux de NDF sont respectés. La dispersion des données bibliographiques est due aux autres facteurs de variation du transit (niveau alimentaire, nature des

fibres,...) ainsi qu'aux difficultés méthodologiques de mesure du temps moyen de rétention dans le tube digestif.

2.1.2. Absorption dans l'intestin grêle

La figure 4 montre l'absorption de glucose et d'acides aminés. Les résultats fournis par le modèle sont rapprochés de ceux d'une expérience faite à l'INRA (GIUSI, 1986). Les ordres de grandeur et le sens des variations sont globalement respectés. Toutefois, les courbes ne se superposent pas totalement. La raison principale de cet écart est que les courbes expérimentales concernent l'apparition des nutriments dans le sang, alors que le modèle exprime la disparition de l'intestin grêle, sans par conséquent prendre en compte la métabolisation par les entérocytes. La bibliographie s'accorde sur l'existence de ce phénomène, mais diverge sur sa quantification. Les bilans d'apparition des sucres réalisés

dans les expériences prises en compte ici suggèrent des valeurs proches de 10%. Par contre, le prélèvement des AGV semble beaucoup plus fort : jusqu'à 70% selon IMOTO et NAMIOKA (1978), et interdit donc une validation directe du modèle pour ce paramètre. Toutes les différences observées ne sont toutefois pas imputables à ce phénomène, et le modèle devra décrire de façon plus fidèle la complexité des processus liés à l'absorption.

2.1.3. Digestibilité fécale de l'énergie

Au delà de la validation de chacune des parties du modèle, il

est intéressant de considérer ses prédictions sur des critères très globaux, comme par exemple la digestibilité de l'énergie (DE), couramment employés par les zootechniciens. La figure 5 montre comment se situent les résultats de simulation de la DE sur des régimes à teneur en NDF variable, par rapport à une compilation bibliographique de DE de matières premières réalisée par IO (la Banque de Données de l'Alimentation Animale). On voit que les résultats des simulations sur des régimes sont cohérents avec ces résultats expérimentaux. D'autre part, la variation moyenne de DE par point de NDF obtenue par le modèle (-0.92 point) est comparable aux observations faites par PEREZ et al (1984) et par NOBLET et al (1989).

