



HAL
open science

Régulation de l'ingestion chez le porc en engraissement : Importance de la dynamique d'ingestion au cours de la journée

Katia Quemeneur

► To cite this version:

Katia Quemeneur. Régulation de l'ingestion chez le porc en engraissement : Importance de la dynamique d'ingestion au cours de la journée. Biologie animale. Agrocampus Ouest, 2019. Français. NNT : 2019NSARB321 . tel-03593462

HAL Id: tel-03593462

<https://theses.hal.science/tel-03593462>

Submitted on 2 Mar 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE / AGROCAMPUS OUEST

Sous le label de l'Université Européenne de Bretagne

pour obtenir le diplôme de :

DOCTEUR DE L'INSTITUT SUPERIEUR DES SCIENCES AGRONOMIQUES, AGRO-ALIMENTAIRES, HORTICOLES ET DU PAYSAGE

Spécialité : « Biologie et physiologie animales »

Ecole Doctorale : Ecologie, Géosciences, Agronomie, Agroalimentaire (EGAAL)

présentée par :

KATIA QUEMENEUR

Régulation de l'ingestion chez le porc en engraissement

Importance de la dynamique d'ingestion au cours de la journée

soutenue le 11 avril 2019 devant la commission d'Examen

Composition du jury :

Sophie Tesseraud, UMRA Nouzilly, INRA / *rapporteuse*

Paolo Trevisi, Université de Bologne / *rapporteur*

Hélène Gilbert, UMR GenPhySe INRA / *présidente*

Sébastien Courtois, Le Guessant / *membre invité*

Maud Le Gall, Cargill Premix Nutrition Europe / *examinatrice*

Lucile Montagne, UMR PEGASE ACO-INRA/ *directrice de thèse*

Etienne Labussière, UMR PEGASE ACO-INRA / *encadrant*

REMERCIEMENTS

Et voilà, trois ans de thèse qui se finissent et j'en suis à écrire mes remerciements. J'ai toujours aimé lire cette partie dans les autres thèses, cette partie révélant à mes yeux le déroulement de cette aventure. J'espère qu'aux travers mes remerciements se refléteront tous les bons souvenirs que seront cette thèse pour moi...

Je voudrais tout d'abord remercier les membres du jury, qui ont accepté d'évaluer ce travail. Merci à Sophie Tesseraud, Paolo Trevisi, Hélène Gilbert et Sébastien Courtois.

Je remercie aussi Jaap van Milgen et Florence Gondret pour m'avoir accueillie au sein de leur unité et Serge Dubois pour le déroulement des expérimentations au sein de l'UEPR.

Merci aussi à Provimi-Cargill pour le financement de ce projet.

Le bon déroulement d'une thèse résulte à mes yeux de trois choses : un bon encadrement, une bonne ambiance de travail et un soutien des proches. Je voudrais donc commencer par remercier mes encadrants !

Merci Lucile d'avoir accepté de diriger cette thèse. Merci pour ta gentillesse, tes conseils et ta présence durant ces trois années. Même si tu n'es pas basée à Sant Gilles, tu as toujours su te rendre disponible pour discuter des résultats, corriger mon travail, participer aux abattages et me faire réfléchir sur mes questions de recherches. Merci pour tes schémas et tes appels pour t'assurer que tout avançait bien ! Et merci pour ce premier conseil qui fut le début de cette aventure « tu devrais discuter avec Provimi de ta volonté de faire une thèse » !

Merci à Etienne de m'avoir encadré au jour le jour ! Merci d'avoir enrichi mon vocabulaire que ce soit de terme de bricolage (je sais maintenant ce que veut dire « tarauder ») ou des expressions (moins) connues (« la moelle et le poil ! »). Merci de m'avoir aidé à vider (et remplir) ma réserve de chocolats. Je te remercie de tout ce que tu m'as appris durant ces trois années, du fonctionnement d'une chambre respiratoire à la mise en forme sous Word ! Merci pour ton aide lorsque je butais sur les modélisations ou certains modèles stat. Et surtout pour m'avoir appris à raisonner, chercher, argumenter, me questionner ! Tout cela toujours dans la bonne humeur ! Merci pour ton investissement dans les manip au moment des collectes mais aussi pour les injections des week ends ! La visite de Cracovie (sous la pluie) et la fondue suisse (à un congrès sur le métabolisme énergétique !) resteront de très bons souvenirs !

Merci Maud et Yannick pour votre confiance et votre participation à ce travail. Merci d'avoir lancé ce projet de thèse, alors que je venais à peine de commencer mon stage de fin d'études à Provimi. Merci d'avoir toujours trouvé un moment pour nos comités de pilotage dans vos agendas plus que chargés. Ces points réguliers ont vraiment permis de me faire avancer dans mon raisonnement et ont été un excellent moyen de m'approprier toutes ces données ! Merci de m'avoir intégrée à l'équipe porc, par la participation aux réunions, formations techniques, repas d'équipe.

La bonne ambiance de travail a aussi beaucoup aidé durant ces trois années ! Je voudrais remercier toutes les personnes qui ont participé aux deux expérimentations de cette thèse ! Sans vous tous, je crois que j'y serais encore !

Merci à Georges et Jean François, pour la fabrication des régimes expérimentaux. Merci à Francis, Julien et Alain pour les poses de cathéters. Merci à toute l'équipe physio-métabo pour les coups de main au bâtiment 16. Un grand merci à Vincent et Marie Hélène pour le suivi des expérimentations

ainsi que les lyophilisations, les broyages et tous les passages à l'étuve (vive *l'ad libitum* !). Je me souviendrai longtemps des collectes du mercredi matin, et des jets d'eau qui (comme par hasard) finissaient sur les cottes ! Merci à Jérôme et Maurice pour tous les abattages le jeudi en début d'après-midi, toujours dans la bonne humeur ! Grâce à votre table de découpe, les multiples de 1.5 n'ont plus de secret pour moi ! Merci à toutes les personnes qui pour une fois, deux fois, ou beaucoup de fois sont venus nous aider à couper, vider, peser, noter à l'abattoir !

Une fois les expérimentations finies, tous les échantillons sont arrivés au laboratoire. Je voudrais donc remercier toutes les personnes qui ont participé aux dosages. Merci Christine et Raphaël pour les dosages d'hormones ! Merci Yolande, Alain, Gwenola et Cécile pour les dosages de biochimie ! Yolande, tu as été juste présente au début de la thèse mais ta présence m'a beaucoup aidé. Merci pour ton accueil, lorsque je suis arrivée dans le bureau à côté du tien, ta gentillesse et ta patience 😊 Cécile, que seraient ces remerciements sans citer ton aide pour le dosage des marqueurs ! merci pour toutes ces heures (journées ?) passées devant le SAA ! Je pense que cet appareil nous aura rendu folles toutes les deux ! Et merci aussi pour tout le reste : ton aide, ton sourire et ton dynamisme ! Et qui dit dosages de marqueurs, dit minéralisations ! Merci à Philippe et Véronique pour les heures passées à peser, diluer, mélanger, numéroter les échantillons de contenus digestifs ! Merci à Agathe pour son aide pour finaliser tous ces dosages. Au passage, une pensée à Sabrina et Maryline qui par des conseils ou simplement quelques mots ont rendu ces journées de dosages plus agréables et aux techniciens/techniciennes PEGASE et NuMeCan qui par un conseil ou une astuce ont permis d'avancer sur les dosages.

Une fois les dosages faits, il a fallu dépouiller toutes ces données ! Je remercie le soutien statistique que ce soit à l'INRA avec Rémi ou à Provimi avec Manon pour m'avoir aidé à analyser ces données ! Sans vous, je pense que cela aurait été (beaucoup) plus long !

Enfin, les données dépouillées, de nombreuses discussions m'ont aidé à y voir plus clair et à aboutir à ce travail final ! Pour toutes ces discussions, je voudrais remercier :

- Les membres de mon comité de thèse : Nicolas Friggens, Sophie Blat, Sophie Lumineau, Nathalie Quiniou, Richard Faris et Hélène Gilbert. Nos trois échanges m'ont permis à chaque fois de prendre du recul, de voir le travail accompli et de me donner de nouvelles idées pour la suite du travail. Merci pour votre bienveillance et tous vos conseils !
- L'équipe Alinut pour les discussions lors des réunions « S » !
- L'équipe Porc Provimi : Lucie, Thomas et Alexandre : votre connaissance du terrain m'a été d'une grande aide pour l'aspect application de mon sujet de thèse.

Je remercie Anaïs, Iroise et Florent, qui ont tous les trois par leur stage apporté leur pierre à l'édifice dans le dépouillement des données et m'ont été d'une grande aide en cours de manip ! Merci à Marilène qui a travaillé sur les modélisations. Une pensée pour Louane, qui même si tu n'as pas participé directement à ma thèse, tu m'as aidé à étiqueter, trier, réétiqueter, broyer, ranger un bon nombre d'échantillons, le tout avec le sourire !

Au-delà de cet aspect professionnel, j'ai aussi trouvé au sein de l'INRA de Saint Gilles et de Provimi de vrais collègues !

Merci à toute l'équipe du métabolisme ! Merci pour les pauses café et les repas du midi ! Merci pour les raclettes, fondues, cassoulets, chocolats, galettes des rois, burgers du vendredi et j'en passe ! Je pense qu'on devrait avoir des actions chez Lu pour le nombre (incalculable) de paquets de Prince consommés ! Merci pour la bonne ambiance, qui le temps d'une pause, permet de se vider l'esprit ! Je pense qu'en arrivant je connaissais le 1^{er} et le 2^{ème} degré de l'humour, maintenant je connais au moins le 10^{ème} degré ! Merci de m'avoir permis d'améliorer mes recettes en étant de supers beta-testeurs ! Henri, merci pour ton aide à toutes mes questions informatiques (« ça marche pas ! »).

Promis je vais (essayer d') ar-ti-cu-ler ☺ et je reviendrai pour ton départ en retraite ! Alain, merci pour les astuces pâtisserie ! Eric, merci pour les discussions à refaire le monde ! David, merci pour tes encouragements et tes histoires ! Vincent, merci pour ta bonne humeur, ton humour et ton dynamisme ! Une réussite de cette thèse aura été de te mettre au thé ! Et puis, au passage, trois verres d'eau en trois ans, finalement j'ai été gentille ! ☺ Et Bienvenue à Fabien au métabolisme !

Merci à mes voisins de bureau : Florence G.-L. pour ta gentillesse et les « bonjour » « bonsoir », Ludovic pour avoir vérifié régulièrement que je survivais le soir. Merci Colette pour tes encouragements et ton soutien, sous forme de viennoiseries dans la dernière ligne droite !

A Provimi, je remercie Manon, pour ton soutien et ta présence. Merci Hortense, pour nos discussions de bureau, et ta participation à un des abattages, bonne chance pour la suite ! Merci Marion et Pauline pour toutes nos discussions lorsque j'étais de passage à Crevin.

Merci aussi à tous les thésards d'hier et d'aujourd'hui. Amélie, Hauteclaire, Alice et Nico, pour vos conseils avisés d'anciens thésards. Florence, Alexia, Cléo, Sophie, Laurence, Mathilde, Hieu et Raphaël pour les moments passés ensemble à l'EAAP en Croatie, au bowling ou tout simplement autour d'un bon repas ! Un merci tout particulier à deux d'entre vous. Hauteclaire, merci d'avoir été présente durant ces trois ans dans les bons et moins bons moments, toujours à l'écoute ! Merci pour les pauses verre d'eau, les repas à la pasta box et les séances à l'écurie. Merci d'avoir simplement été là ! Florence, on se connaissait bien avant la thèse et nous avons toutes les deux été aussi folles pour se lancer dans cette aventure ! Merci pour nos discussions sur la thèse mais surtout pour toutes celles sur tout le reste lors de tours du lac ou de goûters !

Enfin, une thèse est une riche expérience qui ne demande qu'à être partagée avec les proches ! Pour cela, j'en viens maintenant à remercier mes proches qui, tout au long de ces trois ans, ont répondu présents et m'ont entendu parler de « cochon et ingestion » !

Merci aux amis rennais (Anne-So, Ju', Mickou) pour les after work du vendredi (et vive le monaco !) et votre soutien ! Merci aux amis brestois (Océane & Clément, Manon & Fred, Aurel & Ludo, Cindy, Antoine et les bouts d'chous) pour les week ends de repos ! Que c'est bon de revenir en terre finistérienne pour vous revoir ! Un merci tout particulier à Océane et Clément pour être des hôtes au top et des organisateurs de week end hors paires ! Merci aux amis ENSARiens (Flo, Anaëlle, Mathou, Aymeric, Raphou) pour les week ends à Genève, Paris ou Auxerre ! Merci Mathmath pour tes encouragements ! Nous sommes arrivées au bout toutes les deux ! Place à la suite !

Merci à ma famille (de cœur et de sang) pour votre présence. Merci à vous d'avoir fait de moi ce que je suis aujourd'hui. Merci pour votre patience face à ma faible disponibilité, surtout sur les derniers mois. Merci papa d'être (toujours) là et de me faire tant rire pendant les cafés pris ensemble. Merci pour ta présence le jour de la soutenance ! Je remercie aussi oncles et tantes qui ont pu me permettre de finir cette thèse sereinement et qui ont été à mes côtés le jour J ! Merci à mes trois neveux préférés d'être une vraie source d'énergie. Promis, j'aurai maintenant plus de temps pour vous ! ☺

Enfin, je voudrais remercier celui sans qui j'aurai sans doute abandonné avant même d'avoir commencé, merci à toi qui me supporte depuis tant d'années. Merci pour ton soutien dans mes moments de doutes, merci pour ta patience dans mes moments de panique, merci pour ton calme dans mes moments d'agitation. Merci d'être tout simplement (encore et) toujours là.

Un grand MERCI à vous tous ! ☺

LISTE DES PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS

Publications dans des revues internationales à comité de lecture

Quemeneur K., Labussiere E., Le Gall M., Lechevestrier Y., Montagne L. (2018) Feeding behaviour and pre-prandial status affect post-prandial plasma energy metabolites and insulin kinetics in growing pigs fed diets differing in fibre concentration. *British Journal of Nutrition*. 1-33.

Quemeneur K., Montagne L., Le Gall M., Lechevestrier Y., Labussiere E. Relation between feeding behaviour and energy metabolism in pigs fed diets enriched in dietary fibre and wheat aleurone *Soumis à Animal*

Quemeneur K., Montagne L., Le Gall M., Lechevestrier Y., Labussiere E. Relation between feeding behavior and feed intake regulation pathways in finishing pigs fed ad libitum a diet supplemented with wheat aleurone. *En préparation*

Communications scientifiques lors de congrès

Quemeneur K., Labussiere E., Le Gall M., Lechevestrier Y., Montagne L. 2018. Joint dynamics of voluntary feed intake, glycemia and insulinemia in ad libitum fed pigs. Book of Abstract of the 69th Annual Meeting of the European Federation of Animal Science (EAAP), Croatia, p 366 (communication orale)

Quemeneur K., Labussière E., Le Gall M., Lechevestrier Y., Montagne L. 2018. Joint dynamics of voluntary feed intake, glycemia and insulinemia in ad libitum fed pigs. 14th International Symposium of Digestive Physiology of Pigs, Brisbane, Australia (poster)

Quemeneur K., Montagne L., Le Gall M., Lechevestrier Y., Labussière E. 2017. Towards an integrated approach of feed intake regulation: Focus on energy metabolism. 4th international conference on Recent Advances and Controversies in the Measurement of Energy Metabolism (RACMEM), Fribourg, Suisse (poster)

Quemeneur K., Labussière E., Montagne L., Le Gall M., Lechevestrier Y. 2018. La régulation de l'ingestion volontaire chez le porc: rôle du métabolisme énergétique. Journées d'animation scientifique PHASE, 4-5 avril 2018, Rennes, France (poster)

Communications scientifiques lors de journées techniques

Quemeneur K. 2018. Ingestion volontaire du porc charcutier : comment expliquer la variabilité individuelle ? Réunion technique Provimi. Paris, France (communication orale)

Quemeneur K. 2017 Régulation de l'ingestion volontaire: Comment les fibres permettent-elles de réguler le niveau alimentaire? Réunion technique Provimi. Nantes, France (communication orale)

Le Gall M. & Quéméneur K. 2016. Régulation de l'ingestion volontaire chez le porc en engraissement: ou comment améliorer l'efficacité alimentaire ? Réunion technique Provimi. Barcelone, Espagne (communication orale)

TABLE DES MATIERES

Remerciements	2
Liste des publications et communications	5
Liste des abréviations	12
Liste des figures	13
Liste des tableaux	17
INTRODUCTION GENERALE	20
ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE.....	24
Partie A. La régulation du comportement alimentaire chez le porc.....	25
I. La cascade de la satiété.....	25
II. La physiologie de la régulation.....	26
1. Le rôle du système nerveux central dans la régulation de l'ingestion	26
2. Les hormones impliquées dans la régulation de l'ingestion	27
a. La ghréline : hormone orexigène	27
b. Les hormones anorexigènes.....	28
3. Les rôles clés de l'AMPK et de mTOR	32
III. Le rôle du tractus digestif dans la dynamique d'ingestion.....	33
1. Distension et vidange gastrique	33
2. Transit intestinal.....	34
3. Fermentations	35
IV. Les théories de régulations de l'ingestion.....	35
1. La théorie lipostatique	36
2. La théorie thermostatique	36
3. La théorie glucostatique.....	37
4. La théorie d'oxydation hépatique	38
5. La théorie de l'homéostasie des besoins de l'hôte et du microbiote	38
Partie B. Le comportement alimentaire du porc	40
I. Mesures du comportement alimentaire.....	40
1. Variables utilisées pour décrire le comportement alimentaire	40
2. Transformation des prises alimentaires en repas	40
3. Dynamique d'ingestion à l'échelle de la journée	42
4. Dynamique de buvée à l'échelle de la journée	43
II. Facteurs de variations du comportement alimentaire	43
1. Effet du poids vif sur le comportement alimentaire	44
2. Effet du sexe sur le comportement alimentaire	44
3. Effet du logement sur le comportement alimentaire	44
III. Comportement alimentaire et performances zootechniques	45
1. Effet de la dynamique d'ingestion sur l'utilisation énergétique	45

2.	Corrélations entre comportement alimentaire et performances zootechniques	46
Partie C.	Moduler le comportement alimentaire par les fibres alimentaires.....	47
I.	Caractérisation des fibres alimentaires.....	47
1.	Définitions et constituants des fibres alimentaires.....	47
2.	Dosages des fibres alimentaires	48
a.	Méthodes gravimétriques	48
b.	Méthodes enzymatiques chimiques.....	49
3.	Propriétés physico-chimiques des fibres alimentaires.....	49
II.	Effet des fibres alimentaires sur l'ingestion et le comportement alimentaire	50
1.	Effet sur la quantité d'énergie ingérée.....	50
2.	Effet sur la distension gastrique et la vidange gastrique	52
3.	Effet sur le métabolisme énergétique.....	53
4.	Effet sur les fermentations	54
III.	Cas particulier des fibres fonctionnelles : exemple de l'aleurone	55
	OBJECTIFS DE THESE.....	57
	Travail expérimental.....	61
I.	Stratégie expérimentale	62
1.	Sélection des animaux.....	63
2.	Logement des animaux	63
II.	Alimentation.....	64
1.	Programme alimentaire	64
2.	Choix des régimes expérimentaux	64
3.	Accessibilité à l'auge.....	65
III.	Mesures	65
1.	Performances zootechniques et comportement de l'animal.....	65
a.	Performances zootechniques	65
b.	Comportement alimentaire.....	66
c.	Activité physique de l'animal	67
2.	Digestibilité, bilans énergétique et azoté.....	67
3.	Mesures postprandiales des métabolites et hormones.....	70
a.	Métabolisme glucidique	70
b.	Cinétiques de métabolites et d'hormones	71
4.	Mesure du transit digestif	72
5.	Prélèvements de microbiote	73
IV.	Analyses de laboratoires	73
1.	Dosages biochimiques	73
2.	Dosages de métabolites et d'hormones.....	75

3.	Dosages des marqueurs indigestibles	75
V.	Calculs.....	76
1.	Digestibilité.....	76
2.	Calcul des bilans en azote et en énergie	76
3.	Décomposition de la production de chaleur	76
VI.	Analyses statistiques	78
RESULTATS.....		80
Chapitre 1 : Effet de la supplémentation en aleurone et de l'introduction de fibres alimentaires sur les différentes voies de régulation chez le porc en croissance		81
Résumé du chapitre 1.....		82
Publication 1: Feeding behaviour and pre-prandial status affect post-prandial plasma energy metabolites and insulin kinetics in growing pigs fed diets differing in fibre concentration		84
Publication 2: Relation between feeding behaviour and energy metabolism in pigs fed diets enriched in dietary fibre and wheat aleurone		97
Abstract		98
Implications		99
Introduction.....		99
Material and methods.....		101
Results		108
Discussion		110
Acknowledgements		114
References.....		114
Supplementary file		118
Chapitre 2: Effet de la supplémentation en aleurone de blé chez des porcs en finition présentant différents comportements alimentaires en croissance		120
Résumé.....		121
Publication 3. Relation between feeding behavior and feed intake regulation pathways in finishing pigs fed <i>ad libitum</i> a diet supplemented with wheat aleurone.....		123
Abstract		124
Implication.....		125
Introduction.....		125
Material and methods.....		126
Animals, housing and experimental design.....		126
Experimental diet		127
Measurements		127
Feeding and drinking behaviour.....		128
Glucose oxidation		128
Blood collection		129

Transit time and anatomy of digestive tract	129
Chemical analyses	129
Calculations	130
Data analyses.....	131
Results	132
Feeding behaviour	132
Digestibility, energy and nitrogen balance.....	133
Glucose oxidation	133
Kinetics of metabolites and hormones	134
Anatomy of digestive tract	135
Discussion	135
Acknowledgments	138
References.....	138
Chapitre 3 : Etude de la régulation physique chez les porcs en croissance et en finition recevant un régime supplémenté ou non en aleurone de blé.....	141
Rappel du protocole	142
Principaux résultats	143
Essai 1	143
Essai 2	144
DISCUSSION GENERALE	145
Partie A. Intérêts et limites de notre approche expérimentale	147
I. Etude des différentes voies de régulation	147
II. Etude de la variabilité individuelle	149
III. Etude de la régulation chez des animaux présentant différents comportements alimentaires.....	150
IV. Etude de la régulation de repas spontanés.....	151
Partie B. Effet de la supplémentation en aleurone et intégration des différentes voies de régulation.....	153
I. Effets de l'aleurone de blé sur le comportement alimentaire selon le poids vif et le sexe	153
II. Effet de l'aleurone sur les voies de régulation chez le porc en croissance	154
III. Effet de l'aleurone sur les voies de régulation chez le porc en finition	155
Partie C. Comportement alimentaire et efficacité alimentaire	156
I. Efficacité énergétique chez le porc en croissance.....	157
II. Efficacité énergétique chez le porc en finition	158
Partie D. Réduire la consommation en élevage	161
I. Amélioration de la satiété	161
II. Accélération de la satiété.....	162
Conclusions et perspectives	165

REFERENCES 168

LISTE DES ABREVIATIONS

AGCC : acides gras à chaînes courtes

AHP : production de chaleur liée à l'activité physique (activity heat production)

AMPK : AMP-protein kinase

CCK : cholecystokinine

CMJ : consommation moyenne journalière

CR : critère repas

EB : énergie brute

ED : énergie digestible

EM : énergie métabolisable

ER : énergie retenue

ER_{lip} : Énergie retenue sous forme de lipides

ER_{prot} : énergie retenue sous forme de protéines

FHP : production de chaleur au jeûne (fasting heat production)

GLP-1 : glucagon like peptide 1

GMQ : gain moyen quotidien

HP : production de chaleur (HP)

IC : indice de consommation

MHP : production de chaleur minimale (minimal heat production)

MS: matière sèche

NDF: neutral dietary fiber

PV: poids vif

PYY: peptide Tyrosine Tyrosine

SNC: système nerveux central

TEF : effet thermique du repas (thermic effect of feeding)

LISTE DES FIGURES

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

- Figure 1** Cascade de la satiété détaillant les signaux préingestifs (vert) et postingestifs (bleu). D'après Blundell, 1991. 25
- Figure 2** Courbe théorique de la sensation de faim au cours de et entre deux repas. D'après Blundell et al., 1991. 25
- Figure 3** Principaux sites de sécrétions et d'actions des neuropeptides. D'après Arora, 2006. 26
- Figure 4** Cinétique de la concentration de ghréline activée chez des porcs recevant des repas à heures fixes (courbe noire) et des porcs nourris *ad libitum* avec un accès libre à l'auge (courbe pointillés). D'après Brown, 2005. 28
- Figure 5** Effets de la ghréline sur les différents organes. D'après Dong *et al.*, 2009. 28
- Figure 6** Stimulation de la sécrétion d'insuline dans les cellules β pancréatiques par la voie dépendant des canaux K^+ sensibles à l'ATP. GK : glucokinase ; GLUT 2 : glucose transporter 2. D'après Magnan et Ktorza, 2005. 29
- Figure 7** Effets du GLP-1 sur les différents organes. D'après Baggio et Drucker, 2007. 30
- Figure 8** Principaux sites de sécrétion et d'action du peptide YY. D'après Onaga *et al.*, 2002. 31
- Figure 9** Relation entre l'indice de masse corporelle et la concentration plasmatique de leptine chez la femme. D'après Chemineau *et al.*, 1999. 31
- Figure 10** Effets de la leptine sur les différents organes pour maintenir l'homéostasie énergétique. D'après Barb *et al.*, 2001. 32
- Figure 11** Rôle de l'AMPK dans le métabolisme énergétique. D'après Lage et al., 2008. 33
- Figure 12** Effet de la supplémentation en gomme de guar de l'aliment sur le taux de récupération de l'aliment et de l'eau, de la matière sèche (MS) ; de l'azote total et du glucose total dans l'estomac après un repas. D'après Rainbird et Low, 1986b. 34
- Figure 13** Localisation des différents récepteurs dans le tractus digestif. D'après Low et al., 1990. 34
- Figure 14** Effet de la fréquence de distribution d'aliment (en 2 (M2) ou 12 (M12) repas par jour) sur la cinétique post-prandiale de glycémie chez le porc. D'après Le Naou, 2014. 36
- Figure 15** Effets des inhibitions et activations des oxydations de substrats énergétiques sur la prise alimentaire. 37
- Figure 16** Distribution des populations microbiennes chez le porc adulte. D'après Fleury, 2015. 37
- Figure 17** Cinétique de la croissance bactérienne en fonction du temps. D'après Fetissoff, 2016. 38
- Figure 18** Relations entre les variables du comportement alimentaire. D'après Nielsen, 1999. 40

Figure 19 Fréquence des différentes durées d'intervalles entre repas (minutes) entre 0 et 30 minutes chez des porcelets sevrés. D'après Petrie et Gonyou, 1988.	40
Figure 20 Fréquence cumulée des intervalles entre repas (secondes) chez des porcs miniatures. D'après Musial et al., 1999.	41
Figure 21 Evolution du nombre de repas en fonction du critère repas appliqué chez 32 porcs en finition.	41
Figure 22 Densité de probabilité en fonction du logarithme de la durée des intervalles (secondes) entre deux visites au distributeur chez le porc. D'après Morgan et al., 2000.	42
Figure 23 Distribution du critère repas chez des porcs logés en groupe ou individuellement. D'après De Haer et Merks, 1992.	42
Figure 24 Taux d'occupation du distributeur automatique d'aliment au cours de la journée chez des porcs de 30 kg de poids vif logés en groupe. D'après Andretta et al., 2016.	43
Figure 25 Répartition de l'activité de buvée en fonction du poids vif chez des porcs logés individuellement de 10 à 130 kg. D'après Bigelow et Houpt, 1988.	43
Figure 26 Effet du poids vif sur l'ingestion d'aliment chez le porc en croissance. D'après Lovatto et Sauvart, 2002 ; méta-analyse portant sur 54 publications.	44
Figure 27 Effet du poids vif sur la consommation moyenne journalière, la quantité ingérée par repas et le nombre de repas par jour chez le porc.	45
Figure 28 Effet du nombre de repas sur le gain moyen quotidien (GMQ) et sur l'indice de consommation (IC) dans des études avec un niveau alimentaire constant (CMJ) chez le porc.	47
Figure 29 Caractérisation des fibres alimentaires par les méthodes gravimétriques en fonction de la nature du résidu d'analyse. D'après Gidenne, 1996.	48
Figure 30 Interactions entre les différentes propriétés physico-chimiques des fibres alimentaires. D'après Bach Knudsen, 2001.	50
Figure 31 Effet des fibres alimentaires sur les différents organes impliqués dans la régulation de l'ingestion.	50
Figure 32 Effet de la concentration énergétique de l'aliment et du poids vif sur la consommation d'aliment chez le porc. D'après Quiniou et Noblet, 2012.	51
Figure 33 Effet de la teneur en résidus NDF (neutral detergent fibre) sur la digestibilité fécale apparente de l'énergie chez le porc.	51
Figure 34 Effet de la teneur en fibres totales (TDF) sur le temps de séjour moyen total chez le porc.	52
Figure 35 Composition d'un grain de blé. D'après Brouns et al., 2012.	55

TRAVAIL EXPERIMENTAL

Figure 36 Répartition des différentes mesures par voies de régulation impliquées dans la prise alimentaire.	63
--	----

Figure 37 Organisation d'une période expérimentale et des mesures effectuées dans les essais 1 et 2.	64
Figure 38 Plan de la salle et du système d'alimentation automatique utilisés pendant la période de croissance au cours de laquelle les animaux ayant des comportements alimentaires contrastés (gloutons et grignoteurs) ont été sélectionnés parmi 120 porcs pour l'essai 2.	65
Figure 39 Fonctionnement d'une chambre respiratoire.	65
Figure 40 Signal de force au cours d'une journée de mesures en chambre respiratoire chez un porc en croissance (essai 2, porc n°663970, 4/02/2017).	68
Figure 41 Bilans en énergie et en azote Décomposition de l'énergie et de l'azote ingérés.	76
Figure 42 Différentes étapes de la modélisation des composantes de la production de chaleur par la méthode des splines.	77
 PUBLICATION 1	
Figure 1 Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on plasma glucose (a, b), insulin (c, d), lactate (e, f), free fatty acid (g, h), urea (i, j) and α -amino nitrogen(k, l) concentrations in growing pigs fed diets.	90
Figure 2 Effect of dietary fibre (DF) ad aleurone (A) supplementation on plasma TAG concentration in growing pigs fed experimental diets.	92
Figure 3 Effect of clustering according pre-prandial concentrations of plasma metabolites and insulin, feeding behavior and size of the voluntary test meal on plasma glucose (a), insulin (b), lactate (c), free fatty acid (d), α -amino nitrogen (e), urea (f) and TAG (g) concentrations in growing pigs.	94
 PUBLICATION 2	
Figure 1 Partitioning of heat production between heat production due to physical activity (AHP), thermic effect of feeding (TEF) and minimal heat production (MHP) for pig N°663690 fed with HF-A2 diet on 24 November 2016.	105
Figure 2 Effect of clustering of growing pigs on time partitioning between lying, standing while eating or drinking and other standing activities.	113
 PUBLICATION 3	
Figure 1 Relation between the number of meals per day between selection period and the week of measurements in respiration chamber in castrated males (CM) and females (F) receiving a diet without (A0) or with 4 g/kg of wheat aleurone (A4).	131
Figure 2 Effects of aleurone, sex and number of meals per day of the dynamics of recovery rate of ^{13}C in finishing castrated male (CM) and female (F) pigs fed a diet without (A0) or with (A4) wheat aleurone supplementation (n=24).	135

Figure 3 Effect of dietary fibre, sex and number of meals on plasma glucose (A), free fatty acid (B), insulin (C), α -amino-nitrogen (D); lactate (E) and urea (F) concentrations in finishing pigs. 137

DISCUSSION GENERALE

Figure 43 Comparaison des tailles de repas test des jours de cinétiques sanguines et de la taille moyenne des repas chez des porcs en croissance (essai 1) et en finition (essai 2). 151

Figure 44 Evolution de la concentration de glucose, d'insuline, d'acides gras libres (AGL) et d'azote (N) α -aminé au cours de l'heure suivant le repas lors du premier et du second repas de la journée de cinétique sanguine chez les porcs en croissance de l'essai 2 (n= 20). 152

Figure 45 Différentes voies impliquées dans le métabolisme glucidique chez le porc en croissance. 158

Figure 46 Effet théorique du nombre de repas sur la concentration de lactate après un repas chez le porc finition (essai 2). 159

Figure 47 Différentes voies impliquées dans le métabolisme glucidique chez le porc en finition. 160

Figure 48 Evolution moyenne des concentrations de glucose, de lactate et d'azote α -aminé plasmatiques après un repas chez deux femelles en finition recevant le régime non supplémenté en aleurone (essai 2). 161

LISTE DES TABLEAUX

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

Tableau 1. Evaluation des biomarqueurs de la satiation et de la satiété. D'après de Graaf et al., 2004.	39
Tableau 2 Equation d'estimation de la consommation d'aliment en fonction du poids vif.	44
Tableau 3 Effet du type sexuel sur le comportement alimentaire chez le porc.	46
Tableau 4 Effet de la taille du groupe sur la consommation d'aliment chez le porc	47
Tableau 5 Corrélation entre variables du comportement alimentaire et indicateurs de performances zootechniques dans différentes études chez le porc.	48
Tableau 6 Concentrations en polysaccharides et fibres des principales matières premières utilisées en alimentation porcine (g/kg de MS). D'après Bach Knudsen (1997), Sauvant et al. (2002), Bach Knudsen (2014), van Amburgh et al. (1999) et Burkhalter et al. (2001).	49
Tableau 7 Effets des fibres alimentaires solubles et insolubles sur les propriétés rhéologiques des contenus digestifs et sur la digestion et l'absorption chez le porc. D'après Bach Knudsen, 2001.	49

TRAVAIL EXPERIMENTAL

Tableau 8 Principales caractéristiques des deux essais menés lors de la thèse.	62
Tableau 9 Plan d'alimentation au cours de la période d'adaptation des essais 1 et 2 avant le début des mesures en chambres respiratoire (jour J).	66
Tableau 10 Composition et valeurs nutritives des aliments expérimentaux.	67
Tableau 11 Dosages des métabolites et d'hormones aux différents temps de prélèvements sanguins.	71
Tableau 12 Récapitulatif des dosages effectués sur l'aliment, les fèces et les urines.	73
Tableau 13 Récapitulatif des différents dosages effectués sur le spectrophotomètre Konelab 20i.	75

PUBLICATION 1

Table 1 Ingredients and chemical composition of experimental diets.	87
Table 2 Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on feeding and drinking behaviour in growing pigs.	88
Table 3 Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on pre-prandial concentrations of plasma metabolites and insulin and drinking behaviour in growing pigs.	89
Table 4 Contributions of each variable to components 1 and 2 in the multiple factorial analysis performed on pre-prandial plasmatic metabolite and insulin concentrations and feeding behaviour in growing pigs.	92

Table 5 Characterisation of groups after clustering according feeding behaviour, voluntary test meal and pre-prandial plasma metabolites and insulin concentrations in growing pigs.	93
PUBLICATION 2	
Table 1 Ingredients and chemical composition of experimental diets.	102
Table 2 Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on feed intake and feeding behaviour in growing pigs (n=36).	108
Table 3 Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on apparent faecal digestibility coefficients of nutrients and energy and metabolizability of energy in growing pigs (n=36).	109
Table 4 Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on nitrogen and energy balances in growing pigs (n=36).	110
Table 5 Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on glucose oxidation measured as ¹³ C recovery in expired CO ₂ after an intravenous injection of [U ¹³ C]-glucose in growing pigs (n=29).	111
Table 6 Characterization of groups after clustering of growing pigs according to feeding behaviour, voluntary test meal and pre-prandial plasma metabolites and insulin concentrations.	112
PUBLICATION 3	
Table 1 Ingredients and chemical composition of the experimental diet.	127
Table 2 Effect of sex, aleurone supplementation and daily number of meals on feeding behaviour in finishing pigs (n=27).	132
Table 3 Effect of sex, aleurone supplementation and number of meals on apparent faecal digestibility coefficients of nutrients and energy and metabolizability of energy in finishing pigs (n=27).	133
Table 4 Effect of sex, aleurone supplementation and number of meals on nitrogen and energy balances in growing pigs (n=27).	134
Table 5 Effect of sex, aleurone supplementation and number of meals on glucose oxidation measured as ¹³ C recovery in expired CO ₂ after an intravenous injection of [U ¹³ C]-glucose at the time of first meal of the day in finishing pigs (n=24).	135
Table 6 Effect of sex, aleurone supplementation and number of meals on concentrations of plasma metabolites and hormones in finishing pigs (n=27).	136
RESULTATS COMPLEMENTAIRES	
Tableau 1 Effet des fibres alimentaires et de l'aleurone de blé sur l'anatomie du tube digestif chez le porc en croissance (essai 1).	142

Tableau 2 Effet des fibres alimentaires et de l'aleurone sur les taux de récupération de marqueurs indigestibles dans les différents compartiments digestifs et les fèces chez le porc en croissance (essai 1).	142
Tableau 3 Anatomie du tractus digestif dans les différents clusters chez le porc en croissance (essai 1).	143
Tableau 4 Taux de récupération de marqueurs indigestibles dans les différents compartiments digestifs et les fèces dans les différents clusters chez le porc en croissance (essai 1).	143
Tableau 5 Effet de l'aleurone, du sexe et du nombre de repas sur les taux de récupération de marqueurs indigestibles dans les différents compartiments digestifs et les fèces chez les porcs en finition (essai 2).	144
DISCUSSION GENERALE	
Tableau 14 Tableau récapitulatif de l'effet de la supplémentation en aleurone (4 g/kg) chez les porcs en croissance (essai 1) et chez les porcs en finition (essai 2).	153
Tableau 15 Rôles des micronutriments de l'aleurone de blé dans le métabolisme énergétique. D'après Brouns et al. (2012) et Huskisson et al. (2007).	154

INTRODUCTION GENERALE

L'alimentation représente selon les années entre 60 à 70% du coût de production en élevage porcin et constitue un levier économique important, rapidement mobilisable et réversible (France AgriMer, 2015). Les pratiques d'alimentation permettent aussi d'améliorer les rejets environnementaux (Pomar *et al.*, 2011). Enfin, l'alimentation est un élément clé pour limiter la compétition pour les ressources qui existe entre l'alimentation humaine et l'alimentation animale. L'efficacité alimentaire des porcs est donc au cœur des préoccupations de la filière. Aujourd'hui, l'éleveur est rémunéré selon le poids des carcasses et leur répartition dans la gamme et le Taux de Muscle des Pièces (TMP), qui représente la proportion de muscles dans la carcasse. Afin d'augmenter la marge de l'éleveur, il est nécessaire de diminuer le coût alimentaire et d'améliorer le paiement de la carcasse. Les performances zootechniques (Gain Moyen Quotidien (GMQ), Indice de Consommation (IC)) et la qualité de la carcasse (TMP) peuvent être améliorées par la composition de l'aliment, et les pratiques d'alimentation. Il est nécessaire de limiter le dépôt lipidique en fin d'engraissement afin d'améliorer le TMP et d'homogénéiser le poids vif des animaux au moment du départ à l'abattoir. La qualité de la carcasse est directement liée aux nutriments disponibles et à la capacité de l'animal à déposer des protéines ou du gras qui diffère selon la composition de l'aliment et les caractéristiques de l'animal (sexe, génétique; Fuller *et al.*, 1995). Alors que le dépôt protéique atteint un seuil maximal, représentant le potentiel de dépôt protéique de l'animal, le dépôt lipidique augmente proportionnellement avec la quantité d'énergie ingérée. Sur la période d'élevage, cette évolution du dépôt lipidique se traduit par une augmentation de l'indice de consommation, pénalisant l'éleveur sur le coût alimentaire. Pour une augmentation de 0,1 sur l'indice en période d'engraissement, une diminution 2,2 € pour 100 kg de carcasse a été calculée (Gestion Technico-Economique des Elevage, 2015). Enfin, lorsque les porcs sont nourris à volonté, le niveau d'ingestion peut être très différent entre les animaux dominants et dominés, induisant des différences de performances et donc une hétérogénéité du poids des animaux au moment de l'abattage. Pour limiter le dépôt lipidique et ainsi améliorer l'indice et le TMP ainsi que l'homogénéité du poids des porcs d'un même lot, le rationnement est utilisé souvent en fin de période d'engraissement (finition). Les pratiques

d'alimentation diffèrent selon les élevages selon la forme de présentation (soupe ou sec sous la forme de farine et plus fréquemment de granulés), la fréquence de distribution dans la journée et le type d'équipement (nombre de places à l'auge ou nombre d'animaux par auge). Un rationnement quantitatif avec un seuil maximal de quantité d'aliment distribué, permet de réduire le dépôt gras et de maintenir le dépôt de muscles (Monziols *et al.*, 2014) et réduit l'hétérogénéité de poids vif entre les animaux. Cependant, le rationnement n'est pas toujours possible à mettre en place, selon les équipements des élevages. Il est donc nécessaire de trouver d'autres méthodes pour rationner les porcs en fin d'engraissement. Une meilleure compréhension des déterminants de l'ingestion volontaire est donc nécessaire. Cette ingestion volontaire se traduit à l'échelle de la journée par la consommation journalière et résulte de plusieurs repas effectués sur la journée. L'étude de la dynamique d'ingestion est un préalable à la recherche de nouvelles solutions. La réduction de la quantité d'aliment ingérée peut être faite par une diminution du nombre de repas par jour et/ou par une diminution de leur taille. Les mécanismes de régulation de la dynamique d'ingestion volontaire sont aujourd'hui connus chez le porc et aussi dans différentes espèces avec la description de plusieurs voies de régulations interagissant entre elles. Cependant, il n'existe pas à notre connaissance d'études intégrant les différentes voies de régulations permettant l'étude de leurs interactions chez le porc.

L'objectif principal de cette thèse est d'étudier les interactions entre les voies de régulation de l'ingestion. L'enjeu finalisé est de pouvoir limiter l'ingestion spontanée des porcs en finition en agissant directement sur le comportement alimentaire de l'animal via une diminution de la sensation de faim, aussi appelé satiété. Les facteurs testés dans ce travail sont les fibres alimentaires apportées sous la forme d'un mélange de matières premières fibreuses ou d'une fraction spécifique : l'aleurone de blé.

Ce manuscrit de thèse est constitué de cinq parties. Une synthèse bibliographique fait un état des lieux des connaissances actuellement disponibles sur les différentes voies de régulations de

l'ingestion, sur le comportement alimentaire du porc et sur l'effet des fibres alimentaires sur le comportement alimentaire du porc. Les objectifs de cette thèse et les différentes questions de recherche sont ensuite détaillés dans une deuxième partie. La stratégie expérimentale et les mesures effectuées dans ce travail sont décrites dans une troisième partie. Les résultats sont présentés sous la forme de trois publications et de résultats complémentaires. Enfin, les résultats sont discutés dans une dernière partie afin de présenter les intérêts et les limites de notre approche expérimentale, d'analyser l'interaction entre la supplémentation en aleurone et les caractéristiques des porcs (poids vif, sexe) et de mettre en relation le comportement alimentaire et l'efficacité alimentaire, avant d'aboutir à une conclusion générale et à des perspectives.

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

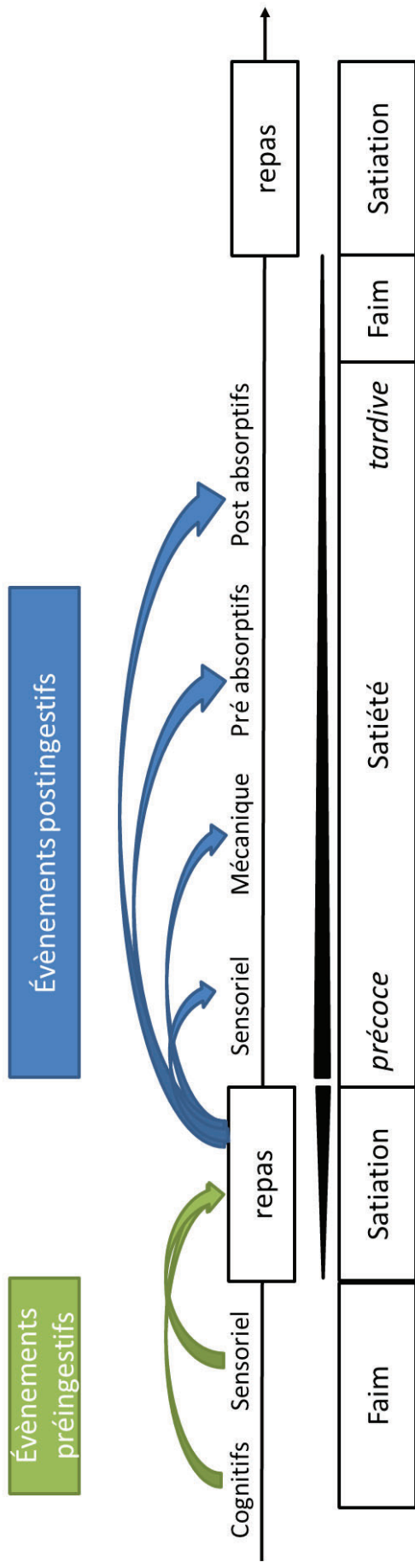


Figure 1 Cascade de la satiété détaillant les signaux pré-ingestifs (vert) et post-ingestifs (bleu). D'après Blundell, 1991.

Les triangles noirs représentent la sensation de satiété qui augmente pendant le repas et diminue entre deux repas.

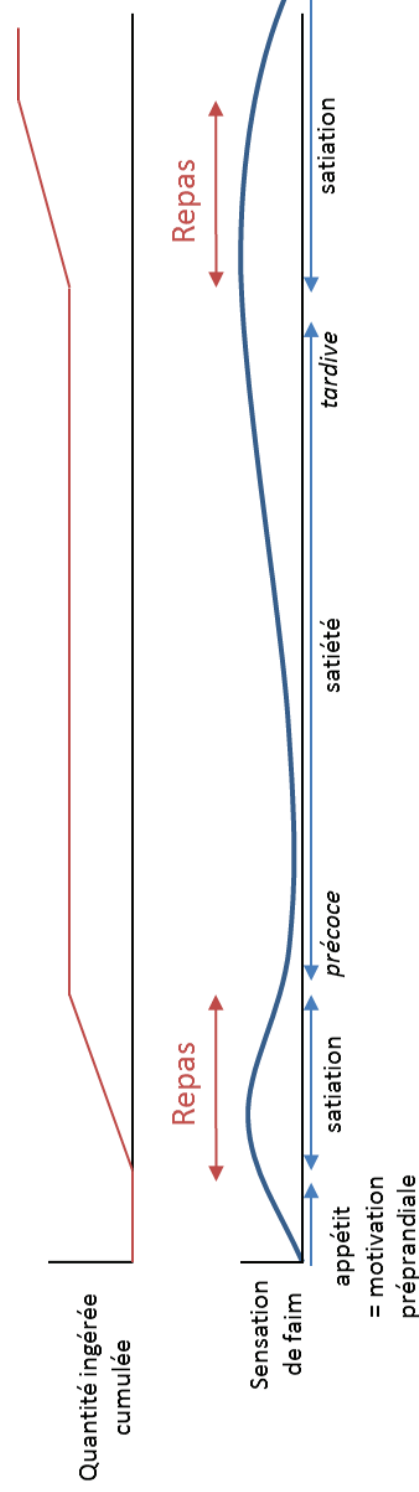


Figure 2 Courbe théorique de la sensation de faim au cours de et entre deux repas. D'après Blundell et al., 1991.

Afin de faire un état des lieux des connaissances sur la régulation du comportement alimentaire, nous aborderons tout d'abord la cascade de la satiété et les différentes théories de la régulation qui régulent à différents pas de temps l'ingestion. Puis, nous nous intéresserons au porc afin de décrire son comportement alimentaire et de déterminer quelques facteurs de variations de son ingestion. Enfin, nous prendrons l'exemple des fibres alimentaires afin d'illustrer les différentes voies de régulations mises en jeu lors de l'ingestion d'un aliment riche en fibres chez le porc.

Partie A. La régulation du comportement alimentaire chez le porc

I. La cascade de la satiété

L'ingestion au cours d'un repas est régulée par une cascade d'événements (figure 1; Blundell, 1991). Le début du repas est déclenché par la sensation de faim. La faim est définie sur le plan nutritionnel comme étant un « état de besoin d'énergie associé à un déficit des apports par rapport aux dépenses » (Bellisle, 2005). Au cours du repas, la sensation de faim, aussi appelée « appétit », diminue progressivement, lors d'une phase appelée « rassasiement » ou « satiation » conduisant à l'arrêt du repas (figure 2; Bellisle, 2005). La satiation survient souvent avant l'absorption des nutriments du repas, ce qui suggère la présence de signaux sensoriels, gastriques, nerveux et hormonaux qui anticipent l'arrivée des nutriments dans le système sanguin (Bellisle, 2005). La satiété (de *satis* signifiant assez en latin ; Gallouin et Le Magnen, 1987) volumétrique est une régulation physique due à un remplissage du volume de l'estomac alors que la régulation homéostatique est due à des concentrations minimales ou maximales de nutriments dans le sang (Powley et Phillips, 2004). Une fois le repas terminé marqué par l'arrêt de l'ingestion ou de la prise alimentaire, l'animal est alors dans un état de satiété correspondant à une absence de faim et de désir de manger qui caractérise les périodes inter prandiales. L'arrêt de cet état de satiété correspond à l'initiation de la sensation de faim, à l'accroissement de la motivation préprandiale puis au début d'un nouveau repas dans des conditions d'alimentation *ad libitum* (Bellisle, 2005).

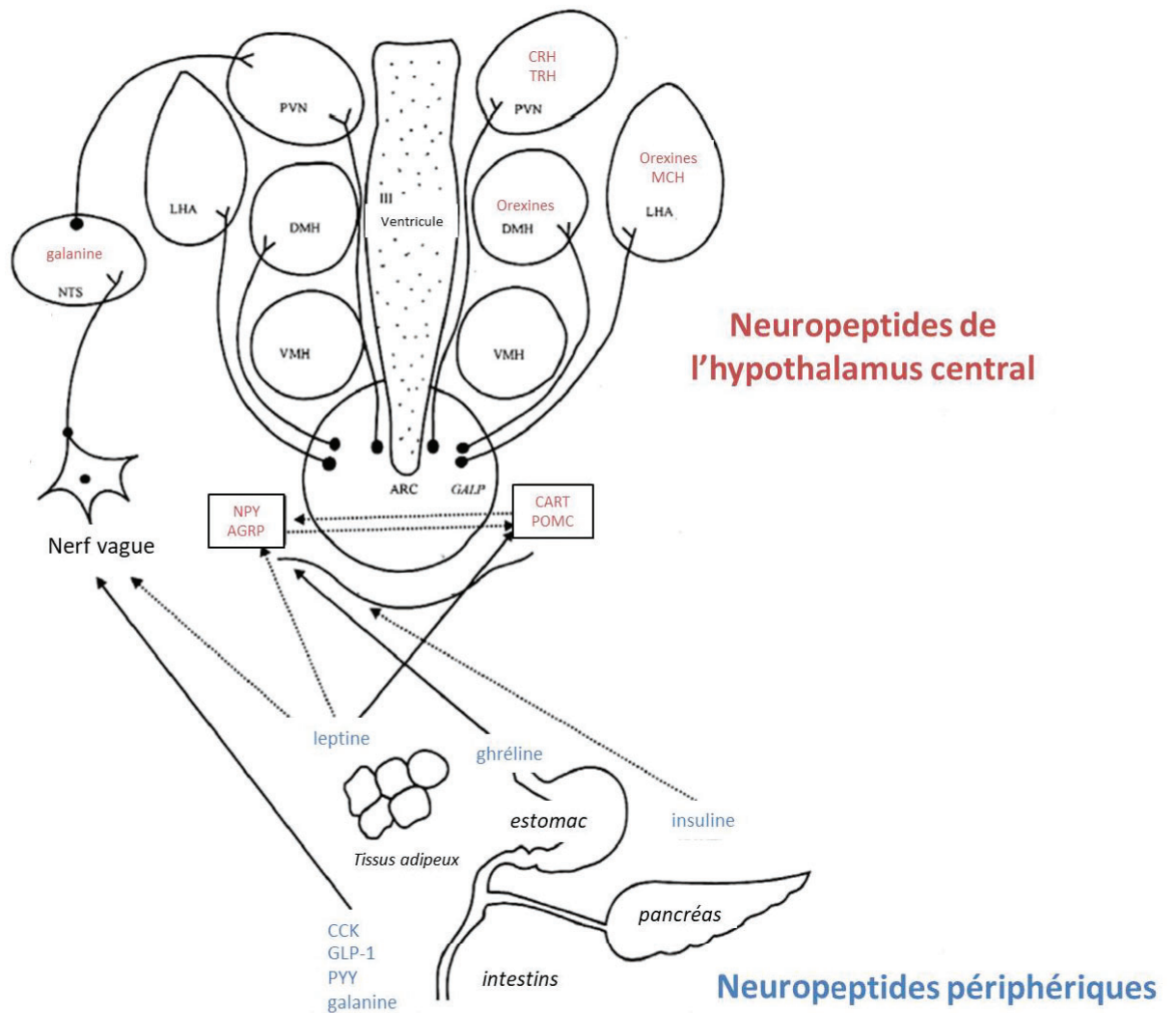


Figure 3 Principaux sites de sécrétions et d'actions des neuropeptides. D'après Arora, 2006.

AGRP : agouti-related peptide ; ARC : noyau arqué ; CART : Cocaine and amphetamine regulated transcript ; CCK : cholecystokinine ; CRH : hormone corticolibérine ; DMH : hypothalamus dorsomédian ; GALP : galanin like peptide protéines ; GLP-1 : glucagon like peptide 1 ; LHA : hypothalamus latéral ; MCH : hormone de mélan-concentration ; NPY : neuropeptide Y ; NTS : noyau du tractus solitaire ; POMC : Pro-opiomélanocortine ; PVN : noyau paraventriculaire ; PYY : peptide tyrosine tyrosine ; TRH : hormones thyroïdienne ; VMH : hypothalamus ventromédian.

Les différentes phases de cette cascade d'évènements qui se traduisent à l'échelle de la journée par des repas successifs séparés par les intervalles entre repas sont contrôlées par des régulations psychologiques et physiologiques impliquant le système nerveux central (SNC) et le système endocrinien. Les régulations physiologiques relèvent de deux systèmes complémentaires. Le premier système relève de l'homéostasie et permet le maintien des constantes physiologiques (Bellisle, 2005). Le second système repose sur l'hypothèse que l'animal mange pour subvenir à ses besoins et que la consommation est donc régulée afin de fournir la quantité nécessaire de nutriments pour la croissance de l'animal (Nyachoti *et al.*, 2004). Les deux systèmes sont cependant indissociables, l'évolution des concentrations dans le sang dépendant de la captation des nutriments pour la croissance. Ces deux systèmes de régulation sont aussi influencés par des facteurs psychologiques, sociaux et environnementaux, relevant de la régulation hédonique (Saper *et al.*, 2002), qui ne sera pas étudiée dans ce travail de thèse.

II. La physiologie de la régulation

1. Le rôle du système nerveux central dans la régulation de l'ingestion

Le SNC reçoit différents signaux qui permettent d'estimer les besoins énergétiques de l'organisme et d'adapter le comportement alimentaire (figure 3; Arora, 2006, Harrold *et al.*, 2012). Deux zones principales du SNC sont impliquées dans la régulation de la prise alimentaire : l'hypothalamus latéral, défini comme le centre de la faim et l'hypothalamus ventromédian défini comme le centre de la satiété (Baldwin, 1985). Trois autres régions sont impliquées dans la régulation de la prise alimentaire : le noyau arqué, le noyau para ventriculaire hypothalamique et le noyau du tractus solitaire. Les signaux reçus par ces différentes zones sont variés : signaux afférents vagues, concentrations de nutriments circulants et neurotransmetteurs. Deux catégories de neuropeptides existent : les neuropeptides orexigènes qui activent la sensation de faim (le neuropeptide Y, l'*Agouti Related peptide*) et les neuropeptides anorexigènes qui activent la sensation de satiété tels que la pro-opiomélanocortine, et le *cocaine and amphetamine regulated transcript*. Le noyau arqué

contenant des neurones qui expriment les neuropeptides pro-opiomélanocortine comme le neuropeptide Y et l'*Agouti Related peptide*, intègre les messages hormonaux (leptine, ghréline, peptide YY (PYY) et insuline) et énergétiques (en lien avec l'*AMP-activated protein kinase* (AMPK) et mTOR) qui seront décrits plus loin (cf A. II 3). Ces messages donnent une information sur les réserves et les besoins métaboliques de l'organisme (Funahashi *et al.*, 2000). Le noyau arqué maintient l'homéostasie énergétique. Le noyau paraventriculaire, dont la lésion provoque une hyperphagie, est le centre intégrateur des signaux provenant du neuropeptide Y, des orexines, de la α -*Melanocyte-stimulating hormone* et de la galanine (Neary *et al.*, 2004). Le noyau du tractus solitaire est le centre vers lequel convergent toutes les informations d'origine vagale. Il présente une forte densité de récepteurs au neuropeptide Y.

2. Les hormones impliquées dans la régulation de l'ingestion

La dynamique de la prise alimentaire est régulée par de nombreuses hormones sécrétées par les organes du tractus digestif, les organes périphériques (foie, pancréas) et le tissu adipeux (Del Prete *et al.*, 2012, Sam *et al.*, 2012). On distingue la ghréline, hormone orexigène impliquée dans la sensation de faim des hormones anorexigènes telles que la cholécystokinine (CCK) ou le Glucagon Like Peptide 1 (GLP-1).

a. La ghréline : hormone orexigène

La ghréline est à ce jour la seule hormone orexigène connue (Kojima *et al.*, 1999). Composée de 28 acides aminés, cette hormone est synthétisée et sécrétée majoritairement par les cellules endocrines de l'épithélium gastrique mais aussi par les neurones présents dans le noyau arqué de l'hypothalamus (Geary, 2004). Il existe deux formes de ghréline : active et inactive (Dong *et al.*, 2009). L'activation de la ghréline est permise par une acylation faite par l'enzyme Ghrelin O-transferase. La forme inactive est la forme majoritaire dans la circulation sanguine. L'acylation est favorisée par une hypoglycémie ou un jeûne prolongé et utilise des acides gras comme substrat (Gutierrez *et al.*, 2008). Chez plusieurs espèces tels que l'homme ou le porc, une

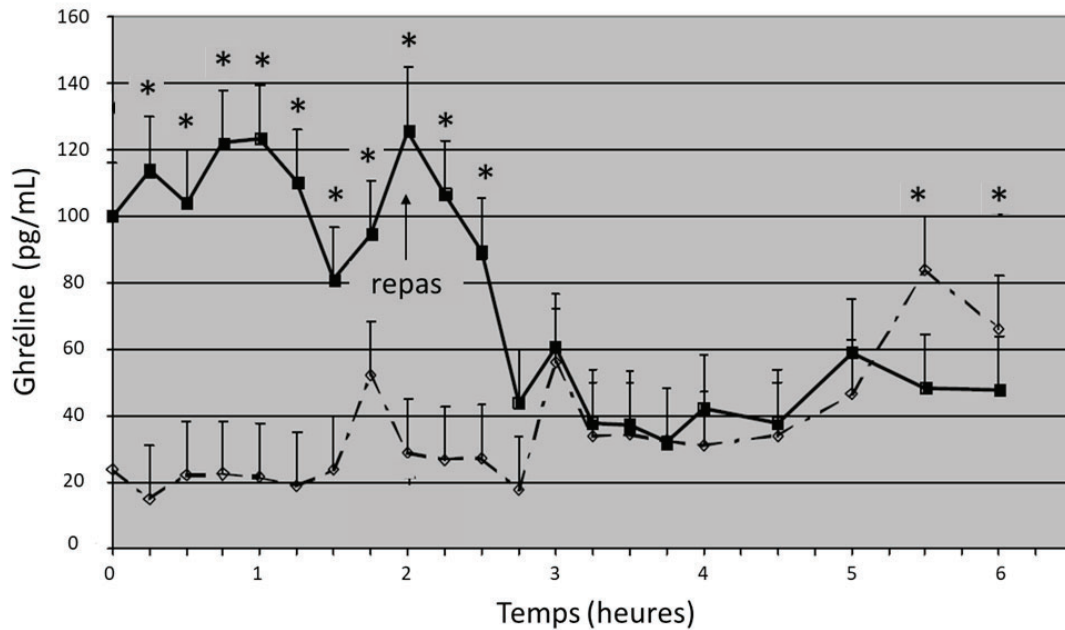


Figure 4 Cinétique de la concentration de ghréline activée chez des porcs recevant des repas à heures fixes (courbe noire) et des porcs nourris *ad libitum* avec un accès libre à l'auge (courbe pointillée). D'après Brown, 2005.

Les données présentées sont les moyennes + écart type. Les différences significatives ($P < 0.01$) à chaque temps entre les deux modalités d'alimentation sont identifiées par un astérisque (*).

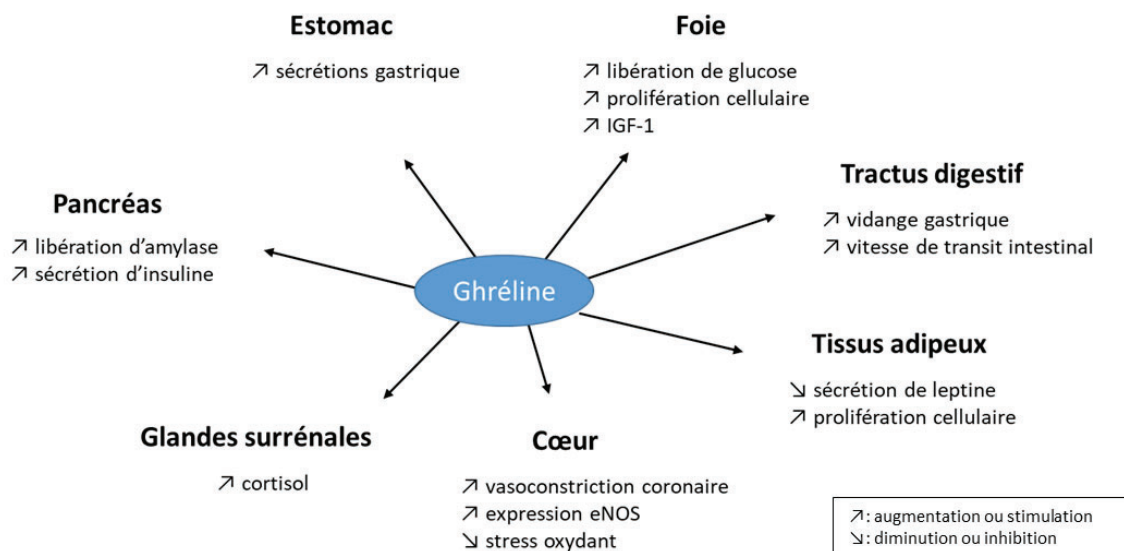


Figure 5 Effets de la ghréline sur les différents organes. D'après Dong *et al.*, 2009.

IGF-1: *Insulin-like Growth Factor-1*; eNOS: *endothelial nitric oxide synthase en anglais*

augmentation de la concentration plasmatique de ghréline activée est observée avant un repas (Cummings *et al.*, 2001, Dong *et al.*, 2009). Chez des porcs de 70 kg rationnés à un niveau alimentaire de 2,7 kg/jour, la concentration de ghréline activée est élevée avant le repas (+20% de la concentration basale) et diminue après le repas, contrairement à des porcs nourris ayant un accès libre à l'aliment (figure 4; Brown, 2005). Le pic de ghréline préprandial pourrait être dû à une anticipation du repas suite à une habitude à un rythme de repas précis (Drazen *et al.*, 2006). Chez le porc, la forme activée de la ghréline peut se lier aux récepteurs Growth Hormon Secretagogue Receptor (GHSR) qui se présentent sous deux formes : GHSR-1a et GHSR-1b (Dong *et al.*, 2009). L'activation du récepteur GHSR-1a stimule la prise alimentaire en activant les neuropeptides *Agouti Related peptide* et neuropeptide Y et en inhibant la pro-opiomélanocortine dans l'hypothalamus.

Différentes actions périphériques stimulent indirectement la prise alimentaire via d'autres régulations, telles que la stimulation de la motricité gastrique qui entraîne une accélération de la vidange gastrique et du transit intestinal (figure 5; Dong *et al.*, 2009, Müller *et al.*, 2015). Chez l'homme, l'ingestion de fibres alimentaires maintient la concentration initiale de ghréline, sans modifier la sensation de faim suite à l'ingestion d'un pain contenant 10,5 g de fibres de blé (Weickert *et al.*, 2006). L'ingestion de protéines ne modifie pas (Blom *et al.*, 2006) ou diminue la concentration de ghréline de 460 à 370 pg/mL seulement 4 heures après l'ingestion d'un repas test d'un régime à 83% de protéines (Erdmann *et al.*, 2004). Enfin, l'ingestion de lipides diminue ou augmente la concentration de ghréline dépendant de la longueur des chaînes des acides gras (AG). Les longues chaînes d'AG diminuent la concentration de la ghréline, contrairement à des chaînes de longueur moyenne (Feinle-Bisset *et al.*, 2005, Otto *et al.*, 2006).

b. Les hormones anorexigènes

L'insuline

L'insuline est l'hormone anorexigène la plus connue. Sa sécrétion par les cellules β des îlots de Langerhans pancréatiques est stimulée par la prise alimentaire et notamment par l'ingestion de

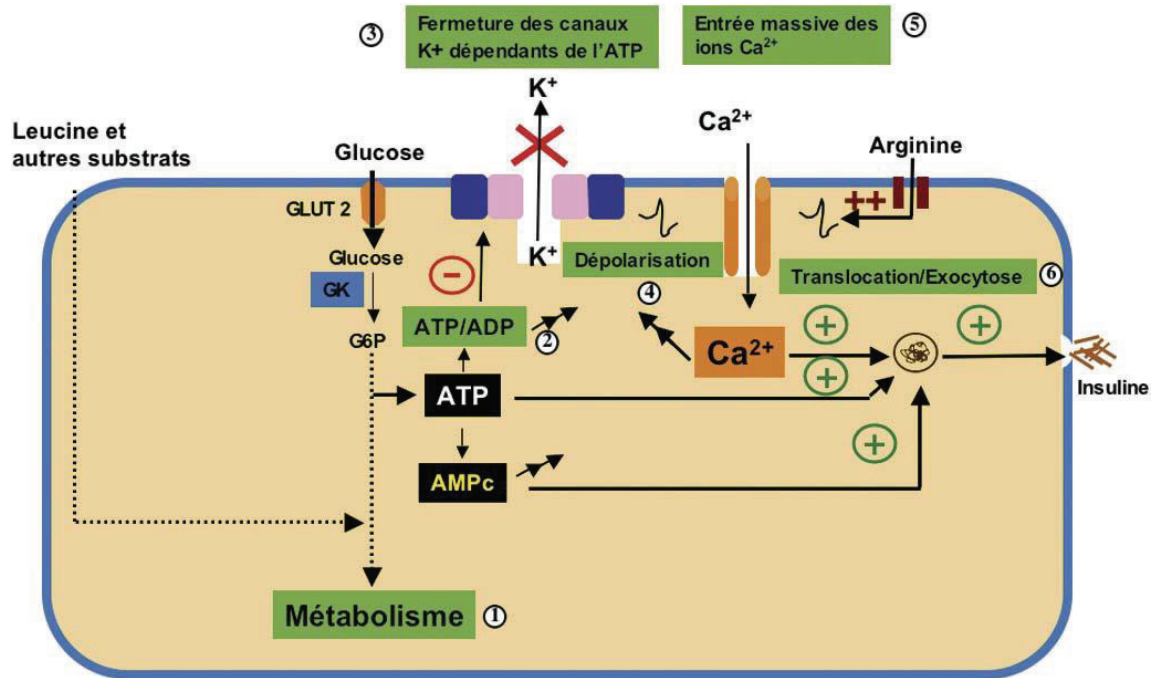


Figure 6 Stimulation de la sécrétion d'insuline dans les cellules β pancréatiques par la voie dépendant des canaux K^+ sensibles à l'ATP. D'après Magnan et Ktorza, 2005.

Avec GK : glucokinase ; GLUT 2 : glucose transporter 2.

Les numéros de ① à ⑥ présentent la chronologie des différentes étapes du couplage stimulus-sécrétion.

protéines et de glucides (Magnan et Ktorza, 2005). La sécrétion d'insuline est activée par la présence de glucose (figure 6; Magnan et Ktorza, 2005) et l'insulinémie augmente au cours d'un repas, suggérant une arrivée du glucose dès le début du repas. Les actions de l'insuline sont nombreuses et ont toutes un objectif hypoglycémiant. L'insuline stimule le stockage des nutriments absorbés sous forme de glycogène, de triglycérides et de protéines et inhibe l'utilisation des réserves en inhibant la lipolyse. Au niveau du SNC, l'insuline inhibe le neuropeptide Y et active la pro-opiomélanocortine dans le noyau arqué, ce qui inhibe la sensation de faim et permet la sensation de satiété.

La cholécystokinine

La CCK est le premier peptide gastro-intestinal qui a été découvert (Crawley et Corwin, 1994, Gibbs *et al.*, 1997). Elle est synthétisée et sécrétée dans l'ensemble du tractus gastro-intestinal et particulièrement par les cellules L de l'épithélium du duodénum et du jéjunum. Elle est aussi sécrétée au niveau central par l'hypothalamus et le noyau du tractus solitaire. Différentes formes de CCK existent (5, 8, 22, 33, 39, 58 ou 83 acides aminés) mais sa forme active est le peptide de 8 acides aminés de terminaison carboxylique (CCK-8). Avec un temps de demi-vie de 1 à 2 minutes, c'est un modulateur de l'appétit à très court terme qui peut être utilisé en tant qu'indicateur de la satiété (De Graaf *et al.*, 2004). La CCK est sécrétée 20 à 30 minutes après l'ingestion du repas lorsque les nutriments se lient aux récepteurs situés sur les cellules endocrines (Ripken *et al.*, 2015). Son action principale est d'inhiber la vidange gastrique ce qui permet d'améliorer l'hydrolyse des aliments dans l'estomac (Dockray, 2006). De plus, elle stimule la contraction de la vésicule biliaire et le relâchement du muscle sphincter de l'ampoule hépato-pancréatique ou sphincter d'Oddi, ce qui permet une augmentation de la sécrétion biliaire dans le duodénum favorisant la digestion (Dockray, 2006). Chez l'homme, la perfusion de CCK-8 diminue la consommation d'énergie de 20% (Ballinger et Clark, 1994, Ballinger *et al.*, 1995) principalement en diminuant la taille des repas et en augmentant l'intervalle entre repas (Degen *et al.*, 2001).

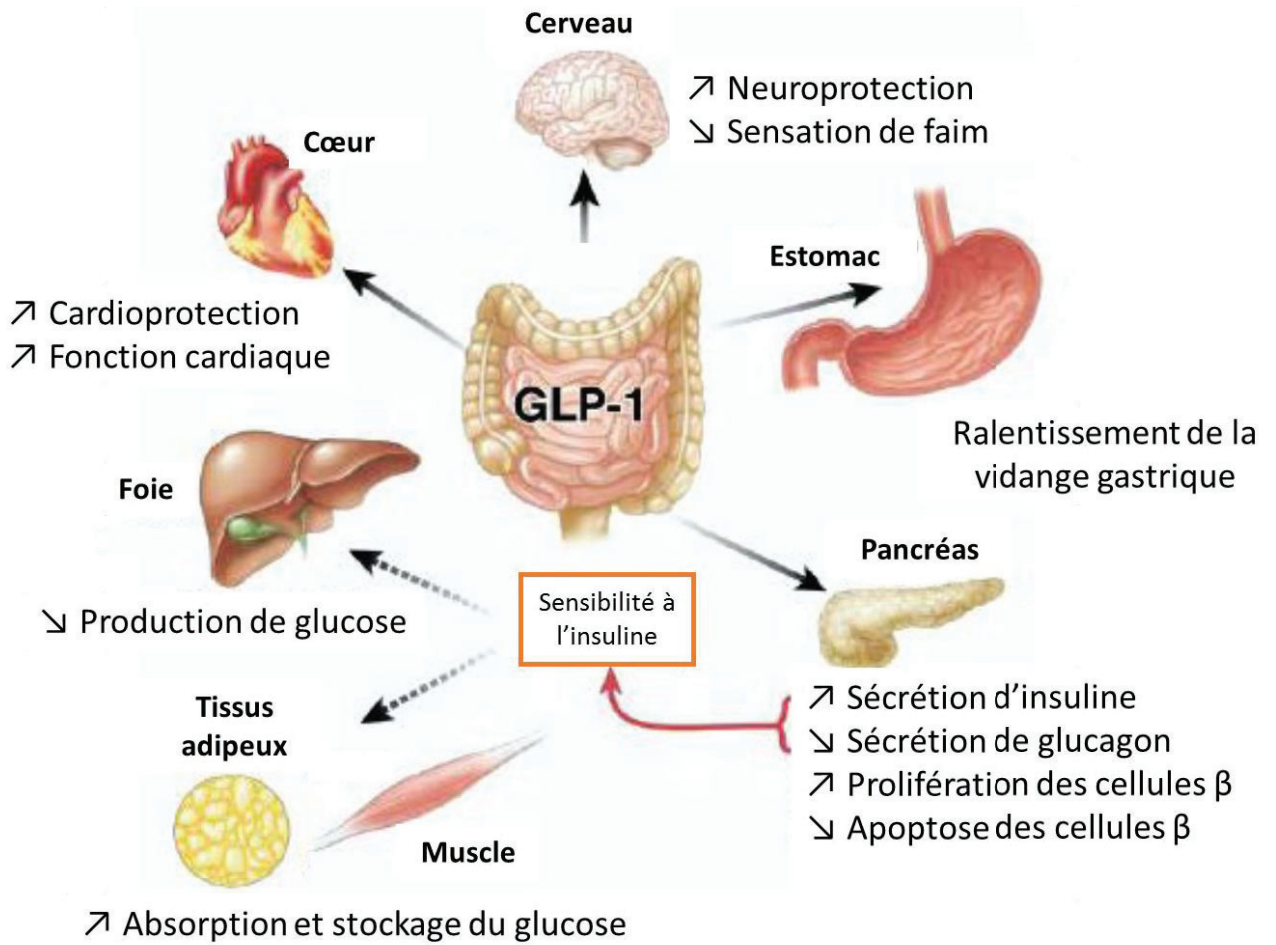


Figure 7 Effets du GLP-1 sur les différents organes. D'après Baggio et Drucker, 2007.

