

Optimisation de la digestion des parois végétales dans le rumen : quantification des interactions digestives

B. MICHALET-DOREAU (1), C. MARTIN (1), M. DOREAU (2)

(1) INRA, Station de Recherches sur la Nutrition des Herbivores, Theix, 63122 St Genès Champanelle

(2) INRA, Laboratoire Sous-Nutrition des Ruminants, Theix, 63122 St Genès Champanelle

RÉSUMÉ – La digestion des parois végétales s'effectue à plus de 85 % dans le rumen, qui constitue donc un maillon essentiel dans l'étude des interactions digestives. Mais cette proportion varie avec la composition de la ration; aussi la digestibilité fécale est-elle un critère relativement imprécis pour apprécier les interactions digestives ruminales. Celles-ci dépendent: - de l'intensité de l'activité microbienne, et plus précisément des variations de l'activité fibrolytique des micro-organismes adhérents aux particules végétales, - de la capacité de ces bactéries à adhérer aux particules, - et enfin de la durée de l'attaque des parois par les micro-organismes, c'est à dire du temps de séjour des particules dans le rumen. L'effet dépressif du niveau et de la nature d'une supplémentation de la ration en céréales ou en lipides, ainsi que l'effet du niveau d'ingestion sur la digestion des parois végétales dans le rumen et dans l'ensemble du tube digestif ont été quantifiés. La technique des sachets a été proposée pour apprécier les interactions digestives ruminales, et les limites d'utilisation de cette technique ont été discutées.

Optimization of fiber ruminal digestion : interactions of fiber digestion with other dietary components

B. MICHALET-DOREAU, C. MARTIN, M. DOREAU

INRA, Station de Recherches sur la Nutrition des Herbivores, Theix, 63122 St Genès Champanelle

SUMMARY – More than 85 % of cell wall digestion takes place in the rumen, so that the knowledge of ruminal digestion is necessary to study digestive interactions. This proportion varies according to diet composition, and fecal digestibility is not an accurate criterion to estimate ruminal digestive interactions. These interactions depend on 1) the magnitude of microbial activity, especially of the variations in fibrolytic activities of solid-adherent microorganisms, 2) the ability of these bacteria to attach to particles and 3) the duration of attack of cell walls by micro-organisms, i.e. particle retention time in the rumen. The negative effects of the level and nature of a supplementation of the diet with cereals or lipids, and of an increase in the level of intake, on the ruminal and total cell wall digestion have been quantified. The in situ technique has been proposed to estimate ruminal digestive interactions, and the limits of this technique have been discussed.

INTRODUCTION

Les constituants pariétaux représentent de l'ordre de 30 à 40 % de la matière sèche des fourrages jeunes, et cette proportion s'accroît rapidement avec le vieillissement pour atteindre 60 à 75 % pour les stades les plus tardifs. Leur digestibilité dans l'ensemble du tube digestif du ruminant varie de 40 à 80 %. Elle dépend des caractéristiques propres des parois végétales des fourrages : le dépôt de lignines dans les parois au cours du vieillissement de la plante, la structure de ces lignines et les liaisons qu'elles établissent avec les polyosides des parois végétales sont autant de facteurs responsables de la diminution de digestibilité. Mais elles dépendent également des caractéristiques de la ration à laquelle ce fourrage est associé, qui vont conditionner l'activité des micro-organismes du rumen et la durée d'attaque des particules de fourrage par ces micro-organismes. Aussi la digestibilité des parois végétales des fourrages est-elle souvent inférieure à leur digestibilité potentielle. Ce phénomène constitue ce qu'il est convenu d'appeler interaction digestive.

Cette synthèse a pour objet de préciser l'amplitude de ces interactions digestives et leurs facteurs de variation, de définir les mécanismes mis en jeu, et de proposer des méthodes pour les apprécier.

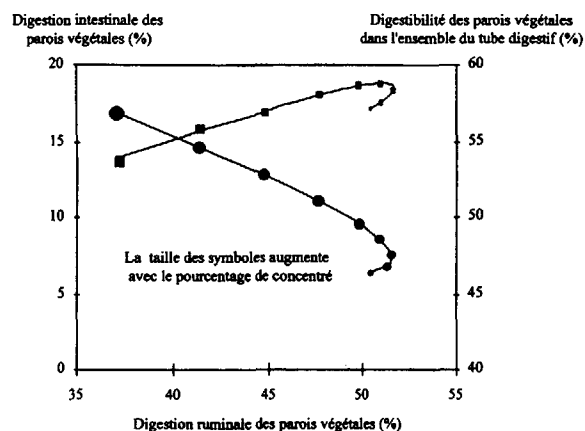
1. MODES D'EXPRESSION

Dans le système énergétique actuellement utilisé en France, les interactions digestives sont appréciées globalement par les différences entre les apports énergétiques théoriques (en UFL) des rations et les besoins des animaux évalués à travers leurs performances. Une démarche analogue est proposée dans les autres systèmes d'alimentation européens. La correction introduite pour tenir compte des interactions digestives dans le système VEM (utilisé aux Pays Bas et en Belgique) et dans le système de l'ARC (Royaume-Uni) est également ajoutée aux besoins énergétiques des animaux (Vermorel et Coulon, 1992). Or la valeur énergétique des rations est calculée à partir de la mesure de leur digestibilité dans l'ensemble du tube digestif. Aussi le mode de calcul des interactions digestives traduit-il les différences entre la digestibilité mesurée sur l'animal et celle calculée additivement en faisant la somme pondérée des digestibilités des différents aliments constitutifs de la ration. La détermination du bilan nutritionnel global au niveau de l'animal a longtemps constitué la méthode de base des études de nutrition, et les interactions digestives étaient appréciées à travers la digestibilité fécale (Frederiksen, 1973 ; Demarquilly, 1975 ; Berge et Dulphy, 1991).

Mais la digestion ruminale constitue un maillon essentiel dans l'étude des interactions digestives tant sur le plan quantitatif - plus de 85 % des parois végétales sont digérées dans le rumen - que sur le plan cognitif, le rumen étant le site des mécanismes qui vont affecter la digestion des parois végétales. Si la digestion des parois végétales dans le gros intestin reste limitée, 10 points de digestibilité en moyenne, elle peut néanmoins varier dans des proportions importantes, de 8 à 40 % pour les hémicelluloses et de 3 à 30 % pour la cellulose (Tisserand et Demarquilly, 1995). Une diminution de la digestion des parois végétales dans le rumen suite à une supplémentation de la ration en concentré se traduit par une augmentation de la quantité de ces constituants arrivant dans le gros intestin, et donc de la part de la digestion dans ce com-

partiment (Figure 1, Archimède et al, 1997b ; Firkins, 1997). Aussi la digestibilité fécale des constituants pariétaux des fourrages est-elle un critère imprécis pour apprécier les interactions digestives ruminales.

