

Modèle intégratif du tube digestif intégrant les interactions digestives, les flux de nutriments d'intérêt et compatible avec les systèmes UF et PDI

SAUVANT D. (1), NOZIERE P. (2)

(1) INRA-AgroParisTech, UMR MoSAR, 16 rue C. Bernard, 75231 Paris Cedex 05

(2) INRA Theix, UR Herbivores, 63122 St Genès Champanelle

RESUME

Les systèmes d'unités d'alimentation énergétique et protéique actuels ne permettent pas de prédire les réponses multiples des ruminants aux variations de composition des régimes et aux pratiques alimentaires. La plupart de ces réponses sont largement prédéterminées dans le tube digestif, particulièrement dans le rumen. Ces dernières années, de nombreux résultats ont été publiés sur la digestion des ruminants. Des bases de données ont ainsi pu être créées et leur interprétation par méta-analyses a permis de disposer de nombreux modèles empiriques des réponses digestives à l'alimentation. L'enjeu est de valoriser toutes ces relations en un ensemble cohérent qui puisse être connecté aux systèmes d'unités d'alimentation rénovés. Dans ce but, un modèle mécaniste à compartiments du tube digestif a été construit en intégrant, d'une part, les équations de base des systèmes UF et PDI rénovés et, d'autre part, de nombreuses autres équations relatives aux réponses digestives aux régimes, en particulier les flux de nutriments absorbables et de gaz, qui sous-tendent largement les réponses multiples des animaux. Certaines de ces relations sont privilégiées et constituent les charpentes du modèle, utilisées pour calibrer les paramètres du modèle mécaniste. Ce travail a en particulier permis de quantifier les effets des principaux facteurs d'interactions digestives (niveau d'ingestion de MS, proportion de concentré et balance protéique du rumen), et de proposer des prévisions plus précises de la MO fermentée dans le rumen, de la synthèse microbienne et des rejets de CH₄ et d'azote. Ces rénovations amènent à revoir le calcul de la valeur des aliments au sein d'une ration (qui ne sont plus fixées mais varient en fonction de la composition de la ration et du niveau d'ingestion). Ce modèle est développé sur des relations relatives aux bovins, et son application aux petits ruminants est en cours pour garantir sa généralité.

Integrative model of the digestive tract including the digestive interactions, nutrient fluxes of interest, compatible with the UF and PDI systems

SAUVANT D. (1), NOZIERE P. (2)

(1) INRA – UMR MoSAR-AgroParisTech, 16, rue Claude-Bernard, 75231 Paris Cedex 05

SUMMARY

Current feeding systems (energy and protein) have not yet effectively addressed multiple responses of ruminants to diet composition and feeding practices. Most of these responses are largely predetermined in the digestive tract, particularly in the rumen. In recent years many results have been published on the digestion of ruminants. Databases have thus been created, and their interpretation by meta-analyses has provided many empirical models of digestive responses to feeding. The question arises how to combine these relationships into a coherent whole that can be further connected with the renewed systems of feed units, UF and PDI. For this purpose, a mechanistic compartmental model of the digestive tract was built by integrating on the one hand, renovated equations of the UF and PDI systems and, on the other hand, many other equations for the measured responses and flows of absorbable nutrients and gaz which largely support the evoked animal responses. Some of these equations are favoured as structural relationships that are used to calibrate the parameters of the mechanistic model. Incidentally, this work has quantified the effects of main factors of digestive interaction (DM intake level, concentrate proportion and protein balance in the rumen). It has also helped to provide more accurate predictions of OM fermented in the rumen and of microbial synthesis. All these upgrades lead to review ways to calculate the values of feeds within a diet (that are no longer fixed but vary according to diet composition and intake level). This model was developed on cattle data and its application to small ruminants is in progress to warrant its genericity.