Le Glucagon Like Peptide 1

Le GLP-1 est une hormone produite par les cellules L de l'épithélium de l'iléon et du colon proximal. Ce peptide de 30 acides aminés est le résultat du clivage du pré-pro-glucagon. Le GLP-1 présente deux formes rapidement dégradées (demi-vie de 1-2 minutes) dans le sang par une enzyme, la peptidase dipeptidyle IV (DPPIV). Cette hormone est libérée dans l'intestin grêle rapidement après le début d'un repas (5 à 30 minutes) ce qui laisse supposer que sa sécrétion est contrôlée par des facteurs neuroendocriniens activés par l'entrée des aliments dans la partie proximale du tractus digestif, plutôt que par l'action directe des nutriments sur les cellules L. Les différentes actions de cette hormone au niveau de l'estomac (ralentissement de la vidange gastrique), du foie (diminution de la glycogénèse) et du pancréas (augmentation de la sécrétion d'insuline) ont pour objectif commun de diminuer la faim et d'augmenter la satiété (figure 7; Baggio et Drucker, 2007). La forme active du GLP-1 stimule les cellules des îlots β du pancréas pour la libération d'insuline, ce qui amplifie la réponse insulinémique pour diminuer la glycémie. Le GLP-1 et le peptide insulino-trope dépendant du glucose sont ainsi qualifiés d'hormones incrétines pour Intestine Secretion Insulin INCrétions (Holst, 2007, Gautier et Choukem, 2008). La libération de GLP-1 est fortement stimulée par l'ingestion de glucides, en relation avec son action incrétine (Wu *et al.*, 2010). L'effet des fibres alimentaires sur la sécrétion de GLP-1 est controversé selon le niveau de solubilité des fibres testées. La sécrétion de GLP-1 est augmentée avec des régimes riches en protéines (Mansour *et al.*, 2013). L'effet des lipides sur l'évolution de GLP-1 dépend de la longueur des chaînes d'acides gras avec une stimulation de la sécrétion de GLP-1 avec des AG contenant 12 atomes de carbone mais aucun effet avec les AG contenant 10 atomes de carbone (Feltrin *et al.*, 2006).

Le peptide YY

Le peptide tyrosine tyrosine (PYY) est un polypeptide appartenant à la famille de polypeptide pancréatique qui comprend aussi le neuropeptide Y et le polypeptide pancréatique. Composé de 36 acides aminés, il est sécrété tout au long du tractus gastro-intestinal par les cellules L de la muqueuse intestinale (Onaga *et al.*, 2002, Ueno *et al.*, 2008). Sa sécrétion, sous la forme PYY₁₋₃₆, augmente en

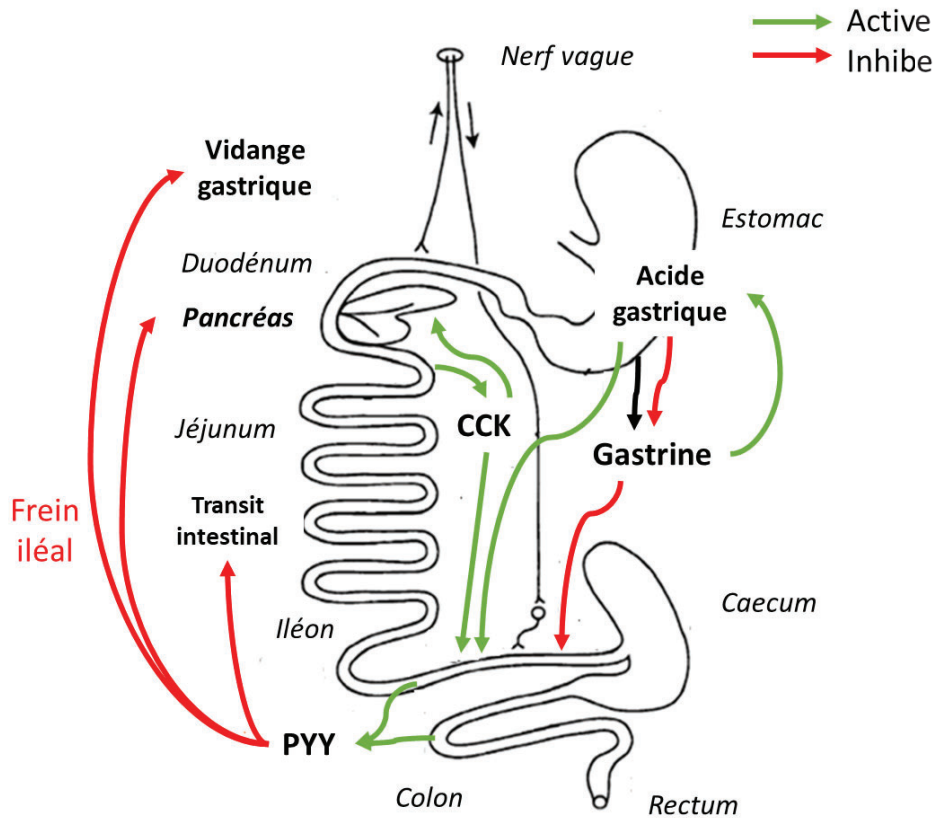


Figure 8 Principaux sites de sécrétion et d'action du peptide YY. D'après Onaga *et al.*, 2002

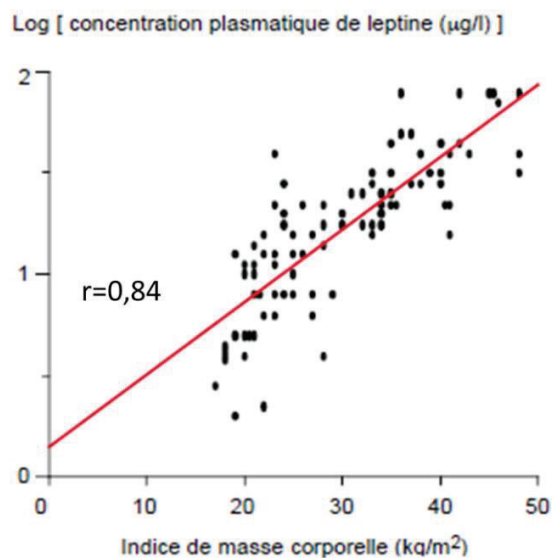


Figure 9 Relation entre l'indice de masse corporelle et la concentration plasmatique de leptine chez la femme. D'après Chemineau *et al.*, 1999.

période postprandiale (30 minutes à 2 heures après le repas) et atteint un plateau 1 à 2 heures après le repas (Stanley *et al.*, 2004). Une fois sécrété, le PYY₁₋₃₆ est clivé par la dipeptidyl-peptidase pour former le PYY₃₋₃₆. Il existe cinq récepteurs Y. La plus grande affinité de PYY₃₋₃₆ se fait avec le récepteur Y2R qui se situe dans le noyau arqué de l'hypothalamus, l'hippocampe, l'intestin et le ganglion noduleux. Le PYY agit via le nerf vague et inhibe la prise alimentaire en inhibant le neuropeptide Y et stimulant la pro-opiomélanocortine dans le noyau arqué (De Silva *et al.*, 2011). Une injection intra-péritone de PYY chez le rat diminue la consommation volontaire sans modifier la vitesse de vidange gastrique mesurée 3 heures après le repas (Batterham *et al.*, 2002). Chez l'homme, lors de l'ingestion de solution de PYY, la vidange gastrique est retardée de 70% pour 0,4 pmol/kg/min et de 251% pour 1,1 pmol/kg/min en comparaison avec une perfusion de solution saline pour laquelle la vidange gastrique a lieu au bout de 37 minutes (Savage *et al.*, 1987). De plus, PYY induit une diminution des sécrétions pancréatiques et des sécrétions gastriques, des contractions de la vésicule biliaire et une augmentation de l'absorption des fluides et électrolytes dans l'iléon (figure 8; Onaga *et al.*, 2002, Ueno *et al.*, 2008). La libération de PYY est activée par les différents nutriments issus de la digestion des lipides, des glucides et des protéines mais à des degrés différents (Del Prete *et al.*, 2012). Chez l'homme, il a été montré qu'un régime riche en matières grasses et pauvre en glucides augmente la sécrétion de PYY en comparaison avec un régime pauvre en matières grasses et riche en glucides (Essah *et al.*, 2007).

La leptine

La leptine est un peptide de 146 acides aminés qui fait partie de la famille des cytokines (Caldefie-Chézet *et al.*, 2003). Elle est produite à partir du gène *ob* (Barb *et al.*, 2001). Elle a un rôle majeur dans la maintien de l'homéostasie énergétique (Zhang *et al.*, 2005) et est au cœur de la théorie lipostatique de régulation de l'ingestion (cf A IV 1; Kennedy, 1953). La concentration plasmatique de leptine ne varie pas sur le court terme (3-4 heures; De Graaf *et al.*, 2004). La leptine a un temps de demi-vie de 45 minutes. Proportionnelle à la masse de tissus adipeux (figure 9; Chemineau *et al.*, 1999), la leptine est un indicateur du niveau de réserves énergétiques (Berg *et al.*, 2003). Elle est

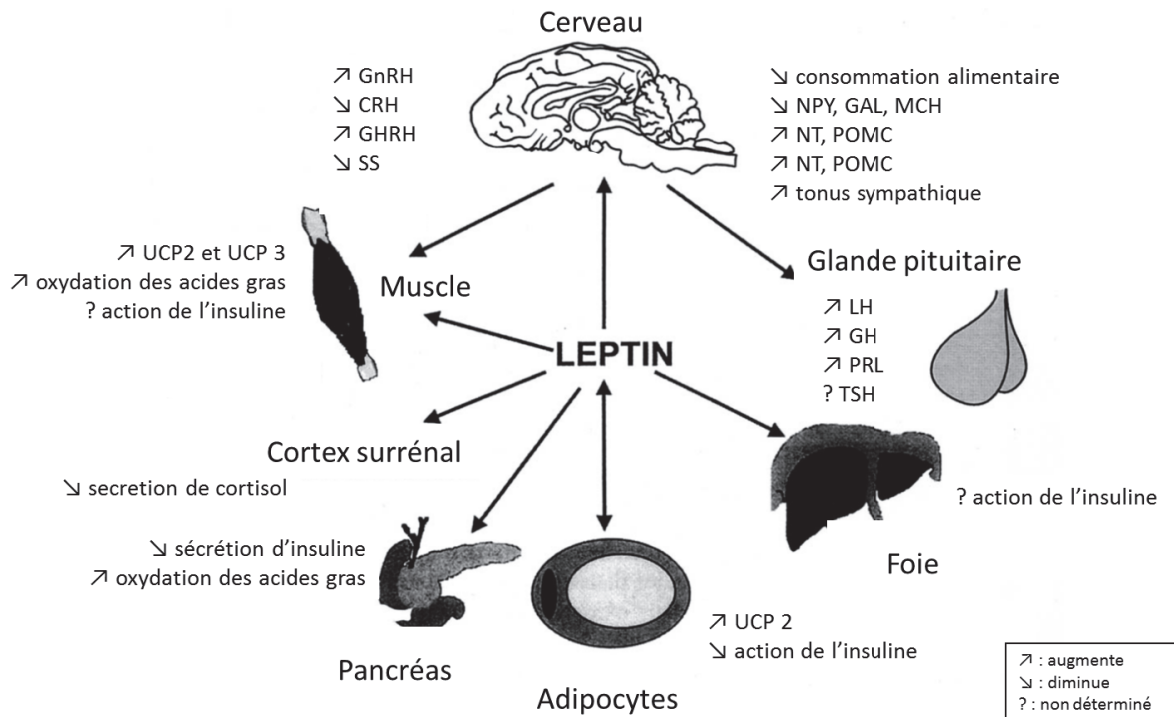


Figure 10. Effets de la leptine sur les différents organes pour maintenir l'homéostasie énergétique. D'après Barb *et al.*, 2001.

La leptine est sécrétée par les adipocytes augmente l'expression adipocytaire de la protéine découplante 2 (UCP2) et diminue l'action de l'insuline. La leptine agit sur l'hypothalamus pour réduire la prise alimentaire grâce à la sécrétion de neurotransmetteurs, neuropeptides ou hormones hypothalamiques : le neuropeptide-Y (NPY), la galanine (GAL), l'hormone de concentration de mélanine (MCH), l'hormone de libération de la gonadotrophine (GnRH), l'hormone de libération de la corticotropine (CRH), l'hormone de libération de l'hormone de croissance (GHRH), la somatostatine (SS), l'hormone de libération de la thyroïde (TRH), la neurotensine (NT), la proopiomélanocortine (POMC). Au niveau de la glande pituitaire, la leptine augmente la sécrétion de l'hormone lutéinisante hypophysaire (LH), l'hormone de croissance (GH), la prolactine (PRL) et l'hormone simulant la thyroïde (TSH). La leptine augmente l'oxydation des acides gras (AG) et augmente les UCP 2 et 3 dans le muscle. La leptine diminue la synthèse de cortisol.

produite principalement au niveau du tissu adipeux (leptine adipocytaire) et libérée dans le sang mais peut aussi être sécrétée au niveau de l'épithélium gastrique (leptine gastrique) et du placenta (Barb *et al.*, 2001). Bien que les leptines adipocytaire et gastrique soient similaires, leurs processus de sécrétion diffèrent. Ainsi, la leptine adipocytaire est sécrétée de façon régulière alors que la sécrétion de la leptine gastrique répond à un stimulus comme un repas (Guilmeau *et al.*, 2004). La leptine gastrique serait la plus impliquée dans la régulation de la prise alimentaire (Pico *et al.*, 2003). Elle est activée par l'insuline (Saladin *et al.*, 1995) ou par la présence de glucocorticoïdes (De Vos *et al.*, 1995). Afin de rétablir un équilibre énergétique, la leptine agit au niveau de différents organes (figure 10; Barb *et al.*, 2001). Au niveau du SNC, en synergie avec la CCK, elle inhibe l'*Agouti Related peptide* et le neuropeptide Y et active la pro-opiomélanocortine et l'hormone mélanotrope dans le noyau arqué de l'hypothalamus. Au niveau périphérique, la leptine inhibe la sécrétion d'insuline pancréatique et en réduit les effets (lipogenèse, synthèse de glycogène, action anti-lipolyse; Müller *et al.*, 1997, Ramsay, 2003, Ramsay, 2004, Ramsay *et al.*, 2004). En dépit d'une certaine stabilité de concentration, il a toutefois été observé, chez l'homme, un rythme circadien de la concentration de leptine avec une concentration minimale la journée et une concentration maximale entre 22h00 et 3h00 (Chemineau *et al.*, 1999). La concentration de la leptine varie aussi selon la fréquence alimentaire. Ainsi, il a été montré chez le porc, qu'une augmentation du nombre de repas par jour (12 repas vs 2 repas) sans modification de la consommation totale est associée à une augmentation de sa concentration de 1,87 à 2,28 ng/ml sans modification de la masse adipeuse des animaux (Le Naou *et al.*, 2014).

3. Les rôles clés de l'AMPK et de mTOR

L'*AMP-activated protein kinase* (AMPK) est une enzyme jouant un rôle important dans la régulation de l'ingestion (Andersson *et al.*, 2004). Son activation au niveau de l'hypothalamus et des tissus périphériques dépend du ratio des concentrations d'AMP et d'ATP, qui traduit le statut énergétique d'une cellule (Hardie, 2004). L'AMPK est notamment activée par la ghréline et inhibée par la leptine (Carling, 2005, Minokoshi *et al.*, 2008). Quand le ratio AMP/ATP est élevé, l'AMPK est activée.

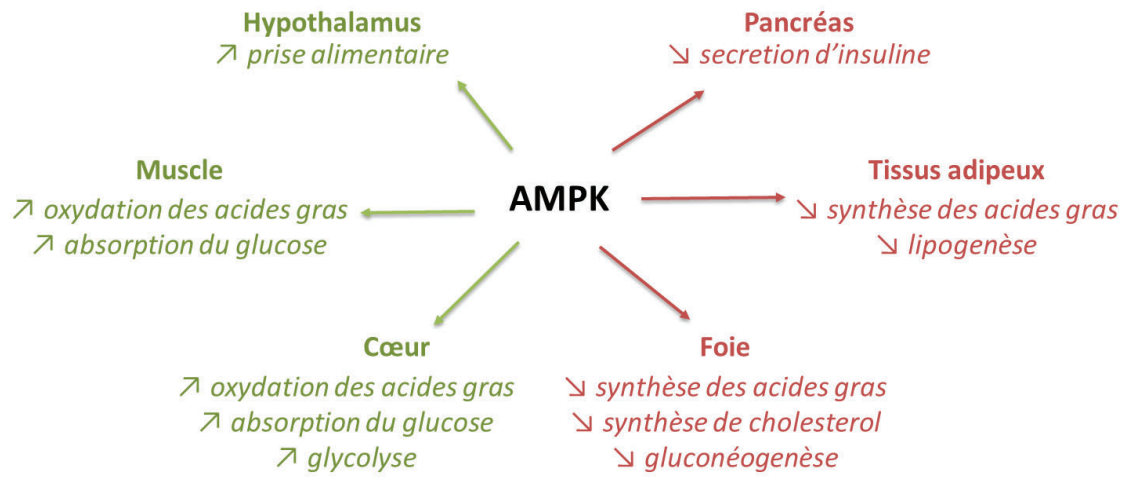


Figure 11 Rôle de l'AMPK dans le métabolisme énergétique. D'après Lage *et al.*, 2008.

Lorsque l'AMPK est activée par une augmentation du ratio AMP/ATP, elle inhibe les voies consommatrices d'énergie (en rouge) et active les voies productrice d'énergie (vert).

Elle stimule les voies cataboliques et inhibe les voies anaboliques permettant la production de l'ATP et de diminuer le ratio AMP/ATP (figure 11; Lage *et al.*, 2008)

L'effet de l'AMPK sur la prise alimentaire est médiée par la phosphorylation de l'acétyl-coenzyme-A carboxylase ce qui diminue la production de malonyl-CoA (Foretz *et al.*, 2006). De faibles concentrations de malonyl-CoA dans l'hypothalamus stimulent les neuropeptides orexigènes tels que le neuropeptide Y et l'*Agouti Related peptide* et inhibe les neuropeptides anorexigènes tels que la pro-opiomélanocortine et l'hormone mélanotrope ce qui a pour effet d'activer le début du repas (Hu *et al.*, 2003) et de diminuer la dépense énergétique (Black *et al.*, 2009).

La *mammalian Target Of Rapamycin* (mTOR ou en français cible de la rapamycine) est une serine-thréonine kinase dont l'activité est liée au statut énergétique de la cellule. Lorsque le bilan énergétique de la cellule est positif, mTOR est activée par le ratio ATP/AMP élevé et par la présence d'acides aminés, particulièrement la leucine (Wullschleger *et al.*, 2006). Son activation est donc inverse à celle d'AMPK. mTOR est présente dans les différents tissus (tels que le tissu musculaire) et dans l'hypothalamus au niveau du noyau paraventriculaire et du noyau arqué (Cota *et al.*, 2006).

III. Le rôle du tractus digestif dans la dynamique d'ingestion

1. Distension et vidange gastrique

Le volume de l'estomac constitue la première limite physique pour l'ingestion et la taille maximale d'un repas. Chez des jeunes animaux, le nombre important de repas quotidien s'explique par une capacité d'ingestion limitée (Forbes, 2009). La distension gastrique représente un signal de satiété important et est à l'origine de la satiété volumétrique (De Graaf *et al.*, 2004). Plusieurs études ont montré les effets à court terme de la distension gastrique chez le porc (Lepionka *et al.*, 1997), mais aussi chez le singe (Wirth et McHugh, 1983) ou l'homme (Geliebter, 1988). Cette satiété volumétrique est due à la présence de mécanorécepteurs dans la muqueuse gastrique (Paintal, 1954, Sharma *et al.*, 1961). Leur stimulation induit des contractions de la partie distale de l'estomac et de l'intestin grêle. Les mécanorécepteurs agissent aussi par le nerf vague pour induire un signal de

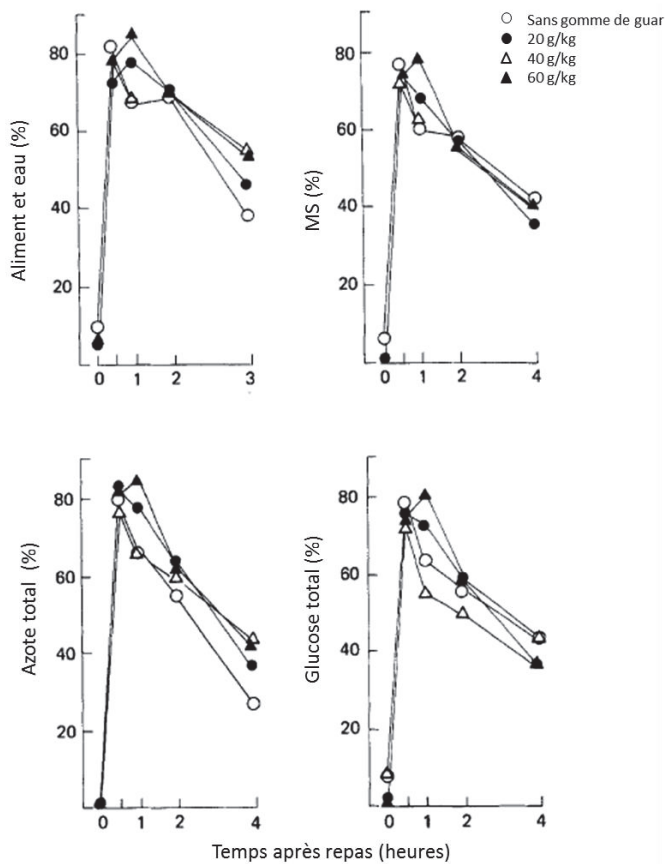


Figure 12 Effet de la supplémentation en gomme de guar de l'aliment sur le taux de récupération de l'aliment et de l'eau, de la matière sèche (MS) ; de l'azote total et du glucose total dans l'estomac après un repas. D'après Rainbird et Low, 1986b.

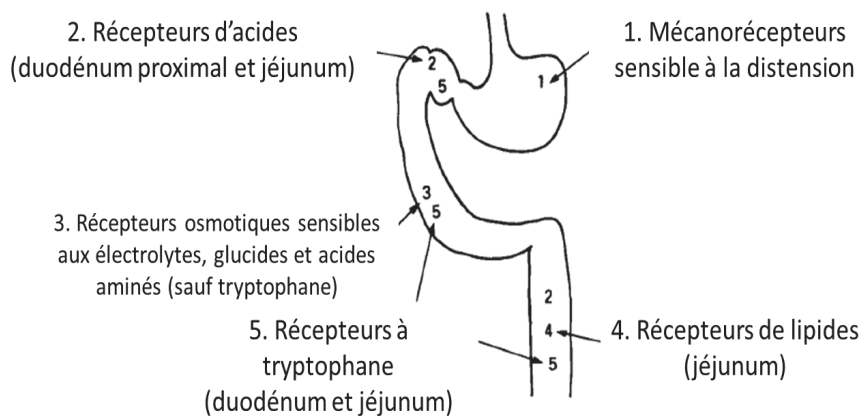


Figure 13 Localisation des différents récepteurs dans le tractus digestif. D'après Low *et al.*, 1990

satiété au niveau du SNC (Maljaars *et al.*, 2007). Le contenu gastrique est évacué de l'estomac via le pylore lors de la vidange gastrique qui est sous contrôle hormonal. Les temps de rétention gastrique des phases solides et liquides sont différents. Chez l'homme adulte, alors que la cinétique de la vidange gastrique de la phase liquide suit une courbe exponentielle décroissante, celle de la phase solide est sigmoïdale avec deux phases (Horowitz et Akkermans, 1989). La première phase représente la phase initiale de latence. La seconde phase est la phase d'évacuation linéaire. La vidange de la phase liquide est plus rapide que celle de la phase solide, celle-ci nécessitant une étape de brassage et de réduction de la taille des particules (Horowitz et Akkermans, 1989). La vidange gastrique conditionne l'arrivée des nutriments dans l'intestin grêle (figure 12; Rainbird et Low, 1986b) ce qui induit la sécrétion de CCK (Black, 2009). Chez l'homme, une corrélation négative a été montrée entre l'importance de la concentration plasmatique de glucose 30 minutes après un repas et le temps pour lequel 50% de la vidange gastrique a eu lieu ($r=-0,58$, $P<0.05$; Horowitz *et al.*, 1993). Chez le porc, la vitesse de la vidange gastrique de la phase solide est de 0,055 g MS/min et celle de la phase liquide de 0,24 mL/min par kg de poids vif (PV) entre 58 et 200 kg (Gregory *et al.*, 1990). Chez ces mêmes animaux, la vitesse de la vidange énergétique est quasi constante, avec un flux de 2,9 à 3,2 kJ/min par kg de $PV^{0,75}$, suggérant une régulation dite calorique de l'ingestion (Gregory *et al.*, 1990).

2. Transit intestinal

L'intestin grêle est le site principal d'hydrolyse et d'absorption des nutriments chez les animaux monogastriques et donc le porc. Par opposition à l'estomac et au gros intestin, qui sont des organes « compartiment », l'intestin grêle peut être considéré comme un organe de flux (Wilfart, 2007). Les contractions intestinales permettent la circulation des fluides et le brassage des contenus digestifs. Ces contractions, appelées complexe moteur migrant, vont de l'estomac jusqu'à l'iléon terminal en 90 à 120 minutes. L'intestin grêle est innervé par les nerfs vagal et splanchnique qui reçoivent des messages grâce à des mécanorécepteurs, chémorécepteurs ou osmorécepteurs (figure 13; Low, 1990, Forbes, 2009). L'intestin grêle intervient donc dans la régulation de la dynamique d'ingestion

par son rôle dans le transit digestif mais aussi par son rôle dans la digestion et l'absorption de nutriments qui vont être des signaux pour la sécrétion d'hormones.

3. Fermentations

Le gros intestin est le principal site des fermentations microbiennes chez le porc. Les produits issus de ces fermentations interviennent dans la régulation de l'ingestion. Les acides gras à chaînes courtes (AGCC) comme l'acétate, le propionate et le butyrate ainsi que le méthane activent « le frein iléal » (Maljaars *et al.*, 2008). Le frein iléal est décrit comme un rétrocontrôle entre les parties distale et proximale du tractus digestif qui ralentit la vidange gastrique et le transit dans l'intestin grêle et favorise l'hydrolyse des constituants alimentaires et l'absorption des nutriments. Le frein iléal est une régulation physique avec un ralentissement de la vitesse de transit lié à une régulation hormonale et métabolique (produits des fermentations) Le PYY, le GLP-1 et l'oxyntomoduline ont aussi un rôle important dans ce mécanisme (figure 8; Onaga *et al.*, 2002, Maljaars *et al.*, 2008). De plus, les produits des fermentations peuvent être utilisés en tant que sources d'énergie. Chez le porc, les AGCC produits dans le gros intestin représente 11 % des besoins énergétiques et la quantité totale de AGCC produits dans le tractus digestif représente 25 % des besoins énergétiques (Bergman, 1990). Plus de 50 % des AGCC sont absorbés par voie passive au travers de la muqueuse du gros intestin. Une partie du butyrate est utilisée par les cellules caeco-coliques en tant que source d'énergie. Le butyrate restant, le propionate et 50 à 70 % de l'acétate sont utilisés par les cellules hépatiques pour la gluconéogenèse permettant un apport en glucose entre deux repas. L'acétate restant est oxydé par les cellules musculaires (Hijova et Chmelarova, 2007).

IV. Les théories de régulations de l'ingestion

L'ingestion est régulée par des mécanismes complexes. Des grandes théories de régulation ont été établies. Ces différentes théories seront présentées successivement, en partant des théories relatives à la régulation sur le long terme (théorie lipostatique) pour finir avec celles relatives à la régulation

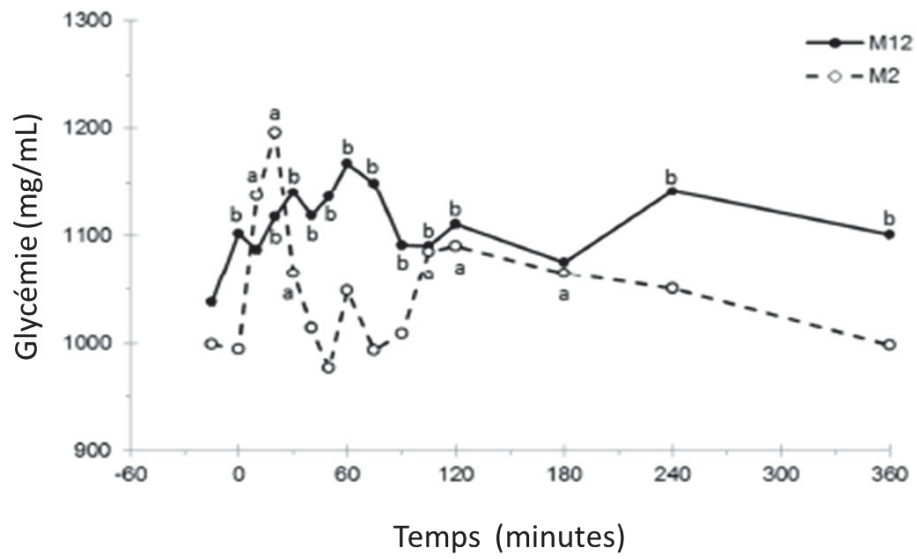


Figure 14 Effet de la fréquence de distribution d'aliment (en 2 (M2) ou 12 (M12) repas par jour) sur la cinétique post-prandiale de glycémie chez le porc. D'après Le Naou, 2014.

sur le court terme de l'ingestion (théorie d'oxydation hépatique). Elles participent sans doute toutes de manière concomitante à la régulation de l'ingestion globale.

1. La théorie lipostatique

La théorie lipostatique suppose que lors d'une alimentation *ad libitum*, l'ingestion est régulée afin de maintenir les réserves adipeuses de l'animal (Kennedy, 1953) et de maintenir le poids vif de l'animal. Cette théorie repose principalement sur les concentrations plasmatiques de deux hormones : la leptine et l'insuline (Benoit *et al.*, 2004). La concentration de leptine est corrélée avec le niveau d'adiposité de l'animal et plus particulièrement sa masse adipeuse sous cutanée (Woods *et al.*, 2006). Les variations de poids de l'animal se reflètent donc dans celles de la leptinémie (Benoit *et al.*, 2004). La concentration d'insuline préprandiale reflète la masse adipeuse viscérale (Woods *et al.*, 2006) et est positivement corrélée avec le poids de l'animal, et donc aussi plus particulièrement avec son niveau d'adiposité (Polonsky *et al.*, 1988). Les deux hormones agissent toutes les deux au niveau de l'hypothalamus en diminuant l'activité de l'AMPK et en augmentant l'activité de mTOR ce qui entraîne une diminution de la prise alimentaire. Alors que l'insuline reflète les interactions entre métabolisme énergétique et réserves adipeuses à court terme, la leptine reflète l'activité des cellules adipeuses sur le long terme (Benoit *et al.*, 2004).

2. La théorie thermostatique

Les animaux homéothermes maintiennent leur température corporelle constante en équilibrant production de chaleur (appelée aussi thermogenèse) et déperdition de chaleur (ou thermolyse). La théorie thermostatique stipule que la quantité d'aliment ingérée diminue lorsque l'animal n'est plus capable de dissiper la chaleur relative aux processus ingestifs, digestifs et métaboliques (Brobeck, 1948). Cette théorie est particulièrement mobilisée pour expliquer les conséquences du stress thermique chez les animaux. Chez des porcs en finition, la zone de thermoneutralité s'étend de 18°C à 21°C, diminuant avec le poids vif (Holmes et Close, 1985). Dans le cas d'une élévation de la température ambiante supérieure à 21°C, l'animal est dans l'incapacité d'exporter la chaleur

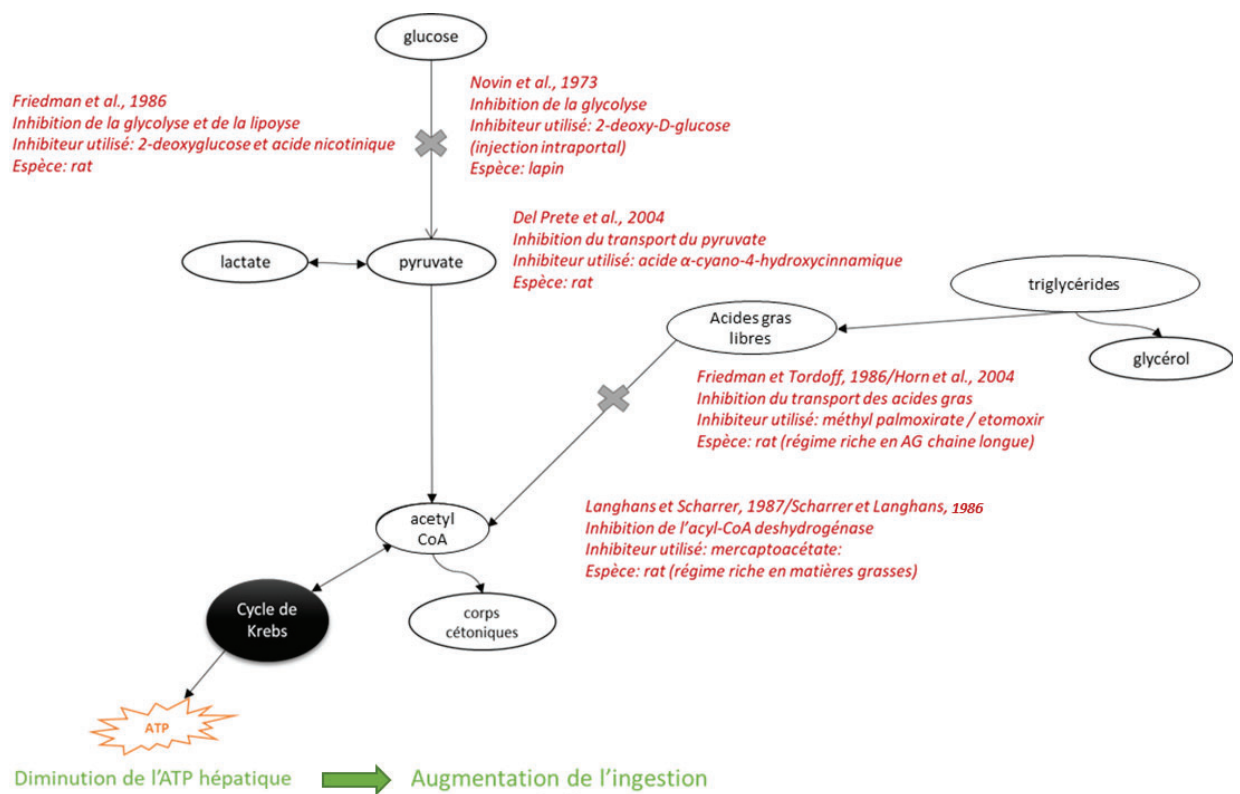


Figure 15 Effets des inhibitions des oxydations de substrats énergétiques sur la prise alimentaire.

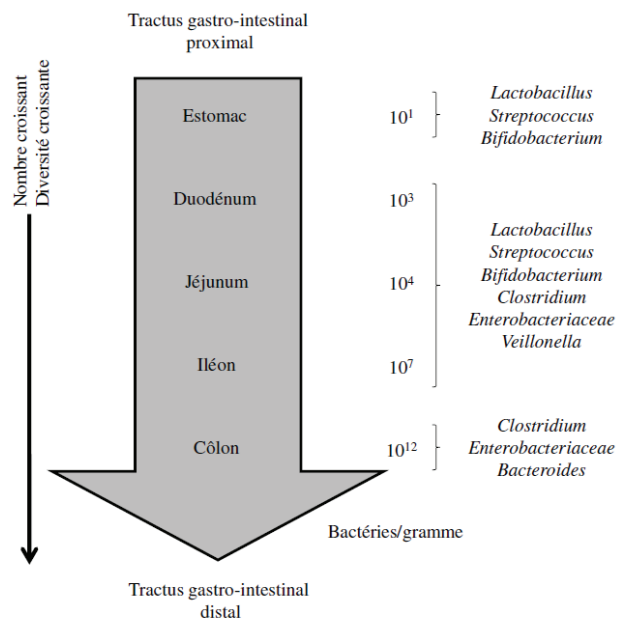


Figure 16 Distribution des populations microbiennes chez le porc adulte. D'après Fleury, 2015.

produite suite à la prise alimentaire. Le porc diminue alors son niveau alimentaire pour diminuer la thermogénèse et le stress thermique. La diminution de la consommation journalière s'étend de 63 à 77 g/jour/°C selon les études et s'accompagne d'une réduction de la taille et d'une augmentation de la fréquence des repas (Massabie *et al.*, 1996, Quiniou *et al.*, 2000, Collin *et al.*, 2001, Renaudeau et Gourdine, 2010). Lors d'une diminution de la température ambiante, l'animal augmente sa consommation d'aliment et la thermogénèse alimentaire contribue à l'augmentation de la production de chaleur. Pour chaque degré inférieur à la zone de thermoneutralité, le porc en croissance ingère 25 g/jour/°C et le porc en finition ingère 39 g/jour/°C de plus que sa consommation moyenne (Nyachoti *et al.*, 2004) avec une augmentation de la durée de ses repas (+ 3,3 minutes entre 22°C et 12°C; Quiniou *et al.*, 2000).

3. La théorie glucostatique

La théorie glucostatique repose sur l'évolution de la glycémie sanguine autour d'un repas (Mayer, 1953). Un repas est précédé par une hypoglycémie et suivi par un pic de glycémie. Chez le rat, les concentrations de glucose avant et après repas sont respectivement de l'ordre de - 6,5 % et + 18 % de la concentration mesurée une heure avant le repas (Louis-Sylvestre et Le Magnen, 1980). Cependant, que ce soit chez l'homme ou le porc, un apport de glucose dans le sang par injection intraveineuse n'inhibe pas la prise alimentaire (Stephens et Baldwin, 1974, Lavin *et al.*, 1996) suggérant que ce n'est pas la glycémie en tant que telle qui régule la prise alimentaire mais son origine digestive et les compartiments par lesquels le glucose passe qui agissent sur la libération d'hormones telle que l'insuline. Cette hypothèse est confirmée par la diminution de l'ingestion induite par une perfusion de glucose dans la lumière intestinale du duodénum (Stephens, 1980). Le glucose agirait donc dans la régulation de la prise alimentaire via des récepteurs intestinaux et la sécrétion d'insuline (Lavin et Read, 1995). L'importance de cette régulation est liée à la dynamique d'ingestion. En effet, chez l'homme ou chez le porc, le pic de glycémie est absent ou atténué lorsque le nombre de repas augmente (figure 14; Bertelsen *et al.*, 1993, Le Naou *et al.*, 2014).

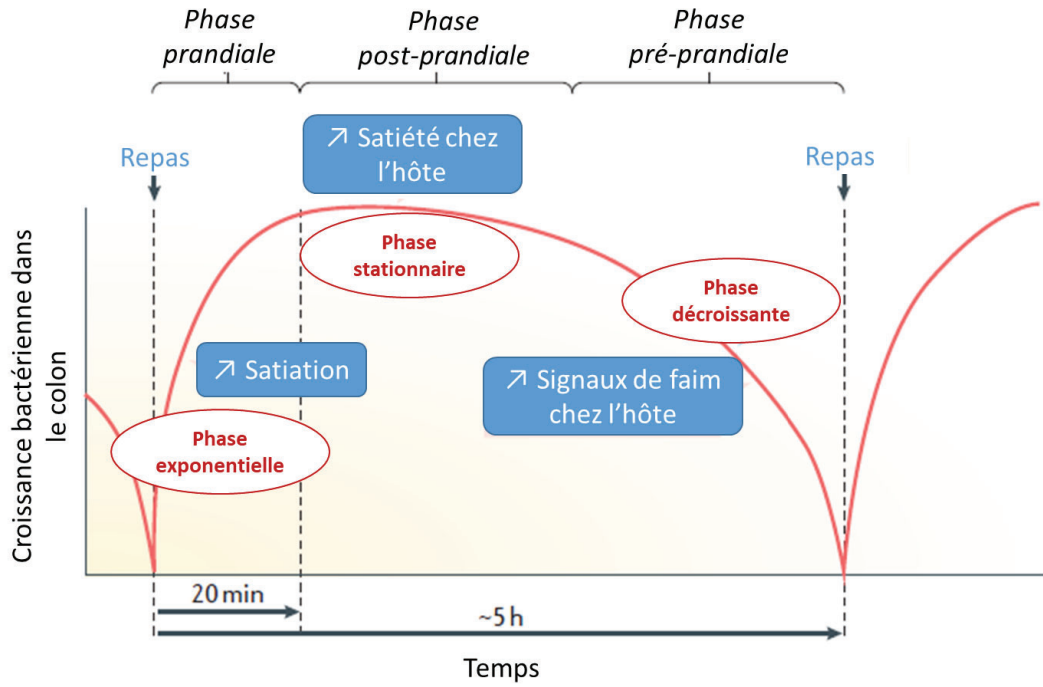


Figure 17 Cinétique de la croissance bactérienne en fonction du temps. D'après Fetissov, 2017.

4. La théorie d'oxydation hépatique

Cette théorie repose sur l'oxydation hépatique et souligne le rôle central du foie (Allen *et al.*, 2009). Ce dernier est l'organe clé pour la production d'énergie par la néoglucogenèse (formation du glucose à partir du pyruvate, du lactate, du glycérol ou des acides aminés) ou de la glycogénolyse afin de subvenir aux besoins énergétiques de l'organisme entre deux repas (McCarty, 1994, Allen *et al.*, 2009). Chez le rat et le lapin, l'inhibition de l'oxydation de substrats énergétiques augmente la prise alimentaire (figure 15). L'oxydation de substrats énergétiques augmente la concentration en ATP des hépatocytes. Cela induit à une diminution de la tension membranaire des hépatocytes et du signal des nerfs afférents vagues, inhibant le centre de la faim hypothalamique (Allen *et al.*, 2009). Ces auteurs soulignent les effets anorexigènes de certains produits du métabolisme azoté tels que l'urée et l'ammoniac chez le ruminant. Ces produits sont des indicateurs du catabolisme des acides aminés. Chez le ruminant, il a été montré que dans le cas de l'ammoniac, cela se traduit par une diminution de la fréquence alimentaire sans modifier la taille des repas (Oba et Allen, 2003), suggérant que la sensation de faim est inhibée tant qu'il y a du catabolisme protéique.

5. La théorie de l'homéostasie des besoins de l'hôte et du microbiote

Le microbiote pourrait à lui seul faire l'objet d'une synthèse bibliographique car il est aujourd'hui beaucoup étudié chez l'homme, en lien avec les problématiques des troubles alimentaires et de son rôle dans la santé digestive. Il est cependant aujourd'hui difficile de comprendre les liens de cause à effets. Nous allons donc rapporter uniquement quelques éléments nécessaires à la compréhension de ce travail. Le tractus digestif du porc contient un nombre important de bactéries (allant de 10^1 dans l'estomac à 10^{12} dans le colon) qui forment le microbiote (figure 16; Fleury, 2015). La population bactérienne évolue quantitativement (concentration) sur le court terme et qualitativement (composition) sur le long terme (Fetissof, 2017). De récentes recherches ont soulignées le rôle du microbiote dans la régulation de la dynamique d'ingestion. Le premier rôle des bactéries dans la régulation de la dynamique d'ingestion est lié à la production d'AGCC qui représente une source

Tableau 1. Evaluation des biomarqueurs de la satiété et de la satiété. D'après de Graaf *et al.*, 2004

Méthodologie	Effet direct (D) ou indirect (I) sur l'appétit			Validité	Spécificité	Reproductibilité	Effet de la composition de l'aliment
	Faisabilité						
Satiété	Imagerie cérébrale	I	-	+	+	+	-
	Remplissage de l'estomac	I	+	+	+	+	+/-
	CCK	D	+	+	+	+	+
	GLP-1	D	+	+	+	+	+/-
	Bombésine	-	+	+	-	-	-
	Somatostatine	-	+	-	-	-	-
Satiété	Imagerie cérébrale	I	-	+	-	+	-
	Production de chaleur liée à l'ingestion	I	-	+/-	+/-	-	+
	Température corporelle	I	+	+/-	-	-	-
	Glycémie	I	+	-	-	-	+
	Diminution de la glycémie	D	+/-	+	+	+/-	+/-
	Insuline	D	+	+	-	-	+
	Leptine (court terme)	D	+	+	-	-	-
	Leptine (long terme)	D	+	+	+	+	+/-
	GIP	D	+	+	-	-	-
	Ghréline	D	+	+	+	+	+/-
	PYY	D	+	+	+/-	+/-	+/-
	Entérostatine	D	+	+	-	-	-

importante d'énergie pour l'animal. Chez le porc, la production d'AGCC du gros intestin représente 11% des besoins énergétiques (Bergman, 1990). Les bactéries nécessitent aussi des nutriments et de l'énergie (1 mol d'ATP pour 10,3 g de cellules (Hempfling et Mainzer, 1975) pour leur croissance. La courbe de croissance bactérienne met en évidence une phase de croissance (20 minutes) après un repas, suivie par une phase stationnaire et une phase de diminution de la croissance bactérienne (figure 17; Fetissoff, 2017). La mise en parallèle de l'évolution de la sensation de satiété, de la sécrétion d'hormones anorexigènes et de la croissance bactérienne suggère un rôle des bactéries dans la régulation de la dynamique d'ingestion. Outre la production de substrats énergétiques tels que les AGCC ou le lactate, les bactéries sont aussi à l'origine de la synthèse de molécules (lipopolysaccharides, sérotonine, indoles) qui activeraient la sécrétion d'hormones anorexigènes (PYY, GLP-1) au niveau des cellules entéroendocrines (Fetissoff, 2017). La relation de cause à effet entre l'évolution du microbiote et le comportement alimentaire fait l'objet de nombreuses études chez l'homme et est encore à ses débuts. Cependant, une étude faite chez des souris exempte de microbiote met en évidence que la régulation du comportement alimentaire n'est pas seulement le fait du microbiote (Zarrinpar *et al.*, 2014).

Cette première partie a permis de mettre en évidence la complexité de la régulation de l'ingestion qui peut être étudiée à différentes échelles (de l'organe à la cellule) et à différents temps (pendant le repas ou durant l'intervalle entre repas). Tous les éléments précédemment décrits (hormones, évolution de concentrations, temps de transit, microbiote) sont autant d'éléments qui peuvent expliquer la dynamique d'ingestion (tableau 1; De Graaf *et al.*, 2004). Chaque système de régulation a souvent été étudié indépendamment mais à notre connaissance, aucune étude n'a intégré les différents niveaux de régulation sur une même cohorte d'animaux.

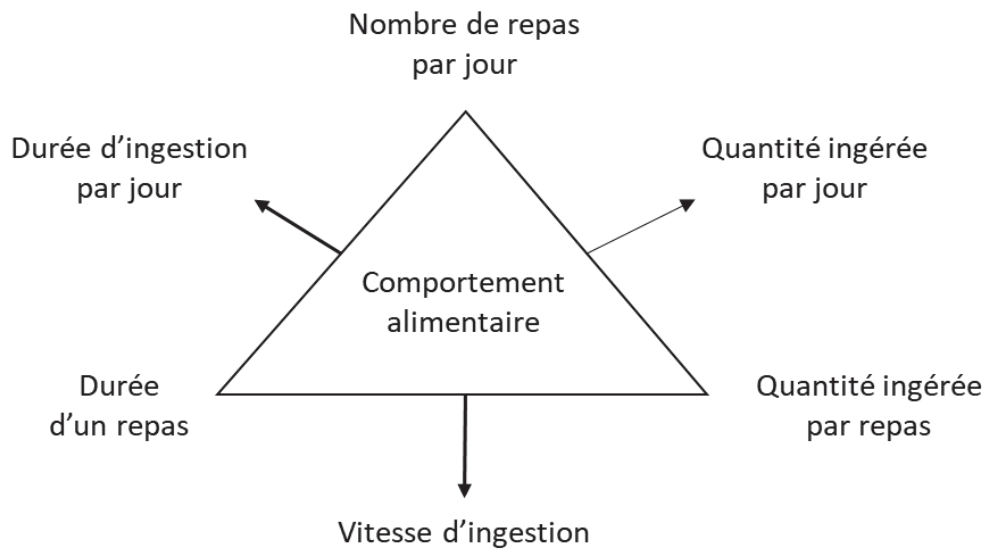


Figure 18 Relations entre les variables du comportement alimentaire. D'après Nielsen, 1999.

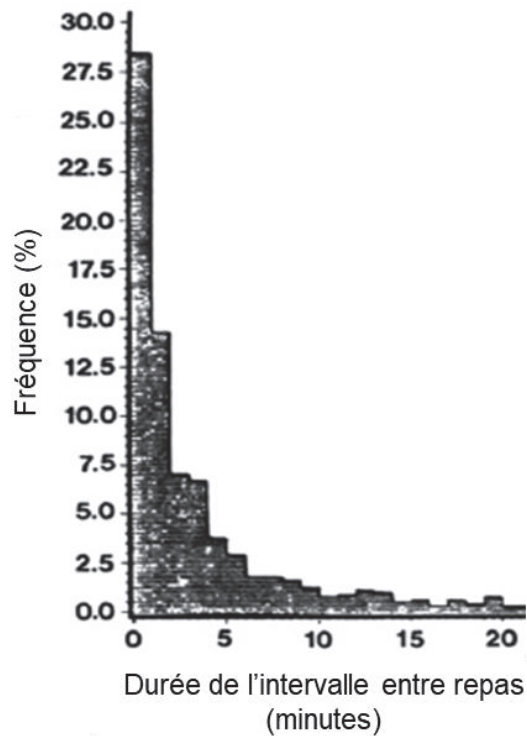


Figure 19 Fréquence des différentes durées d'intervalles entre repas (minutes) entre 0 et 30 minutes chez des porcelets sevrés. D'après Petrie et Gonyou, 1988.

Partie B. Le comportement alimentaire du porc

I. Mesures du comportement alimentaire

1. Variables utilisées pour décrire le comportement alimentaire

La quantité ingérée par repas, la durée d'un repas et le nombre de repas par jour permettent de calculer trois autres variables du comportement alimentaire : la durée totale d'ingestion, la quantité totale ingérée et la vitesse d'ingestion, comme étant le ratio de la quantité ingérée par repas sur la durée du repas (figure 18; Nielsen, 1999). Ces variables peuvent être calculées à l'échelle d'une visite au nourrisseur accompagnée d'une prise alimentaire, du repas ou de la journée. Ces différentes variables caractérisant le comportement alimentaire sont des indicateurs et le reflet des différentes phases de la cascade de la satiété et donc des régulations de l'ingestion. La satiété peut être évaluée à travers le nombre de repas quotidien et la durée de l'intervalle entre deux repas. La satiété peut être décrite par la durée et la taille d'un repas. Enfin, la vitesse d'ingestion est corrélée à la motivation alimentaire (Nielsen, 1999).

2. Transformation des prises alimentaires en repas

Le porc est une espèce qui fractionne ses repas et un repas est en général constitué de plusieurs prises alimentaires consécutives. Il est nécessaire de bien définir ces deux notions afin de pouvoir comparer différentes études mais aussi de faire la distinction entre de courtes pauses entre deux prises alimentaires appartenant au même repas et de réels intervalles entre deux repas consécutifs. En effet, les pauses entre deux prises alimentaires qui peuvent être liées au temps de mastication ou à des buvées d'eau n'ont pas le même sens biologique qu'un long intervalle entre repas qui est lié à la sensation de satiété (Tolkamp *et al.*, 1998). Plusieurs méthodes existent pour regrouper plusieurs prises alimentaires au sein d'un même repas chez les différentes espèces (Demaria-Pesce et Nicolaïdis, 1998, Maselyne *et al.*, 2015). Ces méthodes reposent sur le choix d'un critère repas (CR) ou « meal criterion » qui définit le temps maximum entre deux prises alimentaires composant le même repas (Metz, 1975). Plusieurs méthodes de calculs sont proposées pour déterminer ce CR. La première repose sur l'analyse de la fréquence des intervalles entre repas pour des intervalles allant

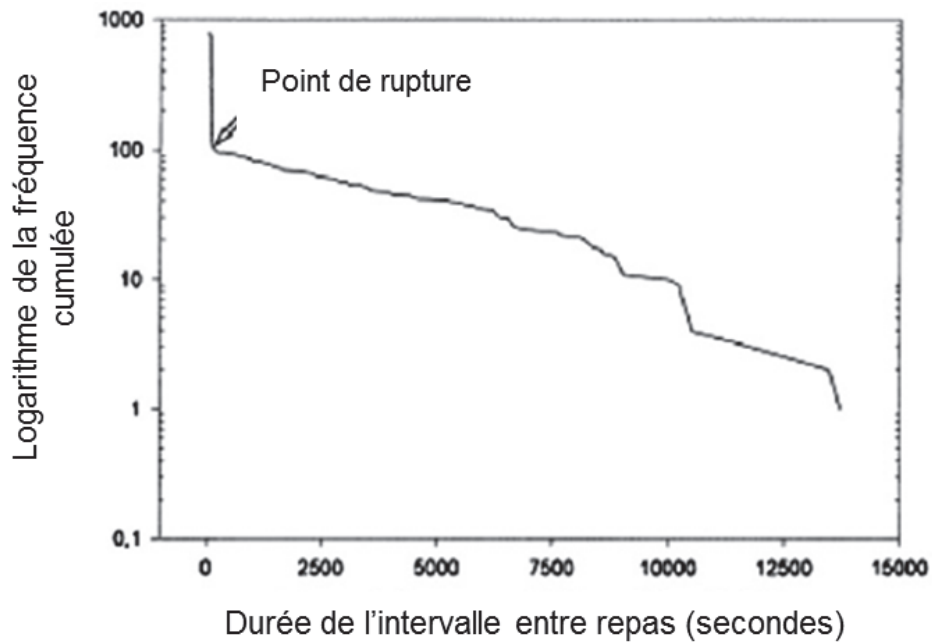


Figure 20 Fréquence cumulée des intervalles entre repas (secondes) chez des porcs miniatures. D'après Musial *et al.*, 1999

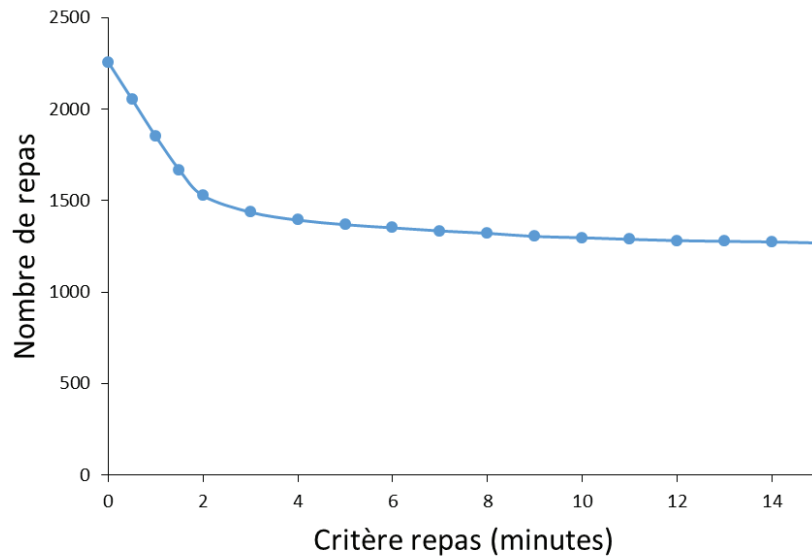


Figure 21 Evolution du nombre de repas en fonction du critère repas appliqué chez 32 porcs en finition (présent travail, essai 2, matériels et méthode).

de 0 à 20 minutes (figure 19; Petrie et Gonyou, 1988). Le CR est alors choisi comme l'intervalle pour lequel la fréquence d'intervalle est la plus faible (Le Magnen et Devos, 1980), ou comme l'intervalle pour lequel une rupture (« broken-stick ») est observée sur l'histogramme des fréquences cumulées (Forbes *et al.*, 1986). Le CR choisi peut être multiplié par deux afin d'augmenter la probabilité d'inclure toutes les prises alimentaires d'un même repas (Levitsky, 1970). D'un point de vue mathématique, le CR correspond au point de rupture entre deux parties de courbes suivant les équations suivantes :

$$y = a_2 - b_2 \times CR + b_1 \times (CR - x) \text{ pour } x < CR$$

$$y = a_2 - b_2 \times x \text{ pour } x > CR$$

Avec x la durée de l'intervalle, CR le critère repas.

La lecture du graphique de fréquence cumulée des intervalles peut être facilitée en passant par une fonction logarithmique (figure 20; Musial *et al.*, 1999). Le nombre de repas étant directement lié au nombre d'intervalles entre repas, le CR peut être défini comme celui pour lequel la variation du nombre de repas par jour est assez faible pour être considéré comme constant (figure 21; Serviento *et al.*, 2018).

La seconde méthode de calcul est l'utilisation de la fonction de survie et est plus fréquemment utilisée (Hsia et Wood-Gush, 1984, Bigelow et Houpt, 1988). De la même façon, un point de rupture peut être détecté par analyse visuelle de la courbe ou objectivé par une résolution mathématique. Le CR est alors le point d'intersection entre les deux parties de la courbe :

$$y = a_1 + a_2 \times (x - CR) + a_3 \times (x - CR)^2 \text{ pour } x < CR$$

$$y = a_1 + b_2 \times (x - CR) \text{ pour } x > CR$$

Avec x la durée de l'intervalle, CR le critère repas et $y = \log(1 - \text{fréquence cumulée de } x)$.

La répartition des intervalles entre visites peut aussi être représentée par deux ou trois fonctions logarithmiques normales (figure 22; Morgan *et al.*, 2000). Lors de l'utilisation de deux fonctions, le quotient du nombre de repas et de l'intervalle entre deux repas est plus important que 24 heures.

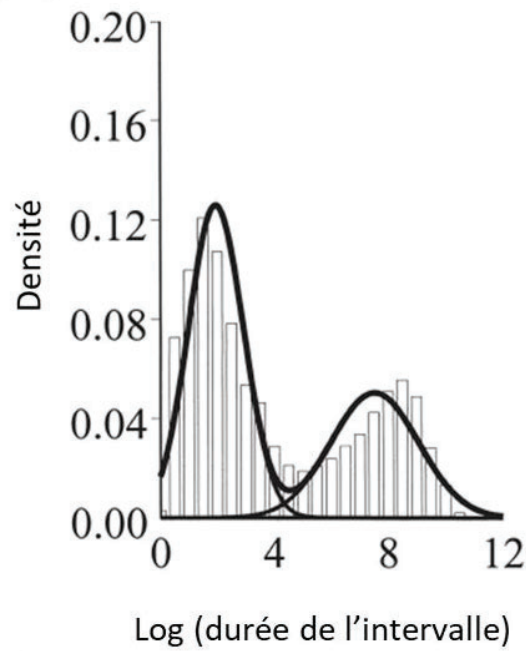


Figure 22 Densité de probabilité en fonction du logarithme de la durée des intervalles (secondes) entre deux visites au distributeur chez le porc. D'après Morgan *et al.*, 2000.

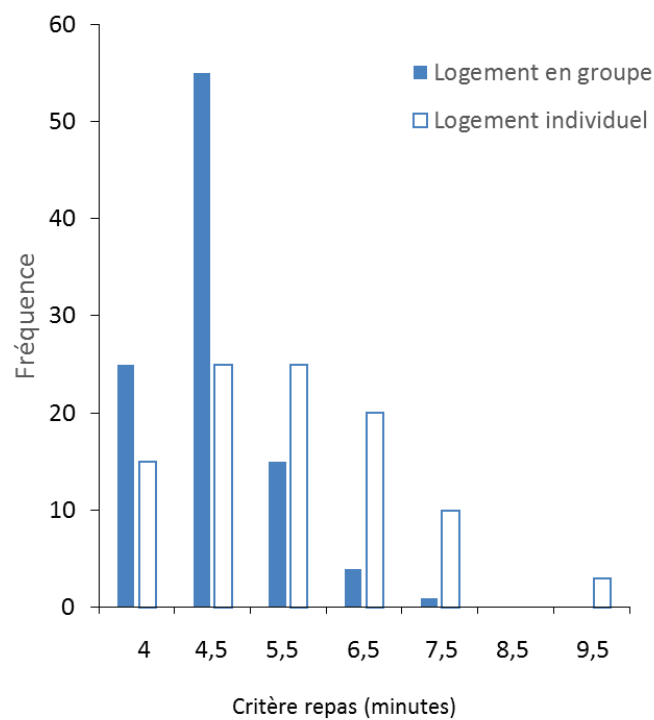


Figure 23 Distribution du critère repas chez des porcs logés en groupe ou individuellement. D'après De Haer et Merks, 1992.

Une troisième courbe a donc été ajoutée au modèle, et s'explique par les pauses entre deux prises alimentaires liées à l'activité de buvée (Morgan *et al.*, 2000).

Le CR peut être calculé à l'échelle d'un groupe d'individus (Metz, 1975, Labroue *et al.*, 1999, Gloaguen *et al.*, 2013) ou spécifiquement pour chaque individu (Slater, 1974). Bien que le choix d'un CR commun à tous les porcs ne prenne pas en compte la variabilité de leur comportement alimentaire, la comparaison du comportement alimentaire de plusieurs animaux avec un CR individuel pour chacun d'entre eux peut être difficile (Labroue, 1996). En effet, les études comparant le comportement alimentaire entre individus avec des CR individuels ont été faites sur de faibles effectifs (Slater, 1974 ; Hsia et Wood-Gush, 1984), ce qui permettait de garder en tête cette différence. Chez le porc, la valeur de CR varie suivant les études, dépendant de la méthodologie utilisée mais aussi de facteurs intrinsèques ou extrinsèques à l'animal. Ainsi, des porcs logés individuellement ont un CR plus élevé que des porcs élevés en groupe, mettant en évidence les interactions entre animaux dans le rythme alimentaire (figure 23; De Haer et Merks, 1992). En groupe, la compétition entre congénères entraîne des modifications du comportement alimentaire avec une augmentation de la vitesse d'ingestion et de la taille des repas.

3. Dynamique d'ingestion à l'échelle de la journée

Le porc a un comportement alimentaire majoritaire diurne avec 70 % de la consommation journalière ingérée entre 8h00 et 20h00 (figure 24; Andretta *et al.*, 2016). Deux pics de consommation sont généralement observés à un intervalle d'environ 6 heures avec un premier pic de consommation en début de matinée entre 6 h et 9 h selon les études (Nielsen *et al.*, 1995, Renaudeau, 2009). Ces pics de consommation sont liés soit par une augmentation du nombre de prises alimentaires (Nielsen *et al.*, 1995), soit par une augmentation de la taille des repas (+21 %) et de la vitesse d'ingestion (+ 8 %; Andretta *et al.*, 2016) par comparaison avec la consommation en dehors de ces pics.

Au cours de la journée, les intervalles entre deux repas ne sont pas constants et définissent la répartition des repas sur la journée. Deux types de corrélations sont rapportées dans la littérature : la

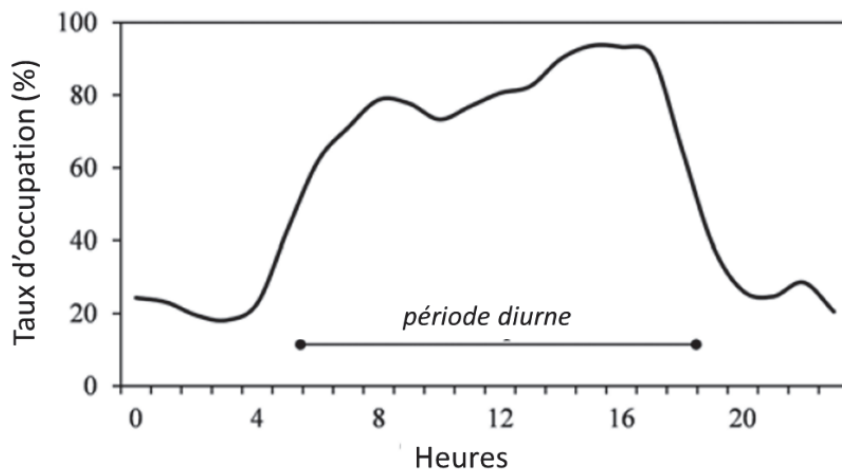


Figure 24 Taux d'occupation du distributeur automatique d'aliment au cours de la journée chez des porcs de 30 kg de poids vif logés en groupe. D'après Andretta *et al.*, 2016

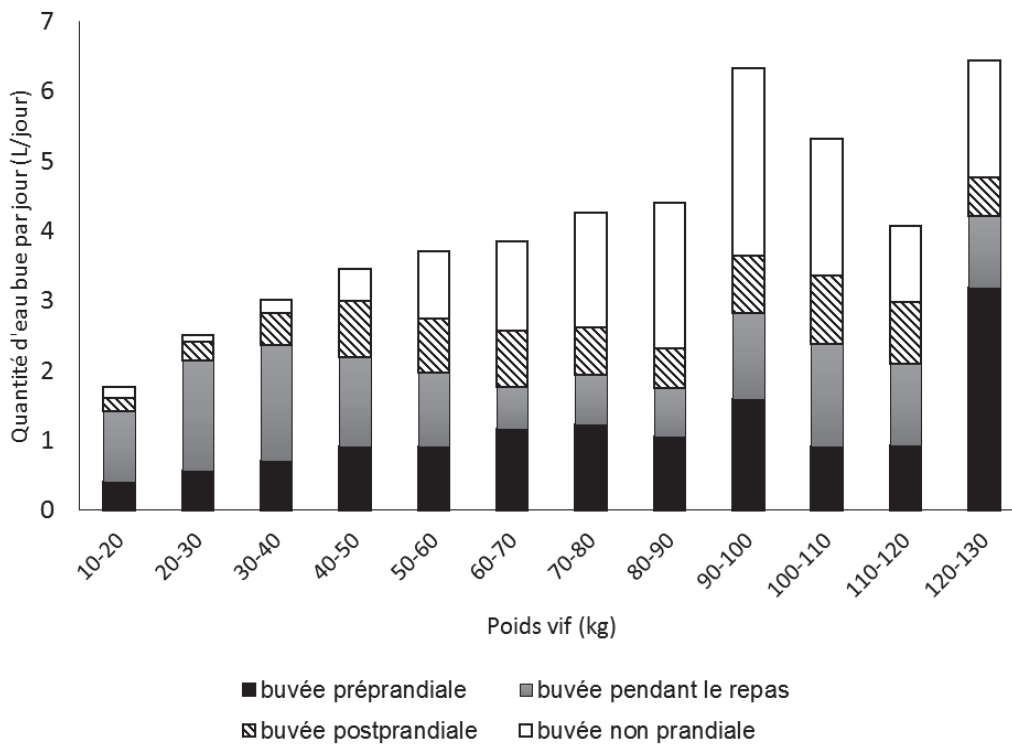


Figure 25 Répartition de l'activité de buvée en fonction du poids vif chez des porcs logés individuellement de 10 à 130 kg. D'après Bigelow et Houpt, 1988.

corrélation préprandiale qui indique que la taille d'un repas est proportionnelle à la durée depuis le repas précédent (n-1) et la corrélation post prandiale qui indique que la taille d'un repas est proportionnelle à la durée précédant le repas suivant (n+1; Bellisle, 2005). Ces corrélations sont assez théoriques et diffèrent entre les individus. Chez des porcs entre 30 kg et 70 kg de poids vif, 60 % des animaux ne montrent aucune corrélation entre la taille du repas et la durée depuis le repas précédent ou suivant. Il existe une relation positive entre la taille du repas et la durée jusqu'au repas suivant chez seulement 26 % des animaux et une relation positive entre la taille du repas et la durée depuis le dernier repas chez 10 % des animaux avec de faibles coefficients de corrélation ($r=0,10$, allant de 0,06 à 0,16 pour la corrélation post prandiale et $r=0,10$ allant de 0,06 à 0,15 pour la corrélation préprandiale; Young et Lawrence, 1994). La régulation à l'échelle d'un repas doit être approfondie afin de déterminer les signaux activant le début et la fin d'un repas et de comprendre la variabilité individuelle du comportement alimentaire.

4. Dynamique de buvée à l'échelle de la journée

A notre connaissance, peu d'études ont été menées sur le comportement de buvée chez le porc. Chez des porcs suivis de 10 à 130 kg de poids vifs et logés individuellement, près de 75 % des buvées sont reliées à une prise alimentaire, surtout chez les plus jeunes porcs (figure 25; Bigelow et Houpt, 1988). Le ratio de la quantité d'eau bue sur la quantité d'aliment consommé semble constant au cours de la croissance du porc (environ 2 L d'eau bue/kg d'aliment ingéré). Cependant, une variabilité journalière existe pour un porc donné.

II. Facteurs de variations du comportement alimentaire

Les facteurs de variation du comportement alimentaire liés à l'animal et à son environnement sont nombreux. Nous nous concentrerons sur les facteurs qui sont testés dans ce travail de thèse ou inhérents à nos protocoles expérimentaux, à savoir l'âge des animaux, leur sexe et leur condition de logement.

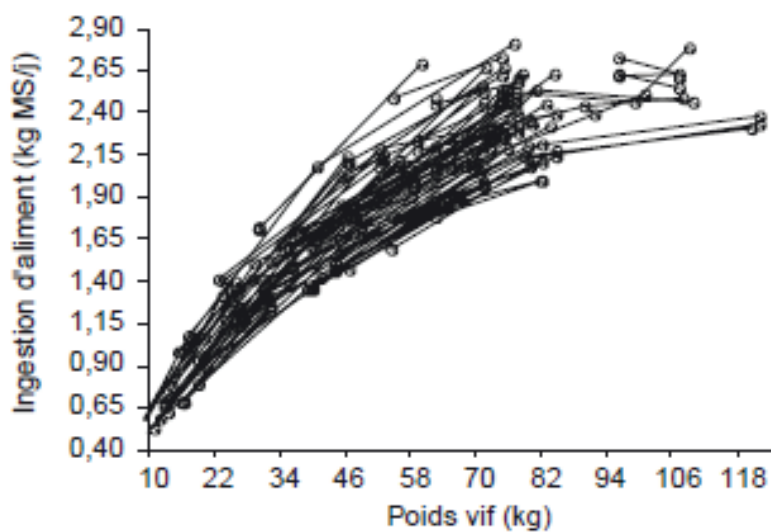


Figure 26 Effet du poids vif sur l'ingestion d'aliment chez le porc en croissance. D'après Lovatto et Sauvant, 2002 ; méta-analyse portant sur 54 publications.

Tableau 2 Equation d'estimation de la consommation d'aliment en fonction du poids vif.

Forme de l'équation	Référence
$a \times PV^b$	Cole <i>et al.</i> , 1967 ; Whittemore, 1983
$a + b \times PV$	Tullis, 1982 ; van Milgen <i>et al.</i> , 1998
$a + b \times PV + c \times PV^2 + d \times PV^3$	NRC, 1998
$a \times (1 - \exp(-b \times PV))$	ARC, 1981 ; NRC, 1998
$a \times \exp(-b \times PV - \frac{c}{PV})$	Ramaekers, 1996
$a + b \times \ln(PV + c)$	Eissen <i>et al.</i> , 1999
$a + b \times PV + c \times PV^2$	Quiniou <i>et al.</i> , 2000
$a / (1 + \exp(b - c \times PV))$	Lorenzo-Bermejo <i>et al.</i> , 2000
$a + b \times \frac{1}{PV}$	Lovatto et Sauvant, 2002
$(a \times (b \times PV \times \exp(-b \times PV)) + 1) \times 0.75 \times PV^{0.60}$	InraPorc

Avec a, b, c des constantes PV pour poids vif (kg)

1. Effet du poids vif sur le comportement alimentaire

La consommation journalière du porc en croissance dépend fortement de son poids vif, suivant une relation curvilinéaire avec un ralentissement de l'augmentation au-delà de 80 kg (figure 26; Lovatto et Sauvart, 2002). L'ingestion journalière est étroitement liée aux besoins de l'animal qui augmentent avec son poids vif. La relation entre consommation journalière et poids vif a été décrite par différentes équations (tableau 2). La relation entre quantité ingérée et poids vif s'explique aussi par l'augmentation du volume du tractus digestif dont celui de l'estomac (2 L à 18 kg PV jusqu'à 5 L à 156 kg PV) au cours de la croissance (Pekas, 1991) ce qui augmente la capacité d'ingestion de l'animal. Au cours de sa croissance, le porc augmente son niveau alimentaire en augmentant la taille des repas et en diminuant le nombre de repas journaliers (figure 27), surtout pendant la nuit (Auffray et Marcilloux, 1980, Andretta *et al.*, 2016). Une augmentation de la vitesse d'ingestion est aussi observée et s'explique par la capacité de prendre de plus grandes bouchées, mais aussi par une plus grande expérience (Nielsen, 1999).

2. Effet du sexe sur le comportement alimentaire

Le type sexuel du porc (femelle, mâle entier, mâle castré) a une influence sur le niveau alimentaire et le comportement alimentaire (tableau 3). Les mâles castrés ont un niveau alimentaire plus élevé que les femelles ou les mâles entiers (Cole et Chadd, 1989, De Haer et De Vries, 1993a, Labroue *et al.*, 1994b, Renaudeau *et al.*, 2006). L'augmentation du niveau alimentaire chez les mâles castrés se fait soit par une augmentation du nombre de repas (Hyun *et al.*, 1997, Renaudeau *et al.*, 2006), soit par une augmentation de la taille des repas (De Haer et De Vries, 1993a) selon les études. Les mâles castrés possèdent une plus faible capacité de dépôt de protéines que les femelles et que les mâles entiers et déposent une plus grande quantité de lipides (Siebrits *et al.*, 1986).