Figure 1
Evolution de la digestion intestinale et totale des parois végétales en fonction de la digestion ruminale (calculée d'après des modèles d'Archimède et al, 1997b)



A la différence de la digestibilité dans l'ensemble du tube digestif, la digestion ruminale des parois végétales ne peut être mesurée directement. Elle doit être estimée à partir de l'analyse des contenus digestifs postérieurs au rumen : feuillet, caillette ou intestin grêle, en utilisant la technique de dilution d'un marqueur indigestible, soit un marqueur interne comme la lignine, soit un marqueur externe administré en perfusion à l'animal à une vitesse constante. Le principe de cette technique repose sur le fait que l'échantillon de digesta prélevé en un point du tube digestif est représentatif du flux passant en ce point au cours d'un nyctémère. Mais le plus souvent cet objectif n'est pas atteint, la concentration du marqueur n'arrive jamais à un réel état stable du fait des conditions d'alimentation (2 repas par jour) et un échantillonnage correct au niveau de la canule est rendu difficile par suite de l'hétérogénéité des digesta. La comparaison des flux digestifs, et donc de la digestion ruminale des constituants alimentaires, obtenus à partir de différents marqueurs et de différentes techniques de calculs a fait l'objet de nombreuses publications comme celles d'Huhtanen et al (1994) et d'Archimède et al (1997a) pour ne citer que les plus récentes. Les résultats de digestibilité ruminale dépendent largement de la méthodologie utilisée pour mesurer les flux digestifs (Owens et Hanson, 1992). Aussi dans l'étude quantitative de la réponse de la digestibilité ruminale à différents facteurs de variation, présentée dans le paragraphe 3, les variations de la digestion des parois végétales ont été rapportées aux variations du facteur considéré pour chaque essai de digestion. De cette manière les variations induites par les modalités des conditions d'expérimentation et la méthodologie utilisée ont pu être minimisées.

2. MÉCANISMES AFFECTANT LA DIGESTION RUMINALE

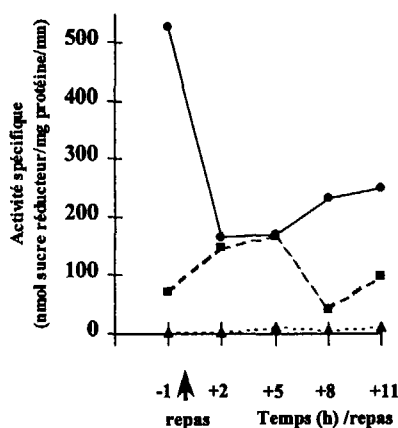
La digestion ruminale des parois végétales dépend de leurs caractéristiques intrinsèques, mais aussi de l'action des micro-organismes du rumen sur ces parois, qui est elle-même la résultante de l'intensité de l'activité microbienne ruminale

et de la durée de contact entre micro-organismes et particules alimentaires. Seul ce deuxième aspect est discuté ici, l'influence de la composition biochimique des parois végétales, leur organisation au niveau des organes végétaux, dans les tissus de la plante, le rôle des lignines pour diminuer l'accessibilité des structures à l'attaque des enzymes microbiennes..., sont autant de sujets qui sont abordés, au cours de cette session, dans d'autres synthèses.

2.1. INTENSITÉ DE L'ACTIVITÉ MICROBIENNE RUMINALE

Le rumen est un écosystème anaérobie strict où les constituants pariétaux alimentaires sont dégradés et fermentés par une microflore et une microfaune abondantes et diversifiées. L'activité fibrolytique des micro-organismes du contenu ruminal varie selon la population microbienne considérée. Les populations microbiennes ruminales occupent trois niches écologiques distinctes : dans la première, les micro-organismes, bactéries et protozoaires, sont libres dans la phase liquide ; dans la seconde, ils adhèrent à la muqueuse ruminale et dans la troisième, ils sont fixés aux particules alimentaires. Les micro-organismes associés aux particules végétales représentent 75 % environ de la biomasse ruminale totale, et constituent la population microbienne la plus active dans la dégradation des parois végétales (Figure 2, Martin et al, 1993). En revanche les bactéries libres jouent probablement un rôle mineur compte tenu de leur faible activité enzymatique. Bien que l'activité fibrolytique des protozoaires soit plus faible que celle des bactéries adhérentes, ils participent néanmoins activement à la digestion des parois végétales. Leur action est complémentaire de celle de la population microbienne adhérente aux particules ; ils interviennent dans les premières heures qui suivent la distribution des repas, alors que la population adhérente est plus active au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'heure de distribution du repas.

Figure 2
Variations de l'activité xylanase des micro-organismes de la phase liquide (▲ bactéries, ■ protozoaires) et de la phase solide (●) du contenu ruminal



Comment répondent ces différentes populations microbiennes à une modification de la composition de la ration ? Une supplémentation de la ration en céréales entraîne une augmentation de la concentration ruminale en bactéries, mais la distribution des différentes espèces bactériennes au sein de cette population est modifiée au détriment des espèces les plus sensibles aux pH acides, c'est à dire les bactéries cellu-

lolytiques (Dehority et Orpin, 1988). Une supplémentation en lipides entraîne également une réduction de la population cellulolytique, bien que le pH ne varie pas (Maczulak et al, 1981). Aussi l'activité fibrolytique des micro-organismes adhérents aux particules diminue sensiblement avec des rations enrichies en céréales (Martin et Michalet-Doreau, 1995) ou en lipides (Tesfa, 1992). Quant aux protozoaires, leur concentration augmente fortement avec la supplémentation en concentré de la ration. Cette augmentation touche plus particulièrement le groupe des entodiniomorphes qui représentent de 90 à 98 % de la population totale des protozoaires du rumen avec des régimes riches en concentré, contre 40 à 90 % avec des régimes riches en fourrage (Dehority et Orpin, 1988). Parallèlement l'activité fibrolytique des protozoaires augmente avec l'apport de concentré dans la ration (Martin et al, 1997). La population microbienne adhérente aux particules reste néanmoins largement dominante dans l'écosystème microbien quelle que soit la composition de la ration, et les enzymes impliquées dans la dégradation des parois végétales proviennent principalement de cette population comme on l'a vu précédemment. Par ailleurs, l'apport de lipides tend à réduire la population de protozoaires, spécialement avec des acides gras polyinsaturés (Doreau et Ferlay, 1995). Aussi l'apport de céréales ou de lipides dans la ration se traduit-il globalement par une diminution de l'activité fibrolytique du contenu ruminal. Une relation étroite a été trouvée entre les diminutions de l'activité fibrolytique de la population microbienne adhérente aux particules, la diminution de la vitesse de dégradation des parois végétales d'une part, et l'augmentation du pourcentage de concentré d'autre part. Il existe un seuil d'activité microbienne au dessus duquel la diminution d'activité enzymatique n'entraîne pas de réduction de vitesse de dégradation des glucides pariétaux, laquelle dépend alors uniquement des caractéristiques de l'aliment. Par contre lorsque l'apport d'amidon dans la ration est important, l'activité enzymatique des micro-organismes adhérents aux particules diminue en dessous de ce seuil, et la vitesse de dégradation des glucides pariétaux diminue (Nozière et al, 1996).