Figure 4 - Évacuation gastrique de la matière sèche

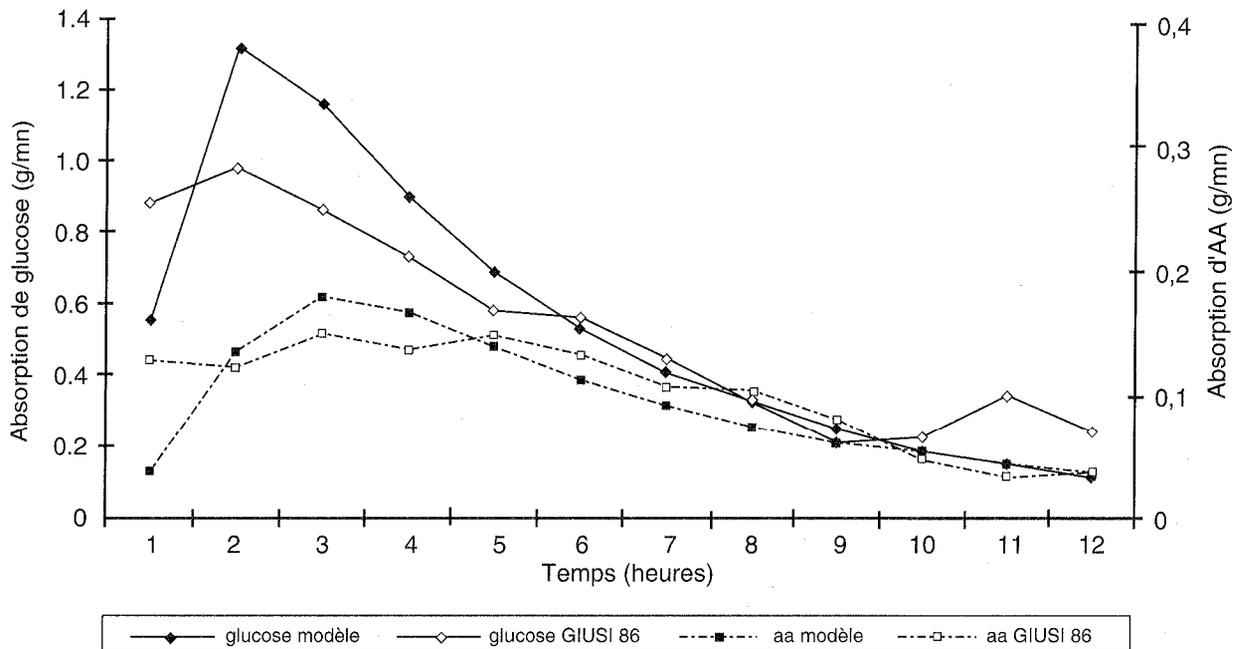
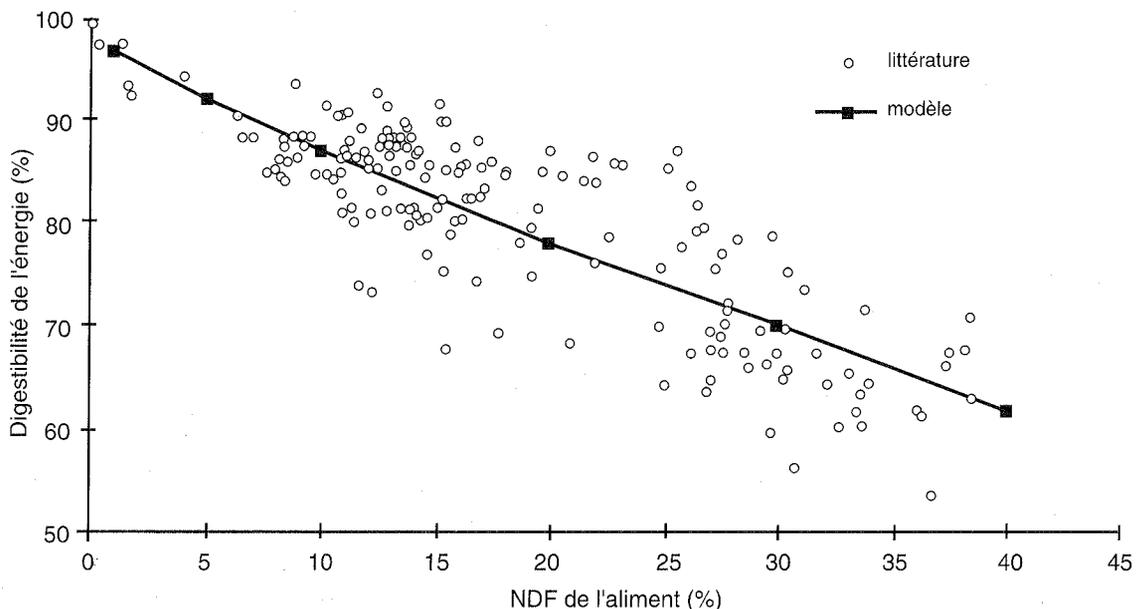


Figure 5 - Relation entre DE et NDF
(Sources : IO, la Banque de Données de l'Alimentation Animale)



2.2. DISCUSSION

2.2.1. Limites de cette approche

Au cours de la description du modèle réalisé, on a pu voir les limites de cette approche :

- Le modèle étant par nature une représentation mathématique de la réalité, il en est nécessairement une simplification, et ne peut donc prendre en compte tous les éléments qui constituent la complexité du phénomène.
- Certains paramètres biologiques essentiels pour le modèle sont mal connus dans leur niveau et leurs variations, on est donc parfois conduit à faire des approximations peut être non négligeables : la modélisation est dans ce cas l'occasion de mettre en évidence des lacunes de la connaissance.
- La simulation se fait sur la description quantitative et qualitative d'un régime. Or on sait qu'à même composition chimique globale (Protéines, Amidon, Sucres, NDF, Lipides, Cendres), un régime peut être utilisé différemment selon la digestibilité de ses constituants. Il sera donc nécessaire pour une meilleure qualité de la prédiction d'introduire une caractérisation plus fine de la ration, avec si possible des indications sur la vitesse potentielle de dégradation (tests *in vitro*) afin, par exemple, de ne pas utiliser une même valeur pour rendre compte de la dégradation de l'amidon de blé ou de pomme de terre crue...

