

Les polymères de mannose en production animale.

1. Focus sur les structures chimiques rencontrées dans les aliments et les propriétés biologiques

Anne-Laure CHATEIGNER-BOUTIN¹, Luc SAULNIER¹, Michel LESSIRE², Nathaële WACRENIER³, Fabien ALLEMAN⁴

¹INRAE, UR BIA, 44316, Nantes, France

²INRAE, Université de Tours, BOA, 37380, Nouzilly, France

³INRAE, UE EASM, 17700, Surgères, France

⁴ELANCO, 92317, Sèvres, France

Courriel : fabien.alleman@elancoah.com

■ Ce premier article présente les structures des polysaccharides à base de mannose, leur occurrence dans le monde végétal d'où proviennent les aliments destinés aux porcs et aux volailles et leur impact sur ces mêmes animaux.

Introduction

Les polymères à base de mannose (mannanes) sont très répandus dans le monde vivant. En production animale, selon les mannanes considérés, des effets sur la réponse immunitaire des animaux et sur les performances zootechniques ont été reportés. La première partie de cet article s'efforce de décrire la grande variabilité de ces polymères : longueurs des chaînes de mannose, types de liaison, nature et longueur des ramifications sont autant de facteurs de variation possibles. Derrière les différences de structure des mannanes se cachent de fortes diversités d'effets biologiques. Ainsi, nous verrons que ces polysaccharides sont impliqués dans les mécanismes de glycosylation des protéines de très nombreux organismes mais aussi participent à la construction des parois entourant spécifiquement les cellules des végétaux. Nous décrivons les structures pertinentes en production

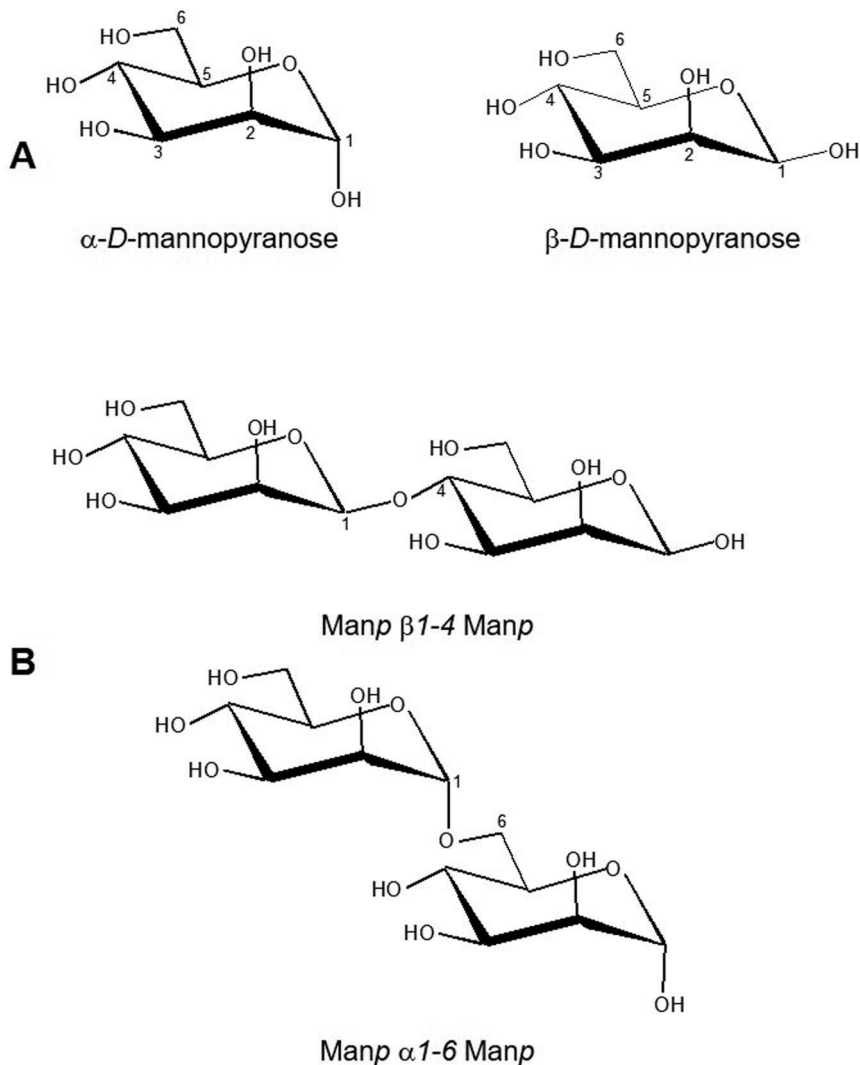
animale car rencontrés chez les organismes pathogènes et dans les aliments des volailles et des porcs. Une diffusion de ces connaissances est importante pour la compréhension *i)* des effets attribués aux polymères de mannose, *ii)* des mécanismes d'action et des effets des enzymes en alimentation animale.

1. La diversité des structures chimiques des polymères du mannose

■ 1.1. Généralités sur les structures polymériques rencontrées

Les polymères de mannose sont des polysaccharides, macromolécules constituées de monomères d'oses (glucose, mannose, galactose...) reliés par des liaisons glycosidiques (figure 1). Les masses moléculaires des polysaccharides sont élevées, et le terme d'oligosaccharide est réservé à un Degré de Polymérisation (DP) inférieur ou égal à 10-20. Certains

polysaccharides, comme la cellulose ou le glycogène ont des noms usuels qui n'informent pas sur leur composition en oses. En général les polysaccharides sont nommés d'après le constituant majeur de leur chaîne principale. Ainsi, les mannanes sont des polysaccharides constitués majoritairement de mannose. La présence d'autres oses plus minoritaires dans le polymère est ensuite indiquée en préfixe correspondant au nom de l'ose. Par exemple, un glucomannane est un polymère de mannose contenant également du glucose mais dans une moindre mesure. Toutefois, pour rendre compte de la structure, il est nécessaire de préciser l'anométrie (alpha ou beta) et le type de liaison ((1,2) (1,3) (1,4) et (1,6)) entre monomères (figure 1). La nature de l'ose, le type de liaison et son anométrie, la séquence des monomères, la longueur des chaînes, la présence de substituants (osidiques ou non) influencent la conformation des polysaccharides et déterminent les capacités d'interactions et les comportements physico-chimiques de ces macromolécules. Ces niveaux

Figure 1. Rappel sur la structure chimique du mannose et les liaisons glycosidiques.

Le mannose est un hexose qui adopte une forme cyclique majoritairement de type pyranose (cycle à 6 atomes). Dans cet article le terme de mannose (Man) est utilisé pour désigner le *D*-mannopyranose (Manp). Liaison glycosidique β -(1,4) et α -(1,6) entre deux résidus *D*-mannopyranose.

fins de la structure des polymères et oligomères de mannose sont déterminants pour leur reconnaissance par les récepteurs cellulaires impliqués dans les interactions entre cellules, dans les réactions hôte-pathogène, et pour leur dégradation enzymatique par les glycoside-hydrolases.

■ 1.2. Les N-glycanes des glycoprotéines sont riches en mannose

Les glycoprotéines sont très largement répandues dans les tissus animaux et végétaux, ainsi que chez les microorganismes et les virus. Les oligosaccharides ou glycanes associés aux glycoprotéines participent au repliement et à la matu-

ration de ces dernières mais sont également impliqués dans les phénomènes d'interactions et de reconnaissance de type récepteur-ligand et jouent ainsi un rôle essentiel lors des interactions des cellules des organismes avec leur environnement. Parmi les différents types de glycosylation, les N-glycosylations (liaison amide avec l'azote d'un résidu asparagine) et O-glycosylations (liaison glycosidique avec l'oxygène d'un résidu sérine ou thréonine) sont les plus fréquentes et de très nombreux oses participent à la composition des oligosaccharides (N-glycanes et O-glycanes) des glycoprotéines (Spiro, 2002). Le mannose est couramment rencontré parmi les N-glycanes des glycoprotéines, généralement sous forme d'oligosaccha-

ride lié par des liaisons α -(1,6), α -(1,3) et α -(1,2) (Stanley, 2017).