3. Effet du logement sur le comportement alimentaire

Le passage des animaux d'un logement individuel à un logement en groupe entraîne une diminution du nombre de repas, une augmentation de la taille des repas et une augmentation de la vitesse d'ingestion (27 vs 32 g/minutes; De Haer et De Vries, 1993b). A l'échelle de la journée, un porc logé

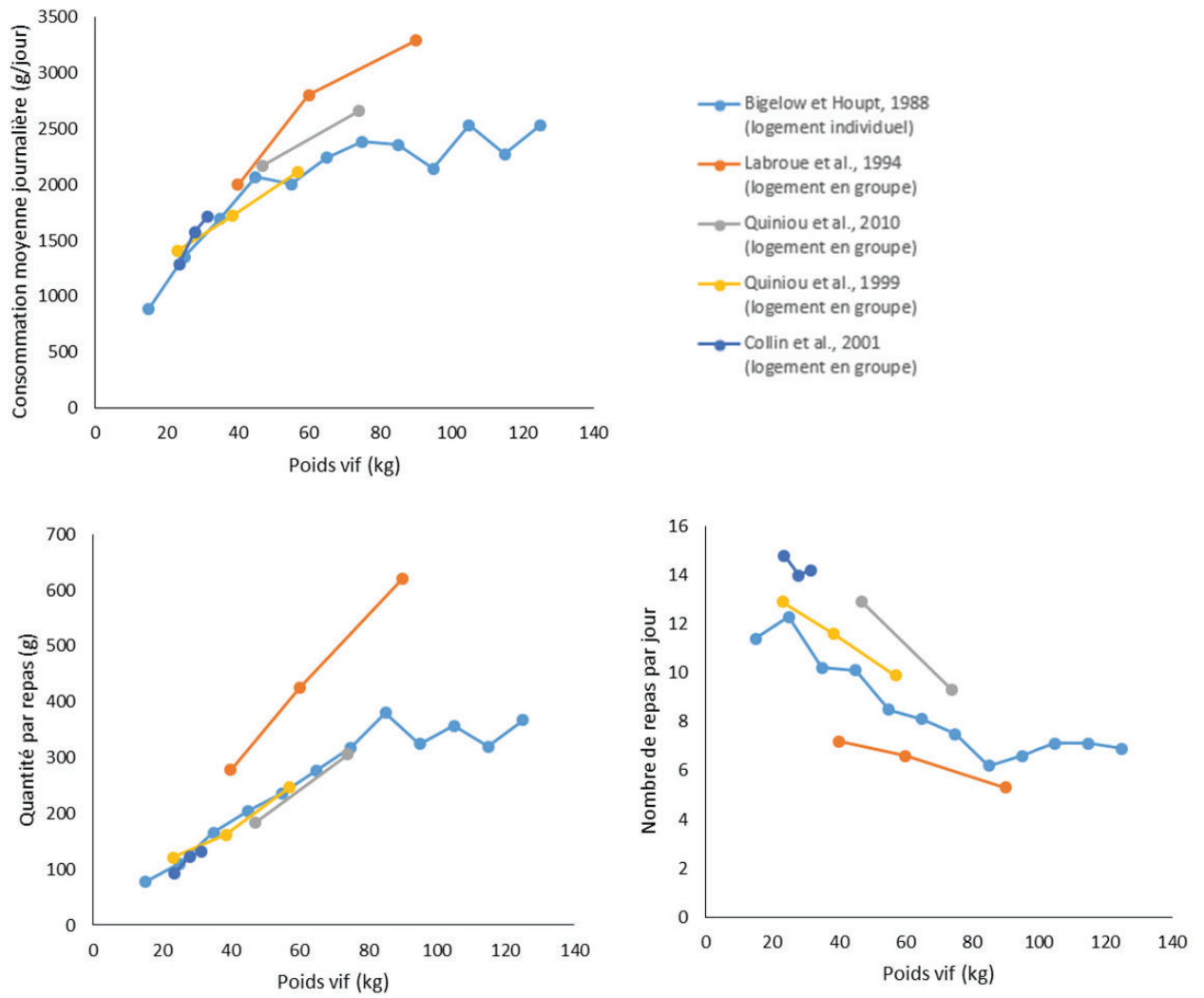


Figure 27 Effet du poids vif sur la consommation moyenne journalière, la quantité ingérée par repas et le nombre de repas par jour chez le porc.

en groupe passe moins de temps à s'alimenter qu'un porc logé individuellement (De Haer et Merks, 1992, De Haer et De Vries, 1993b): Les conditions de logement (densité, taille du groupe, nombre de points d'alimentation) influencent le comportement alimentaire différemment selon les études (tableau 4; Nyachoti *et al.*, 2004). Le comportement alimentaire est étroitement lié au statut de l'individu dans la hiérarchie du groupe. Les animaux dominés mangent plus vite (Nielsen *et al.*, 1995) et augmentent leur consommation nocturne. Au sein d'un groupe, une corrélation négative ($r=-0,64$, $P<0,05$) a été observée entre le poids vif des animaux et leur fréquentation nocturne des distributeurs d'aliments. Cette corrélation s'explique par les relations de dominance entre animaux (Andretta *et al.*, 2016). L'influence de la taille du groupe sur la consommation alimentaire semble plus importante sur des porcs en croissance que sur des porcs en finition. Les porcs en finition s'adaptent plus facilement à la compétition entre congénères en augmentant leur vitesse d'ingestion, contrairement aux porcs en croissance (Hyun et Ellis, 2001). L'interaction entre le dispositif d'alimentation (distributeur d'aliment ouvert ou fermé), le mode de logement (individuel vs groupe, taille du groupe) et l'animal (poids vif, statut hiérarchique) peut expliquer une part de la variabilité de la dynamique d'ingestion des porcs.

III. Comportement alimentaire et performances zootechniques

1. Effet de la dynamique d'ingestion sur l'utilisation énergétique

Les performances zootechniques (GMQ, IC) peuvent être modifiées par des différences de dynamiques d'ingestion (figure 28). La dynamique de l'ingestion influence la digestion et le métabolisme des protéines et des acides aminés et la rétention azotée. Chez des porcs de 16 kg de poids vif, l'augmentation de 1 à 2 repas par jour améliore la digestibilité apparente de la matière sèche de 8 % et celle des protéines de 11 % (Fanimó *et al.*, 2003). Cette amélioration de la digestibilité est associée à une augmentation des sécrétions pancréatiques (De Haer et De Vries, 1993b) dont celle de la chymotrypsine (+29 % entre 1 et 12 repas/jour; Botermans *et al.*, 2000). Chez des porcs de 65 kg logés individuellement, aucune modification du métabolisme azoté n'a été mise

Tableau 3 Effet du type sexuel sur le comportement alimentaire chez le porc.

	PV (kg)	Femelles	Mâles entiers	Mâles castrés	Nombre de porcs par groupe	Références
Consommation journalière (g/jour)	25 à 100	1879	1868		8	de Haer et de Vries, 1993 (L)
	25 à 100	1862	1854		8	de Haer et de Vries, 1993 (Y)
	35 à 100		2172 ^a	2539 ^b	9 à 14	Labroue <i>et al.</i> , 1994
	26 à 48	1672		1726	2 à 12	Hyun et Ellis, 2001
	45 à 90	2170 ^a		2380 ^b	10	Renaudeau <i>et al.</i> , 2006
Nombre de repas	25 à 100	10,5	10,4		8	de Haer et de Vries, 1993 (L)
	25 à 100	13,7	12,3		8	de Haer et de Vries, 1993 (Y)
	35 à 100		6,0	6,2	9 à 14	Labroue <i>et al.</i> , 1994
	27 à 81	7,0 ^a	7,0 ^a	7,4 ^b	15	Hyun <i>et al.</i> , 1997
	45 à 90	6,9 ^a		7,8 ^b	10	Renaudeau <i>et al.</i> , 2006
	30	10,7		10,5	70	Andretta <i>et al.</i> , 2016
Nombre de visites	25 à 100	15,9	15,4		8	de Haer et de Vries, 1993 (L)
	25 à 100	21,7	18,8		8	de Haer et de Vries, 1993 (Y)
	26 à 48	19,6 ^a		20,7 ^b	2 à 12	Hyun et Ellis, 2001
Quantité par repas (g)	25 à 100	210	213		8	de Haer et de Vries, 1993 (L)
	25 à 100	168	193		8	de Haer et de Vries, 1993 (Y)
	35 à 100		373 ^a	467 ^b	9 à 14	Labroue <i>et al.</i> , 1994
	27 à 81	261	264	261	15	Hyun <i>et al.</i> , 1997
	45 à 90	361		349	10	Renaudeau <i>et al.</i> , 2006
	30	231 ^a	286 ^b		70	Andretta <i>et al.</i> , 2016
Durée d'un repas (min)	25 à 100	6,4	6,7		8	de Haer et de Vries, 1993 (L)
	25 à 100	4,5	4,8		8	de Haer et de Vries, 1993 (Y)
	35 à 100		10,2 ^a	12,3 ^b	9 à 14	Labroue <i>et al.</i> , 1994
	45 à 90	12,9 ^a		11,2 ^b	10	Renaudeau <i>et al.</i> , 2006
	30	5,8	6,46		70	Andretta <i>et al.</i> , 2016
Durée totale (min)	35 à 100		57,7 ^a	66,0 ^b	9 à 14	Labroue <i>et al.</i> , 1994
	26 à 48	112,7	118,3		2 à 12	Hyun et Ellis, 2001
	45 à 90	77,2		79,6	10	Renaudeau <i>et al.</i> , 2006
Vitesse d'ingestion (g/min)	25 à 100	31,5	33,2		8	de Haer et de Vries, 1993 (L)
	25 à 100	36,9	37,9		8	de Haer et de Vries, 1993 (Y)
	26 à 48	15,7		15,3	9 à 14	Labroue <i>et al.</i> , 1994
	27 à 81	23,4	24,1	23,6	15	Hyun <i>et al.</i> , 1997
	35 à 100		40,4	41,2	2 à 12	Hyun et Ellis, 2001
	30	39,9 ^a	42,7 ^b		10	Renaudeau <i>et al.</i> , 2006
	45 à 90	29,7		31,8	70	Andretta <i>et al.</i> , 2016

Les différences significatives intra études sont précisées par les lettres (P<0,05)

L'étude de Haer et de Vries (1993) a été faite sur deux génétiques : Landrace (L) et Yorkshire (Y).

en évidence entre des porcs recevant 2 ou 7 repas par jour de régimes formulés à 13,5 MJ EM/kg (Le Bellego et al., 2001). Une diminution de la fréquence alimentaire augmente l'utilisation des acides aminés pour la synthèse protéique et diminue le catabolisme protéique chez le porc (Le Naou et al., 2014).

La dynamique de l'ingestion peut influencer les différentes étapes d'utilisation de l'énergie. Une amélioration de 6 % de l'efficacité de l'utilisation de l'énergie métabolisable (EM) pour l'entretien et la croissance a été mise en évidence chez des porcs en croissance recevant 5 repas par jour en comparaison des porcs recevant 2 repas par jour (Sharma *et al.*, 1973). Cela est en désaccord avec une étude plus récente qui n'a mis en évidence aucune différence de l'utilisation de l'énergie métabolisable ingérée entre 2 et 7 repas (Le Bellego *et al.*, 2001). De plus, chez des porcs de 30 kg de PV alimentés par 2 ou 12 repas par jour, aucune différence d'activité des enzymes impliquées dans le métabolisme énergétique (citrate synthase, 3-hydroxylacyl-CoA déshydrogénase et L-lactate déshydrogénase) n'a été observée (Le Naou *et al.*, 2014).

2. Corrélations entre comportement alimentaire et performances zootechniques

Chez des porcs en groupe, les systèmes d'alimentation automatique et les identifications individuelles ont permis d'observer des corrélations entre les variables du comportement alimentaire et les performances zootechniques (tableau 5; Labroue *et al.*, 1994b, Rauw *et al.*, 2006, Andretta *et al.*, 2016, Carcò *et al.*, 2018). Chez des porcs logés en groupe de 35 à 100 kg, la consommation journalière est positivement corrélée avec la durée moyenne des repas ($r=0,23$; $P<0,01$), la quantité ingérée par repas ($r=0,42$; $P<0,001$), la vitesse d'ingestion ($r=0,37$; $P<0,001$) et la durée totale d'ingestion ($r=0,26$; $P<0,001$). Elle est cependant négativement corrélée avec le nombre de repas par jour (Labroue *et al.*, 1994b). Le GMQ est positivement corrélé avec la consommation journalière ($r=0,65$) mais aussi avec la taille des repas ($r=0,19$), la durée d'ingestion ($r=0,17$) et la vitesse d'ingestion ($r=0,20$; Labroue *et al.*, 1994b). Lorsque les animaux sont alimentés *ad libitum*, il peut être compliqué de dissocier les conséquences liées à une augmentation du niveau alimentaire sur les

Tableau 4 Effet de la taille du groupe sur la consommation d'aliment chez le porc

Nombre de porcs par groupe	Consommation moyenne journalière (kg/jour)	PV (kg)	Références
1	2,08 ^a	25 à 100	De Haer et de Vries, 1993
80	1,93 ^b		
10	2,66 ^a	93	McGlone et Newby, 1994
40	2,78 ^b		
<9	2,28 ^a	35 à 100	Labroue <i>et al.</i> , 1994
10	2,07 ^b		
>11	2,04 ^b		
7	2,28 ^a	25 à 97	Gonyou et Stricklin, 1998
15	2,21 ^b		
2	1,86 ^a	26 à 48	Hyun et Ellis, 2001
4	1,81 ^{ab}		
8	1,78 ^{ab}		
12	1,70 ^b		

Les différences significatives intra études sont précisées par les lettres ($P < 0,05$)

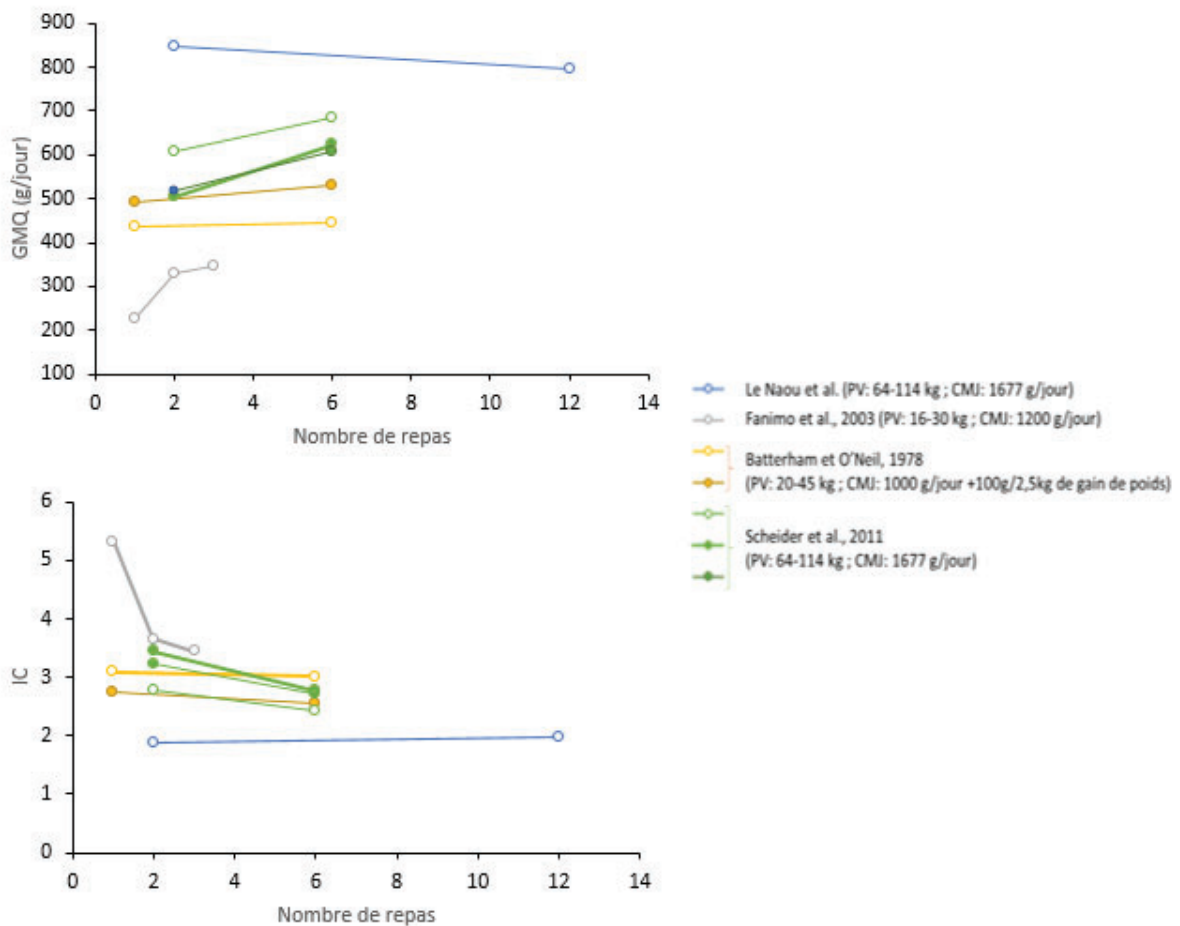


Figure 28 Effet du nombre de repas sur le gain moyen quotidien (GMQ) et sur l'indice de consommation (IC) dans des études avec un niveau alimentaire constant (CMJ) chez le porc.

performances de celles liées aux rythmes alimentaires. L'effet de la vitesse d'ingestion sur les performances zootechniques a aussi été mis en évidence chez des porcs de 85 kg de poids vif (Carcò *et al.*, 2018). Les porcs qui ingèrent rapidement leurs repas (entre 52 et 119 g/minutes) ont un GMQ amélioré de 27 % avec une augmentation de 22 % du gain protéique et de 46 % de la rétention lipidique en comparaison avec des porcs mangeant plus lentement (13 à 38 g/minutes; Carcò *et al.*, 2018).

Partie C. Moduler le comportement alimentaire par les fibres alimentaires

I. Caractérisation des fibres alimentaires

1. Définitions et constituants des fibres alimentaires

Le terme de fibres alimentaires a été utilisé pour la première fois en 1953 pour désigner l'ensemble végétal constitué des hémicelluloses, de la cellulose et de la lignine (Hipsley, 1953). Depuis cette date, plusieurs définitions qui diffèrent suivant le champ disciplinaire ont été données: Pour les botanistes, les fibres alimentaires sont l'ensemble des polysaccharides complexes de la paroi végétale, sans prendre en compte les polysaccharides non-pariétaux et les composés non polysaccharidiques (Brillouet et Mercier, 1983). Pour les chimistes, les fibres alimentaires sont définies d'après des méthodes de dosages. Elles se définissent comme la somme des composants polysaccharidiques non amylacés et de la lignine (Theander *et al.*, 1989), ou comme le résidu obtenu par extraction de l'amidon, des lipides et des protéines à l'aide de détergents, solvants et d'enzymes (Van Soest et Wine, 1967, Prosky *et al.*, 1985). Enfin, pour les physiologistes, les fibres alimentaires sont aujourd'hui définies comme les polymères glucidiques (degré de polymérisation supérieur à 3) d'origine végétale, associés ou non dans la plante à de la lignine et d'autres constituants non glucidiques (polyphénols, cires, cutines,...) ou les polymères glucidiques transformés physiquement, enzymatiquement ou chimiquement (AFSSA, 2002). La définition implique en outre que les fibres alimentaires ne sont pas digérées par les enzymes du tractus digestif et ne sont donc pas absorbées à la fin de l'intestin grêle des animaux monogastriques.

Tableau 5 Corrélation entre variables du comportement alimentaire et indicateurs de performances zootechniques dans différentes études chez le porc

	Gain moyen quotidien	Indice de consommation	Efficacité alimentaire	Épaisseur de lard dorsale	Rétention protéique	Rétention lipidique
Quantité ingérée par repas	0,19 (Labroue <i>et al.</i> , 1994)		-0,38 (Andretta <i>et al.</i> , 2016)	0,16 (Labroue <i>et al.</i> , 1994)		0,26 (Carco <i>et al.</i> , 2018)
	0,251 (Carco <i>et al.</i> , 2018)					
Nombre de repas par jour	-0,16 (Rauw <i>et al.</i> , 2006)					
	0,65 (Labroue <i>et al.</i> , 1994)	0,16 (Labroue <i>et al.</i> , 1994)		0,36 (Labroue <i>et al.</i> , 1994)		
Consommation par jour	0,847 (Carco <i>et al.</i> , 2018)					
	0,17 (Labroue <i>et al.</i> , 1994)					
Durée ingestion par jour	-0,253 (Carco <i>et al.</i> , 2018)	0,15 (Labroue <i>et al.</i> , 1994)	-0,22 (Carco <i>et al.</i> , 2018)			-0,36 (Carco <i>et al.</i> , 2018)
	0,19 (Rauw <i>et al.</i> , 2006)					
Vitesse d'ingestion	0,20 (Labroue <i>et al.</i> , 1994)					
	0,38 (Rauw <i>et al.</i> , 2006)		-0,44 (Andretta <i>et al.</i> , 2016)	0,13 (Labroue <i>et al.</i> , 1994)	0,41 (Carco <i>et al.</i> , 2018)	0,43 (Carco <i>et al.</i> , 2018)
	0,539 (Carco <i>et al.</i> , 2018)					

Tous les coefficients de corrélation indiqués dans le tableau ci-dessus sont significativement différents de zéro ($P < 0,05$).

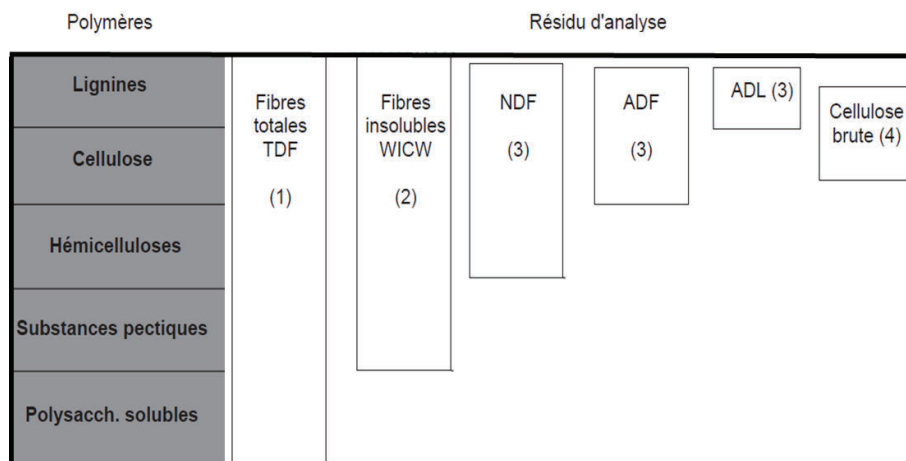


Figure 29 Caractérisation des fibres alimentaires par les méthodes gravimétriques en fonction de la nature du résidu d'analyse. D'après Gidenne, 1996.

- (1) TDF : total dietary fiber ; Prosky *et al.*, 1985
- (2) WICW: water insoluble cell wall; Carré et Brillouet, 2006
- (3) NDF: neutral detergent fiber, ADF: acid detergent fiber, ADL: acid detergent lignin; Van Soest et Wine, 1967
- (4) Méthode de Weende, 1850

2. Dosages des fibres alimentaires

a. Méthodes gravimétriques

Plusieurs méthodes gravimétriques permettent de quantifier les différentes classes des fibres alimentaires (figure 29; Gidenne, 1996). La méthode d'analyse des fibres la plus ancienne est la méthode de Weende, permettant la détermination de la cellulose brute (CB; AOAC, 1990). Cette méthode permet de mesurer le résidu obtenu après extraction séquentielle à chaud par une action acide puis basique. Cette méthode ne mesure cependant qu'une partie des fibres alimentaires, ne prenant pas en compte les polysaccharides solubles. Une seconde méthode a été développée afin de déterminer les résidus insolubles dans des détergents neutres (Neutral Detergent Fiber, NDF) et dans des détergents acides (Acid Detergent Fiber, ADF; Van Soest et Wine, 1967). Le résidu NDF correspond approximativement à la somme des hémicelluloses, de la cellulose et de la lignine. Le résidu ADF correspond à la somme de la cellulose et de la lignine. La fraction lignine (Acid Detergent Lignin, ADL) peut être quantifiée après trempage du résidu ADF dans de l'acide sulfurique 72 %, tout comme dans la méthode de Klason (Bach Knudsen, 1997). A partir de cette méthode, il est possible de quantifier la teneur en hémicelluloses et en cellulose par différences entre les résidus NDF et ADL.

Des méthodes analytiques basées sur des réactions gravimétriques et/ou enzymatiques permettent aussi de doser les différentes fractions fibreuses. Les parois végétales insolubles (Water Insoluble Cell Walls, WICW) peuvent être quantifiées par la méthode proposée par Carré et Brillouet (1986). La quantification des fibres alimentaires totales (Total Dietary Fiber, TDF) est obtenue après une étape d'élimination enzymatique de l'amidon et des protéines par l'action successive d'une amylase, d'une protéase et d'une amyloglucosidase puis une étape de précipitation alcoolique de la fraction fibreuse (Prosky *et al.*, 1985, Prosky *et al.*, 1988). Cette méthode permet de répartir les fibres alimentaires en fibres solubles et insolubles dans l'alcool.

Tableau 6 Concentrations en polysaccharides et fibres des principales matières premières utilisées en alimentation porcine (g/kg de MS). D'après Bach Knudsen (1997), Sauvant et al. (2002), Bach Knudsen (2014), van Amburgh *et al.* (1999) et Burkhalter et al. (2001).

	Polysaccharides non cellulosiques	Fibres totales	Fibres solubles	Fibres insolubles	Neutral Detergent Fibre	Cellulose brute	Lignine
Maïs	97	108	9	66	104	22	11
Blé	119	138	25	74	124	20	19
Orge (grain entier)	186	221	56	88	187	43	35
Son de blé	374	449	29	273	396	72	75
Pulpe de betterave	779	814	63	92	405	195	35
Pois	180	192	52	76	120	52	12
Tourteau de soja	779	814	407	177	122	195	35
Tourteau de colza	168	354	155			52	133
Tourteau de tournesol décortiqué					359	212	
Tourteau de tournesol non décortiqué					411	255	
Luzerne		484	109		357		
Paille de blé					721	382	
Coques de soja		773	73	700	564	342	

Tableau 7 Effets des fibres alimentaires solubles et insolubles sur les propriétés rhéologiques des contenus digestifs et sur la digestion et l'absorption chez le porc. D'après Bach Knudsen, 2001.

Type de fibres alimentaires	Solubles	Insolubles	Totales
Estomac			
Viscosité	***	*	**
Capacité de rétention en eau	**	***	**
Vidange gastrique	*(*)	*	*
Intestin grêle			
Viscosité	**	-	*
Capacité de rétention en eau	**	***	***
Absorption du glucose	(*)	-	-
Gros intestin			
Fermentation	****	***	***
Capacité de gonflement	*	****	****
Temps de transit	-	***	***

La solubilité des fibres augmente (*, **, *** : effet relatif) ou n'affecte pas (-) les propriétés rhéologiques des contenus digestifs et sur la digestion et l'absorption.

b. Méthodes enzymatiques chimiques

La détermination de la composition en oses des polysaccharides non-amylacés est possible avec les méthodes enzymatiques chimiques. Deux principales méthodes existent : la méthode d'Uppsala (Theander et Åman, 1982) et la méthode mise au point par Englyst et Cummings (1988). Le déroulement global de ces deux méthodes est similaire et permet d'obtenir des valeurs proches (Bach Knudsen, 1997):

- 1- Délipidation, solubilisation et élimination de l'amidon à l'aide d'une amylase et d'une amyloglucosidase et élimination des protéines par des protéases
- 2- Gonflement des polysaccharides par de l'acide sulfurique concentré
- 3- Hydrolyse des polysaccharides par de l'acide sulfurique dilué
- 4- Détermination des teneurs en oses neutres (rhamnose, arbinose, xylose, mannose, glucose, galactose) par chromatographie en phase liquide-gazeuse ou par chromatographie à haute performance en phase liquide ou par colorimétrie.

Les deux méthodes diffèrent sur la solubilisation de l'amidon résistant dans la procédure d'Englyst, les conditions de l'hydrolyse acide, le type de standard interne et la mesure de la teneur en lignine dans la méthode d'Uppsala.

Ces différentes propriétés permettent de discriminer les matières riches en fibres alimentaires. On distingue des matières premières plutôt bien pourvues en fibres solubles, telle que la pulpe de betterave des matières premières riche en fibres insolubles telle que le son de blé (tableau 6; Bach Knudsen, 2001, Burkhalter *et al.*, 2001).

3. Propriétés physico-chimiques des fibres alimentaires

Le mélange complexe des fibres alimentaires, composé de polysaccharides et de lignine, possède des fonctions physiologiques qui dépendent de leurs propriétés physico-chimiques. Ces fonctions résultent de l'interaction entre les constituants biochimiques des fibres alimentaires, les autres

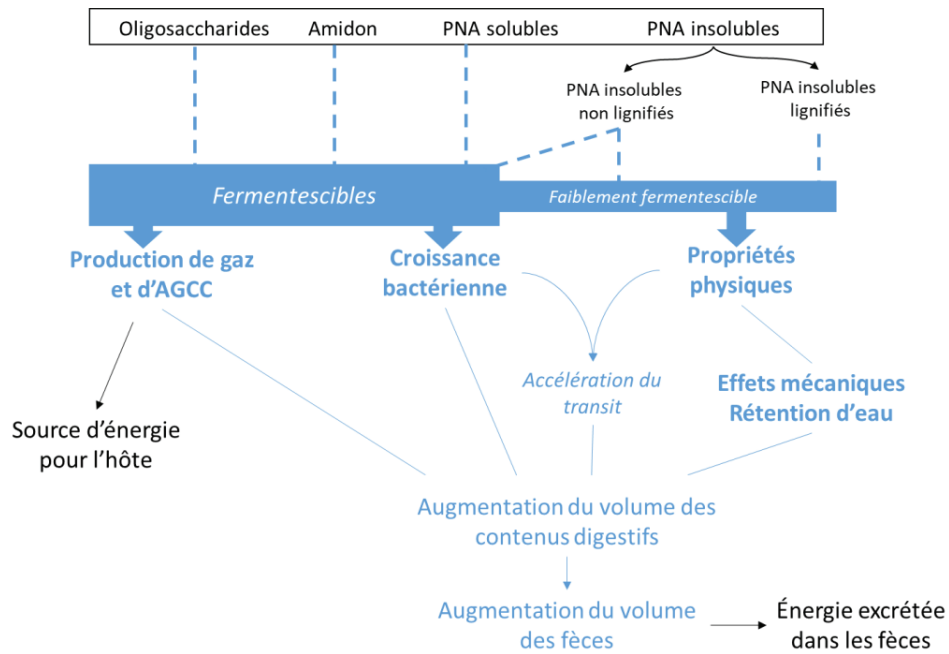


Figure 30 Interactions entre les différentes propriétés physico-chimiques des fibres alimentaires. D'après Bach Knudsen, 2001.

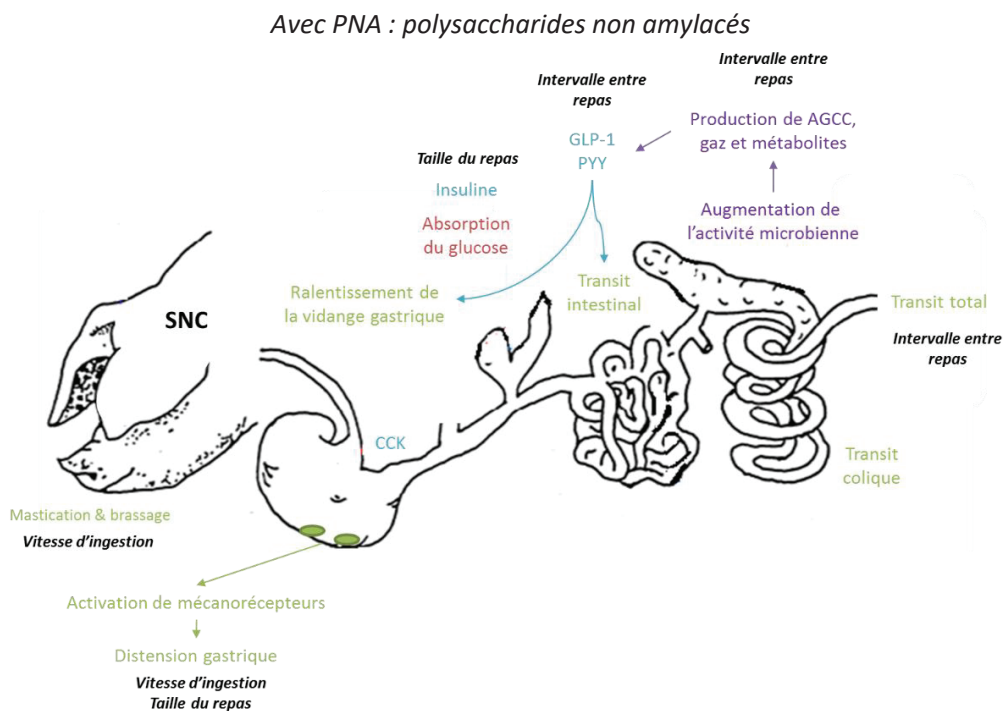


Figure 31 Effet des fibres alimentaires sur les différents organes impliqués dans la régulation de l'ingestion. En italique sont précisées les variables du comportement alimentaire modifiées par les différents effets des fibres alimentaires sur le transit (en vert), les hormones (en bleu), le métabolisme glucidique (en rouge) et les fermentations (en violet)

constituants du milieu et la lumière intestinale. Les principales propriétés physicochimiques des fibres alimentaires sont des propriétés d'interaction avec les molécules d'eau (viscosité, hydratation, capacité de rétention en eau), de fermentescibilité, d'échange de cations et d'absorption de composés organiques comme les sels biliaires (Bach Knudsen, 2001, Dhingra *et al.*, 2012). La classification des fibres en fibres solubles et insolubles permet en partie de discriminer les fibres alimentaires entre ces différentes propriétés (tableau 7; Bach Knudsen, 2001). Leurs effets physiologiques et mécaniques sont liés (figure 30; Bach Knudsen, 2001).

II. Effet des fibres alimentaires sur l'ingestion et le comportement alimentaire

L'introduction de fibres alimentaires dans l'aliment modifie le comportement alimentaire, avec différentes actions sur les variables le décrivant (figure 31).

1. Effet sur la quantité d'énergie ingérée

Une des théories de la régulation de l'ingestion est le besoin d'énergie pour l'organisme. Chez le porc, l'ingestion volontaire est régulée afin d'atteindre une quantité d'aliment permettant de couvrir les besoins en énergie nette (EN) ou énergie digestible (ED) de l'animal (Beaulieu *et al.*, 2009, Quiniou et Noblet, 2012). La quantité d'aliment ingérée par jour est inversement liée à la concentration énergétique de l'aliment (figure 32; Quiniou et Noblet, 2012). Des porcs entre 20 et 50 kg sont capables d'ajuster leur niveau alimentaire tant que la concentration énergétique est comprise entre 9,3 et 10,5 MJ EN/kg (Quiniou et Noblet, 2012). Pour de faibles concentrations énergétiques de l'aliment, les volumes d'aliment à ingérer pour maintenir l'EN ingérée sont limités par la capacité d'ingestion de l'animal. La capacité maximale d'ingestion dépend de l'animal (génotype et âge), de facteurs environnementaux (taille du groupe, température ambiante ; Nyachoti *et al.*, 2004) et de la concentration en énergie de l'aliment. Cette régulation sur l'énergie ingérée n'est existante qu'à partir de 20 kg PV (Black *et al.*, 1986). L'augmentation du volume des contenus digestifs consécutive à un accroissement des quantités d'aliment ingérées a pour conséquence un accroissement de la taille du tractus digestif avec des effets différents suivant les

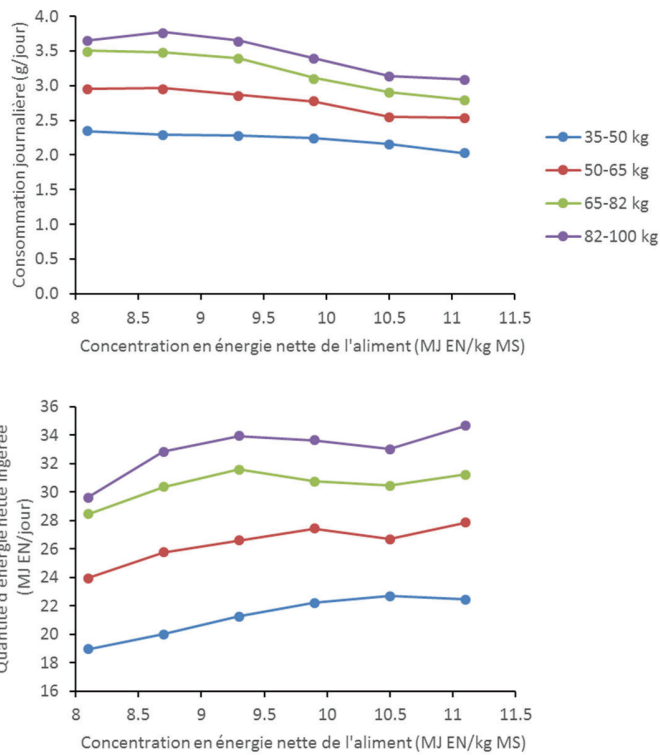


Figure 32 Effet de la concentration énergétique de l'aliment et du poids vif sur la consommation d'aliment chez le porc. D'après Quiniou et Noblet, 2012

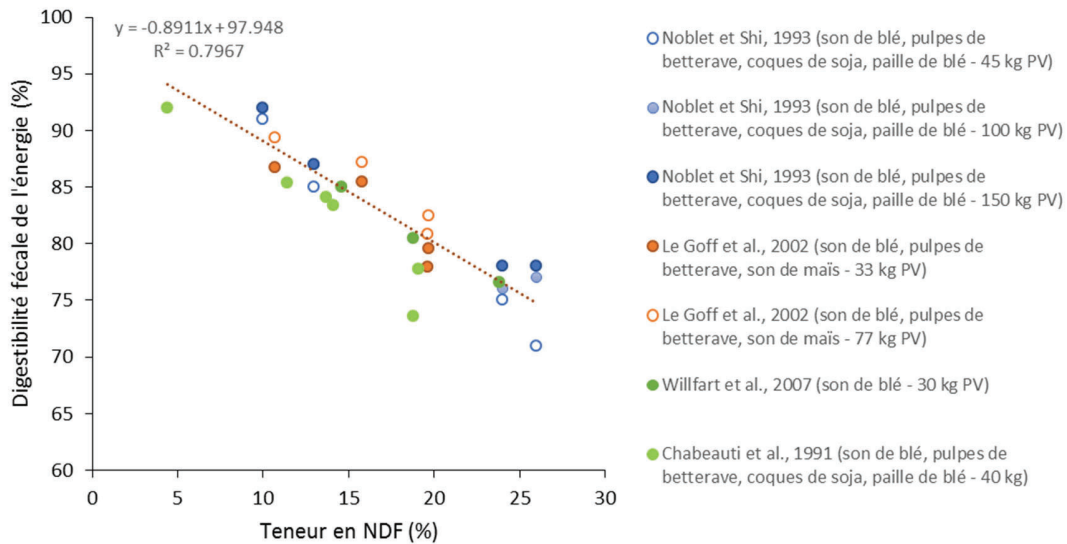


Figure 33 Effet de la teneur en résidus NDF (neutral detergent fibre) sur la digestibilité fécale apparente de l'énergie chez le porc.

organes et le type de fibres (Stanogias et Pearce, 1985, Montagne *et al.*, 2003). L'augmentation de la teneur en fibres alimentaires dans l'aliment (5 vs 26 %) augmente le poids du tractus digestif de 38 % chez des porcs de 120 kg (Jørgensen *et al.*, 1996). Chez des porcs de 40 kg, alors que l'incorporation d'alginate en tant que fibre gélifiante augmente seulement le poids du colon, l'incorporation d'amidon résistant augmente le poids total du tractus digestif avec principalement une augmentation du poids du caecum et du colon (Souza da Silva *et al.*, 2014). Ces modifications d'anatomie du tube digestif sont importantes à prendre en compte pour l'étude des régulations physiques de la dynamique d'ingestion, liées à la distension gastrique ou au temps de transit.

L'EN ingérée est dépendante de la quantité d'aliment ingérée mais aussi de l'efficacité de la digestion des constituants alimentaires. Alors que la digestibilité de l'énergie de matières premières dites très digestibles comme le blé est de plus de 90 %, celle des matières premières fibreuses est beaucoup plus faible (55 % pour le son de blé et de 41 % pour la pulpe de betteraves ; Shi et Noblet, 1993). Ainsi, la digestibilité apparente de l'énergie diminue de 0,9 % par % de NDF ajouté à l'aliment (figure 33; Chabeauti *et al.*, 1991, Noblet et Shi, 1993, Le Goff *et al.*, 2002b, Wilfart *et al.*, 2007c). De la même façon, une augmentation de 1 % de la teneur en CB diminue la digestibilité fécale de l'énergie de 1,3 % (Just *et al.*, 1983) à 2,5 % (Wenk, 2001). La diminution de la digestibilité avec l'introduction de fibres alimentaires est expliquée par des mécanismes différents, selon le type de fibres. Les fibres solubles peuvent augmenter la viscosité des contenus digestifs et limiter les interactions entre composants alimentaires et enzymes, diminuant l'hydrolyse et l'absorption de nutriments (Theander *et al.*, 1989). Chez des porcs de 40 kg, l'incorporation d'alginate ou d'amidon résistant réduit la digestibilité de l'énergie, sans interaction entre les deux sources de fibres (Souza da Silva *et al.*, 2014). Pour les fibres insolubles, cela s'explique par une résistance aux dégradations microbiennes (Jørgensen *et al.*, 1996). L'introduction de son de blé, une source de fibres qui augmente la vitesse de transit, réduit la digestibilité apparente de l'énergie proportionnellement au taux d'introduction (Wilfart *et al.*, 2007c). La digestibilité de l'énergie est positivement corrélée avec le temps de rétention, pendant lequel les contenus digestifs sont soumis à l'hydrolyse enzymatique.

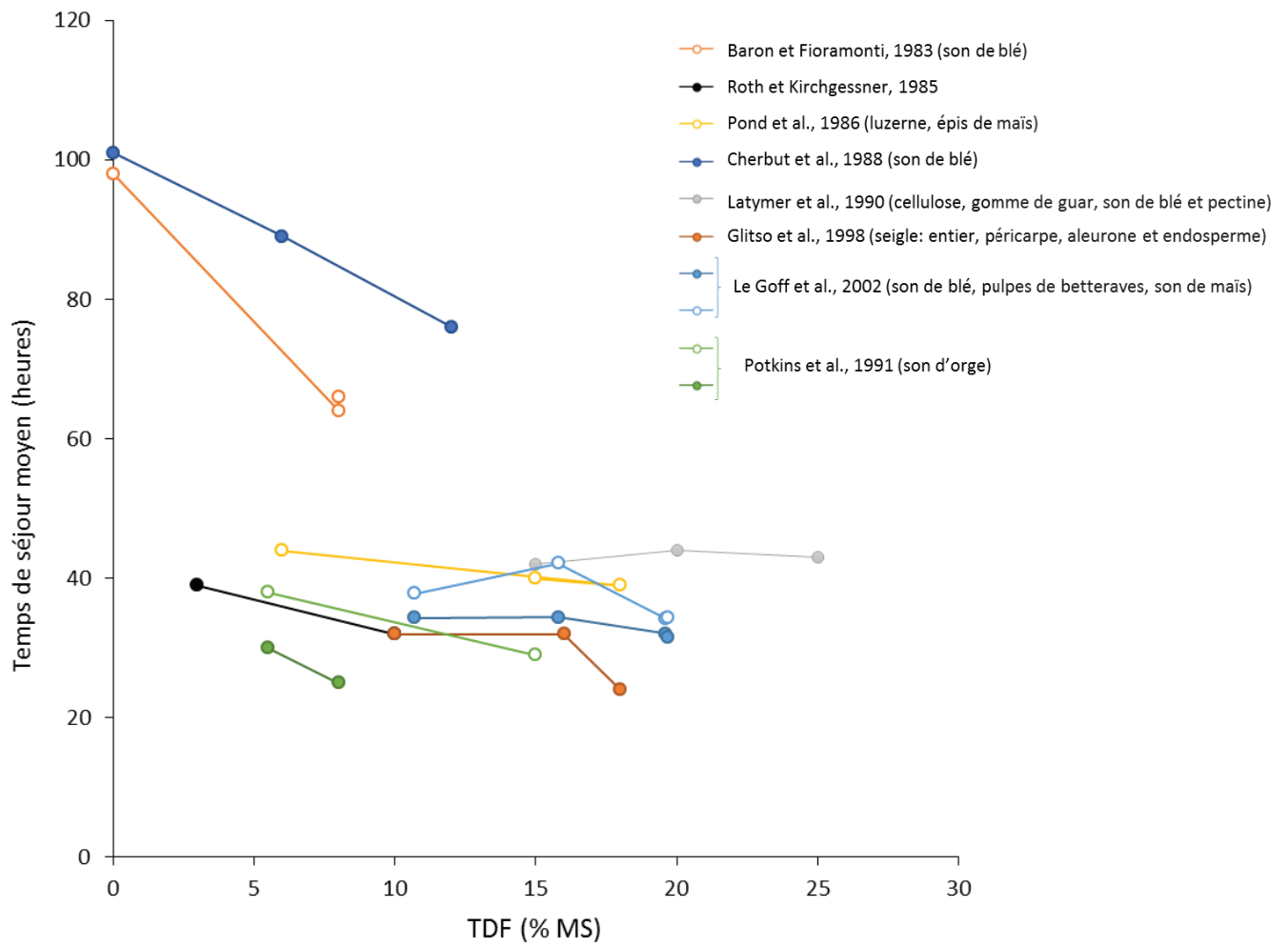


Figure 34 Effet de la teneur en fibres totales (TDF) sur le temps de séjour moyen total chez le porc.

L'introduction de fibres alimentaires accélère la vitesse de transit total (figure 34; Cherbut *et al.*, 1988, Latymer *et al.*, 1990, Potkins *et al.*, 1991, Glitsø *et al.*, 1998, Le Goff *et al.*, 2002a) et réduit donc le temps de séjour dans l'intestin grêle. Chez des porcs de 33 kg, l'incorporation de 20 % ou 40 % de son de blé diminue le temps de rétention dans l'intestin grêle de 4,3 à 3,7 heures par rapport à un régime sans son de blé, sans différence entre les deux taux d'incorporation (Wilfart *et al.*, 2007b).

2. Effet sur la distension gastrique et la vidange gastrique

Les fibres alimentaires dans l'aliment, surtout les fibres possédant des propriétés de capacité de rétention en eau importantes, augmentent le volume des contenus digestifs dans le tractus digestif, et en particulier dans l'estomac. Le volume plus important du contenu stomacal active plus rapidement les mécanorécepteurs et l'envoi du signal de satiété au SNC (cf A II 1). Chez des porcs de 43 kg de poids vif ingérant 500 g d'aliment pour le repas test, l'utilisation d'un ballon stimulant la distension gastrique a pour effet une augmentation de la durée d'ingestion, en lien avec une vitesse d'ingestion plus faible et à une augmentation de la durée des intervalles entre deux prises alimentaires (Lepionka *et al.*, 1997). Ces effets sont dépendants de la capacité d'ingestion de l'animal, fortement liée à son poids vif et au taux d'introduction des fibres alimentaires dans l'aliment.

L'effet des fibres sur le ralentissement de la vidange gastrique semble concerner principalement la phase liquide du contenu gastrique (Guerin *et al.*, 2001) ; l'effet des fibres sur la phase solide est controversé et dépend du type de fibres testées. Pour les fibres solubles, une inhibition (Miquel *et al.*, 2001), un maintien (Rainbird et Low, 1986a) ou une accélération (Potkins *et al.*, 1984) de la vidange gastrique ont été démontrés. L'effet des fibres solubles est souvent expliqué par leurs propriétés de viscosité et de liaison aux molécules d'eau. Chez des porcs, l'apport de fibres solubles (β -glucanes) augmente la viscosité et la capacité de rétention de l'eau des contenus digestifs (Johansen *et al.*, 1996), sans conséquence sur la vidange gastrique (Van Leeuwen *et al.*,

2006). La seule propriété de rétention en eau ne semble donc pas suffire à expliquer l'effet des fibres solubles sur la vitesse de la vidange gastrique. L'incorporation de fibres insolubles ralentit la vidange gastrique (Miquel *et al.*, 2001, Van Leeuwen *et al.*, 2006) ou ne la modifie pas (Rainbird et Low, 1986a, Wilfart *et al.*, 2007a). L'apport de pulpes de betterave (fibres solubles) ne modifie pas la vitesse de la vidange gastrique chez des porcs en croissance mais la ralentit chez des porcs en finition (Le Goff *et al.*, 2002a). L'effet de la taille du repas sur la vitesse de la vidange gastrique n'a pas été démontré chez le porc (Solà-Oriol *et al.*, 2010).

3. Effet sur le métabolisme énergétique

Un ralentissement de la vidange gastrique peut être à l'origine d'une réduction des concentrations postprandiales de glucose et d'insuline suite à un repas fibreux comme cela a été montré chez l'homme (Hamberg *et al.*, 1989), ou le porc (Rainbird et Low, 1986a). Cependant, chez le rat, l'apport de fibres solubles (gomme de guar ou β -glucanes d'avoine) ou de fibres insolubles (cellulose) n'a pas modifié la glycémie post prandiale, après un jeûne de 13 heures alors que l'insulinémie à 45 minutes après le repas a été diminuée avec l'ajout de fibres solubles (Begin *et al.*, 1989).

L'introduction de fibres alimentaires diminue le rendement énergétique de l'EM ingérée (Dierick *et al.*, 1989). En effet, l'efficacité théorique d'utilisation des AGCC (acétate 84,5 %, propionate 87,3 %, butyrate 92,8 %) est plus faible que celle du glucose (102,2 %; Armstrong, 1969). La production de chaleur liée aux fibres alimentaires est plus importante que pour les autres composants de l'aliment. Chez la truie gestante, un régime fibreux (NDF = 40 %) dû à l'incorporation d'un mélange de son de blé (13 %), pulpes de betterave (26 %), coques de soja (13 %) et de corn-gluten feed (13 %), tend à augmenter la production de chaleur totale de 5 %, avec une augmentation de 322 à 334 kJ/kg de PV^{0.75} par jour de la production de chaleur basale et d'une augmentation de l'effet thermique du repas (TEF) de 35 % comparé au régime contrôle (NDF=14 %; Ramonet *et al.*, 2000). Chez le porc en croissance, le TEF en proportion de l'EM ingérée n'est pas modifié par l'introduction de 23 % de son de maïs mais la répartition entre le TEF court terme et long terme est modifiée avec une diminution

de 2,3 % du TEF court terme et une augmentation de 4,6 % du TEF long terme (Le Goff *et al.*, 2002b). L'introduction de fibres alimentaires modifie le comportement alimentaire ce qui induit des modifications de l'activité physique des animaux. Chez des mâles castrés de 50 kg de poids vif, la production de chaleur liée à l'activité physique (AHP) diminue lorsque l'animal reçoit un régime fibreux (106 vs 80 kJ/kg PV^{0.75}/jour entre deux régimes contenant 0 % et 15 % de pulpes de betteraves (Schrama *et al.*, 1996, Schrama *et al.*, 1998). Inversement, chez des porcs en croissance, aucune différence de production de chaleur liée à l'activité physique n'a été mise en évidence lorsque 23% de son de maïs est incorporé dans l'aliment (Le Goff *et al.*, 2002b).

4. Effet sur les fermentations

Chez les animaux monogastriques, les organes les plus importants pour les fermentations sont le caecum et le colon (Williams *et al.*, 2001). Les composés polysaccharidiques non amylacés peuvent être hydrolysés par les bactéries des compartiments fermentaires. Ces hydrolyses suivies par des fermentations conduisent à la production d'AGCC et de gaz (dioxyde de carbone, hydrogène et méthane; Miller et Wolin, 1979) et s'accompagnent d'une production de chaleur. Ces fermentations sont à prendre en compte dans la régulation de la dynamique d'ingestion. En effet, les produits de fermentations activent le frein iléal, stimulent la sécrétion d'hormones anorexigènes et leur produit représentent des sources d'énergie disponible pour l'animal (cf A III 3). La fermentescibilité des fibres alimentaires dépend de leur origine botanique, de leur propriétés physico-chimiques, de leur degré de lignification et de leur taux d'incorporation (Bach Knudsen et Hansen, 1991) mais aussi de la taille des particules et du temps de transit (Wilfart *et al.*, 2007c). Alors que les fibres solubles sont fermentées dans le colon proximal, voire dès la fin de l'iléon, les fibres insolubles sont fermentées dans les parties plus distales du colon (Choct, 1997). Les proportions respectives des différents AGCC ne sont pas modifiées par le taux d'incorporation des fibres alimentaires (Bach Knudsen et Hansen, 1991) mais par leur origine botanique (Salvador *et al.*, 1993). Les composants des fibres alimentaires facilement fermentescibles sont les β -glucanes, les pectines, les gommés, l'inuline et les

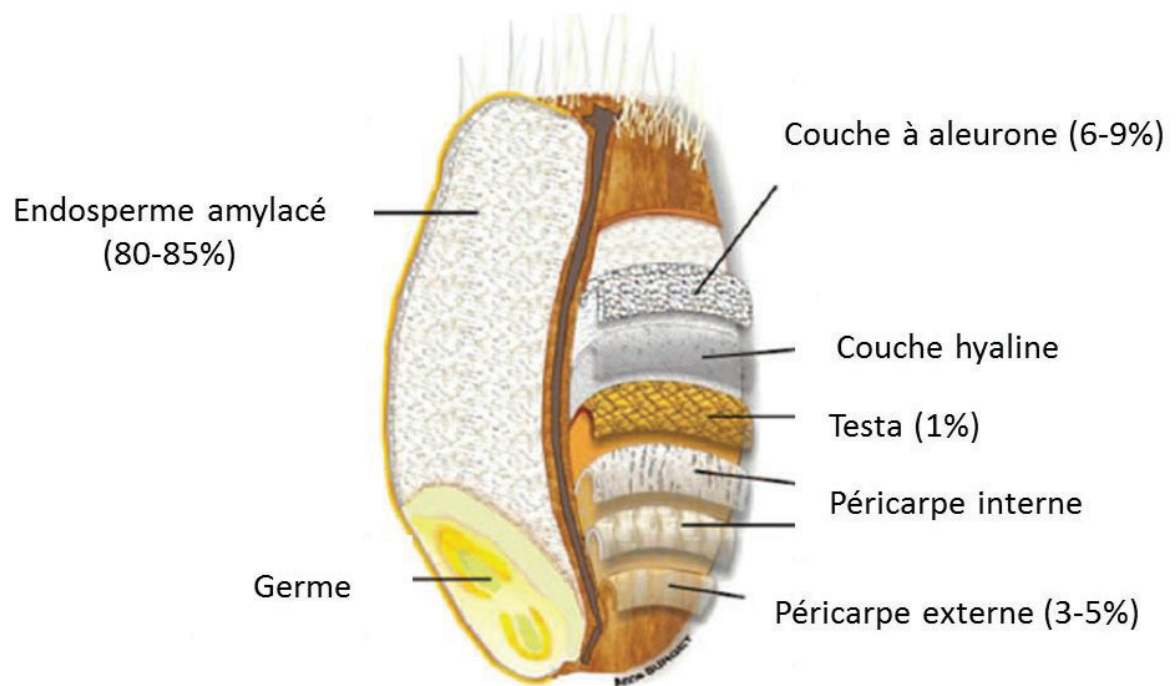


Figure 35 Composition d'un grain de blé. D'après Brouns *et al.*, 2012.

oligosaccharides. La propriété de fermentation est liée avec une capacité de rétention en eau et à leur solubilité qui permet aux bactéries d'accéder à la matrice et de la dégrader.

III. Cas particulier des fibres fonctionnelles : exemple de l'aleurone

L'aleurone de blé est un coproduit de son de blé. Il représente 6 à 9 % en masse du grain de blé et en est une des couche externes (figure 35; Brouns *et al.*, 2012). C'est une matière première riche en fibres qui représentent à 60 à 65 g/100 g de matière sèche (MS) de fibres totales (Amrein *et al.*, 2003) et sont principalement constituées d'arabinoxylanes (65 %) et de β -glucanes (29 %). L'aleurone concentre 15 % des protéines totales, 30 % de la lysine et de 40 à 60 % des minéraux contenus dans le grain de blé complet (Pomeranz, 1988). La digestibilité in vitro de l'aleurone est plus importante de 17 % par rapport à celle du son de blé (Amrein *et al.*, 2003). L'aleurone de blé est dégradé presque complètement au bout de 8 heures (Brouns *et al.*, 2012).

Au niveau métabolique, l'introduction d'aleurone de blé (31 g/kg) permet d'augmenter la concentrations d'AGCC (+ 74 %) dans la veine hépatique chez le rat en comparaison avec du son du blé (Cheng *et al.*, 1987). La fermentation de l'aleurone de blé conduit au même profil en AGCC que le son de blé (54/21/21 pour acétate/propionate/butyrate ; Amrein *et al.*, 2003). Chez le porc, l'incorporation de 214 g/kg d'aleurone dans un pain permet d'augmenter l'absorption de propionate (+3,8 mmol/h; Theil *et al.*, 2011). Cette amélioration de la concentration d'AGCC est due à une meilleure accessibilité des enzymes bactériennes (Stewart et Slavin, 2009).

De plus, l'aleurone aurait des propriétés hypoglycémiantes. Chez le cheval, un retard des pics de glucose et d'insuline sont observés ainsi qu'une diminution de l'amplitude du pic d'insuline, lors de l'ingestion de 50 à 400 g/jour d'aleurone de blé (Delesalle *et al.*, 2015). Chez le rat, aucune différence de la concentration artérielle de glucose n'est observée avec l'introduction de 31 g/kg d'aleurone dans l'aliment, en comparaison avec le son de blé. Cependant, la quantité de glycogène hépatique augmente de 101 à 121 μ mol équivalent glucose/g (Cheng *et al.*, 1987).

Finalement, bien que cette matière première ait été peu étudiée à de faibles taux d'incorporation, ces effets possibles de l'aleurone de blé sur la digestibilité, le métabolisme glucidique et les fermentations en font un candidat comme matière première rassasiante.

OBJECTIFS DE THESE

L'étude bibliographique a permis de mettre en évidence qu'à l'échelle de la journée, le porc est capable de réguler la quantité d'aliment ingérée pour maintenir l'EN ingérée nécessaire à ces besoins dans une gamme de concentration énergétique de l'aliment (9-13 MJ EM/kg). Cette adaptation rend difficile l'utilisation d'aliment dilué en énergie pour réduire la consommation journalière et nécessite d'approfondir l'aspect fonctionnel de certaines matières premières, et par conséquent la régulation à court-terme de l'ingestion. La littérature présente de nombreuses études caractérisant la dynamique d'ingestion par différentes variables du comportement alimentaire : nombre de repas, taille des repas, intervalle entre repas, vitesse d'ingestion. Ce comportement alimentaire est la résultante de différentes voies de régulation de l'ingestion interagissant entre elles, à différents pas de temps (à l'échelle du repas ou de la journée), décrites dans la cascade de la satiété. Les différentes théories de régulation rapportées dans la synthèse bibliographique relèvent des visions différentes de l'animal basées sur des disciplines, des sciences et techniques complémentaires relevant de la zootechnie, la physiologie, l'endocrinologie, et la microbiologie. Elles sont liées au métabolisme énergétique, au contrôle hormonal, au temps de transit des contenus digestifs et à l'activité microbienne. A notre connaissance, il n'existe pas de travaux rapportant d'approche intégrative de ces différentes voies de régulations sur les mêmes individus permettant d'étudier leur importance relative et les interactions entre ces voies. Le premier objectif de ce travail de thèse est donc de mettre en relation ces différentes voies de régulations sur de mêmes individus afin d'approfondir les connaissances sur la cascade de régulations de l'ingestion à différents pas de temps (repas et journée).

La synthèse bibliographie a mis en évidence que le comportement alimentaire, et plus précisément la fréquence alimentaire est souvent étudiée en fixant le nombre de repas et la taille des repas. Cependant, la variabilité de la consommation journalière mais aussi des dynamiques d'ingestion laisse supposer que des importances relatives des différentes voies de régulations selon les individus. Ces différents comportements alimentaires sont à l'origine de différentes dynamiques d'arrivée et d'utilisation des nutriments, pouvant modifier les performances zootechniques des porcs et

l'efficacité alimentaire et énergétique de l'animal. Le deuxième objectif de cette thèse est de comprendre l'origine de la variabilité individuelle du comportement alimentaire en identifiant différents profils de comportement alimentaire et/ou d'efficacité énergétique et en analysant les mécanismes de régulations sous-jacents.

Enfin, l'analyse de la littérature a mis en évidence toute la complexité des fibres alimentaires et de leur rôle dans la régulation de l'ingestion, à court et moyen termes. L'effet de l'introduction de fibres alimentaires sur le comportement alimentaire peut être lié à leur faible concentration énergétique, à leurs propriétés physicochimiques mais aussi à la présence de fibres fonctionnelles telles que les β -glucanes ou les arabinoxylanes. L'aleurone de blé, riche en arabinoxylanes et β -glucanes, peut être un bon candidat en tant qu'additif rassasiant. A notre connaissance, les effets d'une supplémentation à faible concentration en aleurone de blé sur l'ingestion et le comportement alimentaire sont méconnus chez le porc. Le troisième objectif de cette thèse est donc de tester la capacité de cette matière première à diminuer la consommation volontaire et de comprendre les mécanismes sous-jacents.

Ces trois objectifs permettent de répondre à la question de recherche principale suivante :

Comment les différentes voies de régulations de la prise alimentaire interagissent-elles entre elles lors des différentes étapes qui définissent le comportement alimentaire (faim, satiété et satiété) ?

Cette question se décline :

- *Chez des animaux recevant ou non des fibres alimentaires (Chapitre 1)*
- *Chez des animaux présentant différents comportements alimentaires (Chapitre 2)*
- *Chez des animaux recevant ou non de l'aleurone de blé (Chapitres 1 & 2)*

Les hypothèses de travail sont les suivantes:

H1. L'apport d'aliments enrichis en matières premières fibreuses et/ou en aleurone de blé modifie le comportement alimentaire des porcs. L'effet de ces aliments sur la dynamique d'ingestion peut être dû à leur faible concentration énergétique, à leurs propriétés physicochimiques mais aussi à la présence de fibres fonctionnelles.

H2. L'effet des fibres sur le comportement traduit des effets différents sur les voies de régulation et peut influencer leur importance.

H3. La dynamique des voies de régulations est différente chez des porcs présentant des comportements alimentaires de grignoteurs ou de gloutons. Les régulations à court terme (intra repas) et à moyen terme (inter repas) modifient les différentes composantes du comportement alimentaire (vitesse d'ingestion, taille du repas, intervalle entre repas).

Afin de tester nos hypothèses puis de répondre à notre question de recherche, le travail de thèse a impliqué la réalisation de deux essais permettant d'étudier les différentes voies de régulation de l'ingestion volontaire chez le porc. Ces deux essais sont décrits dans le chapitre Travail expérimental. Le premier essai a permis d'étudier l'effet de l'introduction de fibres alimentaires et de la supplémentation en l'aleurone de blé sur le comportement alimentaire et les différentes voies de régulations chez le porc en croissance. Les résultats de cet essai sont présentés dans le premier chapitre des résultats. Le deuxième essai a été réalisé afin d'étudier l'effet de la supplémentation en aleurone de blé sur le comportement alimentaire et les différentes voies de régulations chez des porcs en finition présentant des comportements alimentaires différents en période de croissance (gloutons ou grignoteurs). Les résultats de ce second essai sont présentés dans le second chapitre des résultats. Des résultats complémentaires des deux essais sur le transit digestif sont présentés dans un troisième et dernier chapitre de résultats. Dans les deux essais, les différentes voies de régulation seront étudiées afin de comprendre leurs interactions. La variabilité individuelle des réponses sera analysée afin de décrire différents profils d'animaux en termes de comportement alimentaire volontaire et de le mettre en relation avec l'efficacité d'utilisation de l'énergie ingérée.

TRAVAIL EXPERIMENTAL

Tableau 8 Principales caractéristiques des deux essais menés lors de la thèse

	Essai 1		Essai 2
Animaux			
Effectif	40	39	40
Génétique	(Large White × Landrace) × Piétrain		(Large White × Landrace) × Piétrain
Age	62-79 jours		106 à 141 jours
Poids vif	25,6 ± 3,0 kg		87,4 ± 12,8 kg
Sexe	Mâles castrés		Mâles castrés et femelles
Logement ¹	Chambre respiratoire	Hors chambre respiratoire	Chambre respiratoire
Facteurs testés			
Comportement alimentaire	Non sélectionné		Grignoteurs et gloutons
Aleurone de blé	0, 2, 4 g/kg		0, 4 g/kg
Concentration en fibres	10,1 et 14,5 % de NDF pour les aliments hauts (HF) et bas (LF)		16,2% de NDF
Mesures			
Comportement alimentaire	×	×	×
Digestibilité fécale	×	×	×
Régulation métabolique	×		×
Bilan azoté	×	×	×
Bilan énergétique	×		×
Cinétiques postprandiales	×	×	×
Métabolisme glucidique	×		×
Régulation hormonale	×	×	×
Régulation physique			
Anatomie du tube digestif	×	×	×
Temps de transit	×	×	×
Régulation microbienne	×	×	×

¹Les porcs ont été logés dans des cages individuelles lors des périodes d'adaptation et de mesures dans les deux essais

I. Stratégie expérimentale

Deux essais ont été menés au sein de l'Unité Expérimentale Porcine de Rennes à Saint-Gilles (35) (tableau 8). Ils ont fait l'objet d'une autorisation relative à la directive française sur l'expérimentation et les soins des animaux (2013-118) avec le numéro de projet 2016072907418869. Les deux essais ont eu pour objectif commun d'étudier le comportement alimentaire et les différentes voies de régulations et ont suivi des protocoles similaires (figure 36). L'objectif du premier essai a été d'étudier l'effet de l'introduction de fibres alimentaires et/ou de la supplémentation en aleurone de blé sur le comportement alimentaire chez des porcs en croissance. Pour ce faire, six régimes alimentaires ont été testés, avec deux niveaux de fibres alimentaires et trois concentrations en aleurone de blé. Pour le deuxième essai, un des objectifs a été d'étudier l'effet de la supplémentation en aleurone de blé sur le comportement alimentaire de porcs en finition. Deux régimes expérimentaux ont été testés, avec un niveau de supplémentation en aleurone de blé. Les deux essais ont permis d'obtenir les données de comportement alimentaire au cours de 6 jours de mesures et d'étudier les différentes voies de régulations (figure 37). Dans les deux essais, les porcs ont été opérés sous anesthésie générale afin de leur poser un cathéter dans la veine jugulaire externe. La régulation métabolique de l'ingestion a été étudiée grâce à l'utilisation de chambres respiratoires afin d'étudier les échanges respiratoires et le métabolisme énergétique des animaux. Les régulations glycémique et hormonales ont été étudiées grâce à une journée de cinétique sanguine pour obtenir les évolutions préprandiales et postprandiales de différents métabolites et hormones ainsi que sur une journée réservée à l'étude du métabolisme glucidique grâce à l'injection de [U-¹³C] glucose et à la mesure du taux de récupération de ¹³C sous forme de CO₂. La régulation physique a été étudiée grâce à la mesure du temps de transit et l'analyse de l'anatomie digestive des porcs. Pour étudier le rôle du microbiote sur la régulation de la dynamique d'ingestion, des prélèvements de fèces et de contenus digestifs ont été réalisés et seront analysés ultérieurement. Les résultats sur le microbiote intestinal ne seront donc pas présentés dans ce manuscrit.

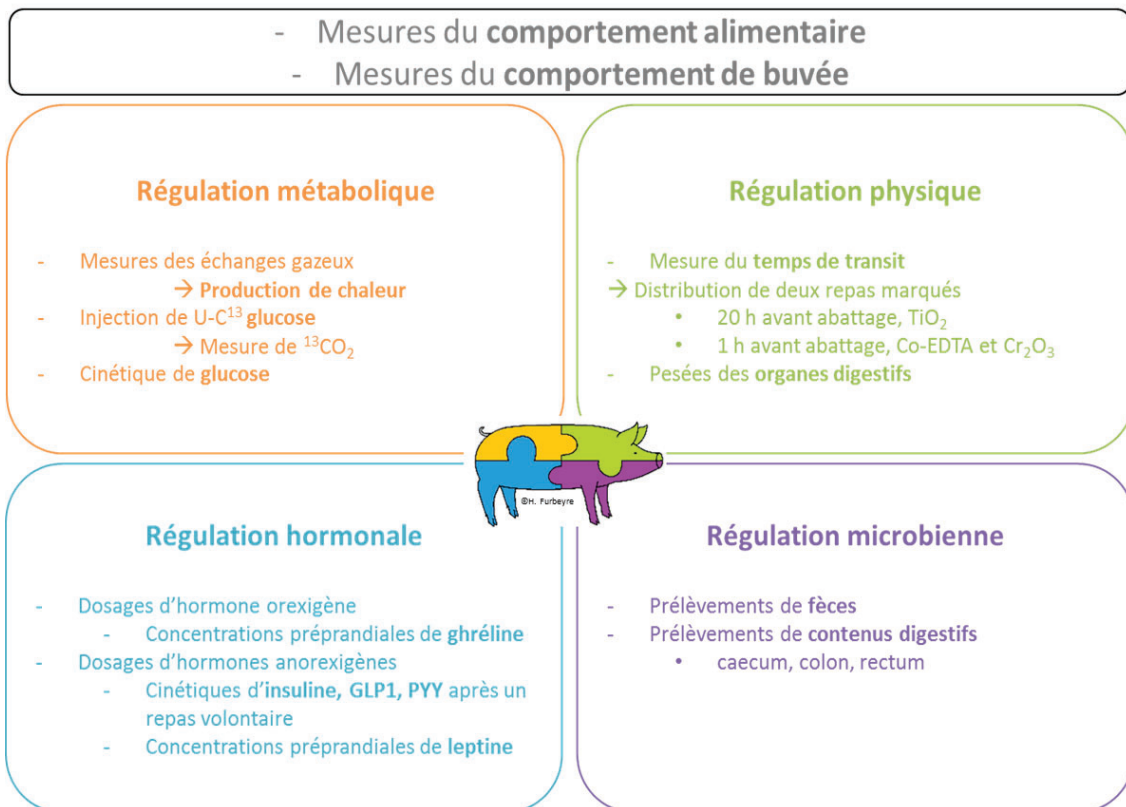


Figure 36 Répartition des différentes mesures par voies de régulation impliquées dans la prise alimentaire.

Pour étudier la régulation métabolique, une forme isotope stable du glucose a été utilisée (U-¹³C-glucose), ce qui a permis de mesurer le CO₂ oxydé à partir de glucose (¹³CO₂). Les marqueurs utilisés pour l'étude de la régulation physique étaient du dioxyde de titane (TiO₂), du cobalt EDTA (Co-EDTA) et de l'oxyde de chrome (Cr₂O₃). La régulation hormonale a été étudiée par le dosages d'hormones anorexigènes telles que le Glucagon Like Peptide 1 (GLP-1) et le peptide Tyrosine Tyrosine (PYY).

1. Sélection des animaux

Dans les deux essais, les animaux utilisés étaient des porcs croisés de mère Large White × Landrace, issues du troupeau expérimental de l'unité expérimentale porcine de rennes et de père Piétrain (verrat de lignée commerciale). Dans l'essai 1, 79 mâles castrés, ont été sélectionnés à 70 jours d'âge (PV : 25.6 ± 3.0 kg). L'essai s'est déroulé en 13 répétitions. Pour chaque répétition, 6 porcs pleins frères ou demi-frères ont été choisis et utilisés par binôme de poids vif similaire au cours de trois semaines successives. Dans l'essai 2, 40 porcs en finition (mâles castrés et femelles) ont été utilisés. Leur comportement alimentaire durant la période de croissance a été enregistré grâce à un système d'alimentation automatisé présent à l'unité expérimentale (figure 38; Serviento *et al.*, 2018). La salle était composée de deux zones d'alimentation. Chaque zone d'alimentation contenait 4 distributeurs automatiques d'aliment. Le porc accédait aux zones d'alimentation par un trieur dans lequel il était identifié grâce à une puce RFID et pesé. Au niveau de la zone d'alimentation, le porc était de nouveau détecté lorsqu'il se positionnait au niveau d'un distributeur afin de recevoir de l'aliment sur sa demande. Après une phase d'adaptation à ce système, 8 à 12 animaux étaient choisis dans la bande de 120 animaux lors de 4 répétitions. La sélection de ces animaux a été faite en fonction de leur poids vif, de leur niveau de consommation et de leur comportement alimentaire afin de sélectionner des animaux grignoteurs (> 7 repas par jour) et gloutons (< 7 repas/jour).

2. Logement des animaux

Après la pose du cathéter veineux, les porcs étaient logés en cage individuelle (77 × 125 cm pour l'essai 1 et 150 × 220 cm pour l'essai 2) pour une période de récupération post-opératoire et d'adaptation aux conditions de logement et d'alimentation durant deux semaines. A chaque répétition, toutes les cages d'adaptation ont été placées dans la même pièce, afin que les animaux puissent se voir et s'entendre. Les porcs ont ensuite été placés pour la semaine de mesures en cage métabolique (60 × 120 cm pour l'essai 1 et 150 × 220 cm pour l'essai 2) et hébergés dans des chambres respiratoires de type circuit ouvert (figure 39). Pour l'essai 1, une seule chambre respiratoire (volume intérieur de $1,7 \text{ m}^3$) étant disponible, un seul porc du binôme y était placé lors

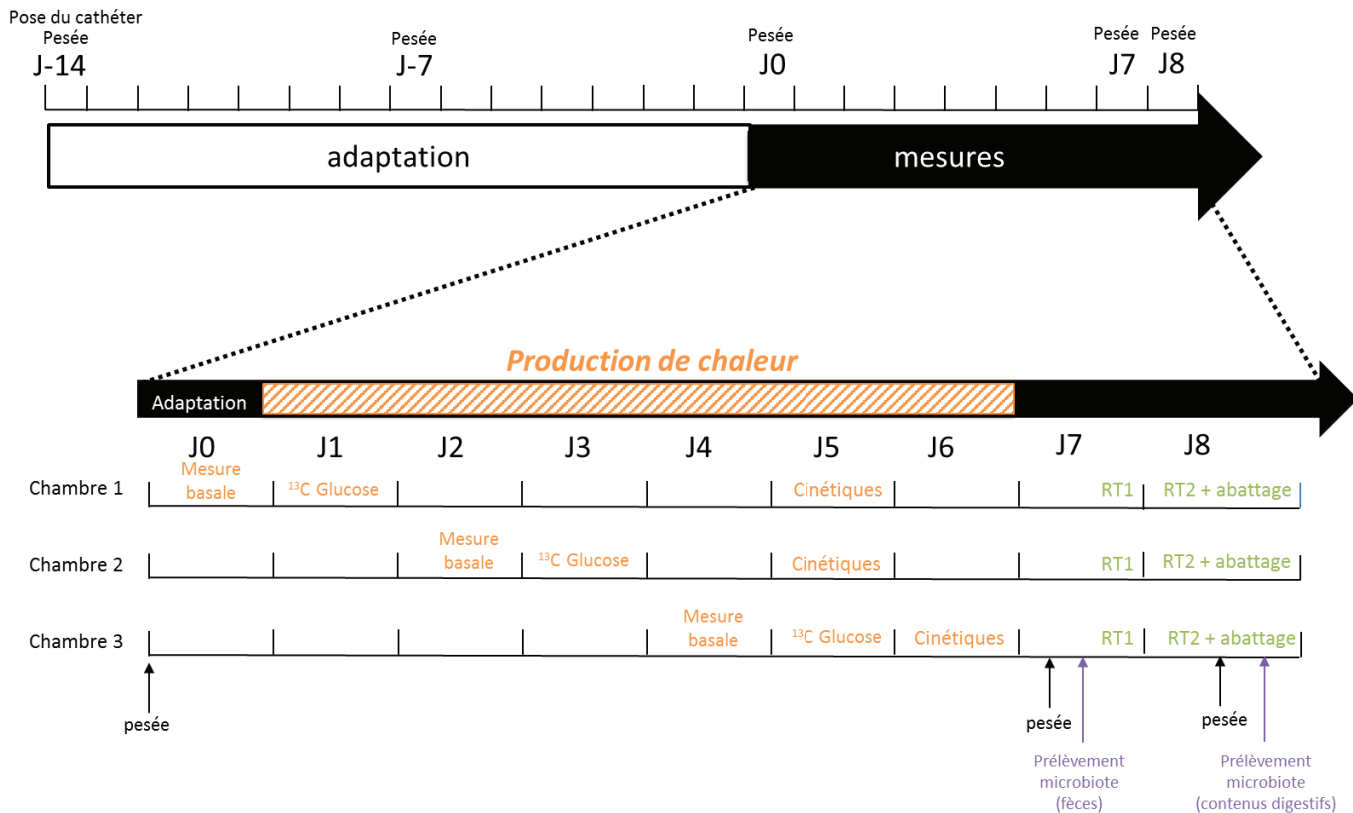


Figure 37 Organisation d'une période expérimentale et des mesures effectuées dans les essais 1 et 2.