INTRODUCTION

Les réponses multiples (efficacité productive, rejets, qualité des produits, prévention des risques pathologiques, respect du bien-être ...) des ruminants aux pratiques alimentaires sont l'objet d'études depuis au moins une décennie (Sauvant, 1999). Cependant les systèmes d'unités d'alimentation énergétique et protéique restent encore principalement focalisés sur l'évaluation de la valeur des aliments et des besoins des animaux. La plupart de ces réponses multiples sont largement prédéterminées dans le tube digestif, particulièrement dans le rumen, écosystème au sein duquel les interactions entre constituants des aliments et les équilibres entre nutriments se répercutent sur les priorités métaboliques entre les organes (tissus, foie, mamelle...) et, de ce fait, sur les réponses animales.

Les connaissances accumulées sur les différents mécanismes explicatifs des réponses sont encore largement sectorisées, empêchant d'appréhender correctement leurs

interactions mutuelles et donc de prédire précisément les liaisons entre les différentes réponses. Ce problème persiste malgré les progrès permis par la production de modèles empiriques par méta-analyse des données de résultats publiés (Sauvant & al., 2008). D'autre part, des modèles mécanistes assez complets du rumen proposés depuis une trentaine d'années devraient a priori permettre cette intégration cohérente des connaissances. Malheureusement, les résultats fournis par ces modèles restent trop imprécis pour pouvoir être utilisés en pratique (Offner et Sauvant, 2004).

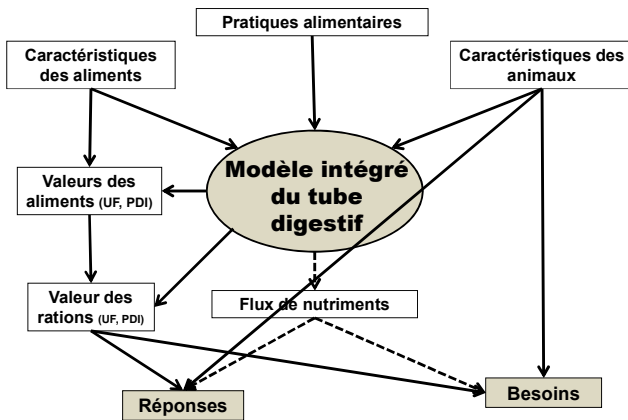
Ce texte a pour objet de présenter, en résumé, un modèle mécaniste de tube digestif du ruminant, conçu de façon différente des précédents car construit dans un sens « top→down » en intégrant des relations empiriques de réponses aux régimes. Ce modèle constitue le noyau des systèmes d'unités d'alimentation rénovés dans le cadre du projet INRA « systali ».

1. PRINCIPES DE CONSTRUCTION DU MODELE

1.1. DEMARCHE GLOBALE

La figure 1 présente un résumé de la démarche globale appliquée. Elle situe la place du calcul de la valeur nutritive des régimes, des besoins et des réponses.

Figure 1: présentation de la démarche



1.2. ELABORATION DES BASES DE DONNEES

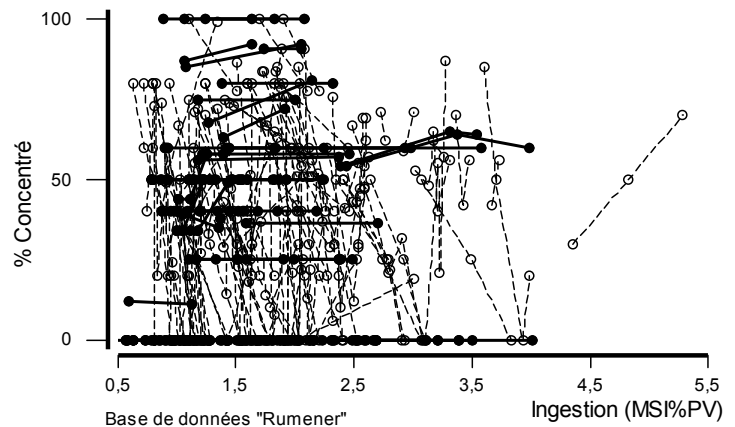
Des bases de données ont été créées à partir des nombreux résultats publiés sur la digestion des ruminants. Cette étude s'appuie principalement sur trois de ces bases : « Bovidig » d'essais digestifs réalisés sur bovins (800 expériences (exp) et 2106 traitements (Tr)), « Rumener » de mesures calorimétriques effectuées sur bovins, ovins et caprins (186 exp et de 1100 Tr) et « Ovidig » d'essais digestifs réalisés sur ovins (116 exp et 384 Tr). Les deux premières ont été développées à l'UMR MoSAR (Sauvant et coll.) et la troisième à l'URH (Nozière et coll.). Ces bases ont été précisément codées de manière à pouvoir évaluer par méta-analyses les effets des nombreux facteurs étudiés.