La capacité d'adhésion des micro-organismes aux particules leur permet d'augmenter leur temps de rétention dans le rumen et de rendre leur action plus efficace en concentrant les enzymes hydrolytiques sur leur tissu cible. L'adhésion est donc la première étape dans le processus de la cellulolyse. Les bactéries adhèrent préférentiellement aux tissus végétaux endommagés mécaniquement par la mastication ou par traitement mécanique (McAllister et al, 1994). Elles utilisent deux stratégies d'attaque différentes : pour certaines bactéries, l'adhésion met en jeu des liaisons chimiques entre le glycocalyx (capsule glycoprotéique qui entoure la bactérie) et les constituants celluloseux ; d'autres bactéries adhèrent intimement aux substrats et épousent la surface de la particule au cours de la digestion (Fonty et al, 1995). Dans le cas d'un apport de lipides, les possibilités d'adhésion des bactéries aux particules alimentaires seraient réduites par suite d'un déficit induit en calcium, impliqué dans les liaisons chimiques (Doreau et Chilliard, 1997b).

2.2. DURÉE DE L'ATTAQUE MICROBIENNE

Outre l'intensité de l'activité microbienne, l'action des micro-organismes du rumen sur la dégradation des parois

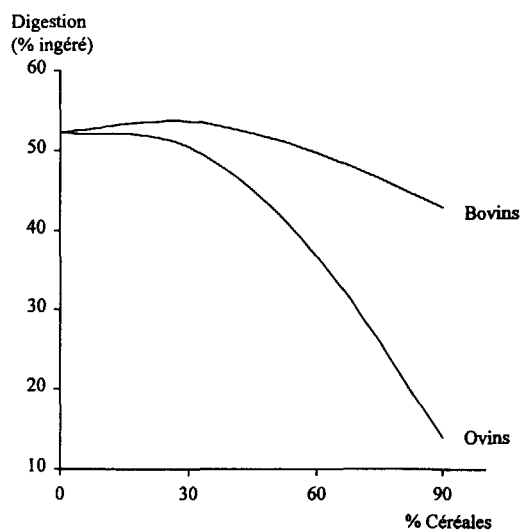
végétales dépend également de la durée de cette attaque, et donc du temps de séjour des particules alimentaires dans ce compartiment. L'évacuation des particules alimentaires hors du rumen s'effectue lors de l'ouverture de l'orifice réticulo-omasal. Le flux de matière sèche particulaire à l'orifice réticulo-omasal dépend peu de sa fréquence d'ouverture, mais plutôt de la quantité de matière sèche évacuée par contraction. Pour qu'une particule puisse quitter le rumen au cours d'une contraction, elle doit avoir une taille suffisamment petite et une densité suffisamment élevée pour sortir de l'amas fibreux dans lequel elle est séquestrée, et tomber dans la partie inférieure du rumen d'où elle pourra plus facilement atteindre l'orifice réticulo-omasal. La vitesse de sortie d'une particule va donc dépendre de ses caractéristiques physiques, taille et densité, mais aussi de l'importance du brassage ruminal qui a pour effet de redistribuer en permanence les particules alimentaires dans l'ensemble du contenu ruminal (Rémond et al, 1995). Lors d'une supplémentation de la ration en céréales, les particules du contenu ruminal sont soumises à l'action simultanée de deux mécanismes opposés : – une accélération du transit due à la part grandissante des particules de concentré, plus petites et plus denses que les particules de fourrage, et qui se caractérisent donc par un turn-over élevé ; – un ralentissement du transit des particules de fourrages (Owens et Goetsch, 1986). Aussi le turn-over de l'ensemble de la phase particulaire est-il peu modifié (Rode et Satter, 1988 ; Cecava et al, 1990). De même, la supplémentation en lipides ne modifie pas le transit des particules (Doreau et Ferlay, 1995). Par contre une augmentation des quantités ingérées par l'animal entraîne une diminution du temps de séjour des particules dans le rumen (Owens et Goetsch, 1986). Celle-ci n'est pas due à une modification de la taille des particules sortant du rumen, qui est très limitée : lorsque les quantités ingérées augmentent, l'efficacité de la mastication est en effet peu réduite (Doreau et Rémond, 1982, Okine et Mathison, 1991). La diminution du temps de séjour pourrait s'expliquer par une augmentation de la quantité de matière sèche transitant à chaque contraction de l'orifice réticulo-omasal (Ulyatt et al, 1986), peut-être en raison de l'accroissement de la teneur en matière sèche du contenu ruminal (Rémond et al, 1995), ou d'une modification de la structure physique du contenu au voisinage de l'orifice réticulo-omasal.

3. FACTEURS DE VARIATION DE LA DIGESTION DES PAROIS VÉGÉTALES DANS LE RUMEN ET DANS L'ENSEMBLE DU TUBE DIGESTIF

Pour quantifier l'amplitude des interactions digestives en fonction des différents facteurs de variation considérés, nous avons regroupé les données bibliographiques concernant l'influence d'une supplémentation énergétique (en céréales ou en lipides) et du niveau d'alimentation sur la digestion des parois végétales dans le rumen et dans l'ensemble du tube digestif. Pour chacun de ces groupes de données, seuls les essais où les animaux étaient soumis à une variation du facteur étudié, pourcentage de concentré énergétique ou niveau d'ingestion, étaient retenus. Ainsi nous avons pu analyser les interactions digestives en introduisant dans le modèle une variable correspondant au niveau de référence : supplémentation en concentré faible ou nulle, niveau d'ingestion voisin de l'entretien, ce qui nous a permis d'éliminer les variations

de digestion induites par les conditions d'expérimentation et la méthodologie utilisée.

Figure 3
Influence d'une supplémentation en céréales sur la digestion des parois végétales dans le rumen



Références : McRae et Armstrong, 1969 ; Goetsch et Owens, 1984 ; Rode et al, 1985 ; Merchen et al, 1986 ; Wedekind et al, 1986 ; Cordes et al, 1988 ; Cordes et al, 1988 ; Jones et al, 1988 ; Ortigues et al, 1988 ; Krysl et al, 1989 ; Siciliano-Jones et Murphy, 1989 ; Cecava et al, 1990 ; Hannah et al, 1990 ; Yang, 1991 ; Archimède, 1992 ; Sultan et Loerch, 1992 ; Patil et al, 1995 ; Martin et Michalet-Doreau, 1996 (les références bibliographiques sont disponibles auprès des auteurs).