L'étude de la régulation s'est faite grâce à la mesure de la production de chaleur et à l'étude de l'oxydation de glucose marqué (^{13}C Glucose). Cette mesure a nécessité un enregistrement de la production de base de ^{13}C pour chaque porc la veille de l'injection (Mesure basale). Des cinétiques sanguines ont permis d'étudier la régulation métaboliques (dosages de métabolites énergétiques) et hormonales (dosages d'hormones orexigènes et anorexigènes). En fin de période de mesures, la distribution de deux repas marqués avec des marqueurs indigestibles (RT) ont permis d'étudier la régulation physique. Enfin, la régulation microbienne pourra être étudiée grâce à des prélèvements de fèces et de contenus digestifs.

de la semaine de mesures. Le deuxième porc restait dans la même pièce que les porcs en adaptation et suivait le même protocole, à l'exception du bilan énergétique. Pour l'essai 2, l'utilisation de deux grandes chambres respiratoires (volume intérieur de 12 m³) a permis de travailler avec des binômes contemporains. Les salles d'adaptation et les chambres respiratoires étaient éclairées de 7h30 à 19h00. La température des salles était réglée à 24°C pour l'essai 1 et 22°C pour l'essai 2. L'hygrométrie en chambre respiratoire était réglée à 60 %.

II. Alimentation

1. Programme alimentaire

Avant les deux essais, les porcs ont reçu un aliment conventionnel et commercial. En début de période d'adaptation, l'aliment expérimental a été introduit progressivement dans la ration journalière des porcs au cours de cinq jours consécutifs avec une incorporation progressive du nouvel aliment (100 %/0 %, 80 %/20 %, 60 %/40 %, 40 %/60 %, 20 %/80 %). Le jour de l'opération, les porcs ont reçu 500 g dans l'essai 1 et 1000 g dans l'essai 2. Le plan d'alimentation sur la période d'adaptation est détaillé dans le tableau 9. Après une augmentation progressive de la quantité d'aliment offerte, les porcs ont été nourris *ad libitum* à partir de 7 jours d'adaptation. Dans l'essai 1, lors de la phase d'adaptation, les porcs ont eu un accès libre à l'auge en continu. Dans l'essai 2, lors de la 1^{ère} semaine d'adaptation, les porcs ont eu un accès libre à l'auge en continu, puis celle-ci était fermée entre 6h00 et 9h00 et 16h30 et 17h00 durant la 2^{ème} semaine d'adaptation pour la distribution de l'aliment.

2. Choix des régimes expérimentaux

Pour les 2 essais, les aliments utilisés lors des deux essais ont été fabriqués sous forme de granulés à la fabrique d'aliments expérimentaux de l'UEPR. Dans l'essai 1, six régimes ont été testés en croisant deux concentrations de fibres alimentaires (10 ou 15 % NDF) et trois concentrations d'aleurone de blé (GrainWise Wheat Aleurone; Horizon Milling; Minneapolis, Minnesota, USA) : 0, 2 ou 4 g/kg (tableau 10). Le mélange de fibres alimentaires ajoutées était composé de 50 % de son de blé, 33 %

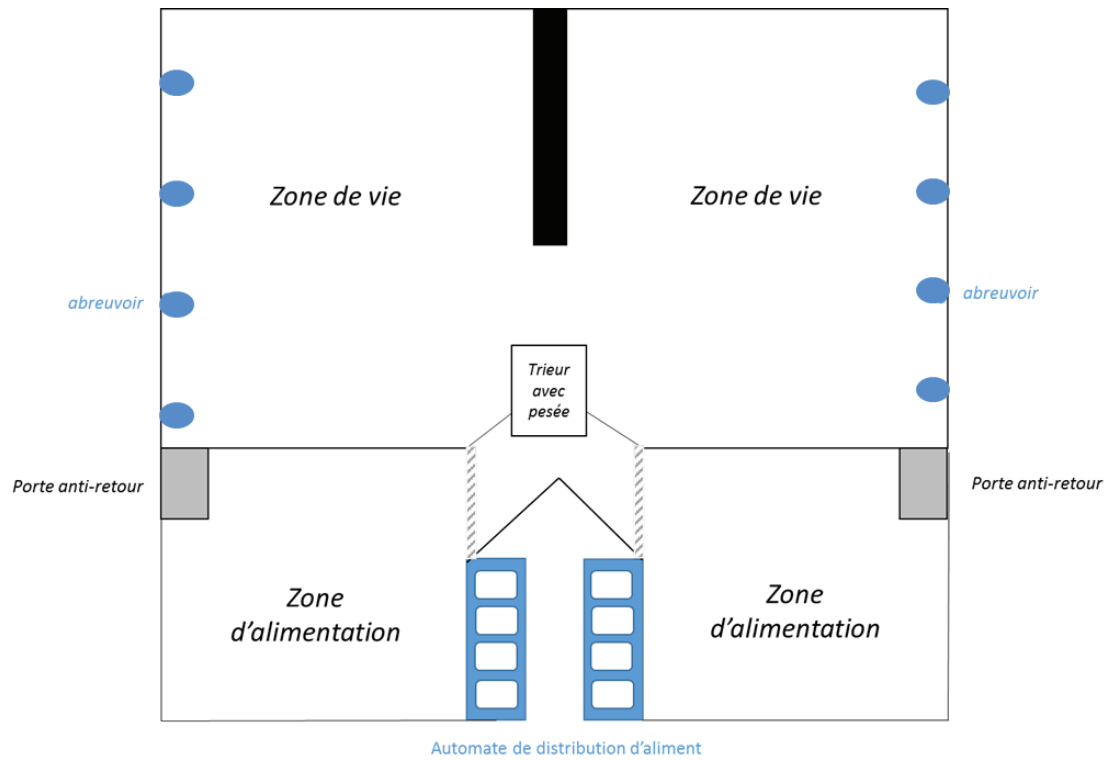


Figure 38 Plan de la salle et du système d'alimentation automatique utilisés pendant la période de croissance au cours de laquelle les animaux ayant des comportements alimentaires contrastés (gloutons et grignoteurs) ont été sélectionnés parmi 120 porcs pour l'essai 2.

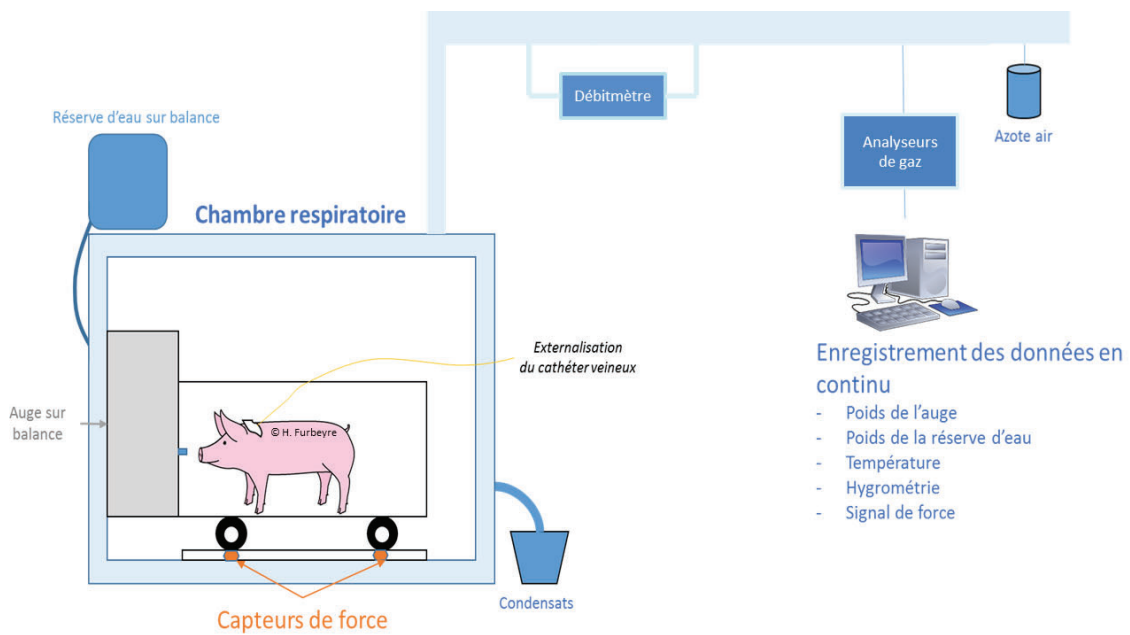


Figure 39 Fonctionnement d'une chambre respiratoire.

de coques de soja et 17 % de pulpes de betteraves. Ce mélange de fibres a été choisi afin d'avoir un effet global d'un mélange de fibres alimentaires et non de tester un effet spécifique d'un seul ingrédient fibreux. Il a été choisi de ne pas équilibrer les régimes sur le niveau énergétique. Le régime bas en fibres a été formulé à 11,3 MJ EN/kg MS. La dilution énergétique liée à l'incorporation de fibres alimentaire était donc de 6 % entre les deux régimes bas et haut en fibres sur la base de leur concentration en EN. Dans l'essai 2, le régime expérimental a été réfléchi à partir du régime Haut fibres de l'essai 1 (tableau 10), avec un mélange équivalent de blé, maïs et orge ainsi que l'incorporation des mêmes matières premières fibreuses (son de blé, coques de soja, pulpes de betteraves). Ce régime a été formulé à 10,6 MJ EN/kg MS et 17 % de protéines, et équilibré sur le profil de la protéine idéale. Deux niveaux de supplémentation d'aleurone (0 ou 4 g/kg) ont été testés.

3. Accessibilité à l'auge

Dans les chambres respiratoires, les mesures des échanges gazeux ont été arrêtées tous les matins, afin d'étalonner les analyseurs de gaz et d'intervenir auprès de l'animal pour l'alimentation et les soins aux animaux si nécessaires (rinçage des cathéters sanguins). Afin d'éviter que l'animal ne consomme de l'aliment pendant cette période sans enregistrement, l'auge était fermée entre 6h00 et 9h00. De plus, une seconde distribution d'aliment était faite à 16h45 afin d'éviter le gaspillage qui serait favorisé par une seule distribution journalière d'aliment. Pour éviter tout repas pendant la période de remplissage de l'auge, l'auge était donc aussi fermée de 16h30 à 17h00. En dehors de ces deux périodes, l'animal a eu un accès libre à l'auge. Durant toute la durée des expérimentations (adaptation et mesures), les animaux avaient accès à l'eau en continu sur toute la journée.

III. Mesures

1. Performances zootechniques et comportement de l'animal

a. Performances zootechniques

Les porcs ont été pesés cinq fois lors de l'essai : à leur arrivée en cage d'adaptation, en fin de première semaine d'adaptation, à leur entrée et sortie de la chambre respiratoire et enfin le jour

Tableau 9 Plan d'alimentation au cours de la période d'adaptation des essais 1 et 2 avant le début des mesures en chambres respiratoire (jour J).

	<i>Essai 1</i>		<i>Essai 2</i>	
	Aliment 2^{ème} âge (g /jour)	Aliment Expérimental (g /jour)	Aliment Finition (g /jour)	Aliment Expérimental (g /jour)
J-14	500	0	1000	0
J-13	800	200	1200	300
J-12	600	400	1200	800
J-11	400	600	1000	1500
J-10	200	800	0	3000
J-9	0	1000	0	3000
J-8	0	<i>Ad libitum</i>	0	<i>Ad libitum</i>

d'abattage (figure 36). La quantité d'aliment offerte a été pesée quotidiennement et un échantillon a été cumulé chaque jour afin de mesurer la teneur en MS de l'aliment offert sur la semaine de mesures. Les refus et gaspillages alimentaires ont été collectés et pesés à la sortie des chambres respiratoires afin de déterminer la quantité de MS non ingérée.

La consommation totale sur la période de mesures a été calculée comme étant la différence entre la quantité sèche allouée sur les sept jours de mesures et la quantité d'aliment sec refusé. La quantité d'aliment sec allouée sur la semaine a été calculée comme étant la quantité d'aliment frais distribuée multipliée par la teneur en MS de ce même aliment sur la semaine de mesures.

b. Comportement alimentaire

L'auge et le réservoir d'eau étaient fixés sur un capteur de poids qui mesure en continu leurs poids. Les données étaient moyennées par période de 10 secondes. Une prise alimentaire a été définie comme une variation négative du poids de l'auge. La taille de la prise alimentaire a été calculée comme la différence entre le poids stabilisé de l'auge avant et après cette variation. La durée de la prise alimentaire a été définie comme la durée entre le début et la fin de la variation de poids. Afin de comparer nos résultats avec d'autres études, des prises alimentaires successives ont été regroupées au sein d'un même repas en utilisant un critère de repas défini comme la durée maximale entre deux prises alimentaires considérées comme constituant un même repas (cf Etude bibliographique – B. I. 2). La taille d'un repas a été définie comme la somme des prises alimentaires et la durée du repas a été définie comme la durée entre le début de la première prise alimentaire et la fin de la dernière prise alimentaire du repas. Dans notre étude, le critère de repas a été estimé grâce au graphique du nombre de repas cumulé (figure 21). Le critère repas a été choisi comme la durée de l'intervalle entre repas pour laquelle le nombre de repas devient stable (< 2 % de variation). Il a été établi à 4 minutes pour l'essai 1 et 5 minutes pour l'essai 2. A partir de la base de données générée, le nombre quotidien de repas, la consommation moyenne par repas, la durée moyenne par repas, la consommation quotidienne et la durée totale d'ingestion par jour ont été calculés pour

Tableau 10 Composition et valeurs nutritives des aliments expérimentaux

	Essai 1		Essai 2
	Bas fibre	Haut Fibre	
Ingrédients (g/kg)			
Blé	339,6	219,7	233,0
Maïs	219,7	219,7	233,0
Orge	219,7	219,7	233,0
Tourteaux de soja	185,9	157,5	117,4
Huile de colza	5,0	5,0	5,0
Son de blé	-	75,0	75,0
Coques de soja	-	50,0	50,0
Pulpes de betteraves	-	25,0	25,0
L-Lysine HCL	3,0	2,8	2,8
L-Threonine	1,0	0,9	0,9
L-Tryptophane	0,1	0,1	0,1
DL-Methionine	0,4	0,4	0,2
Chlorure de sodium	4,5	4,5	4,5
Carbonate de calcium	5,9	4,7	4,8
Phosphate bicalcique	10,1	9,9	10,2
Complément oligo-vitaminique ¹	5,1	5,1	5,0
Composition chimique (% MS or précisé)			
Mesurés			
MM	5,1	5,3	4,7
MAT	18,1	16,8	17,1
MG	3,6	3,5	3,5
CB	2,6	4,8	4,7
NDF	10,1	14,5	16,2
ADF	3,3	5,8	6,0
ADL	0,5	0,9	0,9
Amidon	56,7	49,9	49,0
EB (MJ/kg MS)	18,38	18,12	18,1
Calculés			
ED (MJ/kg MS)	16,21	15,06	15,10
EM (MJ/kg MS)	15,87	14,78	14,66
EN (MJ/kg MS) ²	11,32	10,53	10,65

¹ Apport du premix (par kg d'aliment): vitamine A, 5000 UI; vitamine D3, 1000 UI; vitamine E, 20 mg; vitamine B1, 2 mg; vitamine B2, 4 mg; acide pantothénique, 2000 mg; vitamine B6, 1 mg; vitamine B12, 0,022 mg; niacinamide, 15 mg; vitamine K3, 2 mg; acide folique, 1 mg; biotine, 0,2 mg; chlorure de choline, 50 mg; Mg, 0,1 g; Ca, 1,33 g; Fe, 80 g; Cu, 10 mg; Zn, 100 mg; Mn, 40 mg; I, 0,2 mg; Se, 0,15 mg.

² La valeur de EN est calculée par l'équation suivante : $EN=0.703 \times ED + 1.58 \times MG + 0.47 \times \text{Amidon} - 0.97 \times \text{MAT} - 0.98 \times \text{CB}$

chaque porc. La même démarche a été effectuée pour le comportement de buvée avec un critère repas de 4 minutes pour l'essai 1 et de 5 minutes pour l'essai 2. Les comportements alimentaires et de buvée ont été analysés sur six jours de mesures, ne prenant pas en compte la journée d'adaptation.

c. Activité physique de l'animal

La force mécanique exercée par le porc dans la cage a été enregistrée par des capteurs de force (9104A, Kistler, Suisse) situés sous chaque pied de la cage. Ces capteurs ont traduit cette force en signal électrique (figure 40). Afin de calculer le temps passé couché ou debout, un seuil « couché/debout » a été défini pour chaque animal. L'intégration des données de comportement alimentaire et de buvée avec ces données d'activité physique a permis de répartir le temps en trois catégories : l'animal est debout et s'alimente, l'animal est debout sans s'alimenter ou l'animal est couché.

2. Digestibilité, bilans énergétique et azoté

Afin de calculer les bilans azoté et énergétique ainsi que la digestibilité des nutriments, il est nécessaire de quantifier les nutriments et l'énergie ingérés ainsi que ceux excrétés dans les fèces, les urines, et sous forme de méthane et de production de chaleur. Les fèces et urines des porcs sont collectées en totalité durant la semaine de mesures en chambre respiratoire. L'utilisation d'un tamis ou d'un filtre permet de séparer les fèces des urines. Les fèces sont collectées à la fin de la semaine de mesures à la sortie de l'animal de la chambre respiratoire dans l'essai 1. Dans l'essai 2, la taille de la chambre permet d'y entrer quotidiennement afin de collecter les fèces non tombées sous le caillebotis pour les stocker à + 4°C. Les fèces passées à travers le caillebotis sont collectées et cumulées aux fèces collectées au cours de la semaine. Une fois collectées et pesées, les fèces sont homogénéisées, échantillonnées en trois fractions et stockées à - 20°C. Un échantillon de fèces est lyophilisé pour les analyses de laboratoire. Les deux autres échantillons permettront de mesurer la teneur en MS. Les urines sont collectées quotidiennement à l'extérieur de la chambre respiratoire

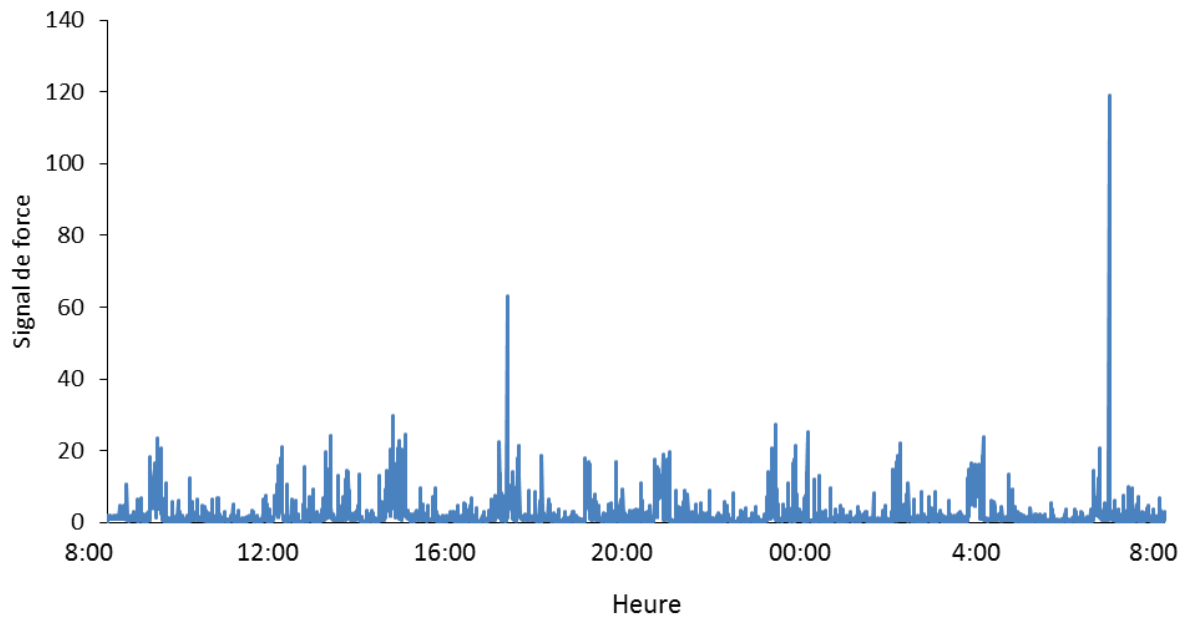


Figure 40 Signal de force au cours d'une journée de mesures en chambre respiratoire chez un porc en croissance (essai 2, porc n°663970, 4/02/2017)

dans un seau contenant 120 à 250 mL d'acide sulfurique à la concentration de 10 % selon la quantité d'urines produite. Cette quantité d'acide permettait de maintenir le pH inférieur à 2 et ainsi de limiter l'activité microbienne et la volatilisation de l'ammoniaque. L'urine collectée est pesée chaque matin et 5 % du poids quotidien est échantillonné et cumulé durant les 7 jours de mesures en chambre respiratoire. Lors de la période de collecte, l'échantillon est conservé à - 20°C, puis une fois la collecte terminée, l'échantillon est conservé à + 4°C jusqu'aux analyses de laboratoire. Dans la chambre respiratoire, une partie de l'azote urinaire déposé sur les parois de la cage, le caillebotis peut être volatilisé. Cette partie de l'azote ammoniacal est alors récupérée dans les condensats issus du système de régulation de la température et de l'hygrométrie, et dans l'air extrait de la chambre respiratoire. Les condensats résultant de la condensation d'une partie de la vapeur d'eau et de l'ammoniac gazeux grâce au système de climatisation de la chambre respiratoire sont récupérés dans 120 mL d'acide sulfurique à 10 %. L'ammoniac gazeux présent dans l'air extrait de la chambre respiratoire est piégé dans une solution (appelée solution « azote air ») contenant 30 mL d'acide sulfurique 1N et 350 mL d'eau, dans laquelle une fraction d'air extrait de 2 % pour l'essai 1 et 0,5 % pour l'essai 2 a barboté. Les condensats et la solution « azote air » sont pesés et échantillonnés en fin de période de mesures et stockés à + 4 °C jusqu'aux dosages de laboratoire.

L'utilisation des chambres respiratoires permet de calculer la production de chaleur de l'animal à partir des volumes d'O₂ consommés et de CO₂ et CH₄ produits (van Milgen *et al.*, 1997). Pour cela, un échantillon de l'air extrait de la chambre est séché sur condenseur puis filtré avant d'être envoyé vers les analyseurs de gaz : un analyseur O₂ (Oxymat 6, Siemens AG, Munich, Allemagne), un analyseur CO₂ (Ultramat 6, Siemens AG, Munich, Allemagne) par chambre respiratoire et un analyseur CH₄ (Unor 6N, Maihak AG, Hamburg, Allemagne) pour chaque chambre respiratoire utilisée dans l'essai 2. Chaque matin, une calibration des analyseurs de gaz est faite en deux étapes. D'abord, le zéro de l'analyseur est ajusté par analyse de l'air entrant dans la chambre respiratoire. Ensuite, les analyseurs sont étalonnés grâce à un mélange de gaz dont la composition est connue. Une dérive linéaire est appliquée au cours d'une journée de mesures, à partir des calibrations réalisant en début

et en fin de journée. Une fois l'étalonnage effectué, l'enregistrement des échanges gazeux est lancé, avec une valeur enregistrée toutes les 10 secondes. Cette valeur représente la moyenne des mesures effectuées 50 fois par seconde. Le débit d'air extrait des chambres respiratoires est mesuré grâce à un débitmètre massique (Teledyne Brown Engineering, Hampton, Virginia, Etats-Unis). Grâce à ces différentes données, les volumes d'O₂ consommé et de CO₂ et CH₄ (pour l'essai 2) produits sont calculés d'après les équations suivantes :

$$V_{O_2} = Ds \times (1.2651 \times \Delta O_2 - 0.2651 \Delta CO_2 - 0.2651 \Delta CH_4) + \frac{V \times (Pa - F \times HR)}{760} \times \frac{273}{273 + T} \times \frac{\Delta O_{2t+1} - \Delta O_{2t}}{\delta t}$$

$$V_{CO_2} = Ds \times \Delta CO_2 + \frac{V \times (Pa - F \times HR)}{760} \times \frac{273}{273 + T} \times \frac{\Delta CO_{2t+1} - \Delta CO_{2t}}{\delta t}$$

$$V_{CH_4} = Ds \times \Delta CH_4 + \frac{V \times (Pa - F \times HR)}{760} \times \frac{273}{273 + T} \times \frac{\Delta CH_{4t+1} - \Delta CH_{4t}}{\delta t}$$

Avec :

$$\Delta O_2 = [O_2]_s - [O_2]_e$$

$$\Delta CO_2 = [CO_2]_s - [CO_2]_e$$

$$\Delta CH_4 = [CH_4]_s - [CH_4]_e$$

Avec V_{O₂}, V_{CO₂} et V_{CH₄} les volumes de O₂ consommé et les volumes de CO₂ et CH₄ produits, D_e et D_s les débits de l'air entrant et sortant de la chambre respiratoire, V le volume physique de la chambre respiratoire, [O₂]_e, [CO₂]_e, [CH₄]_e et [O₂]_s, [CO₂]_s, [CH₄]_s les concentrations de O₂, CO₂ et CH₄ de l'air entrant et sortant de la chambre respiratoire, P_a la pression atmosphérique.

La production de chaleur est alors calculée grâce à l'équation de Brouwer (1965):

$$PC = 16,175 \times V_{O_2} + 5,021 \times V_{CO_2} - 2,167 \times V_{CH_4} - 5,987 \times \text{Nurine}$$

Avec PC la production de chaleur, V_{O_2} le volume d' O_2 consommé (L), V_{CO_2} le volume de CO_2 produit par l'animal (L), V_{CH_4} la production de méthane (L) et N_{urine} la quantité d'azote excrétée dans les urines.

3. Mesures postprandiales des métabolites et hormones

Pour l'étude des régulations métaboliques et hormonales, des prélèvements sanguins et des injections ont été nécessaires. Les mesures en chambres respiratoires ne sont possibles que si celle-ci est hermétiquement fermée. Pour combiner les deux approches simultanément, le cathéter veineux a donc été externalisé de la chambre grâce à des prolongateurs (2,00 m pour l'essai 1 et 2,50 m pour l'essai 2). Ces prolongateurs (société Vygon, Ecouen, France) représentent un volume mort (2,2 mL pour l'essai 1 et 3,5 mL pour l'essai 2) qu'il est nécessaire de remplir de chlorure de sodium (0,9 %) entre les prélèvements pour le bon fonctionnement du cathéter.

a. Métabolisme glucidique

Sur une journée consacrée à la mesure du métabolisme glucidique, une solution de glucose est injectée au porc afin de mesurer la vitesse d'oxydation glucidique au cours du premier repas de la journée. Le $[U-^{13}C]$ -glucose (Cambridge Isotope Laboratories; 99% $U-^{13}C_6$) est dissout dans du sérum physiologique, pour obtenir une concentration allant de 16 à 30 g/ml. Afin d'obtenir une concentration en $^{13}CO_2$ compatible avec les capacités analytiques de l'analyseur de gaz, la quantité de glucose à injecter est calculée en fonction du $PV^{0,60}$ de l'animal d'après la formule suivante :

$$glucose\ injecté\ (g) = (PV^{0,60} \times \frac{180}{6} \times 0.075)$$

Comme l'animal produit naturellement du $^{13}CO_2$, la journée de la veille de l'injection est utilisée comme référence afin de soustraire la partie naturellement produite par l'animal à la quantité de ^{13}C expiré sous la forme de $^{13}CO_2$ et de quantifier seulement le $^{13}CO_2$ supplémentaire provenant de l'oxydation de la molécule injectée. Le jour de l'injection (j), pour chaque point de mesure, le calcul suivant est effectué :

Tableau 11 Dosages des métabolites et d'hormones aux différents temps de prélèvements sanguins.

Molécules dosées	Glucose, lactate, triglycérides, acide gras libres, N α-aminé, urée, insuline, ghréline	Leptine	GLP1	PYY
Support	EDTA	Li Héparine	EDTA-DPPIV	Aprotinine
Volume prélevé	5 mL	5 mL	1 mL	3 mL
Temps de prélèvement (min après le repas)	-30, -15, 0,15, 30, 45, 60, 80, 100, 120, 150, 180, 210, 240, 300	-30, -15, 0,15, 30, 45, 60, 80, 100, 120, 150, 180, 210, 240, 300	-30, -15, 0,15, 30, 45, 60, 100, 150, 210	-30, -15, 0,15, 30, 45, 60, 100, 150, 210

$$^{13}\text{CO}_{2\text{injection}} = ^{13}\text{CO}_{2j} - \frac{^{13}\text{CO}_{2\text{ref}}}{^{12}\text{CO}_{2\text{ref}}} \times ^{12}\text{CO}_{2j}$$

A l'échelle de la journée, $^{13}\text{CO}_{2\text{injection}}$ obtenu par pas de temps de 10 secondes est cumulé afin d'obtenir la quantité totale de ^{13}C oxydé. Le temps de récupération de 50 % de cette quantité est calculé comme le temps pour lequel la moitié de ^{13}C récupéré sur 24 heures a été produit par l'animal.

b. Cinétiques de métabolites et d'hormones

Sur une journée consacrée à l'étude du métabolisme postprandial, une cinétique de prélèvements sanguins est effectuée afin de suivre l'évolution de métabolites et d'hormones après un repas (tableau 11). Le cathéter est externalisé à l'extérieur de la chambre respiratoire et permet de prélever des échantillons de sang sans déranger l'animal. Le premier repas de la journée réalisé spontanément par l'animal est considéré comme un repas test. Deux prélèvements sont effectués à 8h30 et à 8h45 avant l'ouverture de l'auge afin de déterminer les concentrations préprandiales des métabolites puis les prélèvements sont effectués au début du repas volontaire et à 15, 30, 45, 60, 80, 100, 120, 150, 180, 210, 240 minutes après le début du repas test. L'animal ayant libre accès à l'auge, un deuxième repas peut avoir lieu à n'importe quel moment de la cinétique. Une prise alimentaire au cours de la cinétique n'est définie comme deuxième repas que si elle est supérieure à 20% de la taille du premier repas. Dans ce cas, une cinétique rapprochée à 0, 15, 30, 45 et 60 minutes après le début de ce deuxième repas est rajoutée. Avant chaque prélèvement de sang, le contenu du cathéter est prélevé et jeté avant de prélever la quantité de sang souhaitée. Après chaque prélèvement sanguin, le cathéter est rincé avec 5 à 10 mL de solution de chlorure de sodium (0,9 %, Virbac, Carros, France). Les tubes de sang sont stockés dans la glace avant centrifugation pendant 10 min à 3000 g (+ 4 °C). Le plasma est aliquoté et stocké à - 20°C (métabolites, insuline, leptine, ghréline) ou - 80°C (PYY, GLP-1) jusqu'aux dosages. Pour chaque prélèvement sanguin, l'hématocrite est mesuré afin d'ajuster les concentrations plasmatiques des métabolites et des hormones. Pour chaque porc, un

hématocrite basal est calculé comme la moyenne des hématocrites préprandiaux de ce porc. Les concentrations plasmatiques de métabolites et d'hormones sont ensuite corrigées comme suit :

$$[X]_c = [X]_{réelle} \times \frac{(100 - BH)}{(100 - H)}$$

Avec pour un temps donné, $[X]_c$ la concentration corrigée, $[X]_{réelle}$ la concentration dosée, BH l'hématocrite préprandiale ou basal et H l'hématocrite au point de prélèvement.

4. Mesure du transit digestif

A leur sortie de la chambre respiratoire, les animaux sont placés en cage individuelle et alimentés avec le même aliment expérimental. Deux repas test leur sont distribués afin de mesurer la vitesse de la vidange gastrique et le temps de transit total (Wilfart, 2007). Le premier repas-test est distribué 20 heures avant abattage et est marqué par du dioxyde de titane. Le second repas test est distribué 1 heure avant abattage et est marqué avec du Cobalt-EDTA et de l'oxyde de chrome (Cr_2O_3). Ces trois marqueurs indigestibles sont incorporés à 0,5 % dans l'aliment expérimental et utilisés à des fins différentes en fonction de leurs propriétés physiques. Le Cobalt-EDTA, soluble, permet de calculer un temps de transit de la phase liquide alors que le dioxyde de titane et l'oxyde de chrome, insolubles, permettent de calculer un temps de transit de la phase solide (Uden *et al.*, 1980, Solà-Oriol *et al.*, 2010). Pour l'essai 1, 200 g d'aliment marqué sont proposés en repas test. Pour l'essai 2, 400 g d'aliment marqué sont proposés comme repas test. Une fois ce premier repas test ingéré, les porcs sont réalimentés avec l'aliment expérimental non marqué. L'aliment non marqué est enlevé 3 heures avant la distribution de ces repas marqués, afin de s'assurer que les porcs consomment rapidement le maximum des repas-tests.

Les porcs sont abattus à l'abattoir expérimental de l'UEPR à Saint-Gilles. Le tractus digestif plein est prélevé et pesé. Les différents compartiments digestifs (estomac, intestin grêle, caecum, gros intestin, rectum) sont séparés, pesés et vidés afin d'obtenir d'une part les poids de contenus digestifs et d'autres part le poids des compartiments digestifs vides. Les contenus digestifs sont ensuite

Tableau 12 Récapitulatif des dosages effectués sur l'aliment, les fèces et les urines.

	Aliment	Fèces	Urine
Matière sèche	X	X	
Matière minérale	X	X	
Matière azotée totale	X	X	X
Energie brute	X	X	X
Matières grasses	X	X	
Cellulose brute	X	X	
Neutral Detergent Fiber	X	X	
Acid Detergent Fiber	X	X	
Acid Detergent Lignin	X	X	
Fibres totales	X		
Fibres solubles	X		
Fibres insolubles	X		
Water Insoluble Cell Walls	X		
Amidon	X		

homogénéisés et échantillonnés pour analyser leur teneur en MS et pour lyophilisation en vue des dosages des marqueurs indigestibles.

5. Prélèvements de microbiote

Afin d'analyser le microbiote des porcs des deux essais, des fèces sont prélevées à J7 au moment de leur sortie de chambre respiratoire. De plus, lors de l'abattage, des échantillons des contenus digestifs du caecum, colon et rectum sont prélevés et stockés dans des cupules. Les cupules ont été immédiatement plongées dans de l'azote liquide puis stockés à - 80°C jusqu'à analyse des échantillons.

IV. Analyses de laboratoires

1. Dosages biochimiques

Les refus et gaspillages alimentaires sont pesés, mis à l'étuve à 103°C pendant 24 heures et pesés en sortie d'étuve afin de déterminer la quantité de MS non consommée. L'analyse de la composition biochimique des fèces, les aliments et les urines ont été réalisés (tableau 12). Les échantillons des régimes expérimentaux sont broyés à 0,5 mm et 1 mm pour les différentes analyses de laboratoire à l'aide d'un broyeur à rotor avec une vitesse de rotation de 14000 tour/min (ZM 1000, Retsch®, Eragny sur Oise, France). Les échantillons de fèces sont lyophilisés puis broyés à 1 mm avec un broyeur à marteau Gondard. La teneur en MS est mesurée par passage de 24 heures à l'étuve à 103°C et la teneur en MM est mesurée par combustion de l'échantillon pendant 8 heures à 550°C (AOAC, 1990). La teneur en énergie brute est déterminée selon la méthode ISO 9831 :1998 à l'aide d'une bombe calorimétrique (IKA, Staufen, Allemagne). Le principe consiste en la combustion d'une quantité connue d'échantillon, amorcée grâce à un fil de coton attaché à un fil d'allumage. L'énergie brute de l'échantillon est calculée à partir de l'élévation de la température de l'eau présente dans le calorimètre, corrigée de la capacité calorifique du calorimètre et de la chaleur de combustion du fil de coton et du fil d'allumage. La mesure de la teneur en énergie brute (EB) de l'urine est mesurée sur échantillon liquide contenu dans un sachet après lyophilisation sur le même principe, avec une

correction supplémentaire pour la combustion du sachet contenant l'urine. La teneur en azote est déterminée par la méthode Dumas à l'aide d'un analyseur Rapid N (Elementar, Langensfeld, Allemagne). La teneur en protéines est obtenue en multipliant la teneur en azote par 6,25. La concentration en N de l'urine est mesurée sur échantillon liquide pesé dans une capsule avec une adaptation de la méthode Dumas (AOAC, 1990). La teneur en CB est déterminée par une adaptation de la méthode de Weende (AOAC, 1990) sur appareil Fibersac (Ankom Technology, Etats-Unis). Une quantité connue d'échantillon est placée dans un sachet (porosité, marque, référence) et subit une première hydrolyse dans de l'acide sulfurique (0,26 N) pendant 30 minutes à 100°C. Une seconde hydrolyse est effectuée dans de l'hydroxyde de potassium (0,23 N) pendant 30 minutes à 100°C. Après rinçage à l'acétone puis séchage, les sachets sont pesés. Le résidu est ensuite minéralisé au four à 525°C pendant 4 heures et pesé. Les teneurs en NDF, ADF et ADL sont déterminées par la méthode de Van Soest (Van Soest and Wine, 1967) adaptée sur appareil Fibersac (Ankom Technology, Etats-Unis). Une première digestion d'une quantité connue d'échantillon a lieu pendant une heure à 100°C avec un détergent neutre et de l' α -amylase avant d'obtenir le composé de NDF. Puis le résidu NDF subit une seconde digestion avec un détergent acide pour obtenir le composé d'ADF. Enfin, le résidu ADF est plongé dans une solution d'acide sulfurique à 72% afin d'obtenir le composé ADL. La teneur en TDF est déterminée par la méthode de Prosky (Prosky *et al.*, 1985). Le principe consiste à éliminer l'amidon et les protéines sous l'action de différentes enzymes (Thermamyl, amyloglucosidase, protéase) puis à précipiter la fraction fibreuse dans de l'éthanol (95 %) à 60°C. Pour déterminer la part de fibres insolubles dans l'échantillon, le protocole est similaire sans la précipitation. La part de fibres solubles est alors obtenue par différence entre la teneur en TDF et la teneur en fibres insolubles. La teneur en amidon est dosée à l'aide d'un polarimètre (ADP 220, Bellingham & Stanley Inc., Lawrenceville, USA) par différence de deux pouvoirs rotatoires. Une première étape consiste à mettre une quantité connue d'échantillon en contact d'acide chlorhydrique pendant 15 minutes à 100°C. Puis, 5mL de solutions de Carrez 1 et 2 sont ajoutés avant filtrage en présence d'eau osmosée. Le pouvoir rotatoire de la solution obtenue

Tableau 13 Récapitulatif des différents dosages effectués sur le spectrophotomètre Konelab 20i.

Molécules d'intérêt	Matrice	Réactions du dosage	Enzyme	Longueur d'onde	Molécule dosée	Kit de laboratoire
Glucose	Plasma	$Glucose + ATP \rightarrow G - 6 - P + ADP$ $G - 6 - P + NAD^+ \rightarrow 6 - PG + NADH + H^+$	Hexokinase G-6-P dehydrogenase	340 nm	NADH	Glucose RTU; bioMérieux, Craponne, France
Lactate	Plasma	$Lactate + O_2 \rightarrow pyruvate + H_2O_2$ $2H_2O_2 + 4AAP + ESPAS \rightarrow Quinonéimine + 4H_2O$	Lactate oxydase Peroxydase		Quinonéimine	Lactate PAP; bioMérieux, Craponne, France
Triglycérides	Plasma	$Triglycérides \rightarrow Glycérol + Acides gras$ $Glycérol + ATP \rightarrow Glycérol3phosphate + ADP$ $Glycérol3phosphate + O_2 \rightarrow Phosphate de dihydroxyacétone + H_2O_2$ $2H_2O_2 + aminoantipyrine + 4chlorophénol \rightarrow Quinonéimine + HCl + 4H_2O$	Lipoprotéine lipase Glycérokinase Glycérol-3-phosphate-oxydase Peroxydase	510 nm	Quinonéimine	Triglycérides Enzymatique PAP 150; bioMérieux, Craponne, France
Acides gras libres	Plasma	$RCOOH + ATP + CoA \rightarrow AcylCoA + AMP + PPI$ $AcylCoA + O_2 \rightarrow 2,3transEnoylCoA + H_2O_2$ $2H_2O_2 + 4aminoantipyrine + MEHA \rightarrow Pigment bleu violet + 3H_2O$	Acyl-CoA synthétase Acyl-CoA oxydase Peroxydase	546 et 660 nm	Pigment vert violet	NEFA-HR(2); Wako Chemicals GmbH, Neuss, Allemagne
Azote α -aminé	Plasma	$Déprotéinisation \text{ à l'acide trichloracétique}$ $Azote \alpha aminé + TNBS \rightarrow complexe de Meisenheimer$	Uréase	340 nm	Complexe de Meisenheimer	Protéines-kit; bioMérieux, Craponne, France
Urée	Plasma	$Urée + H_2O \rightarrow 2NH_3 + CO_2$ $NH_3 + \alpha KG + NADH \rightarrow LGlutamate + NAD$	Glutamate déshydrogénase	340 nm	NAD	Urea UV 250; bioMérieux, Craponne, France
Ammoniaque	Azote air Condensats	$2oxo glutarate + NH_4^+ + NADH \rightarrow L glutamate + NAD^+ + H_2O$	Glutamate déshydrogénase	340 nm	NAD ⁺	Enzytec fluid; Scil Diagnostics GmbH, Viernheim, Allemagne

est mesuré à l'aide d'un polarimètre. La seconde étape consiste à suivre le même protocole mais en remplaçant l'acide chlorhydrique par de l'éthanol. La différence entre les deux mesures et multipliée par le pouvoir rotatoire spécifique permet de calculer la teneur en amidon de l'échantillon. La concentration en ammoniacque des condensats et des solutions azote air est dosée par voie enzymatique (tableau 13).

2. Dosages de métabolites et d'hormones

Les concentrations plasmatiques de métabolites (glucose, lactate, triglycérides, AG libres, urée, azote α -aminé) sont dosées par réactions enzymatiques (tableau 13) à l'aide d'un spectrophotomètre Konelab 20i device (Thermo Fisher Scientific, Courtaboeuf, France). Les concentrations plasmatiques d'insuline (INSULIN-CT; CisBio Bioassays, Codolet, France), de leptine (Leptine MI-XL-85K, IDS, Paris, France) et de ghréline (Ghreline humaine RK-031-30, Phoenix France SAS, Strasbourg, France) sont obtenues par des dosages radio immunologiques.

3. Dosages des marqueurs indigestibles

Après lyophilisation et broyage (Broyeur IKA 11 A basic, Staufen, Allemagne), 1 g d'échantillon de contenu digestif est pesé et hydrolysé pendant 4 heures avec 20 mL d'acide sulfurique à 98 % et une pastille de catalyseur Kjeldahl (SAS Carlo Erba Reagents, Val de Reuil, France). Les échantillons minéralisés sont ensuite dilués dans 200 mL d'eau microfiltrée et stockés à + 4°C jusqu'au dosage. Le chrome et le cobalt sont dosés à l'aide d'un spectromètre d'absorption atomique de flamme (SpectroAA 220FS, Varian, Agilent, Santa Clara, USA) et le titane est dosé par méthode colorimétrique à l'aide d'un spectrophotomètre Konelab 20i device (Thermo Fisher Scientific, Courtaboeuf, France).

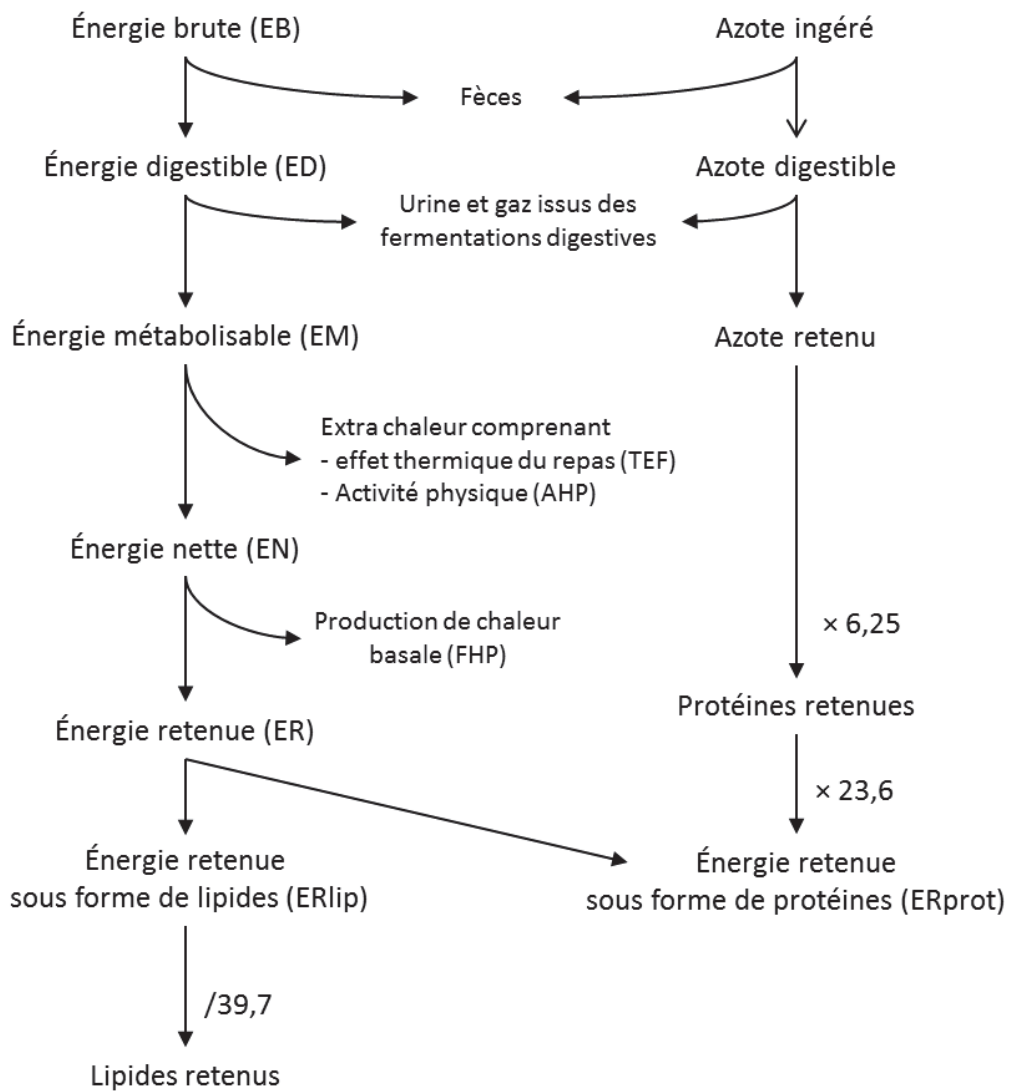


Figure 41 Bilans en énergie et en azote Décomposition de l'énergie et de l'azote ingérés.

V. Calculs

1. Digestibilité

Les coefficients d'utilisation digestive (CUD) de la MS, de la MM, de la MO (différence entre la teneur MS et la teneur MM), de l'N, de l'EB, de la CB et des fractions fibreuses NDF, ADF et ADL ont été obtenus d'après le calcul suivant :

$$CUD_x(\%) = \frac{MS_{aliment} \times [X]_{aliment} - MS_{fèces} \times [X]_{fèces}}{MS_{aliment} \times [X]_{aliment}} \times 100$$

Avec [X]_{aliment} et [X]_{fèces} les concentrations du constituant X dans l'aliment et dans les fèces respectivement, MS_{aliment} la matière sèche de l'aliment expérimentale et MS_{fèces} la matière sèche des fèces.

2. Calcul des bilans en azote et en énergie

L'énergie et l'azote digestibles sont obtenus par différence entre les quantités ingérées et les pertes fécales (figure 41). L'énergie et l'azote retenus sont obtenus en soustrayant les pertes urinaires et gazeuses (méthane, azote ammoniacale) des quantités digestibles ainsi que les pertes liées à la production de chaleur (pour l'énergie). La quantité de protéines retenues permet de calculer la part de l'énergie retenue (ER) liée au dépôt protéique (ER_{prot}) en considérant la concentration énergétique des dépôts protéique de 23,6 kJ/g. Par différence entre ER et ER_{prot}, la part de l'ER dédiée aux dépôts lipidiques (ER_{lip}) est calculée, en considérant que la variation du stock corporel de glucides est négligeable sur les six jours de mesures. Enfin, en considérant une concentration énergétique des dépôts lipidiques de 39,7 kJ/g, la quantité de lipides retenus est calculée. Le premier jour en chambre respiratoire est considéré comme une journée d'adaptation et n'est donc pas pris en compte pour le calcul de la production de méthane et de la production de chaleur.

3. Décomposition de la production de chaleur

La production de chaleur est répartie en trois composantes : la production de chaleur relative à l'activité physique (AHP), la production de chaleur minimale (MHP) et l'effet thermique du repas

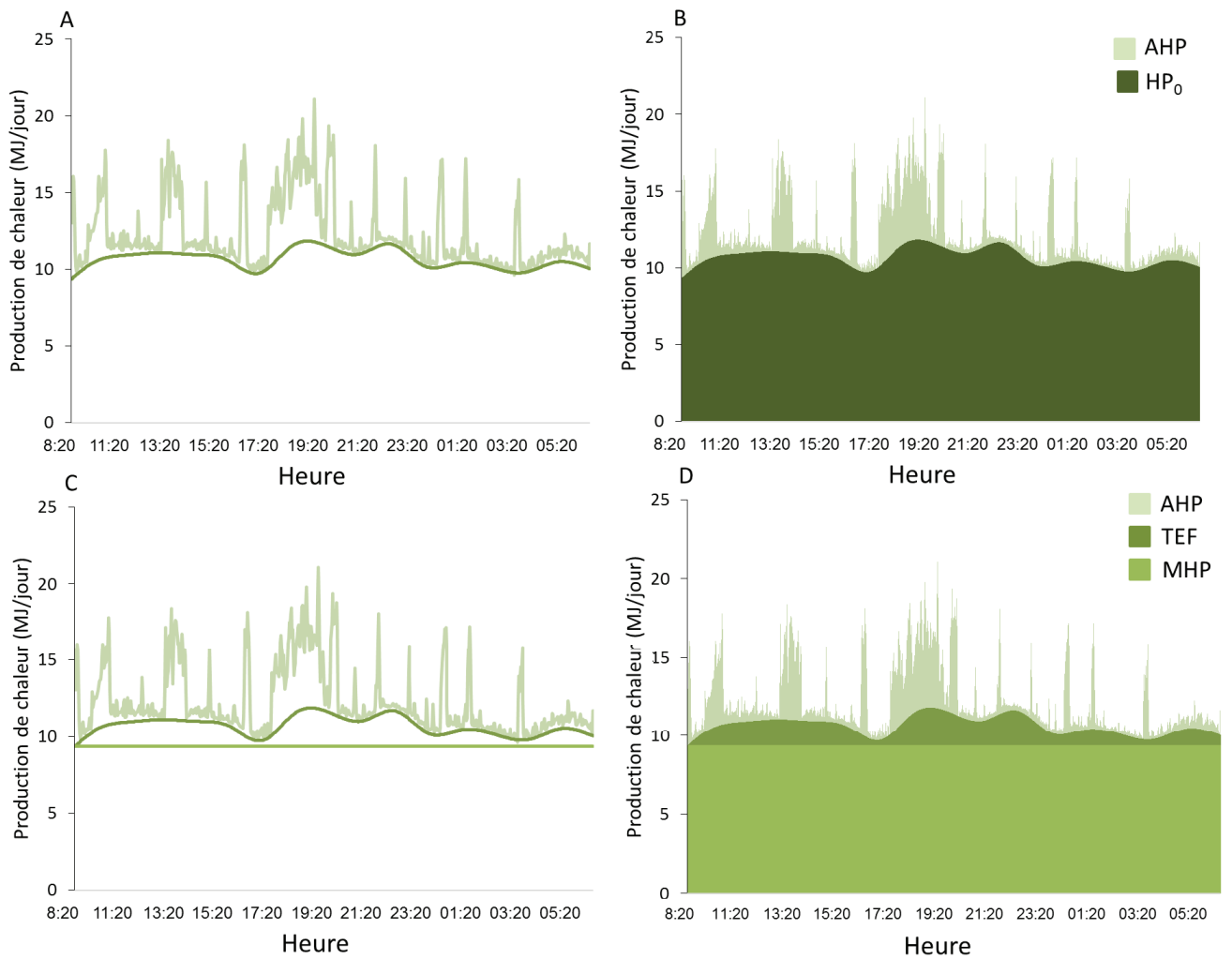


Figure 42 Différentes étapes de la modélisation des composantes de la production de chaleur par la méthode des splines.

Les différentes composantes représentées sont la production de chaleur liée à l'activité physique (AHP), au repas (TEF). La production de chaleur sans activité physique (HP_0) représente la production de chaleur totale sans la composante AHP. La production de chaleur minimale (MHP) représente la HP_0 sans le TEF.

(TEF) d'après la méthode de van Klinken *et al.* (2012). Les volumes instantanés d'O₂ et de CO₂ liés à la somme de MHP et de TEF peuvent être prédits à partir de splines naturelles, en considérant un nombre quotidien de nœuds égal à 17 (figure 42 A). Cette première étape permet d'isoler la HP à activité physique nulle (HP₀, figure 42 B). Pour éviter la déconvolution des données de la chambre respiratoire et les erreurs de prédiction associées, ces calculs ont été faits avec le volume d'O₂ inspiré et le CO₂ expiré par le porc. Ces volumes, ainsi que ceux associés à l'activité physique prédits par les capteurs de force, sont utilisés pour prédire les variations des concentrations de gaz dans l'air sortant de la chambre, selon van Milgen (1997). La MHP est déterminée à partir de la valeur minimale de la consommation d'O₂ et de la production de CO₂ au cours des six jours de mesures (figure 42 C et D). Le TEF est alors obtenu par différence entre la HP₀ et la MHP.

Les données sont ensuite corrigées de la variation d'AHP entre les animaux d'un même essai. La part de EM ingérée utilisée sous forme d'AHP est considérée constante entre individus d'un même essai (6 % pour l'essai 1 et de 8,5 % pour l'essai 2). Pour chaque porc, un AHP corrigé (AHP_C) est défini et TEF, HP₀, ER et ERLip sont corrigés pour obtenir TEF_C, HP_{0C}, ER_C et ERLip_C selon les calculs suivants :

$$HP_{0C} = HP_0 + \frac{HP_0}{EM - AHP} \times AHP_{res}$$

$$TEF_C = TEF + \frac{HP_0}{EM - AHP} \times AHP_{res}$$

$$ER_C = ER + \frac{ER}{EM - AHP} \times AHP_{res}$$

$$ER_{lipC} = ER_{lip} + \frac{ER}{EM - AHP} \times AHP_{res}$$

Avec

$$AHP_{res} = AHP - AHP_C$$

Avec AHP: production de chaleur liée à l'activité physique ; AHP_C: production de chaleur liée à l'activité physique corrigée (constante); AHP_{res}: différence de production de chaleur liée à l'activité; EM: énergie métabolisable; ER : énergie retenue ; ER_C : énergie retenue corrigée; ERLip : énergie retenue sous forme de lipides; ERLip_C: énergie retenue sous forme de lipides corrigée; HP₀: production de chaleur à activité physique nulle; HP_{0C}: production de chaleur à activité physique nulle corrigée; TEF : effet thermique du repas; TEF_C : effet thermique du repas corrigé.

Lors de ces corrections, MHP et ER_{prot} sont considérés comme constants.

VI. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées afin de tester l'effet du régime expérimental mais aussi d'étudier la variabilité individuelle. Pour toutes les analyses statistiques, le porc est considéré comme l'unité expérimentale. Les expérimentations ont été réalisées au cours de 13 répétitions pour l'essai 1 et 4 répétitions pour l'essai 2. Un effet répétition déclaré en variable aléatoire a toujours été pris en compte dans les modèles statistiques. La variabilité du poids vif des animaux due à notre schéma expérimental a été prise en compte dans les deux essais en ajoutant le poids vif en covariable ou la période en cofacteur du modèle, ou en exprimant la variable d'intérêt par kg de PV^{0.60}.

Dans l'essai 1, une première analyse statistique a été faite en testant l'effet de l'introduction de fibres alimentaires et de la supplémentation en aleurone de blé sur les variables étudiées (comportement alimentaire et de buvée, bilans énergétique et azoté, anatomie du tractus digestif, temps de transit et concentrations de métabolites et d'hormones) avec des analyses de variance. Puis, la variabilité individuelle a été étudiée grâce à une classification faite après une analyse multiple factorielle (Lê *et al.*, 2008), qui a permis de discriminer quatre profils de porcs sur leur comportement alimentaire et leurs concentrations préprandiales de métabolites et d'insuline le jour de la cinétique. L'effet du profil de l'animal a été analysé sur les variables d'intérêt.

Dans l'essai 2, une seule analyse statistique a été faite pour tester l'effet de la supplémentation en aleurone, du sexe et du nombre de repas par jour en intégrant le nombre de repas moyen en covariable dans le modèle statistique.

RESULTATS

Chapitre 1 : Effet de la supplémentation en aleurone et de l'introduction de fibres alimentaires sur les différentes voies de régulation chez le porc en croissance

Résumé du chapitre 1

La variabilité individuelle du comportement alimentaire s'explique par des différences de métabolisme mais aussi par les caractéristiques de l'aliment. La consommation journalière et le comportement alimentaire sont régulés à court et moyen termes par différentes voies de régulations, dont la balance énergétique.

Le premier essai présenté dans cette partie avait pour objectif d'étudier la dynamique de l'ingestion volontaire chez des porcs en croissance et de la mettre en relation avec les différentes voies de régulation dont le métabolisme glucidique et énergétique. Pour ce faire, 40 porcs de 35 kg ont reçu 6 régimes expérimentaux différents par la concentration de fibres alimentaires (13 ou 18 % de NDF) et le taux de supplémentation en aleurone de blé (0, 2 ou 4 g/kg). Après deux semaines d'adaptation au logement et au régime expérimental, le comportement alimentaire des porcs est mesuré pendant six jours en chambre respiratoire et les bilans énergétique et azoté sont calculés. Sur une journée, le métabolisme glucidique est étudié grâce à l'injection de [U-¹³C] glucose pour la mesure de la production de ¹³CO₂. La dynamique postprandiale des métabolites et de l'insuline plasmatiques a été ensuite étudiée en cinétique durant l'heure suivant le premier repas de la journée.

L'introduction de fibres alimentaires n'a pas modifié la consommation moyenne journalière d'aliment par les porcs mais a diminué le nombre de repas par jour (-1,2 repas par jour) et a augmenté leur taille (+28 g MS/repas). La supplémentation à 4 g/kg d'aleurone a diminué la consommation moyenne journalière (-314 g MS/jour) en diminuant le nombre de repas par jour (-1,5 repas par jour). L'introduction de fibres alimentaires n'a pas modifié la glycémie au cours de l'heure suivant le repas mais a diminué l'insulinémie 15 minutes après le repas. La supplémentation en aleurone a diminué la glycémie durant l'heure après le repas et l'insulinémie 15 minutes après le début du repas. Les coefficients de digestibilité de la matière sèche, de la matière organique, de la matière minérale, de l'azote et de l'énergie ont été diminués avec un régime fibreux mais n'ont pas été modifiés par la supplémentation en aleurone. L'introduction de fibres alimentaires a modifié le

bilan azoté en augmentant la quantité d'azote excrété dans les fèces. La supplémentation en aleurone a diminué la rétention d'azote, ce qui a entraîné une diminution de l'énergie retenue sous forme de protéines.

Le libre accès à l'auge induit une variabilité individuelle importante des quantités d'aliment ingéré (de 784 à 2290 g/jour) mais également du comportement alimentaire (de 5,5 repas par jour à 21,5 repas par jour). Cette variabilité peut être associée aux différentes voies de régulation de la consommation alimentaire sous-jacentes et à la différence de bilan énergétique et donc d'efficacité du métabolisme. Elle se retrouve aussi pour les concentrations préprandiales des métabolites et d'insuline, et pour la taille du repas test le matin de la cinétique (de 98 à 710 g MS), indépendamment du régime expérimental reçu. Cette variabilité a été étudiée grâce à une analyse multiple factorielle et à une classification des animaux en quatre groupes. Les animaux ont été classés selon leur comportement alimentaire et leur statut métabolique préprandial. Les concentrations postprandiales des métabolites plasmatiques et de l'insuline sont différentes entre les différents groupes d'animaux et dépendent donc non pas seulement de l'aliment reçu mais aussi des caractéristiques de l'animal. Le bilan énergétique est différent entre les 4 groupes de porcs. Les porcs les plus efficaces, présentant une rétention énergétique élevée, semblent pouvoir adapter leur métabolisme, utilisant plus rapidement le glucose disponible et augmentant leur lipogenèse rapidement après un repas.

Publication 1: Feeding behaviour and pre-prandial status affect post-prandial plasma energy metabolites and insulin kinetics in growing pigs fed diets differing in fibre concentration

Publié dans British Journal of Nutrition

Feeding behaviour and pre-prandial status affect post-prandial plasma energy metabolites and insulin kinetics in growing pigs fed diets differing in fibre concentration

Katia Quemeneur^{1,2}, Etienne Labussiere¹, Maud Le Gall², Yannick Lechevestrier² and Lucile Montagne^{1*}

¹PEGASE, INRA, AGROCAMPUS OUEST, 35590 Saint-Gilles, France

²Provimi France, Cargill, 35320 Crevin, France

(Submitted 12 July 2018 – Final revision received 26 November 2018 – Accepted 6 December 2018)

Abstract

Variations in feeding behaviour between animals result from individual variations in their metabolism as affected by diet composition. The study aimed to link the within-day dynamics of voluntary feed intake and those of blood metabolites and insulin in growing pigs having *ad libitum* access to feed and receiving diets differing in dietary fibre levels and aleurone supplementation. A total of forty pigs (body weight: 35 kg) had access to diets provided *ad libitum*, which differed by fibre content (13 or 18% neutral-detergent fibre) and aleurone supplementation (0, 2 or 4 g/kg). Feeding behaviour was individually recorded for 1 week. The kinetic of plasma metabolites and insulin was followed for 1 h after a voluntary test meal. Dietary fibre level did not affect the daily feed intake but increased meal size and meal duration. Aleurone supplementation (4 g/kg) decreased the daily feed intake and number of meals. Dietary fibre level only decreased insulin concentration measured 15 min after meal beginning. Aleurone supplementation (4 g/kg) decreased glycaemia in the first hour after the meal and insulinaemia 15 min after the meal. Free access to feed led to high variability in pre-prandial metabolites and insulin concentrations, resulting in different test meal size irrespective of diet composition. Animals were then spread over different profiles combining feeding behaviour and fasted status to explain different profiles of regulation of feed intake. Plasma metabolites and insulin kinetics were affected by diet composition but also by animal characteristics. Individual variability should be considered when diet composition is used to modulate feeding behaviour.

Key words: Feeding behaviour: Pigs: Dietary fibre: Wheat aleurone: Metabolism

Dietary fibre (DF) modulates daily voluntary feed intake in association with changes in feeding behaviour: number of meals, meal volume, meal duration and within-day spreading of meals⁽¹⁾. In monogastric animals as pigs and humans, these effects may differ according to the origin and composition of DF and body weight (BW) of the subject. As an example, dietary inclusion of sugar beet pulp (neutral-detergent fibre (NDF) content = 27%) reduced average daily feed intake (ADFI), meal volume and feeding rate, whereas inclusion of wheat bran (NDF = 23%) did not affect ADFI in pigs of 14 kg BW⁽²⁾. The impact of DF on satiety can be explained by (1) dietary energy dilution, (2) a direct effect due to the increase in digestive content volume with activation of mechanoreceptors, (3) an indirect effect via metabolic regulation pathways or (4) fermentations with a production of SCFA, as reviewed by Knudsen⁽³⁾ and Li & Patience⁽⁴⁾. The variety of animal response to the dietary inclusion of DF suggests that various hormonal, metabolic, physical and microbial pathways are involved in the regulation of feed intake. Testing DF fractions is needed to

better distinguish the overall effect of DF on feed intake from the specific and functional properties of some DF fractions⁽³⁾. Wheat aleurone layer, a fraction of wheat bran-containing fibres (arabinoxylans and β -glucans) and phenolic compounds, ferulic acids and lignans⁽⁵⁾, is a suitable candidate as DF source that can affect glucose and insulin post-prandial peaks as demonstrated in horses⁽⁶⁾.

To our knowledge, few studies co-investigated the effect of DF level and the supplementation of a particular fraction of DF on ADFI, feeding behaviour, plasma metabolite and hormone kinetics. Therefore, this current study aimed to link the within-day dynamics of voluntary feed intake, plasma metabolites and insulin in growing pigs that had *ad libitum* access to feed and that received diets differing in DF level and wheat aleurone inclusion. We hypothesised that DF level in the diet and dietary aleurone supplementation modifies feeding behaviour in relation to changes in metabolites and insulin kinetics after a meal, considering that feeding behaviour is closely linked with metabolite and insulin variations⁽⁷⁾.

Abbreviations: ADFI, average daily feed intake; BW, body weight; DF, dietary fibre; HF, high fibre; LF, low fibre; NDF, neutral-detergent fibre; NE, net energy.

* **Corresponding author:** L. Montagne, email lucile.montagne@agrocampus-ouest.fr

The implication of this study is the modulation of feeding behaviour in pigs. Limiting voluntary feed intake by dietary composition rather than quantitative feed restriction may benefit animal welfare and facilitate increased feed efficiency⁽⁸⁾. Due to similarities in digestion and metabolism between pigs and humans, results obtained in this study also furnished hypotheses regarding human food intake regulation.

Methods

The experiment was performed at the INRA experimental facilities in Saint-Gilles (France) (agreement number C35-275-32) in compliance with the French directive on animal experimentation and care (2013-118), after evaluation by a competent ethical committee in animal experimentation under the responsibility of the French ministry of research (authorisation number 2016072907418869).

Animals, housing and experimental design

The experiment was conducted with forty castrated males ((Pietrain × Large White × Landrace)) with an average initial BW of 25.6 (SD 3.0) kg (70 days of age). To avoid pain and perturbations during time-series blood sampling, a catheter was inserted in the external jugular vein through a collateral vein according to a protocol previously described by Melchior *et al.*⁽⁹⁾ under general anaesthesia (ketamine and isoflurane). After the surgery, pigs had 2 weeks of recovery and adaptation to experimental diets and to individual housing. Then pigs were weighed and individually housed in a metabolic cage (60 × 120 cm) with metal floor placed in an enclosure (1.7 m³) and equipped with a weighing scale to continuously record feed consumption for 7 d. The study was conducted for thirteen batches, with each batch consisting of three or four littermates. For each batch, the three or four littermates with a similar BW were selected and successively housed for 1 week in the enclosure as only one was available. The temperature in the enclosure was maintained constant at 24°C and a 12-h lighting time span (07.30–19.30 hours) was used. Each pig had free access to water and one of the six experimental diets. During all the experiments, animals were carefully observed to detect potential injuries of welfare and disease.

Experimental diets

Two concentrations of DF (low fibre: LF (NDF = 10%) and high fibre: HF (NDF = 15%)) and three levels of aleurone supplementation (GrainWise Wheat Aleurone; Horizon Milling; 0 g/kg: A0, 2 g/kg: A2 and 4 g/kg: A4) were tested in six experimental diets (Table 1). The HF diet contained a mixture composed of 50% of wheat bran, 33% of soya hulls and 17% of sugar beet pulp. This mixture of three DF-rich feedstuffs having different physicochemical properties permitted to study an overall effect of DF level rather than the effect of DF from a specific source⁽³⁾. Experimental diets were balanced on the ratio of digestible lysine to net energy (NE). Energy content was lower in the HF

diets due to the introduction of DF (−6% of NE/kg of DM for HF diet⁽¹⁰⁾).

Pigs received 500 g of a commercial growing feed (NDF = 14%) on the 1st day after the surgery and then 1000 g/d for 4 d with a transition from the commercial diet they fed before surgery to one of the six experimental diets (80/20, 60/40 and 40/60, 20/80%). One level of DF with its three levels of aleurone supplementation was tested within each batch. Pigs had free access to experimental diets between 09.00 and 16.30 hours and between 17.00 and 06.00 hours that permitted mimicking an *ad libitum* feed intake at the scale of the day. Each day, feed allowance was determined to be greater than voluntary daily feed intake. To avoid spillage, feed was provided twice a day at 08.45 hours and again at 16.45 hours, before trough emptying. The daily feed allowance was weighed and a sample of offered feed was cumulated each day of measurements for each pig for immediate DM measurement. For each experimental diet, samples were pooled over the whole experiment for chemical analyses. Feed refusals and spillages were collected at the end of each week of measurements and were oven-dried to determine the refused DM.

Feeding behaviour recording

After 1 d of adaptation to the enclosure, feeding and drinking behaviour were analysed for the following 6 d. For feed intake calculations, a day of measurement began at 09.00 hours and finished at 06.00 hours. For water intake calculations, a day of measurement began at 09.00 hours and finished at 08.00 hours to take into account water meals when the feed trough was locked. The feed trough and the water container were on a weighing scale for recording feeding and drinking behaviour. The water container was filled each morning with tap water. The weight of the feed trough and the water pit was recorded every 10 s. A consumption of feed was defined as a negative variation in the weight of the feed trough. The feed intake size was calculated as the difference between the stabilised weight of the trough before and after the variation. The feed intake duration was defined as the duration between the beginning and the end of the weight variation. To compare our results with other studies, successive feed bouts were grouped into the same meal using a meal criterion defined as the maximum length between two feed bouts owing to the same meal⁽¹¹⁾. Feed bouts separated by intervals shorter than the meal criterion were considered to be part of the same meal and were clustered accordingly. A meal size was the sum of the size of the feed bouts and the meal duration was the duration between the beginning of the first feed bout and the end of the last feed bout of the meal. In our study, the meal criterion was estimated using the log curves technique⁽¹²⁾ and was established at 4 min. The DM feed intake per meal was calculated as the feed intake per meal adjusted for the percentage of DM of the feed measured weekly for each pig. Meals with a size below 10 g were not kept for statistical analysis but spread over other meals of the day. The ADFI, expressed in g of DM per d, was calculated for each pig as the average of dried feed intake from the 6 d considered in the analysis. From the generated database, daily number of meals, average feed intake per meal (g of DM), average

Regulation of voluntary feed intake in pigs

Table 1. Ingredients and chemical composition of the experimental diets

	Low fibre			High fibre		
	A0	A2	A4	A0	A2	A4
Ingredients (g/kg of DM)						
Wheat	339.6	339.6	339.6	219.7	219.7	219.7
Maize	219.7	219.7	21.97	219.7	219.7	219.7
Barley	219.7	219.7	21.97	219.7	219.7	219.7
Soyabean meal	185.9	185.9	185.9	157.5	157.5	157.5
Rapeseed oil	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0
Wheat bran	–	–	–	75.0	75.0	75.0
Soya hulls	–	–	–	50.0	50.0	50.0
Sugar beet pulp	–	–	–	25.0	25.0	25.0
Aleurone*	–	2.0	4.0	–	2.0	4.0
Premix†	30.0	29.8	29.6	28.3	28.1	27.9
Chemical composition						
Analysed (% DM or precised)						
Crude protein	18.1	18.3	18.0	16.8	17.7	17.8
Crude fat	3.6	3.3	3.5	3.5	3.5	3.2
Crude fibre	2.6	2.8	2.8	4.8	5.1	5.0
Neutral-detergent fibre	10.1	10.6	10.4	14.5	14.6	14.9
Acid-detergent fibre	3.3	3.5	3.3	5.8	5.8	5.9
Acid-detergent lignin	0.5	0.6	0.6	0.9	0.9	0.7
Starch	56.7	53.7	53.4	49.9	47.5	48.2
Gross energy (MJ/kg DM)	18.38	18.24	18.18	18.12	18.20	18.07
Measured (MJ/kg DM)						
Digestible energy	16.21	15.80	15.80	15.06	15.02	15.73
Metabolisable energy	15.87	15.37	15.43	14.78	14.66	15.33
Calculated (MJ/kg DM)‡						
Net energy	11.32	11.14	11.10	10.53	10.57	10.47

A0, no aleurone; A2, supplementation of 2 g/kg of aleurone; A4, supplementation of 4 g/kg of aleurone; NE, net energy.

* GrainWise Wheat Aleurone, Horizon Mills, Cargill with 19.3 MJ gross energy/kg DM, 18.5% DM of crude protein, 11.1% DM of neutral-detergent fibre.

† The premix supplied (per kg diet) for LF diet: L-lysine HCl, 3 g; L-threonine, 1 g; L-tryptophan, 0.1 g; DL-methionine, 0.4 g; salt, 4.5 g; calcium carbonate, 5.9 g; dicalcium phosphate, 10.1 g; vitamin A, 1.5 mg retinol activity equivalents; vitamin D₃, 25 µg cholecalciferol; vitamin E, 20 mg; vitamin B₁, 2 mg; vitamin B₂, 4 mg; pantothenic acid, 2000 mg; vitamin B₆, 1 mg; vitamin B₁₂, 0.022 mg; niacinamide, 15 mg; vitamin K₃, 2 mg; folic acid, 1 mg; biotin, 0.2 mg; choline chloride, 50 mg; Mg, 0.1 g; Ca, 1.33 g; Fe, 80 g; Cu, 10 mg; Zn, 100 mg; Mn, 40 mg; iodine, 0.2 mg; Se, 0.15 mg and for HF diet and L-lysine HCl, 2.8 g; L-threonine, 0.9 g; L-tryptophan, 0.1 g; DL-methionine, 0.4 g; salt, 4.5 g; calcium carbonate, 4.7 g; dicalcium phosphate, 9.9 g; vitamin A, 1.5 mg retinol activity equivalents; vitamin D₃, 25 µg cholecalciferol; vitamin E, 20 mg; vitamin B₁, 2 mg; vitamin B₂, 4 mg; pantothenic acid, 2000 mg; vitamin B₆, 1 mg; vitamin B₁₂, 0.022 mg; niacinamide, 15 mg; vitamin K₃, 2 mg; folic acid, 1 mg; biotin, 0.2 mg; choline chloride, 50 mg; Mg, 0.1 g; Ca, 1.33 g; Fe, 80 g; Cu, 10 mg; Zn, 100 mg; Mn, 40 mg; iodine, 0.2 mg; Se, 0.15 mg.

‡ The NE was calculated with the equation $NE = 0.703 \times DE + 1.58 \times CF + 0.47 \times ST - 0.97 \times CP - 0.98 \times CF^{(9)}$, with DE for digestible energy, EE for diethyl ether extract, ST for starch, CP for crude protein and CF for crude fibre.⁽⁹⁾

duration per meal (min), daily feed intake (g of DM per d) and total ingestion duration per d (min) were calculated as indicators of feeding behaviour. Daily total water intake was calculated as the difference in the water container weight for 23 h periods.