1.3. CALCULS DES REPONSES ET DES INTERACTIONS

L'interprétation de ces bases par méta-analyses permet de disposer à ce jour de nombreux modèles empiriques quantifiant, de façon indépendante, les réponses des principaux événements digestifs aux variations du régime et des principales pratiques alimentaires. L'objectif est de pouvoir mettre en cohérence, les unes par rapport aux autres, ces relations qui sont obtenues sur des ensembles de données de nature diverse (type d'expérience, nature des traitements...). Par exemple, les expériences qui testent l'influence du niveau d'ingestion de matière sèche en pourcentage du poids vif (MSI%PV) sur la digestion sont différentes de celles qui testent l'influence de l'apport de concentré etc. Donc, si l'objectif est de modéliser les interactions entre deux facteurs alimentaires sur un critère digestif, il faut d'abord chercher à savoir si le groupement de deux sous-bases en une seule aboutit à un méta-dispositif pertinent pour étudier et modéliser des interactions entre ces deux facteurs. Par exemple, la figure 2, extraite de la base « Rumener », montre qu'un tel rassemblement d'expériences où la production de CH₄ a été mesurée, permet de balayer une zone plausible globalement comprise entre 1 < MSI%PV < 4 et 0 < %CO < 100, avec cependant une certaine hétérogénéité de densité des observations. Cette figure 2 permet aussi de constater que les effets marginaux des facteurs DMI%PV (traits continus) et %CO (traits pointillés) sont assez bien estimés en intra expérience. Par contre, il apparaît que les effets des interactions entre ces deux facteurs sont plus basés sur des variations inter-expériences qui sont estimées avec une précision moindre. Ainsi, chaque réponse digestive intéressante doit être considérée en fonction de ses différents déterminants et leurs interactions

et, les méta-dispositifs correspondants doivent être attentivement examinés.

Figure 2: Méta-dispositif pour les critères MSI%PV et % concentré selon le type d'expérience



1.4. LES EQUATIONS DES FUTURS SYSTEMES UF ET PDI

Les équations retenues pour construire la nouvelle version des systèmes UF et PDI sont introduites dans le modèle comme des relations certaines, il s'agit:

- des influences des trois principaux facteurs d'interactions, MSI%PV, proportion de concentré (PCO) et la balance protéique du rumen ($BalProRu = MAT_{ingérées} - MAT_{duodénales}$, g/kgMS) qui agissent sur la digestibilité de la matière organique (dMO) des régimes et, pour les deux premiers, sur les transits des particules et des liquides.
- de la prévision des flux de protéines et d'amidon au duodénum à partir de leurs teneurs dans le régime et des données de dégradabilité effective *in sacco*, calculées avec des transits indexés sur MSI%PV et PCO.
- de la prévision de la MO fermentée (MOF) dans le rumen à partir de la matière organique digestible ($MOD = MO \times dMO$) corrigée des interactions digestives (en tenant compte des facteurs MSI%PV, PCO et $BalProRu$) à laquelle on soustrait les fractions digestibles dans les intestins des flux duodénaux de protéines, d'amidon, d'acides gras (AG) et de parois végétales (NDF), ainsi que, comme pour la version précédente, les produits volatils des ensilages..
- de la prévision de la croissance microbienne à partir de la MOF, mais également en tenant compte des transits (donc de MSI%PV et PCO) ainsi que de $BalProRu$.
- du calcul, selon la démarche précédente (INRA 2007), des teneurs en PDI à partir des estimations des PIA et des PIM et de leurs digestibilités réelles dans les intestins.
- du calcul, selon la démarche précédente (INRA 2007), des teneurs en UF des rations à partir de la dMO corrigée des interactions digestives et en tenant compte, avec de nouvelles relations, de l'influence de MSI%PV, PCO et MAT sur les pertes d'énergie sous forme de CH₄ et d'urine par les animaux.