3.1. INFLUENCE DU NIVEAU ET DE LA NATURE D'UNE SUPPLÉMENTATION EN CÉRÉALES

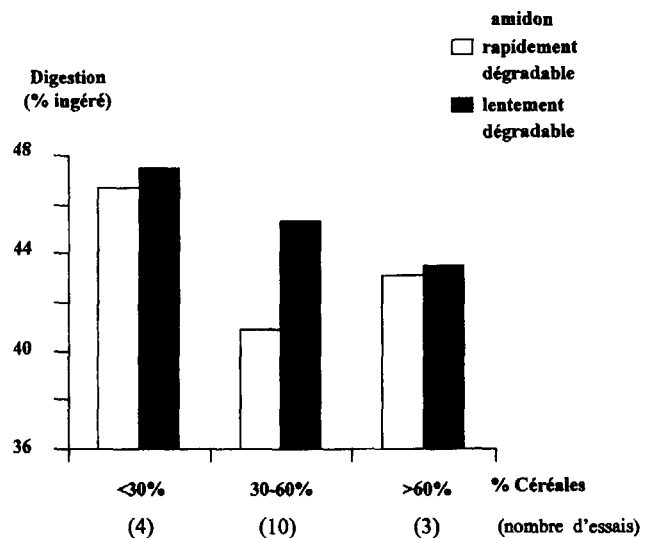
Nous avons recensé 17 essais correspondant à 37 comparaisons, dans lesquelles le taux d'incorporation des céréales dans la ration était compris entre 0 et 80 %, les essais étaient également répartis entre ovins (7) et bovins (10). Une supplémentation en céréales des rations à base de fourrages se traduit en moyenne par une diminution de la digestion des parois végétales dans le rumen. Cette diminution n'est pas linéaire, elle est d'autant plus importante que le pourcentage de céréales dans la ration augmente. La digestion ruminale des parois végétales n'est pas modifiée entre 0 et 30 % de céréales dans la ration (- 0,3 point), mais diminue largement entre 30 et 60 % (- 8,7 points). Les données actuelles de la bibliographie suggèrent qu'à niveau d'alimentation équivalent, la diminution de la digestion des constituants pariétaux dans le rumen en réponse à une supplémentation en céréales serait plus à attribuer à une diminution de l'activité fibrolytique des micro-organismes adhérents qu'à une diminution du temps de séjour des particules de fourrage (Martin et Michalet-Doreau, 1996). Cet effet dépressif des céréales sur la digestion ruminale des parois végétales est plus important chez les ovins que les bovins (Figure 3). Entre 30 et 60 % de céréales, la diminution de digestion des parois dans le rumen est de 13,7 points chez les ovins contre 4,0 points chez les bovins. Mais il n'est pas certain qu'il y ait une différence entre ovins et bovins à même niveau alimentaire, du fait que les stades physiologiques sont généralement différents entre espèces, entretien pour les ovins et production pour les bovins (vaches laitières, taurillons). De par leur niveau d'alimentation élevé, le transit des particules de fourrages dans le

rumen pour les animaux à haut potentiel de production est rapide. De ce fait, la durée d'attaque des particules de fourrages par les micro-organismes du rumen est limitée. Aussi, une diminution de l'activité microbienne en réponse à une supplémentation en céréales aurait-elle moins d'impact quand le transit des particules est élevé comme c'est le cas pour les bovins (Shaver et al, 1986). L'importance de ces différents facteurs (niveau de concentré, espèce animale) dans les phénomènes d'interactions digestives est plus réduite dans l'ensemble du tube digestif. La participation du gros intestin à la digestion des parois (12 % en moyenne) augmente avec la proportion de céréales dans la ration (Archimède et al, 1997b), et est plus élevée chez les petits que chez les gros ruminants (Südekum et Hasselmann, 1989). Ce dernier point peut s'expliquer par un transit des particules alimentaires dans la partie distale du tube digestif beaucoup plus lent chez les ovins que chez les bovins (Tamminga, 1993).

Outre le pourcentage de céréales dans la ration et l'espèce animale, l'importance de la diminution de la digestion ruminale des parois végétales dépend également de la nature de la céréale et de son traitement technologique, c'est à dire de la vitesse de dégradation de l'amidon dans le rumen. La quantité d'amidon qui échappe à la digestion microbienne ruminale varie avec la nature de la céréale, - elle est plus faible pour le blé et l'orge que pour le maïs et le sorgho, - et son traitement technologique, - elle est plus faible après un traitement hydrothermique de la céréale (Journet et al, 1995). Nous avons recensé 17 essais correspondant à 23 comparaisons dans lesquelles les ruminants recevaient une céréale dont l'amidon était plus ou moins dégradé, toutes les conditions expérimentales étant par ailleurs identiques. La diminution de la digestion des parois végétales dans le rumen est plus importante lorsque la ration de base est complétée avec une céréale dont l'amidon est rapidement dégradé dans le rumen qu'avec une céréale dont l'amidon est lentement dégradé, et cela quelle que soit l'origine des différences de vitesse de dégradation de l'amidon, nature ou traitement technologique de la céréale. Ainsi la digestion ruminale des parois végétales est en moyenne plus faible avec des rations complétées avec du blé ou de l'orge, qu'avec des rations complétées avec du maïs ou du sorgho, soit en moyenne 3,5 points d'écart (Figure 4). La différence entre céréales est faible à moins de 30 % de concentré dans la ration, elle est maximale (5,4 points) quand le pourcentage de céréales varie entre 30 et 60 %. Pour des pourcentages de céréales plus élevés (> 60 %), cette différence s'atténue (0,9 points), la proportion de fourrages devenant probablement trop faible pour mettre en évidence des interactions digestives négatives. Il est également possible d'optimiser la digestion ruminale des parois végétales en sélectionnant des variétés de céréales plus résistantes à l'attaque microbienne. Des variations importantes de vitesse de dégradation ruminale de l'amidon entre hybrides ont été observées tant sur orge (Khorasani, communication personnelle) que sur maïs (Philippeau et Michalet-Doreau, 1997), ce qui peut constituer une nouvelle voie pour limiter les perturbations de l'activité microbienne.