Blood collection

On day 7, blood was sampled to analyse metabolites and insulin plasma concentrations. The catheter was externalised outside of the enclosure and permitted to collect blood samples without disturbing the animal. The first meal of day 7 was considered as a test meal. Blood (10 ml) was sampled at 08.30 and 08.45 hours (referred as pre-prandial), at the beginning of the meal and at 15, 30, 45, 60 min after the beginning of the meal. Blood samples (10 ml per sample; 5 ml collected on EDTA and 5 ml collected on heparin) were stored on ice before centrifugation for 10 min at 3000 g (4°C). Plasma was separated into aliquots and stored at –20°C until metabolites and hormone concentration analyses. For each blood sampling, the haematocrit (H) was measured and a basal haematocrit (BH) was calculated as the mean of pre-prandial haematocrits of a particular pig. Plasma metabolite and insulin concentrations were

adjusted as follows to take into account the possible dilution because of water intake and saline solution perfusion to flush the catheter line between successive samplings:

$$\text{Adjusted concentration} = \text{real concentration} \times \frac{(100 - \text{BH})}{(100 - \text{H})}$$

Chemical analyses

The experimental diets were analysed for DM, ash, gross energy, N, diethyl ether extract, crude fibre, different fibre fractions (NDF, acid-detergent fibre, acid-detergent lignin) and starch according to the standard procedures^(1,3). Commercial kits were used to determine plasma concentrations of glucose (Glucose RTU; bioMérieux), lactate (Lactate PAP; bioMérieux), NEFA (NEFA-HR(2); Wako Chemicals GmbH), urea (Urea UV 250; bioMérieux), α -amino nitrogen (Protéines-kit; bioMérieux) and TAG (Triglycérides Enzymatique PAP 150; bioMérieux). These parameters were measured with a Konelab 20i device (Thermo Fisher Scientific) according to manufacturers' recommendations. Plasma concentrations of insulin were measured using an RIA kit (INSULIN-CT; CisBio Bioassays). Intra-assay CV was <5%.

Table 2. Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on feeding and drinking behaviour in growing pigs* (Mean values and residual standard deviations (RSD))

	Fibre		Aleurone			RSD	P†	
	LF	HF	A0	A2	A4		Fibre	Aleurone
Number of pigs	18	20	13	14	11			
Body weight (kg)	37.2	37.8	38.0	37.6	36.8	4.0	0.69	0.68
Average daily feed intake (g DM/d)	1420	1445	1562 ^a	1487 ^a	1248 ^b	334	0.73	<0.01
Net energy intake per d (kJ NE/kg BW ^{0.60} per d)‡	1684	1777	1900	1667	1581	266	0.35	0.05
Number of meals per d‡	9.4	8.2	9.1 ^a	9.4 ^a	7.6 ^b	3.2	<0.01	<0.01
Average feed intake per meal (g DM/meal)‡	149	177	173	153	167	48	<0.01	0.40
Average meal duration (min)‡	9.9	10.9	10.2	10.2	10.9	3.7	<0.01	0.16
Total meal duration per d (min/d)‡	90	87	90 ^a	92 ^a	81 ^b	25	0.17	0.01
Interval between two meals (min)‡	145	166	150 ^a	144 ^a	176 ^b	55	<0.01	<0.01
Water intake (g/d)‡	2973	3074	2926	3123	3013	1547	0.88	0.89

LF, low fibre; HF, high fibre; A0, no aleurone; A2, supplementation of 2 g/kg of aleurone; A4, supplementation of 4 g/kg of aleurone; NE, net energy; BW, body weight.

^{a,b} Mean values within a row with unlike superscript letters were significantly different ($P < 0.05$).

* The experiment was conducted with five growing pigs fed LF-A0, seven growing pigs fed LF-A2, six growing pigs fed LF-A4, eight growing pigs fed HF-A0, seven growing pigs fed HF-A2 and five growing pigs fed HF-A4.

† ANOVA was performed using Proc Mixed (SAS) including effects of dietary fibre, aleurone, interaction between dietary fibre and aleurone (non-significant) and day (non-significant). Data are presented in the table as least squares means (lsmeans statement in SAS).

‡ Logarithmic transformation was previously performed to validate the normality test according to Shapiro–Wilk's test of residuals. Values are presented in the table as means of the estimated data from the MIXED model after exponential transformation of the predicted values. RSD of these variables is calculated as the standard error of the difference between experimental data and estimated data.

Data analyses

The NE concentration of the diets was calculated with the equation $NE = 0.703 \times DE + 1.58 \times EE + 0.47 \times ST - 0.97 \times CP - 0.98 \times CF$, with DE for digestible energy, EE for diethyl ether extract, ST for starch, CP for crude protein and CF for crude fibre⁽¹⁰⁾.

Based on the feeding behaviour, between four and eight animals per treatment are necessary to achieve the statistical power of 90% with an α level at 5% to see a difference of 100 g on ADFI and a difference of two meals per d.

Pigs were individually housed in an enclosure. A batch was constituted by three or four littermates that were successively measured for 1 week each. One level of DF and three levels of aleurone supplementation were tested for one batch and the other level of DF (with its three levels of aleurone supplementation) was tested for the following batch. For the last replicate, four littermates were used, fed with LF-A0, LF-A2, LF-A4 and HF-A0 to adjust the number of pigs per treatment.

The analysis thereafter was conducted using a linear mixed model with the MIXED procedure of SAS (SAS Institute Inc.) and the assessment of significance of the factors tested in each model was based on 'type 3 tests of fixed effects' as experimental design is not strictly balanced. For variables considered as repeated effect, the REPEATED statement was used in the procedure. An unstructured covariance matrix (type = UN) was used for these models, because it was the covariance structure that displayed the lowest Akaike's information criterion and Bayesian information criterion in comparison with other covariance structure that were tested (compound symmetry, Toeplitz or autoregressive). Data were tested for normality according to Shapiro–Wilk's test of residuals.

Variables describing the feeding behaviour (ADFI, NE intake, number of meals, meal size, meal duration and average interval between two meals) were analysed in a linear mixed model

with levels of DF and aleurone and their interaction considered as main factors, batch as a random factor and day of the week as a repeated effect with the pig as the experimental unit.

Water intake per d was analysed in a linear mixed model, with levels of DF and aleurone and their interaction considered as main factors, feed intake level and number of meals per d as covariates, batch as a random factor and day of the week as a repeated effect with the pig as the experimental unit.

Only data from pigs ($n = 26$) that were fed two voluntary meals between 09.00 and 17.00 hours on the day of blood kinetic were considered for the statistical analysis of plasma metabolites and insulin concentrations.

Pre-prandial plasma concentrations of metabolites (glucose, lactate, NEFA, TAG, urea and α -amino nitrogen) and insulin were analysed in a linear mixed model with levels of DF and aleurone and their interaction considered as main factors, the interval since the last meal and the size of this last meal as covariates, batch as a random factor and time as a repeated effect with the pig as the experimental unit.

Plasma metabolites and hormone concentrations were analysed in a linear mixed model with levels of DF and aleurone and their interaction considered as main factors, the size of this test meal (expressed as g/kg BW^{0.60}) and pre-prandial concentration of analysed metabolites as covariates, batch as a random factor and time as a repeated effect with the pig as the experimental unit. When the effect of interaction between time and DF level or aleurone supplementation were significant, *post hoc* tests were performed through Tukey's pairwise comparison of the means for each time. Least square (LS) means were calculated to obtain adjusted means from the statistical model. When data are unbalanced, LS means give better mean estimates than simple means (LSMEANS statement in SAS).

Data were further analysed by multiple factorial analysis and hierarchical classification of principal components to



Regulation of voluntary feed intake in pigs

Table 3. Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on pre-prandial concentrations of plasma metabolites and insulin in growing pigs* (Mean values and residual standard deviations (RSD))

Number of pigs	Fibre				Aleurone				PT				
	LF	HF	A0	A4	A0	A2	A4	A4	Fibre	Aleurone	I	LMS	
	14	12	9	8	9	9	8	8	0.01	<0.01	<0.01	<0.01	
Insulin (mIU/l)†	5.8	3.1	3.7 ^a	3.0 ^a	6.7 ^b	1156	1118	1118	88	0.06	0.70	0.08	0.25
Glucose (mg/l)	1183	1102	1152	1118	1156	894	919	919	162	0.50	0.95	0.22	0.46
Lactate (µmol/l)	930	882	905	919	894	179	179	179	98	0.34	0.59	0.05	0.04
NEFA (mol/l)	185	143	134	179	179	286	238	238	70	0.37	0.35	0.75	0.47
TAG (mg/l)	257	285	288	238	286	701 ^a	576 ^b	576 ^b	95	0.54	0.04	0.90	0.53
α-Amino nitrogen (mg/l)	645	671	697 ^a	701 ^a	701 ^a	155	199	199	40	0.20	0.13	0.17	0.32
Urea (mg/l)	185	161	164	199	155								

LF, low fibre; HF, high fibre; A0, no aleurone; A2, supplementation of 2 g/kg of aleurone; A4, supplementation of 4 g/kg of aleurone; I, interval since the last meal; LMS, size of the last meal. ^{a,b} Mean values within a row with unlike superscript letters were significantly different ($P < 0.05$).

* The experiment was conducted with five growing pigs fed LF-A0, four growing pigs fed LF-A2, five growing pigs fed LF-A4, four growing pigs fed HF-A0, five growing pigs fed HF-A2 and three growing pigs fed HF-A4. † ANOVA was performed using Proc Mixed (SAS) including effects of dietary fibre, aleurone, interaction between dietary fibre and aleurone (non-significant), I and the LMS. Data are presented in the table as least squares means (lsmeans) statement in SAS).

‡ Logarithmic transformation was previously performed to validate the normality test according to Shapiro–Wilk’s test of residuals. Values are presented in the table as means of the estimated data from the MIXED model after exponential transformation. RSD of these variables is calculated as the standard error of the difference between experimental data and estimated data.

discriminate clusters of pigs using the R statistical package ‘FactoMineR’⁽¹⁴⁾. As blood metabolites and insulin concentrations are affected by feeding behaviour^(7,15), size of the test meal and pre-prandial metabolites and insulin concentrations, pigs were discriminated based on these different factors of variation to analyse their effects on plasma metabolites and insulin kinetics. The following three classes of variables were included in the analysis: pre-meal plasma concentrations of metabolites (glucose, lactate, NEFA, α-amino nitrogen, urea and TAG) and insulin; variables characterising feeding behaviour (number of meals, average meal size (g/kg BW^{0.60}), average duration of meal (min), total duration of feed intake per d (min) and ADFI (g/kg BW^{0.60})) and the size of the test meal (g/kg BW^{0.60}). After cluster identification, data were further tested by a linear mixed model as previously described, replacing the DF, aleurone supplementation effects and their interaction by a cluster effect.

Data for pre-meal insulin concentration and concentrations of glucose, insulin, urea, NEFA and TAG in the hour after the test meal were log transformed before statistical analyses.

Differences between treatments were considered significant for $P < 0.05$, whereas $0.05 < P < 0.10$ was discussed as a trend. Data are shown as LS means in tables and means in graphics, with the residual square deviation as an indication of the variability.

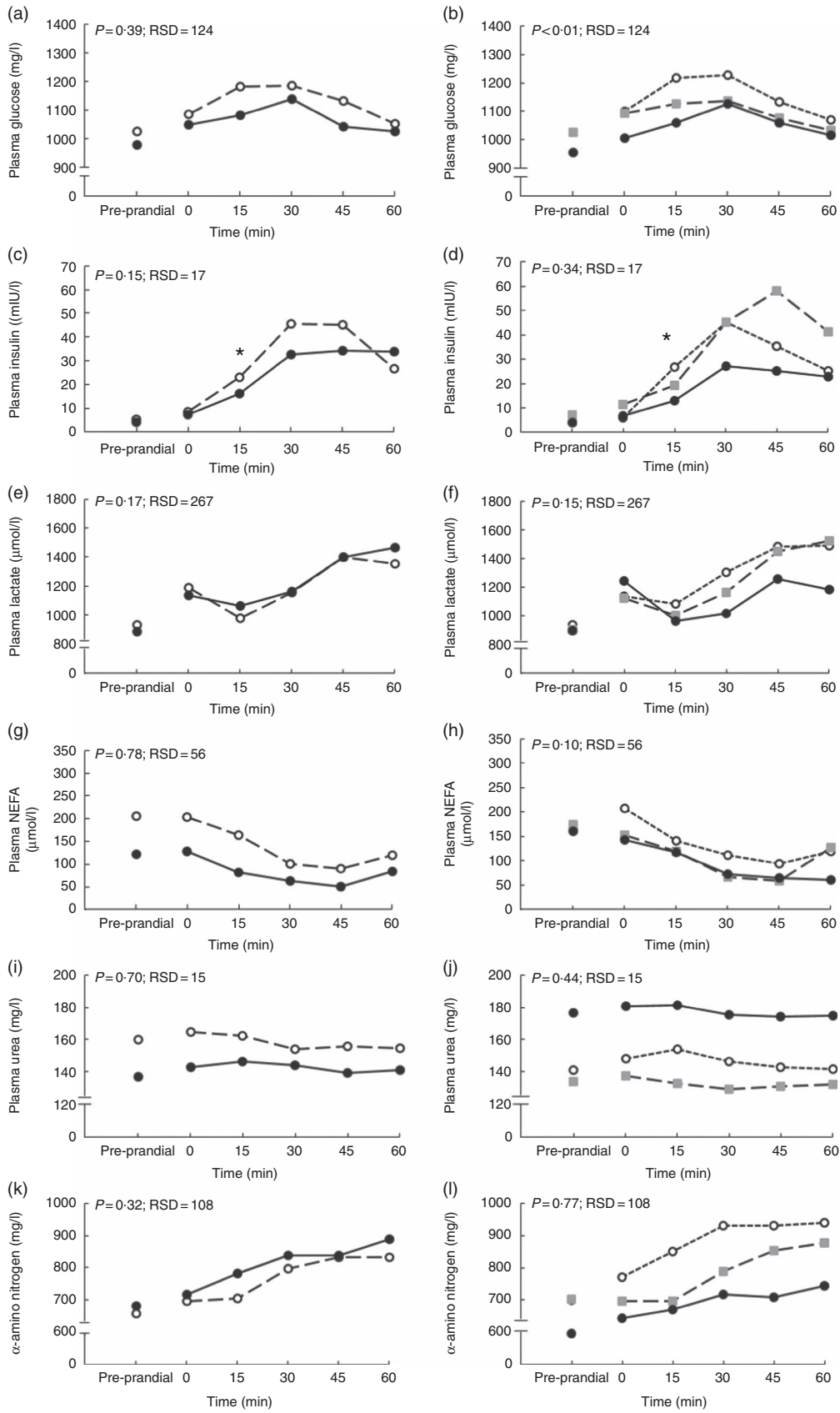
Results

A total of two pigs fed the LF-A0 and HF-A4 diets exhibited fever associated with a low ADFI on the week of measurements. They were excluded from the experiment and subjected to antibiotic treatments (150 mg amoxicillin/10 kg for BW). Consequently, thirty-eight pigs were considered in the final analysis. Only the data from twenty-six pigs that were fed two voluntary meals between 09.00 and 17.00 hours on the day of blood kinetic were considered in the statistical analysis of plasma metabolites and insulin concentrations.

Influence of diets on feeding behaviour

There was no interaction between DF level and aleurone supplementation on any variables characterising feed intake and feeding behaviour. Pigs had less ($P < 0.01$) but larger (19%, $P < 0.01$) meals with high level of DF, without effect on ADFI and NE intake (Table 2). Whereas average meal duration (10%, $P < 0.01$) and interval between two meals increased (14%, $P < 0.01$) with DF level, the total daily feed intake duration was similar. The decrease in ADFI (–20%, when compared with other diets; $P < 0.01$) for aleurone-supplemented diet (4 g/kg) was associated with a decreased number of meals per d ($P < 0.01$). Pigs spent less time per d to eat, hence the interval between two meals was extended ($P < 0.01$), with diets supplemented with 4 g/kg of aleurone. Neither DF level nor aleurone supplementation modified the total water intake, considering feed intake and number of meals as covariates.

K. Quemeneur *et al.*



Influence of diets on plasma metabolites and insulin concentrations

There was no interaction between DF level and aleurone supplementation on pre-prandial plasma concentrations of metabolites and insulin. High level of DF decreased pre-prandial insulin concentration ($P=0.01$) and tended to decrease pre-prandial glucose concentration ($P=0.06$) when compared with the diets with low level of DF (Table 3). The pre-prandial insulin concentration was the greatest with the aleurone-supplemented diet at 2 g/kg compared with other aleurone supplementations ($P<0.01$). The pre-prandial α -amino-nitrogen concentration was lower with the aleurone-supplemented diet at 4 g/kg ($P=0.04$). Pre-prandial lactate, urea, NEFA and TAG concentrations were not affected by the dietary factors. An increase in the interval between the test meal and the last meal decreased the pre-prandial concentration of insulin ($P<0.01$) and increased the pre-prandial NEFA concentration ($P=0.05$), whereas an increase in the size of the last meal increased the pre-prandial concentration of insulin ($P<0.01$) and decreased the pre-prandial NEFA concentration ($P=0.04$).

The size of the voluntary test meal was greater with high level of DF (368 *v.* 242 g of DM, $P=0.04$) and longer (19.4 *v.* 13.8 min, $P=0.02$). It was not modified with aleurone supplementation (data not shown). Except for urea concentration ($P=0.18$), the concentrations of all metabolites and insulin significantly changed in the first hour after the test meal ($P<0.01$, Fig. 1). During the first hour, there was no interaction between DF level and aleurone supplementation for α -amino-nitrogen, urea, NEFA and insulin concentrations and only a tendency for glucose and lactate concentrations ($P=0.08$). Moreover, the concentration of TAG was lower for the HF-A4 diet than for any other diets ($P=0.02$; Fig. 2). DF level did not affect any kinetics of metabolites and insulin throughout the first post-prandial hour, whereas aleurone supplementation decreased glycaemia ($P<0.01$; Fig. 1(b)). Insulin concentration at 15 min after the meal was lower for pigs fed high level of DF ($P=0.03$) and was lower for pigs fed the aleurone-supplemented diet (4 g/kg) compared with pigs fed the diet without aleurone supplementation ($P=0.04$).

Characterisation of clusters

Two principal components accounting for 49% of total variance among pigs were retained from the multiple factorial analyses, that is, 30% of the first component and 19% of the second component. Contributions of each variable to these two major components are presented in Table 4. Based on the multiple

factorial analyses, the hierarchical classification discriminated pigs according to four clusters. Dietary treatment only partially agreed with cluster classification (Table 5). Clusters 1 and 2 grouped the lightest pigs (34.9 and 37.5 kg, respectively) having low ADFI (1209 and 1174 g/d, respectively) and few number of meals per d. Clusters 3 and 4 grouped the heaviest pigs (44.9 and 43.0 kg, respectively) having high ADFI (1580 and 1838 g/d, respectively) and a large number of meals per d. In addition, pigs grouped in cluster 4 ate a more important voluntary test meal than those grouped in other clusters ($P<0.01$). Pre-prandial plasma concentration of NEFA was greater for pigs in clusters 1 and 3 than for pigs in clusters 2 and 4 ($P<0.01$). Pre-prandial α -amino-nitrogen concentration varied from 516 mg/l for pigs from cluster 1 to 762 mg/l for pigs from cluster 4 ($P<0.01$). Mean urea concentration varied from 112 mg/l for cluster 2 to 195 mg/l for cluster 1 ($P<0.01$).

During the first hour after the meal, glucose, lactate, TAG and insulin kinetics did not differ between clusters whereas NEFA, α -amino nitrogen and urea concentrations were affected (Fig. 3). NEFA concentration was greater for pigs grouped in clusters 1 and 3 compared with pigs grouped in clusters 2 and 4 ($P<0.01$; Fig. 3(d)). Concentration of α -amino nitrogen increased between pigs in cluster 1 and pigs in cluster 4 ($P<0.01$; Fig. 3(e)). Urea concentration was higher for pigs grouped in clusters 1 and 4 compared with pigs grouped in clusters 2 and 3 ($P<0.01$; Fig. 3(f)).

Discussion

DF level or aleurone supplementation modified the feeding behaviour and blood and insulin kinetics in pigs having free access to feed for 20.5 h/d. No interaction between DF level and aleurone supplementation was found. DF level did not affect ADFI but increased meal size (28 g) and meal duration (1 min) while reducing the number of meals per d (–1 meal). Aleurone supplementation (4 g/kg) decreased ADFI (–314 g) and the daily number of meals (–1.5 meals/d). These results suggest differences in the importance of each regulation pathways (digestive, metabolic, hormonal and microbial regulations) of voluntary feed intake between the two dietary strategies that were tested to affect the feeding behaviour.

In pigs fed diets enriched with DF diluting energy concentration (–25% of digestible energy), regulations of voluntary feed intake often led to increased ADFI (850 g of DM) to satisfy the energy requirements⁽¹⁶⁾. In our study, DF enrichment, diluting the NE concentration by only 6% when compared with the control diet, did not reduce ADFI. Similarly, an NE dilution



Fig. 1. Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on plasma glucose (a, b), insulin (c, d), lactate (e, f), NEFA (g, h), urea (i, j) and α -amino-nitrogen (k, l) concentrations in growing pigs fed diets. Results are expressed as means, n 26. The experiment was conducted with fourteen growing pigs fed low fibre (–○–) diet, twelve growing pigs fed high fibre (–■–) diet and with nine growing pigs fed no aleurone (–●–) diet, nine growing pigs fed supplementation of 2 g/kg of aleurone (–○–) diet and eight growing pigs fed supplementation of 4 g/kg of aleurone (–□–) diet. General linear mixed analysis was performed using the MIXED model including the fixed effect of dietary fibre level, aleurone supplementation, interaction between dietary fibre and aleurone, time, interaction between time and dietary effect, size of the test meal, pre-prandial concentration of the metabolite or insulin and the random effect of batch. P values are specified with their residual standard deviation (RSD) for the effects of dietary fibre level (a, c, e, g, i, k) and aleurone supplementation (b, d, f, h, j, l). Interaction between dietary fibre level and aleurone supplementation was never significant. Effect of the time is significant for all metabolites and insulin concentrations except urea concentration. Interactions between time and dietary fibre level or aleurone supplementation are not significant except for insulin and α -amino-nitrogen. * Significant difference at that time between levels of fibre (c) or aleurone (d), $P<0.05$.

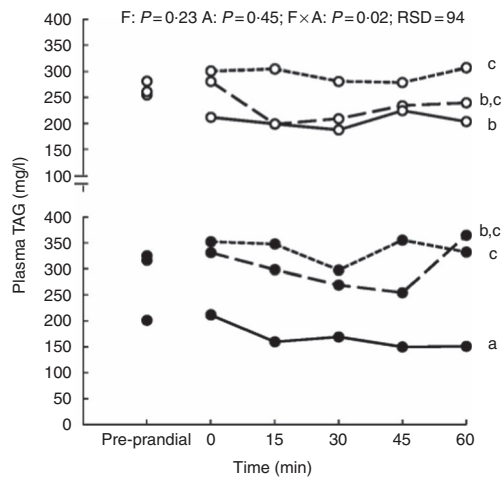


Fig. 2. Effect of dietary fibre (F) and aleurone (A) supplementation on plasma TAG concentration in growing pigs fed experimental diets. Results are expressed as means (n 26). The experiment was conducted with fourteen growing pigs fed low fibre (LF) diet, twelve growing pigs fed high fibre (HF) diet and with nine growing pigs fed no aleurone (A0) diet, nine growing pigs fed supplementation of 2 g/kg of aleurone (A2) diet and eight growing pigs fed supplementation of 4 g/kg of aleurone (A4) diet. ANOVA was performed according to a general linear mixed model using the MIXED procedure of SAS including the fixed effect of dietary F level, A supplementation, interaction between dietary F and A, time, interaction between time and dietary effect, size of the test meal, pre-prandial concentration of the metabolite or insulin and the random effect of batch. P values are specified with their residual standard deviation (RSD) for the following effects: F, A, F \times A: interaction between dietary F and A. Effect of the time is significant ($P < 0.01$) but interactions between time and dietary F level or A supplementation are not significant. ^{a,b,c} Significant dietary effect on mean TAG concentration in the hour after the test meal ($P < 0.05$). --■-- , LF-A0; --△-- , LF-A2; --▲-- , LF-A4; --○-- , HF-A0; --●-- , HF-A2; --●-- , HF-A4.

Table 4. Contributions* of each variable to components 1 and 2 in the multiple factorial analysis performed on pre-prandial plasma metabolite and insulin concentrations and feeding behaviour in growing pigs

	Component 1	Component 2
Voluntary meal size	36.3	11.9
Pre-prandial plasma concentration		
α -Amino-nitrogen	20.2	0.0
TAG	5.9	11.8
Glucose	5.7	4.7
NEFA	1.9	21.3
Lactate	1.1	21.1
Urea	<1.0	0.1
Insulin	<1.0	2.4
Feeding behaviour during the week of measurements		
Number of meals per d	8.9	8.7
Average daily feed intake	7.9	0.4
Total intake duration	6.2	<1.0
Average meal size	3.5	9.8
Average meal duration	2.2	7.6

* The contribution of each variable is expressed as percentage of the variance (inertia) explained by each component.

of 5% did not modify feed intake in growing pigs of BW between 35 and 50 kg⁽¹⁷⁾. Nevertheless, the HF diet modified feeding behaviour, with pigs eating fewer meals per d of greater size than pigs fed the LF diet. The reduction in the meal frequency with the HF diet was in accordance with previous studies showing that introduction of DF can increase satiety and

delay the initiation of the next meal⁽¹⁸⁾. This delay could be due to the production of SCFA by microbial bacteria, using DF as substrates for fermentation⁽¹⁹⁾. Meal size is partly regulated by activation of mechanoreceptors and the distension of the stomach, leading to an early volumetric satiety⁽²⁰⁾. With the HF diet and its bulking properties, meals were expected to end sooner, resulting in smaller meal size due to an earlier stimulation of mechanoreceptors after meal onset. In our study, greater meals suggest that this regulation pathway was not enhanced with the HF diet compared with the LF diet and a possible adaptation of the stomach to counteract the physical volumetric effect of DF⁽²¹⁾. Physical effects of DF on meal size depend on the introduction rate and nature of fibrous sources, on the BW of the pig, and on the duration of the adaptation period to the DF-rich diet^(2,22). In the present study, a mixture of three DF sources (wheat bran, sugar beet pulp and soyabean hulls) with different physical properties was used to test an overall DF effect rather than the consequences of a specific property⁽²²⁾. In addition, the BW of pigs (37 kg) and the adaptation period (2 weeks) were probably sufficient to satisfactorily adapt the digestive tract of the pigs with an increase in the empty stomach weight (276 *v.* 293 g for LF and HF diets, respectively, $P < 0.01$, data not shown). Moreover, meal size and duration are also regulated by metabolite concentrations as suggested by the glucostatic theory of feed intake regulation⁽²³⁾. In our study, this metabolic regulation could be more important than bulking effect of high DF level. With DF level, longer (1 min) and greater (28 g) meals may be explained by a longer duration to reach glucose homeostasis. At the end of the meal (13.8 *v.* 19.4 min for pigs fed LF and HF diets, respectively), although glycaemia did not significantly differ between the HF and LF diets (1112 and 1050 mg/l for pigs fed LF and HF diets, respectively, as predicted from the kinetics of plasma metabolites, $P = 0.28$), insulinaemia was lower for the HF diet than for the LF diet (15.2 and 8.2 mIU/l, for pigs fed LF and HF diets, respectively, $P = 0.05$). In the present study, the three fibre sources used in the HF diets are known to delay gastric emptying and to reduce digestibility of starch sources⁽²⁴⁾. Increased duration of meals may thus permit pigs to reach glucose homeostasis. The delayed end of the meal may be due to the lower concentration of insulin with DF level, which underlines the importance of some hormones in the regulation of feed intake.

The decrease in NE intake with aleurone supplementation (4 g/kg) suggested that ADFI regulations did not result in a constant intake of NE in all cases. The decreased ADFI was explained by a decreased meal number without increase in meal size. This result suggests an extension of satiety, which partially could be explained by microbial activity⁽²⁵⁾. In our study, post-prandial NEFA concentration tended to be lower with aleurone supplementation for the first 45 min after the meal. SCFA decrease NEFA concentrations with a possible inhibition of hormone-sensitive lipase⁽²⁶⁾. As suggested in previous studies in pigs⁽²⁷⁾ and rats⁽²⁸⁾, wheat aleurone-rich flour increased SCFA production in the caecum and colon as the consequence of arabinoxylan fermentation. SCFA can be used as an energy substrate (up to 14% of pig maintenance requirements⁽²⁹⁾), and they can modify long-term energy homeostasis⁽³⁰⁾. SCFA stimulate satiety hormones like

Regulation of voluntary feed intake in pigs

Table 5. Characterisation of groups after clustering according feeding behaviour, voluntary test meal and pre-prandial plasma metabolites and insulin concentrations in growing pigs (Mean values and residual standard deviations (RSD))

	Clusters				RSD	Cluster	P*	BW
	1	2	3	4				
Number of pigs fed LF-A0/LF-A2/LF-A4 diets	1/1/2	0/2/0	2/0/1	2/1/2	–	–	–	–
Number of pigs fed HF-A0/HF-A2/HF-A4 diets	0/0/1	0/3/2	1/0/0	3/2/0	–	–	–	–
BW (kg)	34.9 ^a	37.5 ^a	44.9 ^b	43.0 ^b	3.1	<0.01	–	–
Feeding behaviour								
Average daily feed intake (g DM/d)	1209 ^{a,b}	1174 ^a	1580 ^{b,c}	1838 ^c	243	0.03	<0.01	<0.01
Number of meals per d	7.1 ^a	7.0 ^a	11.0 ^{a,b}	12.6 ^b	3.2	0.04	0.71	0.71
Day of the blood kinetic								
Test meal size (g DM)	144 ^a	242 ^a	223 ^a	462 ^b	84	<0.01	<0.01	<0.01
Interval since the last meal (min)	418	511	534	324	171	0.16	0.22	0.22
Pre-prandial plasma concentrations								
Insulin (mIU/l)†	3.3	5.7	4.6	4.1	5.4	0.14	0.08	0.08
Glucose (mg/l)	1057	1034	1221	1174	97	0.14	0.51	0.51
Lactate (µmol/l)	989 ^{a,b}	855 ^a	1139 ^b	818 ^a	129	<0.01	0.64	0.64
NEFA (µmol/l)	290	95	118	91	150	0.17	0.27	0.27
TAG (mg/l)	272	249	321	284	65	0.55	0.28	0.28
α-Amino nitrogen (mg/l)	516 ^a	645 ^b	667 ^b	762 ^c	56	<0.01	0.80	0.80
Urea (mg/l)	195 ^b	112 ^a	125 ^a	172 ^b	33	<0.01	0.90	0.90

BW, body weight; LF, low fibre; A0, no aleurone; A2, supplementation of 2 g/kg of aleurone; A4, supplementation of 4 g/kg of aleurone; HF, high fibre.

^{a,b,c} Mean values within a row with unlike superscript letters were significantly different ($P < 0.05$).

* ANOVA was performed using Proc Mixed (SAS) including effects of cluster and BW. Data are presented in the table as least squares means (lsmeans statement in SAS).

† Logarithmic transformation was previously performed to validate the normality test according to Shapiro–Wilk's test of residuals. Values are presented in the table as means of the estimated data from the MIXED model after exponential transformation. RSD of these variables is calculated as the standard error of the difference between experimental data and estimated data.

glucagon-like peptide-1 or peptide YY, thus inhibiting the initiation of a next meal^(31,32). Satiety can also be linked to a period of elimination of metabolic waste resulting from hepatic oxidation and N metabolism⁽³³⁾. Regulation of metabolic waste elimination occurs probably more than 1 h after the meal. Because urea concentration did not differ between treatments, the present results did not support this hypothesis. The increase in the interval between meals also observed with high DF level might partially result from similar mechanisms due to the presence of aleurone in DF-rich diets that contain wheat and wheat bran.

The different pathways permitting the regulation of feed intake (digestive, hormonal, metabolic or microbial) coexist, but their relative importance at a specific time might depend on diet composition (DF, aleurone) and animal characteristics. In our trial, as pigs had free access to feed for 22.5 h of the day, an important variability in feeding behaviour was observed between pigs. The daily number of meals ranged from 2 to 31 and the meal size ranged from 69 to 379 g DM ingested per meal. In most of the experiments studying metabolite or hormone kinetics, animals were fasted for at least 12 h before receiving a test meal of a fixed amount⁽³⁴⁾, whereas in commercial farms, pigs do not have similar ADFI or feeding behaviour. Consequently, it is needed to let pigs eat with constraints as limited as possible to assess the importance of each regulation mechanism behind this variability to optimise nutritional solution. On the day of blood kinetics measurements, the interval between the meal preceding the test meal and the test meal varied from 115 to 911 min. The size of this last meal varied from 21 to 385 g of DM. Pigs did not have the same metabolic status at the beginning of the kinetic measurements. Pre-prandial glycaemia ranged from 689 to 1201 mg/l and pre-prandial NEFA concentration ranged from

45 to 485 µmol/l. Moreover, as the test meal was a voluntary meal, its size was extremely variable between animals, ranging from 98 to 710 g of DM. This variability in the feeding behaviour as well as pre-prandial concentrations of metabolites and insulin induced different responses after the voluntary test meal. Apart from a direct ANOVA according to the experimental design, a discriminant analysis leading to clustering of animals was attempted to aggregate animals in groups with similar pre-prandial metabolic status. Metabolic responses of pigs grouped in cluster 3 exhibited a large increase in glycaemia and insulinaemia after the ingestion of the meal test and fitted to metabolic responses of control groups in other studies^(7,35). These animals had almost 9 h of fasting before the beginning of the kinetic measurements, and they were fed the LF diet without aleurone supplementation, leading to usual basal conditions before feeding. Cluster 2 grouped pigs that were fed the HF diet or aleurone-supplemented diets. The low level of NEFA in the first hour after the meal might be explained with the low pre-prandial concentration of NEFA and with the production of SCFA which are known to decrease NEFA plasma concentrations⁽²⁶⁾. This underlines the importance of microbial activity causing changes in feeding behaviour due to DF level. An increase in meal frequency (cluster 4) induced changes in regulation pathways of feed intake. In this cluster, pigs fed different experimental diets suggested that animal characteristics could be more important than diet composition in some post-prandial responses. This result is in accordance with another study which showed an important variability in feeding behaviour in the same group⁽³⁶⁾. Despite a low level of plasma NEFA, these pigs had a heavier test meal compared with pigs of the other clusters, which might be due to the heavy BW of animal, suggesting a larger stomach and ingestion capacity. The large meal size was associated with a

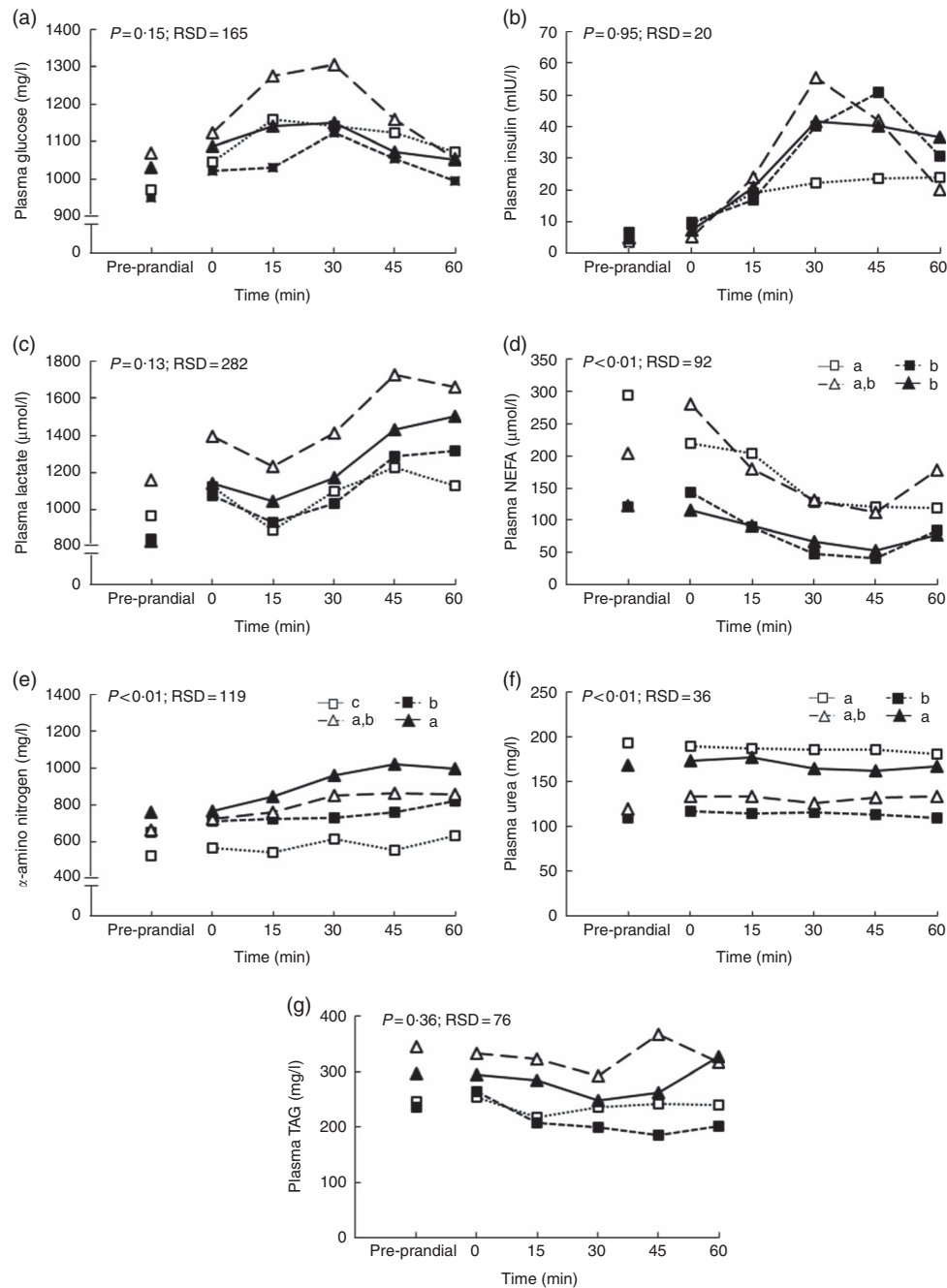
K. Quemeneur *et al.*


Fig. 3. Effect of clustering according pre-prandial concentrations of plasma metabolites and insulin, feeding behaviour and size of the voluntary test meal on glucose (a), insulin (b), lactate (c), α -amino nitrogen (d), urea (e), NEFA (f) and TAG (g) concentrations in growing pigs. Results are expressed as means (n 26). The experiment was conducted with five growing pigs grouped in cluster 1, seven growing grouped in cluster 2, four growing grouped in cluster 3 and ten growing pigs grouped in cluster 4. General linear mixed analysis was performed using the MIXED model including the fixed effects of cluster, time, their interaction and body weight and the random effect of batch. P values are specified with their residual standard deviation (RSD) for the effects clustering. ^{a,b,c} Significant effect of clustering on average metabolites concentrations for 1 h after the test meal ($P < 0.05$). Effect of the time is significant for all metabolites and insulin concentrations except urea concentration. Interactions between time and clustering are not significant except for TAG. —□—, Cluster 1; —■—, cluster 2; —△—, cluster 3; —▲—, cluster 4.

high concentration of α -amino nitrogen, whereas glucose and insulin responses were less modified. Although not significant, our results are in accordance with other studies that exhibited less daily fluctuations of glucose and insulin with increased meal frequency^(7,37). Other studies reported that kinetics of glucose depend not only on diet composition but also on feeding behaviour⁽³⁸⁾. We supposed that frequent meals

induced a continuous supply of glucose and other nutrients without important fluctuations in their plasma concentrations. Glucose metabolism may not be the first regulation pathway that modulates feed intake in these pigs. Although other clusters showed a large test meal size (>220 g) compared with average meal size over the measurement period (<200 g), pigs grouped in cluster 1 fed predominantly the LF diet, showing a

Regulation of voluntary feed intake in pigs

test meal more representative of the averaged meal size over other days. As pigs belonging to this cluster were light (34.9 kg), their ingestion capacity may be limited. Due to the small meal size, pigs presented a low α -amino-nitrogen concentration associated with high urea concentrations in preprandial situation and 1 h after the meal. These results suggest that pigs mobilised protein storages to meet energy requirements.

To conclude, there was no interaction between DF level and aleurone supplementation on the feeding behaviour of growing pigs. DF level in the diet increased meal size and decreased daily meal number without affecting ADFI, whereas aleurone supplementation decreased ADFI with a reduction in the meal number per d. The dietary supplementation with wheat aleurone modulated feed intake with effect of satiety regulation pathways, when introduced at 4 g/kg in the diet. Moreover, this trial could show that the variability in feeding behaviour and metabolic responses when pigs have *ad libitum* access to feed might be due to different regulation pathways with different degrees of importance depending on diet composition and animal characteristics. Inter-individual variability should be considered when diet composition is used to modulate the feeding behaviour.

Acknowledgements

The authors thank G. Guillemois and J. F. Rouaud for diets manufacturing, S. Dubois, A. Chauvin, J. Georges, F. Le Gouevic, M. H. Lohat and V. Piedvache for animal care and R. Comte, Y. Jaguelin, A. Marchais, C. Perrier and G. Robin for laboratory analyses. The authors thank R. Resmond for his help when writing the statistical section.

This work was financially supported by Provimi France – Cargill (Crevin, France) with the contract number: 2016/0019 (Cifre scheme; Cifre = Conventions Industrielles de Formation par la Recherche – industrial research training agreements for PhD students). Provimi France also provided support in the form of salaries for some authors (M. L. G., K. Q. and Y. L.).

K. Q., E. L., L. M. designed the study. K. Q. with direction from E. L. and L. M. was responsible for data collection and statistical analysis. E. L. assisted with study execution. E. L. and L. M. reviewed the manuscript and M. L. G. and Y. L. participated in the reviewing of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript. L. M. is the corresponding author.

E. L. and L. M. had no conflict of interest. M. L. G., Y. L. obtained permanent salaries and K. Q. obtained contractual salaries (3 years) from Provimi France, which is a part of the Cargill Group. The wheat aleurone tested in the study is commercialised by Horizon Mills, which is also a part of the Cargill group (Minneapolis, MN, USA). M. L. G., Y. L. participated in the funding of this work, in the discussion of the results and in the reviewing of the manuscript but did not have any additional role in the study design, data collection and analysis, and decision to publish, or preparation of the manuscript.

Preliminary results of this work have been published in Quemeneur K., Labussiere E., Le Gall M. *et al.* (2018) Join

dynamics of voluntary feed intake, glycaemia and insulinemia in *ad libitum* fed pigs. Book of Abstracts of the 69th Annual Meeting of the European Federation of Animal Science, p. 366.

References

1. Bakare AG, Ndou SP & Chimonyo M (2013) Influence of physicochemical properties of fibrous diets on behavioural reactions of individually housed pigs. *Livest Sci* **157**, 527–534.
2. Whittemore EC, Kyriazakis I, Tolkamp BJ, *et al.* (2002) The short-term feeding behavior of growing pigs fed foods differing in bulk content. *Physiol Behav* **76**, 131–141.
3. Bach Knudsen KE (2001) The nutritional significance of “dietary fibre” analysis. *Anim Feed Sci Technol* **90**, 3–20.
4. Li Q & Patience JF (2016) Factors involved in the regulation of feed and energy intake of pigs. *Anim Feed Sci Technol* **233**, 22–33.
5. Rosa-Sibakov N, Poutanen K & Micard V (2015) How does wheat grain, bran and aleurone structure impact their nutritional and technological properties? *Trends Food Sci Technol* **41**, 118–134.
6. Delesalle C, Popovic A, Hespel P, *et al.* (2015) Effect of aleurone supplementation on postprandial glucose and insulin response in horses. *Appl Equine Nutr Train Equine Nutr Conf (ENUCO)* **2015**, 939–949.
7. Le Naou T, Le Floch N, Louveau I, *et al.* (2014) Meal frequency changes the basal and time-course profiles of plasma nutrient concentrations and affects feed efficiency in young growing pigs. *J Anim Sci* **92**, 2008–2016.
8. Vanschoubroek F, De Wilde R & Lampo P (1967) The quantitative effects of feed restriction in fattening pigs on weight gain, efficiency of feed utilisation and backfat thickness. *Animal Sci J* **9**, 67–74.
9. Melchior D, Sève B & Floch L (2004) Chronic lung inflammation affects plasma amino acid concentrations in pigs 1. *J Anim Sci* **82**, 1091–1099.
10. Noblet J, Fortune H, Shi X, *et al.* (1994) Prediction of net energy value of feeds for growing pigs. *J Anim Sci* **72**, 344–354.
11. Tolkamp BJ, Allcroft DJ, Barrio JP, *et al.* (2011) The temporal structure of feeding behavior. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* **301**, R378–R393.
12. Labroue F, Guéblez R, Sellier P, *et al.* (1994) Feeding behaviour of group-housed large white and landrace pigs in french central test stations. *Livest Prod Sci* **40**, 303–312.
13. AOAC (1990) *Official Methods of Analysis*, 15th ed. Arlington, VA: Association of Official Analytical Chemists.
14. Lê S, Josse J & Husson F (2008) *FactoMineR: an R package for multivariate analysis* **25**, 1–18.
15. Reynolds CB, Elias AN & Whisnant CS (2010) Effects of feeding pattern on ghrelin and insulin secretion in pigs. *Domest Anim Endocrinol* **39**, 90–96.
16. Cole DJA, Duckworth JE & Holmes W (1967) Factors affecting voluntary feed intake in pigs. I. The effect of digestible energy content of the diet on the intake of castrated male pigs housed in holding pens and in metabolism crates. *Anim Prod* **9**, 141–148.
17. Quiniou N & Noblet J (2012) Effect of the dietary net energy concentration on feed intake and performance of growing-finishing pigs housed individually 1. *J Anim Sci* **90**, 4362–4372.
18. Souza da Silva C, Bosch G, Bolhuis JE, *et al.* (2014) Effects of alginate and resistant starch on feeding patterns behaviour and performance in *ad libitum*-fed growing pigs. *Animal* **8**, 1917–1927.

19. Wenk C (2001) The role of dietary fibre in the digestive physiology of the pig. *Anim Feed Sci Technol* **90**, 21–33.
20. Maljaars J, Peters H & Masclee A (2007) The gastrointestinal tract: neuroendocrine regulation of satiety and food intake. *Aliment Pharmacol Ther* **26**, 241–250.
21. Jørgensen H, Zhao X-Q & Eggum BO (1996) The influence of dietary fibre and environmental temperature on the development of the gastrointestinal tract, digestibility, degree of fermentation in the hind-gut and energy metabolism in pigs. *Br J Nutr* **75**, 365–378.
22. De Leeuw JA, Bolhuis JE, Bosch G, *et al.* (2008) Effects of dietary fibre on behaviour and satiety in pigs. *Proc Nutr Soc* **67**, 334–342.
23. Mayer J (1953) Glucostatic mechanism of regulation of food intake. *New Engl J Med* **249**, 13–16.
24. Zijlstra R, Jha R, Woodward A, *et al.* (2012) Starch and fiber properties affect their kinetics of digestion and thereby digestive physiology in pigs. *J Anim Sci* **90**, 49–58.
25. Fetissov SO (2017) Role of the gut microbiota in host appetite control: bacterial growth to animal feeding behaviour. *Nat Rev Endocrinol* **13**, 11–25.
26. Wolever T, Brighenti F, Royall D, *et al.* (1989) Effect of rectal infusion of short chain fatty acids in human subjects. *Am J Gastroenterol* **84**, 1027–1033.
27. Le Gall M, Serena A, Jørgensen H, *et al.* (2009) The role of whole-wheat grain and wheat and rye ingredients on the digestion and fermentation processes in the gut – a model experiment with pigs. *Br J Nutr* **102**, 1590–1600.
28. Cheng B-Q, Trimble RP, Illman RJ, *et al.* (1987) Comparative effects of dietary wheat bran and its morphological components (aleurone and pericarp-seed coat) on volatile fatty acid concentrations in the rat. *Br J Nutr* **57**, 69–76.
29. Dierick NA, Vervaeke IJ, Demeyer DI, *et al.* (1989) Dietary fibre in monogastric nutrition approach to the energetic importance of fibre digestion in pigs. I. Importance of fermentation in the overall energy supply. *Anim Feed Sci Technol* **23**, 141–167.
30. Sleeth ML, Thompson EL, Ford HE, *et al.* (2010) Free fatty acid receptor 2 and nutrient sensing: a proposed role for fibre, fermentable carbohydrates and short-chain fatty acids in appetite regulation. *Nutr Rev* **23**, 135–145.
31. Fluitman KS, Wijdeveld M, Nieuwdorp M, *et al.* (2018) Potential of butyrate to influence food intake in mice and men. *Gut* **67**, 1203–1204.
32. Hamer HM, Jonkers D, Venema K, *et al.* (2008) The role of butyrate on colonic function. *Aliment Pharmacol Ther* **27**, 104–119.
33. Allen M, Bradford B & Oba M (2009) Board-invited review: the hepatic oxidation theory of the control of feed intake and its application to ruminants. *J Anim Sci* **87**, 3317–3334.
34. Montagne L, Loisel F, Le Naou T, *et al.* (2014) Difference in short-term responses to a high-fiber diet in pigs divergently selected for residual feed intake. *J Anim Sci* **92**, 1512–1523.
35. Koopmans SJ, van der Meulen J, Dekker R, *et al.* (2005) Diurnal rhythms in plasma cortisol, insulin, glucose, lactate and urea in pigs fed identical meals at 12-hourly intervals. *Physiol Behav* **84**, 497–503.
36. Labroue F, Guéblez R, Meunier-Salaun M-C, *et al.* (1993) Alimentation électronique dans les stations publiques de contrôle des performances: paramètres descriptifs du comportement alimentaire (Electronic feeding in central test stations: descriptive parameters of feeding behaviour). *J Rech Porcine Fr* **25**, 69–76.
37. Munsters MJ & Saris WH (2012) Effects of meal frequency on metabolic profiles and substrate partitioning in lean healthy males. *PLOS ONE* **7**, e38632.
38. Romsos DR & Leveille GA (1974) Effect of meal frequency and diet composition on glucose tolerance in the rat. *J Nutr* **104**, 1503–1512.

Publication 2: Relation between feeding behaviour and energy metabolism in pigs fed diets enriched in dietary fibre and wheat aleurone

Soumis à Animal

Relation between feeding behaviour and energy metabolism in pigs fed diets enriched in dietary fibre and wheat aleurone

K. Quemeneur^{1,2}, L. Montagne¹, M. Le Gall², Y. Lechevestrier², E. Labussiere¹

¹ PEGASE, INRA, Agrocampus Ouest, 35590, Saint-Gilles, France

² Provimi France, Cargill, 35320, Crevin, France

Corresponding author: Etienne Labussière. Email: etienne.labussiere@inra.fr

Abstract

Feed intake and its daily pattern are regulated both at a short and a long term by several control pathways, including energy balance regulation. This trial aimed to determine the effect of dietary fibre and aleurone supplementation and their interaction on energy and nitrogen balances in growing pigs with *ad libitum* access to feed. Forty pigs (body weight: 35 kg) were fed diets differing by fibre concentration (NDF concentration: 10 or 14% DM) and aleurone supplementation (0, 2 or 4 g/kg) during three weeks. Pigs were housed individually in a respiration chamber during the last week to record feeding behaviour and measure energy and nitrogen balances (n=36). Glucose oxidation was studied on the 6th day with an injection of [U-¹³C] glucose and measurement of ¹³CO₂ production. There was no significant interaction between dietary fibre introduction and aleurone supplementation on any variables characterizing feeding behaviour. Pigs had less but longer meals with high level of dietary fibre, with an increased interval between two meals without effect on daily feed intake. The meal frequency significantly decreased when aleurone supplementation increased. Total tract apparent digestibility coefficient of dry matter, organic matter, ash, nitrogen and gross energy decreased when pigs received high dietary fibre level. Dietary

fibre level increased significantly faecal excreted nitrogen. Aleurone supplementation decreased nitrogen retention. Free access to the feed induced a great individual variability in feed intake level (from 784 to 2290 g/d) but also in feeding behaviour (from 5.5 meals per day to 21.5 meals per day). This variability can be linked with the importance of underlying feed intake regulation pathways and difference in energy balance and metabolism efficiency. Several profiles of metabolism efficiency can be discriminate thanks to a clustering based on feeding behaviour and pre-prandial concentrations of metabolites and hormones. Efficient pigs with a high retained energy as protein and lipid seem to be able to adapt their metabolism according to energy sources.

Keywords: Dietary fibre, wheat aleurone, feeding behaviour, energy metabolism, growing pig

Implications

Optimisation of feed intake in growing pigs is important in commercial farms for economic reasons. Dietary fibre affects satiety and satiation through different regulation pathways according to their botanical origin and inclusion rate. High dietary levels of fibre may be difficult to achieve in practical feeds because of technical or formulation constraints. Particular fibre fraction as aleurone from wheat can be alternatively used. With an objective of precision feeding in farms, individual variability in physiological responses to dietary fibre has to be considered to understand the variability of feed intake, feeding behaviour and energy and nitrogen balances.

Introduction

Feed intake and its daily pattern are regulated both at a long and a short terms by several control pathways, including energy balance regulation (Li and Patience, 2016). Pigs are assumed to modulate daily feed intake to maintain net energy (NE) intake, at least when

dietary NE concentration varied from 9.3 to 10.5 MJ/kg (Quiniou and Noblet, 2012). Outside this range of dietary NE concentration, feed intake modulation is not always possible because a minimal feed intake is needed to satisfy hunger or a huge increase in feed intake is limited by the ingestion capacity of the pig. At a short term level, dietary fibre (DF) modifies feeding behaviour, by increasing the interval between two meals and decreasing the number of meals per day (Bakare *et al.*, 2013). Feeding behaviour is regulated by several mechanisms, including blood glycaemia and digestive transit rate. Wheat aleurone is rich in arabinoxylans and β -glucans, considered as soluble fibres that are known to modulate post prandial glycaemia and the rate of gastric emptying, in relation with their viscosity property (Biörklund *et al.*, 2005, Garcia *et al.*, 2007). Aleurone is a suitable candidate to understand the effect of a particular component of DF on feeding behaviour and its regulation. Modifications of feeding behaviour induced different dynamics of nutrient absorption. Several studies have demonstrated the nutritional effects of feeding pattern on body composition (Cohn *et al.*, 1962) and nitrogen metabolism (Wu and Wu, 1950). These studies showed that the most efficient pigs (with high protein deposition and low urinary nitrogen excretion) are from a nibbler feeding profile because an increased number of meals per day improves energy utilization (Schrama *et al.*, 1996). Conversely, a lower number of meals per day has been shown to improve feed efficiency in pigs (Le Naou *et al.*, 2014).

This study aimed to determine the effect of DF enrichment and aleurone supplementation and their interaction on feed intake and feeding behaviour, energy and nitrogen balances in growing pigs with *ad libitum* access to feed. We used DF and aleurone to make distinction between the effect of fibre associated with dietary energy dilution and the specific effect of a particular type of fibre. We hypothesised that the effect of DF introduction and aleurone

supplementation on feed intake and feeding behaviour can be explained by energy and nitrogen balance.

Material and methods

Animals, housing and experimental design

The experiment was designed to determine the effect of two DF concentrations (NDF concentration: 10 or 14 % DM) and three supplementation levels of aleurone (0, 2 and 4 g/kg) and their interaction on feeding behaviour, nitrogen and energy balances and nutrient metabolism. It was conducted with forty castrated male pigs ((Piétrain x (Large White x Landrace)) with an average initial body weight (BW) of 25.6 ± 3.0 kg (70 days of age). Under general anaesthesia, a catheter was inserted in the external jugular vein of the pig as previously described (Melchior *et al.*, 2004). Pigs were then individually housed in a metabolic cage (60 × 120 cm) with a metal floor during three weeks. After two weeks of recovery and adaptation to experimental diet and individual housing, the cage was placed in an open-circuit respiration chamber (1.7 m³) during one week to measure voluntary feed and water intake, and nitrogen and energy balances. The first day in the chamber was considered as an adaptation day and considered only for digestibility measurements. On the 6th and 7th days respectively, glucose oxidation and kinetics of blood parameters (data not shown) were studied. The experiment was implemented during thirteen replicates. One level of DF and the three levels of aleurone supplementation were tested within each replicate. For each replicate, three or four littermates with a similar BW were selected and successively housed in the respiration chamber, because only one was available. The ambient temperature in the chamber was maintained constant at 24°C, relative humidity was regulated at 60% and a 12h lighting time span (0730 h to 1930 h) was used.

Table 1 *Ingredients and chemical composition of experimental diets*

	Low Fibre	High Fibre
Ingredients (g/kg)		
Wheat	339.6	219.7
Corn	219.7	219.7
Barley	219.7	219.7
Soybean meal	185.9	157.5
Rapeseed oil	5.0	5.0
Wheat bran	-	75.0
Soya bean hulls	-	50.0
Sugar beet pulp	-	25.0
L-Lysine HCL	3.0	2.8
L-Threonine	1.0	0.9
L-Tryptophan	0.1	0.1
DL-Methionine	0.4	0.4
Sodium chloride	4.5	4.5
Calcium carbonate	5.9	4.7
Dicalcium phosphate	10.1	9.9
Vitamin and mineral premix ¹	5.1	5.1
Chemical composition (% DM)		
Crude protein	18.1	16.8
Ether extract	3.6	3.5
Crude fibre	2.6	4.8
NDF	10.1	14.5
ADF	3.3	5.8
ADL	0.5	0.9
Starch	56.7	49.9
Gross energy (MJ/kg DM)	18.38	18.12

¹The premix supplied (per kg diet): vitamin A, 5000 UI; vitamin D3, 1000 UI; vitamin E, 20 mg; vitamin B1, 2 mg; vitamin B2, 4 mg; pantothenic acid, 2000 mg; vitamin B6, 1 mg; vitamin B12, 0.022 mg; niacinamide, 15 mg; vitamin K3, 2 mg; folic acid, 1 mg; biotine, 0.2 mg; choline chloride, 50 mg; Mg, 0.1 g; Ca, 1.33 g; Fe, 80 g; Cu, 10 mg; Zn, 100 mg; Mn, 40 mg; I, 0.2 mg; Se, 0.15 mg.

Experimental diets

Two concentrations of DF (low fibre: LF (NDF=10.1%) and high fibre: HF (NDF=14.5%); Table 1) and three supplementation levels of aleurone (GrainWise Wheat Aleurone; Horizon Milling; Minneapolis, Minnesota, USA; 0 g/kg: A0, 2 g/kg: A2 and 4 g/kg: A4) were tested in six experimental diets. The HF diet contained a mixture composed of 50% of wheat bran, 33% of soya bean hulls and 17% of sugar beet pulp. Experimental diets were balanced on the ratio of standardized ileal digestible lysine to NE (0.90 g/MJ NE) and the ratio between other amino acids and lysine were kept above requirements. Pigs received 500 g of a commercial growing feed (NDF=14%) on the first day after the surgery, and then 1000 g per day during four days with a transition from the commercial diet to one of the six experimental diets. Feed was provided twice a day at 0845 h and at 1645 h. Pigs had free access to experimental diets between 0900 h and 1630 h and between 1700 h and 0600 h. Pigs had free access to water.

Measurements

Pigs were weighed at the beginning and the end of the measurement week. The daily feed allowance was weighed and a sample of offered feed was cumulated each day of measurements for each pig for immediate DM measurement. For each experimental diet, samples were pooled over the whole experiment for subsequent chemical analyses. Feed refusals and spillages were collected at the end of each week of measurements and were oven-dried to determine the refused DM. A sieve permitted to separate faeces and urine that were collected in the same tray under the metal slatted floor of the cage. Faeces were collected at the end of the week, homogenized and a sample was stored at -20°C. Urine was

collected daily through a tube between the collecting tray and a bucket placed outside the respiratory chamber and that contained 250 mL of 10% H₂SO₄ to prevent from microbial activity and ammonia volatilization. The urine was weighed each day and a pooled sample was stored at -20°C. Urinary nitrogen recovered in condensed water and outgoing air was measured as previously described (Noblet *et al.*, 1987).

The O₂ concentration in outgoing air of the respiration chamber was measured with a paramagnetic differential analyser (Oxymat 16; Siemens AG, Karlsruhe, Germany), and the CO₂ concentration was measured with an infrared analyser (Ultramat 6; Siemens AG, Karlsruhe, Germany). Gas extraction rate of the air of the chamber was measured with a mass gas meter (Teledyne Brown Engineering, Hampton, VA, USA). Recovery tests of known amounts of pure CO₂ performed before, during and after experiment resulted in a recovery rate of -1.2%±0.8%. The metabolic cage was mounted on force sensors (9104A, Kistler, Switzerland) which produced an electrical signal proportional to the physical activity of the pig. Gas concentrations, physical characteristics of gas in the chamber and the signals of the force sensors were measured continuously and averaged over 10 seconds intervals (van Milgen *et al.*, 1997).

Glucose injection

On the 6th day of the measurement period during the first meal of the day, a solution of [U-¹³C] glucose (Cambridge Isotope Laboratories; 99% U-¹³C₆) was injected by the catheter to determine the oxidation rate of glucose from the measurement of expired ¹³CO₂ above baseline during the following 24 h. The ¹³CO₂ and ¹²CO₂ concentrations in outgoing air was measured using a nondispersive infrared dual analyser (AO2020, ABB, Zürich, Switzerland).

The basal production of $^{13}\text{CO}_2$ was measured on the day before injection of [U- ^{13}C] glucose and subtracted from the production of $^{13}\text{CO}_2$ on the day of injection.

Feeding and drinking behaviour

The feed trough and the water container were on a weighing scale to record feeding and drinking behavior. After one day of adaptation in the respiration chamber, feeding and drinking behavior were analysed during the six following days. For feed intake calculations, a day of measurement began at 0900 h and finished at 0600 h. For water intake calculations, a day of measurement began at 0900 h and finished at 0800 h to take into account water meals when the feed trough was locked. The water container was filled each morning between 0800 and 0900 h with tap water. The weights of the feed trough and the water pit were recorded at every 10 seconds. The components of feeding and drinking behavior (number of meals, size of the meal, feeding rate) were determined from the variations of these weights (Quemeneur *et al.*, 2018).

Chemical analyses

The diets and faeces samples were analysed for DM, ash, gross energy, nitrogen, crude fibre and starch according to standard procedures (AOAC, 1990). The NDF, ADF and ADL fractions were determined according to the method of Van Soest (Van Soest *et al.*, 1991). Urine samples were analysed for nitrogen and gross energy. Samples of condensed water and outgoing air were analysed for ammonia using an enzymatic method (Enzytec fluid; Scil Diagnostics GmbH, Viernheim, Germany). Commercial kits were used to determine plasma concentrations of glucose (Glucose RTU; bioMérieux, Craponne, France), lactate (Lactate PAP; bioMérieux, Craponne, France), free fatty acids (NEFA-HR(2); Wako Chemicals GmbH,

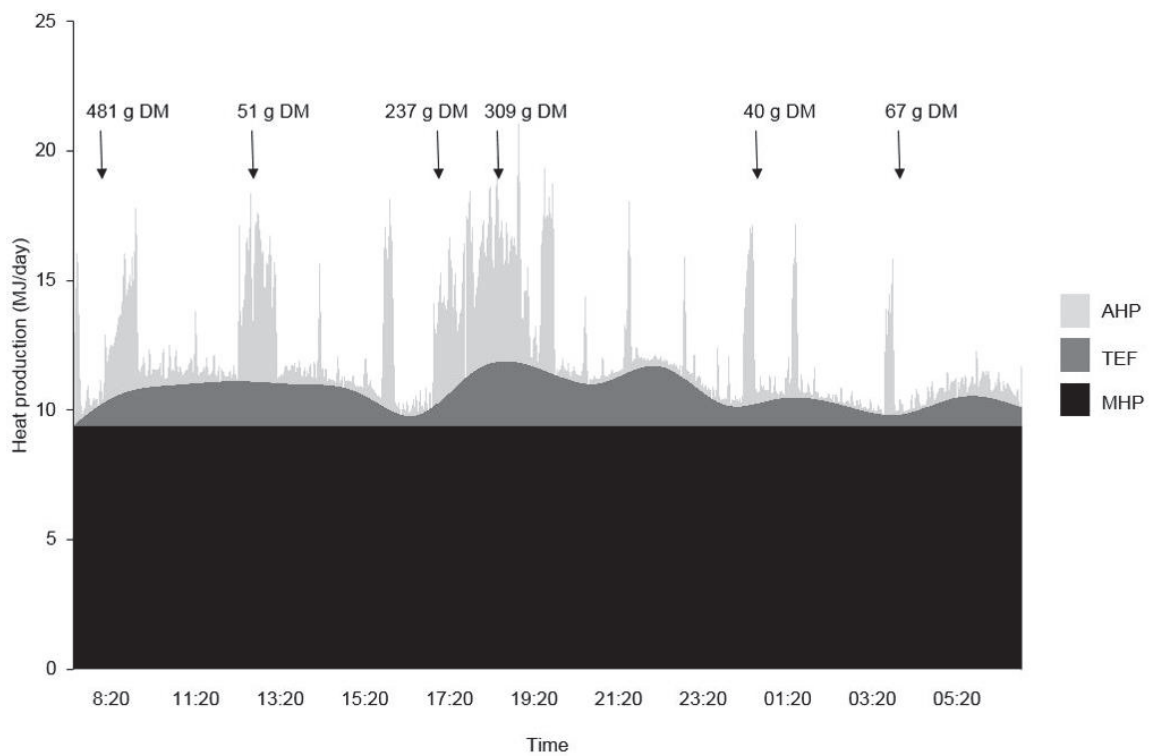


Figure 1 Partitioning of heat production between heat production due to physical activity (AHP), thermic effect of feeding (TEF) and minimal heat production (MHP) for pig N°663690 fed with HF-A2 diet on 24 November 2016.

Neuss, Germany), urea (Urea UV 250; bioMérieux, Craaponne, France), α -amino nitrogen (Protéines-kit; bioMérieux, Craaponne, France) and triglycerides (Triglycérides Enzymatique PAP 150; bioMérieux, Craaponne, France). These parameters were measured with a Konelab 20i device (Thermo Fisher Scientific, Courtaboeuf, France) according to manufacturers' recommendations. Plasma concentrations of insulin were measured using an RIA kit (INSULIN-CT; CisBio Bioassays, Codolet, France). Intra-assay CV was less than 5%.

Calculations

Total tract apparent faecal digestibility coefficients of DM, organic matter, nutrients and energy were calculated as previously described (Noblet and Shi, 1993). The metabolisable energy (ME) value was calculated as the difference between digestible energy and energy losses in urine but did not include the production of CH₄. Heat production (HP) was calculated from O₂ and CO₂ exchanges, corrected for urinary nitrogen (Brouwer, 1965). The retained energy (RE) was calculated as the difference between ME value and HP. Assuming an energy concentration of 23.6 kJ/g of deposited protein, energy retained as lipid was calculated as the difference between RE and energy retained as protein, the latter being calculated from nitrogen retention. Fat deposition was calculated assuming energy concentration of 39.7kJ/g fat. The HP was partitioned between different components: activity heat production (AHP), thermic effect of feeding (TEF) and minimal heat production (MHP; Figure 1) according to the method originally developed by (Van Klinken *et al.*, 2012). Briefly, the method is based on the hypothesis that instantaneous volumes of O₂ and CO₂ linked with the sum of MHP and TEF (or HP as zero physical activity, HP₀) can be predicted from natural splines, considering a daily number of knots of 17. To avoid deconvolution of respiration chamber data and associated errors in prediction, this approach was considered

on the volume of O₂ inspired and CO₂ expired by the pig. These volumes plus those associated to physical activity and predicted from force sensors were then used to predict the variations in gas concentrations in the outgoing air of the chamber according to van Milgen *et al.* (1997). The MHP was then determined from the minimal value of O₂ consumption and CO₂ production over the six days of measurement. The data were then used to correct HP and energy retention for the difference in energy lost as AHP, considering an average AHP of 6% of ME intake. For each pig, a corrected AHP (AHP_c) was then defined and corrected TEF (TEF_c), HP (HP_c), RE (RE_c) and energy retained as fat were calculated. Finally, the signals of the force sensors were used to determine lying and standing positions (Heetkamp *et al.*, 2007) and total AHP_c was partitioned between the different types of physical activity.

The [U-¹³C] glucose recovery as ¹³CO₂ was calculated as the molar ratio between expired ¹³C as ¹³CO₂ above baseline and injected ¹³C as [U-¹³C] glucose during 24 h. The duration to recover 50% of total recovery was determined from recovery kinetics.

Data analyses

Pigs were individually housed in an enclosure and a batch was constituted by 3 or 4 littermates that were successively measured during one week each. One level of DF and the three levels of aleurone supplementation were tested by batch. The pig was the experimental unit.

Variables describing feeding and drinking behaviours were analysed using ANOVA test with the MIXED procedure of SAS (SAS Inst. Inc., Cary, NC). The level of DF, aleurone supplementation and day were considered as fixed factors with two levels for DF (low (LF) or high (HF)) and three levels for aleurone supplementation (0 g/kg (A0), 2 g/kg (A2) or 4 g/kg

(A4)). Interaction between levels of DF and aleurone supplementation was tested. Replicate was considered as a random factor for these analyses.

Variables describing physical activity, digestibility, energy and nitrogen balances and glucose oxidation were analysed using ANOVA test with the GLM procedure of SAS (SAS Inst. Inc., Cary, NC). Levels of DF and aleurone supplementation were considered as fixed factors. Interaction between levels of DF and aleurone supplementation was tested. Replicate was considered as a random factor for these analyses. Period was added as a fixed effect to take into account of the variability in BW.

Data were further analysed by multiple factorial analysis and hierarchical classification on principal components to discriminate clusters of pigs (Husson *et al.*, 2010, Supplementary File). Three classes of variables were included: pre-meal plasma concentrations of metabolites and insulin, variables characterizing feeding behaviour over the previous days and the size of the first meal on the last day of measurement. After cluster identification using the R statistical package "FactoMineR" (Lê *et al.*, 2008), data were further tested by ANOVA with GLM procedure of SAS using the cluster as main factor and replicate and period as random factors.

Data were tested for normality according to Shapiro-Wilk's test of residuals. Data for feeding behaviour and time required to recover 50% of ¹³C recovery in CO₂ were inverse-transformed before ANOVA analyses. Differences were considered significant for $P < 0.05$ and as a trend for $0.05 < P < 0.10$. Data are shown as *lsmeans* in tables with rSD as an indication of the variability. Post hoc tests were performed through Tukey's pairwise comparison of the means (*lsmeans* statement in SAS).

Table 2 Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on feed intake and feeding behaviour in growing pigs (n=36)¹

	Fibre		Aleurone			RSD	P-value ²	
	LF	HF	A0	A2	A4		F	A
Number of pigs	17	19	14	12	10			
Body weight (kg) ³	37.0	38.8	38.0	37.9	37.9	2.1	0.33	0.99
Average daily feed intake (g DM/day)	1335	1478	1499 ^a	1470 ^a	1250 ^b	298	0.11	<0.01
Number of meals per day ⁴	10.1	9.0	9.4 ^a	10.6 ^a	8.2 ^b	3.2	0.04	<0.01
Average feed intake per meal (g DM/meal) ⁴	157	188	180	160	182	57	<0.01	0.10
Average meal duration (min) ⁴	10.7	11.1	10.8 ^a	10.4 ^a	11.8 ^b	5.9	0.56	<0.01
Total meal duration per day (min/day) ⁴	95	91	93	97	88	30	0.08	0.55
Interval between two meals (min) ⁴	153	170	157 ^a	151 ^a	185 ^b	69	0.04	<0.01
Water intake (mL/day) ⁴	3269	3498	3377	3447	3308	128	0.75	0.44
Number of water meals per day ⁴	13.9	14.5	14.0	15.1	13.3	0.4	0.38	0.60
Water meal size (mL per meal) ⁴	253	254	253	242	269	12	0.87	0.06

¹The experiment was conducted with 6 growing pigs fed LF-A0, 6 growing pigs fed LF-A2, 5 growing pigs fed LF-A4, 8 growing pigs fed HF-A0, 6 growing pigs fed HF-A2 and 5 growing pigs fed HF-A4.

²Analysis of variance performed using Proc Mixed (SAS) including the effect of dietary fibre (F) and aleurone supplementation (A), the interaction between dietary fibre and aleurone supplementation (non-significant) and day as main factors and replicate as random effect. Data are presented in table as lsmeans unless stated otherwise.

³ For body weight, the interaction between dietary fibre introduction and aleurone supplementation was significant with $P < 0.01$ with the following lsmeans: 38.6 for LF-A0; 34.2 for LF-A2, 38.1 for LF-A4; 37.3 for HF-A0; 41.6 for HF-A2 and 37.6 for HF-A4.

³ Logarithmic transformation was previously performed to validate normality test according to Shapiro-Wilk's test of residuals. Values are presented in table as means of the estimated data from GLM model after exponential transformation of the predicted values.

⁴ Square root transformation was previously performed to validate normality test according to Shapiro-Wilk's test of residuals. Values are presented in table as means of the estimated data from GLM model after squared transformation of the predicted values.

Results

Feeding behaviour

There was no significant interaction between DF introduction and aleurone supplementation on any variables characterizing feeding behaviour. Pigs had less meals per day with high level of DF ($P = 0.04$), with an extension of the interval between two meals ($P < 0.01$) without effect on daily feed intake (Table 2). The meal frequency and average daily feed intake significantly decreased when aleurone supplementation increased ($P < 0.01$). Pigs tended to spend less time to eat with HF diet (-4 minutes/day, $P = 0.08$). There was no significant effect of DF introduction or aleurone supplementation on any variables characterising drinking behaviour.

Total tract apparent digestibility coefficients

Total tract apparent faecal digestibility coefficient of DM, organic matter, ash, nitrogen and GE decreased when pigs received high DF level, independently of aleurone supplementation (Table 3). Total tract apparent digestibility coefficient of crude fibre and ADF increased when pigs received high DF level, independently of aleurone supplementation. There was an interaction between DF introduction and aleurone supplementation on ADL digestibility. When pigs received LF diet, the ADL digestibility was the highest with the aleurone supplementation at 4 g/kg whereas the ADL digestibility was the highest for the supplementation at 2 g/kg of aleurone when pigs received HF diet.

Nitrogen and energy balance

There was no interaction between DF introduction and aleurone supplementation on nitrogen and energy balances (Table 4). Dietary fibre introduction increased faecal excreted

Table 3 Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on apparent faecal digestibility coefficients of nutrients and energy and metabolizability of energy in growing pigs (n=36)¹

	Fibre		Aleurone			rSD	P-value ²	
	LF	HF	A0	A2	A4		F	A
Apparent faecal digestibility coefficients (%)								
Dry matter	87.8	83.3	86.0	84.5	86.2	1.2	<0.01	0.09
Organic matter	90.2	86.5	88.7	87.5	88.9	0.9	<0.01	0.08
Ash	63.0	54.0	59.7	56.3	59.5	3.3	<0.01	0.27
Nitrogen	83.7	75.8	80.2	78.0	81.0	1.8	<0.01	0.07
Crude fibre	41.4	54.8	46.6	45.7	52.1	5.2	0.01	0.20
NDF	55.4	57.2	56.7	53.7	58.4	3.3	0.57	0.15
ADF	44.2	53.6	49.2	46.4	51.1	4.9	0.04	0.40
ADL ³	48.8	49.4	49.1	48.1	51.1	3.8	0.87	0.76
Gross energy	87.6	82.7	85.7	84.0	85.7	1.2	<0.01	0.08
ME/DE (%)	97.7	97.7	97.9 ^b	97.8 ^b	97.3 ^a	0.2	0.98	<0.01

¹The experiment was conducted with 6 growing pigs fed LF-A0, 6 growing pigs fed LF-A2, 5 growing pigs fed LF-A4, 8 growing pigs fed HF-A0, 6 growing pigs fed HF-A2 and 5 growing pigs fed HF-A4.