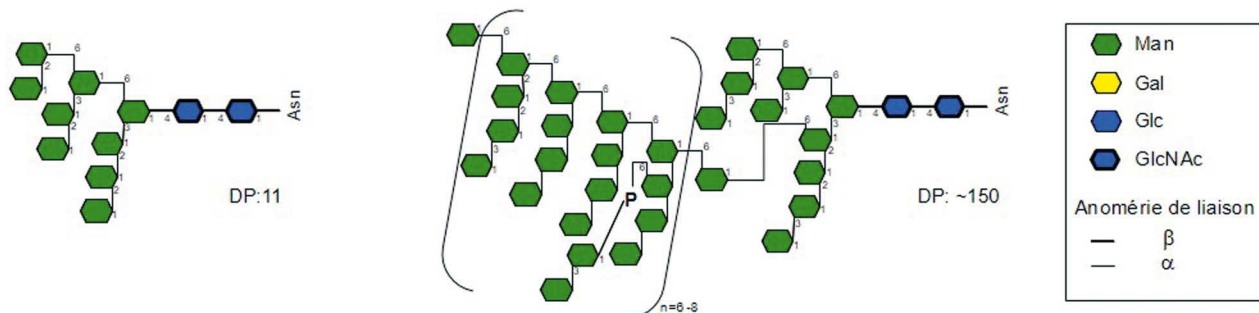
a. Cas des organismes eucaryotes

Le mannose est particulièrement important dans le mécanisme de N-glycosylation des protéines des organismes eucaryotes. En effet, tous les organismes eucaryotes partagent le même noyau penta-saccharidique (à base de mannose et de N-acétyl gluco-samine ; figure 2) (Stanley *et al.*, 2017). Sur ce noyau se greffent des structures oligosaccharidiques spécifiques dites « antennaires » car elles sont formées de deux chaînes principales qui les font ressembler à des antennes. Celles-ci se sont complexifiées au cours de l'évolution et sont regroupées en trois types : les N-glycanes de type oligomannosidique où les antennes sont constituées uniquement de mannose, les N-glycanes de type hybride où une des antennes est constituée de mannose et l'autre est formée par d'autres oses, et enfin les N-glycanes de type complexe où les antennes sont constituées de différents types d'oses avec une structure complexe, observés en particulier chez les mammifères. Dans ces N-glycanes complexes, bien que toujours présent dans le noyau commun aux N-glycanes, le mannose est un constituant mineur. Les N-glycanes riches en mannose (figure 2) sont présents dans les glycoprotéines de tous les organismes eucaryotes et jouent un rôle important dans le repliement des protéines et dans leur protection contre la dégradation pendant le transport intracellulaire. Chez les mammifères les trois types de N-glycanes sont observés mais généralement les structures de type complexe sont prédominantes (An *et al.*, 2012). Les N-glycanes riches en mannose sont présents dans les végétaux terrestres à côté de structures hybrides et complexes (Strasser, 2014), tandis que chez les plantes marines, les N-glycanes riches en mannose sont prédominants (Yoshiie *et al.*, 2012). Les champignons, moisissures et levures ne forment pas de N-glycanes complexes. Les levures ont développé un type particulier de N-glycanes riches en mannose caractérisé par de très longues chaînes (Doering *et al.*, 2017). La structure de ces mannoprotéines de levures est exposée dans un chapitre spécifique.

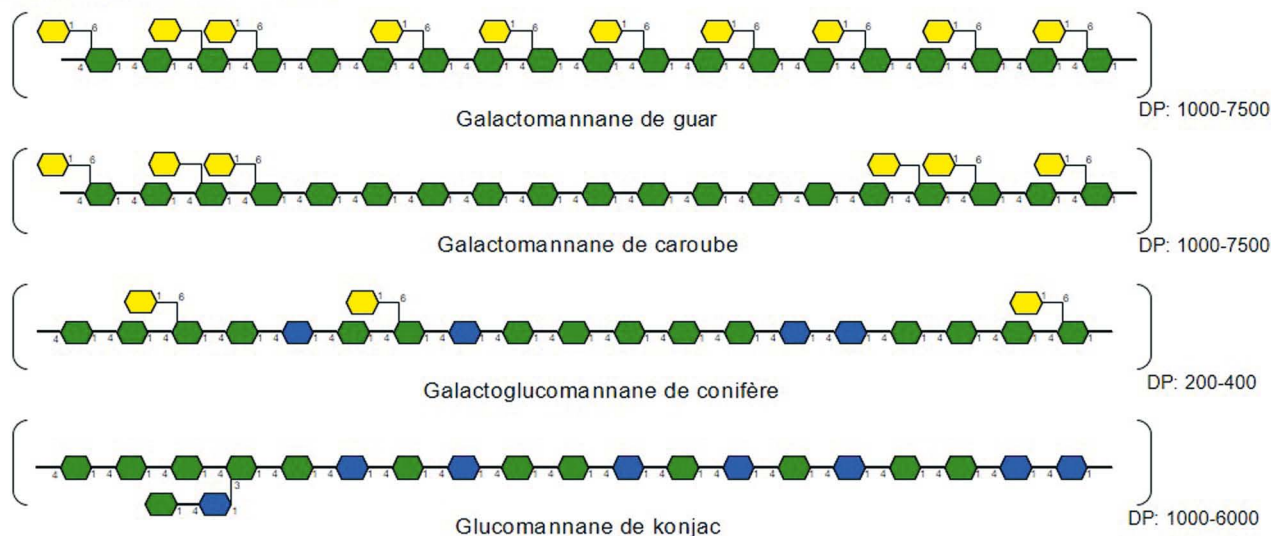
Figure 2. Structure des principaux polymères de mannose.

A) N-glycane eucaryote riche en mannose

B) Phospho-peptido-mannane de levure



C) β(1,4)-Mannanes végétaux



Les polymères de mannose comprennent les N-glycane des glycoprotéines (A) et (B) dont les mannoses sont principalement liés par des liaisons α et les mannanes des végétaux dont les mannoses sont liés par des liaisons β (C).

Oligosaccharide de mannose lié en α-(1,6), α-(1,3) et α-(1,2) de N-glycane eucaryote

Chaîne de mannose lié en α-(1,6) avec substitution en α-(1,3) et α-(1,2) des mannoprotéines de levure *Saccharomyces cerevisiae*

Structure des polymères de mannose lié en β-(1,4) des végétaux supérieurs

DP : Degré de Polymérisation ; Man : mannose ; Gal : galactose ; Glc : glucose ; Glc-NAc : N-acétyl glucosamine ; Asn : asparagine ; P : phosphate. Les liaisons α sont indiquées par des traits fins et les liaisons β par des traits épais.

b. Cas des organismes procaryotes

De nombreuses glycoprotéines sont également présentes chez les bactéries, mais elles ne partagent pas le noyau observé pour les N-glycane eucaryotes. De fait, une très grande variété de structures est rencontrée parmi les N-glycane bactériens (Schwarz et Aebi, 2011), et d'une manière générale les mannanes sont peu présents chez les bactéries à l'exception des mycobactéries.

Chez les mycobactéries, dont les représentants pathogènes incluent les organismes qui causent la tuberculose animale chez la volaille et le porc, les mannanes sont des polysaccharides

majeurs à la structure complexe. Ce sont des mannanes dont les mannoses sont liés majoritairement par des liaisons α-(1,6), des arabinomannanes, des mannanes phosphorylés et des lipomannanes (Lemassu et Daffé, 1994 ; Maes *et al.*, 2007). Les lipomannanes jouent un rôle important dans la modulation de la réponse immunitaire de l'hôte (Briken *et al.*, 2004).

De nombreuses études ont mis en évidence le rôle de récepteurs de mannose dans les réactions virus-hôtes. Les virus ne possèdent pas leur propre mécanisme de glycosylation et dépendent fortement du mécanisme de glycosylation de la cellule hôte pour glycosyler leurs protéines. Chez les pathogènes

humains, plusieurs virus dont celui de la grippe, sont des virus pour lesquels la glycosylation s'est révélée essentielle à leur stabilité, ainsi qu'à leur caractère infectieux et antigénique. Il en est probablement de même pour certains virus animaux (grippe aviaire...). Les N-glycane riches en mannose sont particulièrement impliqués dans la liaison aux récepteurs de la cellule hôte (Yap *et al.*, 2017).

■ 1.3. Les mannanes fongiques

Le règne fongique regroupe plus de 70 000 espèces décrites, parmi lesquelles les levures, les moisissures, les rouilles et les champignons supérieurs

(comestibles ou non). Ces organismes sont tous caractérisés par la présence d'une paroi complexe formée de polysaccharides de mannose (mannanes), de galactose (galactanes), de glucose (glucanes) et de N-acétyl-glucosamine (chitine) et de protéines. Les mannanes fongiques comportent généralement des unités mannose principalement liées en α -(1,6) dans des chaînes polymériques dérivées des N-glycanes riches en mannose des glycoprotéines. Le mannose est également présent dans les structures O-glycaniques des protéines.

a. Cas des mannoprotéines de levures

Les levures, en particulier *Saccharomyces cerevisiae*, peuvent être incorporées aux aliments pour animaux et des préparations commerciales d'oligosaccharides de mannose (MOS) obtenues à partir de levures sont utilisées dans l'alimentation des volailles et des porcs (voir le paragraphe 2). Certaines levures comme *Candida albicans* sont des pathogènes des volailles.