1.5. LES AUTRES EQUATIONS GENERALES

Le modèle intègre également tout un ensemble de relations et de réponses liés à l'ingestion et à la digestion et qui ne sont pas directement pris en compte dans le calcul des valeurs UF et PDI des rations. Elles comprennent notamment les phénomènes digestifs qui aboutissent à la production des nutriments énergétiques absorbables : acides gras volatils (AGV) dans le rumen, glucose et acides gras longs (AG) dans l'intestin grêle. Les principaux effets et phénomènes considérés sont :

- le travail masticatoire d'ingestion et de rumination (en min/j et min/kgMSI) qui est prédit par la teneur en NDF du régime et sa proportion en grosses (>2mm, issues des fourrages) et

petites (<2mm, issues des concentrés et des fourrages) particules.

- le volume du rumen à partir de la représentation des flux d'eau et de particules de grosses et de petites tailles,
- les tailles des compartiments et les flux associés de protéines, de parois végétales, d'amidon.
- la partition de la digestion de l'amidon entre le rumen (cf. ci-dessus) l'intestin grêle (précurseur de glucose), le gros intestin (précurseur d'AGV) et les rejets fécaux.
- le pH du rumen ainsi que les flux de production des acides gras volatils et leurs proportions dans le jus.
- les flux de CH₄ calculés à partir de la stœchiométrie des AGV produits.
- les flux d'échange de NH₃ et d'urée à travers la paroi, qui déterminent largement le flux de rejet d'N urinaire.

Ces équations ont été pour la plupart calculées sur les bases de données « Bovidig » et « Rumener ». Des équations déjà publiées dans la littérature ont aussi été prises en compte de manière à pouvoir les comparer avec les simulations.

1.6. LES RELATIONS CHARPENTES

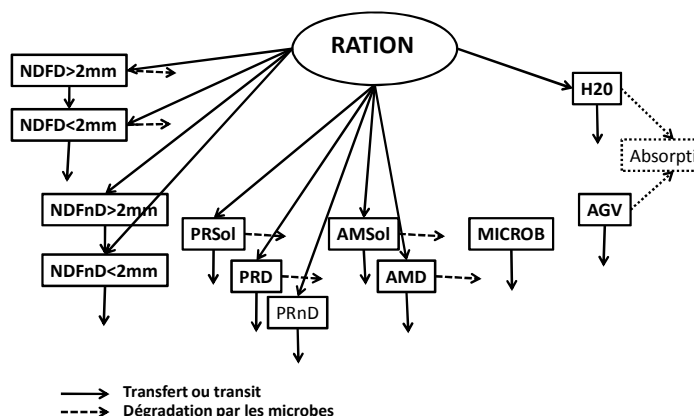
Au sein de toutes les relations calculées, les principales réponses digestives prédites avec les variables caractéristiques des régimes alimentaires ont été privilégiées. Ces relations, dites charpentes, sont utilisées pour construire et calibrer le modèle (cf. plus loin). Elles comprennent, par principe, les équations de prévision des systèmes PDI et UF rénovés. Elles comprennent aussi les prévisions de critères digestifs tels que le volume du rumen qui est un déterminant des taux de transit, ou bien la durée de mastication qui est le déterminant majeur des recyclages salivaires.