²Analysis of variance performed using Proc GLM (SAS) including the effect of dietary fibre (F) and aleurone supplementation (A) as main factor, and the interaction between dietary fibre and aleurone supplementation (non-significant). Data are presented in table as lsmeans.

³ For ADL digestibility coefficient, the interaction between dietary fibre introduction and aleurone supplementation was significant with $P < 0.01$ with the following lsmeans: 47.0% for LF-A0; 44.2% for LF-A2, 55.3% for LF-A4; 51.2% for HF-A0; 52.0% for HF-A2 and 44.9% for HF-A4.

nitrogen ($P = 0.04$). Aleurone supplementation decreased significantly retained nitrogen and the ratio between retained and digested nitrogen. Dietary fibre introduction did not affect energy balance, partitioning of HP nor respiratory quotient (1.166 on average). The ME intake averaged 2468 kJ/kg BW^{0.60} per day, among which 14% and 31% were retained as body protein and lipid, respectively. Aleurone supplementation decreased energy retention as protein ($P = 0.05$) but it did not affect HP (1382 kJ/kg BW^{0.60} per day on average), nor total energy retention (1169 kJ/kg BW^{0.60} per day on average).

Dynamics of glucose oxidation

The day of [U-¹³C] glucose injection, the size of the first meal ranged from 127 g to 824 g of DM and the interval since the last meal varied from 105 minutes to 913 minutes, irrespective of experimental diets (Table 5). Neither DF introduction nor aleurone supplementation affected total ¹³C recovery (57.4% on average) and the time required to recover 50% of maximal ¹³C recovery (1.6 h on average). The size of the voluntary meal decreased significantly the time required to recover 50% of maximal ¹³C recovery.

Variability of responses

Independently of the experimental diet, the multivariate analysis allowed to discriminate pigs among four clusters, exhibiting significant differences in average BW and feed intake (Table 6). Feed intake ranged from 1142 to 1795 g DM per day between clusters 2 and 4, respectively ($P < 0.01$). The number of meals per day was also lower for clusters 1 and 2 than for cluster 4. Pigs grouped in cluster 2 tended to spend less time in standing position while eating and drinking compared with pigs belonging to other clusters ($P = 0.09$, Figure 2). Total tract apparent digestibility coefficients did not differ between clusters (data not shown).

Table 4 Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on nitrogen and energy balances in growing pigs (n=36)¹

	Fibre		Aleurone			rSD	P-value ²	
	LF	HF	A0	A2	A4		F	A
Nitrogen balance (g/kg BW^{0.60} per day)								
Intake	4.64	4.48	4.68	4.84	4.17	0.53	0.75	0.20
Excreted								
Faecal	0.76	1.07	0.92	1.04	0.79	0.13	0.04	0.07
Urinary	1.22	1.05	1.09	1.07	1.25	0.19	0.30	0.35
Total	1.97	2.14	2.02	2.11	2.04	0.27	0.54	0.89
Retained	2.63	2.25	2.68 ^b	2.54 ^b	2.11 ^a	0.26	0.13	0.01
Retained N (% digested N)	68.8	67.4	71.0 ^b	70.5 ^b	62.7 ^a	3.5	0.66	<0.01
Energy balance (kJ/kg BW^{0.60} per day)								
ME intake	2442	2462	2589	2574	2194	290	0.94	0.11
HP								
MHP	934	944	961	936	920	47	0.83	0.43
AHP	143	140	142	142	140	14	0.87	0.98
AHP _c ³								
Lying	47	49	51	51	43	8	0.78	0.29
Standing and eating	43	48	48	48	39	9	0.52	0.30
Standing without eating	56	50	56	55	49	9	0.47	0.46
Total	146	148	155	154	132	1	0.94	0.11
TEF _c ⁴	289	308	301	319	275	38	0.59	0.28
Total	1364	1394	1409	1402	1327	79	0.68	0.28
RE _c								
As protein	389	333	396 ^b	376 ^b	311 ^a	39	0.13	0.01
As lipid _c	757	768	839	821	627	210	0.96	0.29
Total	1152	1110	1268	1211	935	238	0.85	0.15
Respiratory quotient	1.153	1.171	1.171	1.167	1.147	0.026	0.46	0.38
Nutrient deposition (g/day)								
Protein	144	127	149 ^b	141 ^b	117 ^a	18	0.32	0.05
Lipid	169	179	192	188	141	53	0.83	0.32

¹ The experiment was conducted with 6 growing pigs fed LF-A0, 6 growing pigs fed LF-A2, 5 growing pigs fed LF-A4, 8 growing pigs fed HF-A0, 6 growing pigs fed HF-A2 and 5 growing pigs fed HF-A4.

² Analysis of variance performed using Proc GLM (SAS) including the effect of dietary fibre (F) and aleurone supplementation (A) as main factor, and the interaction between dietary fibre and aleurone supplementation (non-significant). Data are presented in table as lsmeans;

³ Heat production due to the physical activity was corrected for inter-individual differences. The proportion of ME intake dissipated as HP due to physical activity (AHP/ME) was fixed at the mean value (6%).

⁴ For thermic effect of feeding corrected for inter-individual differences in energy expenditure due to physical activity (TEF_c), the interaction between dietary fibre introduction and aleurone supplementation was significant with $P < 0.01$ with the following lsmeans (kJ/kg BW^{0.60} per day): 318 for LF-A0; 259 for LF-A2, 291 for LF-A4; 283 for HF-A0; 380 for HF-A2 and 260 for HF-A4.

According to the variations in feed intake, digestible nitrogen and ME intake significantly differed between clusters (2.9 vs 4.1 g/kg BW^{0.60} per day and 2049 vs 2995 kJ/kg BW^{0.60} per day for cluster 2 and 4 respectively; $P < 0.01$). As a percentage of ME intake, HP was the highest for pigs grouped in cluster 2 (61.8% of ME) due to the highest MHP (43.5% of ME). The proportion of ME retained in body pools was the lowest for these pigs. The day of [U-¹³C] glucose injection, total ¹³C recovery as ¹³CO₂ did not significantly differ between clusters whereas the time required to recover 50% of ¹³CO₂ was shorter for pigs belonging to cluster 4 compared with other clusters ($P = 0.04$).

Discussion

The objective of the paper was to determine the effect of DF introduction and aleurone supplementation on feed intake and feeding behaviour in pigs having free access to feed during 20 hours, considering that the changes in nitrogen and energy metabolisms can explain the changes in feeding behaviour.

This study confirmed that the increase in DF concentration is associated with an increase in feed intake to achieve a constant energy intake. Although the difference in feed intake between the two levels of DF did not reach significance (+ 143 g/day; $P=0.11$), ME intake was similar between the 2 diets (2488 kJ/kg BW^{0.60} per day). This was associated with an increased meal size whereas the meal frequency decreased (+31 g/meal and -1.1 meals per day, respectively). As expected (Chabeauti *et al.*, 1991; Le Goff *et al.*, 2002), the increase in DF concentration lead to lower digestibility coefficients of nutrients and energy (-4.9 points of energy digestibility). The mix of fibrous feedstuffs (sugar beet pulp, wheat bran and soya bean hulls) used in the HF diet permitted to study an overall effect of DF without considering a particular physicochemical or functional effect of a specific DF fraction. On one side, sugar beet pulp and soya bean hulls contain high amounts of pectic substances which

Table 5 Effect of dietary fibre and aleurone supplementation on glucose oxidation measured as ^{13}C recovery in expired CO_2 after an intravenous injection of $[\text{U}^{13}\text{C}]$ -glucose in growing pigs ($n=29$)¹.

	Fibre		Aleurone				P-value ²			
	LF	HF	A0	A2	A4	rSD	F	A	MS	D
Meal size (g)	1648	1575	1691	1673	1471	444	0.72	0.63	-	-
Daily feed intake (g)	363	392	421	399	312	156	0.70	0.44	-	-
Duration since the last meal (h)	7.4	5.1	6.4	6.3	6.0	2.6	0.07	0.95	-	-
Total ^{13}C recovery in CO_2 (%)	59.6	58.9	58.8	57.8	61.1	1.6	0.86	0.43	0.70	0.11
Time required to recover 50% of ^{13}C recovery in CO_2 (h) ³	2.0	1.5	1.7	1.9	1.6	0.6	0.30	0.61	<0.01	0.04

¹ The experiment was conducted with 5 growing pigs fed LF-A0, 5 growing pigs fed LF-A2, 4 growing pigs fed LF-A4, 7 growing pigs fed HF-A0, 5 growing pigs fed HF-A2 and 4 growing pigs fed HF-A4.

² Analysis of variance performed using Proc GLM (SAS) including the effect of dietary fibre (F) and aleurone supplementation (A) as main factor, and the interaction between dietary fibre and aleurone supplementation (non-significant). Data are presented in table as lsmeans unless stated otherwise.

³ Inverse transformation was previously performed to validate normality test according to Shapiro-Wilk's test of residuals. Values are presented in table as means of the estimated data from GLM model after inverse transformation of the predicted values.

are highly digestible. On the other side, wheat bran is rich in hemicellulose which is less digested. Additionally, the lignin content varied from 35 g/kg of DM in sugar beet pulp and soya bean hulls to 75 g/kg of DM in wheat bran (Back Knudsen, 2001). The mix used in the HF diet increased insoluble and soluble fibre concentration by 3.9 and 0.2% of DM, respectively. The ratio between RE and ME was not affected by DF concentration. This is consistent with previous observations in growing pigs of similar BW and fed maize bran (Le Goff *et al.*, 2002). In the HF diet, the dilution of energy because of high DF concentration was not compensated for, but the two diets were formulated for similar AA to NE ratio. Finally, the modifications in feed intake gave although a similar protein intake between DF levels. Consistently, protein and lipid deposition did not differ significantly between the two diets (Lawrence *et al.*, 1994, Le Bellego and Noblet, 2002).

Aleurone supplementation at 4 g/kg decreased meal frequency (-1.2 per day) without affecting meal size (173 g /meal on average). This resulted in a decreased ADFI (-249 g DM/d, $P < 0.01$) and consequently numerical decreased energy (-395 kJ ME/kg $BW^{0.60}$ per day) and nitrogen intakes (-0.5 g/kg $BW^{0.60}$ per day). The variability in the individual response did not permit to reach a significant difference, neither for nutrient intake nor for digestibility coefficients. However, total nitrogen retention was significantly lower when the diet was supplemented with 4 g aleurone/kg. The difference in nitrogen retention (-0.5 g/kg $BW^{0.60}$ per day) is consistent with the difference in absorbed nitrogen (-0.4 g/kg $BW^{0.60}$ per day), considering the decrease in nitrogen efficiency. Although aleurone is known to decrease nutrient digestibility when used as a feedstuff (Bach Knudsen and Hansen, 1991), a direct effect of aleurone supplementation on protein digestibility and metabolism was not expected in our study with a maximum supplementation level of 4 g/kg. The specific effect

Table 6 Characterization of groups after clustering of growing pigs according to feeding behaviour, voluntary test meal and pre-prandial plasma metabolites and insulin concentrations

	Clusters				rSD	P-value ¹
	1	2	3	4		Cluster
Number of pigs	11	9	6	10		
Number of pigs fed LF-A0/LF-A2/LF-A4 diets	2/3/1	0/2/1	2/0/1	2/1/2		
Number of pigs fed HF-A0/HF-A2/HF-A4 diets	3/1/1	1/2/3	1/1/1	3/2/0		
Average body weight (kg)	36.2 ^{ab}	35.6 ^a	39.7 ^{bc}	40.9 ^c	2.1	0.02
Feeding behaviour						
Feed intake (g DM/day)	1366 ^{ab}	1142 ^a	1510 ^{bc}	1795 ^c	173	<0.01
Number of meals per day	7.4 ^a	7.7 ^a	9.8 ^{ab}	12.5 ^b	2.1	0.02
Meal size (g)	190	161	170	166	36	0.70
Meal duration (min)	12.8	11.3	11.1	10.2	2.7	0.67
Interval between meals (min)	190.4	191.0	144.7	133.2	31.6	0.07
Nitrogen efficiency						
Digestible nitrogen (g/kg BW ^{0.60} per day)	3.6 ^b	2.9 ^a	3.7 ^b	4.1 ^b	0.2	<0.01
Retained N (% digestible N)	72.1	63.6	68.0	70.4	4.4	0.15
Energy efficiency						
ME intake (kJ/kg BW ^{0.60} per day)	2374 ^{ab}	2049 ^a	2517 ^b	2995 ^c	219	<0.01
Heat production (% ME intake)						
MHP	39.1 ^{bc}	43.5 ^c	36.5 ^{ab}	33.3 ^a	2.6	<0.01
AHP	6.1	6.8	5.3	5.1	1.4	0.06
AHP _c ²						
Lying	1.9	2.0	1.9	2.0	0.3	0.98
Standing and eating	1.9	1.6	2.1	1.9	0.2	0.13
Standing without eating	2.1	2.4	2.1	2.1	0.3	0.55
Total	6.0	6.0	6.0	6.0	-	-
TEF _c	11.8	12.2	11.6	11.6	2.0	0.98
Total	57.0 ^{ab}	61.8 ^b	54.1 ^a	50.9 ^a	3.6	0.01
RE _c (% ME intake)						
As protein	16.0	13.7	15.0	14.7	1.1	0.10
As lipid	27.3 ^a	25.0 ^a	31.8 ^{ab}	34.4 ^b	4.1	0.05
Total	42.9 ^{ab}	38.1 ^a	45.8 ^{bc}	48.9 ^c	3.6	0.02
Respiratory quotient	1.154 ^a	1.133 ^a	1.170 ^{ab}	1.202 ^b	0.020	<0.01
Glucose oxidation						
Total ¹³ C recovery in CO ₂ (%)	56.1	58.2	59.2	52.8	4.5	0.13
Time required to recover 50% of ¹³ C recovery in CO ₂ (h)	1.82 ^b	1.82 ^b	1.57 ^{ab}	1.36 ^a	0.11	0.04

¹Analysis of variance performed using Proc GLM (SAS) including effects of clustering-. Data are presented in table as *lsmeans*

²Heat production due to the physical activity was corrected for inter-individual differences. The proportion of ME intake dissipated as HP due to physical activity (AHP/ME) was fixed at the mean value (6%).

of aleurone on nitrogen retention may thus be explained by difference in energy intake and metabolism or by changes in feeding pattern.

The experiment was designed to generate variability in feeding patterns while introducing a mixture of DF sources or a specific fraction in order to study the link between feeding pattern and metabolisms. DF introduction and aleurone supplementation had different impacts on feeding pattern, by modifying both the meal frequency, the meal size (with the HF diet) or the meal duration (with aleurone supplementation). The increased meal size induced by DF is not associated with longer meals, which suggests an increased feeding rate (13.6 vs 16.7 g/min for LF and HF diets respectively, $P < 0.01$). This may be permitted by a greater stomach size (+17 g, data not shown), as expected (Jørgensen *et al.*, 1996). The increase in meal duration observed with aleurone supplementation suggests a delayed satiation while meal size is not affected. In the same pigs, it has been shown that the increase in plasmatic concentration of glucose following the meal was lower and delayed with the diet supplemented at 4 g aleurone per kg (Quemeneur *et al.*, 2018). The decrease in meal frequency observed with both DF introduction and aleurone supplementation suggests a prolonged satiety. It is also associated with a high pre-prandial plasmatic concentration of insulin (Quemeneur *et al.*, 2018). Additionally, DF introduction leads to enhanced fermentation in the caecum and colon and volatile fatty acids absorption. The latter are known to stimulate GLP1 and PYY with their specific anorexigenic properties. Considering the low level of introduction, such a hypothesis is difficult to involve with aleurone supplementation but the increased pre-prandial urea concentration may inhibit the occurrence of new meals (Coma *et al.*, 1995; Allen *et al.*, 2009; Quemeneur *et al.*, 2018).

Free access to the feed permitted to move closer to the reality of commercial farms and induced a great individual variability in feed intake level (from 784 to 2290 g/d) but also

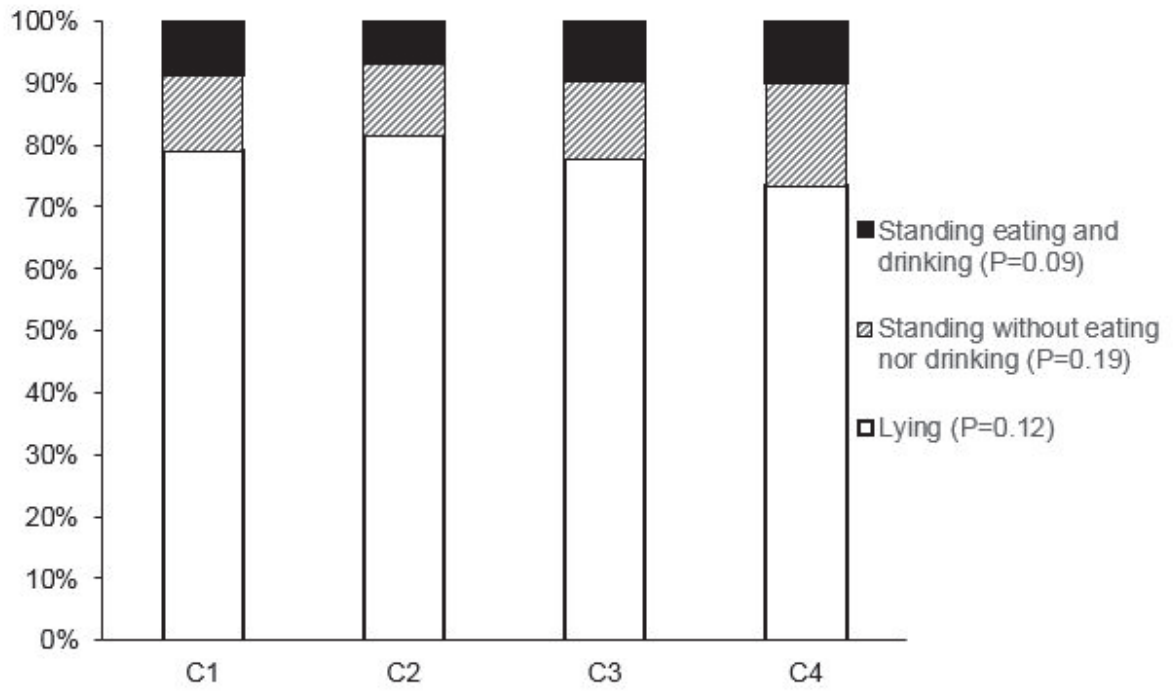


Figure 2 Effect of clustering of growing pigs on time partitioning between lying, standing while eating or drinking and other standing activities.

in feeding behaviour (from 5.5 meals per day to 21.5 meals per day). The clustering was useful to discriminate different profiles of pigs. Pigs belonging to clusters 1 and 2 exhibited the lowest feed intake, whereas those belonging to clusters 3 and 4 had the highest meal frequency. The BW was not included in the multivariate analysis, but significantly differed between pigs grouped in clusters 1 and 2 on one side, and 3 and 4 on the other side. The importance of BW in the regulation of feed intake is linked with the increased energy and nutrient requirements and the increased size of the digestive tract (Pekas, 1991). Pigs belonging to clusters 1 and 2 were those having the lowest energy retention, mainly as lipid. This is associated with increased ME losses as MHP whereas losses as AHP and TEF did not differ between clusters. The partitioning of HP was estimated from the analysis of total HP kinetics that distinguished events with a high frequency (physical activity) from those having a low frequency (feed intake and basal metabolism; van Klinken *et al.*, 2013). The MHP values for clusters 1 and 2 were slightly higher than the values of basal HP when estimated after a prolonged fasting period (916 vs 732 kJ/kg BW^{0.60} per day; Le Goff and Noblet, 2001), but they indicate that 41% of ME were used for maintenance purpose or long term utilization of dietary nutrients. Pigs belonging to clusters 3 and 4 were those exhibiting the highest efficiency of energy utilization, because of a lower proportion as ME lost as MHP. The dynamics of ¹³C recovery after ¹³C glucose injection also indicates that nutrients are used more rapidly after absorption because the time to recover 50% of total ¹³CO₂ was lower for pigs belonging to cluster 4. Together with the increased meal frequency, the results suggest that these pigs were able to consume more meals because of a more rapid utilization of dietary nutrients. The highest respiratory quotient suggests an increased lipogenesis shortly after the meal, whereas long term energy needs are faced through an increased meal frequency.

In conclusion, introduction of DF had expected effects on total tract apparent digestibility and voluntary feed intake with a decrease of meal frequency. The supplementation of aleurone decreased ADFI with a reduction of the meal number per day, especially with the supplementation of 4 g/kg, without modification of average meal size. This induced a decrease in nitrogen retention and a low nutrient deposition. Finally, this study showed the high individual variability of feed intake level and feeding behaviour when pigs had free access to feed. Independently of experimental diets, different profiles can be characterized and associated with different metabolic strategies and different energy efficiencies. Energy utilization in these different profiles of pigs should be investigated in further studies to understand individual variability in energy efficiency.

Acknowledgements

The authors thank G. Guillemois and J.F. Rouaud for diets manufacturing, A. Chauvin, J. Georges, F. Le Gouevic, M.H. Lohat and V. Piedvache for animal care and A. Marchais, G. Robin and C. Perrier for laboratory analysis.

References

- Allen M, Bradford B and Oba M 2009. Board-Invited Review: The hepatic oxidation theory of the control of feed intake and its application to ruminants. *Journal of Animal Science* 87, 3317-3334.
- Association of Official Analytical Chemists (AOAC) 1990. *Official methods of analysis*. 15th edition. AOAC, Arlington, VA, USA.
- Bach Knudsen KE and Hansen I 1991. Gastrointestinal implications in pigs of wheat and oat fractions. *British Journal of Nutrition* 65, 217-232.
- Back Knudsen KE 2001. The nutritional significance of "dietary fibre" analysis. *Animal Feed Science and Technology* 90, 3-20.
- Bakare AG, Ndou SP and Chimonyo M 2013. Influence of physicochemical properties of fibrous diets on behavioural reactions of individually housed pigs. *Livestock Science* 157, 527-534.

- Biörklund M, Van Rees A, Mensink R and Önning G 2005. Changes in serum lipids and postprandial glucose and insulin concentrations after consumption of beverages with β -glucans from oats or barley: a randomised dose-controlled trial. *European journal of clinical nutrition* 59, 1272-1281.
- Brouwer E 1965. Report of sub-committee on constants and factors. In *Proceedings of the 3rd symposium on energy metabolism of farm animals, 1965*, 441-443.
- Chabeauti E, Noblet J and Carré B 1991. Digestion of plant cell walls from four different sources in growing pigs. *Animal Feed Science and Technology* 32, 207-213.
- Cohn C, Joseph D and Allweiss MD 1962. Nutritional effects of feeding frequency. *The American journal of clinical nutrition* 11, 356-361.
- Coma J, Carrion D and Zimmerman D 1995. Use of plasma urea nitrogen as a rapid response criterion to determine the lysine requirement of pigs. *Journal of Animal Science* 73, 472-481.
- Garcia A, Otto B, Reich S, Weickert M, Steiniger J, Machowetz A, Rudovich N, Möhlig M, Katz N and Speth M 2007. Arabinoxylan consumption decreases postprandial serum glucose, serum insulin and plasma total ghrelin response in subjects with impaired glucose tolerance. *European journal of clinical nutrition* 61, 334-341.
- Heetkamp M, Gerrits W, Van Knegsel A and Van den Brand H 2007. Comparing techniques to estimate energy expenditure on physical activity in individually housed dairy cows. *European Association for Animal Production* 124, 211.
- Husson F, Josse J and Pagès J 2010. Analyse de données avec R-Complémentarité des méthodes d'analyse factorielle et de classification. In *42èmes Journées de Statistique*, 1-6.
- Jørgensen H, Zhao X-q and Eggum BO 1996. The influence of dietary fibre and environmental temperature on the development of the gastrointestinal tract, digestibility, degree of fermentation in the hind-gut and energy metabolism in pigs. *British Journal of Nutrition* 75, 365-378.
- Lawrence B, Adeola O and Cline T 1994. Nitrogen utilization and lean growth performance of 20-to 50-kilogram pigs fed diets balanced for lysine: energy ratio. *Journal of Animal Science* 72, 2887-2895.

- Le Bellego L and Noblet J 2002. Performance and utilization of dietary energy and amino acids in piglets fed low protein diets. *Livestock Production Science* 76, 45-58.
- Le Goff G and Noblet J 2001. Comparative total tract digestibility of dietary energy and nutrients in growing pigs and adult sows. *Journal of Animal Science* 79, 2418-2427.
- Le Goff G, Dubois S, Van Milgen J and Noblet J 2002. Influence of dietary fibre level on digestive and metabolic utilisation of energy in growing and finishing pigs. *Animal Research* 51, 245-259.
- Le Naou T, Le Flo'h N, Louveau I, Van Milgen J and Gondret F 2014. Meal frequency changes the basal and time-course profiles of plasma nutrient concentrations and affects feed efficiency in young growing pigs. *Journal of Animal Science* 92, 2008-2016.
- Lê S, Josse J and Husson F 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. 25, 1, 1-18.
- Li Q and Patience JF 2017. Factors involved in the regulation of feed and energy intake of pigs. *Animal Feed Science and Technology* 233, 22-33.
- Melchior D, Sève B and Flo'h L 2004. Chronic lung inflammation affects plasma amino acid concentrations in pigs 1. *Journal of Animal Science* 82, 1091-1099.
- Noblet J and Shi X 1993. Comparative digestibility of energy and nutrients in growing pigs fed ad libitum and adults sows fed at maintenance. *Livestock Production Science* 34, 137-152.
- Noblet J, Henry Y and Dubois S 1987. Effect of Protein and Lysine Levels in the Diet on Body Gain Composition and Energy Utilization in Growing Pigs 1. *Journal of Animal Science* 65, 717-726.
- Pekas J 1991. Digestion and absorption capacity and their development. In *Swine nutrition* ed. E R Miller, D E Ullrey and A J Lewis. 37-73.
- Quemeneur K, Labussiere E, Le Gall M, Lechverstrier Y and Montagne L 2018. Feeding behaviour and pre-prandial status affect post-prandial plasma energy metabolites and insulin kinetics in growing pigs fed diets differing in fibre concentration. *British Journal of Nutrition*. *In press*
- Quiniou N and Noblet J 2012. Effect of the dietary net energy concentration on feed intake and performance of growing-finishing pigs housed individually¹. *Journal of Animal Science* 90, 4362-4372.

Schrama J, Verstegen M, Verboeket P, Schutte J and Haaksma J 1996. Energy metabolism in relation to physical activity in growing pigs as affected by type of dietary carbohydrate. *Journal of Animal Science* 74, 2220-2225.

van Klinken JB, van den Berg SA and Willems van Dijk K 2013. Practical aspects of estimating energy components in rodents. *Frontiers in physiology* 4, 94, 1-16.

Van Klinken JB, van den Berg SA, Havekes LM and Van Dijk KW 2012. Estimation of activity related energy expenditure and resting metabolic rate in freely moving mice from indirect calorimetry data. *PloS one* 7, e36162.

van Milgen J, Noblet J, Dubois S and Bernier J-F 1997. Dynamic aspects of oxygen consumption and carbon dioxide production in swine. *British Journal of Nutrition* 78, 397-410.

Van Soest Pv, Robertson J and Lewis B 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74, 3583-3597.

Wu H and Wu DY 1950. Influence of feeding schedule on nitrogen utilization and excretion. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine* 74, 78-82.

Supplementary file

Blood collection

On day 7, blood was sampled to analyse plasmatic concentrations of metabolites (glucose, lactate, triglycerides, free fatty acids, α -amino nitrogen and urea) and insulin. The catheter inserted in the external jugular vein of the pig was externalized outside of the respiration chamber to collect blood samples without disturbing the animal. The first voluntary meal of day 7 that occurred between 0900 h and 1430 h was considered as a test meal. Blood (10 mL) was sampled at 0830 h and 0845 h (referred as pre-prandial), at the beginning of the meal and 15, 30, 45, 60 minutes after the meal. Blood samples were stored on ice before centrifugation during 10 min at 3000 g (4°C). Plasma was then harvested and stored at -20°C until metabolites and hormone concentration analyses. For each blood sampling, the haematocrit (H) was measured in order to adjust plasma concentrations of metabolites and hormones. For each pig, a basal haematocrit (BH) was calculated as the mean of pre-prandial haematocrits. Plasma metabolite and insulin concentrations were adjusted as follows:

$$\text{Adjusted concentration} = \text{Real concentration} \times \frac{(100 - \text{BH})}{(100 - \text{H})}$$

Data analyses

Data were further analysed by multiple factorial analysis and hierarchical classification on principal components to discriminate clusters of pigs using the R statistical package “FactoMineR” (Lê et al., 2008). As blood metabolites and insulin concentrations are affected by feeding behaviour (Reynolds et al., 2010, Le Naou et al., 2014), size of the test meal and pre-prandial metabolites and insulin concentrations, pigs were discriminated on these different factors of variation to analyse their effects on plasma metabolites and insulin kinetics. Three classes of variables were included in the clustering analysis: pre-meal plasma concentrations of metabolites (glucose, lactate, free fatty acids, α -amino nitrogen, urea and

triglycerides) and insulin, variables characterizing feeding behaviour over the previous days (number of meals, average meal size (g/kg BW^{0.60}), average duration of meal (minutes), total duration of feed intake per day (minutes), and ADFI (g/kg BW^{0.60})) and the size of the test meal (g/kg BW^{0.60}). After cluster identification, data were further tested by ANOVA with MIXED procedure of SAS for a cluster effect on feeding behaviour, blood kinetics of metabolites and hormones and energy and nitrogen balances.

Missing data

For pigs without metabolic data (n=10), due to catheter malfunctioning, pre-prandial concentrations of the first meal of the 7th day of measurements were predicted with a PLS procedure. In the respiration chamber, physical activity and gas exchanges (O₂, CO₂) were recorded continuously. On the basis of gas exchanges, respiratory quotient was calculated as the ratio of volume of CO₂ to volume of O₂ for 30 minutes before the first meal of the 7th day of measurement. The PLS procedure used feeding behaviour on the week of measurements, physical activity since the last meal, respiratory quotient and gas exchanges (O₂, CO₂) during 30 minutes before the meal as predictive variables. When predicted pre-prandial concentrations were obtained, pigs were attributed a cluster considering the lowest distance of the pig to the barycentre of each cluster.

Chapitre 2: Effet de la supplémentation en aleurone de blé chez des porcs en finition présentant différents comportements alimentaires en croissance

Résumé

Une grande variabilité du comportement alimentaire est observée lorsque les porcs ont librement accès aux aliments. Plusieurs théories ont été proposées pour expliquer la régulation du comportement alimentaire avec des mécanismes à court et à long termes. La dynamique de la consommation peut induire une modification du métabolisme énergétique et protéique. Cette étude visait à déterminer la relation entre le nombre de repas et plusieurs voies de régulation chez les porcs en finition ayant un accès libre à des aliments supplémentés en aleurone de blé. Quarante porcs (poids vif: 87 kg) ayant différents comportements alimentaires (grignoteur ou glouton) ont été nourris avec deux régimes supplémentés ou non avec de l'aleurone de blé (0 ou 4 g / kg) pendant trois semaines. Après deux semaines d'adaptation, les porcs ont été logés individuellement dans une chambre de respiration au cours de la dernière semaine pour étudier leur comportement alimentaire et mesurer les bilans énergétiques et azotés (n = 27). L'oxydation du glucose a été étudiée avec une mesure de la production de $^{13}\text{CO}_2$ après une injection de $[\text{U-}^{13}\text{C}]$ glucose. Les concentrations préprandiales de ghréline et de leptine ont été obtenues avant un repas et la cinétique des métabolites plasmatiques et de l'insuline a été suivie pendant 1 heure après un repas de test volontaire. Une grande variabilité du nombre de repas a été observée, allant de 4 à 15 repas par jour. Une interaction entre la supplémentation en aleurone et le sexe a été observée sur le nombre de repas par jour. La supplémentation en aleurone a diminué le nombre de repas chez les femelles mais pas chez les mâles castrés. L'énergie métabolisable ingérée, la production de chaleur totale et l'énergie retenue n'ont pas été modifiés par le sexe, la supplémentation en aleurone ou la fréquence des repas. L'effet de la supplémentation en aleurone dépend de la fréquence initiale des repas. Cette étude a mis en évidence l'importante variabilité du comportement alimentaire avec un accès libre à

l'auge. Une augmentation du nombre de repas par jour améliore la rétention d'énergie sous forme de protéines.

Publication 3. Relation between feeding behavior and feed intake regulation pathways in finishing pigs fed *ad libitum* a diet supplemented with wheat aleurone

En préparation

Relation between feeding behavior and feed intake regulation pathways in finishing pigs fed *ad libitum* a diet supplemented with wheat aleurone

K. Quemeneur^{1,2}, L. Montagne¹, M. Le Gall², Y. Lechevestrier², E. Labussiere¹

¹ PEGASE, INRA, Agrocampus Ouest, 35590, Saint-Gilles, France

² Provimi France, Cargill, 35320, Crevin, France

Corresponding author: Etienne Labussière. Email: etienne.labussiere@inra.fr

Abstract

A high variability of feeding behaviour is observed when pigs had free access to feed. Several theories have been proposed to explain the regulation of feeding behaviour with short-term and long-term mechanisms. The dynamics of intake can be linked with modification in energy and protein metabolisms. This study aimed to determine the relationship between number of meals and several regulation pathways in finishing pigs with *ad libitum* access to a diet supplemented with wheat aleurone. Thirty-two female and castrated male pigs (body weight: 87 kg) with different feeding behaviours (nibbler or glutton) were fed diets differing in aleurone supplementation (0 or 4 g/kg) during three weeks. Pigs were individually housed in a respiration chamber during the last week to study feeding behaviour and energy and nitrogen balances (n = 27). Glucose oxidation was studied with a measurement of ¹³CO₂ production after an injection of [U-¹³C] glucose. Concentrations of hormones and metabolites were measured before and during 1 hour after a voluntary test meal. The pigs exhibited a high variability in number of meals (from 4 to 15 meals per day) with a significant interaction between aleurone supplementation and sex. Aleurone supplementation decreased number of meals in females but not in castrated males. The effect of aleurone supplementation depended on meal frequency during selection period. Metabolizable energy intake, total heat

production and retained energy were not modified by sex, aleurone supplementation or meal frequency.

Key words: Finishing pig, feeding behaviour, wheat aleurone, energy

Implication

In commercial farms, daily feed intake need to be optimised for economic reasons. Automatic feeding stations permit to record individual data as the dynamics of feeding behaviour over the day and growth and to study individual responses to dietary factors. Moreover, these systems can be used to adapt the kinetics of nutrient provision in order to manage nutrient deposition and feed efficiency.

Introduction

High variability of feeding behaviour has been previously observed when pigs had free access to feed (Carcò et al., 2018). Feeding behaviour is modified by several factors related to animal characteristics as body weight (BW; Hyun et al., 1997), to housing conditions (De Haer and De Vries, 1993) or to the diet composition (Whittemore et al., 2002). Wheat aleurone supplementation at 4 g/kg decreased daily number of meals in growing pigs which could be linked with an increase of satiety duration (Quemeneur et al., in press). Limitation of feed intake in finishing pigs is suggested to increase feed efficiency (Quiniou et al., 2012). To our knowledge, the use of aleurone as a functional additive to increase satiety duration has never been investigated in finishing pigs. Different pathways, acting at different time scales are implied in the regulation of voluntary feed intake. The end of a meal can be induced by physical signals integrated by mechanoreceptors and by physiological signals from the activation of chemoreceptors and plasmatic concentrations of metabolites or hormones (Forbes, 2009) regulating feed intake during the meal (Mayer, 1953) or at the day scale (Kennedy, 1953). The dynamics of feed intake can also be the results of modifications in energy and nitrogen metabolism as it changes the kinetics of nutrient absorption. At a short term, utilization of glucose is modified with a decrease in post-prandial glycaemia when number of meals increased (Le Naou et al., 2014). At a long term, an increased number of meals induced an enhanced

protein deposition (Sharma et al., 1973). However, in these studies, the number of meals and their size were imposed to the pigs. Few papers have studied the effect of feeding behaviour on energy and nitrogen utilization with a free access to feed.

This study aimed to determine the relationship between the daily number of meals and different regulation pathways in finishing pigs with free access to feed supplemented with wheat aleurone. It allowed integrating the mechanisms of regulation based on digestion and on metabolism occurring at different time scales. Aleurone supplementation was expected to decrease the daily number of meals in association with changes in these regulation pathways.

Material and methods

Animals, housing and experimental design

The experiment was conducted with thirty-two female and castrated male pigs (Piétrain x (Large White x Landrace)) with an average initial BW of 87.4 ± 12.8 kg to test the effect of two levels of aleurone supplementation (0 or 4 g/ kg) of a finishing diet (Table 1). Under general anaesthesia, a catheter was inserted in the external jugular vein of the pig. Pigs were then individually housed in a metabolic cage (150 × 220 cm) with a metal slatted floor during three weeks. After two weeks of recovery and adaptation to experimental diet and individual housing, the animal was housed in an open-circuit respiration chamber (12 m³) during one week to measure feeding and drinking behaviours, and nitrogen and energy balances. The first day in the chamber was as an adaptation day and considered only for digestibility measurements and urine collection. On two days, glucose oxidation and kinetics of blood parameters were studied. The ambient temperature in the chamber was maintained constant at 22°C and relative humidity was regulated at 60%. A 12h lighting time span (0730 h to 1930 h) was used. After the week in the respiration chamber, pigs were housed individually during one day in a digestibility cage and slaughtered to study anatomy of digestive tract. The experiment was implemented during four replicates. At each replicate, eight pigs were selected in a batch of 120 pigs of similar age on their BW (from 63 to 112 kg) and feeding behaviour thanks an automatic feeding system (Serviento et al., 2018). Pigs were either defined as nibblers with a high

Table 1 *Ingredients and chemical composition of the experimental diet*

	Finishing diet
Ingredients (g/kg)	
Wheat	233.0
Corn	233.0
Barley	233.0
Soybean meal	117.4
Rapeseed oil	5.0
Wheat bran	75.0
Soya bean hulls	50.0
Sugar beet pulp	25.0
L-Lysine HCL	2.8
L-Threonine	0.9
L-Tryptophan	0.1
DL-Methionine	0.2
Sodium chloride	4.5
Calcium carbonate	4.8
Dicalcium phosphate	10.2
Vitamin and mineral premix ¹	5.0
Measured chemical composition (% DM)	
Crude protein	17.1
Ether extract	3.5
Crude fibre	4.7
NDF	16.2
ADF	6.0
ADL	0.9
Starch	49.0
Gross energy (MJ/kg DM)	18.12

¹The premix supplied (per kg diet): vitamin A, 5000 UI; vitamin D3, 1000 UI; vitamin E, 20 mg; vitamin B1, 2 mg; vitamin B2, 4 mg; pantothenic acid, 2000 mg; vitamin B6, 1 mg; vitamin B12, 0.022 mg; niacinamide, 15 mg; vitamin K3, 2 mg; folic acid, 1 mg; biotine, 0.2 mg; choline chloride, 50 mg; Mg, 0.1 g; Ca, 1.33 g; Fe, 80 g; Cu, 10 mg; Zn, 100 mg; Mn, 40 mg; I, 0.2 mg; Se, 0.15 mg.

number of meals per day (> 7 meals per day) or gluttons with a low number of meals per day (< 7 meals per day). Because only two respiration chambers were available, measures for one replicate were conducted over 4 successive weeks.

Experimental diet

The experimental diet was formulated to achieve 16.2 % as NDF content (Table 1). The ratio between other essential amino acids and lysine were kept above requirements. Two supplementation levels of wheat aleurone (GrainWise Wheat Aleurone; Horizon Milling; Minneapolis, Minnesota, USA; 0 g/kg: A0 and 4 g/kg: A4) were tested. Pigs received 1000 g of a commercial growing feed on the first day after the surgery, and then 1500 g, 2000 g, 2500 g and 3000 g per day during five days with a transition from the commercial diet to the finishing diet with one of the two supplementation levels of wheat aleurone. During the second week of adaptation and the week of measurements, pigs had free access to experimental diets between 0900 h and 1630 h and between 1700 h and 0600 h. Feed was provided twice a day at 0845 h and at 1645 h. Pigs had free access to water.

Measurements

Pigs were weighed at the beginning and the end of the measurement week (the third week of the trial). The daily feed allowance was weighed and a sample of offered feed was cumulated each day of measurements for each pig for immediate DM measurement at the end of the measurement period. For each aleurone supplementation level, samples were pooled over the whole experiment for subsequent chemical analyses. Feed refusals and spillages were collected at the end of the week of measurements and were oven-dried to determine the refused DM. Faeces were collected at the end of the measurement week, homogenized and a sample was stored at -20°C. Urine was collected daily through a tube between the collecting tray and a bucket placed outside the respiration chamber and that contained 250 mL of 10% H₂SO₄ to prevent from ammonia volatilization and microbial activity. The urine was weighed each day to cumulate 5% of daily urine weight over measurement week for each pig and stored at -20°C. Urinary nitrogen recovered in condensed water and outgoing air

because of ammonia evaporation in the respiration chamber was collected as previously described (Noblet et al., 1987).

A paramagnetic differential analyser (Oxymat 16; Siemens AG, Karlsruhe, Germany) measured O₂ concentration in outgoing air of the respiration chamber, whereas infrared analysers (Ultramat 6; Siemens AG, Karlsruhe, Germany) measured CO₂ and CH₄ concentration. Gas extraction rate of the air of the chamber was measured with a mass gas meter (Teledyne Brown Engineering, Hampton, VA, USA). Recovery tests of known amounts of pure CO₂ performed before, during and after experiment resulted in a recovery rate of -1.2%±/-0.8%. The metabolic cage was mounted on force sensors (9104A, Kistler, Switzerland) which produced an electrical signal proportional to the physical activity of the pig. Gas concentrations, physical characteristics of gas in the chamber and the signals of the force sensors were measured continuously and averaged over 10 seconds intervals (van Milgen et al., 1997).

Feeding and drinking behaviour

The feed trough and the water container were on a weighing scale to record feeding and drinking behavior. After one day of adaptation in the respiration chamber, feeding and drinking behavior were analysed during the six following days. For feed intake calculations, a day of measurement began at 0900 h and finished at 0600 h. For water intake calculations, a day of measurement began at 0900 h and finished at 0800 h to take into account water meals when the feed trough was locked. The water container was filled each morning between 0800 h and 0900 h with tap water. The weights of the feed trough and the water pit were recorded at every 10 seconds. The components of feeding and drinking behavior (number of meals, size of the meal, feeding rate) were determined from the variations of these weights (Quemeneur et al., in press) considering 5 minutes as meal criterion for feed intake.

Glucose oxidation

During the first meal of day 2 (chamber 1) or day 4 (chamber 2) of the measurement week, a solution of [U-¹³C] glucose (Cambridge Isotope Laboratories; 99% U-¹³C₆) was injected by the

catheter to determine the oxidation rate of glucose from the measurement of expired $^{13}\text{CO}_2$ above baseline during the following 24 h. The production of $^{13}\text{CO}_2$ corresponding to baseline was measured on the day before injection of [U- ^{13}C] glucose and subtracted from the production of $^{13}\text{CO}_2$ on the day of injection. The $^{13}\text{CO}_2$ and $^{12}\text{CO}_2$ concentrations in outgoing air were measured using a nondispersive infrared dual analyser (AO2020, ABB, Zürich, Switzerland).

Blood collection

The catheter was externalized outside of the respiration chamber and permitted to collect blood samples without disturbing the animal. On day 6 of the measurement week, the first voluntary meal of this day was considered as a test meal. Blood (5 mL collected on EDTA, 5 mL collected on heparin) was sampled at 0830 h and 0845 h (referred as pre-prandial), at the beginning of the meal and 15, 30, 45, 60 minutes after the beginning of the meal. During the first hour after the meal, no pig ate a second meal. Blood samples were stored on ice before centrifugation during 10 min at 3000 g (4°C). Plasma was separated into aliquots and stored at -20°C until metabolite and hormone concentration analyses. Plasma metabolite and hormone concentrations were adjusted using haematocrit (Quemeneur et al., in press).

Transit time and anatomy of digestive tract

After slaughtering, full digestive tract was weighed. Then digestive compartments (stomach, small intestine, caecum, colon and rectum) were separated and emptied to weight each empty compartment.

Chemical analyses

The diets and faeces samples were analysed for DM, ash, gross energy, nitrogen, crude fibre and starch according to standard procedures (AOAC, 1990). The different fibre fractions (NDF, ADF, ADL) were determined according to the method of Van Soest (Van Soest et al., 1991). Urine samples were analysed for nitrogen and gross energy. Samples of condensed water and outgoing air were analysed for ammonia using an enzymatic method (Enzytec fluid; Scil Diagnostics GmbH, Viernheim, Germany). Commercial kits were used to determine plasma concentrations of glucose (Glucose RTU;

bioMérieux, Craponne, France), lactate (Lactate PAP; bioMérieux, Craponne, France), free fatty acids (NEFA-HR(2); Wako Chemicals GmbH, Neuss, Germany), urea (Urea UV 250; bioMérieux, Craponne, France) and α -amino nitrogen (Protéines-kit; bioMérieux, Craponne, France). These parameters were measured with a Konelab 20i device (Thermo Fisher Scientific, Courtaboeuf, France) according to manufacturers' recommendations. Plasma concentrations of insulin were measured using an RIA kit (INSULIN-CT; CisBio Bioassays, Codolet, France). Plasma concentration of leptin and ghrelin was measured with RIA methods (Leptine MI-XL-85K, IDS, Paris, France and Ghreline humaine RK-031-30, Phoenix France SAS, Strasbourg, France).

Calculations

Total tract apparent faecal digestibility coefficients of DM, organic matter, nutrients and energy were calculated as previously described (Noblet and Shi, 1993). The metabolisable energy (ME) value was calculated as the difference between digestible energy and energy losses in urine and as CH₄ (39.5 kJ/L). Heat production (HP) was calculated from O₂ and CO₂ exchanges, corrected for urinary nitrogen and CH₄ production (Brouwer, 1965). The retained energy (RE) was calculated as the difference between ME value and HP. Assuming an energy concentration of 23.6 kJ/g of deposited protein, energy retained as lipid was calculated as the difference between RE and energy retained as protein (RE_p), the latter being calculated from nitrogen retention ($N \times 6.25$). Fat deposition was calculated assuming an energy concentration of 39.7 kJ/g fat. The HP was partitioned between different components: activity heat production (AHP), thermic effect of feeding (TEF) and minimal heat production (MHP) according to the method originally developed by Van Klinken et al. (2012). The method is based on the hypothesis that instantaneous volumes of O₂ and CO₂ linked with the sum of MHP and TEF (or HP as zero physical activity, HP₀) can be predicted from natural splines, considering a daily number of 17 knots. To avoid deconvolution of respiratory chamber data and associated errors in prediction, this approach was considered on the volume of O₂ inspired and CO₂ expired by the pig. These volumes plus those associated to physical activity (predicted from force sensors) were then used to predict the variations in gas concentrations in the outgoing air of the

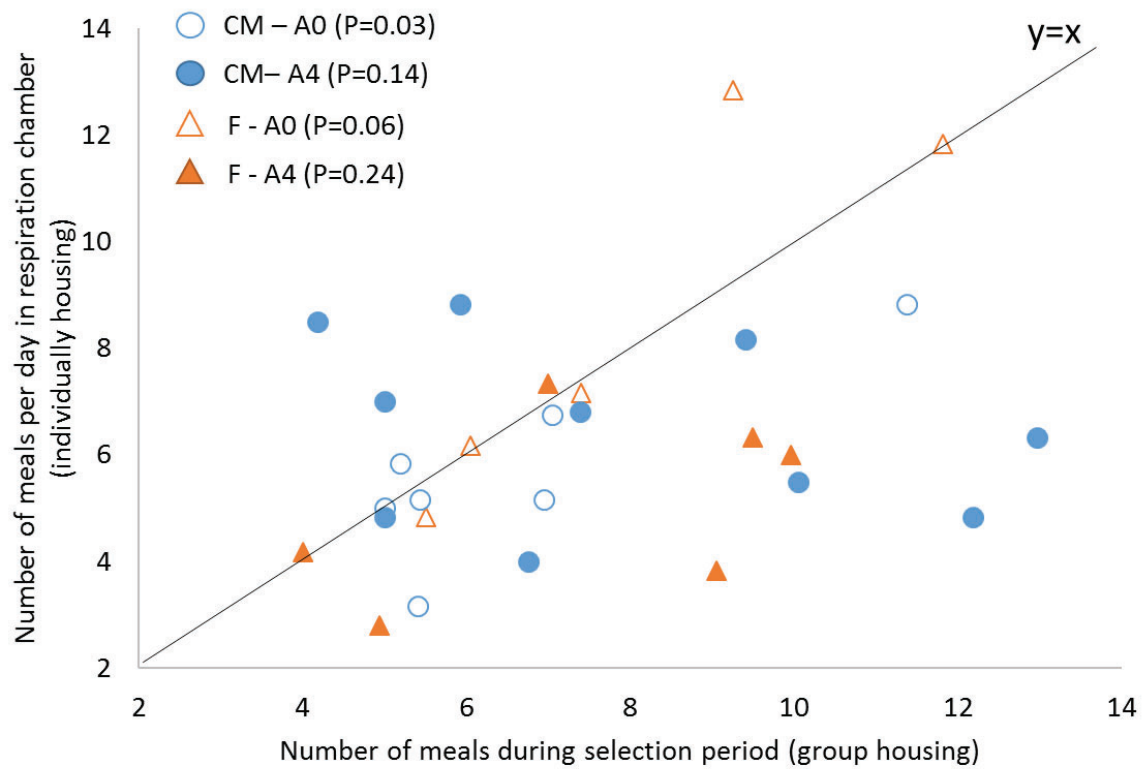


Figure 1 Relation between the number of meals per day between selection period and the week of measurements in respiration chamber in castrated males (CM) and females (F) receiving a diet without (A0) or with 4 g/kg of wheat aleurone (A4). Statistics (P) of the difference of the slope from 0 was reported for each treatment.

chamber according to van Milgen et al. (1997). The MHP was then determined from the minimal value of O₂ consumption and CO₂ production over the six days of measurement. The data were then used to correct HP and energy retention for the difference in energy lost as AHP, considering an average AHP of 8.5% of ME intake (average of the experiment). For each pig, a corrected AHP (AHPC) was then defined and corrected TEF (TEFc), HP (HPc), RE (REc) and energy retained as fat were calculated. Finally, the signals of the force sensors were used to determine lying and standing positions (Heetkamp et al., 2007) and total AHPC was partitioned between different types of physical activity (lying, standing without eating or drinking, standing with eating and drinking).

The [U-13C] glucose recovery as ¹³CO₂ was calculated as the molar ratio between expired ¹³C as ¹³CO₂ above baseline and injected ¹³C as [U-13C] glucose during 24h. The duration to recover 50% of total recovery was determined from recovery kinetics.

Data analyses

For all statistical analysis, pig was considered as the experimental unit and replicate was considered as a random factor.

Daily number of meals was analysed in a linear mixed model with levels of aleurone, sex and their interaction and BW considered as main factors, replicate as a random factor and day of the week as a repeated effect with the pig as the experimental unit.

Other variables describing feeding and drinking behaviour were analysed in the same linear mixed model except that the daily number of meals was added as a covariate and interactions of number of meals with aleurone supplementation or sex were tested.

Variables of digestibility, energy and nitrogen balances, anatomy of digestive tract, glucose oxidation and pre-prandial plasmatic concentrations of metabolites and insulin, concentrations of plasmatic urea and α - amino nitrogen at 60 minutes after the meal, maximal concentrations of plasmatic glucose, lactate and insulin after the meal and the time required to reach these concentrations were analysed using ANOVA test with the GLM procedure of SAS (SAS Inst. Inc., Cary, NC). Levels of aleurone supplementation, sex and their interaction were considered as fixed factors.

Table 2 Effect of sex, aleurone supplementation and daily number of meals on feeding behaviour in finishing pigs (n=27)

	Aleurone		Sex		Number of meals (slope)	RSD	P-value ¹						
	0	4	F	CM			A	S	A×S	M	A×M	S×M	
Number of pigs	12	15	11	16									
Body weight (kg)	88.8	85.9	81.7	93.0	-3	9.8	0.33	0.70	0.70	0.35	0.28	0.80	
Number of meals per day	7.4	5.8	6.8	6.5	-	2.3	<0.01	0.38	<0.01 ⁴	-	-	-	
Daily feed intake (g DM)	2319	2219	2211	2327	71	382	0.96	0.44	0.54	<0.01	0.70	0.21	
Average feed intake per meal (g DM)	388	350	367	371	-40 (A0)* -62 (A4)*	93	0.03	0.97	0.43	<0.01	<0.01	0.91	
Ingestion rate (g/min) ²	33.0	36.6	30.6	39.0	-1.1	10.9	0.89	0.89	0.56	0.04	0.63	0.35	
Average meal duration (min)	12.0	10.2	11.8	10.4	-0.9 (A0) [†] -1.5 (A4)*	3.9	0.20	0.32	0.90	<0.01	0.05	0.79	
Total meal duration per day (min)	76	65	75	67	2	22	0.67	0.94	0.82	<0.01	0.23	0.45	
Number of water meals per day ³	15.5	11.2	13.3	12.7	1.2	4.8	0.92	0.13	0.24	<0.01	0.14	0.06	
Daily water intake (g)	5149	4392	4241	5300	365 (A0)* 51 (A4) -186 (F)* 51 (CM)	1355	0.08	0.42	0.63	0.09	0.01	0.04	

¹Analysis of variance performed using Proc Mixed (SAS) including the effects of aleurone supplementation (A), sex (S), the interaction between aleurone and sex supplementation (A×S) and day as main factors and replicate as random effect. The effect of body weight (not shown) and number of meals (M) was tested as covariate and interactions between number of meals and aleurone (A×M) or sex (S×M) were tested, except for the analysis of number of meals. Data are presented in table as lsmeans unless stated otherwise. When the interaction between number of meals and aleurone or sex was significant, slope was highlighted with * when it significantly differs from 0 (P<0.05) or [†] for a trend (P<0.10).

²Logarithmic transformation was previously performed to validate normality test according to Shapiro-Wilk's test of residuals. Values are presented in table as means of the estimated data from GLM model after exponential transformation of the predicted values. Residual standard deviation of these variables is calculated as the standard error of the difference between experimental data and estimated data.

³Square root transformation was previously performed to validate normality test according to Shapiro-Wilk's test of residuals. Values are presented in table as means of the estimated data from GLM model after square transformation of the predicted values. Residual standard deviation of these variables is calculated as the standard error of the difference between experimental data and estimated data.

⁴Number of meals per day averaged 8.6 meals per day for females receiving A0 diet, 5.0 meals per day for females receiving A4 diet, 6.2 meals per day for castrated males receiving A0 diet and 6.7 meals per day for castrated males receiving A4 diet.

The daily number of meals was added as a covariate to analyse the effect of feeding behaviour and its interactions with aleurone supplementation or sex. For maximal concentration or blood kinetics, the size of the test meal and the preprandial concentration of the studied metabolite were tested as a covariate, to take into account the high variability of meal size and initial metabolic status.

Differences between treatments were considered significant for $P < 0.05$ whereas $0.05 < P < 0.10$ was discussed as a trend. Data were tested for normality according to Shapiro-Wilk's test of residuals. Data are shown as lsmeans (lsmeans statement in SAS) in tables with RSD as an indication of the variability. LS-means were calculated to obtain adjusted means from the statistical model and give better mean estimates than simple means because data were unbalanced. Post hoc tests were performed through Tukey's pairwise comparison of the means (lsmeans statement in SAS).

Results

A total of five pigs were removed from the experiment because of health problem or catheter dysfunction. The mean BW of the pigs during the measurement period averaged 89.4 kg (Table 2).

Feeding behaviour

The daily number of meals during the measurement period varied from 4 to 15 meals per day (Figure 1). In females, aleurone supplementation decreased the daily number of meals (- 3.6 meals per day) whereas in castrated males, aleurone supplementation tended to increase it (+0.5 meals per day; Table 2). Other variables describing feeding behaviour (ADFI, meal size and meal duration) were not modified with aleurone supplementation or sex. However, an increase of 1 meal per day is associated with significantly increased of ADFI (+71 g DM/ day) and total meal duration (+2 min/day) and with a significantly decreased meal duration (-1.9 and -1.5 min/meal without and with aleurone supplementation respectively) and ingestion rate (-1.1 g/min). The decreased of the meal size because of increased number of meals significantly depended on aleurone supplementation (-40 vs - 62 g DM per additional meal for A0 and A4 diet, respectively). Drinking behaviour was affected by the daily number of meals with an increased water meal frequency (+1.2 meals per day) when the number of meals increased. The relation between number of meals and volume of water intake

Table 3 Effect of sex, aleurone supplementation and number of meals on apparent faecal digestibility coefficients of nutrients and energy and metabolizability of energy in finishing pigs (n=27)

	Aleurone		Sex		Number of meals (slope)	RSD	P-value ¹					
	0	4	F	CM			A	S	A×S	M	A×M	S×M
Number of pigs	12	15	11	16								
Dry matter	85.4	85.3	85.0	85.7	0.2	1.2	0.51	0.42	0.54	0.43	0.49	0.37
Organic matter	88.4	88.3	88.1	88.7	0.1	1.0	0.41	0.42	0.53	0.42	0.49	0.30
Ash	47.5	49.2	47.4	49.3	-0.3	4.7	0.84	0.79	0.86	0.41	0.73	0.98
Nitrogen	79.5	80.5	78.8	81.1	-0.1	2.5	0.75	0.74	0.67	0.30	0.65	0.87
Crude fibre	53.4	50.3	50.1	53.6	0.8	6.3	0.52	0.40	0.78	0.55	0.72	0.30
NDF	64.3	62.6	63.3	63.6	0.5	3.8	0.22	0.52	0.25	0.48	0.36	0.53
ADF	57.5	54.2	55.3	56.4	0.8	6.3	0.20	0.67	0.35	0.51	0.34	0.63
ADL	48.9	45.7	47.0	47.5	1.4	5.8	0.16	0.86	0.90	0.79	0.30	0.84
Ether extract	76.3	74.9	74.5	76.6	0.6	2.1	0.33	0.73	0.81	0.53	0.56	0.41
Gross energy	85.3	85.2	84.9	85.6	0.2	1.2	0.35	0.51	0.50	0.37	0.42	0.38
ME/DE	97.0	97.1	97.5	96.6	-0.1	0.6	0.38	0.88	0.53	0.33	0.46	0.40
CH ₄ /DE	0.69	0.68	0.69	0.67	0.03	0.26	0.10	0.78	0.91	0.54	0.14	0.76

¹Analysis of variance performed using Proc GLM (SAS) included the effects of aleurone supplementation (A) and sex (S) as main factors, the interaction between aleurone supplementation and sex (A×S), number of meals on the week of measurements (M) and interactions between number of meals and aleurone (A×M) or sex (S×M). Replicate was added as random effect. Data are presented in table as lsmeans.

depended on sex and aleurone supplementation: it is negative for female pigs and positive for A0 diet, and the reverse for male pigs and A4 diet.

Digestibility, energy and nitrogen balance

No significant difference occurred between sex or aleurone supplementation on apparent digestibility coefficients of nutrients and energy (data not shown). Meal frequency had no significant effect on apparent digestibility coefficients. Aleurone supplementation tended to decrease the proportion of DE lost as CH₄ ($P = 0.10$).

Nitrogen intake averaged 4.17 g/kg BW^{0.60} per day (Table 3). Sex or number of meals did not modify nitrogen retention. As a proportion of digestible nitrogen, nitrogen retention was highly variable and averaged 69%. ME intake, total HP and RE_c were not modified by sex, aleurone supplementation or meal frequency and averaged 2221, 1395, 832 kJ/kg BW^{0.60} per day respectively. The MHP component increased with daily number of meals when pigs did not receive any aleurone supplementation. The amount of RE_c as protein tended to be differentially affected by number of meals per day ($P=0.10$) but no difference was observed between castrated males and females. Daily protein and lipid deposition were not affected by dietary treatments or animal characteristics and averaged 207 and 189 g/d. When energy efficiency was analysed, no significant difference was observed between experimental groups. The RE_c averaged 36% of ME intake.

Glucose oxidation

The day of [U-13C] glucose injection, the size of the first meal ranged from 113 g to 1206 g of DM and the interval since the last meal varied from 3.8 hours to 11.8 hours, irrespective of experimental diets (Table 4). An increased number of meals was associated with a shorter interval since the last meal. There was no difference on total 13C recovery (57.3% on average) and time required to recover 50% of maximal 13C recovery between groups (1.9 hours on average). The latter tended to be shortened when the daily number of meals increased ($P = 0.06$). Recovery rate of 13C tended to increase by 0.06 % when pigs receiving A0 diet and by 0.02% when pigs receiving A4 diet ($P=0.08$; Figure 2).

Table 4 Effect of sex, aleurone supplementation and number of meals on nitrogen and energy balances in growing pigs (n=27)

	Aleurone		Sex		Number of meals (slope)	RSD	P-value ¹					
	0	4	F	CM			A	S	A×S	M	A×M	S×M
Number of pigs	12	15	11	16								
Nitrogen balance (g/kg BW^{0.60} per day)												
Intake	4.27	4.05	3.94	4.38	0.11	0.53	0.56	0.56	0.46	0.20	0.48	0.34
Excreted												
Faecal	0.98	0.90	0.95	0.93	0.03	0.20	0.53	0.66	0.96	0.14	0.46	0.72
Urinary	0.98	0.94	0.66	1.26	-0.04	0.25	0.83	0.16	0.67	0.54	0.18	0.30
Total	1.95	1.84	1.60	2.19	-0.01	0.35	0.93	0.17	0.75	0.68	0.17	0.34
Retained	2.32	2.21	2.34	2.19	0.12	0.33	0.58	0.40	0.40	0.11	0.72	0.60
Retained N (% digested N)	69.8	69.7	76.7	62.7	2.0	6.2	0.14	0.46	0.86	0.22	0.18	0.63
Energy balance (kJ/kg BW^{0.60} per day)												
CH ₄ /DE	0.69	0.68	0.69	0.67	0.03	0.25	0.77	0.10	0.91	0.53	0.14	0.75
ME/DE	97.1	97.3	97.6	96.8	-0.01	0.5	0.73	0.57	0.94	0.13	0.65	0.79
ME intake	2291	2153	2098	2346	68	276	0.66	0.51	0.49	0.17	0.54	0.29
HP _c												
MHP	892	872	865	899	42 (A0)* -2 (A4)	61	0.03	0.67	0.88	0.12	0.04	0.50
AHP	196	182	189	188	-2	22	0.61	0.27	0.75	0.95	0.85	0.30
AHP _c ²												
Lying	58	51	52	57	-1	8	0.91	0.99	0.16	0.34	0.61	0.72
Standing and eating	60	54	54	60	0	1	0.75	0.35	0.28	0.21	0.56	0.60
Standing without eating	74	77	83	68	1	20	0.25	0.43	0.12	0.96	0.27	0.27
Total	194	182	177	198	5	23	0.62	0.53	0.45	0.17	0.50	0.30
TEF _c	321	316	314	323	16	67	0.76	0.33	0.15	0.64	0.82	0.34
Total	1408	1370	1358	1420	19	122	0.27	0.39	0.38	0.19	0.26	0.30
RE _c												
As protein	342	326	345	323	18	48	0.57	0.40	0.40	0.10	0.72	0.60
As lipid	537	456	369	624	44	166	0.69	0.52	0.56	0.24	0.57	0.18
Total	879	783	715	947	62	202	0.85	0.46	0.50	0.18	0.70	0.22
Nutrient deposition (g/day)												
Protein	208	197	200	203	7	33	0.99	0.28	0.31	0.32	0.82	0.30
Lipid	200	165	126	238	10	64	0.66	0.53	0.54	0.44	0.42	0.21
Energy efficiency (% ME intake)												
HP _c												
MHP	40.8	41.0	42.9	39.3	-0.5	4.5	0.32	0.57	0.35	0.43	0.45	0.39
AHP _c	8.5	8.5	8.5	8.5	-	-	-	-	-	-	-	-
TEF _c	14.0	14.6	14.8	13.8	0.3	2.2	0.25	0.39	0.25	0.86	0.52	0.58
Total	62.4	64.3	65.3	61.3	-1.2	3.8	0.47	0.91	0.82	0.29	0.67	0.52
RE _c												
As protein	14.8	15.1	16.2	13.6	0.3	1.4	0.16	0.57	0.68	0.52	0.18	0.66
As lipid	21.3	21.9	17.9	24.7	0.8	5.6	0.69	0.51	0.60	0.29	0.59	0.16
Total	36.1	36.6	33.6	38.7	0.5	5.7	0.99	0.42	0.52	0.20	0.87	0.18

¹See Data analysis section. When the interaction between number of meals and aleurone or sex was significant, slope was highlighted with * when it significantly differs from 0.

²Heat production due to the physical activity was corrected for inter-individual differences. The proportion of ME intake dissipated as HP due to physical activity (AHP/ME) was fixed at the mean value (8.5%). A corrected AHP (AHP_c) was defined and corrected thermic effect of feeding (TEF_c), heat production (HP_c), retained energy (RE_c) and energy retained as fat were calculated.

Kinetics of metabolites and hormones

The day of blood kinetic, there was no difference in meal size between groups and the test meal averaged at 590 g DM with a high variability from 161 to 1202 g DM (Table 5). Interval since the last meal was not different between sex and experimental diet. Pre-prandial concentrations of hormones (ghrelin, leptin) were not affected by aleurone supplementation and were similar between castrated males and females. No effect of daily number of meals was observed on these variables except for pre-prandial concentration of insulin that further increased when pigs received aleurone. Pre-prandial concentrations of metabolites (glucose, lactate, urea and free fatty acids) were not changed by aleurone supplementation, number of meals or sex. Pre-prandial concentration of α -amino nitrogen tended to be higher in castrated males receiving diet without aleurone than females receiving diet without aleurone (745 mg/L vs 628 mg/L, $P = 0.10$). Pigs receiving aleurone supplementation had intermediate values (694 mg/L and 705 mg/L for females and castrated males respectively). The kinetics of α -amino nitrogen and urea concentrations was described with the concentration at 60 minutes after the test meal. At this time, an increased daily number of meals tended to increase α -amino nitrogen concentration. A significant interaction between daily number

¹Analysis of variance performed using Proc GLM (SAS) included the effects of aleurone supplementation (A) and sex (S) as main factors, the interaction between aleurone supplementation and sex (A×S), number of meals on the week of measurements (M) and interactions between number of meals and aleurone (A×M) or sex (S×M). Replicate was added as random effect. Data are presented in table as lsmeans. When the interaction between number of meals and aleurone or sex was significant, slope was highlighted with * when it significantly differs from 0.

²Heat production due to the physical activity was corrected for inter-individual differences. The proportion of ME intake dissipated as HP due to physical activity (AHP/ME) was fixed at the mean value (8.5%).

³Retained nitrogen averaged at 2.47 g/kg BW^{0.60} per day for females receiving A0 diet, 2.19 g/kg BW^{0.60} per day for females receiving A4 diet, 1.80 g/kg BW^{0.60} per day for castrated males receiving A0 diet and 2.33 g/kg BW^{0.60} per day for castrated males receiving A4 diet.

⁴Retained energy as protein averaged at 365 kJ/kg BW^{0.60} per day for females receiving A0 diet, 323 kJ/kg BW^{0.60} per day for females receiving A4 diet, 266 kJ/kg BW^{0.60} per day for castrated males receiving A0 diet and 345 kJ/kg BW^{0.60} per day for castrated males receiving A4 diet.

⁵Protein deposition averaged at 219 g/day for females receiving A0 diet, 187 g/day for females receiving A4 diet, 169 g/day for castrated males receiving A0 diet and 219 g/day for castrated males receiving A4 diet.

Table 5 Effect of sex, aleurone supplementation and number of meals on glucose oxidation measured as ^{13}C recovery in expired CO_2 after an intravenous injection of $[\text{U}^{13}\text{C}]$ -glucose at the time of first meal of the day in finishing pigs ($n=24$)

	Aleurone		Sex		Number of meals	RSD	P-value ¹					
	0	4	F	CM			A	S	A×S	M	A×M	S×M
Number of pigs	9	15	11	13								
Meal size (g DM)	500	620	564	556	-51	202	0.71	0.30	0.83	0.38	0.61	0.34
Daily feed intake (g DM)	2371	2100	2013	2458	-19	322	0.53	0.92	0.87	0.81	0.42	0.69
Duration since the last meal (min)	536	586	420	502	-57	97	0.26	0.18	0.60	<0.01	0.16	0.13
Total ^{13}C recovery in CO_2 (%)	58.7	58.0	60.2	56.5	1.7	3.3	0.56	0.25	0.74	0.14	0.67	0.51
Time required to recover 50% of ^{13}C recovery in CO_2 (h) ²	1.87	1.89	2.05	1.74	-0.10	0.30	0.81	0.28	0.60	0.06	0.97	0.56

¹Analysis of variance performed using Proc GLM (SAS) included the effects of aleurone supplementation (A) and sex (S) as main factors, the interaction between aleurone supplementation and sex (A×S), number of meals on the week of measurements (M) and interactions between number of meals and aleurone (A×M) or sex (S×M). Replicate was added as random effect. Data are presented in table as lsmeans.

²Logarithmic transformation was previously performed to validate normality test according to Shapiro-Wilk's test of residuals. Values are presented in table as means of the estimated data from GLM model after exponential transformation of the predicted values. Residual standard deviation of these variables is calculated as the standard error of the difference between experimental data and estimated data.

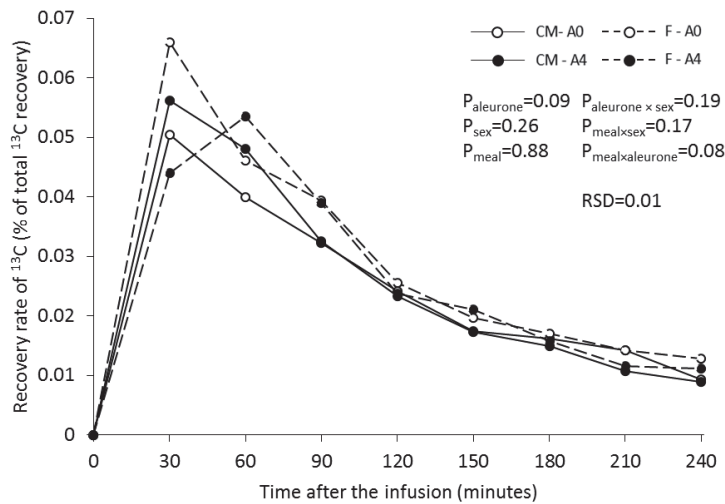


Figure 2 Effects of aleurone, sex and number of meals per day of the dynamics of recovery rate of ^{13}C in finishing castrated male (CM) and female (F) pigs fed a diet without (A0) or with (A4) wheat aleurone supplementation ($n=24$). Number of meals averaged at 8.6 meals/day for females receiving A0 diet, 5.4 meals/day for females receiving A4 diet, 6.2 meals/day for castrated males receiving A0 diet and 6.7 meals/day for castrated males receiving A4 diet.

of meals and sex was observed for the concentration of urea. An increased number of meals induced a decrease of urea concentration in females and an increase of urea concentration in castrated males one hour after the meal. Blood kinetics of glucose and lactate did not significantly differ between treatments (Figure 3). Maximal concentrations of insulin tended to increase with daily number of meals (+ 6.3 $\mu\text{U}/\text{mL}$, $P = 0.10$). No difference on times required to reach maximal concentrations of glucose, lactate or insulin was observed.

Anatomy of digestive tract

The day of slaughter, neither sex, aleurone supplementation nor meal frequency modified empty BW (82.2 kg on average, calculated from total BW and the weight of the contents of the digestive tract). The weight of total digestive tract (in proportion of empty BW) was similar between groups, equalling 5.0% of empty BW. The weight of the stomach, small intestine and large intestine encountered for 0.7%, 2.4% and 1.9% of empty BW, respectively on average for all animals and it did not vary between dietary treatments nor animal characteristics.

Discussion

The objective of this paper was to explain feeding behaviour by metabolic, physical and hormonal regulations pathways in finishing pigs having free access to feed during 20.5 hours per day. A high variability in feeding behaviour was observed in our study, due to the free access to the trough and the ad libitum feeding. This variability was observed on the daily number of meals and meal size, suggesting that satiety and satiation were affected by our experimental treatments.

Our design permitted to study variables characterising the feeding behaviour and to study the relationships between them. An increase in daily number of meals was associated with a higher ADFI, in agreement with de Haer et de Vries (1993). However, the correlation coefficient was only 0.26 (data not shown), suggesting that a high ADFI was not always associated with a large number of meals. The averaged meal size was 400 g DM/meal whereas test meals averaged 590 g DM on the day of the blood kinetics and 672 g DM on the day of ^{13}C -glucose injection. The size of the first meal of the day is greater than other meals due to the locking of the trap door of the trough between

Table 6 Effect of sex, aleurone supplementation and number of meals on concentrations of plasma metabolites and hormones in finishing pigs (n=27)

	Aleurone		Sex		Number of meals (slope)	RSD	P-value ¹					
	0	4	F	CM			A	S	A×S	M	A×M	S×M
Number of pigs	12	15	11	16								
Interval since the last meal (min)	479	442	468	451	3 (F) -49 (CM)*	86	0.22	0.02	0.22	0.36	0.16	<0.01
Meal size (g DM)	592	439	482	553	22	161	0.58	0.35	0.71	0.86	0.94	0.26
Preprandial ghrelin (pg/mL)	293	318	308	303	8	72	0.49	0.76	0.68	0.81	0.42	0.75
Preprandial leptin (ng/mL)	16.0	15.6	15.3	16.2	-0.1	1.84	0.47	0.57	0.70	0.86	0.44	0.41
Preprandial free fatty acid (mol/L)	149	129	145	134	7	44	0.91	0.34	0.34	0.51	0.75	0.43
α-amino nitrogen (mg/L)												
Preprandial concentration	687	699	661	725	-25	51	0.21	0.02	0.10	0.49	0.28	0.09
At T=60 min	897	914	887	924	32	55	0.59	0.53	0.89	0.07	0.52	0.36
Urea (mg/L)												
Preprandial concentration	166	158	133	190	-1	38	0.30	0.59	0.95	0.97	0.32	0.24
At T=60 min	175	158	160	173	-4 (F)* 5 (CM)	8	0.51	0.02	0.23	0.62	0.91	0.02
Glucose												
Preprandial concentration (mg/L)	898	893	896	895	-31	64	0.08	0.36	0.47	0.51	0.10	0.37
Maximal concentration (mg/L)	1065	1089	1141	1013	20	54	0.33	0.19	0.76	0.47	0.28	0.78
Time to the peak (min)	33	36	35	34	-3	10	0.67	0.79	0.17	0.29	0.78	0.73
Lactate												
Preprandial concentration (μmol/L)	844	891	936	800	-16	110	0.41	0.91	0.90	0.92	0.57	0.58
Maximal concentration (μmol/L)	1438	1525	1480	1483	45	135	0.71	0.82	0.59	0.12	0.53	0.83
Time to the peak (min)	49	59	51	57	2	9	0.97	0.86	0.87	0.59	0.63	0.68
Insulin												
Preprandial concentration (μIU/mL)	2.5	2.5	3.0	2.1	0.1 (A0)* 0.3 (A4)	4.7	0.01	0.68	0.78	0.22	0.02	0.57
Maximal concentration (μIU/mL)	40.8	75.9	58.9	57.8	6.3	17	0.59	0.39	0.91	0.10	0.18	0.38
Time to the peak (min)	39	41	41	39	4	13	0.29	0.63	0.58	0.70	0.28	0.66

¹Analysis of variance performed using Proc GLM (SAS) included the effects of aleurone supplementation (A) and sex (S) as main factors, the interaction between aleurone supplementation and sex (A×S), number of meals on the week of measurements (M) and interactions between number of meals and aleurone (A×M) or sex (S×M). Replicate was added as a random effect. Data are presented in table as lmeans. When the interaction between number of meals and aleurone or sex was significant, the slope was highlighted with * when it significantly differs from 0.