Figure 4

Influence de la nature et du traitement technologique de la céréale sur la digestion des parois végétales dans le rumen (les valeurs de digestion en fonction du niveau de concentré ne peuvent être comparées, les moyennes étant réalisées sur des essais différents)



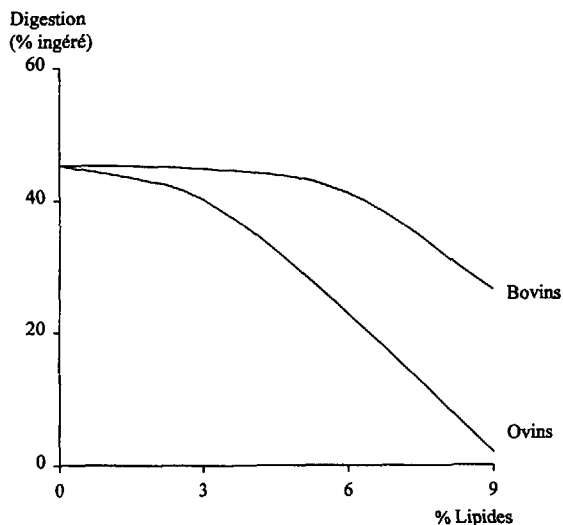
Références : Cole et al, 1976 ; Sutton et al, 1980 ; DePeters et Taylor, 1984 ; Axe et al, 1987 ; Zinn, 1987 ; Rode et Satter, 1988, McCarthy et al, 1989 ; Herrera-Saldana et al, 1990 ; Archimède, 1992 ; Kung et al, 1992 ; Poore et al, 1993 ; Feng et al, 1995 ; Oliveira et al, 1995 ; Overton et al, 1995 ; Patil et al, 1995 ; Zinn et al, 1995 ; Miron et al, 1996 (les références bibliographiques sont disponibles auprès des auteurs).

3.2. INFLUENCE DU NIVEAU ET DE LA NATURE D'UNE SUPPLÉMENTATION LIPIDIQUE

Nous avons récapitulé 25 essais correspondant à 55 comparaisons, dans lesquelles le taux d'incorporation des lipides dans la ration était compris entre 0 et 8 %. Les essais portaient sur ovins (8 %) et bovins (17 %). La supplémentation lipidique des rations s'est traduit en moyenne pour l'ensemble des essais par une diminution de la digestibilité ruminale des parois végétales de 5,1 points. Comme pour les concentrés riches en amidon, l'évolution de la digestibilité des parois végétales dans le rumen en fonction du niveau d'incorporation de lipides dans la ration est curvilinéaire, et est beaucoup plus marquée chez les ovins que chez les bovins (Figure 5). Ainsi, entre 0 et 3 % de lipides introduits dans la ration, la digestion ruminale des parois végétales diminue de 5,1 points pour les ovins contre seulement de 0,6 point pour les bovins. Cette différence de réponse entre ovins et bovins à l'effet d'une supplémentation lipidique est encore plus marquée à des taux d'incorporation élevés. Ainsi entre 3 et 6 % de lipides, la diminution de digestion ruminale des parois végétales est selon le modèle respectivement de 17,3 points et 3,6 points respectivement pour ces deux mêmes espèces animales. La différence de réponse entre ovins et bovins pourrait s'expliquer comme précédemment par une différence de vitesse de transit entre les deux espèces animales, l'effet des lipides étant d'autant moins marqué que le temps de séjour des particules de fourrage dans le rumen est faible. Or les essais étaient réalisés sur animaux à l'entretien pour les ovins et sur animaux en production pour les bovins. Le transit rapide des particules alimentaires dans le rumen des bovins, avec pour conséquence une exposition moins longue

des particules alimentaires à l'attaque microbienne, limiterait donc l'impact de la diminution d'activité fibrolytique occasionnée par la supplémentation lipidique.

Figure 5
Influence d'une supplémentation en lipides sur la digestion des parois végétales dans le rumen



Références : Sutton et al, 1975 ; Ikwuegbu et Sutton, 1982 ; Sutton et al, 1983 ; Jenkins et Palmquist, 1984 ; Murphy et al, 1987 ; Pallister et Smithard, 1987 ; White et al, 1987 ; Zinn, 1988 ; Keele et al, 1989 ; Zinn, 1989 ; Landis et al, 1990 ; Klusmeyer et al, 1991 ; Krysl et al, 1991 ; Ohajuruka et al, 1991 ; Ohajuruka et al, 1991 ; Bunting et al, 1992 ; Fotouhi et Jenkins, 1992 ; Weisbjerg et al, 1992 ; Zinn, 1992 ; Palmquist et al, 1993 ; Tesfa, 1993 ; Broudiscou et al, 1994 ; Pantoja et al, 1994 ; Zinn et Plascencia, 1994 ; Hussein et al, 1995 ; Christensen et al, 1996 (les références bibliographiques sont disponibles auprès des auteurs).

Dans l'ensemble du tube digestif, la digestibilité des rations supplémentées en lipides est en moyenne de 12 points supérieure à celle mesurée au niveau ruminal ce qui sous-entend une contribution non négligeable (23 %) du gros intestin à la digestion des parois végétales. La diminution de la digestion des parois dans l'ensemble du tube digestif est d'autant plus importante que la proportion de lipides dans la ration est élevée ; elle est plus marquée pour les ovins que pour les bovins bien que la différence inter-espèce soit atténuée comparée au rumen. La digestion des parois végétales dans l'ensemble du tube digestif diminue respectivement de 9,4 points et 2,6 points chez les ovins et les bovins pour une supplémentation lipidique variant entre 3 et 6 %, soit une différence inter-espèces (6,8 points) deux fois plus faible que celle observée au niveau ruminal (13,7 points). La participation plus importante du gros intestin à la digestion des parois végétales chez les ovins que chez les bovins serait là encore à rapprocher d'un transit plus long des particules alimentaires dans ce compartiment du tractus digestif.

L'effet négatif des lipides sur la digestibilité des parois est plus faible pour les matières premières riches en acides gras saturés et monoinsaturés (huile de palme, saindoux, suif ...) que pour les lipides riches en acides gras polyinsaturés, comme la plupart des graines et huiles végétales (colza, soja, tournesol ..., Jenkins, 1993). Toutefois, pour des raisons encore mal expliquées, l'huile de lin riche en acide linoléique peut entraîner une perturbation importante de la digestion, essentiellement liée à la raréfaction des protozoaires

(Broudiscou et al, 1994), alors que l'huile de poisson, riche en acides gras à très longue chaîne (20 à 22 atomes de carbone) aurait tendance à améliorer la digestion des parois végétales (Doreau et Chilliard, 1997a).

Comme pour les céréales, il est également possible d'optimiser la digestion ruminale des parois végétales en protégeant les matières grasses de l'action des microbes, en les apportant par exemple sous forme de savons de calcium qui est une technique efficace et actuellement la plus répandue dans le monde, ou sous forme cristallisée à la suite d'un processus de micronisation à froid (Doreau et Chilliard, 1997b).