Lorsque plusieurs équations de prévision concurrentes existent pour une même réponse, avec des prédictors alimentaires différents, la relation charpente correspond à la moyenne des prédictions obtenues pour ce critère. Par exemple, cette démarche a été adoptée pour établir la prévision de la durée de mastication ou du pH du rumen.

1.7. STRUCTURE DU MODELE MECANISTE

Il s'agit d'un modèle minimal de rumen, à 12 compartiments qui sont reliés par des flux dont l'intensité dépend de la taille des « compartiments donneurs » (loi d'action de masse) ou de paramètres régulateurs (ex : pH du rumen pour la dégradabilité du NDF) ou de paramètres fixés (ceux du système PDI par exemple). La figure 3 présente le diagramme du modèle.

Figure 3: Structure globale du modèle (sigles dans le texte)



Ces compartiments concernent les parois végétales (NDF) digestibles ou non, comprises dans les particules de grosse (>2mm) ou de petite (<2mm) taille. Les autres compartiments concernent les protéines, solubles (PRSol) ou dégradables (PRD) ou non dégradables (PRnD), l'amidon soluble (AMSol) ou dégradable (AMD), l'eau (H2O), les AGV (AGV) et les microbes (MIC).

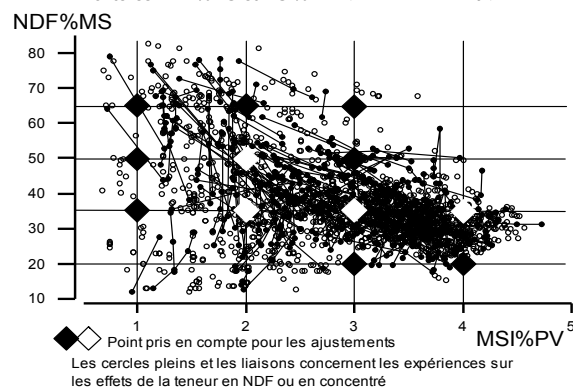
Selon le cas, les relations empiriques prises en compte dans le modèle concernent des compartiments, ou des flux ou des variables auxiliaires. Les flux d'entrée du modèle sont définis par le niveau de MSI multiplié par le vecteur de composition et de valeur nutritive de la ration, elle-même calculée, le cas échéant, à partir des aliments qui la composent.

Pour permettre des simulations et les ajustements, le modèle comprend des modules de calculs itératifs sur les principales variables explicatives des réponses. Ces modules permettent d'effectuer des simulations en balayant les valeurs des dispositifs expérimentaux virtuels (cf ci-dessous).

1.8. PROCEDURE D'OPTIMISATION

Des dispositifs expérimentaux virtuels ont été établis à partir des valeurs des variables d'entrée les plus importantes : MSI%PV, PCO, NDF, MAT, Amidon, dégradabilité effective *in sacco* de N (DTN) et d'amidon (DTAM). Ces dispositifs ont pour but de passer en revue l'ensemble des valeurs plausibles de ces caractéristiques et d'en étudier les effets. Par exemple, la figure 4 montre le dispositif de 12 combinaisons retenu pour explorer les covariations des critères MSI%PV et NDF. Sur cette figure, les points-traitements de la base « Bovidig » ont été indiqués. Ainsi, les couples de valeur [MSI%PV, NDF%MS] improbables ne sont pas explorés par l'ajustement. De plus, pour s'assurer du réalisme aux résultats, les variables qui sont très liées aux variables d'entrée des simulations au sein des bases de données covarient de façon simultanée lors des ajustements. Ainsi, avec la teneur en NDF la proportion de fourrages (ou concentré), la taille des particules et la teneur en amidon covarient selon des régressions calculées sur les données de la base. L'optimisation, effectuée avec le logiciel « ModelMaker », consiste à déterminer les valeurs d'un ensemble de paramètres modulables du modèle qui permettent d'ajuster au mieux les résultats des simulations avec les données correspondantes fournies par les relations charpentes. De la sorte, une cohérence globale est recherchée, par exemple entre les paramètres utilisés pour le calcul des UF et des PDI et les autres paramètres du modèle.