0600 h and 0900 h and fresh feed distribution that may stimulate the appetite of the pig. It also corresponds to the time of first peak of feed intake already observed in animals having continuous access to feed (Andretta et al., 2016). The variation in meal size suggests that maximal ingestion capacity was not reached at every meal and other regulations than the size of the stomach induced the end of some meals. It may also be argued that the total emptying of the stomach occurs between 3 to 6 hours after the feed ingestion in pigs (Wilfart et al., 2007) and that the stomach probably contained residual feed from the previous meal when a new meal occurred. Moreover, meal size decreased with aleurone supplementation whereas the weight of the stomach was not affected by dietary treatments, which suggest involvement of regulation pathways other than ingestion capacity. A delay of gastric emptying could activate stomach mechanoreceptors and extend satiety satiation (Low, 1990).

Feeding behaviour of some pigs was modified between the time they were selected before the experiment and the time of measurements. Some studies observed an increased number of meals when moving from group to individual housing conditions (De Haer and De Vries, 1993). In our study, daily number of meals decreased by 1.1 meals in average. The decrease of daily number of meals can be due to the growth of pigs and the increase of gut capacity (Bigelow and Houpt, 1988). The difference between the two periods tended to be significantly higher when pigs received the diet supplemented in aleurone (-0.1 vs 1.8 meals with A0 and A4 diets respectively, $P = 0.09$), an effect that was only observed in females (Quemeneur et al., in press). Wheat aleurone is a co-product of wheat bran containing soluble dietary fibres (arabinoxylanes and β -glucanes, Brouns et al., 2012) that improve the production of short chain fatty acids as butyrate in the hindgut (Chen et al., 2014). Butyrate is known to stimulate anorexigen hormone secretions and to delay the initiation of the next meal (Hamer et al., 2008). It can then be supposed that aleurone improved satiety by this metabolic way because products of fermentations are an energy source for pigs to satisfy their energy requirements at long term after feed intake (Dierick et al., 1989). The reduction in number of meals was not compensated by an increase of meal size. However, ME intake did not decrease significantly,

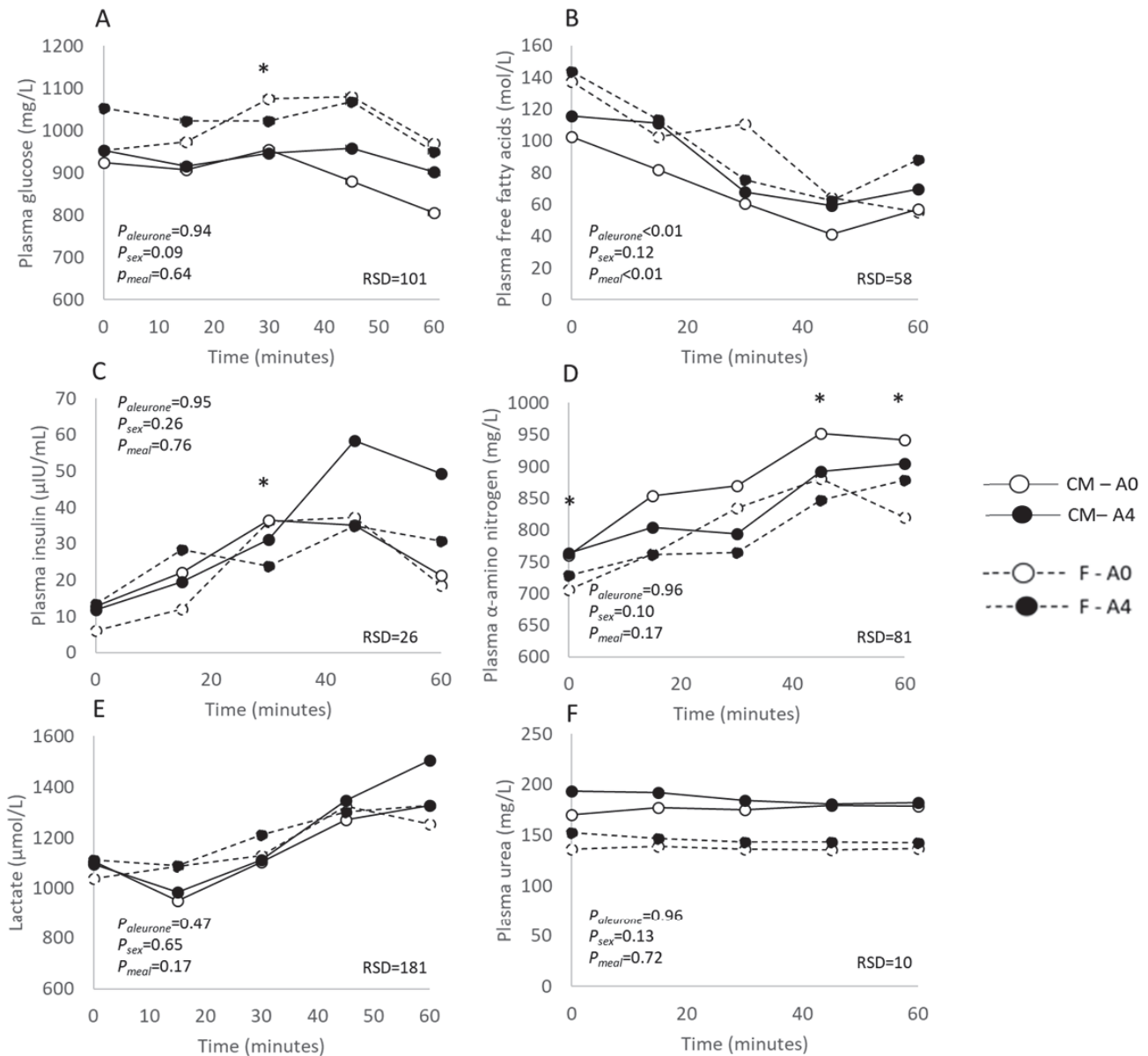


Figure 3 Effect of dietary fibre, sex and number of meals on plasma glucose (A), free fatty acid (B), insulin (C), α -amino-nitrogen (D); lactate (E) and urea (F) concentrations in finishing pigs. Results are presented as means, $n=27$. The experiment was conducted with 5 females fed A0 diet (F-A0), 6 females fed A4 diet (F-A4), 7 castrated males fed A0 diet (CM-A0) and 9 castrated males fed A4 diet (CM-A4). An asterisk (*) highlighted when the interaction between number of meals and time was significant and when means significantly differed between experimental treatments.

suggesting that feed intake varied to achieve the same total daily energy intake, as previously observed (Beaulieu et al., 2009, Quiniou and Noblet, 2012).

In castrated males, no effect of aleurone supplementation was observed on number of meals. Castrated males receiving diet without supplementation had already a low number of meals (6.2 meals per day, Table 2). We hypothesize that they could not further decrease their number of meals because of inability to satisfy their energy requirements by further increasing meal size and by inability to eliminate metabolic wastes before starting a new meal (Coma et al., 1995, Allen et al., 2009). Accordingly, castrated males showed a higher plasmatic urea concentration one hour after the meal.

For a similar daily feed intake, an increase of daily number of meals is due to a reduction of satiety sensation and a shortening of intervals between two meals and an increased satiation with smaller meal size. In short term regulation, no difference on glycaemia peak was observed at the time of feeding. The low effect of short term metabolic regulation of feeding behaviour is consistent with a study that did not observe any difference in glucose utilization in pigs receiving 2 or 5 meals per day (Sharma et al., 1973). However, the peak of insulin tended to be higher when number of meals per day increased (+6.3 μ U/mL for additional meal per day). Insulin is an anorexigen hormone inducing the end of meal and stimulating hypoglycaemic pathways, to regulate glucose concentration (Magnan and Ktorza, 2005). Glucose oxidation rate also tended to be accelerated when number of meals per day increased. Our results confirmed that modification of daily number of meals changes nutrient absorption and their utilization or storage (Le Naou et al., 2014). When number of meals increased, retained nitrogen tended to increase. This improvement of nitrogen retention was associated with a more regular arrival of amino acids in blood, as showed by α -amino nitrogen concentration one hour after the meal. This availability limits the saturation of instantaneous ability to use blood amino acids, thus improving amino acid utilization and protein synthesis.

In conclusion, wheat aleurone supplementation decreased daily number of meals in females whereas no effect was observed in meal frequency in castrated pigs. This study exhibited the

important variability of feeding behaviour with a free access to feed. Feeding behaviour is largely influenced by the coordinated dynamics of nutrient supplies and utilization that should be further investigated to improve energy efficiency.

Acknowledgments

The authors thank G. Guillemois and J.F. Rouaud for diets manufacturing, M. Alix, A. Chauvin, J. Georges, F. Le Gouevéc, J. Liger, M.H. Lohat and V. Piedvache for animal care and R. Comte, A. Marchais, C. Perrier, G. Robin and C. Trefeu for laboratory analysis.

References

- Allen M, Bradford B and Oba M 2009. Board-Invited Review: The hepatic oxidation theory of the control of feed intake and its application to ruminants. *Journal of Animal Science* 87, 3317-3334.
- Andretta I, Pomar C, Kipper M, Hauschild L and Rivest J 2016. Feeding behavior of growing–finishing pigs reared under precision feeding strategies¹. *Journal of Animal Science* 94, 3042-3050.
- AOAC 1990. Official methods of analysis. 15th edition. Association of Official Analytical Chemists, Arlington, VA, USA.
- Beaulieu AD, Williams NH and Patience JF 2009. Response to dietary digestible energy concentration in growing pigs fed cereal grain-based diets. *Journal of Animal Science* 87, 965-976.
- Bigelow JA and Houpt TR 1988. Feeding and drinking patterns in young pigs. *Physiology & Behavior* 43, 99-109.
- Brouns F, Hemery Y, Price R and Anson NM 2012. Wheat aleurone: separation, composition, health aspects, and potential food use. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* 52, 553-568.
- Campbell R and Taverner M 1988. Genotype and sex effects on the relationship between energy intake and protein deposition in growing pigs. *Journal of Animal Science* 66, 676-686.
- Carcò G, Gallo L, Dalla Bona M, Latorre MA, Fondevila M and Schiavon S 2018. The influence of feeding behaviour on growth performance, carcass and meat characteristics of growing pigs. *PLOS ONE* 13, e0205572.
- Chen H, Mao X, Che L, Yu B, He J, Yu J, Han G, Huang Z, Zheng P and Chen D 2014. Impact of fiber types on gut microbiota, gut environment and gut function in fattening pigs. *Animal Feed Science and Technology* 195, 101-111.
- Coma J, Carrion D and Zimmerman D 1995. Use of plasma urea nitrogen as a rapid response criterion to determine the lysine requirement of pigs. *Journal of Animal Science* 73, 472-481.

De Haer LCM and De Vries AG 1993. Feed intake patterns of and feed digestibility in growing pigs housed individually or in groups. *Livestock Production Science* 33, 277-292.

Dierick N, Vervaeke I, Demeyer D and Decuypere J 1989. Approach to the energetic importance of fibre digestion in pigs. I. Importance of fermentation in the overall energy supply. *Animal Feed Science and Technology* 23, 141-167.

Fluitman KS, Wijdeveld M, Nieuwdorp M and IJzerman RG 2018. Potential of butyrate to influence food intake in mice and men. *Gut*, gutjnl-2017-315543.

Forbes J 2009. Integration of pre-and post-absorptive factors in feed intake regulation and prediction with particular respect to the pig. In, pp. 61-86. Wageningen Academic Publishers Wageningen, the Netherlands.

Hamer HM, Jonkers D, Venema K, Vanhoutvin S, Troost F and Brummer RJ 2008. The role of butyrate on colonic function. *Alimentary pharmacology & therapeutics* 27, 104-119.

Heetkamp M, Gerrits W, Van Knegsel A and Van den Brand H 2007. Comparing techniques to estimate energy expenditure on physical activity in individually housed dairy cows. *European Association for Animal Production* 124, 211.

Hyun Y, Ellis M, McKeith F and Wilson E 1997. Feed intake pattern of group-housed growing-finishing pigs monitored using a computerized feed intake recording system. *Journal of Animal Science* 75, 1443-1451.

Kennedy G 1953. The role of depot fat in the hypothalamic control of food intake in the rat. *Proc. R. Soc. Lond. B* 140, 578-592.

Le Naou T, Le Floc'h N, Louveau I, Van Milgen J and Gondret F 2014. Meal frequency changes the basal and time-course profiles of plasma nutrient concentrations and affects feed efficiency in young growing pigs. *Journal of Animal Science* 92, 2008-2016.

Magnan C and Ktorza A 2005. Production et sécrétion de l'insuline par la cellule β pancréatique. *EMC-Endocrinologie* 2, 241-264.

Mayer J 1953. Glucostatic mechanism of regulation of food intake. *New England Journal of Medicine* 249, 13-16.

Melchior D, Sève B and Floc'h L 2004. Chronic lung inflammation affects plasma amino acid concentrations in pigs 1. *Journal of Animal Science* 82, 1091-1099.

Monziols M, Hemonic A, Vautier B, Brossard L, van Milgen J and Quiniou N 2014. Utilisation de la tomographie RX pour étudier l'évolution de la composition corporelle au cours de la croissance chez des porcs alimentés à volonté ou rationnés. In *Journées de la Recherche Porcine*, p. np.

Nielsen BL, Lawrence AB and Whittemore CT 1996. Effect of individual housing on the feeding behaviour of previously group housed growing pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 47, 149-161.

Noblet J and Shi X 1993. Comparative digestibility of energy and nutrients in growing pigs fed ad libitum and adults sows fed at maintenance. *Livestock Production Science* 34, 137-152.

Noblet J, Henry Y and Dubois S 1987. Effect of Protein and Lysine Levels in the Diet on Body Gain Composition and Energy Utilization in Growing Pigs 1. *Journal of Animal Science* 65, 717-726.

Quemeneur K, Labussiere E, Le Gall M, Lechevestrier Y and Montagne L 2018. Feeding behaviour and pre-prandial status affect post-prandial plasma energy metabolites and insulin kinetics in growing pigs fed diets differing in fibre concentration. *British Journal of Nutrition*, 1-33.

Quiniou N and Noblet J 2012. Effect of the dietary net energy concentration on feed intake and performance of growing-finishing pigs housed individually¹. *Journal of Animal Science* 90.

Quiniou N, Dubois S and Noblet J 2000. Voluntary feed intake and feeding behaviour of group-housed growing pigs are affected by ambient temperature and body weight. *Livestock Production Science* 63, 245-253.

Sharma V, Young L, Brown R, Buchanan-Smith J and Smith G 1973. Effects of frequency of feeding on energy metabolism and body composition of young pigs. *Canadian Journal of Animal Science* 53, 157-164.

Van Klinken JB, van den Berg SA, Havekes LM and Van Dijk KW 2012. Estimation of activity related energy expenditure and resting metabolic rate in freely moving mice from indirect calorimetry data. *PloS one* 7, e36162.

Van Lunen T and Cole D 1996. The effect of lysine/digestible energy ratio on growth performance and nitrogen deposition of hybrid boars, gilts and castrated male pigs. *Animal Science* 63, 465-475.

van Milgen J, Noblet J, Dubois S and Bernier J-F 1997. Dynamic aspects of oxygen consumption and carbon dioxide production in swine. *British Journal of Nutrition* 78, 397-410.

Van Soest Pv, Robertson J and Lewis B 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74, 3583-3597.

Whittemore EC, Kyriazakis I, Tolcamp BJ and Emmans GC 2002. The short-term feeding behavior of growing pigs fed foods differing in bulk content. *Physiology & Behavior* 76, 131-141.

Wilfart A, Montagne L, Simmins H, Noblet J and Van Milgen J 2007. Effect of fibre content in the diet on the mean retention time in different segments of the digestive tract in growing pigs. *Livestock Science* 109, 27-29.

Chapitre 3 : Etude de la régulation physique chez les porcs en croissance et en finition recevant un régime supplémenté ou non en aleurone de blé

Tableau 1 Effet des fibres alimentaires et de l'aleurone de blé sur l'anatomie du tube digestif chez le porc en croissance (essai 1)¹

Effectif	Fibres		Aleurone			RSD	P-value ²		
	BF	HF	A0	A2	A4		F	A	F × A
	15	18	13	10	10				
Poids vif vide (kg)	36,8	39,0	38,7	38,5	36,5	2,1	0,30	0,37	0,03
Consommation moyenne journalière (g MS/jour)	1425	1333	1401	1479	1258	227	0,81	0,82	0,74
Poids des organes (en % du poids vif vide ³)									
Estomac	0,7	0,8	0,7	0,7	0,8	0,4	0,04	0,45	0,44
Intestin grêle	3,3	3,4	3,4	3,5	3,2	1,4	0,53	0,09	0,75
Caecum, colon, rectum	2,1	2,1	2,1	2,2	2,0	1,8	0,75	0,71	0,50
Total	6,2	6,3	6,3	6,4	6,0	2,3	0,65	0,26	0,44

¹6 régimes expérimentaux ont été testés avec deux niveaux de fibres alimentaires (bas fibre (BF) et haut fibres (HF)) et 3 concentrations d'aleurone (0, 2 et 4 g/kg, respectivement notés A0, A2 et A4).

²Les données ont été analysées par ANOVA à l'aide d'un modèle GLM (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA), avec comme effets principaux le niveau de fibres alimentaires (F), la supplémentation en aleurone (A) et leur interaction (F×A). Un effet répétition a été mis en effet aléatoire.

³Le poids vif vide représente le poids vif à l'abattage corrigé des contenus digestifs.

Tableau 2 Effet des fibres alimentaires et de l'aleurone sur les taux de récupération de marqueurs indigestibles dans les différents compartiments digestifs et les fèces chez le porc en croissance (essai 1)¹

Effectif	Fibres		Aleurone			RSD	P-value ²		
	BF	HF	A0	A2	A4		F	A	F × A
	11	14	10	7	8				
Taux de récupération du cobalt (%) ³									
Estomac	46,5	62,7	50,5 ^a	50,3 ^a	62,9 ^b	6,3	0,03	0,05	0,45
Taux de récupération du chrome (%) ³									
Estomac	59,9	70,0	62,1	61,6	71,2	8,3	0,27	0,32	0,95
Taux de récupération du titane (%) ³									
Estomac et intestin grêle	0,5	1,7	1,5	0,2	1,7	0,7	0,26	0,23	0,06
Caecum, colon, rectum	68,1	45,7	57,4	49,1	64,2	15,0	0,71	0,30	0,48
Fèces	31,5	52,7	41,1	50,8	34,2	15,3	0,33	0,67	0,43

¹6 régimes expérimentaux ont été testés avec deux niveaux de fibres alimentaires (bas fibre (BF) et haut fibres (HF)) et 3 concentrations d'aleurone (0, 2 et 4 g/kg, respectivement notés A0, A2 et A4).

²Les données ont été analysées par ANOVA à l'aide d'un modèle GLM (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA), avec comme effets principaux le niveau de fibres alimentaires (F), la supplémentation en aleurone (A) et leur interaction (F×A). Un effet répétition a été mis en effet aléatoire.

³Les taux de récupération ont été calculés pour chaque porc comme le ratio de la quantité de marqueurs présente dans le compartiment digestif d'intérêt sur la quantité totale de marqueurs récupérée chez le porc.

Rappel du protocole

Dans l'essai 1, 6 régimes expérimentaux ont été testés avec deux niveaux de fibres alimentaires (bas fibre (BF) et haut fibres (HF)) et 3 concentrations d'aleurone (0, 2 et 4 g/kg, respectivement notés A0, A2 et A4) chez des mâles castrés en croissance. Dans l'essai 2, 2 concentrations d'aleurone (0 et 4 g/kg, notés A0 et A4) ont été testés chez des mâles castrés (MC) et des femelles (F) en finition.

Dans les deux essais, nous avons estimé le temps de transit grâce à la distribution de deux repas marqués au dioxyde de titane (marquage de la phase solide) pour le premier et à l'oxyde de chrome (marquage de la phase solide) et au cobalt-EDTA (marquage de la phase liquide) pour le second. Les deux repas marqués ont été distribués 20 heures et 1 heure avant l'abattage. Pour s'assurer de l'ingestion rapide du repas marqué, l'aliment non marqué était retiré de l'auge 3 heures avant distribution du repas marqué. Cependant, cette durée n'a pas été suffisante chez tous les porcs et certains d'entre eux n'ont pas mangé leurs repas marqués. Tous les porcs ont néanmoins été abattus et leur tube digestif a été pesé. Les données de transit et les caractéristiques anatomiques des tubes digestifs ont été analysées avec le même modèle statistique ANOVA que les données des publications 1 et 2. De même pour la variabilité individuelle qui a été analysée grâce à la classification des porcs dans 4 groupes caractérisant leur profil métabolique préprandial. Les taux de récupération totaux étaient en moyenne de 90 % pour le titane, 88 % pour le cobalt et 96 % pour le chrome pour l'essai 1 et de 96 % pour le titane, 90 % pour le cobalt et 107 % pour le chrome dans l'essai 2 avec une variabilité de $\pm 12\%$. Les taux de récupération par compartiment ont été calculés en proportion de la quantité totale de marqueur récupéré pour chaque porc par la formule ci-dessous :

$$TR_x = \frac{Q_x}{Q_{tot}}$$

Avec pour un marqueur donné, TR_x le taux de récupération dans un segment du tractus digestif (X), Q_x , la quantité de marqueur récupérée dans ce segment et Q_{tot} la quantité totale du marqueur récupérée dans les contenus digestifs et les fèces.

Tableau 3 Anatomie du tractus digestif dans les différents clusters chez le porc en croissance (essai 1)

	Clusters				RSD	P-value ¹
	1	2	3	4		C
Effectif	11	9	6	10		
Poids vif vide (kg)	36,8 ^{ab}	34,9 ^a	39,7 ^{bc}	42,0 ^c	2,2	0,01
Consommation moyenne journalière (g/jour)	1362	1292	1419	1886	160	0,04
Poids des organes (en % du poids vif vide ²)						
Estomac	0,7	0,8	0,7	0,7	0,5	0,66
Intestin grêle	3,5	3,3	3,4	3,3	1,4	0,22
Caecum, colon, rectum	2,2	1,9	1,9	2,2	1,5	0,08
Total	6,5	6,0	6,1	6,3	2,2	0,09

¹Les données ont été analysées par ANOVA à l'aide d'un modèle GLM (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA), avec comme effet principal l'appartenance à un cluster (C) et la répétition en effet aléatoire.

²Le poids vif vide représente le poids vif à l'abattage corrigé des contenus digestifs.

Tableau 4 Taux de récupération de marqueurs indigestibles dans les différents compartiments digestifs et les fèces dans les différents clusters chez le porc en croissance (essai 1)

	Clusters				RSD	P-value ¹
	1	2	3	4		C
Effectif ²	9/9/8	7/7/7	4/4/4	5/5/4		
Taux de récupération du cobalt (%) ³						
Estomac	54,8	63,3	55,8	50,0	8,4	0,58
Taux de récupération du chrome (%) ³						
Estomac	63,0	76,3	64,7	61,5	8,0	0,35
Taux de récupération du titane (%) ³						
Estomac et intestin grêle	1,8	0,7	2,4	0,6	0,9	0,50
Caecum, colon, rectum	46,7	57,9	53,4	52,0	17,4	0,94
Fèces	51,3	41,5	44,4	47,3	17,9	0,96

¹Les données ont été analysées par ANOVA à l'aide d'un modèle GLM (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA), avec comme effet principal l'appartenance à un cluster (C) et la répétition en effet aléatoire.

²L'effectif est présenté pour chaque marqueur sous la forme x/y/z avec x l'effectif utilisé pour le calcul du taux de récupération de cobalt, y l'effectif utilisé pour le calcul du taux de récupération de chrome et z l'effectif utilisé pour les calculs des taux de récupération de titane.

³Les taux de récupération ont été calculés pour chaque porc comme le ratio de la quantité de marqueurs présente dans le comportement digestif d'intérêt sur la quantité totale de marqueurs récupérée chez le porc.

Principaux résultats

Essai 1

Une interaction entre l'introduction de fibres alimentaires et la supplémentation en aleurone a été observée sur le poids vif vide à l'abattage. Chez les porcs recevant le régime LF, la supplémentation en aleurone à 2 g/kg a eu pour conséquence une diminution du poids vif vide (34,2 kg (A2) vs 39,7 kg (A0) et 36,3 kg (A4)). Inversement chez les porcs recevant le régime HF, la supplémentation en aleurone a augmenté le poids vif vide (42,7 kg (A2) vs 37,6 kg (A0) et 36,7 kg (A4)). Aucune interaction entre l'introduction de fibres alimentaires et la supplémentation en aleurone n'a été observée sur l'anatomie du tube digestif ou les taux de récupération des marqueurs indigestibles.

L'introduction de fibres alimentaires a augmenté la taille de l'estomac en proportion du poids vif vide (+0,1 % ; tableau 1). Le taux de récupération du cobalt dans l'estomac était plus élevé chez les porcs recevant le régime HF (+16 %, P=0,03), suggérant un ralentissement de la vidange gastrique de la phase liquide. Enfin, aucun effet de l'introduction de fibres alimentaires sur les taux de récupération de titane ou de chrome n'a été observé.

La supplémentation en aleurone de blé à 4 g/kg tend à diminuer le poids de l'intestin grêle en proportion du poids vif vide. La supplémentation en aleurone à 4 g/kg a augmenté le taux de récupération du cobalt de 13 % (P=0,05 ; tableau 2) dans l'estomac. Aucun effet de la supplémentation en aleurone sur les taux de récupération de titane ou de chrome n'a été observé.

La variabilité interindividuelle décrite au niveau du comportement alimentaire s'est retrouvée au moment de l'abattage. Les porcs des clusters 3 et 4 présentaient un poids vif vide plus élevé que ceux des clusters 1 et 2 (tableau 3). Au niveau de l'anatomie du tube digestif, seule une différence de la proportion de la partie distale du tractus digestif (caecum, colon et rectum) sur le poids vif vide a été observée (P=0,08) avec une plus grande proportion pour les porcs des clusters 1 et 4. Aucune différence significative n'a été observée sur les différents taux de récupération des marqueurs indigestibles (tableau 4).

Tableau 5 Effet de l'aleurone, du sexe et du nombre de repas sur les taux de récupération de marqueurs indigestibles dans les différents compartiments digestifs et les fèces chez les porcs en finition (essai 2)

Effectif	Aleurone		Sexe		Nombre de repas (<i>pen</i>) ²	RSD	P-value ³						
	0	4	F	MC			A	S	A×S	M	A×M	S×M	
Taux de récupération du cobalt (%) ⁴	15	14	12	17									
Estomac	69,7	69,3	79,4	59,7	-2,4 (A0)* 2,3 (A4) 6,2 (F)* 2,3 (MC)	7,6	0,03	0,55	0,44	0,16	0,05	0,04	
Taux de récupération du chrome (%) ⁴													
Estomac	71,0	75,2	81,4	64,9	-3,2 (A0)* 1,6 (A4) 6,6 (F)* 1,6 (MC)	6,2	0,02	0,08	0,71	0,12	0,02	<0,01	
Taux de récupération du titane (%) ⁴													
Estomac et intestin grêle	0,4	1,5	0,9	1,0	0,0	0,7	0,88	0,21	0,61	0,96	0,38	0,24	
Caecum, colon, rectum	95,1	91,4	93,5	93,0	-1,5	4,5	0,34	0,29	0,77	0,07	0,21	0,30	
Fèces	4,2	7,2	5,4	6,0	1,6	4,7	0,37	0,36	0,72	0,06	0,25	0,38	

¹6 régimes expérimentaux ont été testés avec deux niveaux de fibres alimentaires (bas fibre (BF) et haut fibres (HF)) et 3 concentrations d'aleurone (0, 2 et 4 g/kg, respectivement notés A0, A2 et A4).

²Quand l'interaction entre le nombre de repas et la supplémentation en aleurone est significative, les pentes significativement différentes de 0 (P<0.05) sont notifiées par un astérisque (*).

³Les données ont été analysées par ANOVA à l'aide d'un modèle GLM (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA), avec comme effets principaux le niveau de fibres alimentaires (F), la supplémentation en aleurone (A) et leur interaction (F×A). Un effet répétition a été mis en effet aléatoire.

⁴Les taux de récupérations ont été calculés pour chaque porc comme le ratio de la quantité de marqueurs présente dans le comportement digestif d'intérêt sur la quantité totale de marqueurs récupérée chez le porc.

Essai 2

Les interactions entre le nombre de repas et la supplémentation en aleurone ou entre le nombre de repas et le sexe ont été observées sur les taux de récupération de cobalt et de chrome dans l'estomac (tableau 5). Chez les animaux ne recevant pas d'aleurone, une augmentation d'un repas par jour a diminué le taux de récupération du cobalt (-2,4 %) et du chrome (-3,2 %) dans l'estomac, suggérant une accélération de la vidange gastrique. Chez les femelles, le taux de récupération de cobalt et de chrome a augmenté (+6,2 % et +6,6 % respectivement) pour une augmentation d'un repas par jour. A l'échelle du tractus digestif, une augmentation du nombre de repas par jour tend à augmenter le taux de récupération de titane dans les fèces et donc à diminuer le taux de récupération du titane dans le gros intestin.

DISCUSSION GENERALE

La finalité de ce travail de thèse était de trouver des solutions permettant de réduire l'ingestion chez les porcs en finition. La consommation journalière étant la somme des différents repas ingérés sur la journée, une hausse de la consommation journalière peut être due à un grand nombre de repas par jour, à des repas de taille importante ou à une variation de ces deux paramètres. Réduire la consommation journalière peut donc se faire en réduisant le nombre de repas et/ou leur taille. Pour agir sur ces deux variables du comportement alimentaire, il est nécessaire d'étudier la dynamique d'ingestion à l'échelle de la journée pour comprendre les déterminants de l'initiation et de l'arrêt d'un repas. La dynamique d'ingestion qui définit le rythme alimentaire comprend des cycles faim/satiété/satiété successifs (Bellisle, 2005). La variabilité du comportement alimentaire intra et interindividuelle montre que ce cycle n'est pas constant dans le temps au cours de la croissance du porc mais aussi à une échelle plus fine comme au cours d'une journée. Ce cycle dépend de facteurs environnementaux (non étudiés dans cette thèse) et de facteurs liés à l'animal et à l'aliment. Différentes voies de régulations ont été décrites dans la littérature, reliant le rythme alimentaire au métabolisme énergétique (Black *et al.*, 2009), à la sécrétion d'hormones orexigène et anorexigènes (Del Prete *et al.*, 2012), au transit digestif (Steinert *et al.*, 2012) et au microbiote intestinal (Fetissof, 2017). Ces différentes voies de régulation sont complexes de par leurs actions sur différents organes (organes du tractus digestif, foie, pancréas, ...) et par leurs actions dans le temps (court, moyen et long terme). Ce travail de thèse avait pour objectif principal d'étudier les interactions entre la dynamique d'ingestion et les différentes voies de régulation connues.

Il a été possible d'étudier :

- la régulation à court terme avec la mesure de l'oxydation du glucose utilisé en tant que traceur métabolique et les cinétiques de concentration de métabolites plasmatiques sur l'heure suivant le repas,
- la régulation à moyen terme par les bilans énergétique et azotés, et les dépôts de protéines et de lipides.

Ce travail de thèse a permis de mettre en évidence que les dynamiques d'ingestion et donc les voies de régulation à court et long termes sont modifiées par l'introduction de fibres alimentaires ou d'aleurone de blé mais différemment selon l'âge et le sexe des animaux. De plus, une grande variabilité de comportement alimentaire a été mise en évidence. Après avoir détaillé les intérêts et les limites de notre approche expérimentale, nous discuterons dans un premier temps les interactions entre les différentes voies de régulation, avec l'exemple de la supplémentation en aleurone de blé, puis dans un second temps la relation entre le comportement alimentaire et l'efficacité alimentaire. Enfin nous proposerons des éléments permettant de réduire la consommation d'aliment chez des porcs en finition dans les élevages commerciaux.

Partie A. Intérêts et limites de notre approche expérimentale

I. Etude des différentes voies de régulation

Nous avons étudié sur les mêmes porcs la régulation métabolique, la régulation hormonale et la régulation physique de la consommation d'aliment. Le premier avantage d'une telle approche a été d'obtenir une base de données multidisciplinaire permettant de mettre en relation les différentes régulations. De plus, cela a permis de réduire le nombre d'expérimentations et de centraliser toutes les mesures sur les mêmes animaux et de fournir

des données *in vivo* pour alimenter d'autres recherches telles que la modélisation de réponses biologiques. Cependant, en lien avec le nombre de mesures à effectuer sur chaque animal, il n'a pas été possible d'avoir toutes les données pour tous les animaux. Ainsi, dans les publications, les effectifs ont été restreints pour ne garder que les animaux pour lesquels nous avons un maximum de mesures et pour lesquels les différentes voies de régulation pouvaient être comparées.

Une des voies de régulation étudiée était la régulation énergétique, qui repose sur le fait que l'animal régule son ingestion afin de maintenir son énergie ingérée constante. Les animaux ont été logés individuellement en chambre respiratoire afin d'analyser leur métabolisme énergétique. Ce logement nous a permis d'obtenir des résultats sur le métabolisme énergétique de l'animal sur le court terme (oxydation glucidique au moment du repas) et sur le moyen terme (bilan énergétique, énergie retenue, dépôts de protéines et de lipides). Cependant, le logement en chambre respiratoire était individuel et n'a pas permis de prendre en compte les interactions entre congénères qui sont un facteur de variation de la capacité d'ingestion en élevage. La comparaison de nos variables caractérisant le comportement alimentaire (critère repas (CR), vitesse d'ingestion) avec des données obtenues sur des porcs logés en groupe nous a permis de comparer le comportement alimentaire de nos animaux avec ceux d'animaux logés en groupe. Les CR utilisés dans nos essais (4 et 5 minutes) sont supérieurs à la valeur habituellement utilisée sur des animaux de même poids vif logés en groupe qui est de 2 minutes (Labroue *et al.*, 1999). Dans notre cas, l'eau était accessible près de l'auge, ce qui a pu induire des buvées entre deux prises alimentaires appartenant à un même repas. En effet, chez les porcs en croissance (essai 1), 57 % de la durée de buvée journalière a été faite au moment des repas. De plus, les animaux

pouvaient faire de plus longues pauses intra-repas, ne subissant aucune compétition de la part d'autres congénères. Les vitesses d'ingestion observées n'étaient cependant pas plus lentes dans nos essais et étaient de 15 g/min pour les animaux en croissance et 30 à 40 g/min pour les animaux en finition, ce qui est similaire à d'autres études (de 15 à 43 g/minutes selon le poids vif) dans lesquelles les animaux étaient logés en groupe (Labroue *et al.*, 1994a, Hyun et Ellis, 2001, Renaudeau *et al.*, 2006, Andretta *et al.*, 2016).

Enfin, le logement individuel utilisé dans notre travail pouvait aussi réduire l'activité physique des porcs. Cependant, la part de la production de chaleur liée à l'activité physique était en moyenne de 6 % (essai 1) ou 8 % de l'EM ingérée (essai 2). Ces valeurs sont similaires à celles calculées chez des porcs logés en groupe, allant de 6 à 13 % (Schrama *et al.*, 1996, Quiniou *et al.*, 2000, Collin *et al.*, 2001).

II. Etude de la variabilité individuelle

Dans notre étude, nous avons voulu comprendre la régulation de l'ingestion volontaire ou spontanée. Pour ce faire, il était nécessaire que les animaux soient nourris *ad libitum* et qu'ils aient un libre accès à l'auge pour pouvoir identifier des cycles volontaires de faim/satiété et d'en identifier les déterminants. Ce choix expérimental a induit une grande variabilité de niveaux et de dynamiques d'ingestion avec des nombres de repas (de 6 à 22 repas/ jour chez les porcs en croissance et de 3 à 13 repas/jour chez les porcs en finition) et des tailles moyennes de repas très variables (de 93 à 286 g MS/repas chez les porcs en croissance et de 150 à 840 g MS chez les porcs en finition) d'un individu à l'autre. Cette variabilité est aussi retrouvée chez des porcs de 30 kg logés en groupe et ingérant 6,5 à 15 repas par jour de taille variable allant de 139 à 458 g (Andretta *et al.*, 2016). A notre connaissance, peu d'études rapportent la variabilité du comportement alimentaire chez des

porcs ayant un libre accès à l'auge. Nos données démontrent que cette variabilité est réelle et qu'elle doit être prise en compte dans les études étudiant la régulation de l'ingestion chez le porc.

Pour l'analyse de la variabilité individuelle, les modèles statistiques prenant en compte seulement les régimes expérimentaux n'ont pas été suffisants pour différencier les profils d'animaux. Nous avons donc eu dans ce travail deux approches différentes pour étudier la variabilité individuelle. Pour l'analyse du premier essai chez les porcs en croissance, une classification sur le comportement alimentaire et les concentrations préprandiales des métabolites a permis de répartir les porcs dans quatre groupes. Le nombre de repas était corrélé positivement avec la consommation moyenne journalière ($r=0,64$), leurs effets pouvaient être confondus. Dans le deuxième essai chez les porcs en finition, le nombre de repas et la quantité ingérée totale n'étant pas corrélés ($r=0,05$), il a été possible d'analyser l'effet du nombre de repas sur les différentes variables en l'ajoutant en covariable dans les modèles statistiques.

III. Etude de la régulation chez des animaux présentant différents comportements alimentaires

Un objectif de la thèse était d'identifier des porcs grignoteurs et des porcs gloutons et d'étudier la régulation de leur ingestion afin de mettre en évidence des différences de régulation entre ces différents comportements alimentaires. Dans l'essai 2 avec les porcs en finition, nous avons choisi des porcs en fonction de leur comportement alimentaire au cours de la période d'élevage. Sur cette période les animaux étaient logés en groupe (bande de 120 porcs) et alimentés par un système d'alimentation automatique (figure 37 – Travail expérimental). La zone d'alimentation ne comprenait pas d'abreuvoir mais quatre distributeurs d'aliment ouverts étaient disponibles, limitant ainsi la compétition entre les

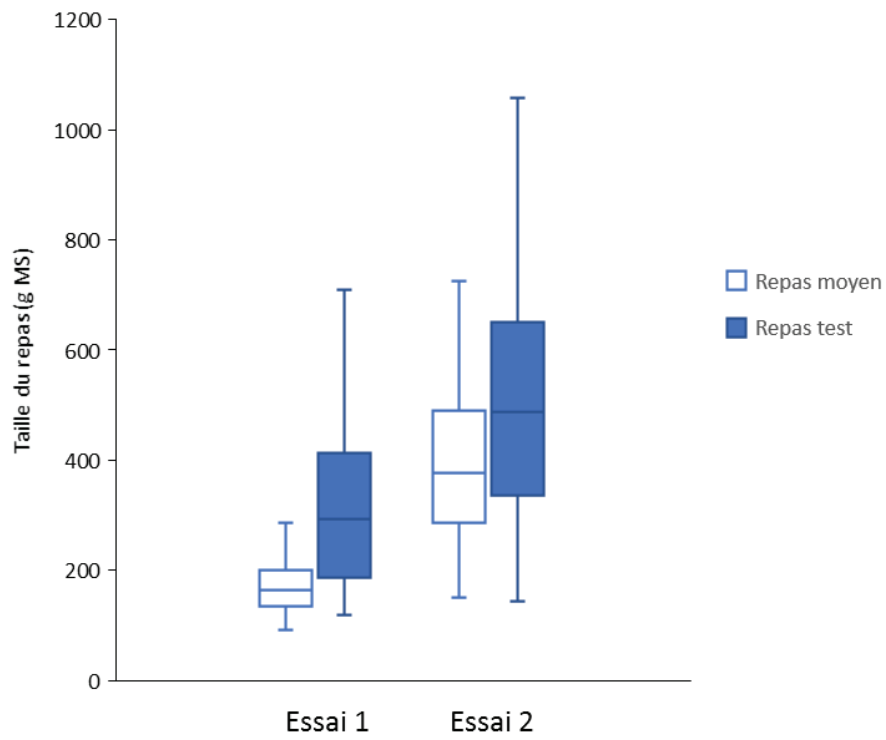


Figure 43 Comparaison des tailles de repas test des jours de cinétiques sanguines et de la taille moyenne des repas chez des porcs en croissance (essai 1) et en finition (essai 2)

animaux. Les animaux ont été sélectionnés sur leur nombre de repas quotidien, pour un poids vif et une consommation journalière similaire.

Pour les porcs recevant le régime non supplémenté en aleurone de blé, le nombre de repas en chambre respiratoire a été fortement corrélé avec le nombre de repas lorsqu'ils étaient logés en groupe ($P < 0,01$; pente de 1,0 ; figure 1 - Publication 3). Nos résultats suggèrent que lorsque les porcs reçoivent un régime standard le comportement alimentaire est maintenu entre un logement en groupe et un logement individuel, confirmant les travaux de Nielsen et al. (1996). Cependant, le comportement alimentaire a été profondément modifié lors de la supplémentation du régime avec l'aleurone de blé, puisque aucune relation n'a été observée entre le nombre de repas sur la période de sélection et le nombre de repas sur la période de mesures ($P = 0,80$). L'aleurone de blé modifie donc le comportement alimentaire des porcs, en particulier lorsque le mode de logement est modifié. Dans ces conditions, il n'était plus possible de considérer les catégories « grignoteurs » et « gloutons » telles qu'elles avaient été initialement définies. Le nombre de repas pendant la période de mesure a finalement été inclus en covariable dans le modèle statistique.

IV. Etude de la régulation de repas spontanés

L'objectif des cinétiques de prélèvements sanguins réalisés après le premier repas du matin était d'étudier le métabolisme post prandial des animaux après un repas volontaire. Le repas à la suite duquel nous avons fait les prélèvements sériés de sang était donc de taille variable entre les individus, contrairement à ce qui est souvent fait dans les études voulant étudier l'évolution postprandiale de métabolites ou d'hormones. La taille de ce repas était plus importante que la taille moyenne d'un repas sur une journée (figure 43). En effet, pour éviter le gaspillage alimentaire, nous avons choisi de faire deux distributions d'aliment dans

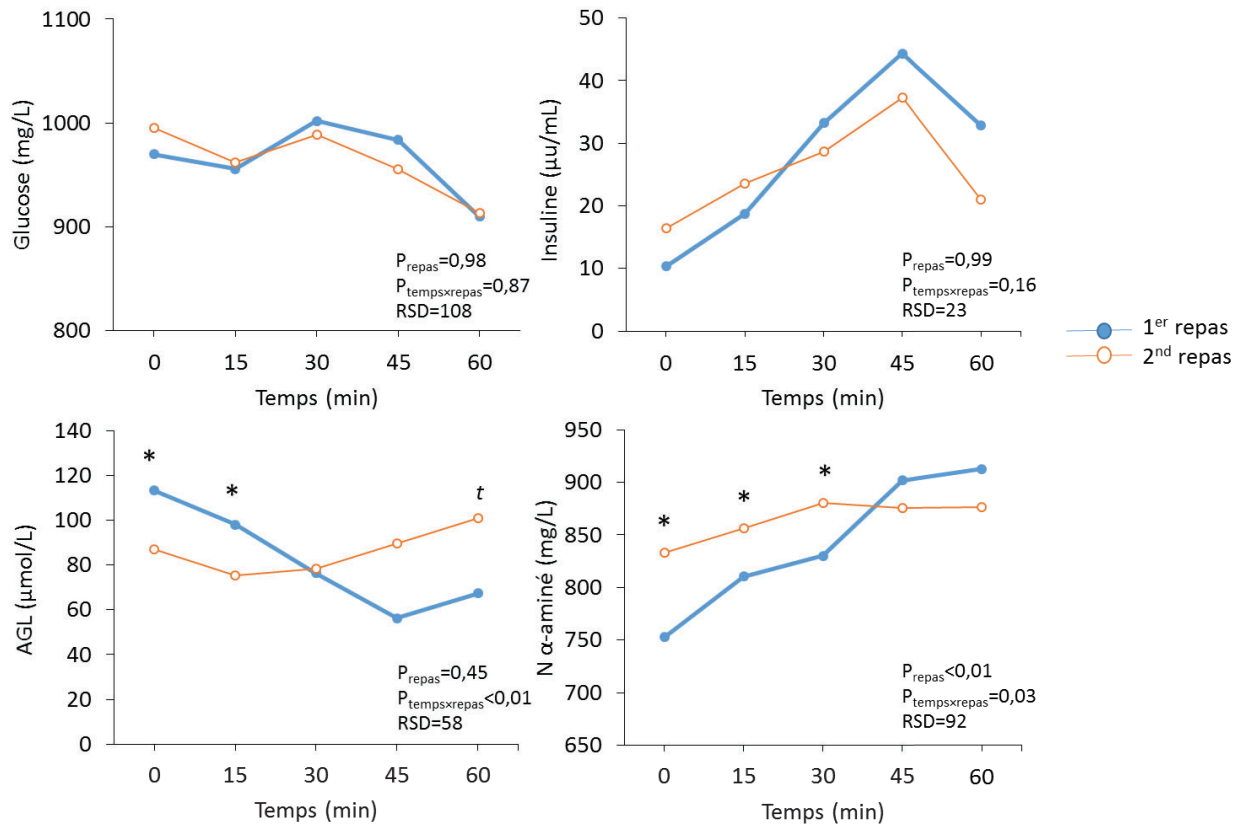


Figure 44 Evolution de la concentration de glucose, d'insuline, d'acides gras libres (AGL) et d'azote (N) α -aminé au cours de l'heure suivant le repas lors du premier et du second repas de la journée de cinétique sanguine chez les porcs en croissance de l'essai 2 (n= 20).

Les cinétiques de glucose, d'insuline, d'acides gras libres et d'azote α -aminé ont été analysées à l'aide d'une analyse de variance (Proc MIXED, SAS) avec comme effets principaux le temps, le sexe, le régime expérimental et le moment du repas (1^{er} ou 2nd repas de la journée) et les différentes interactions. Un effet « répétition » a été inclus en effet aléatoire. Lorsque l'interaction entre le repas et le temps est significatif, un astérisque le met en évidence sur le graphique (* pour $P<0,05$; t pour $P<0,10$)

la journée, une première distribution le matin à 8h45 et une seconde distribution à 16h45, ce qui a nécessité à chaque fois une fermeture de l'auge afin de stabiliser la balance. Bien que les heures de distributions correspondent aux horaires de pics de consommation observés généralement en élevage (Andretta *et al.*, 2016), ce procédé a pu influencer le comportement alimentaire des porcs. L'ouverture de la trappe de l'auge et l'apport d'aliment frais a pu stimuler l'appétit des animaux expliquant ainsi un repas test souvent supérieur que la moyenne des repas d'un individu donné. Pour tenir compte de la variabilité de taille du premier repas entre les animaux et de cette taille plus importante, la taille du repas a été incluse en covariable dans les analyses statistiques.

Les prélèvements sanguins ont ensuite été poursuivis jusqu'au second repas de la journée. La comparaison des cinétiques sanguines entre le premier et le second repas de la journée (figure 44) permet de mettre en évidence que l'évolution de la glycémie est similaire entre les deux repas ($P=0,98$) que le repas soit en partie induit par les pratiques de distribution d'aliment, ou par le comportement volontaire du porc, suggérant un rôle importante de la glycémie dans la régulation de l'arrêt du repas. Cependant, les concentrations d'AGL et d'azote α -aminé sont différentes en début de repas, en lien avec la durée de l'intervalle depuis le dernier repas. Ces résultats mettent donc en évidence que une concentration d'AGL préprandiale ou une faible concentration d'acide α -aminé ne suffisent pas à expliquer le déclenchement d'un nouveau repas et seraient des conséquences d'un long intervalle depuis le précédent repas. Le choix du premier repas de la journée permet donc d'étudier la variabilité individuelle tout en étant de taille suffisamment importante pour être considéré comme un repas « test ». Des repas de plus petite taille peuvent compliquer l'analyse des cinétiques car peu d'évolution des métabolites sanguins ou hormones sont visibles. C'est ce

Tableau 14 Tableau récapitulatif de l'effet de la supplémentation en aleurone (4 g/kg) chez les porcs en croissance (essai 1) et chez les porcs en finition (essai 2).

	Mâles castrés en croissance	Mâles castrés en finition	Femelles en finition
Comportement alimentaire	Diminution de la CMJ de 20% Diminution du nombre de repas de 1,5 repas/jour Maintien de la taille des repas	Maintien de la consommation journalière Maintien du nombre de repas Maintien de la taille des repas	Maintien de la consommation journalière Diminution du nombre de repas de 3,6 repas/jour Augmentation de la taille des repas
Digestibilité & Transit digestif	Pas de différence de digestibilité Pas de différence de poids d'estomac Augmentation du taux de récupération du marqueur de +12% pour la phase liquide Pas de modification du transit total	Pas d'interaction entre le sexe et la supplémentation en aleurone Réponses différentes selon le nombre de repas	
Métabolisme énergétique	Diminution de la glycémie postprandiale Diminution de l'EM ingérée de 15 % Diminution de l'ER sous forme de protéines de 21%	Augmentation de l'énergie retenue sous forme de protéines de 30%	Diminution de l'énergie retenue sous forme de protéines de 11%
Métabolisme azoté	Diminution de la concentration préprandiale d'azote α -aminé de 17% Diminution de la rétention azotée de 11%	Augmentation de la rétention azotée de 29%	Diminution de la rétention azotée de 11%
Hormones	Diminution de la concentration d'insuline à t=15 min	Pas d'interaction entre le sexe et la supplémentation en aleurone Réponses différentes selon le nombre de repas	

Avec CMJ : consommation moyenne journalière, EM : énergie métabolisable, ER : énergie retenue

qui est observé pour les porcs du cluster 1 dans l'essai 1 qui ont ingéré un petit repas le matin de la cinétique (144 g MS) et présentant de faibles variations de glycémie, d'insulinémie et d'azote α -aminé (figure 3 - Publication 1).

Partie B. Effet de la supplémentation en aleurone et intégration des différentes voies de régulation

I. Effets de l'aleurone de blé sur le comportement alimentaire selon le poids vif et le sexe

La supplémentation en aleurone de blé a modifié le comportement alimentaire des porcs mais ses effets diffèrent selon le poids vif ou le sexe des porcs (tableau 14). Chez les mâles castrés en croissance, la supplémentation à 4 g/kg d'aleurone a diminué le nombre de repas par jour et la consommation journalière d'aliment (-2,5 repas et -319 g/jour). Chez les femelles en finition, la supplémentation en aleurone de blé a diminué le nombre de repas par jour (-3,6 repas), sans modifier la consommation journalière d'aliment. Enfin, chez les mâles castrés en finition, le régime supplémenté en aleurone de blé n'a eu aucun effet sur les variables du comportement alimentaire.

L'aleurone de blé contient des fibres solubles (arabinoxylanes et β -glucanes) connues pour leur propriété de viscosité ce qui peut ralentir la vidange gastrique (Lazaridou et Biliaderis, 2007). Cependant le taux d'introduction de l'aleurone utilisé dans nos essais (4 g/kg) est relativement faible et un tel effet est difficilement envisageable. Un effet fonctionnel de l'aleurone est donc à privilégier. L'aleurone concentre la majeure partie des minéraux et vitamines du grain de blé (Brouns *et al.*, 2012). Ces vitamines jouent un rôle dans le métabolisme énergétique en étant des cofacteurs dans différentes réactions impliquées dans la production d'énergie, tels que la chaîne mitochondriale ou le transport et le stockage de l'ATP (tableau 15; Huskisson *et al.*, 2007, Brouns *et al.*, 2012). Enfin, bien qu'à l'heure

Tableau 15 Rôles des micronutriments de l'aleurone de blé dans le métabolisme énergétique. D'après Brouns et al., 2012 et Huskisson et al., 2007.

Micronutriments	Concentration dans l'aleurone de blé (mg/100g)	Rôle dans le métabolisme énergétique
Vitamines		
Thiamine, B1	1,6	Cofacteur de la conversion de glucides en énergie Impliquée dans les réactions de carboxylation oxydative
Riboflavine, B2	0,3	Cofacteur de la chaîne respiratoire mitochondriale Composants des coenzymes FAD et FMN
Niacine, B3	24,0	Cofacteur de la chaîne mitochondriale Transformé en NAD et NADP, qui jouent un rôle dans les réactions redox cellulaires
Pyridoxine, B6	0,3	Participe à la libération d'énergie des composants alimentaires Utilisée en facteur dans des réactions enzymatiques dans les métabolismes des protéines et des acides aminés
Minéraux		
Magnésium	530	Cofacteurs dans les réactions du métabolisme des composants alimentaires Nécessaire pour les réaction enzymatique impliqué dans le stockage de l'ATP
Calcium	55	Active des réactions telles que l'oxydation des acides gras, la sécrétion d'insuline glucose-dépendante, le transport d'ATP
Fer	27	Composant principale de l'hémoglobine qui participe au transport de l'oxygène Facilite le transport des électrons dans la chaîne mitochondriale pour la synthèse d'ATP
Zinc	8,3	Composant de plus de 100 enzymes, dont certaines sont impliquées dans le métabolisme énergétique

actuelle, nous n'ayons pas encore les résultats sur la composition de la flore microbienne des porcs, une action de l'aleurone sur le microbiote est envisageable, avec de possibles changements en termes de quantité ou de composition de la flore microbienne. Chez les porcs en finition, une tendance pour une diminution de la production de méthane en proportion de l'énergie digestible ingérée a été observé ($P=0,10$). Or il a été montré que le microbiote intestinal influence le comportement alimentaire de l'hôte (Fetissov, 2017). L'effet satiétogène de l'aleurone résultant des modifications de métabolismes étudiés dans cette thèse pourrait être indirectement médié par des effets de l'aleurone sur le microbiote intestinal.

II. Effet de l'aleurone sur les voies de régulation chez le porc en croissance

Chez le porc en croissance, la supplémentation en aleurone de blé a induit une diminution du nombre de repas (-1,5 repas/jour; Quemeneur *et al.*, 2018, cf Résultats - Chap 1). L'aleurone de blé permet donc d'améliorer la satiété et augmente l'intervalle entre deux repas. L'allongement de l'intervalle entre repas semble être dû à des mécanismes de régulation impliquant des phénomènes physiques (cf Etude bibliographique – A. III.), métaboliques et hormonaux. En effet, l'augmentation du taux de récupération des marqueurs indigestibles dans l'estomac une heure après le repas (+12 % pour la phase liquide et + 9 % pour la phase solide, cf Résultats – Chap 3) suggère un ralentissement de la vidange gastrique chez les porcs en croissance recevant le régime supplémenté. Un ralentissement de la vidange gastrique prolonge la stimulation des mécanorécepteurs stomacaux (Steinert *et al.*, 2012) et permet d'augmenter la satiété par des signaux passant par le nerf vague (Powley et Phillips, 2004). Le contenu digestif passerait donc plus lentement dans l'intestin grêle, lieu principal d'absorption. Nos mesures de glycémie post prandiale indiquent que les concentrations de glucose durant l'heure suivant le repas sont

plus faibles lorsque les porcs reçoivent la supplémentation en aleurone ce qui est cohérent avec une vidange gastrique ralentie. La plus faible glycémie s'accompagne logiquement d'une diminution de la sécrétion d'insuline 15 minutes après le début du repas. La diminution de la consommation journalière induit une diminution d'énergie ingérée (- 17% d'EN ingérée). Chez ces animaux, la régulation de la quantité d'aliment ingérée par jour sur l'énergie ingérée (cf Etude bibliographie – C. II. 1.) n'est pas faite. Une hypothèse est l'incapacité physique des porcs à augmenter la taille de leur repas, du fait de la taille de leur estomac (278 g pour les porcs recevant la supplémentation en aleurone (4 g/kg) vs 302 g pour les porcs recevant le régime non supplémenté) et de la présence d'aliment dans l'estomac, dû à une plus faible vidange gastrique.

III. Effet de l'aleurone sur les voies de régulation chez le porc en finition

Chez les porcs en finition, l'effet de la supplémentation en aleurone dépend du sexe. Chez les femelles en finition, une diminution du nombre de repas par jour a aussi été observée (-3,6 repas par jour). Cette diminution de la fréquence des repas a été associée à une diminution de la consommation moyenne journalière numérique mais non significative. Ainsi les femelles ayant un estomac plus important (574 g) que les porcs en croissance (290 g), étaient en mesure de compenser la diminution du nombre de repas par une augmentation de leur taille ce qui a permis de maintenir l'énergie ingérée à l'échelle de la journée, contrairement aux porcs en croissance. Cette diminution du nombre de repas n'est cependant pas liée à un ralentissement de la vidange gastrique ni à une régulation glycémique différente.

Chez les mâles castrés en finition, aucune diminution du nombre de repas n'a été observée et la consommation journalière était similaire entre les deux régimes (supplémentés ou non

en aleurone). Nous pouvons donc supposer que les voies de régulation impliquées dans l'effet de la supplémentation en aleurone sur l'ingestion ne sont pas prédominantes chez les mâles castrés en finition. En effet, les mâles castrés ont un besoin protéique plus élevé que les femelles (Campbell et Taverner, 1988) et sont moins efficaces pour l'utilisation de l'azote que les femelles (Van Lunen et Cole, 1996). La régulation liée à leurs besoins (homéorhèse) peut être celle qui régule leur ingestion. En effet aucune voie de régulation à court terme (oxydation glucidique, évolution de la glycémie) ou à moyen terme (vitesse de la vidange gastrique) n'a été modifiée.

La différence de réponses à la supplémentation en aleurone entre les deux sexes peut être due à des différences de hiérarchie entre les voies de régulation. La taille de l'estomac est similaire entre les femelles et les mâles castrés suggérant que la régulation physique à court terme n'est donc pas toujours suffisante pour expliquer des différences de comportements alimentaires entre les sexes. La cinétique de glucose a permis de mettre en évidence une glycémie plus basse chez les mâles castrés que chez les femelles. L'arrêt d'un repas peut s'expliquer par l'activation de glucorécepteurs. Nous pouvons donc supposer qu'une glycémie élevée accélère l'activation de ces récepteurs et stoppe plus rapidement le repas, expliquant de plus petits repas chez la femelle et donc un nombre plus important de repas par jour.

Partie C. Comportement alimentaire et efficience alimentaire

Dans nos essais, l'efficience alimentaire a été mesurée à l'échelle de la semaine par la méthode des bilans azoté et énergétique. Elle est cependant le résultat de l'utilisation des nutriments, évènement métabolique qui doit être étudié à plus court terme ou sur un pas de temps plus petit. Mettre en lien l'efficience alimentaire et la dynamique d'ingestion revient à

étudier l'intégration des métabolismes azoté et énergétique à plusieurs échelles de temps. Dans notre cas, nous nous sommes intéressés à l'efficacité énergétique pour identifier si des profils de comportement alimentaire pouvaient être liés à des efficacités énergétiques différentes. Nous avons étudié le devenir du glucose qui peut être oxydé (par les voies de la glycolyse, cycle de Krebs), participé au cycle de Cori c'est-à-dire transformé en lactate puis recyclé en pyruvate par le cycle de Cori permettant un recyclage rapide (cycle de Cori impliquant un bouclage entre glycolyse et néoglucogénèse) ou stocké à plus long terme (glycogénogénèse ou lipogénèse).

I. Efficacité énergétique chez le porc en croissance

Les analyses des liens entre nombre de repas et les différentes variables testées nous ont permis d'établir différents profils d'animaux. Dans l'essai 1, la classification des individus sur la base de leur comportement alimentaire et de leurs concentrations préprandiales de métabolites et de l'insuline a permis de discriminer quatre groupes ou clusters de porcs. En particulier, le cluster 4 regroupe des animaux qui ont un niveau alimentaire important associé à un grand nombre de repas. Ces porcs présentent une meilleure rétention énergétique que les animaux des autres clusters, avec près de 50 % de l'EM ingérée qui sont retenus. Cependant, dans ce premier essai, l'augmentation du nombre de repas est associée à une augmentation de la consommation journalière et donc à une augmentation de l'EM ingérée. L'amélioration de la rétention énergétique (allant de 38 à 49 % de l'EM) peut donc être liée aux différents comportements alimentaires et/ou au niveau alimentaire journalier. D'après une étude portant sur l'effet du niveau alimentaire sur l'utilisation énergétique (de Lange *et al.*, 2006), il semblerait que l'amélioration de la rétention énergétique s'explique principalement par ces différences de niveau alimentaire. Ce résultat souligne la difficulté à étudier le comportement alimentaire chez des porcs nourris *ad libitum*, particulièrement

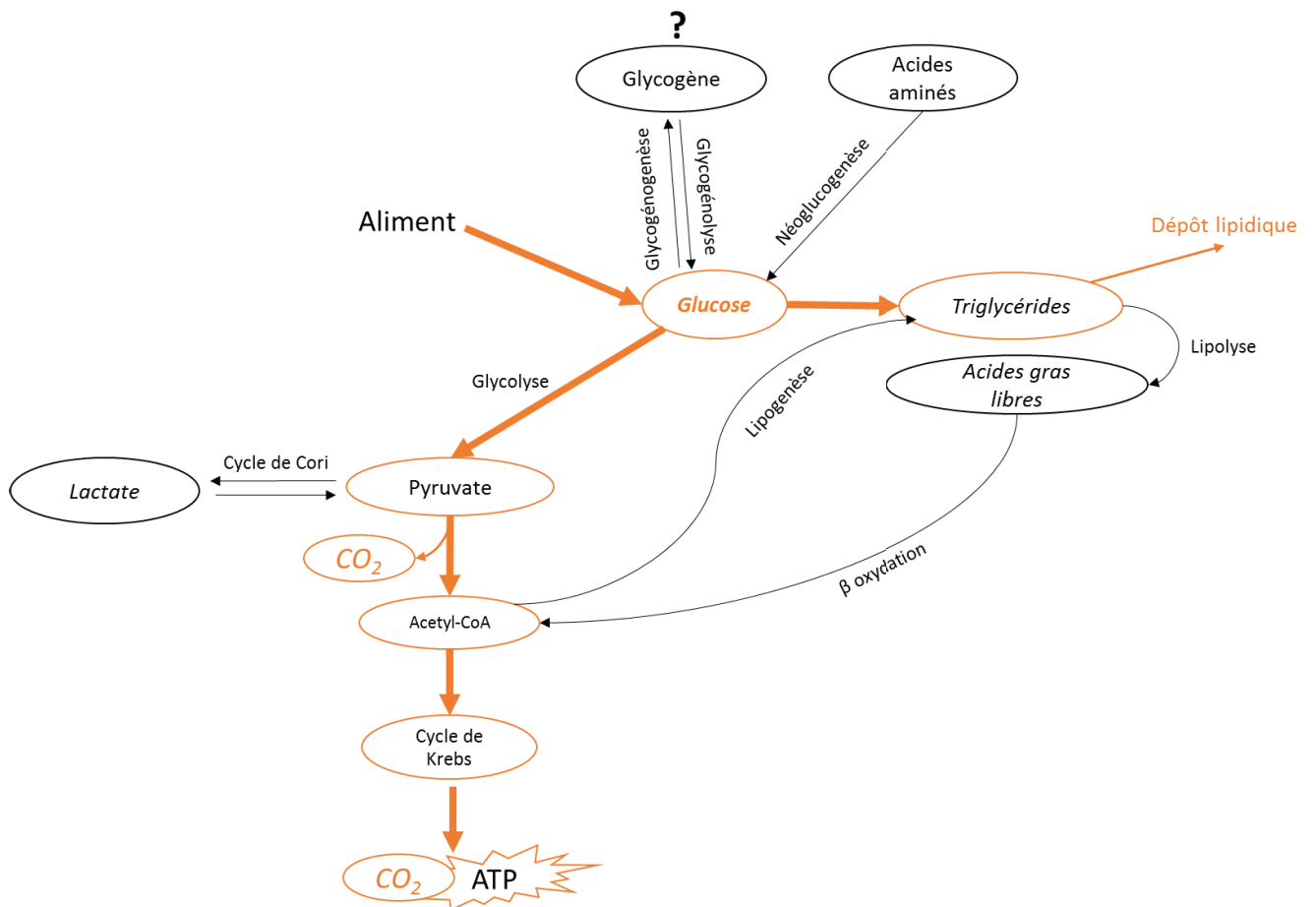


Figure 45 Différentes voies impliquées dans le métabolisme glucidique chez le porc en croissance

Les flèches orange mettent en évidence les voies de métabolismes activées lors d'une augmentation du nombre de repas chez des porcs en croissance (essai 1). Les voies liées au glycogène n'ont pas été étudié dans ce travail de thèse (?).

chez des porcs en croissance chez qui nombre de repas et consommation journalière sont positivement corrélés ($r=0,64$).

Chez ce même cluster de porcs en croissance, effectuant le plus de repas et présentant un niveau alimentaire élevé (1795 g MS/jour), la glycémie reste relativement élevée et stable et la concentration de lactate n'est pas supérieure à celle des porcs des autres clusters, suggérant une autre utilisation du glucose. Les augmentations de l'ER sous forme de lipides (34% de l'EM ingérée) et du quotient respiratoire (1,202) qui ont été observées, suggèrent un stockage du glucose par la voie de la lipogenèse plus important (figure 45). Chez le porc en croissance, une augmentation du nombre de repas par jour associé à un niveau alimentaire plus élevé induit donc un dépôt lipidique plus important.

ii. Efficience énergétique chez le porc en finition

Chez les porcs en finition de l'essai 2, le nombre de repas n'étant pas corrélé à la consommation journalière ($r=0,05$), ce facteur peut être étudié indépendamment du niveau alimentaire des porcs. Une augmentation du nombre de repas par jour tend à augmenter l'ER sous forme de protéines (+13 kJ/kg PV^{0,60} par jour, $P=0,06$) et globalement l'ER totale (+57 kJ/kg PV^{0,60} par jour, $P=0,18$), bien que les effets sur cette dernière ne soient pas significatifs du fait d'une forte variabilité individuelle (écart type de 297 kJ/kg PV^{0,60} par jour).

A l'échelle du repas, chez les porcs en finition, des augmentations de la concentration d'insuline préprandiale et de l'amplitude du pic postprandial ont été observées lorsque le nombre de repas augmentait. L'insuline est une hormone hypoglycémiante, stimulant les voies d'utilisation des nutriments : oxydation, cycle de Cori, glycogénogenèse et lipogenèse. La glycolyse et le cycle de Krebs (voie oxydative) sont les principales voies métaboliques utilisées lors de l'arrivée de glucose dans le sang après un repas. Dans nos essais, un nombre

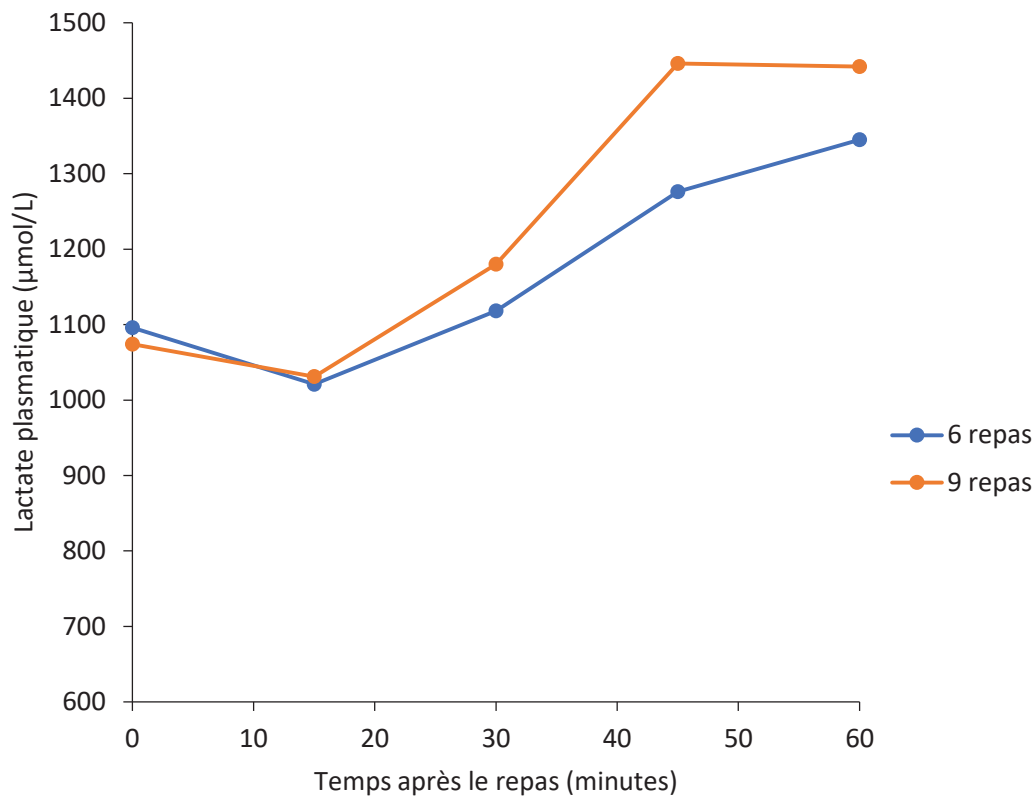


Figure 46 Effet théorique du nombre de repas sur la concentration de lactate après un repas chez le porc finition (essai 2).

Ces courbes ont été calculées à partir des données de cinétiques de l'essai 2. La concentration de lactate plasmatique a été analysée par analyse de variance (Proc MIXED, SAS) prenant en compte le temps, le sexe, le régime expérimental et leurs interactions. Les courbes représentent les moyennes ajustées à chaque temps pour 6 ou 9 repas.

de repas important est associé à une diminution du temps nécessaire pour récupérer 50% du ^{13}C total récupéré sous forme de CO_2 , ce qui suggère une accélération de l'oxydation glucidique après le repas. Cela traduit une utilisation métabolique du glucose plus rapide par la glycolyse puis le cycle de Krebs. Cependant, le cycle de Krebs peut être saturé lors de l'arrivée postprandiale d'une quantité importante de glucose. Chez les porcs en finition, le pic postprandial de lactate tend à augmenter ($P=0,12$, figure 46), ce qui suggère une intensification du cycle de Cori avec une augmentation du nombre de repas. Bien que cette voie permette de gérer à court terme la glycémie sanguine en augmentant le pool sanguin de lactate, elle est consommatrice d'énergie et diminue donc l'efficacité alimentaire. L'intensification des cycles de Cori montre cependant la capacité d'adaptation métabolique de ces porcs à gérer un flux important de glucose, lié à une arrivée fréquente de nutriments suite à des repas nombreux (figure 47).

L'apport énergétique peut aussi être maintenu dans le temps par une augmentation des fermentations dans le caecum et le colon. A l'échelle de la journée, chez les porcs en finition (essai 2), une augmentation du nombre de repas est associée à une augmentation du taux de récupération de marqueur indigestible dans les fèces (+1,6 % par repas supplémentaire, $P=0,06$; tableau 5 – Résultats complémentaires), traduisant une accélération du transit total chez les porcs faisant le plus de repas. Dans l'intestin grêle, les conséquences peuvent être une moindre absorption/hydrolyse des constituants alimentaires et donc une baisse de la digestibilité réelle des nutriments. Ces constituants étant bien fermentescibles, ils pourront être fermentés dans les parties distales même si le transit est accéléré sans affecter la digestibilité totale apparente. Nous ne disposons pas de paramètres permettant de valider cette hypothèse. L'utilisation d'animaux appareillés de canule caecale ou de cathéter dans la

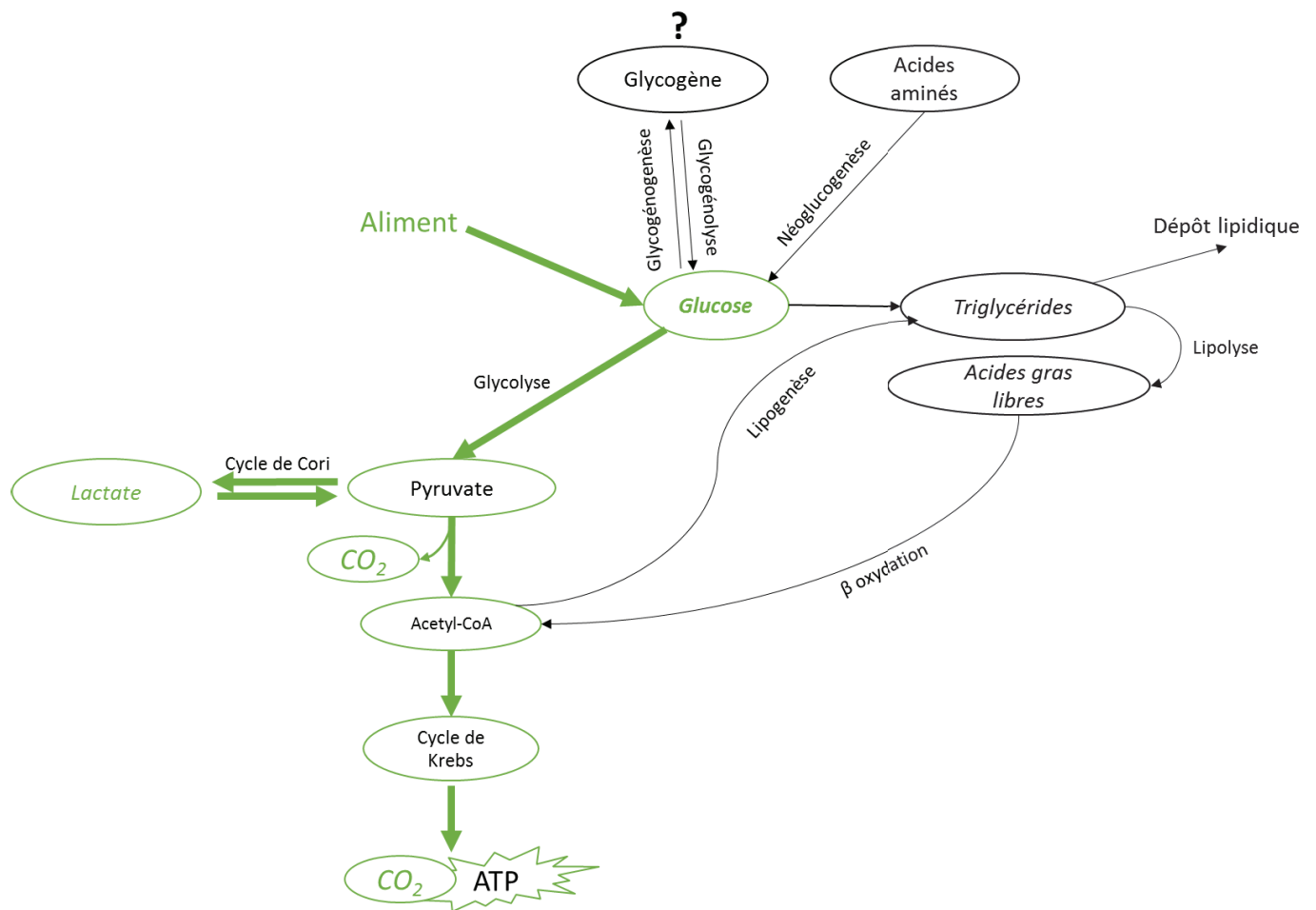


Figure 47 Différentes voies impliquées dans le métabolisme glucidique chez le porc en finition

Les flèches vertes mettent en évidence les voies de métabolismes activées lors d'une augmentation du nombre de repas chez des porcs en finition (essai 2). Les voies liées au glycogène n'ont pas été étudié dans ce travail de thèse (?).

veine porte permettrait de suivre en cinétique les profils fermentaires et d'apparition de nutriments, de manière dissociée après un repas.

