

MODÉLISATION DE L'UTILISATION DIGESTIVE DU CALCIUM ET DU PHOSPHORE CHEZ LA POULE PONDEUSE

Hervo Fabien^{1,2}, Méda Bertrand², Narcy Agnès², Létourneau-Montminy Marie-Pierre¹

¹ *Département des Sciences Animales, Université Laval, G1V 0A6, QUEBEC,*

² *INRAE, Université de Tours, BOA, 37380, NOUZILLY*

fabien.hervo@inrae.fr

RÉSUMÉ

Pour produire sa coquille d'œuf, la poule pondeuse requiert une quantité massive de calcium (Ca) fournie par l'alimentation et la mobilisation de l'os médullaire. Ce dernier processus entraîne la libération conjointe de phosphore (P) qui est excrété *via* l'urine. Les apports alimentaires doivent donc être adaptés pour assurer la minéralisation de la coquille et la reconstitution des réserves osseuses tout en optimisant l'utilisation de P. Néanmoins, chez la poule, les flux régissant l'utilisation digestive de Ca et de P sont mal connus. L'objectif de cette étude était de développer un modèle mécaniste décrivant le devenir digestif de ces minéraux en considérant les niveaux alimentaires de Ca et de P non-phytique, l'incorporation de phytase microbienne et de Ca particulaire. Le modèle se décompose en 2 sous-modèles représentant les sections anatomiques du tractus digestif : le sous-modèle pré-intestinal avec le jabot et le gésier, et le sous-modèle intestinal avec le duodénum, le jéjunum et l'iléon. Dans le sous-modèle pré-intestinal, les processus de solubilisation et de complexation des minéraux et l'hydrolyse du P phytique par la phytase microbienne et végétale ont été modélisés en fonction du pH. Dans l'intestin, les flux d'absorption de Ca et de P ont été modélisés en fonction du cycle de formation de la coquille. L'évaluation du modèle a été réalisée en trois étapes : l'analyse globale de la sensibilité, l'analyse du comportement et la validation externe. Ce modèle constitue un outil d'évaluation de stratégies alimentaires afin d'optimiser l'utilisation de Ca et de P chez les poules, dans le but de réduire l'excrétion de P.

ABSTRACT

MODELLING THE DIGESTIVE UTILISATION OF CA AND P IN LAYING HENS. To produce eggshell, laying hens require massive quantities of calcium (Ca) supplied by the feed and the mobilisation of medullary bone, leading to the release of phosphorus (P), which is excreted through the urine. Nutrition ensures the production of the eggshell and the reconstitution of bone reserves, and it also optimises the utilisation of P. However, in laying hen, digestive flows for Ca and P are not well understood. The aim of this study was to develop a mechanistic model describing the digestive fate of these minerals considering dietary levels of Ca and non-phytic P and the incorporation of microbial phytase or coarse limestone particles. The model is divided in 2 sub-models representing the anatomical sections of the digestive tract: the pre-intestinal sub-model with the crop and the gizzard and the intestinal one with the duodenum, the jejunum and the ileum. In the pre-intestinal model, solubilisation, complexation of minerals and the hydrolysis of phytic P by microbial and plant phytases were modelled as a function of pH. In the intestine, Ca and P uptake flows were modelled dependently of the eggshell formation cycle. The model was evaluated in three steps: a global sensitivity analysis, a model behaviour analysis and an external validation of the model. This model constitutes a tool for evaluating feeding strategies to optimise Ca and P utilisation in hens, aiming to reduce P excretion.