En pratique, même avec des matières grasses non protégées, les conséquences de leur incorporation sur la digestion ruminale sont limitées dans la mesure où une supplémentation élevée (plus de 4 à 5 %) est rare, car elle tend à réduire le taux protéique du lait et à accroître la proportion de lipides dans les carcasses (Doreau et Chilliard, 1997b).

3.3. INFLUENCE DU NIVEAU D'INGESTION

Nous avons récapitulé 12 essais (3 sur ovins et 9 sur bovins) correspondant à 24 comparaisons, dans lesquelles le niveau d'ingestion variait entre 11 et 37 g/kg de poids vif. L'accroissement du niveau d'ingestion entraîne une réduction linéaire de la digestibilité ruminale et de la digestibilité totale des parois végétales. Les quantités ingérées ont été exprimées par g/kg de PV, de manière à tenir compte du format de l'animal. Dans ces conditions, la réduction de la digestibilité ne dépend pas de l'espèce animale (ovins ou bovins), mais elle est plus marquée pour des rations riches en concentré que pour des rations à base de fourrage (Figure 6). Pour les rations constituées exclusivement de fourrage seul ou pour les rations mixtes comprenant de 15 à 60 % de concentré, la réduction de digestibilité des parois est de la même amplitude. Pour une augmentation du niveau d'ingestion de 10 g/kg de poids vif, la digestibilité ruminale chute de 3,5 points pour des rations à moins de 60 % de concentré, mais de 16 points pour des rations à plus de 60 % de concentré. Pour la digestibilité dans l'ensemble du tube digestif, ces valeurs sont respectivement de 4,7 et 5,4 points, ce qui montre une compensation au niveau du gros intestin pour les rations riches en concentré. L'effet synergique de l'accroissement du niveau d'ingestion et du pourcentage de concentré sur la limitation de la dégradation des parois est un phénomène bien connu qui implique que dans le cas d'animaux forts producteurs, et donc alimentés en quantités élevées, il est difficile d'augmenter la valeur énergétique des rations.

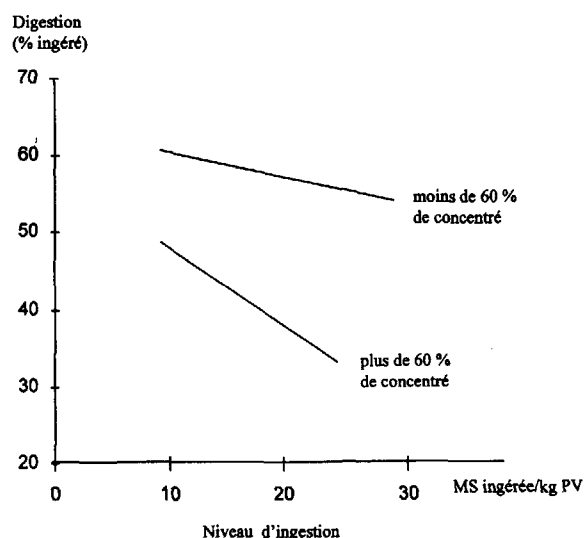
Bien qu'une relation négative linéaire ait été observée avec notre banque de données entre digestibilité des parois et niveau d'ingestion, des résultats portant uniquement sur la digestibilité dans l'ensemble du tube digestif ont montré que pour des animaux alimentés en dessous du niveau d'entretien, une réduction du niveau alimentaire ne modifie pas la digestibilité, voire la réduit (Grimaud et Doreau, 1995). Il est probable qu'en dessous d'un certain niveau d'ingestion l'augmentation du temps de transit n'entraîne pas d'amélioration de la digestibilité qui a atteint son potentiel maximum.

Ces résultats ont été obtenus dans le cas où une variation du niveau d'ingestion est imposée aux animaux. Lorsque les animaux sont alimentés à volonté, l'influence du niveau

d'ingestion volontaire sur la digestibilité est plus faible que celui observé précédemment en quantités limitées (Doreau et al, 1988). Il est possible que les animaux ayant la plus forte capacité de digestion aient la possibilité d'ingérer plus, du fait d'une vidange plus rapide du rumen, ce qui a pour effet de réduire les variations inter-individuelles de digestibilité.

Ces relations entre niveau d'ingestion et digestibilité ont des implications notables sur la nutrition des ruminants. Dans le cas d'animaux fortement sous-alimentés, sous réserve de confirmation, il n'existe pas d'adaptation des phénomènes digestifs à une pénurie alimentaire. Au contraire, à la faible quantité ingérée peut se superposer une réduction de digestibilité. Dans le cas d'animaux forts producteurs, pour lesquels on tente parfois d'accroître le niveau d'énergie ingérée en distribuant une ration plus riche en concentré, et donc plus ingestible, la conjonction de l'accroissement du niveau d'ingestion et du pourcentage de concentré ne se traduit pas en pratique par une amélioration de la digestibilité de la ration (Doreau et Rémond, 1983).

Figure 6
Influence du niveau d'ingestion sur la digestion des parois végétales dans le rumen



Références : Beever et al, 1972 ; Zinn et Owens, 1983 ; Robinson et al, 1985 ; Madsen, 1986 ; Firkins et al, 1986 ; Merchen et al, 1986 ; Punia et al, 1988 ; Glenn et al, 1989 ; Bourquin et al, 1990 ; Okine et Mathison, 1991 ; Holden et al, 1994 ; Zinn et al, 1995 ; Miron et al, 1996 (les références bibliographiques sont disponibles auprès des auteurs).

4. PRÉVISION DES INTERACTIONS DIGESTIVES RUMINALES

Il n'existe pas à proprement parler de méthode de prédiction des interactions digestives ruminales, mais on dispose de certaines techniques pour apprécier les modifications de la capacité de la flore microbienne à dégrader les parois végétales dans le rumen. Des modèles basés sur l'utilisation de la technique des sachets ont été développés pour donner une description dynamique de la digestion des parois végétales dans le rumen, et pour prendre en compte séparément l'effet des facteurs intrinsèques - espèce végétale, stade de maturité (Demarquilly et Chenost, 1969)-, et extrinsèques - niveau de complémentation en céréales ou en lipides (Firkins, 1997)-, sur leur digestion ruminale. Dans ces modèles, on distingue

classiquement trois fractions, une fraction complètement indégradable, et une ou plusieurs fractions potentiellement dégradables, chacune d'elles ayant une vitesse de dégradation propre qui diminue au fur et à mesure que les substrats s'épuisent en constituants potentiellement utilisables par les micro-organismes du rumen. Le phénomène réel est quelquefois rendu plus complexe du fait de la présence d'un temps de latence avant la mise en place du processus de dégradation par les micro-organismes du rumen (Mertens, 1993). L'apport de concentré dans la ration entraîne une diminution de la vitesse de dégradation in situ du fourrage, et une diminution de l'activité des principales enzymes impliquées dans la dégradation ruminale des hémicelluloses et de la cellulose (Nozière et al, 1996). La vitesse de dégradation in situ des constituants pariétaux peut donc traduire les variations de l'activité fibrolytique de l'écosystème ruminal. L'importance de la digestion des constituants pariétaux dans le rumen dépend de la taille de la fraction indigestible d'une part, et de la compétition entre vitesse de dégradation microbienne et vitesse de transit dans le rumen. Les variations de vitesse de transit des particules sont relativement bien connues, et il est possible de fixer le taux de sortie des particules du rumen pour une espèce animale et un niveau d'alimentation donnés (Owens et Goetsch, 1986). L'intégration des deux processus, dégradation microbienne et transit des particules, au sein d'un seul et même critère, la dégradabilité théorique, permet d'apprécier les variations de digestion ruminale des parois végétales.