Chez les porcs en finition, la disponibilité de l'énergie et des acides aminés d'un même repas n'est pas synchronisée dans le temps : le pic glycémique précède le pic d' α -aminoacidémie ce qui suggère que le glucose d'origine alimentaire ne peut assurer à lui-seul la fourniture d'énergie nécessaire pour la protéosynthèse. Une augmentation du nombre de repas peut permettre de mieux synchroniser la disponibilité de l'énergie et des acides aminés pour la protéosynthèse. En particulier, l'intensification du cycle de Cori permet un maintien de l'énergie disponible dans le temps synchronisant la disponibilité des acides aminés d'un repas avec la disponibilité d'une partie de l'énergie de ce repas. Alternativement, un repas suivant peut également fournir l'énergie nécessaire à l'utilisation des acides aminés d'un repas précédent. (figure 48).

Des liens entre nombre de repas, efficacité alimentaire et cycle de Cori ont été mis en évidence chez des animaux issus de lignées divergentes sur la consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR) calculée comme la différence entre la consommation moyenne journalière observée et celle prédite pour les besoins de production et d'entretien de l'animal (Gilbert *et al.*, 2017). La CMJR est un indicateur de l'efficacité alimentaire, les animaux ayant une CMJR faible (lignée CMJR-) pouvant être considérés comme plus efficaces que ceux ayant une CMJR élevée (CMJR+). Les porcs de la lignée CMJR+ qui ont un nombre de repas plus élevé et une vitesse d'ingestion plus lente ont une production de chaleur à jeun plus élevée et présentent une intensification du cycle de Cori (Gilbert *et al.*, 2009, Barea *et al.*, 2010, Le Naou *et al.*, 2012, Meunier-Salaün *et al.*, 2014). Dans l'essai 2 de la thèse, les porcs en finition qui font le plus de repas présentent également une

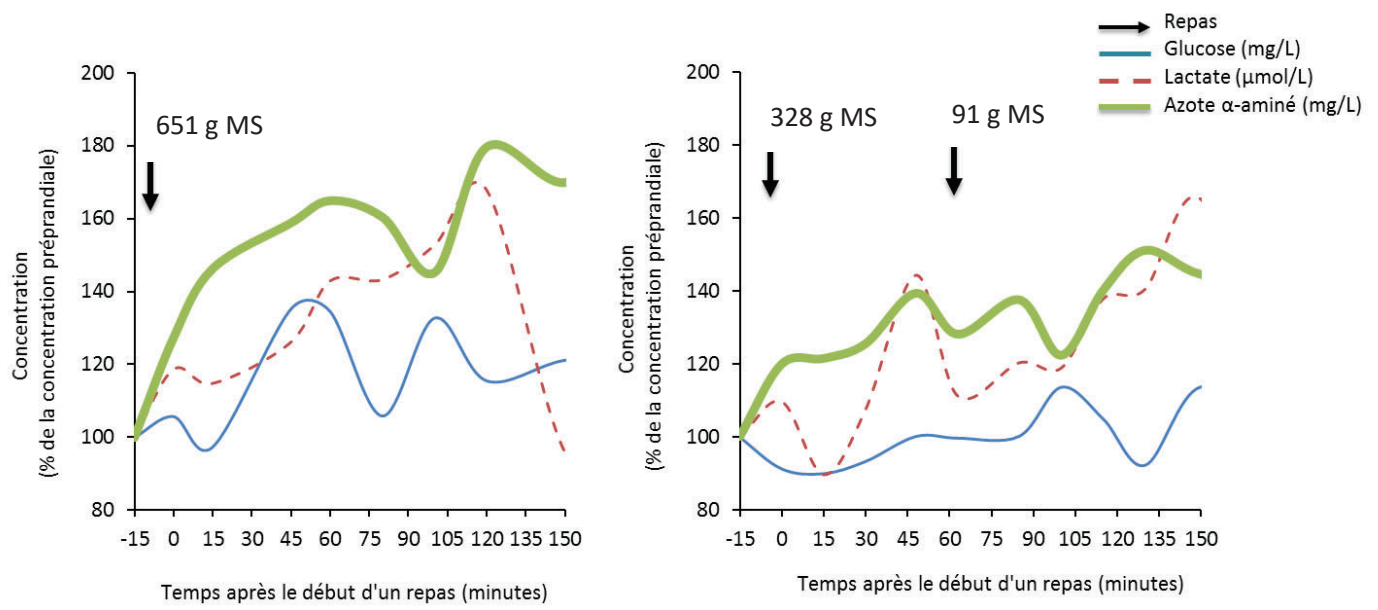


Figure 48 Evolution moyenne des concentrations de glucose, de lactate et d'azote α -aminé plasmatiques après un repas chez deux femelles en finition recevant le régime non supplémenté en aleurone (essai 2).

intensification du cycle de Cori. Néanmoins, cela n'induit pas de différence significative de l'efficacité alimentaire, probablement lié à des besoins d'entretien similaires entre animaux. Ces besoins n'ont pas pu être estimés dans ce travail de thèse, nécessitant une mise à jeun des animaux alors nous souhaitons mesurer le transit. Par la méthode de décomposition de la production de chaleur, nous avons pu estimer une production de chaleur minimale, qui semble être augmentée lors de l'augmentation du nombre de repas et chez les animaux ne recevant pas d'aleurone. Néanmoins, ceci est plutôt lié à la méthode de calculs, qui nécessite des périodes sans repas assez longues pour estimer correctement le besoin d'entretien. La contribution négative du cycle de Cori à l'efficacité énergétique semble donc limitée, au moins dans nos conditions expérimentales, ce qui renforce d'autant son intérêt pour gérer l'élévation de la glycémie postprandiale.

Partie D. Réduire la consommation en élevage

L'enjeu finalisé de ce travail de thèse est la réduction de la consommation journalière en fin d'engraissement (cf Introduction générale). Ce travail a permis d'étudier les différentes voies de régulation de l'ingestion et leurs interactions. Deux stratégies sont possibles pour réduire la consommation journalière : réduire le nombre de repas en augmentant la durée de la satiété ou réduire la taille des repas en accélérant la satiété.

I. Amélioration de la satiété

La supplémentation en aleurone de blé (4 g/kg) semble être une solution pour réduire le nombre de repas et donc améliorer la satiété, en particulier chez les femelles en finition. Chez les mâles castrés en finition, aucun effet n'a été observé, probablement car ceux-ci ingéraient déjà un faible nombre de repas par jour (6 repas/jour).

Dans ce travail, nous avons utilisé les fibres alimentaires dans l'essai 1 afin de faire varier le comportement alimentaire chez les porcs en croissance. Une diminution du nombre de repas (-1,2 repas/jour) a été observée chez les animaux recevant un aliment contenant 15 % de matières premières fibreuses (coques de soja, pulpes de betteraves et son de blé), confirmant la propriété satiétogène des fibres alimentaires. Cet effet sur la satiété peut être lié au ralentissement de la vidange gastrique que nous avons observé avec des augmentations de 16 % et de 10 % des taux de récupération des marqueurs indigestibles des phases solides et liquides. Une activation prolongée des mécanorécepteurs stomacaux augmenterait donc l'intervalle entre deux repas. Cet intervalle de repas allongé peut être aussi la conséquence de la fermentation des composants fibreux, qui permet de produire des substrats énergétiques comme les AGCC et le lactate (cf Etude bibliographique – C. II.4.). Les fibres alimentaires sont donc de bonnes candidates pour améliorer la satiété d'une part en prolongeant la satiété par des phénomènes physiques et en retardant l'apparition de signaux de faim liés à une diminution de l'énergie disponible pour l'organisme.

II. Accélération de la satiation

Dans l'essai 1, nous avons mis en évidence que l'introduction d'un mélange de fibres alimentaires ne permet pas de réduire la taille du repas. Nous avons observé une capacité des porcs recevant l'aliment fibreux à s'adapter afin de maintenir leur niveau d'énergie ingérée en augmentant la taille de leur repas. Cette adaptation est sans doute permise par un accroissement du volume de l'estomac. Ainsi après trois semaines de distribution du régime fibreux, le poids de l'estomac a augmenté en proportion du poids vif vide (+0,1 %), confirmant des modifications de l'anatomie du tractus digestif avec un apport de fibres alimentaire, précédemment mises en évidence (Jørgensen *et al.*, 1996). L'utilisation d'un

aliment contenant 15 % de matières premières riches en fibres durant 3 semaines ne permet donc pas de rationner énergétiquement les animaux dans le temps ni de limiter la taille des repas. Nous pouvons supposer que l'introduction d'un taux plus important de fibres alimentaires et/ou la distribution d'un régime fibreux sur une plus courte période diminueraient la taille des repas par un effet physique « d'encombrement ». Le choix du type de fibres alimentaires est aussi important. Nous avons fait le choix dans l'essai 1 d'introduire un mélange complexe de fibres avec différentes propriétés physico-chimiques (encombrement, fermentescibilité, viscosité) pour avoir un effet global des fibres et nous affranchir de l'effet spécifique de certains constituants fibreux. Nous pouvons faire l'hypothèse que l'introduction de fibres présentant des propriétés d'encombrement plus importantes (comme la pulpe de betterave) induirait une distension gastrique plus importante et une activation plus forte des mécanorécepteurs. Un autre aspect de la régulation physique à prendre en compte concerne la vitesse d'ingestion. En effet, réduire la vitesse d'ingestion pourrait réduire la taille des repas en limitant la quantité d'aliment ingéré pendant un repas, c'est-à-dire avant le signal de fin du repas. Les régimes sont aujourd'hui formulés en prenant en compte des caractéristiques des fibres liées à leur composition chimique (NDF, ADF, cellulose brute). L'élaboration d'un critère prenant en compte la capacité d'encombrement ou la capacité à être facilement ingéré pourrait permettre de caractériser les fibres sur leur action physique sur la satiété, d'autant plus si celles-ci sont présentées sous une forme moins standardisées que lorsqu'elles sont incluses dans un granulé (par exemple sous forme de mash).

La régulation physique de l'ingestion n'est cependant qu'une partie des régulations de l'ingestion. L'accélération de la satiété correspondant à atteindre plus rapidement la fin

d'un repas implique aussi des signaux métaboliques et hormonaux. Chez les porcs en croissance (essai 1), la comparaison des cinétiques sanguines des métabolites du repas test (1^{er} repas de la journée) et du second repas nous a permis de mettre en évidence que la régulation de la glycémie est similaire entre les différents repas, quel que soit leur taille. La fin d'un repas pourrait donc correspondre à une concentration seuil de glucose à atteindre. Un régime avec un index glycémique élevé augmenterait donc rapidement le pic glycémique et insulinémique et pourrait donc initier la fin du repas plus précocement. Dans nos deux essais, nous avons observé une vitesse de vidange gastrique plus rapide pour la phase liquide que la phase solide. L'utilisation de composants avec un index glycémique élevé et une solubilité élevée tels que le dextrose pourrait permettre d'activer plus rapidement les glucorécepteurs et d'arrêter le repas.

La diminution de l'ingestion en élevage pourrait donc être faite par un aliment qui permettrait de réduire la taille et le nombre des repas. Nous pouvons donc imaginer qu'un aliment contenant des composants rapidement absorbables tels que le dextrose pour activer le pic glycémique, des composants avec une capacité d'encombrement (pour activer les mécanorécepteurs stomacaux) et des composants fermentescibles (pour fournir de l'énergie entre deux repas) pourrait être une solution.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

L'objectif principal de cette thèse était d'étudier les interactions entre les différentes voies de régulation de l'ingestion chez le porc en engraissement. Nous avons décliné cet objectif en trois sous-objectifs et quatre questions relatives à l'effet des fibres alimentaires et de l'aleurone sur le comportement alimentaire et les voies de régulation de l'ingestion, et aux interactions entre les voies de régulations chez des animaux ayant des profils alimentaires différents.

Chez les animaux recevant des fibres alimentaires, le comportement alimentaire a été modifié sans que la consommation journalière ne l'ait été, mettant en évidence l'importance de la régulation sur l'énergie ingérée chez le porc à l'échelle de la journée. Un ralentissement de la vidange gastrique ainsi qu'une diminution de la glycémie et de l'insulinémie ont induit une diminution du nombre de repas et une augmentation de la taille des repas, confirmant les effets des fibres alimentaires décrits dans la littérature.

Chez des animaux recevant de l'aleurone, les réponses ont été différentes selon le poids vif et le sexe des porcs, suggérant des différences de régulations de l'ingestion au cours de la croissance du porc et entre les femelles et les mâles castrés. La supplémentation en aleurone à 4 g/kg a induit une baisse du nombre de repas chez les porcs en croissance diminuant la consommation journalière et les performances (dépôts protéique et lipidique). Chez ces porcs, le maintien sur l'énergie ingérée n'a pas été observé, suggérant que cette régulation n'est pas maintenue lorsque les animaux ont une capacité d'ingestion limitante à l'échelle d'un repas. Chez les porcs en finition, une diminution du nombre de repas a aussi été observée chez les femelles mais cela n'a pas été le cas chez les mâles castrés. Ces

résultats ont permis de mettre en évidence des différences de régulations entre sexe, liées à des différences de métabolismes et de besoins. Cependant, il n'a pas été possible dans nos conditions expérimentales (porcs cathétérisés, courte période de mesures) de calculer l'intérêt économique de l'aleurone de blé. Pour cela, il serait nécessaire de calculer le coût alimentaire, de connaître l'indice de consommation des animaux et aussi d'apprécier la qualité de la carcasse. Un essai sur des porcs en finition élevés en groupe, nourris à volonté avec des systèmes d'alimentation permettant des mesures individuelles et abattus afin de déterminer la qualité de la carcasse serait donc à envisager afin de calculer l'intérêt économique de cet additif.

La variabilité individuelle, induite par les fibres, l'aleurone ou le choix d'animaux présentant des comportements extrêmes, a permis de mettre le comportement alimentaire en relation avec des différences de métabolismes énergétique et azoté. Une augmentation du nombre de repas et donc de l'arrivée des nutriments induit une adaptation du métabolisme avec une accélération de la glycolyse et du cycle de Krebs, une intensification du cycle de Cori ou une augmentation de la lipogenèse. Ces adaptations sont différentes selon le poids vif des porcs. Dans ce travail, nous avons mis en relation les dynamiques d'ingestion et d'utilisation des nutriments, en nous focalisant sur le devenir du glucose. Cependant, les autres nutriments tels que les acides aminés, ont un lien étroit avec le devenir du glucose et nous pouvons supposer que la dynamique de l'arrivée de ces différents nutriments est importante dans la régulation de l'ingestion. L'étude de la dynamique d'utilisation de ces nutriments à l'échelle du repas et non plus à l'échelle de la journée, pourrait permettre d'optimiser l'utilisation de ces nutriments par l'animal.

Cette thèse a aussi permis de mettre en relation les régulations à l'échelle du repas (arrêt d'un repas), de plusieurs repas (intervalle entre deux repas et initiation d'un nouveau repas) et à l'échelle de la journée (énergie ingérée). L'obtention d'une solution nutritionnelle permettant de diminuer l'ingestion en fin d'engraissement ne peut être efficace que si elle prend en compte ces différentes régulations établies à différents pas de temps. La mise en place d'un critère synthétique prenant en compte ces différentes régulations est donc à envisager. Un critère synthétique prenant en compte la capacité d'encombrement d'un aliment, son potentiel glycémiant et son potentiel de fermentations permettrait de caractériser un aliment sur sa capacité à améliorer la satiété par les différentes voies de régulation.

REFERENCES

- AFSSA 2002. Les fibres alimentaires: définitions, méthodes de dosages, allégations nutritionnelles. Rapport de comité d'experts spécialisé Nutrition Humaine.
- Allen M, Bradford B and Oba M 2009. Board-Invited Review: The hepatic oxidation theory of the control of feed intake and its application to ruminants. *Journal of Animal Science* 87, 3317-3334.
- Amrein TM, Gränicher P, Arrigoni E and Amadò R 2003. In vitro digestibility and colonic fermentability of aleurone isolated from wheat bran. *LWT - Food Science and Technology* 36, 451-460.
- Andersson U, Filipsson K, Abbott CR, Woods A, Smith K, Bloom SR, Carling D and Small CJ 2004. AMP-activated protein kinase plays a role in the control of food intake. *Journal of Biological Chemistry* 279, 12005-12008.
- Andretta I, Pomar C, Kipper M, Hauschild L and Rivest J 2016. Feeding behavior of growing–finishing pigs reared under precision feeding strategies¹. *Journal of Animal Science* 94, 3042-3050.
- AOAC 1990. Official methods of analysis. 15th edition. Association of Official Analytical Chemists, Arlington, VA, USA.
- ARC (Agricultural Research Council), 1981. The nutrient requirements of pigs. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, UK. 307 pp.
- Armstrong D 1969. Cell bioenergetics and energy metabolism. *Handbuch der Tierernährung* 1.
- Arora S 2006. Role of neuropeptides in appetite regulation and obesity—a review. *Neuropeptides* 40, 375-401.
- Auffray P and Marcilloux JC 1980. Analyse de la séquence alimentaire du porc, du sevrage à l'état adulte. *Reproduction Nutrition Development* 20, 1625-1632.
- Bach Knudsen KE 1997. Carbohydrate and lignin contents of plant materials used in animal feeding. *Animal Feed Science and Technology* 67, 319-338.
- Bach Knudsen KE 2001. The nutritional significance of “dietary fibre” analysis. *Animal Feed Science and Technology* 90, 3-20.
- Bach Knudsen KE 2014. Fiber and nonstarch polysaccharide content and variation in common crops used in broiler diets. *Poultry Science* 93, 2380-2393.
- Bach Knudsen KE and Hansen I 1991. Gastrointestinal implications in pigs of wheat and oat fractions. *British Journal of Nutrition* 65, 217-232.
- Baggio LL and Drucker DJ 2007. Biology of incretins: GLP-1 and GIP. *Gastroenterology* 132, 2131-2157.
- Bakare AG, Ndou SP and Chimonyo M 2013. Influence of physicochemical properties of fibrous diets on behavioural reactions of individually housed pigs. *Livestock Science* 157, 527-534.
- Baldwin B 1985. Neural and hormonal mechanisms regulating food intake. *Proceedings of the Nutrition Society* 44, 303-311.

- Ballinger A and Clark M 1994. L-phenylalanine releases cholecystokinin (CCK) and is associated with reduced food intake in humans: evidence for a physiological role of CCK in control of eating. *Metabolism-Clinical and Experimental* 43, 735-738.
- Ballinger A, McLoughlin L, Medbak S and Clark M 1995. Cholecystokinin is a satiety hormone in humans at physiological post-prandial plasma concentrations. *Clinical science* 89, 375-381.
- Barb CR, Hausman GJ and Houseknecht KL 2001. Biology of leptin in the pig. *Domestic Animal Endocrinology* 21, 297-317.
- Bardon T and Fioramonti J 1983. Nature of the effects of bran on digestive transit time in pigs. *British Journal of Nutrition* 50, 685-690.
- Barea R, Dubois S, Gilbert H, Sellier P, Van Milgen J and Noblet J 2010. Energy utilization in pigs selected for high and low residual feed intake. *Journal of Animal Science* 88, 2062-2072.
- Batterham E and O'Neill G 1978. The effect of frequency of feeding on the response by growing pigs to supplements of free lysine. *British Journal of Nutrition* 39, 265-270.
- Batterham RL, Cowley MA, Small CJ, Herzog H, Cohen MA, Dakin CL, Wren AM, Brynes AE, Low MJ and Ghatei MA 2002. Gut hormone PYY₃₋₃₆ physiologically inhibits food intake. *Nature* 418, 650-654.
- Beaulieu AD, Williams NH and Patience JF 2009. Response to dietary digestible energy concentration in growing pigs fed cereal grain-based diets. *Journal of Animal Science* 87, 965-976.
- Begin F, Vachon C, Jones J, Wood P and Savoie L 1989. Effect of dietary fibers on glycemia and insulinemia and on gastrointestinal function in rats. *Canadian journal of physiology and pharmacology* 67, 1265-1271.
- Bellisle F 2005. Faim et satiété, contrôle de la prise alimentaire. *EMC-Endocrinologie* 2, 179-197.
- Benoit SC, Clegg DJ, Seeley RJ and Woods SC 2004. Insulin and leptin as adiposity signals. *Recent progress in hormone research* 59, 267-286.
- Berg EP, McFadin EL, Maddock KR, Goodwin RN, Baas TJ and Keisler DH 2003. Serum concentrations of leptin in six genetic lines of swine and relationship with growth and carcass characteristics. *Journal of Animal Science* 81, 167-171.
- Bergman E 1990. Energy contributions of volatile fatty acids from the gastrointestinal tract in various species. *Physiological Reviews* 70, 567-590.
- Bertelsen J, Christiansen C, Thomsen C, Poulsen PL, Vestergaard S, Steinov A, Rasmussen LH, Rasmussen O and Hermansen K 1993. Effect of meal frequency on blood glucose, insulin, and free fatty acids in NIDDM subjects. *Diabetes care* 16, 4-7.
- Bigelow JA and Houpt TR 1988. Feeding and drinking patterns in young pigs. *Physiology & Behavior* 43, 99-109.
- Biörklund M, Van Rees A, Mensink R and Önning G 2005. Changes in serum lipids and postprandial glucose and insulin concentrations after consumption of beverages with β -glucans from oats or barley: a randomised dose-controlled trial. *European journal of clinical nutrition* 59, 1272.

- Black J 2009. Models to predict feed intake. Voluntary feed intake in pigs (ed. D Torrallardona and E Roura), 323-351.
- Black J, Williams B and Gidley M 2009. Metabolic regulation of feed intake in monogastric mammals. In Voluntary feed intake in pigs, pp. 189-214, Wageningen Academic Publishers, Wageningen, Netherlands.
- Black J, Campbell R, Williams I, James K and Davies G 1986. Simulation of energy and amino acid utilisation in the pig. *Research and Development in Agriculture* 3, 121-145.
- Blom WA, Lluch A, Stafleu A, Vinoy S, Holst JJ, Schaafsma G and Hendriks HF 2006. Effect of a high-protein breakfast on the postprandial ghrelin response-. *The American journal of clinical nutrition* 83, 211-220.
- Blundell J 1991. Pharmacological approaches to appetite suppression. *Trends in Pharmacological Sciences* 12, 147-157.
- Botermans J, Hedemann MS, örhede-Winzell M, Erlanson-Albertsson C, Svendsen J, Evilevitch L and Pierzynowski S 2000. The effect of feeding time (day versus night) and feeding frequency on pancreatic exocrine secretion in pigs. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition* 83, 24-35.
- Brillouet J and Mercier C 1983. Les fibres alimentaires. Définition et composition. *Cah. Nutr. Diét* 18, 65-70.
- Brobeck JR 1948. Food intake as a mechanism of temperature regulation. *J. Biol. Med.* 20, 545-552.
- Brouns F, Hemery Y, Price R and Anson NM 2012. Wheat aleurone: separation, composition, health aspects, and potential food use. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* 52, 553-568.
- Brouwer E 1965. Report of sub-committee on constants and factors. In *Proceedings of the 3rd symposium on energy metabolism of farm animals, 1965*, pp. 441-443.
- Brown CE 2005. Effects of feeding pattern on plasma ghrelin concentrations in pigs.
- Burkhalter T, Merchen N, Bauer L, Murray S, Patil A, Brent Jr J and Fahey Jr G 2001. The ratio of insoluble to soluble fiber components in soybean hulls affects ileal and total-tract nutrient digestibilities and fecal characteristics of dogs. *The Journal of nutrition* 131, 1978-1985.
- Caldefie-Chézet F, Guillot J and Vasson M-P 2003. La leptine: hormone et cytokine impliquée dans la réponse à l'agression. *Nutrition clinique et métabolisme* 17, 15-23.
- Campbell R and Taverner M 1988. Genotype and sex effects on the relationship between energy intake and protein deposition in growing pigs. *Journal of Animal Science* 66, 676-686.
- Carcò G, Gallo L, Dalla Bona M, Latorre MA, Fondevila M and Schiavon S 2018. The influence of feeding behaviour on growth performance, carcass and meat characteristics of growing pigs. *PLOS ONE* 13, e0205572.
- Carling D 2005. AMP-activated protein kinase: balancing the scales. *Biochimie* 87, 87-91.

- Carré B and Brillouet JM 1986. Yield and composition of cell wall residues isolated from various feedstuffs used for non-ruminant farm animals. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 37, 341-351.
- Chabeauti E, Noblet J and Carré B 1991. Digestion of plant cell walls from four different sources in growing pigs. *Animal Feed Science and Technology* 32, 207-213.
- Chemineau P, Blanc M, Caraty A, Bruneau G and Monget P 1999. Sous-nutrition, reproduction et systèmes nerveux central chez les mammifères: rôle de la leptine. *Productions animales* 3, 217-223.
- Chen H, Mao X, Che L, Yu B, He J, Yu J, Han G, Huang Z, Zheng P and Chen D 2014. Impact of fiber types on gut microbiota, gut environment and gut function in fattening pigs. *Animal Feed Science and Technology* 195, 101-111.
- Cheng B-Q, Trimble RP, Illman RJ, Stone BA and Topping DL 1987. Comparative effects of dietary wheat bran and its morphological components (aleurone and pericarp-seed coat) on volatile fatty acid concentrations in the rat. *British Journal of Nutrition* 57, 69-76.
- Cherbut C, Barry JL, Wyers M and Delort-Laval J 1988. Effect of the nature of dietary fibre on transit time and faecal excretion in the growing pig. *Animal Feed Science and Technology* 20, 327-333.
- Choct M 1997. Feed non-starch polysaccharides: chemical structures and nutritional significance. *Feed milling international* 191, 13-26.
- Cohn C, Joseph D and Allweiss MD 1962. Nutritional effects of feeding frequency. *The American journal of clinical nutrition* 11, 356-361.
- Cole D and Chadd S 1989. Voluntary food intake of growing pigs. *BSAP Occasional Publication* 13, 61-70.
- Cole DJA, Duckworth JE and Holmes W 1967. Factors affecting voluntary feed intake in pigs. I. The effect of digestible energy content of the diet on the intake of castrated male pigs housed in holding pens and in metabolism crates. *Animal Production* 9, 141-148.
- Collin A, van Milgen J, Dubois S and Noblet J 2001. Effect of high temperature on feeding behaviour and heat production in group-housed young pigs. *British Journal of Nutrition* 86, 63-70.
- Coma J, Carrion D and Zimmerman D 1995. Use of plasma urea nitrogen as a rapid response criterion to determine the lysine requirement of pigs. *Journal of Animal Science* 73, 472-481.
- Cota D, Proulx K, Smith KAB, Kozma SC, Thomas G, Woods SC and Seeley RJ 2006. Hypothalamic mTOR signaling regulates food intake. *Science* 312, 927-930.
- Crawley JN and Corwin RL 1994. Biological actions of cholecystokinin. *Peptides* 15, 731-755.
- Cummings DE, Purnell JQ, Frayo RS, Schmidova K, Wisse BE and Weigle DS 2001. A preprandial rise in plasma ghrelin levels suggests a role in meal initiation in humans. *Diabetes* 50, 1714-1719.
- De Graaf C, Blom WA, Smeets PA, Stafleu A and Hendriks HF 2004. Biomarkers of satiation and satiety. *The American journal of clinical nutrition* 79, 946-961.

De Haer L and Merks J 1992. Patterns of daily food intake in growing pigs. *Animal Science* 54, 95-104.

De Haer L and De Vries A 1993a. Effects of genotype and sex on the feed intake pattern of group housed growing pigs. *Livestock Production Science* 36, 223-232.

De Haer LCM and De Vries AG 1993b. Feed intake patterns of and feed digestibility in growing pigs housed individually or in groups. *Livestock Production Science* 33, 277-292.

de Lange K, van Milgen J, Noblet J, Dubois S and Birkett S 2006. Previous feeding level influences plateau heat production following a 24 h fast in growing pigs. *British Journal of Nutrition* 95, 1082-1087.

De Leeuw JA, Bolhuis JE, Bosch G and Gerrits WJJ 2008. Effects of dietary fibre on behaviour and satiety in pigs. *Proceedings of the Nutrition Society* 67, 334-342.

De Silva A, Salem V, Long CJ, Makwana A, Newbould RD, Rabiner EA, Ghatei MA, Bloom SR, Matthews PM and Beaver JD 2011. The gut hormones PYY 3-36 and GLP-1 7-36 amide reduce food intake and modulate brain activity in appetite centers in humans. *Cell metabolism* 14, 700-706.

De Vos P, Saladin R, Auwerx J and Staels B 1995. Induction of ob gene expression by corticosteroids is accompanied by body weight loss and reduced food intake. *Journal of Biological Chemistry* 270, 15958-15961.

Degen L, Matzinger D, Drewe J and Beglinger C 2001. The effect of cholecystokinin in controlling appetite and food intake in humans. *Peptides* 22, 1265-1269.

Del Prete A, Iadevaia M and Loguercio C 2012. The role of gut hormones in controlling the food intake. What is their role in emerging diseases? *Endocrinología y Nutrición* 59, 197-206.

Del Prete E, Lutz T and Scharrer E 2004. Inhibition of glucose oxidation by α -cyano-4-hydroxycinnamic acid stimulates feeding in rats. *Physiology & Behavior* 80, 489-498.

Delesalle C, Popovic A, Hespel P, de Oliveira J, Duchateau L, Verdegaal L and de Bruijn M 2015. Effect of aleurone supplementation on postprandial glucose and insulin response in horses. In *Applied equine nutrition and training: Equine Nutrition and TRAINing Conference (ENUTRACO) 2015*, pp. 939-949.

Demaria-Pesce VH and Nicolaidis S 1998. Mathematical determination of feeding patterns and its consequence on correlational studies. *Physiology & Behavior* 65, 157-170.

Dhingra D, Michael M, Rajput H and Patil R 2012. Dietary fibre in foods: a review. *Journal of food science and technology* 49, 255-266.

Dierick N, Vervaeke I, Demeyer D and Decuyper J 1989. Approach to the energetic importance of fibre digestion in pigs. I. Importance of fermentation in the overall energy supply. *Animal Feed Science and Technology* 23, 141-167.

Dockray GJ 2006. Gastrointestinal hormones: gastrin, cholecystokinin, somatostatin and ghrelin. *Physiology of the gastrointestinal tract*. Amsterdam, Elsevier Inc, 91-120.

- Dong X-Y, Xu J, Tang S-Q, Li H-Y, Jiang Q-Y and Zou X-T 2009. Ghrelin and its biological effects on pigs. *Peptides* 30, 1203-1211.
- Drazen DL, Vahl TP, D'Alessio DA, Seeley RJ and Woods SC 2006. Effects of a fixed meal pattern on ghrelin secretion: evidence for a learned response independent of nutrient status. *Endocrinology* 147, 23-30.
- Eissen, J. J., de Haan, A. G. & Kanis, E. 1999. Effect of missing data on the estimate of average daily feed intake of growing pigs. *Journal of Animal Science*, 77, 1372-1378.
- Englyst HN and Cummings J 1988. Improved method for measurement of dietary fiber as non-starch polysaccharides in plant foods. *Journal-Association of Official Analytical Chemists* 71, 808-814.
- Erdmann J, Töpsch R, Lippl F, Gussmann P and Schusdziarra V 2004. Postprandial response of plasma ghrelin levels to various test meals in relation to food intake, plasma insulin, and glucose. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism* 89, 3048-3054.
- Essah PA, Levy JR, Sistrun SN, Kelly SM and Nestler JE 2007. Effect of macronutrient composition on postprandial peptide YY levels. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism* 92, 4052-4055.
- Fanimó A, Oduguwa O, Adesehinwa A, Owøye E and Babatunde O 2003. Response of weaner pigs to feed rationing and frequency of feeding. *Livestock Research for Rural Development* 15.
- Feinle-Bisset C, Patterson M, Ghatei MA, Bloom SR and Horowitz M 2005. Fat digestion is required for suppression of ghrelin and stimulation of peptide YY and pancreatic polypeptide secretion by intraduodenal lipid. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism* 289, E948-E953.
- Feltrin KL, Patterson M, Ghatei MA, Bloom SR, Meyer JH, Horowitz M and Feinle-Bisset C 2006. Effect of fatty acid chain length on suppression of ghrelin and stimulation of PYY, GLP-2 and PP secretion in healthy men. *Peptides* 27, 1638-1643.
- Fetissov SO 2017. Role of the gut microbiota in host appetite control: bacterial growth to animal feeding behaviour. *Nature Reviews Endocrinology* 13, 11-25.
- Fleury 2015. Impact de traitements antibiotiques sur la flore digestive du porcelet: Etude in vivo et développement d'une approche système de fermentation in vitro. Université Rennes 1.
- Fluitman KS, Wijdeveld M, Nieuwdorp M and IJzerman RG 2018. Potential of butyrate to influence food intake in mice and men. *Gut* 67, 1203-1204.
- Forbes J 2009. Integration of pre-and post-absorptive factors in feed intake regulation and prediction with particular respect to the pig. In, pp. 61-86. Wageningen Academic Publishers Wageningen, the Netherlands.
- Forbes J, Jackson D, Johnson C, Stockill P and Hoyle B 1986. Method for the automatic monitoring of food intake and feeding behaviour of individual cattle kept in a group. *Research and Development in Agriculture* 3, 175-180.
- Foretz M, Taleux N, Guigas B, Horman S, Beauloye C, Andreelli F, Bertrand L and Viollet B 2006. Régulation du métabolisme énergétique par l'AMPK. *Medecine/Sciences* 22, 381-388.

- Friedman M and Tordoff M 1986. Fatty acid oxidation and glucose utilization interact to control food intake in rats. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 251, R840-R845.
- Friedman MI, Tordoff MG and Ramirez I 1986. Integrated metabolic control of food intake. *Brain Research Bulletin* 17, 855-859.
- Fuller M, Franklin M, McWilliam R and Pennie K 1995. The responses of growing pigs, of different sex and genotype, to dietary energy and protein. *Animal Science* 60, 291-298.
- Funahashi H, Hori T, Shimoda Y, Mizushima H, Ryushi T, Katoh S and Shioda S 2000. Morphological evidence for neural interactions between leptin and orexin in the hypothalamus. *Regulatory Peptides* 92, 31-35.
- Gallouin F and Le Magnen J 1987. Évolution historique des concepts de faim, satiété et appétits. *Reproduction Nutrition Développement* 27, 109-128.
- Garcia A, Otto B, Reich S, Weickert M, Steiniger J, Machowetz A, Rudovich N, Möhlig M, Katz N and Speth M 2007. Arabinoxylan consumption decreases postprandial serum glucose, serum insulin and plasma total ghrelin response in subjects with impaired glucose tolerance. *European journal of clinical nutrition* 61, 334.
- Gautier J-F and Choukem SP 2008. Les incrétines. *Nutrition clinique et métabolisme* 22, 59-65.
- Geary N 2004. Endocrine controls of eating: CCK, leptin, and ghrelin. *Physiology & Behavior* 81, 719-733.
- Geliebter A 1988. Gastric distension and gastric capacity in relation to food intake in humans. *Physiology & Behavior* 44, 665-668.
- Gibbs J, Young RC and Smith GP 1997. Cholecystokinin decreases food intake in rats. *Obesity Research* 5, 284-290.
- Gidenne T 1996. Conséquences digestives de l'ingestion de fibres et d'amidon chez le lapin en croissance: vers une meilleure définition des besoins. *Productions animales* 9, 243-254.
- Gilbert H, Syrina A, Bidanel J-P, Lagant H, Billon Y, Guillouet P, Noblet J, Sellier P, Gerbe P and Epagnaud P 2009. Sélection divergente sur la consommation alimentaire résiduelle du porc en croissance: effets corrélatifs sur le comportement alimentaire. *CMJ* 1, 0-69.
- Gilbert H, Billon Y, Brossard L, Faure J, Gatellier P, Gondret F, Labussière E, Lebreton B, Lefaucheur L and Le Floch N 2017. Sélection pour la consommation alimentaire moyenne journalière résiduelle chez le porc: impacts sur les caractères et défis pour la filière. *INRA Productions Animales* 30, 439-454.
- Glitsø L, Brunsgaard G, Højsgaard S, Sandström B and Knudsen KB 1998. Intestinal degradation in pigs of rye dietary fibre with different structural characteristics. *British Journal of Nutrition* 80, 457-468.
- Gloaguen M, Le Floc'h N, Corrent E, Primot Y, Val-Laillet D, Meunier-Salaün M and Van Milgen J 2013. Meal patterns in relation to the supply of branched-chain amino acids in pigs. *Journal of Animal Science* 91, 292-297.

- Gregory P, McFadyen M and Rayner D 1990. Pattern of gastric emptying in the pig: relation to feeding. *British Journal of Nutrition* 64, 45-58.
- Guerin S, Ramonet Y, LeCloarec J, Meunier-Salaün M, Bourguet P and Malbert C-H 2001. Changes in intragastric meal distribution are better predictors of gastric emptying rate in conscious pigs than are meal viscosity or dietary fibre concentration. *British Journal of Nutrition* 85, 343-350.
- Guilmeau S, Buyse M and Bado A 2004. Gastric leptin: a new manager of gastrointestinal function. *Current Opinion in Pharmacology* 4, 561-566.
- Gutierrez JA, Solenberg PJ, Perkins DR, Willency JA, Knierman MD, Jin Z, Witcher DR, Luo S, Onyia JE and Hale JE 2008. Ghrelin octanoylation mediated by an orphan lipid transferase. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 6320-6325.
- Hamberg O, Rumessen J and Gudmand-Høyer E 1989. Inhibition of starch absorption by dietary fibre: a comparative study of wheat bran, sugar-beet fibre, and pea fibre. *Scandinavian journal of gastroenterology* 24, 103-109.
- Hamer HM, Jonkers D, Venema K, Vanhoutvin S, Troost F and Brummer RJ 2008. The role of butyrate on colonic function. *Alimentary pharmacology & therapeutics* 27, 104-119.
- Hardie DG 2004. The AMP-activated protein kinase pathway—new players upstream and downstream. *Journal of Cell Science* 117, 5479-5487.
- Harrold JA, Dovey TM, Blundell JE and Halford JCG 2012. CNS regulation of appetite. *Neuropharmacology* 63, 3-17.
- Heetkamp M, Gerrits W, Van Knegsel A and Van den Brand H 2007. Comparing techniques to estimate energy expenditure on physical activity in individually housed dairy cows. *European Association for Animal Production* 124, 211.
- Hempfling WP and Mainzer SE 1975. Effects of varying the carbon source limiting growth on yield and maintenance characteristics of *Escherichia coli* in continuous culture. *Journal of Bacteriology* 123, 1076-1087.
- Hijova E and Chmelarova A 2007. Short chain fatty acids and colonic health. *Bratislavské lekárske listy* 108, 354-358.
- Hipsley EH 1953. Dietary "fibre" and pregnancy toxemia. *British Medical Journal* 2, 420-422.
- Holmes C and Close W 1985. Influence of climatic variables on energy metabolism and associated aspects of productivity in the pig. *Recent developments in pig nutrition/editors, DJA Cole, W. Haresign*.
- Holst JJ 2007. The Physiology of Glucagon-like Peptide 1. *Physiological Reviews* 87, 1409-1439.
- Horn CC, Ji H and Friedman MI 2004. Etomoxir, a fatty acid oxidation inhibitor, increases food intake and reduces hepatic energy status in rats. *Physiology & Behavior* 81, 157-162.
- Horowitz M and Akkermans L 1989. Scintigraphic measurement of gastric emptying. *Gastrointestinal motility: which test*, 73-89.
- Horowitz M, Edelbroek M, Wishart J and Straathof J 1993. Relationship between oral glucose tolerance and gastric emptying in normal healthy subjects. *Diabetologia* 36, 857-862.

- Hsia LC and Wood-Gush DGM 1984. The temporal patterns of food intake and allelomimetic feeding by pigs of different ages. *Applied Animal Ethology* 11, 271-282.
- Hu Z, Cha SH, Chohnan S and Lane MD 2003. Hypothalamic malonyl-CoA as a mediator of feeding behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, 12624-12629.
- Huskisson E, Maggini S and Ruf M 2007. The role of vitamins and minerals in energy metabolism and well-being. *Journal of international medical research* 35, 277-289.
- Hyun Y and Ellis M 2001. Effect of group size and feeder type on growth performance and feeding patterns in growing pigs. *Journal of Animal Science* 79, 803-810.
- Hyun Y, Ellis M, McKeith F and Wilson E 1997. Feed intake pattern of group-housed growing-finishing pigs monitored using a computerized feed intake recording system. *Journal of Animal Science* 75, 1443-1451.
- InraPorc®. 2006. A model and decision support tool for the nutrition of growing pigs.
- Johansen HN, Knudsen KB, Sandström B and Skjøth F 1996. Effects of varying content of soluble dietary fibre from wheat flour and oat milling fractions on gastric emptying in pigs. *British Journal of Nutrition* 75, 339-351.
- Jørgensen H, Zhao X-q and Eggum BO 1996. The influence of dietary fibre and environmental temperature on the development of the gastrointestinal tract, digestibility, degree of fermentation in the hind-gut and energy metabolism in pigs. *British Journal of Nutrition* 75, 365-378.
- Just A, Fernández J and Jørgensen H 1983. The net energy value of diets for growth in pigs in relation to the fermentative processes in the digestive tract and the site of absorption of the nutrients. *Livestock Production Science* 10, 171-186.
- Kennedy G 1953. The role of depot fat in the hypothalamic control of food intake in the rat. *Proceedings of the Royal Society of London* 140, 578-592.
- Kojima M, Hosoda H, Date Y, Nakazato M, Matsuo H and Kangawa K 1999. Ghrelin is a growth-hormone-releasing acylated peptide from stomach. *Nature* 402, 656-660.
- Koopmans SJ, van der Meulen J, Dekker R, Corbijn H and Mroz Z 2005. Diurnal rhythms in plasma cortisol, insulin, glucose, lactate and urea in pigs fed identical meals at 12-hourly intervals. *Physiology & Behavior* 84, 497-503.
- Labroue F 1996. Aspects génétiques du comportement alimentaire chez le porc en croissance.
- Labroue F, Guéblez R, Meunier-Salaun M-C and Sellier P 1993. Alimentation électronique dans les stations publiques de contrôle des performances: paramètres descriptifs du comportement alimentaire. *Journées de la Recherche Porcine* 25, 69-69.
- Labroue F, Guéblez R, Meunier-Salaun MC and Sellier P 1994a. Effets des facteurs liés au groupe sur le comportement alimentaire des porcs en croissance. *Journées de la Recherche Porcine* 26, 299-304.

Labroue F, Guéblez R, Sellier P and Meunier-Salaün MC 1994b. Feeding behaviour of group-housed large white and landrace pigs in french central test stations. *Livestock Production Science* 40, 303-312.

Labroue F, Guéblez R, Meunier-Salaun M-C and Sellier P 1999. Feed intake behaviour of group-housed Piétrain and Large White growing pigs. In *Annales de Zootechnie*, pp. 247-262.

Lage R, Diéguez C, Vidal-Puig A and López M 2008. AMPK: a metabolic gauge regulating whole-body energy homeostasis. *Trends in Molecular Medicine* 14, 539-549.

Langhans W and Scharrer E 1987. Role of fatty acid oxidation in control of meal pattern. *Behavioral and neural biology* 47, 7-16.

Latymer EA, Low A, Fadden K, Sambrook I, Woodley SC and Keal H 1990. Measurement of transit time of digesta through sections of gastrointestinal tract of pigs fed with diets containing various sources of dietary fibre (non-starch polysaccharides). *Archives of Animal Nutrition* 40, 667-680.

Lavin J and Read N 1995. The effect on hunger and satiety of slowing the absorption of glucose: relationship with gastric emptying and postprandial blood glucose and insulin responses. *Appetite* 25, 89-96.

Lavin J, Wittert G, Sun W, Horowitz M, Morley J and Read N 1996. Appetite regulation by carbohydrate: role of blood glucose and gastrointestinal hormones. *American Journal of Physiology-Endocrinology And Metabolism* 271, E209-E214.

Lawrence B, Adeola O and Cline T 1994. Nitrogen utilization and lean growth performance of 20-to 50-kilogram pigs fed diets balanced for lysine: energy ratio. *Journal of Animal Science* 72, 2887-2895.

Lazaridou A and Biliaderis C 2007. Molecular aspects of cereal β -glucan functionality: Physical properties, technological applications and physiological effects. *Journal of Cereal Science* 46, 101-118.

Le Bellego L and Noblet J 2002. Performance and utilization of dietary energy and amino acids in piglets fed low protein diets. *Livestock Production Science* 76, 45-58.

Le Bellego L, Noblet J and van Milgen J 2001. Effects of dietary crude protein level and meal frequency on energy utilization in growing pigs.

Le Gall M, Serena A, Jørgensen H, Theil PK and Bach Knudsen KE 2009. The role of whole-wheat grain and wheat and rye ingredients on the digestion and fermentation processes in the gut—a model experiment with pigs. *British Journal of Nutrition* 102, 1590-1600.

Le Goff G, Van Milgen J and Noblet J 2002a. Influence of dietary fibre on digestive utilization and rate of passage in growing pigs, finishing pigs and adult sows. *Animal Science* 74, 503-515.

Le Goff G, Dubois S, Van Milgen J and Noblet J 2002b. Influence of dietary fibre level on digestive and metabolic utilisation of energy in growing and finishing pigs. *Animal Research* 51, 245-259.

Le Magnen J and Devos M 1980. Parameters of the meal pattern in rats: their assessment and physiological significance. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 4, 1-11.

- Le Naou T, Le Floc'h N, Louveau I, Gilbert H and Gondret F 2012. Metabolic changes and tissue responses to selection on residual feed intake in growing pigs. *Journal of Animal Science* 90, 4771-4780.
- Le Naou T, Le Floc'h N, Louveau I, Van Milgen J and Gondret F 2014. Meal frequency changes the basal and time-course profiles of plasma nutrient concentrations and affects feed efficiency in young growing pigs. *Journal of Animal Science* 92, 2008-2016.
- Lê S, Josse J and Husson F 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of statistical software* 25, 1-18.
- Lepionka L, Malbert C and Laplace J 1997. Proximal gastric distension modifies ingestion rate in pigs. *Reproduction Nutrition Development* 37, 449-457.
- Levitsky DA 1970. Feeding patterns of rats in response to fasts and changes in environmental conditions. *Physiology & Behavior* 5, 291-300.
- Li Q and Patience JF 2016. Factors involved in the regulation of feed and energy intake of pigs. *Animal Feed Science and Technology*.
- Lorenzo Bermejo, J., Roehe, R., Rave, G. & Kalm, E. 2000. Optimization of feed intake curve in growing pigs using linear and non linear models. In: Proc. of the 51st EAAP meeting, The Hague, The Netherlands, Book of Abstracts 6, 44, G2.53
- Louis-Sylvestre J and Le Magnen J 1980. A fall in blood glucose level precedes meal onset in free-feeding rats. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 4, 13-15.
- Lovatto PA and Sauvant D 2002. Méta-analyse et modélisation de l'ingestion volontaire chez le porc. *Journées de la Recherche Porcine* 34, 129-134.
- Low A 1990. Nutritional regulation of gastric secretion, digestion and emptying. *Nutrition research reviews* 3, 229-252.
- Magnan C and Ktorza A 2005. Production et sécrétion de l'insuline par la cellule β pancréatique. *EMC-Endocrinologie* 2, 241-264.
- Maljaars J, Peters H and Masclee A 2007. The gastrointestinal tract: neuroendocrine regulation of satiety and food intake. *Alimentary pharmacology & therapeutics* 26, 241-250.
- Maljaars PWJ, Peters HPF, Mela DJ and Masclee AAM 2008. Ileal brake: A sensible food target for appetite control. A review. *Physiology & Behavior* 95, 271-281.
- Mansour A, Hosseini S, Larijani B, Pajouhi M and Mohajeri-Tehrani MR 2013. Nutrients related to GLP1 secretory responses. *Nutrition* 29, 813-820.
- Maselyne J, Saeys W and Van Nuffel A 2015. Review: Quantifying animal feeding behaviour with a focus on pigs. *Physiology & Behavior* 138, 37-51.
- Massabie P, Granier R and Le Dividich J 1996. Influence de la température ambiante sur les performances zootechniques du porc à l'engrais alimenté ad libitum. *Journées de la Recherche Porcine* 28, 189-194.
- Mayer J 1953. Glucostatic mechanism of regulation of food intake. *New England Journal of Medicine* 249, 13-16.
- McCarty MF 1994. Promotion of hepatic lipid oxidation and gluconeogenesis as a strategy for appetite control. *Medical hypotheses* 42, 215-225.
- Melchior D, Sève B and Floc'h L 2004. Chronic lung inflammation affects plasma amino acid concentrations in pigs 1. *Journal of Animal Science* 82, 1091-1099.

- Metz JHM 1975. Time patterns of feeding and rumination in domestic cattle. Veenman.
- Meunier-Salaün M-C, Guerin C, Billon Y, Sellier P, Noblet J and Gilbert H 2014. Divergent selection for residual feed intake in group-housed growing pigs: characteristics of physical and behavioural activity according to line and sex. *Animal* 8, 1898-1906.
- Miller TL and Wolin M 1979. Fermentations by saccharolytic intestinal bacteria. *The American journal of clinical nutrition* 32, 164-172.
- Minokoshi Y, Shiuchi T, Lee S, Suzuki A and Okamoto S 2008. Role of hypothalamic AMP-kinase in food intake regulation. *Nutrition* 24, 786-790.
- Miquel N, Knudsen KB and Jørgensen H 2001. Impact of diets varying in dietary fibre characteristics on gastric emptying in pregnant sows. *Archives of Animal Nutrition* 55, 121-145.
- Montagne L, Pluske J and Hampson D 2003. A review of interactions between dietary fibre and the intestinal mucosa, and their consequences on digestive health in young non-ruminant animals. *Animal Feed Science and Technology* 108, 95-117.
- Montagne L, Loisel F, Le Naou T, Gondret F, Gilbert H and Le Gall M 2014. Difference in short-term responses to a high-fiber diet in pigs divergently selected for residual feed intake. *Journal of Animal Science* 92, 1512-1523.
- Monziols M, Hemonic A, Vautier B, Brossard L, van Milgen J and Quiniou N 2014. Utilisation de la tomographie RX pour étudier l'évolution de la composition corporelle au cours de la croissance chez des porcs alimentés à volonté ou rationnés. *Journées de la Recherche Porcine* 46, 45-50.
- Morgan CA, Emmans GC, Tolkamp BJ and Kyriazakis I 2000. Analysis of the feeding behavior of pigs using different models. *Physiology & Behavior* 68, 395-403.
- Müller G, Ertl J, Gerl M and Preibisch G 1997. Leptin impairs metabolic actions of insulin in isolated rat adipocytes. *Journal of Biological Chemistry* 272, 10585-10593.
- Müller TD, Nogueiras R, Andermann ML, Andrews ZB, Anker S, Argente J, Batterham R, Benoit S, Bowers C and Broglio F 2015. Ghrelin. *Molecular Metabolism* 4, 437-460.
- Munsters MJ and Saris WH 2012. Effects of meal frequency on metabolic profiles and substrate partitioning in lean healthy males. *PLoS one* 7, e38632.
- Musial F, Kowalski A, Enck P and Kalveram K-T 1999. A computer-controlled, long-term recording system for studying eating, drinking, and defecation behavior in miniature pigs. *Physiology & Behavior* 68, 73-80.
- Neary NM, Goldstone AP and Bloom SR 2004. Appetite regulation: from the gut to the hypothalamus. *Clinical endocrinology* 60, 153-160.
- Nielsen BL 1999. On the interpretation of feeding behaviour measures and the use of feeding rate as an indicator of social constraint. *Applied Animal Behaviour Science* 63, 79-91.
- Nielsen BL, Lawrence AB and Whittemore CT 1995. Effect of group size on feeding behaviour, social behaviour, and performance of growing pigs using single-space feeders. *Livestock Production Science* 44, 73-85.

Nielsen BL, Lawrence AB and Whittemore CT 1996. Effect of individual housing on the feeding behaviour of previously group housed growing pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 47, 149-161.

Noblet J and Shi X 1993. Comparative digestibility of energy and nutrients in growing pigs fed ad libitum and adults sows fed at maintenance. *Livestock Production Science* 34, 137-152.

Noblet J, Henry Y and Dubois S 1987. Effect of Protein and Lysine Levels in the Diet on Body Gain Composition and Energy Utilization in Growing Pigs 1. *Journal of Animal Science* 65, 717-726.

Noblet J, Fortune H, Shi X and Dubois S 1994. Prediction of net energy value of feeds for growing pigs. *Journal of Animal Science* 72, 344-354.

Novin D, VanderWeele DA and Rezek M 1973. Infusion of 2-deoxy-D-glucose into the hepatic-portal system causes eating: evidence for peripheral glucoreceptors. *Science* 181, 858-860.

NRC 1998. Nutrient requirements of swine. National Academy Press, Washington, DC. 192 pp.

Nyachoti CM, Zijlstra RT, de Lange CFM and Patience JF 2004. Voluntary feed intake in growing-finishing pigs: A review of the main determining factors and potential approaches for accurate predictions. *Canadian Journal of Animal Science* 84, 549-566.

Oba M and Allen MS 2003. Intraruminal infusion of propionate alters feeding behavior and decreases energy intake of lactating dairy cows. *The Journal of nutrition* 133, c-1099.

Onaga T, Zabielski R and Kato S 2002. Multiple regulation of peptide YY secretion in the digestive tract. *Peptides* 23, 279-290.

Otto B, Heldwein W, Otto C, Huptas S and Parhofer KG 2006. Effect of a high-fat meal on the postprandial ghrelin response. *The American journal of clinical nutrition* 84, 664-665.

Paintal A 1954. A study of gastric stretch receptors. Their role in the peripheral mechanism of satiation of hunger and thirst. *The Journal of physiology* 126, 255-270.

Pekas J 1991. Digestion and absorption capacity and their development. *Swine nutrition*, 37-73.

Petrie C and Gonyou H 1988. Effects of auditory, visual and chemical stimuli on the ingestive behavior of newly weaned piglets. *Journal of Animal Science* 66, 661-668.

Pico C, Oliver P, Sanchez J and Palou A 2003. Gastric leptin: a putative role in the short-term regulation of food intake. *British Journal of Nutrition* 90, 735-741.

Polonsky K, Given B, Hirsch L, Shapiro E, Tillil H, Beebe C, Galloway J, Frank B, Karrison T and Van Cauter E 1988. Quantitative study of insulin secretion and clearance in normal and obese subjects. *The Journal of clinical investigation* 81, 435-441.

Pomar C, Hauschild L, Zhang GH, Pomar J and Lovatto PA 2011. Precision feeding can significantly reduce feeding cost and nutrient excretion in growing animals. In *Modelling nutrient digestion and utilisation in farm animals*, pp. 327-334, Springer.

Pomeranz Y 1988. Chemical composition of kernal structures. *Wheat: Chemistry and Technology* 1, 348.

Pond W, Pond K, Ellis W and Matis J 1986. Markers for Estimating Digesta Flow in Pigs and the Effects of Dietary Fiber 1. *Journal of Animal Science* 63, 1140-1149.

Potkins Z, Lawrence T and Thomlinson J 1984. Studies on the effects of composition and physical form of the diet on gastric abnormalities and nutrient utilization in the growing pigs. *Animal Production* 38, 534-534.

Potkins Z, Lawrence T and Thomlinson J 1991. Effects of structural and non-structural polysaccharides in the diet of the growing pig on gastric emptying rate and rate of passage of digesta to the terminal ileum and through the total gastrointestinal tract. *British Journal of Nutrition* 65, 391-413.

Powley TL and Phillips RJ 2004. Gastric satiation is volumetric, intestinal satiation is nutritive. *Physiology & Behavior* 82, 69-74.

Prosky L, Asp N-G, Schweizer T, DeVries J and Furda I 1988. Determination of insoluble, soluble, and total dietary fiber in foods and food products: interlaboratory study. *Journal-Association of Official Analytical Chemists* 71, 1017-1023.

Prosky L, Asp N-G, Furda I, DeVries JW, Schweizer TF and Harland BF 1985. Determination of total dietary fiber in foods and food products: collaborative study. *Journal-Association of Official Analytical Chemists* 68, 677-679.

Quemeneur K, Labussiere E, Le Gall M, Lechevestrier Y and Montagne L 2018. Feeding behaviour and pre-prandial status affect post-prandial plasma energy metabolites and insulin kinetics in growing pigs fed diets differing in fibre concentration. *British Journal of Nutrition*, 1-33.

Quiniou N and Noblet J 2012. Effect of the dietary net energy concentration on feed intake and performance of growing-finishing pigs housed individually¹. *Journal of Animal Science* 90.

Quiniou N, Dubois S and Noblet J 2000. Voluntary feed intake and feeding behaviour of group-housed growing pigs are affected by ambient temperature and body weight. *Livestock Production Science* 63, 245-253.

Rainbird AL and Low A 1986a. Effect of various types of dietary fibre on gastric emptying in growing pigs. *British Journal of Nutrition* 55, 111-121.

Rainbird AL and Low A 1986b. Effect of guar gum on gastric emptying in growing pigs. *British Journal of Nutrition* 55, 87-98.

Ramaekers, P. J. L. 1996. Control of individual daily growth in group-housed pigs using feeding stations. *Thèse de la Wageningen Agricultural University, Pays Bas*, 133 pp.

Ramonet Y, Van Milgen J, Dourmad J, Dubois S, Meunier-Salaun M and Noblet J 2000. The effect of dietary fibre on energy utilisation and partitioning of heat production over pregnancy in sows. *British Journal of Nutrition* 84, 85-94.

Ramsay T 2003. Porcine leptin inhibits lipogenesis in porcine adipocytes. *Journal of Animal Science* 81, 3008-3017.

Ramsay TG 2004. Porcine leptin alters isolated adipocyte glucose and fatty acid metabolism. *Domestic Animal Endocrinology* 26, 11-21.

Ramsay TG, Bush JA, McMurtry JP, Thivierge MC and Davis TA 2004. Peripheral leptin administration alters hormone and metabolite levels in the young pig. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 138, 17-25.

Rauw W, Soler J, Tibau J, Reixach J and Gomez Raya L 2006. Feeding time and feeding rate and its relationship with feed intake, feed efficiency, growth rate, and rate of fat deposition in growing Duroc barrows. *Journal of Animal Science* 84, 3404-3409.

Renaudeau D 2009. Effect of housing conditions (clean vs. dirty) on growth performance and feeding behavior in growing pigs in a tropical climate. *Tropical Animal Health and Production* 41, 559-563.

Renaudeau D and Gourdine JL 2010. Analysis of the effect of high ambient temperature on growing pigs performance: A meta-analysis approach. *Journal of Dairy Science* 93, 128-128.

Renaudeau D, Giorgi M, Silou F and Weisbecker J 2006. Effect of breed (lean or fat pigs) and sex on performance and feeding behaviour of group housed growing pigs in a tropical climate. *Asian Australasian Journal of Animal Sciences* 19, 593-600.

Reynolds CB, Elias AN and Whisnant CS 2010. Effects of feeding pattern on ghrelin and insulin secretion in pigs. *Domestic Animal Endocrinology* 39, 90-96.

Ripken D, van der Wielen N, van der Meulen J, Schuurman T, Witkamp RF, Hendriks HFJ and Koopmans SJ 2015. Cholecystokinin regulates satiation independently of the abdominal vagal nerve in a pig model of total subdiaphragmatic vagotomy. *Physiology & Behavior* 139, 167-176.

Romsos DR and Leveille GA 1974. Effect of meal frequency and diet composition on glucose tolerance in the rat. *The Journal of nutrition* 104, 1503-1512.

Rosa-Sibakov N, Poutanen K and Micard V 2015. How does wheat grain, bran and aleurone structure impact their nutritional and technological properties? *Trends in Food Science & Technology* 41, 118-134.

Saladin R, De Vos P, Guerre-Millot M, Leturque A, Girard J, Staels B and Auwerx J 1995. Transient increase in obese gene expression after food intake or insulin administration. *Nature* 377, 527-529.

Salvador V, Cherbut C, Barry J-L, Bertrand D, Bonnet C and Delort-Laval J 1993. Sugar composition of dietary fibre and short-chain fatty acid production during in vitro fermentation by human bacteria. *British Journal of Nutrition* 70, 189-197.

Sam AH, Troke RC, Tan TM and Bewick GA 2012. The role of the gut/brain axis in modulating food intake. *Neuropharmacology* 63, 46-56.

Saper CB, Chou TC and Elmquist JK 2002. The need to feed: homeostatic and hedonic control of eating. *Neuron* 36, 199-211.

Sauvant D, Perez J-M and Tran G 2002. Tables de composition et de valeur nutritive des matières premières destinées aux animaux d'élevage: porcs, volailles, bovins, ovins, caprins, lapins, chevaux, poissons. INRA.

Savage A, Adrian T, Carolan G, Chatterjee V and Bloom S 1987. Effects of peptide YY (PYY) on mouth to caecum intestinal transit time and on the rate of gastric emptying in healthy volunteers. *Gut* 28, 166-170.

Scharrer E and Langhans W 1986. Control of food intake by fatty acid oxidation. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 250, R1003-R1006.

Schneider J, Tokach M, Goodband R, Nelssen J, Dritz S, DeRouchey J and Sulabo R 2011. Effects of restricted feed intake on finishing pigs weighing between 68 and 114 kilograms fed twice or 6 times daily 1. *Journal of Animal Science* 89, 3326-3333.

Schrama J, Verstegen M, Verboeket P, Schutte J and Haaksma J 1996. Energy metabolism in relation to physical activity in growing pigs as affected by type of dietary carbohydrate. *Journal of Animal Science* 74, 2220-2225.

Schrama J, Bosch M, Verstegen M, Vorselaars A, Haaksma J and Heetkamp M 1998. The energetic value of nonstarch polysaccharides in relation to physical activity in group-housed, growing pigs. *Journal of Animal Science* 76, 3016-3023.

Serviento AM, Brossard L and Renaudeau D 2018. An acute challenge with a deoxynivalenol-contaminated diet has short-and long-term effects on performance and feeding behavior in finishing pigs. *Journal of Animal Science* 96, 5209-5221.

Sharma KN, Anand B, Dua S and Singh B 1961. Role of stomach in regulation of activities of hypothalamic feeding centers. *American Journal of Physiology-Legacy Content* 201, 593-598.

Sharma V, Young L, Brown R, Buchanan-Smith J and Smith G 1973. Effects of frequency of feeding on energy metabolism and body composition of young pigs. *Canadian Journal of Animal Science* 53, 157-164.

Shi X and Noblet J 1993. Digestible and metabolizable energy values of ten feed ingredients in growing pigs fed ad libitum and sows fed at maintenance level; comparative contribution of the hindgut. *Animal Feed Science and Technology* 42, 223-236.

Siebrits F, Kemm E, Ras M and Barnes PM 1986. Protein deposition in pigs as influenced by sex, type and livemass. 1. The pattern and composition of protein deposition. *South African Journal of Animal Science* 16, 23-27.

Slater P 1974. The temporal pattern of feeding in the zebra finch. *Animal Behaviour* 22, 506-515.

Sleeth ML, Thompson EL, Ford HE, Zac-Varghese SEK and Frost G 2010. Free fatty acid receptor 2 and nutrient sensing: a proposed role for fibre, fermentable carbohydrates and short-chain fatty acids in appetite regulation. *Nutrition research reviews* 23, 135-145.

Solà-Oriol D, Torrallardona D and Gasa J 2010. Role of dietary fibre source and meal size on the ileal transit of digesta in growing pigs. *Livestock Science* 133, 67-69.

Souza da Silva C, Bosch G, Bolhuis JE, Stappers LNJ, vanHees HMJ, Gerrits WJJ and Kemp B 2014. Effects of alginate and resistant starch on feeding patterns behaviour and performance in ad libitum-fed growing pigs. *Animal* 8, 1917-1927.

Stanley S, Wynne K and Bloom S 2004. Gastrointestinal satiety signals III. Glucagon-like peptide 1, oxyntomodulin, peptide YY, and pancreatic polypeptide. *American Journal of Physiology-Gastrointestinal and Liver Physiology* 286, G693-G697.

- Stanogias G and Pearce G 1985. The digestion of fibre by pigs: 3. Effects of the amount and type of fibre on physical characteristics of segments of the gastrointestinal tract. *British Journal of Nutrition* 53, 537-548.
- Steinert RE, Meyer-Gerspach AC and Beglinger C 2012. The role of the stomach in the control of appetite and the secretion of satiation peptides. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism* 302, E666-E673.
- Stephens D 1980. The effects of alimentary infusions of glucose, amino acids, or neutral fat on meal size in hungry pigs. *The Journal of physiology* 299, 453-463.
- Stephens D and Baldwin B 1974. The lack of effect of intrajugular or intraportal injections of glucose or amino-acids on food intake in pigs. *Physiology & Behavior* 12, 923-929.
- Stewart ML and Slavin JL 2009. Particle size and fraction of wheat bran influence short-chain fatty acid production in vitro. *British Journal of Nutrition* 102, 1404-1407.
- Theander O and Åman P 1982. Studies on dietary fibre. A method for the analysis and chemical characterisation of total dietary fibre. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 33, 340-344.
- Theander O, Westerlund E, Åman P and Graham H 1989. Plant cell walls and monogastric diets. *Animal Feed Science and Technology* 23, 205-225.
- Theil PK, Jørgensen H, Serena A, Hendrickson J and Bach Knudsen KE 2011. Products deriving from microbial fermentation are linked to insulinaemic response in pigs fed breads prepared from whole-wheat grain and wheat and rye ingredients. *British Journal of Nutrition* 105, 373-383.
- Tolkamp B, Allcroft D, Austin E, Nielsen BL and Kyriazakis I 1998. Satiety splits feeding behaviour into bouts. *Journal of Theoretical Biology* 194, 235-250.
- Tolkamp BJ, Allcroft DJ, Barrio JP, Bley TA, Howie JA, Jacobsen TB, Morgan CA, Schweitzer DP, Wilkinson S and Yeates MP 2011. The temporal structure of feeding behavior. *American Journal of Physiology: Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 301, R378-R393.
- Tullis, J. B. 1982. Protein growth in pigs. Thèse de l'Université d'Edinburgh, Ecosse, 183 pp.
- Uden P, Colucci PE and Van Soest PJ 1980. Investigation of chromium, cerium and cobalt as markers in digesta. Rate of passage studies. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 31, 625-632.
- Ueno H, Yamaguchi H, Mizuta M and Nakazato M 2008. The role of PYY in feeding regulation. *Regulatory Peptides* 145, 12-16.
- Van Amburgh M, Voorhees J and Robertson J 1999. Total dietary and soluble fiber content of selected ruminant feeds. In *Proc. Cornell Nutr. Conf. for Feed Manufacturers*,
- van Klinken JB, van den Berg SA and Willems van Dijk K 2013. Practical aspects of estimating energy components in rodents. *Frontiers in physiology* 4, 94.
- Van Klinken JB, van den Berg SA, Havekes LM and Van Dijk KW 2012. Estimation of activity related energy expenditure and resting metabolic rate in freely moving mice from indirect calorimetry data. *PloS one* 7, e36162.

Van Leeuwen P, Van Gelder A, De Leeuw J and Van der Klis J 2006. An animal model to study digesta passage in different compartments of the gastro-intestinal tract (GIT) as affected by dietary composition. *Current Nutrition & Food Science* 2, 97-105.

Van Lunen T and Cole D 1996. The effect of lysine/digestible energy ratio on growth performance and nitrogen deposition of hybrid boars, gilts and castrated male pigs. *Animal Science* 63, 465-475.

van Milgen J, Noblet J, Dubois S and Bernier J-F 1997. Dynamic aspects of oxygen consumption and carbon dioxide production in swine. *British Journal of Nutrition* 78, 397-410.

van Milgen J, & Noblet J 1999. Energy partitioning in growing pigs: The use of a multivariate model as an alternative for the factorial analysis. *Journal of Animal Science*, 77, 2154-2162.

Van Soest P and Wine R 1967. Use of detergents Detergents in the analysis Analysis of fibrous feeds. IV. Determination of permanganate. *AOAC* 50, 50-55.

Van Soest Pv, Robertson J and Lewis B 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74, 3583-3597.

Vanschoubroek F, De Wilde R and Lampo P 1967. The quantitative effects of feed restriction in fattening pigs on weight gain, efficiency of feed utilisation and backfat thickness. *Animal Science* 9, 67-74.

Weickert MO, Spranger J, Holst JJ, Otto B, Koebnick C, Möhlig M and Pfeiffer AF 2006. Wheat-fibre-induced changes of postprandial peptide YY and ghrelin responses are not associated with acute alterations of satiety. *British Journal of Nutrition* 96, 795-798.

Wenk C 2001. The role of dietary fibre in the digestive physiology of the pig. *Animal Feed Science and Technology* 90, 21-33.

Whittemore EC, Kyriazakis I, Tolkamp BJ and Emmans GC 2002. The short-term feeding behavior of growing pigs fed foods differing in bulk content. *Physiology & Behavior* 76, 131-141.

Wilfart A 2007. Digestion et transit digestif chez le porc en croissance: influence de la composition de l'aliment. Rennes, Agrocampus.

Wilfart A, Montagne L, Simmins H, Noblet J and Van Milgen J 2007a. Effect of fibre content in the diet on the mean retention time in different segments of the digestive tract in growing pigs. *Livestock Science* 109, 27-29.

Wilfart A, Montagne L, Simmins H, Noblet J and van Milgen J 2007b. Digesta transit in different segments of the gastrointestinal tract of pigs as affected by insoluble fibre supplied by wheat bran. *British Journal of Nutrition* 98, 54-62.

Wilfart A, Montagne L, Simmins PH, Van Milgen J and Noblet J 2007c. Sites of nutrient digestion in growing pigs: Effect of dietary fiber. *Journal of Animal Science* 85, 976-983.

Williams BA, Verstegen MW and Tamminga S 2001. Fermentation in the large intestine of single-stomached animals and its relationship to animal health. *Nutrition research reviews* 14, 207-228.

Wirth JB and McHugh PR 1983. Gastric distension and short-term satiety in the rhesus monkey. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 245, R174-R180.

Whittemore, C. T. 1983. Development of recommended energy and protein allowances for growing pigs. *Agricultural Systems*, 11, 159-186.

Wolever T, Brighenti F, Royall D, Jenkins AL and Jenkins DJ 1989. Effect of rectal infusion of short chain fatty acids in human subjects. *American Journal of Gastroenterology* 84, 1027-1033.

Woods SC, Benoit SC and Clegg DJ 2006. The brain-gut-islet connection. *Diabetes* 55, S114-S121.

Wu H and Wu DY 1950. Influence of feeding schedule on nitrogen utilization and excretion. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine* 74, 78-82.

Wu T, Rayner CK, Jones K and Horowitz M 2010. Dietary effects on incretin hormone secretion. *Vitamins & Hormones* 84, 81-110.

Wullschlegel S, Loewith R and Hall MN 2006. TOR signaling in growth and metabolism. *Cell* 124, 471-484.

Young R and Lawrence A 1994. Feeding behaviour of pigs in groups monitored by a computerized feeding system. *Animal Science* 58, 145-152.

Zarrinpar A, Chaix A, Yooseph S and Panda S 2014. Diet and feeding pattern affect the diurnal dynamics of the gut microbiome. *Cell metabolism* 20, 1006-1017.

Zhang F, Chen Y, Heiman M and DiMarchi R 2005. Leptin: structure, function and biology. *Vitamins & Hormones* 71, 345-372.

Zijlstra R, Jha R, Woodward A, Fohse J and Van Kempen T 2012. Starch and fiber properties affect their kinetics of digestion and thereby digestive physiology in pigs. *Journal of Animal Science* 90, 49-58.

Titre : Régulation de l'ingestion chez le porc en engraissement : Importance de la dynamique d'ingestion au cours de la journée

Mots clés : comportement alimentaire, porc, engraissement, fibres, aleurone, variabilité individuelle

Résumé : En élevage porcin, le niveau des animaux avec des comportements alimentaires extrêmes ont été sélectionnés. La thèse a permis de tester l'aleurone de blé, en tant que candidat satiétogène. Chez des mâles castrés en croissance, la supplémentation en aleurone de blé a diminué la consommation journalière en diminuant le nombre de repas par jour. Chez les porcs en finition, l'effet de l'aleurone a réduit le nombre de repas chez les femelles mais n'a eu aucun effet sur le comportement alimentaire des mâles castrés. Différents profils d'animaux ont pu être décrits, associant des différences de comportements alimentaires avec des différences de métabolismes énergétiques. L'ingestion volontaire est donc le résultat complexe de plusieurs voies de régulation. La diminution de l'ingestion volontaire n'est possible qu'en travaillant sur les différentes voies.

Title : Regulation of feed intake in fattening pigs: importance of daily feeding pattern

Keywords : feeding behavior, pig, finishing period, wheat aleurone, dietary fibre, individual variability

Abstract : In pig production, feed intake has important effects on feed efficiency and environmental issues. Daily feed intake can be assessed through the dynamics of feed intake, described by several variables of feeding behavior (number of meals per day, meal size). To reduce daily feed intake at the end of the finishing period, a better understanding of the regulation of feeding behavior is needed to increase satiety sensation. The aim of this thesis is to study several regulation pathways of feeding behavior and their interactions. Feeding behavior was studied during two trials with growing and finishing pigs. Several regulation pathways (metabolic, hormonal and physical regulations) were studied at the time scale of a meal and the full day. Individual variability was induced thanks to dietary factor (dietary fiber) or factor related to the animal itself (selection of pigs with different feeding behaviors). Wheat aleurone, a coproduct of wheat bran, was also tested in the thesis for its satiétogenic property. In growing pigs, aleurone supplementation decreased daily feed intake with a decrease of daily number of meals. In finishing pigs, aleurone supplementation decreased number of meals in females, but had no effect in castrated males. The high individual variability allowed discriminating several profiles of pigs with differences in energy metabolisms at a short and a long term. Daily feed intake is the result of short term and long term regulations. A decrease of daily feed intake can be possible when modulating both regulation pathways.