INTRODUCTION

Optimiser l'utilisation digestive de P permettrait de réduire les rejets de P, de limiter le coût de la ration et de répondre aux besoins de la poule pondeuse. La phytase microbienne (PhytM) est couramment ajoutée dans l'aliment afin d'utiliser le P sous forme phytique (PP), peu disponible pour l'animal, et ainsi de diminuer l'utilisation de phosphates. Le calcium (Ca) est reconnu pour avoir des effets antinutritionnels vis-à-vis du P (Selle *et al.* 2009), il est néanmoins un élément majeur intervenant dans la constitution de la coquille d'œuf. La première version d'un modèle de recherche ayant pour objectif de décrire le devenir de Ca et de P le long du tractus gastro-intestinal de la poule pondeuse a été développé. Il inclut leur absorption et intègre les principaux facteurs de modulation au cours de la journée, tout en considérant le cycle de calcification de la coquille.

1. MÉTHODOLOGIE

1.1. Structure générale du modèle

Le modèle repose sur 2 sous-modèles regroupant 5 segments anatomiques du tractus digestif (Figure 1). Le jabot et le gésier, constituent le sous-modèle pré-intestinal où se déroule la majeure partie des processus de solubilisation et complexation des minéraux, et l'hydrolyse du PP par les phytases microbienne et végétale. Le duodénum, le jéjunum et l'iléon constituent le sous-modèle intestinal, site d'absorption des minéraux. Le modèle a été développé à l'aide du logiciel Vensim (version 9.3.5) avec un pas de temps à la minute. Les simulations sont réalisées sur 24 heures.

1.2. Entrées et sorties du modèle

Les entrées du modèle correspondent à l'ingestion des différentes formes de Ca et P alimentaires au cours de la journée. Les minéraux sont d'origine végétale (P_{veg} et Ca_{veg}), minérale (P_{min} et Ca_{min}) et animale (P_{ani} et Ca_{ani}). Le P_{veg} comprend le P non-phytique (PNP_{veg}) et le PP. Une partie du Ca d'origine minérale est apportée par les phosphates de Ca (Ca_{min}) et le reste par les carbonates de Ca ($Ca_{carbonate}$). Le carbonate de Ca est caractérisé selon le niveau d'incorporation de fines ($< 0,8mm$) ou de larges particules ($\geq 0,8mm$) et la taille respective de ces particules (mm). Ce modèle considère également les pertes endogènes de P et Ca au niveau intestinal, (Diana *et al.*, 2021 ; Rodehutscord *et al.*, 2002).

Les sorties du modèle correspondent *i*) aux quantités de minéraux absorbés au niveau intestinal provenant des aliments ou des sécrétions endogènes et *ii*) à l'excrétion fécale des minéraux non-absorbés d'origine alimentaire ou endogène.

1.2. Sous-modèle pré-intestinal

1.2.1. Temps de transit des minéraux

Basés sur les données de Hervo *et al.* (2023a), des temps moyens de rétention (TMR) spécifiques au Ca

(fin et particulaire) et P ont été considérés dans le jabot et le gésier. La quantité de minéraux transitant d'un compartiment à l'autre est supposée suivre une loi de décroissance exponentielle (Wilfart *et al.*, 2007). Le Ca particulaire (CaPar) est retenu plus longtemps dans le gésier (Hervo *et al.*, 2022). Le TMR du $Ca_{carbonate}$ dans le gésier a été défini en fonction de la taille des particules (mm ; Rao *et al.*, 1992) :

$$TMR_{CaPar, gésier} = \frac{TMR_{CaPar MAX}}{(1 + e^{TMR_{CaPar MIN} \times (Taille - k_{CaPar})})}$$

avec $TMR_{CaPar MAX}$ et $TMR_{CaPar MIN}$ les valeurs maximale et minimale de TMR du CaPar dans le gésier, respectivement ; *Taille*, la taille de la particule (mm) et k_{CaPar} la taille de particules permettant d'atteindre 50 % de $TMR_{CaPar MAX}$.