Mais, dans les sachets, les aliments sont préalablement broyés, ce qui implique qu'il n'est possible de prendre en compte ni les variations éventuelles du conditionnement du fourrage, ni l'action de la mastication sur la dégradation microbienne. Or cette dernière favorise l'accessibilité des glucides pariétaux aux enzymes microbiennes (Pond et al, 1987), en facilitant l'hydratation des cellules (Wattiaux et al, 1992) et la pénétration des micro-organismes à l'intérieur des cellules végétales par capillarité (Weimer, 1993). On perçoit les limites de la technique des sachets qui ne permet de prendre en compte ni l'interaction entre les activités fibrolytiques des microbes et les caractéristiques physiques du fourrage, évolution de la taille et de la densité des particules, ni leur surface d'attaque par les micro-organismes (Chesson et al, 1995). Ces aspects ont partiellement été pris en compte dans la définition d'un indice de fibrosité, basé sur le temps passé à mastiquer une quantité donnée d'un aliment ou de la ration ; mais cet indice caractérise globalement la ration, et non l'aptitude de la flore microbienne à dégrader les parois végétales, même s'il existe des relations étroites entre cet indice et les phénomènes digestifs ruminants (Sauvant et al, 1990).

Pour maintenir une activité microbienne optimale dans le rumen, il est nécessaire de fournir à l'animal non seulement une quantité suffisante de parois végétales, mais également de les fournir sous une forme « réellement efficace » de manière à ce que la mastication soit normale. Deux types d'approche sont envisageables, soit directement la recherche in vivo de paramètres traduisant le travail masticatoire de l'animal comme c'est le cas pour l'indice de fibrosité, soit la mise au point de critères plus analytiques où cette notion de « parois efficaces » est définie comme le produit de la teneur

en parois de l'aliment ou de la ration, et d'un facteur d'efficacité fixé en fonction de la mastication.

L'indice de fibrosité a été défini comme la durée de mastication par Kg de matière sèche ingérée. Il a été possible de mettre en relation cet indice avec tout un ensemble de caractéristiques physiologiques : - la durée totale de mastication, qui est un paramètre déterminant de l'importance du travail de réduction de la taille des particules ; - leur comminution qui conditionne leur passage dans la partie distale du tube digestif ; - la fréquence des contractions ruminales qui assure le brassage du contenu ; - la vitesse de passage des particules dans le rumen ; - et la sécrétion salivaire qui dépend largement de la durée de mastication, la sécrétion salivaire s'intensifiant pendant les périodes d'ingestion et de rumination. Or la sécrétion salivaire joue un rôle important dans la fourniture de substances tampons qui tendent à stabiliser le pH, le recyclage de l'urée et la vitesse de renouvellement de la phase liquide du contenu ruminal (Sauvant et al, 1990).

La teneur en parois végétales et l'efficacité de ces parois végétales à assurer une activité masticatoire normale constituent les 2 composantes essentielles de la fibrosité de la ration. Mais si le premier critère est facile à mesurer, il n'en est pas de même du deuxième pour lequel on manque à la fois de méthode de mesure et de données expérimentales. D'après Mertens (1997), ce concept d'efficacité repose sur l'hypothèse que seuls les constituants pariétaux des particules dont la taille est assez importante pour induire la mastication, doivent être prises en compte. Il est donc nécessaire de connaître la taille des particules qui sont retenues dans le rumen et qui stimulent la mastication, ou son inverse la taille des celles qui quittent le rumen et n'interviennent donc pas dans la mastication. L'étude du profil particulière des fécès a permis de

fixer la limite (1,2 mm) en dessous de laquelle les particules n'auraient pas d'action sur l'activité masticatoire (Mertens, 1997). La teneur en « parois efficaces » peut alors être obtenue en multipliant la teneur en parois de la ration par la proportion de particules retenues sur une grille de 1,2 mm. Mais cette méthode d'évaluation repose sur de nombreuses hypothèses : - la concentration en parois végétales est uniformément répartie dans toutes les classes particulières ; - l'activité masticatoire est la même quelque soit la taille des particules au dessus du seuil de 1,2 mm ; - la résistance des parois végétales à la mastication, ou son corollaire leur fragilité, est indépendante de la nature de ces parois. Or il est vraisemblable que ces hypothèses ne sont que partiellement justifiées, et la mesure de l'efficacité des parois végétales à induire la mastication devrait prendre en compte d'autres facteurs que la taille des particules. Ce critère basé sur la détermination de la « teneur en parois efficaces » d'une ration constitue néanmoins une approche analytique pertinente mettant en jeu uniquement des mesures de laboratoire.

CONCLUSION

Les différents facteurs limitant l'action des micro-organismes dans le rumen ont été analysés, et les sources de variations précisées. Toutefois, il reste difficile de proposer à l'heure actuelle une méthode analytique de prévision des interactions digestives susceptible d'être incluse dans un système d'alimentation. Dans cette optique, les recherches portant sur un modèle intégrant les différentes composantes de la digestion ruminale devraient être poursuivies. Mais le faible nombre de données de digestion ruminale obtenues *in vivo* rend délicate la validation d'un tel modèle.