Les mannanes de levures correspondent essentiellement à la partie glycanes complexe des protéines N-glycosylées de leurs parois ; ces macromolécules sont souvent appelées mannoprotéines (Orlean, 2012). Toutefois, en raison de la présence de groupements phosphate, et d'une partie glycanes représentant 50 à 90 % de la mannoprotéine (Li et Karboune, 2018), ils sont également dénommés phospho-peptido-mannanes. Les mannanes dans les levures ont été étudiés intensivement notamment chez *Saccharomyces cerevisiae* (Ascomycètes, Saccharomycetes) (Doering *et al.*, 2017). Le mannose y est présent sous forme d'un squelette de résidus mannose (50 ou +) liés en α -(1,6), ramifié par de courtes chaînes de mannose lié en α -(1,2) et en α -(1,3) (figure 2). Ces « décorations » contiennent parfois des liaisons phospho-diester incorporées dans les chaînes en α -(1,2) (Orlean, 2012). Des manno-oligosaccharides liés en α -(1,2) et α -(1,3) (DP jusqu'à 5), sont également présents sous forme de O-glycosylation des résidus sérine et thréonine. Chez *Saccharomyces cerevisiae*, le mannose constitue environ 25 % de la masse des parois et environ

15 % de la masse totale de la levure (Li et Karboune, 2018). La distribution des constituants des parois des levures n'est pas uniforme, la partie externe étant plus riche en mannoprotéines et la partie interne plus riche en β -glucanes (Ballou, 1976). Les préparations commerciales de MOS de *Saccharomyces cerevisiae* sont obtenues à partir des mannoprotéines pariétales.

La structure décrite pour *Saccharomyces cerevisiae* est retrouvée pour toutes les mannoprotéines de levures avec quelques modifications au niveau des chaînes latérales décorant le squelette de mannose lié en α -(1,6). Chez *Candida albicans*, par exemple, certaines des chaînes latérales de mannose liées en α -(1,2) ou α -(1,3) sont étendues par des résidus mannose liés en β -(1,2). La présence/absence de ces chaînes définit le sérotype A/B de *C. albicans* (Graus *et al.*, 2018). Les mannanes de *C. albicans* sont décrits comme proinflammatoires. La paroi de *C. albicans* comporte également des phospholipomannanes constitués d'une chaîne linéaire de 2 à 18 résidus mannose liés en β -(1,2) et d'une partie lipidique formée d'une phytosphingosine (C18 ou C20) associée à un acide gras C24-C26 (Trinel *et al.*, 2002 ; Trinel *et al.*, 2005).

b. Cas des autres espèces fongiques

Les polysaccharides de champignons montrent une grande diversité de structure, ils sont utilisés pour leur classification et ont un rôle dans les mécanismes de reconnaissance entre cellules et entre parasites et hôtes (Jouault *et al.*, 2009). Ces champignons ne rentrant pas dans l'alimentation des volailles et des porcs, la description de leurs mannanes restera succincte. Toutefois certains champignons peuvent être des pathogènes pour les animaux, *Aspergillus* causant notamment l'aspergillose chez les poules.

Plusieurs espèces de champignons du genre *Aspergillus* comme *A. niger* ou *Penicillium charlesii* (Ascomycètes, Eurotiomycetes) produisent à la surface des parois de leur mycélium des galactomannanes. Ces polymères correspondent également à des parties N-glycanes de protéines (Nakajima et Ichishima, 1994). Leur chaîne principale est constituée

d' α -(1,2), α -(1,6) ou en α -(1,2)/ α -(1,6) mannanes (Leal *et al.*, 2010). Des chaînes latérales de résidus galactose sont attachées au squelette mannane par des liaisons β -(1,2), β -(1,3) et β -(1,6) (Gómez-Miranda *et al.*, 2003) ou β -(1,5) (galactofuranose) (Chihara *et al.*, 2020).

Chez les champignons pathogènes Sordariomycetes (Ascomycètes Pezizomycotina Sordariomycete), les unités mannose des mannanes ne sont plus principalement liées en α -(1,6). Pour les mannanes de *Cordyceps militaris*, un squelette de mannose lié en α -(1,4) avec des branchements en O-3 par des α -(1,4) glucanes et des β -(1,6) galactanes a été décrit (Yu *et al.*, 2009).

■ 1.4. Les mannanes végétaux

Chez les plantes, comme dans tout organisme eucaryote, le mannose est présent sous forme d'oligosaccharides participant à la N-glycosylation des protéines. Il est toutefois majoritairement présent sous forme de polysaccharides ou mannanes, qui sont des constituants de la paroi végétale. Cette paroi constitue le « squelette » de la plante assurant la cohésion des tissus et par exemple la rigidité de la tige. Elle garantit également la protection du contenu cellulaire contre l'environnement extérieur et les pathogènes.

a. Cas des plantes terrestres

Chez les plantes terrestres, la paroi est formée d'un assemblage complexe de polymères, essentiellement des polysaccharides (cellulose, pectines, hémicelluloses) mais aussi des lignines ainsi qu'une faible proportion de protéines de structure. Les mannanes font partie des hémicelluloses avec les xyloglucanes et les xylanes.

Les mannanes de plantes sont caractérisés par une chaîne principale comportant des résidus mannose liés par des liaisons β -(1,4). On distingue quatre types majeurs :

- i) les mannanes purs linéaires uniquement constitués de résidus mannose ;
- ii) les galactomannanes qui comportent des substitutions de la chaîne

Tableau 1. Estimation du contenu en β -mannanes de quelques matières premières.

Matière première	β -mannanes (% de la matière brute)	Référence
Tourteau de palmiste	30-35 36,7 39,0	Dierrick (1989) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015) Sundu <i>et al.</i> (2006a) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015) Ferrel <i>et al.</i> (2014)
Tourteau de copra	25-30 35 25	Dierrick (1989) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015) Ferrel <i>et al.</i> (2014) Sundu <i>et al.</i> (2006b) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015)
Farine de guar complète	12-17	Dierrick (1989) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015)
Farine de guar 50 % PB	4,3	Ferrel <i>et al.</i> (2014)
Farine de guar 40 % PB	9,0	Ferrel <i>et al.</i> (2014)
Farine de guar complète	8,7	Lee <i>et al.</i> (2004) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015)
Farine de guar (germes)	5,6	Lee <i>et al.</i> (2004) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015)
Farine de guar (coques)	9,8	Lee <i>et al.</i> (2004) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015)
Soja (coques)	6,0-10,0 6,67 (6,43-6,91)	Dierrick (1989) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015) Ferrel <i>et al.</i> (2014)
Tourteau de soja 44	1,61 1,60	Hsiao <i>et al.</i> , (2006) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015) Ferrel <i>et al.</i> (2014)
Tourteau de soja 48	1,26 1,20	Hsiao <i>et al.</i> (2006) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015) Ferrel <i>et al.</i> (2014)
Tourteau de soja gras	0,90	Ferrel <i>et al.</i> (2014)
Tourteau de tournesol (< 32 % PB)	0,77	Ferrel <i>et al.</i> (2014)
Tourteau de colza	0,68	Ferrel <i>et al.</i> (2014)
Farine de lupin	0,4-1,0	Dierrick (1989) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015)
Son de blé	0,07 0,32	Dierrick (1989) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015) Ferrel <i>et al.</i> (2014)
Orge	0,43 0,27	Dierrick (1989) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015) Ferrel <i>et al.</i> (2014)
Corn gluten meal	0,15	Ferrel <i>et al.</i> (2014)
Blé	0,09 0,26	Dierrick (1989) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015) Ferrel <i>et al.</i> (2014)
Mais	0,08 0,05	Dierrick (1989) cité par Shastak <i>et al.</i> (2015) Ferrel <i>et al.</i> (2014)

principale de mannose par des résidus galactose unitaire liés en α -(1,6) ;

iii) les glucomannanes constitués d'un squelette comportant à la fois des résidus mannose et des résidus glucose liés par des liaisons β -(1,4) ;

iv) les galactoglucomannanes qui comportent un squelette de mannose et de glucose liés en β -(1,4) avec des subs-

titutions des unités mannose par des résidus galactose unitaire liés en α -(1,6).

Le degré de polymérisation de ces polysaccharides est généralement très élevé. Ils peuvent être solubles ou insolubles dans l'eau en fonction de leur degré de substitution par le galactose et/ou de la présence de groupements acétyles qui estérifient fréquemment les fonctions hydroxyles en positions C-2 ou C-3 du

mannose. Les principales structures des mannanes sont illustrées à la [figure 2](#).