1.2.2. Solubilisation et complexation des minéraux

Les minéraux sont ingérés sous forme insolubles et leur solubilisation dépend principalement du pH (de Witt *et al.*, 2006). Basé sur les données de la littérature, le pH du jabot a été fixé à 5,2 et celui du gésier varie au cours de la journée (Lee *et al.*, 2017) en fonction de la consommation alimentaire et de la formation de la coquille (Mongin, 1976). Une fois solubilisé (sol), Ca_{sol} peut se complexer avec le PP_{sol} en fonction du pH et du ratio molaire entre le Ca_{sol} et le PP_{sol} , limitant l'action de la PhytM. Une partie du Ca_{sol} peut également se complexer avec des phosphates (Gosselin et Coghlan, 1953).

1.2.3. Hydrolyse du phosphore phytique

Le PP_{sol} peut être hydrolysé en PNP_{sol} sous l'action des phytases végétale et microbienne selon une équation de cinétique enzymatique de type Michaelis-Menten, avec une vitesse maximale (V_{max}) et une concentration de substrat correspondante (K_M) de façon dépendante du pH (*Hydrolyse PP_i* , $g \cdot min^{-1}$). L'action de ces phytases est considérée additive (Létourneau-Montminy *et al.*, 2011) :

$$Hydrolyse PP_i = \frac{(V_{max,PhyMic} \times PP_i \times k_{eff,PhyMic})}{(K_{M,PhyMic} + PP_i)} + \frac{(V_{max,PhyVeg} \times PP_i \times k_{eff,PhyVeg})}{(K_{M,PhyVeg} + PP_i)}$$

avec PP_i la quantité de PP dans le $i^{ème}$ segment (g). Les paramètres cinétiques des phytase microbienne ($V_{max,PhytM}$, $K_{M,PhytM}$) et végétale ($V_{max,PhytP}$, $K_{M,PhytP}$) proviennent de Menezes-Blackburn *et al.* (2015) et Dionisio *et al.* (2011). L'efficacité des phytases ($k_{eff,PhytM}$ et $k_{eff,PhytP}$) varie en fonction du pH, avec une efficacité maximale pour des pH de 4,0 et 5,5, respectivement pour $k_{eff,PhytM}$ et $k_{eff,PhytP}$.

1.3. Sous-modèle intestinal

1.3.1. Absorption du phosphore

Basés sur les travaux de Liu *et al.* (2016) chez le poulet de chair, le flux d'absorption du P ($F_{abs,P}$, $g \cdot min^{-1}$) est modélisé suivant un processus actif dans le duodénum et passif dans le jéjunum et l'iléon :

$$F_{abs,P\ sol,DUO} = \frac{P_{DUO} \times V_{max,P\ absorption}}{P_{DUO} + K_{M,P\ absorption}}$$

$$F_{absorption,P\ sol,i} = k_{P\ absorption,i} \times P_i$$

Avec, P_{DUO} et P_i les quantités de P dans le duodénum et le jéjunum ou l'iléon (g), respectivement.

1.3.2. Absorption du calcium

Basés sur les données de Hurwitz et Bar (1969), le flux d'absorption du Ca ($F_{abs,Ca}$, g min⁻¹) est modélisé selon un processus actif dans les 3 segments intestinaux :

$$F_{abs,Ca,i} = \frac{Ca_i \times V_{max,i}}{Ca_i + K_{M,i}} \times k_{abs,coquille,i},$$

avec, Ca_i la quantité de Ca dans le $i^{\text{ème}}$ segment et $k_{abs,coquille,i}$ l'influence de la calcification sur l'absorption du Ca dans le $i^{\text{ème}}$ segment (Hurwitz *et al.*, 1973).

1.4. Évaluation du modèle

Une analyse globale de la sensibilité a été réalisée afin d'identifier les paramètres et variables du modèle (et leurs interactions) les plus influents sur la variance globale des sorties du modèle sur une plage de $\pm 1,5$ de leur écart-type (ET) respectif selon la littérature. Le comportement du modèle, par rapport aux effets décrits dans la littérature, a ensuite été évalué face à la variation des principaux facteurs affectant l'utilisation digestive du P et du Ca.