Figure 4: Dispositif expérimental retenu pour les critères NDF%MS et MSI%PV (D. Sauvart base "Bovidig")



2. EVALUATIONS DU MODELE, EXEMPLES

2.1. LES CRITERES LIES AUX SYSTEMES UF ET PDI

2.1.1. Les interactions digestives

Les modèles empiriques des effets de MSI%PV, PCO et BalProRu ont été considérés comme des relations charpentes, dont l'imprécision peut être évaluée par les ETR de ces équations intra, respectivement de 1.6, 1.2 et 2.2 points de dMO. Ces ETR sont faibles puisque les incertitudes des mesures sont de l'ordre de 2-3 points de dMO. Par contre la question se pose de savoir si les effets de ces 3 relations sont additifs ou non vis-à-vis de la dMO d'une ration. Pour cela nous avons testé, sur Bovidig, différentes pondérations en prenant comme équation charpente une régression intra-publication obtenue sur un grand nombre de traitements et intégrant ces 3 facteurs. Il apparaît qu'une

simulation sous l'hypothèse de l'addition simple des trois effets aboutit à des résultats logiques et satisfaisants.

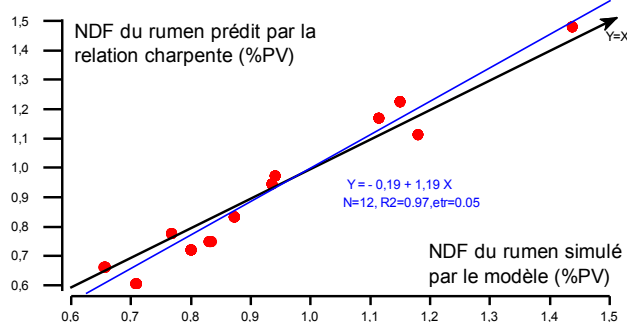
2.1.2. Les flux duodénaux de protéines alimentaires et d'amidon

Ceux-ci sont prédits à partir des teneurs dans la ration et des dégradabilités effectives *in sacco*, calculées en tenant compte des variations des transits. Les prévisions des PIA et du flux d'amidon au duodénum sont précises et sans biais de pente puisque ces équations sont des charpentes du modèle. Pour l'amidon par exemple, les simulations ont été appliquées à 48 rations avec de 0 à 90% de concentré et des niveaux d'ingestion de 1 à 4%PV. Le concentré correspondait à du maïs (amidon à dégradation lente), ou de l'orge (amidon à dégradation rapide) ou à un mélange 50/50 de ces deux céréales dont les caractéristiques étaient issues des tables INRA-AFZ (2004). Les calibrations montrent que le taux de dégradation retenu pour le compartiment AMD du modèle mécaniste (figure 3) n'est pas différent de celui mesuré *in sacco*. Sur cet exemple de l'amidon, il y a donc une concordance quasi parfaite entre le modèle et l'équation utilisée pour le calcul de la MOF dans le système PDI.

2.2. LES AUTRES CRITERES

Le sous-système NDF : Il a été nécessaire de considérer 4 compartiments de NDF en relation avec sa digestibilité potentielle et la taille des particules (cf. plus haut) pour pouvoir traduire assez précisément les rôles déterminants de cette fraction vis-à-vis de la digestibilité, des durées de mastication et de l'encombrement ruminal.

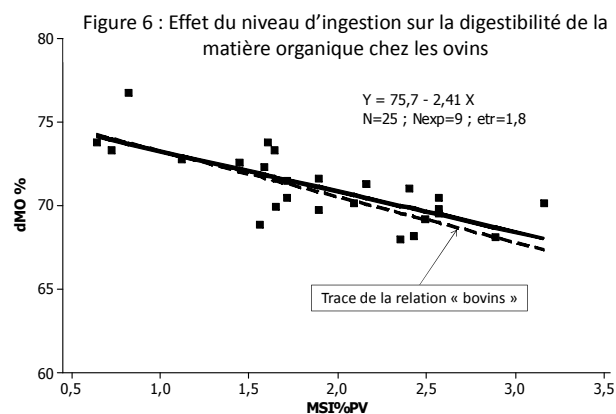
Figure 5: Relation entre valeurs simulées et prédites par la relation charpente du compartiment NDF total du rumen