La proportion et la structure des mannanes varient considérablement en fonction des espèces végétales mais aussi selon l'organe et le stade de développement au sein d'une même espèce. Le [tableau 1](#) récapitule les teneurs en mannanes de quelques matières premières végétales.

Chez les Angiospermes, de façon générale, les parois comprennent des mannanes mais en proportion relativement faible par rapport aux autres constituants pariétaux. Dans les parois dites primaires, le mannose ne constitue en général que 1 à 3 % des polysaccharides de la paroi (Melton *et al.*, 2009). Ainsi, le mannose représente 1,9 % des polysaccharides de la paroi du fruit de kiwi, 2 % pour le chou commun (Melton *et al.*, 2009), 2,2 % pour la pomme (Galvez-Lopez *et al.*, 2011) et 3 % pour l'albumen de blé (Gartaula *et al.*, 2018). La distinction entre mannanes purs et glucomannanes est rarement documentée. Ramené au poids sec de l'organe ou du tissu végétal, le mannose est donc généralement un constituant très mineur, il ne représente par exemple que 0,2 % en poids dans l'albumen du blé (Verherbruggen *et al.*, 2019).

À l'inverse, les parois de certaines plantes ou de certains de leurs tissus sont « riches » en mannanes :

Les galactoglucomannanes (figure 2) sont ainsi les hémicelluloses majeures du bois des conifères comme l'épicéa et en représentent pondéralement 10 à 25 % (Willför *et al.*, 2008). Les parois des feuilles de certaines fougères comme *Adiantum raddianum* comprennent 35 % de glucomannanes (75 % de mannose dans la fraction hémicellulosique) (Silva *et al.*, 2011).

Dans quelques cas les mannanes sont accumulés dans des organes et jouent un rôle de réserve. Parmi les Monocotylédones, les exemples les plus connus sont *Amorphophallus konjac* qui accumule des glucomannanes dans ses tubercules, *Phytelephas macrocarpa* ou palmier à ivoire qui accumule des mannanes purs insolubles dans l'albumen de sa graine (jusqu'à 45-60 % de l'albumen (Petkowicz *et al.*, 2007 ; Melton *et al.*, 2009), *Aloe vera* qui accumule des glucomannanes très fortement acétylés appelés « acemannanes » à hauteur de 50 % de la matière sèche de ses feuilles (Simões *et al.*, 2012).

Chez les Eudicotylédones, les exemples connus font partie de la famille des Fabacées (légumineuses) dont certaines espèces accumulent des

galactomannanes dans l'albumen des graines. Par exemple, *Cyamopsis tetragonoloba* ou « guar » dont on extrait la gomme de guar ; *Cassia grandis* dont on extrait la gomme de casse (50 % de l'albumen) (Joshi et Kapoor, 2003), le caroubier *Ceratonia siliqua* d'où l'on extrait la gomme de caroube qui comprend 80-90 % de galactomannanes (Simões *et al.*, 2012), de *Caesalpinia spinosa* d'où l'on extrait la gomme de Tara, ou encore *Trigonella foenum-graecum* (fenugrec) (Buckeridge, 2010).

Les galactomannanes de guar et de caroube ainsi que les glucomannanes de konjac ont été particulièrement étudiés en raison de leur exploitation en tant qu'hydrocolloïde épaississant et/ou gélifiant pour des applications alimentaires et non alimentaires. Tandis que les mannanes purs non substitués sont insolubles dans l'eau, la substitution par des acétyles et par le galactose augmente la solubilité des galacto- et gluco-mannanes. Ces polysaccharides ont une forte capacité de liaison à l'eau et forment des solutions très visqueuses. Leur solubilité, et leur capacité à former des gels dépendent à la fois de la teneur et de la distribution des substitués. Par exemple, pour les galactomannanes, le rapport mannose/galactose varie de 2 pour 1 pour le guar (figure 2) à 4 pour 1 pour le caroube, avec de plus une répartition en bloc du galactose sur le squelette de mannose pour le caroube (figure 2). Ces caractéristiques structurales se traduisent par des propriétés différentes : bonne solubilité à froid du guar, capacité gélifiante en association avec d'autres polysaccharides pour le caroube (Singh *et al.*, 2018).

b. Cas des algues

Les algues sont des organismes aquatiques qui ne forment pas un groupe monophylétique. Les cellules des algues sont entourées d'une paroi, et des mannanes y ont été détectés chez plusieurs espèces. Une grande diversité de mannanes a été décrite (α -(1,3)-mannanes avec des substitutions de sulfate et de β -(1,2) xylose, glucuronogalactomannanes sulfatés, β -(1,3)-mannanes ramifiés, β -(1,4)-mannanes) (Erra-Balsells *et al.*, 2000 ; Kolender *et al.*, 1997 ; Hsieh et Harris, 2019). Notamment chez une

algue verte unicellulaire (*Acetabularia acetabulum*) des β -(1,4)-mannanes peuvent constituer jusqu'à 90 % des parois (Dunn *et al.*, 2006). Les algues sont aujourd'hui utilisées en alimentation animale soit en tant que matière première, soit en tant qu'additif (algues brunes, algues unicellulaires, microalgues...).

2. Les effets biologiques des polymères de mannose

■ 2.1. Les mannanes de virus, de bactéries, de levures et de champignons inférieurs

D'après les résultats disponibles dans la littérature, les effets biologiques des mannanes sont décrits comme étant en lien avec le fonctionnement du système immunitaire inné des mammifères et des oiseaux. Ce système de défense précoce de la sphère digestive est basé sur la reconnaissance de motifs moléculaires très conservés chez les agresseurs de type virus, bactéries ou levures. Ces motifs sont constitués de polymères de mannose en liaison α -(1,6/1,3/1,2) et sont qualifiés de « PAMP » (« Pathogens Associated Molecular Pattern ») (Ausubel, 2005 ; Didierlaurent *et al.*, 2005 ; Worthley *et al.*, 2005 ; Korver, 2006 ; Gabler et Spurlock, 2008). Dans le cas des polymères de mannose, la reconnaissance des PAMP se fait au niveau de l'épithélium intestinal par une « Mannose-Binding Lectin » (MBL) (Stahl et Ezekowitz, 1998 ; Ausubel, 2005 ; Worthley *et al.*, 2005). Cette reconnaissance semble d'autant plus efficace que les polymères de mannose sont ramifiés (Kery *et al.*, 1992). Cette reconnaissance va déclencher une attaque massive de macrophages, cellules dendritiques, cellules NK (« Natural Killer »), hétérophiles et lymphocytes T. C'est seulement si cette réaction initiale ne suffit pas pour enrayer l'infection que l'immunité spécifique dite « acquise » sera activée (Korver, 2006).

Les défenses immunitaires des animaux sont donc mises en œuvre très tôt, dès la sphère digestive, avant même la reconnaissance spécifique d'antigènes de pathogènes, et ceci sur une large

palette d'agresseurs tant viraux, bactériens que fongiques (Stahl et Ezekowitz, 1998). La vaste littérature sur ce sujet en médecine humaine n'est pas reprise ici, mais elle a servi de point de départ à la mise en évidence du même mécanisme de reconnaissance du mannose chez le poulet (Laursen et Nielsen, 2000 ; Ulrich-Lyngé *et al.*, 2018) et chez le porc (Juul-Madsen *et al.*, 2006). Chez le poulet, Klasing (2007) explique que les conséquences de cette réponse immunitaire innée sur les performances sont accentuées chez des animaux avec un haut potentiel de production.

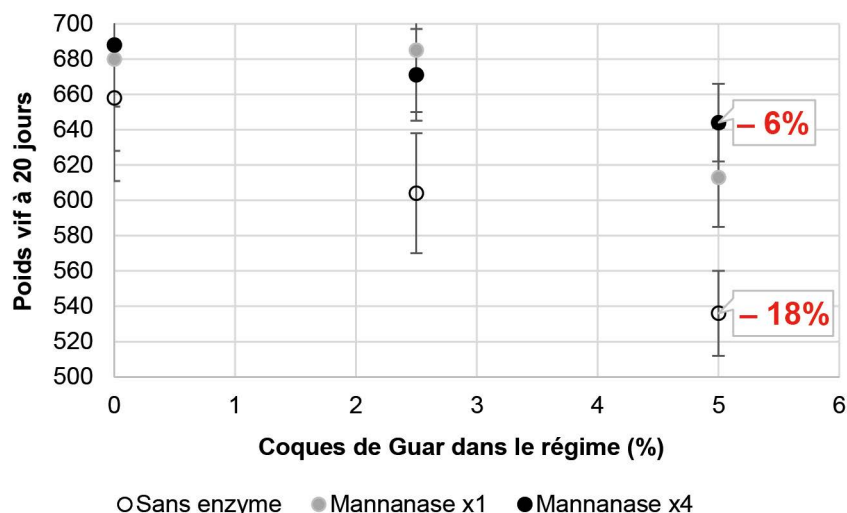
■ 2.2. Quelques rappels sur les effets des Manno-OligoSaccharides des levures

Les Manno-OligoSaccharides (MOS) sont de courts polymères de mannose reliés en α -(1,6), issus de levures du type *Saccharomyces cerevisiae*. De par leur structure chimique, ils cohabitent facilement dans les aliments et les premix avec les additifs enzymatiques (β -mannanases) qui ne dégradent que les β -(1,4) mannanes. Largement décrits comme des molécules à effet prébiotique, les MOS justifieraient à eux seuls un article de synthèse. Seul un court résumé des effets décrits dans la littérature chez la volaille et le porc est donné ici.