Enfin, une validation externe du modèle a été réalisée. Les régimes décrits dans la littérature ont été simulés par le modèle et les valeurs de DIA du P, du Ca et de dégradation du PP au niveau iléal prédites par le modèle ont été comparées à celles observées dans la littérature. La qualité de prédiction du modèle a été évaluée par régression des valeurs observées en fonction des valeurs prédites (R^2 et ET résiduel) et *via* l'erreur quadratique moyenne de prédiction relative (relMSPE) qui peut être décomposée en erreur de tendance centrale (ETC), erreur de régression (ER) et erreur liée au bruit de fond (EB).

2. RÉSULTATS ET DISCUSSION

2.1. Analyse de sensibilité

Dans la phase pré-intestinale, les paramètres modélisant le pH du gésier sont les plus influents sur la solubilisation de Ca et de P (Figure 2). La variation de ces paramètres explique 16 et 51 % de la variance de la solubilisation du Ca et du P, respectivement. Le pH acide du gésier permet de solubiliser les minéraux ou les complexes formés dans le jabot. Le TMR de la matière sèche dans le jabot et du CaPar dans le gésier influencent fortement la solubilisation de Ca, en accord avec Bo-Linn *et al.* (1984) qui ont montré que la solubilisation de Ca augmentait avec le temps de contact avec l'acide. La dégradation du PP est sensible au pH du jabot, illustrant le rôle majeur de ce segment sur l'activité de la PhytM (Gao *et al.*, 2013). Les paramètres modélisant la complexation du PP dans le jabot et le gésier ont une influence sur la dégradation

des PP, traduisant l'importance de la formation des complexes sur l'utilisation digestive des PP chez les volailles (Hervo *et al.*, 2023b ; Tamin *et al.*, 2004).

2.2. Comportement du modèle

La PhytM est connue pour améliorer la dégradation de PP. Le modèle actuel décrit un effet quadratique de l'enzyme, avec une valeur optimale autour de 648 FTU/kg. Le modèle, montre que l'incorporation de CaPar (75 %) améliore la dégradation du PP de 28 % et la DIA du P de 16 % par rapport à un régime où le carbonate de Ca est apporté sous forme de fines particules. Le CaPar présente un processus de solubilisation lent (Li *et al.*, 2021), réduisant ainsi la quantité de Ca soluble à l'instant t dans la phase pré-intestinale. La plus faible concentration de Ca soluble limite la formation de complexes entre Ca et P (Kim *et al.*, 2018). Enfin, Hervo *et al.* (2023b) ont récemment montré que le CaPar et la PhytM amélioraient ensemble la dégradation de PP et la DIA de P de 32 et 19 %, respectivement. La DIA de Ca est très dépendante du niveau de Ca alimentaire avec 99 % de la variance y étant associée (résultats non présentés). Aux vues des fortes concentrations de Ca dans l'aliment pondeuse, il n'est pas surprenant que la forme d'apport du P ou bien l'incorporation de PhytM aient peu d'effet sur la DIA du Ca.

2.3. Validation externe

La dégradation de PP au niveau iléal résulte de l'activité des phytases microbienne, végétale et intestinale. Le modèle montre une bonne capacité à prédire la dégradation de PP puisque l'erreur en est principalement une de bruit (relMSPE = 13,2 % ; EB = 95,1 % ; R^2 = 0,85 ; Tableau 1). Le modèle représente bien la DIA de P (relMSPE = 12,9 % ; EB = 94,1 %). Bien que la pente et l'ordonnée à l'origine ne soit pas différentes de 0 et 1 respectivement, le R^2 de la DIA du Ca est de 0,13. Il apparaît que le modèle ne représente pas précisément les régulations fines de l'absorption du Ca. De plus, les papiers sélectionnés ne donnent pas d'information relative au moment de la mesure de la digestibilité *vs.* le cycle de calcification de la coquille, élément très influent dans le modèle, puisque lorsque l'heure de ponte passe de 1 à 10 h après l'allumage, la DIA du Ca baisse de 36 %.