2.2.2. Perspectives

Ce travail constitue la première étape de la mise en place d'un modèle mécaniste plus complet capable de simuler les événements digestifs, et par conséquent les aspects qualitatifs, quantitatifs et chronologiques de l'absorption des nutriments par l'organisme.

Son évolution devrait le rendre utile pour évaluer des stratégies d'alimentation (composition, fréquence,...). Il devrait aussi pouvoir être utilisé dans la recherche pour la prédiction et la compréhension de digestibilités iléales, fécales, de temps de rétention,...

Associé à un modèle d'utilisation métabolique des nutriments, qui n'existe pas encore à l'échelle de temps considérée pour le porc en croissance, il pourrait permettre d'atteindre une description et une prédiction plus fine que les modèles actuels de la croissance.

Par ailleurs, ce modèle, calibré pour le moment sur des valeurs de paramètres correspondant au porc en croissance, pourrait être étendu à d'autres espèces monogastriques.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été partiellement financé par la Commission des Communautés Européennes (DG XII) dans le cadre du programme ECLAIR 0048, coordonné par l'UNIP (Fr), le JII (UK) et l'AFRC (UK).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERNIER J.J., ADRIAN J., VIDON N., 1988, In : «Les aliments dans le tube digestif», DOIN éd, Paris, 427-437.
- BLACK J.L., CAMPBELL R.G., WILLIAMS I.H., JAMES K.J., DAVIES G.T., 1986, Res.Dev.Agric., 3(3), 121-145.
- COOK H., GIESTING D.W., EASTER R.A., 1985, J.Anim.Sci., 61(suppl 1), 319.
- DYNAMO, 1986, Reference manual, Pugh Roberts Associates, Cambridge, MA, USA.
- GIUSI A., 1986, Thèse de doctorat de l'université Paris 6, 120 pp.
- IMOTO S., NAMIOKA S., 1978, J.Anim.Sci., 47(2), 467-487.
- JUST A., JORGENSEN H., FERNANDEZ J.H., 1981, Br.J.Nutr., 46, 209-219.
- KEYS J.E., DE BARTHE J.V., 1974a, J.Anim.Sci., 39(1), 53-56.
- KEYS J.E., DE BARTHE J.V., 1974b, J.Anim.Sci., 39(1), 57-62.
- KRAVIELITSKI K., HENNING U., ZEBROWSKA T., KOWOLCZYK J., HERRMANN U., 1990, Arch.Anim.Nutr., 40(1/2), 17-23.
- HOLMES J.H.G., BAYLEY H.S., HORNEY F.D., 1973, Br.J.Nutr., 30, 401-410.
- LAPLACE J.P., CUBER J.C., 1984, Reprod.Nutr.Dévelop., 24(5A), 655-670.
- LOW A.G., 1979, Br.J.Nutr., 41, 147-156.
- MIRANDA G., PELISSIER J.P., 1983, J.Dairy Res., 50, 27-36
- NOBLET J., FORTUNE H., DUBOIS S., HENRY Y., 1989, Nouvelles bases d'estimation des teneurs en énergie digestible, métabolisable et nette des aliments pour le porc, INRA éd., Paris, 106p.
- PÉREZ J.M., RAMIHONE R., HENRY Y., 1984, Prédiction de la valeur énergétique des aliments composés destinés au porc : étude expérimentale, INRA éd., Paris, 95p.
- PETTIGREW J.E., GILL M., FRANCE J., CLOSE W.H., 1992, J.Anim.Sci., 70, 3742-3761.
- RÉRAT A., BOURDON D., 1975, Journées Rech. Porcine en France, 7, 25-35.
- RÉRAT A., LOUGNON J., 1963, Ann.Biol.Anim.Bioch.Biophys., 3, 21-29.
- SCHMITZ M., AHRENS F., SCHÖN J., HAGEMEISTER H., 1991, in «Digestive Physiology in Pigs», EAAP publication n°54, PUDDOC Wageningen, 85-88.
- SOUFFRANT W.B., 1991, in «Digestive Physiology in Pigs», EAAP publication n°54, PUDDOC Wageningen, 147-167
- WHITTEMORE C.T., FAWCETT R.H., 1974, Anim.Prod., 19, 221-231.
- YEN J.T., EASTER R.A., KERR B.J., 1991, in «Digestive Physiology in Pigs», EAAP publication n°54, PUDDOC Wageningen, 79-84.