Utilisés en tant qu'additifs par l'industrie de l'alimentation animale, les MOS ont de multiples effets positifs sur la microflore, la digestion, l'absorption et également des effets immuno-stimulateurs. La définition communément partagée des prébiotiques et que nous reprenons ici est celle de Gibson et Robertfroid (1995) : « les prébiotiques sont des ingrédients alimentaires non-digestibles qui stimulent l'activité d'une ou d'un faible nombre de bactéries intestinales et/ou modulent les défenses immunitaires de l'hôte ».

Chez les volailles, comme chez les porcs, il semble formellement établi que la stimulation des défenses immunitaires par les MOS permet d'éliminer certains pathogènes comme *E. coli* et *Salmonella spp* (Halas et Nocht, 2012). Dans le même temps, un gain de performances est fréquemment observé avec

Figure 3. Effet antinutritionnel d'un apport croissant de β -mannanes du Guar couplé ou pas à une supplémentation en enzyme sur le poids vif à 20 jours chez le poulet de chair (d'après Lee *et al.*, 2003).



une croissance améliorée de 4 à 8 % et un indice de consommation diminué de 5 à 8 % (Sinovec et Markovic, 2005 ; Adhikari et Kim, 2017). Chez le porc, même si les effets sur les performances de croissance ne semblent pas systématiques (surtout chez les animaux proches de leur potentiel génétique), l'intégrité ainsi que la morphologie intestinales (hauteur et profondeur des villosités) semblent positivement améliorées en présence de MOS, augmentant ainsi les potentiels d'absorption des nutriments (Halas et Nocht, 2012).

■ 2.3. Les effets biologiques des β -mannanes de végétaux supérieurs

Dans les matières premières d'intérêt en production animale on trouve les β -mannanes (polymères de mannoses en β -(1,4) dans les graines de légumineuses (guar, lupin, pois, féverole...), ainsi que dans les oléagineux et leurs tourteaux : soja, colza, tournesol, palmiste (tableau 1).

Les plantes fournissent les matières premières pour les aliments des volailles et des porcs. Ces matières premières sont utilisées pour la plupart après des étapes de transformation (broyage, pression, chauffage). Il est donc parfois difficile de relier les teneurs en mannanes des matières premières et celles des aliments. De plus,

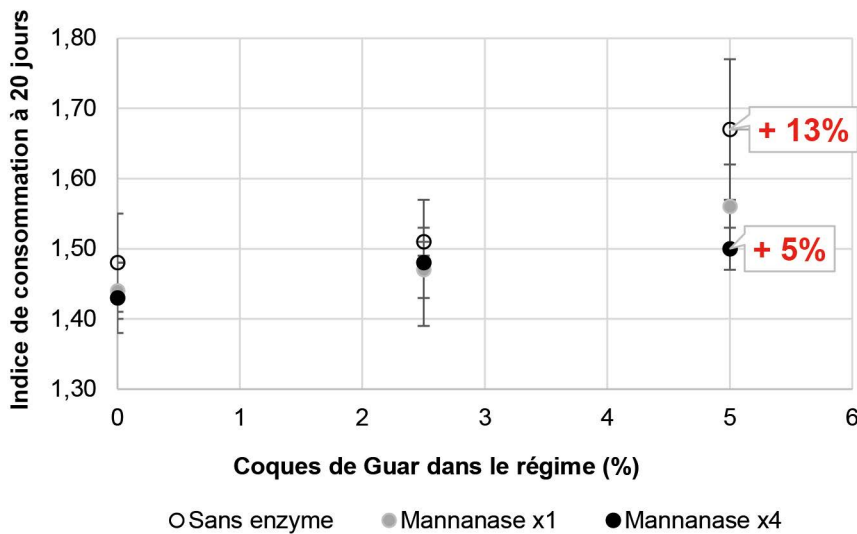
certaines traitements peuvent affecter la structure des mannanes, l'acétylation notamment. Les teneurs en β -mannanes des matières premières fournies par la littérature sont donc à considérer comme de larges tendances.

a. Propriétés des β -galactoglucomannanes issus de la gomme de guar

L'utilisation de la farine de guar en alimentation animale est très documentée dans la littérature du fait de sa teneur importante en β -mannanes en majorité solubles (de 4,3 à 17,0 % selon les auteurs – tableau 1). Elle est également très riche en protéines (de 35 à 47 % selon la variété et la qualité de la matière première ; Saeed *et al.*, 2017) ce qui en fait un excellent candidat pour se substituer partiellement au tourteau de soja dans les pays où la matière première est disponible en quantités suffisantes (en Asie surtout). Cependant, on constate que son utilisation est proportionnellement associée à une baisse des performances zootechniques que beaucoup d'auteurs attribuent aux β -mannanes (figures 3 et 4).

De très nombreuses études sont consacrées aux effets physiologiques de la supplémentation en farine de guar dans les régimes des porcs (Simões Nunes et Malmlöf, 1992 ; Owusu-Asiedu *et al.*, 2006). Toutes montrent des diminutions significatives de la glycémie, de

Figure 4. Effet antinutritionnel d'un apport croissant de β -mannanes du Guar couplé ou pas à une supplémentation en enzyme sur l'Indice de Consommation (1-20 jours) chez le poulet de chair (d'après Lee et al., 2003).



l'insulinémie et de l'absorption de l'eau. Ces résultats confirment ceux obtenus chez le rat (Ikegami et al., 1990). Ces derniers auteurs ont utilisé la gomme de guar pour obtenir un régime alimentaire enrichi avec 5 % de polysaccharides indigestibles visqueux, majoritairement constitués de β -mannanes. Ils ont observé une forte inflammation intestinale qu'ils ont estimée en pesant les tubes digestifs : le poids et la longueur du petit intestin ont augmenté respectivement de 107 % et 21,4 %, et le poids et la longueur du gros intestin ont respectivement augmenté de 37,9 % et 23,7 %. Dans le même temps, les activités de 3 enzymes pancréatiques (amylase, protéase et lipase) ont augmenté significativement de 58,5 %, 74,7 % et de 35,6 % respectivement, en lien avec de fortes perturbations du système exocrine pancréatico-biliaire. Ces effets ont été étudiés dans le même esprit chez l'Homme par Prajapati et al. (2013) qui confirment ces effets métaboliques des β -mannanes de la gomme de guar en allant même jusqu'à la proposer comme une aide nutritionnelle à la perte de poids. Des effets similaires (réduction de l'appétit, baisse d'absorption du glucose, baisse du cholestérol plasmatique) sont obtenus avec les glucomannanes de konjac (Tizard et al., 1989) ce qui confirmerait le rôle biologique des β -mannanes.

Dans l'étude d'Owusu-Asiedu et al. (2006), un régime à 7 % de gomme de

guar est distribué à des porcs en croissance. Les auteurs observent une augmentation de la viscosité intestinale de 72 % et par voie de conséquence, une réduction de 14 % de la vitesse du transit digestif. Ces résultats sont en accord avec ceux de Latham et al. (2018) chez le poulet qui mesurent des augmentations de viscosité de 61,6 %, 164,8 % et 27,1 % en démarrage, croissance et finition, respectivement, avec des régimes contenant jusque 0,3 % de β -mannanes en accord avec les résultats de Maisonnier et al. (2001). Parallèlement à cette augmentation de viscosité intestinale, l'absorption de l'eau est significativement diminuée chez les animaux recevant de la gomme de guar.

b. Propriétés des β -mannanes issus du tourteau de soja

Les β -mannanes du tourteau de soja sont dotés de propriétés inflammatoires et stimulatrices du système immunitaire (Dale et al., 2008 ; Arsenault et al., 2017).