CONCLUSION

Ce modèle permet de prédire l'utilisation digestive de Ca et de P chez la poule pondeuse à l'échelle de la journée, en considérant les principaux facteurs de variation. La suite de ce travail consistera à affiner le paramétrage de l'absorption et de lier ce modèle avec un modèle métabolique afin de représenter les régulations régissant l'absorption de Ca et de P au cours de la journée. À terme il sera possible de simuler l'impact de stratégies nutritionnelles sur les paramètres de qualité de coquilles et les rejets de P par exemple.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bar A., 2009. Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr., (152), 447–469.
- Bo-Linn, G. W., G. R. Davis, D. J. Buddrus, S. G. Morawski, C. S. Ana, J. S. Fordtran. 1984. J. Clin. Invest., (73), 640–647.
- de Witt, F. H., H. J. van der Merwe, J. P. Hayes, M. D. Fair. 2006. S. Afr. J. Anim. (36), 95–98.
- Diana, T. F., A. A. Calderano, F. de Castro Tavernari, H. S. Rostagno, A. de Oliveira Teixeira, L. F. Teixeira Albino. 2021. Open J. Anim. Sci. (11), 501–513.
- Dionisio, G., C. K. Madsen, P. B. Holm, K. G. Welinder, M. Jorgensen, et al. 2011. Plant Physiol. (156), 1087–1100.
- Gao, C. Q., C. Ji, L. H. Zhao, J. Y. Zhang Q. G. Ma. 2013. Poult. Sci. (92), 2923–2929.
- Gosselin R. E., Coghlan E. R., 1953. Arch. Biochem. Biophys., (45), 301–311.
- Hervo, F., A. Narcy, Y. Nys, M.-P. Létourneau-Montminy. 2022. Poult. Sci. (101), 101686.
- Hervo, F., M.-P. Létourneau-Montminy, N. Mème, B. Méda, M. J. Duclos A., Narcy. 2023b. Poult. Sci. (102), 102613.
- Hervo, F., Létourneau-Montminy M.-P., Méda B., et al. 2023a. EAAP Congress, Lyon, France.
- Humer E., Schwarz C., Schedle K., 2015. J. Anim. Physiol. Anim. Nutr., (99), 605–625.
- Hurwitz S., Bar A., 1969. Am. J. Clin. Nutr., (22), 391–395.
- Hurwitz S., Bar A., Cohen I., 1973. Am. J. Physiol., (225), 150–154.
- Kim S. W., Li W., Angel R., Proszkowiec-Welgraz M., 2018. Poult. Sci., (97), 4306–4314.
- Lee S. A., Dunne J., Mottram T., Bedford M. R., 2017. Br. Poult. Sci., (58), 290–297.
- Létourneau-Montminy, M.-P., A. Narcy, P. Lescoat, M. Magnin, J. F. Bernier, D. Sauvart, C. Jondreville, C. Pomar. 2011. J. Anim. Sci. (89), 3596–3611.
- Li W., Angel R., Plumstead P. W., Enting H., 2021. Poult. Sci., (100), 900–909.
- Liu, S. B., Y. X. Hu, X. D. Liao, L. Lu, S. F. Li, L. Y. Zhang, H. Z., et al. 2016. J. Anim. Sci. (94), 3312–3320.
- Menezes-Blackburn D., Gabler S., Greiner R., 2015. J. Agric. Food Chem., (63), 6142–6149.
- Mongin P., 1976. Br. Poult. Sci., (17), 499–507.
- Rao K. S., Roland Sr. D. A., Adams J. L., Durboraw W. M., 1992. J. Appl. Poult. Res., (1), 6–10.
- Rodehutsord M., Sanver F., Timmler R., 2002. Arch. Tierernähr., (56), 189–198.
- Selle P. H., Cowieson A. J., Ravindran V., 2009. Livest. Sci., (124), 126–141.
- Tamim N. M., Angel R., Christman M., 2004. Poult. Sci., (83), 1358–1367.
- Wilfart A., Montagne L., Simmins H., Noblet J., van Milgen J., 2007. Livest. Sci., (109), 27–29.