L'ajustement s'est fait principalement par rapport à des équations charpentes prédisant la taille du compartiment NDF total ruminal et le flux de cette fraction transitant au duodénum, à partir du NDF ingéré. L'ajustement a également tenu compte du compartiment eau des flux correspondants qui sont largement déterminés par l'activité masticatoire. Le dispositif expérimental virtuel a été celui de la figure 4, 6 paramètres ont ainsi été ajustés. Par exemple, la figure 5 montre la relation entre les valeurs simulées et prédites de la taille du compartiment NDF total.

2.3. TRANSFERT ENTRE ESPECES

Un des défis de ce modèle, développé sur bovins, concerne sa « transposabilité » entre espèces. Dans une première étape les principales relations obtenues sur la base Bovidig ont été appliquées aux données de la base Ovidig. La figure 6 montre, à titre d'exemple, la comparaison des relations sur l'influence du niveau de MSI%PV sur la dMO du régime au sein d'expériences focalisées sur ce sujet. Dans une phase ultérieure le modèle sera appliqué à différents contextes de régimes offerts à des ovins ou des caprins.



3. DISCUSSION

Le modèle est construit à partir de relations agrégeant de nombreuses données ainsi que leurs facteurs de variations qui traduisent tous des pratiques alimentaires différentes. A notre connaissance, c'est la première fois qu'un modèle mécaniste du rumen, et du tube digestif, est développé en étant calibré par les principales pratiques alimentaires. De plus, il sera applicable, avec des modifications mineures d'échelle, à tous les types de ruminants. Ce modèle sera utilisé dans les prochains mois pour réévaluer les besoins, en outre, il est en cours d'évaluation sur des rations observées sur le terrain.

Ce modèle est utilisable comme un module de calcul entre, d'une part, des critères « table » de valeur des aliments, et, d'autre part, les valeurs UF et PDI des rations ingérées. En outre, il calcule pour ces mêmes rations les réponses du tube digestif en termes de nutriments absorbés (AGV, NH3, acides aminés, glucose, acides gras) et rejetés (CH4 et constituants fécaux...). Par ailleurs, il intègre certains aspects sanitaires et comportementaux (pH du rumen, indice de mastication, ...). Enfin, il permet de rendre compte avec précision des interactions digestives majeures, ce qui n'était pas le cas des systèmes antérieurs. Il tient mieux compte qu'auparavant des relations existantes entre la digestion de l'énergie et des protéines, entre les flux de C et de N. Il est aussi capable de traduire les principales substitutions qui existent, sous l'effet de l'alimentation, entre nutriments « utiles » et flux de rejets digestifs ou métaboliques.

Ce modèle constitue l'ossature des systèmes d'alimentation renouvelés permettant en particulier d'élargir leur contexte d'applications (rations extrêmes, pauvres ou très intensives) et de mieux prédire les réponses animales.

CONCLUSION

Ce modèle permet, d'une part, de renouveler la façon de modéliser un écosystème digestif comme le rumen et, d'autre part, de situer les systèmes classiques d'unités au sein d'un contexte nutritionnel élargi qui soit capable de traduire les réponses aux variations du régime.

INRA-AFZ, 2004, Tables de composition et valeur nutritive multi-espèces, Ed INRA

INRA, 2007. Alimentation des bovins, ovins et caprins, Quae
Offner A. et Sauvant D., 2004. Anim. Feed. Sci. Technol., 112, 107-130.

Sauvant, D., 1999. 3R Institut de l'Elevage. 11-17

Sauvant, D., Schmidely P., Daudin J.J., St Pierre N., 2008. Animal 2 (8): 1203-1214