Chez le poulet, Mehri et al. (2010) montrent qu'une supplémentation en β -mannanase (i.e. l'hydrolyse des β -mannanes) à des régimes contenant 32, 33 et 34 % de tourteau de soja (respectivement en démarrage, croissance et finition) permet d'améliorer la morphologie intestinale via l'augmentation de la hauteur et de la profondeur des microvillosités. Dans cet essai, la viscosité intestinale est signi-

ficativement diminuée et les auteurs montrent une baisse significative de marqueurs sanguins tels que les granulocytes hétérophiles qui sont, chez le poulet, la population cellulaire dominante de l'inflammation (Martin, 2010). L'intensité de cette réaction immunitaire peut être mesurée en dosant les protéines de la phase aiguë (AGP, α -1 glycoprotéine acide) dans le plasma des animaux. Ainsi, Dale et al. (2008), mesure une augmentation significative en AGP quand on augmente les niveaux de tourteau de soja ou de guar dans le régime de poulets de chair. Dans une seconde expérience, l'ajout d'une β -mannanase permet de réduire significativement cette augmentation en AGP malgré l'ajout de tourteau de soja. De la même façon, Anderson et al. (2009) montrent que les β -mannanes contenus dans le soja peuvent induire une réponse inflammatoire proportionnelle à la teneur totale en mannose des régimes. Arsenault et al. (2017) démontrent le même effet activateur de réponse immunitaire innée liée aux β -mannanes du soja et son inhibition presque complète avec une β -mannanase. Enfin, Geniec et al. (2015) observe une baisse significative des niveaux d'interleukine 1 et 6 sécrétés (IL-1 et IL-6) quand il utilise une β -mannanase dans le régime. Ce sont ces mêmes IL-1 et IL-6 que Spurlock (1997) démontrait comme étant des marqueurs secondaires de l'agression d'un organisme par un pathogène. Enfin, Jackson et al. (2003) montrent à l'aide de travaux d'infection expérimentale que chez des poulets inoculés avec *Clostridium perfringens* et *Eimeria sp* (modèle d'entérite nécrotique) l'utilisation d'une β -mannanase permet de limiter les impacts de la maladie sur les performances. D'une façon indirecte, ils attribuent aux β -mannanes des propriétés potentialisatrices de cette maladie via de probables propriétés délétères sur l'intégrité intestinale.

Sans pour autant démontrer la liaison entre les β -mannanes contenus dans l'aliment et les récepteurs du mannose initiateurs de la réponse immunitaire innée décrite au paragraphe 2.1, la littérature semble bien suggérer des propriétés inflammatoires des β -mannanes du tourteau de soja. Cette réaction

inflammatoire impacterait de façon indirecte mais significative les performances de production car elle dévierait une petite partie des nutriments énergétiques vers la défense de l'organisme. Autrement dit, elle augmenterait les besoins d'entretien au détriment des dépenses de production. Klasing (2004) qualifie de « très élevé » le coût de l'immunité innée comparée à l'immunité spécifique, en lien avec une synthèse énergivore des protéines défensives à large spectre. Pour aller au-delà du seul coût énergétique, Klasing (2007) démontre que l'exposition digestive d'un poulet en croissance à un pathogène multiplie par 6 ses besoins en lysine pour le fonctionnement du système immunitaire. Nutritionnellement parlant, cette immunité innée ampute la part comptabilisée pour l'entretien et donc réduit d'autant la part disponible pour la production.

c. Cas des mannanes issus des autres matières premières végétales

Peu de travaux existent sur les effets des β -mannanes issus d'autres matières premières. Beaucoup de choses restent donc à investiguer dans ce domaine.

Les travaux de Sundu *et al.* (2012) méritent toutefois notre attention : ils ont étudié les propriétés des mannanes du tourteau de coprah chez le poulet, et contrairement à ce qui est observé avec la gomme de guar ou le tourteau de soja, leurs résultats mettent en avant des effets stimulateurs de la croissance, ainsi que des propriétés protectrices au regard des contaminations de l'aliment en aflatoxine B1 ou par *E. coli*. Loin d'être contradictoire, cette étude confirme notre appel à la prudence sur toute volonté de vouloir généraliser à toutes les espèces végétales ce qui est observé avec le guar ou le soja : selon leur origine végétale, il semblerait que les mannanes végétaux peuvent être des composés tantôt antinutritionnels (guar, soja, tournesol, colza) tantôt pro-nutritionnels (coprah). Enfin, les mannanes de céréales restent encore à investiguer tant par la nature de leurs effets que par leur dose.

Conclusion

Les polymères du mannose rencontrés dans le monde vivant peuvent revêtir de grandes diversités structurales.

Longueurs de chaînes, anomérie (α ou β), type de liaisons (1,2/1,3/1,4/1,6), longueur et composition des ramifications sont autant de facteurs de variation qui donnent à ces polymères des fonctions biologiques très différentes. Impliqués dans le maintien de la structure des protéines, ils jouent chez de nombreux organismes des rôles essentiels dans les processus d'interaction récepteur-ligand et de fait dans la reconnaissance de motifs conservés des microorganismes pathogènes par les cellules infectées.

Chez les végétaux supérieurs, on retrouve le mannose lié en α dans les structures protéiques, mais surtout sous la forme de β -mannanes, en particulier dans les plantes oléagineuses et protéagineuses. Leurs propriétés biologiques dépendent là encore de leur composition, mais il semble établi que ceux issus du guar et du soja sont générateurs d'inflammation intestinale chez les porcs et les volailles. Ces effets antinutritionnels des β -mannanes, en particulier sur l'efficacité alimentaire et l'intégrité intestinale pourraient être significativement réduits par l'utilisation d'additifs enzymatiques. Ces enzymes feront l'objet d'un second article.

Références

- Adhikari P.A., Kim W.K., 2017. Overview of prebiotics and probiotics: focus on performance, gut health and immunity, a review. *Ann. An. Sc.*, 17, 949-966.
- An H.J., Gip B.P., Kim J., Wu S., Park K.W., McVaugh C.T., Lebrilla C.B., 2012. Extensive determination of glycan heterogeneity reveals an unusual abundance of high mannose glycans in enriched plasma membranes of human embryonic stem cells. *Mol. Cell. Proteomics*, 11, 1-13.
- Anderson D.M., Hsiao H.Y., Dale N.M., 2009. Identification of an inflammatory compound for chicks in soybean meal – II. *Int. Poult. Sci. For.*, 159.
- Arsenault R.J., Lee J.T., Latham R., Carter B., Kogut M.H., 2017. Changes in immune and metabolic gut response in broilers fed β -mannanase in β -mannan-containing diets. *Poult. Sci.*, 96, 4307-4316.
- Ausubel F.M., 2005. Are innate immune signaling pathways in plants and animals conserved? *Nat. Immunol.*, 6, 973-979.
- Ballou C., 1976. Structure and Biosynthesis of the Mannan Component of the Yeast Cell Envelope. *Adv. Microb. Physiol.*, 14, 93-158.
- Briken V., Porcelli S. A., Besra G. S., Kremer L., 2004. Mycobacterial lipoarabinomannan and related lipoglycans: from biogenesis to modulation of the immune response. *Mol. Microbiol.*, 53, 391-403.
- Buckeridge M.S., 2010. Seed Cell Wall Storage Polysaccharides: Models to Understand Cell Wall Biosynthesis and Degradation. *Plant Physiol.*, 154, 1017-1023.
- Chihara Y., Tanaka Y., Izumi M., Hagiwara D., Watanabe A., Takegawa K., Oka, T., 2020. Biosynthesis of β -(1 \rightarrow 5)-Galactofuranosyl Chains of Fungal-Type and O-Mannose-Type Galactomannans within the Invasive Pathogen *Aspergillus fumigatus*. *mSphere*, 5, e00770-19.
- Dale N.M., Anderson D.M., Hsiao H., 2008. Identification of an inflammatory compound for chicks in soybean meal. *Int. Poult. Sci. For.*, 87, 153
- Didierlaurent A., Simonet M., Sirard J.C., 2005. Innate and acquired plasticity of the intestinal immune system. *Cell. Mol. Life Sci.*, 62, 1285-1287.
- Doering T., Cummings R., Aebi M., 2017. Chapter 23: Fungi. In A. Varki, R. D. Cummings, J. D. Esko, P. Stanley, G. W. Hart, M. Aebi, P. H. Seeberger (Eds.), *Essentials of Glycobiology*. 3rd edition. (Cold Spring Harbor (NY)).
- Dunn E.K., Shoue D.A., Huang X., Kline R.E., Mackay A.L., Carpita N.C., Mandoli D.F., 2006. Spectroscopic and Biochemical Analysis of Regions of the Cell Wall of the Unicellular "Mannan Weed", *Acetabularia acetabulum*. *Plant Cell Physiol.*, 48, 122-133.
- Erra-Balsells R., Kolender A. A., Matulewicz M. C., Nonami H., Cerezo A. S., 2000. Matrix-assisted ultraviolet laser-desorption ionization time-of-flight mass spectrometry of sulfated mannans from the red seaweed *Nothogenia fastigiata*. *Carbohydr. Res.*, 329, 157-167.
- Ferrel J.E., Anderson D.M., Hsiao H.Y., 2014. Content of Soluble Non-Starch Polysaccharides β -Mannan and Xylan in Legume Meals, Non-Legume Meals, and Cereal Grains or Cereal Grain by-products. Midwest conference-American society of animal science, Des Moines, USA.
- Gabler N.K., Spurlock M.E., 2008. Integrating the immune system with the regulation of growth and efficiency. *J. Anim. Sci.*, 86, E64-E74.
- Galvez-Lopez, D., Laurens, F., Quemener, B., Lahaye, M., 2011. Variability of cell wall polysaccharides composition and hemicellulose enzymatic profile in an apple progeny. *Int. J. Biol. Macromol.*, 49, 1104-1109.
- Gartaula G., Dhital S., Netzel G., Flanagan B.M., Yakubov G.E., Beahan C.T., Gidley M.J., 2018. Quantitative structural organisation model for wheat endosperm cell walls: Cellulose as an important constituent. *Carbohydr. Polym.*, 196, 199-208.