Tableau 1. Validation externe du modèle pour les sorties hydrolyse de phosphore phytique et digestibilité iléale apparente de phosphore et calcium chez la poule pondeuse.

	Hydrolyse du PP (%)	DIA (%)	
		P	Ca
Moyenne			
Nombre expérimentation	6	12	14
Nombre observation	47	62	82
Observée (± ET)	47,3 ± 15,7	43,9 ± 8,1	58,9 ± 12,0
Prédite (± ET)	46,0 ± 13,2	44,2 ± 5,3	63,1 ± 4,8
Modèle $Y_{observé} = a \times Y_{prédit} + b$			
Ordonnée à l'origine (b)	-3,05	-2,06	1,46
P-value ¹	NS	NS	NS
Pente (a)	1,09	1,04	0,91
P-value ²	NS	NS	NS
ETR	6,15	2,35	11,28
R ²	0,85	0,54	0,13
Erreur de prédiction			
MSPE (%)	13,18	12,87	21,04
ETC (% erreur totale)	4,83	0,24	11,38
ER (% erreur totale)	0,04	5,66	6,72
EB (% erreur totale)	95,13	94,09	81,89

DIA, digestibilité iléale apparente ; PP : phosphore phytique ; ET, écart-type ; ETR, erreur type résiduelle ; relative MSPE : *Mean Squared Prediction Error*, erreur quadratique moyenne de prédiction. Les termes ETC, ER et EB correspondent à la décomposition de l'erreur de prédiction : ETC, erreur de tendance centrale ; ER, erreur de régression ; EB, erreur liée au bruit de fond.