RÉFÉRENCES

- ARCHIMEDE H., PONCET C., SAUVANT D., DORLEANS M., HERVIEU J., 1997a. *Anim. Feed Sci. Technol.*, (accepté pour publication)
- ARCHIMEDE H., SAUVANT D., SCHMIDELY P., 1997b. *Reprod. Nutr. Dev.*, 37, 173-189
- Berge P., Dulphy J.P., 1991. *Ann. Zootech.*, 40, 227-246
- BROUDISCOU L., POCHE S., PONCET C., 1994. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 49, 189-202
- CECAVA M.J., MERCHEN N.R., BERGER L.L., FAHEY G.C.J., 1990. *J. Anim. Sci.*, 68, 467-477
- CHESSON A., FORSBERG C.W., GRENET E., 1995. In *Journet m., GRENET E., Farce M.H., THERIEZ M., Demarquilly C.*, (Editors), *Recent developments in the nutrition of herbivores*, INRA, Paris. 249-277
- DEHORITY B.A., ORPIN C.G., 1988. In *HOBSON P.N.* (Editor), *The rumen microbial ecosystem*. Elsevier, London - New York. 151-183
- DEMARQUILLY C., CHENOST M., 1969. *Ann. Zootech.*, 18, 419-436
- Demarquilly C., 1975. *Fourrages*, 62, 35-46
- DOREAU M., REMOND B., 1982. *Reprod. Nutr. Dev.*, 22, 307-324.
- DOREAU M., REMOND B., 1983. *Bull. Tech. C.R.Z.V. Theix, I.N.R.A.*, 53, 17-26
- DOREAU M., ADINGRA K., REMOND B., CHILLIARD Y., 1988. *Reprod. Nutr. Dev.*, 28 (suppl. 1), 63-64
- DOREAU M., FERLAY A., 1995. *Livest. Prod. Sci.*, 43, 97-110
- DOREAU M., CHILLIARD Y., 1997a. *Reprod. Nutr. Dev.*, 37, 113-124
- DOREAU M., CHILLIARD Y., 1997b. *B. J. Nutr.*, 78, suppl. 1, S15-S35
- FIRKINS J.L., 1997. *J. Dairy Sci.*, 80, 1426-1437

RÉFÉRENCES

- FONTY G., JOUANY J.P., FORANO E., GOUET Ph., 1995. In Jarrige R., Ruckebusch Y., Demarquilly C., Farce M.H., Journet m., (Editors), Nutrition des ruminants domestiques, ingestion et digestion, INRA, Paris. 299-347
- Frederiksen J.H., 1973. Acta Agric. Scand., 23, 17-33
- GRIMAUD P., DOREAU M., 1995. J. Anim. Sci., 73, 211-219
- Huhtanen P., KAUSTELL K., JAAKKOLA S., 1994. Anim. Feed Sci. Technol., 48, 211-227
- JENKINS T.C., 1993. J. Dairy Sci., 76, 3851-3863
- JOURNET M., HUNTINGTON G., PEYRAUD J.L., 1995. In Jarrige R., Ruckebusch Y., Demarquilly C., Farce M.H., Journet m., (Editors), Nutrition des ruminants domestiques, ingestion et digestion, INRA, Paris. 671-720
- MACZULAK A.E., DEHORITY B.A., PALMQUIST D.L., 1981. Appl. Environm. Microbiol., 42, 856-862
- MARTIN C., MICHALET-DOREAU B., FONTY G., WILLIAMS A.G., 1993. Curr. Microbiol., 27, 223-228
- MARTIN C., MICHALET-DOREAU B., 1995. J. Sci. Food Agric., 67,409-415
- MARTIN C., MICHALET-DOREAU B., 1996. Arch. Anim. Nutr., 49, 203-211
- MARTIN C., DEVILLARD E., FABRE M., GENESTOUX L., MICHALET-DOREAU B., 1997. Reprod. Nutr. Dev., (sous presse)
- McALLISTER T.A., BAE H.D., JONES G.A., CHENG K.J., 1994. J. Anim. Sci., 72, 3004-3018
- MERTENS D.R., 1993. In FORBES J.M., FRANCE J., (Editors), Quantitative aspects on ruminant digestion and metabolism, CAB International, Oxon, UK. 13-52
- MERTENS D.R., 1997. J Dairy Sci., 80, 1463-1481
- MICHALET-DOREAU B., PHILIPPEAU C., DOREAU M., 1997. Reprod. Nutr. Dev., 37, 305-312
- NOZIERE P., BESLE J.M., MARTIN C., MICHALET-DOREAU B., 1996. J. Sci. Food Agric., 72, 235-242
- OKINE E.K., MATHISON G.W., 1991. J. Anim. Sci., 69, 2177-2186
- OWENS F.N., GOETSCH A.L., 1986. In MILLIGAN L.P., GROVUM W.L., DOBSON A. (Editors), Control of digestion and metabolism in ruminants. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J., USA 196-226
- OWENS F.N., HANSON C.F., 1992. J. Dairy Sci., 75, 2605-2617
- PHILIPPEAU C., MICHALET-DOREAU B., 1997. Anim. Feed Sci. Technol., (sous presse)
- POND K.R., ELLIS W.C., LASCANO C.E., AKIN D.E., 1987. J. Anim. Sci., 65, 608-618
- REMOND B., BRUGERE H., PONCET C., BAUMONT R., 1995. In Jarrige R., Ruckebusch Y., Demarquilly C., Farce M.H., Journet m., (Editors), Nutrition des ruminants domestiques, ingestion et digestion, INRA, Paris. 253-298
- Rode L.M., Satter L.D., 1988. Can. J. Anim. Sci., 68, 4445-454
- SAUVANT D., DULPHY J.P., MICHALET-DOREAU B., 1990. INRA Prod. Anim., 3, 309-318
- SHAVER R.D., NYTES A.J., SATTER L.D., JORGENSEN N.A., 1986. J. Dairy Sci., 69, 1545-1559
- SUDEKUM K.H., HASSELMANN A., 1989. Ubers. Tierernaehrung, 17, 191-227
- Tamminga S., 1993. In JUNG H.G., BUXTON D.R., HATFIELD R.D., RALPH J., (Editors), Forage cell wall structure and digestibility. ASA-CSAA-SSSA, Madison, Wi, USA. 571-602
- TESFA A.T., 1992. Anim. Feed Sci. Technol., 36, 77-89
- Tisserand J.L., Demarquilly C., 1995. In Jarrige R., Ruckebusch Y., Demarquilly C., Farce M.H., Journet m., (Editors), Nutrition des ruminants domestiques, ingestion et digestion, INRA, Paris. 583-601
- ULYATT M.J., DELLOW D.W., JOHN A., REID C.S.W., WAGHORN G.C., 1986. In MILLIGAN L.P., GROVUM W.L., DOBSON A. (Editors), Control of digestion and metabolism in ruminants. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J., USA. 498-515
- Vermorel M, Coulon J.B., 1992. Prod. Anim., 5, 289-298
- Wattiaux M.A., MERTENS D.R., SATTER L.D., 1992. J. Anim. Sci., 70, 3597-3606
- WEIMER P.J., 1993. In JUNG H.G., BUXTON D.R., HATFIELD R.D., RALPH J., (Editors), Forage cell wall structure and digestibility. ASA-CSAA-SSSA, Madison, Wi, USA. 485-498