- Geniec N.O., Alemi F., Klasing K., 2015. Effect of Hemicell HT enzyme on the immune system of chickens and their performances. *Int. Poult. Sci. Forum Georgia Wrld Congr.*, 54.
- Gibson G.R., Robertfroid M.B., 1995. Dietary modulation of the human colonic microbiota: introducing the concept of prebiotics. *J. Nutr.*, 125, 1401-1412.
- Gómez-Miranda B., Prieto A., Leal J.A., Ahrazem O., Jiménez-Barbero J., Bernabé M., 2003. Differences among the cell wall galactomannans from *Aspergillus wentii* and *Chaetosartorya chrysell* and that of *Aspergillus fumigatus*. *Glycoconj. J.*, 20, 239-246.
- Halas V., Nochtal I., 2012. Mannan Oligosaccharides in nursery pig nutrition and their potential mode of action. *Animals*, 2, 261-274.
- Hsiao H.Y., Anderson D.M., Dalet D.M., 2006. Levels of β -mannan in soybean meal. *Poult. Sci.*, 85, 1430-1432.
- Hsieh Y., Harris P., 2019. Xylans of Red and Green Algae: What Is Known about Their Structures and How They Are Synthesized? *Polymer*, 11, 354.
- Ikegami S., Tsuchihashi F., Harada H., Tsuchihashi N., Nishide E., Innami S., 1990. Effect of viscous indigestible polysaccharides on pancreatic-biliary secretion and digestive organs in rats. *J. Nutr.*, 120, 353-360.
- Jackson M.E., Anderson D.M., Hsiao H.Y., Mathis G.F., Fodge D.W., 2003. Beneficial effect of β -mannanase feed enzyme on performance of chicks challenged with *Eimeria* spp. and *Clostridium perfringens*. *Avian Dis.*, 47, 759-763.
- Joshi H., Kapoor V.P., 2003. *Cassia grandis* Linn. f. seed galactomannan: structural and crystallographical studies. *Carbohydr. Res.*, 338, 1907-1912.
- Jouault T., Sarazin A., Martinez-Esparza M., Fradin C., Sendid B., Poulain D., 2009. Host responses to a versatile commensal: PAMPs and PRRs interplay leading to tolerance or infection by *Candida albicans*. *Cell. Microbiol.*, 11, 1007-1015.
- Juul-Madsen H.R., Krogh-Meibom T., Henryon M., Palaniyar N., Heegaard P.M., Purup S., Willis A.C., Tornøe I., Ingvarsten K.L., Hansen S., Holmskov U., 2006. Identification and characterization of porcine mannan-binding lectin A (pMBL-A), and determination of serum concentration heritability. *Immunogenetics*, 58, 129-137.
- Klasing K.C., 2004. The cost of immunity. *Acta Zool. Sin.*, 50, 961-969
- Klasing K.C., 2007. Nutrition and the immune system. *Br. Poult. Sci.*, 48, 525-537
- Kolender A.A., Pujol C.A., Damonte E.B., Matulewicz M.C., Cerezo A.S., 1997. The system of sulfated α -(1 \rightarrow 3)-linked d-mannans from the red seaweed *Nothogenia fastigiata*: Structures, antiherpetic and anticoagulant properties. *Carbohydr. Res.*, 304, 53-60.
- Korver D.R., 2006. Overview of the immune dynamics of the digestive system. *J. Appl. Poult. Res.*, 15, 123-135.
- Latham R.E., Williams M.P., Walters H.G., Carter B., Lee J.T., 2018. Efficacy of β -mannanase on broiler growth performance and energy utilization in the presence of increasing dietary galactomannan. *Poult. Sci.*, 97, 549-556.
- Laursen S.B., Nielsen O.L., 2000. Mannan-binding lectin (MBL) in chickens: molecular and functional aspects. *Dev. Comp. Immunol.*, 24, 85-101.
- Leal J.A., Prieto A., Bernabé M., Hawksworth D.L., 2010. An assessment of fungal wall heteromannans as a phylogenetically informative character in ascomycetes. *FEMS Microbiol. Rev.*, 34, 986-1014.
- Lee J.T., Bailey C.A., Cartwright A.L., 2003. β -mannanase ameliorates viscosity-associated depression of growth in broiler chickens fed guar germ and hull fractions. *Poult. Sci.*, 82, 1925-1931.
- Lemassu A., Daffé M., 1994. Structural features of the exocellular polysaccharides of *Mycobacterium tuberculosis*. *Biochem. J. int.*, 297, 351-357.
- Li J., Karboune S., 2018. A comparative study for the isolation and characterization of mannoproteins from *Saccharomyces cerevisiae* yeast cell wall. *Int. J. Biol. Macromol.*, 119, 654-661.
- Maes E., Coddeville B., Kremer L., Guérardel Y., 2007. Polysaccharide structural variability in mycobacteria: identification and characterization of phosphorylated mannan and arabinomannan. *Glycoconj. J.*, 24, 439-448.
- Maisonnier S., Gomez J., Carré B., 2001. Nutrient digestibility and intestinal viscosities in broiler chickens fed on wheat diets, as compared to maize diets with added guar gum. *Br. Poult. Sci.*, 42, 102-110.
- Martin V., 2010. Les processus inflammatoires chez les oiseaux : physiopathologie et implications cliniques en aviculture. Thèse pour obtenir le grade de docteur vétérinaire. Médecine Vétérinaire, Toulouse, France, 133 p.
- Mehri M., Adibmoradi M., Samie A., Shivazad M., 2010. Effects of β -Mannanase on broiler performance, gut morphology and immune system. *Afr. J. Biotech.*, 9, 6221-6228.
- Melton L.D., Smith B.G., Ibrahim R., Schröder R., 2009. Mannans in primary and secondary plant cell walls. *N. Z. J. Forest. Sci.*, 39, 81-98.
- Nakajima T., Ichishima E., 1994. Chemical structure of the galactomannan moiety in the cell wall glycoproteins of *Aspergillus oryzae*. *J. Ferment. Bioeng.*, 78, 472-475.
- Orlean P., 2012. Architecture and Biosynthesis of the *Saccharomyces cerevisiae*. *Cell Wall. Genet.*, 192, 775-818.
- Owusu-Asiedu A., Patience J.F., Laarveld B., Van Kessel A.G., Simmins P.H., Zijlstra R.T., 2006. Effects of guar gum and cellulose on digesta passage rate, ileal microbial populations, energy and protein digestibility, and performance of grower pigs. *J. Anim. Sci.*, 84, 843-852.
- Petkowicz C.L.O., Schaefer S., Reicher F., 2007. The mannan from *Schizolobium parahybae* endosperm is not a reserve polysaccharide. *Carbohydr. Polym.*, 69, 659-664.
- Prajapati V.D., Jani G.K., Moradiya N.G., Randeria N.P., Nagar B.J., Naikwadi N.N., Variy B.C., 2013. Galactomannan: A versatile biodegradable seed polysaccharide. *Int. J. Biol. Macromol.*, 60, 83-92.
- Saeed M., Hassan F.U.I., Shah Q.A., Arain M.A., Abd El-Hack M.E., Alagawany M.M., Dhama K., 2017. Practical Application of Guar (*Cyamopsis tetragonoloba* L. Taub) Meal in Poultry Nutrition. *Adv. Anim. Vet. Sci.*, 5, 491-499.
- Schwarz F., Aebi M., 2011. Mechanisms and principles of N-linked protein glycosylation. *Curr. Opin. Struct. Biol.*, 21, 576-582.
- Shastak Y., Ader P., Feuerstein D., Ruehle R., Matuschem M., 2015. β -Mannan and mannanase in poultry nutrition. *Worlds Poult. Sci. J.*, 71, 161-174.
- Silva G.B., Ionashiro M., Carrara T.B., Crivellari A.C., Tiné M.A.S., Prado J., Buckeridge M. S., 2011. Cell wall polysaccharides from fern leaves: Evidence for a mannan-rich Type III cell wall in *Adiantum raddianum*. *Phytochemistry*, 72, 2352-2360.
- Simões J., Nunes F. M., Domingues P., Coimbra M. A., Domingues M. R., 2012. Mass spectrometry characterization of an Aloe vera mannan presenting immunostimulatory activity. *Carbohydr. Polym.*, 90, 229-236.
- Simões Nunes C., Malmlöf K., 1992. Effects of guar gum and cellulose on glucose absorption, hormonal release and hepatic metabolism in the pig. *Br. J. Nut.*, 68, 693-700.
- Singh S., Singh G., Arya S. K., 2018. Mannans: An overview of properties and application in food products. *Int. J. Biol. Macromol.*, 119, 79-95.
- Sinovec Z., Markovic R., 2005. Using prebiotics in poultry nutrition. *Biotech. Anim. Husband.*, 21, 235-239.
- Spiro R.G., 2002. Protein glycosylation: Nature, distribution, enzymatic formation, and disease implications of glycopeptide bonds. *Glycobiology*, 12, 43R-56R.
- Spurlock M.E., 1997. Regulation of metabolism and growth during immune challenge: an overview of cytokine function. *J. Anim. Sci.*, 75, 1773-1783
- Stahl P.D., Ezekowitz R.A.B., 1998. The mannose receptor is a pattern recognition receptor involved in host defense. *Curr. Opin. Immunol.*, 10, 50-55.
- Stanley P., Taniguchi N., Aebi M., 2017. Chapter 9: N-Glycans. In A. Varki, R. D. Cummings, J. D. Esko, P. Stanley, G. W. Hart, M. Aebi, P. H. Seeberger (Eds.), *Essentials of Glycobiology*. 3rd edition. (Cold Spring Harbor, NY).
- Strasser R., 2014. Biological significance of complex N-glycans in plants and their impact on plant physiology. *Front. Plant. Sc.*, 5, 1-6.
- Sundu B., Hatta U., Chaudhry A.S., 2012. Potential use of beta-mannan from copra meal as a feed additive for broilers. *Worlds Poult. Sci. J.*, 68, 707-716.