¹Différence significative par rapport à 0

²Différence significative par rapport à 1

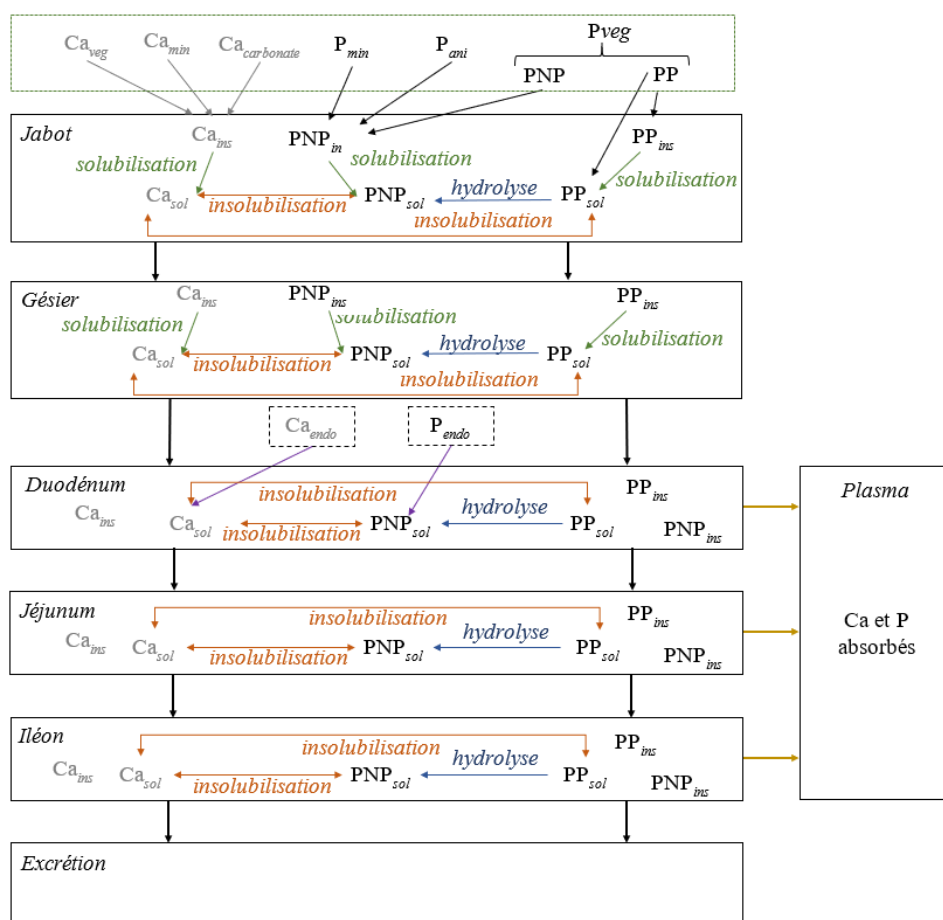


Figure 1. Représentation schématique du modèle compartimental de l'utilisation digestive de Ca et de P chez la poule pondeuse ; Ca_{veg} et P_{veg} , Ca et P des matières premières d'origine végétale ; PP, P phytique ; PNP, P non-phytique ; Ca_{ani} et P_{ani} , Ca et P des matières premières d'origine animale ; Ca_{min} et P_{min} , Ca et P des phosphates ; $Ca_{carbonate}$, Ca du carbonate ; P_{endo} et Ca_{endo} , sécrétions endogènes ; phytase *exo*, phytases microbienne et végétale ; phytase *endo*, phytase intestinale. Les suffixes « sol » et « ins », soluble ou insoluble, respectivement.

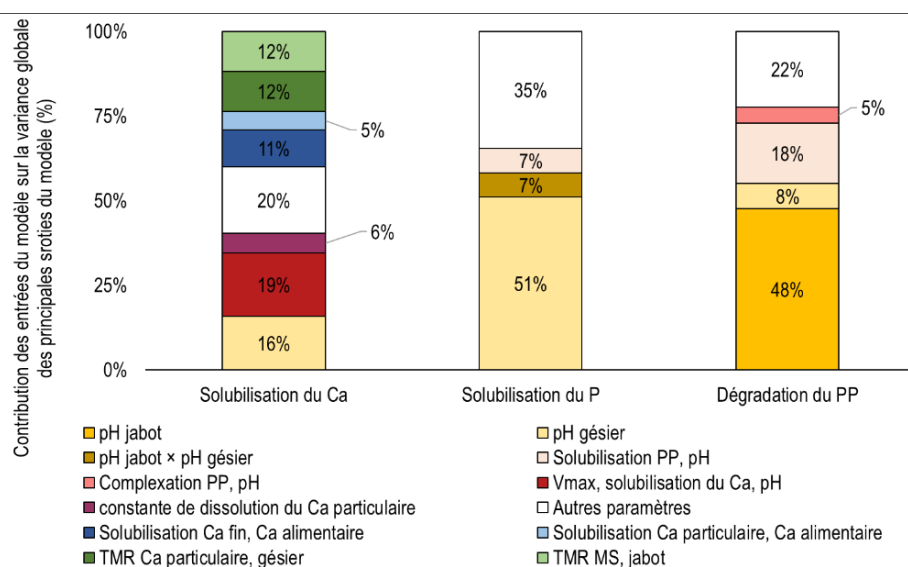


Figure 2. Contribution des paramètres du modèle à la variance des principales sorties du modèle : solubilisation du calcium (Ca) et du phosphore (P) en sortie de gésier et dégradation du phosphore phytique (PP) au niveau iléal. En jaune/rose, sont représentés les paramètres en lien avec le pH, en vert les paramètres en lien avec le transit des minéraux et en bleu les paramètres en lien avec le niveau alimentaire de Ca.