- Tizard I.R., Carpenter R.H., McAnalley B.H., Kemp M.C., 1989. The biological activities of mannans and related complex carbohydrates. *Mol. Biother.*, 1, 290-296.
- Trinel P.A., Delplace F., Maes E., Zanetta J.P., Mille C., Coddeville B., Poulain D., 2005. *Candida albicans* serotype B strains synthesize a serotype-specific phospholipomannan overexpressing a β -1,2-linked mannotriose. *Mol. Microbiol.*, 58, 984-998.
- Trinel P.A., Maes E., Zanetta J.P., Delplace F., Coddeville B., Jouault T., Poulain D., 2002. *Candida albicans* Phospholipomannan, a New Member of the Fungal Mannose Inositol Phosphoceramide Family. *J. Biol. Chem.*, 277, 37260–37271.
- Ulrich-Lynge S.L., Juul-Madsen H.R., Kjærup R.B., Okimoto R., Abrahamsen M.S., Maurischat S., Sørensen P., Dalgaard T.S., 2018. Broilers with low serum Mannose-binding Lectin show increased fecal shedding of *Salmonella enterica* serovar Montevideo. *Poult. Sci.*, 95, 1779-86.
- Verherbruggen Y., Falourd X., Sterner M., Guillon F., Girousse C., Foucat L., Saulnier L., 2019. Challenging the putative structure of mannan in wheat (*Triticum aestivum*) endosperm. *Carbohydr. Polym.*, 224, 115063.
- Willför S., Sundberg K., Tenkanen M., Holmbom B., 2008. Spruce-derived mannans – A potential raw material for hydrocolloids and novel advanced natural materials. *Carbohydr. Polym.*, 72, 197-210.
- Worthley D.L., Bardy J.P., Mullighan C.G., 2005. Mannose-binding lectin: biology and clinical implications. *Intern. Med. J.*, 35, 548–555.
- Yap S.S.L., Nguyen-Khuong T., Rudd P.M., Alonso S., 2017. Dengue virus glycosylation: What do we know? *Front. Microbiol.*, 8, 1–16.
- Yoshiie T., Maeda M., Kimura M., Hama Y., Uchida M., Kimura Y., 2012. Structural features of N-glycans of seaweed glycoproteins: Predominant occurrence of high-mannose type N-glycans in marine plants. *Biosci., Biotechnol., Biochem.*, 76, 1996-1998.
- Yu R., Yin Y., Yang W., Ma W., Yang L., Chen X., Song L., 2009. Structural elucidation and biological activity of a novel polysaccharide by alkaline extraction from cultured *Cordyceps militaris*. *Carbohydr. Polym.*, 75, 166-171.

Résumé

Les polysaccharides à base de mannose sont très largement répandus dans le monde vivant. D'un organisme à un autre, la longueur du squelette de mannose, le type de liaison entre les sucres, la composition et la longueur des ramifications sont extrêmement variables et confèrent à ces polymères des propriétés fonctionnelles et biologiques différentes. Au-delà de leur rôle structural ou encore de capteur de molécules d'eau dans les plantes, ils participent en particulier à la glycosylation des protéines et sont clairement impliqués dans les phénomènes d'interaction ligand-récepteur. Certains polymères de mannose viraux ou bactériens hautement conservés sont ainsi, chez les animaux supérieurs, reconnus très rapidement par l'hôte qui se défend en initiant une réponse non spécifique, dite « réaction immunitaire innée ». Plutôt reliées par les liaisons α chez les virus, les bactéries et les levures, les unités de mannose sont reliées par des liaisons β chez les végétaux supérieurs. Les β -mannanes sont présents dans tous les produits d'origine végétale, et à des teneurs particulièrement élevées dans certaines familles (palme, guar, coprah) et certains tourteaux utilisés en alimentation animale. Leurs propriétés anti-nutritionnelles observées chez les porcs et les volailles s'expliqueraient principalement par l'apparition d'inflammation intestinale induisant des baisses de performances, des baisses d'efficacité alimentaire et une augmentation des dépenses énergétiques associées à la mise en œuvre du système immunitaire.

Abstract

Mannose-based polymers in livestock production. 1. Focus on biochemical structures in feed and biological properties

Mannose-based polysaccharides are widespread in the living world. From one organism to another, the length of the mannose backbone, the type of linkages between sugars, composition and the length of the ramifications are extremely variable and give these polymers different biological properties. Beyond their structural role or as water keeper molecules in plants, they participate in the glycosylation of proteins and are involved in ligand-receptor interaction. Some highly preserved viral or bacterial mannose polymers are thus, in higher animals, recognized very quickly by the host, which defends itself by initiating a non-specific response, known as "innate immune response". Rather connected by α -bonds in viruses, bacteria and yeasts, mannose units are connected by β -bonds in higher plants. These β -mannans are found in all plant products, in particularly high level in some families (palm kernel, guar, coprah) and derived by-products used in animal feeds. Their anti-nutritional properties observed in pigs and poultry are mainly explained by the appearance of intestinal inflammation inducing performance declines, reduced food efficiency and increased energy expenditure on maintenance related to the immune system activity.

CHATEIGNER-BOUTIN A.L., SAULNIER L., LESSIRE M., WACRENIER N., ALLEMAN F., 2020. Les polymères de mannose en production animale. 1. Focus sur les structures chimiques rencontrées dans les aliments et les propriétés biologiques. *INRAE Prod. Anim.*, 33, 283-294.

<https://doi.org/10.20870/productions-animales.2020.33.4.4633>



Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY 4.0).

<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.fr>

La citation comme l'utilisation de tout ou partie du contenu de cet article doit obligatoirement mentionner les auteurs, l'année de publication, le titre, le nom de la revue, le volume, les pages et le DOI en respectant les informations figurant ci-dessus.

