

# Modélisation des interactions digestives et de la production de méthane chez les ruminants

D. SAUVANT<sup>1,2</sup>, S. GIGER-REVERDIN<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INRA, UMR791 Physiologie de la Nutrition et Alimentation, 16 rue Claude Bernard, F-75231 Paris, France

<sup>2</sup> AgroParisTech, 16 rue Claude Bernard, F-75231 Paris, France

Courriel : sauvant@agroparistech.fr

Chez les ruminants, les valeurs énergétiques des rations ne sont pas égales à celles qui peuvent être calculées à partir des valeurs tabulées des aliments. Cette différence est due aux interactions digestives liées notamment aux variations du niveau d'ingestion et des proportions relatives des aliments concentrés et des fourrages. Les interactions digestives affectent non seulement la digestibilité mais également la production de méthane.

On désigne par interaction digestive une modification, en général une baisse, de la digestibilité d'une ration par rapport à la moyenne pondérée des valeurs de référence de ses constituants. La question des interactions digestives n'est pas nouvelle dans l'alimentation des ruminants puisqu'elle est apparue dès qu'il a été question de calculer des régimes alimentaires sur la base de la valeur alimentaire potentielle des différentes matières premières incorporées en s'appuyant sur l'hypothèse d'additivité des unités d'alimentation. Depuis 1978, ces interactions ont été prises en compte, de façon simplifiée, par une majoration des besoins énergétiques des animaux dans le système des unités d'alimentation proposé en France par l'INRA (Vermorel 1978) puis révisé en 1987 (Vermorel 1988). Dans les autres pays, ces interactions sont aussi prises en compte, comme le montre la synthèse de Vermorel et Coulon (1998).

Depuis quelques années, les objectifs et méthodes de l'alimentation animale se recentrent sur la problématique de la modélisation des lois de réponse aux régimes (Sauvant, 1992 et 1999). Dans ce contexte, il est apparu nécessaire de reconsidérer la genèse et la modélisation de ces interactions au niveau des réponses digestives, et leurs conséquences sur les autres réponses qui en dépendent. En particulier, nous chercherons à évaluer le plus précisément possible l'impact des interactions digestives sur des paramètres importants, tels que la Matière Organique Digestible dans le rumen

(MODR) ou les valeurs en Unités Fourragères des régimes (UFL et UFV). De plus, l'intérêt renouvelé pour la production de CH<sub>4</sub> d'origine digestive, comme un des facteurs en cause dans l'effet de serre, et son implication dans les interactions digestives, conduit à l'inclure explicitement dans la problématique de cet article.

## 1 / Principes et méthodes

Les systèmes des Unités d'Alimentation (UA) comme, par exemple, les Unités Fourragères (UFL et UFV), sont basés sur le **principe d'additivité** de ces unités et de la constance de leur valeur de référence, quel que soit le **Niveau d'Alimentation (NA)** et les combinaisons d'aliments, concentrés et fourrages en particulier. Concrètement, la valeur nutritive d'un régime (*r*), exprimée dans une unité d'alimentation par kg de matière sèche (UAR), correspond à la combinaison linéaire des *n* aliments du régime, indicés *i*, de valeur nutritive potentielle UA<sub>i</sub>, et apportés en proportion X<sub>i</sub>. Ce régime est apporté avec un niveau d'alimentation NA (cf. la définition ci-dessous) :

$$UAR = [\sum UA_i \times X_i + I] \pm f(NA_r, NA_e)$$

avec

$$- \sum X_i = 1,$$

- *I*, le terme d'interaction digestive entre aliments liés à leur association entre eux. *I* est égal à 0 lorsqu'il n'y a pas d'interactions. *I* est > 0 si l'inte-

raction est positive, et *I* est < 0 si l'interaction est négative. La valeur de *I* dépend souvent des proportions respectives des aliments,

- *NA<sub>r</sub>* est le niveau alimentaire correspondant au régime *r*. Il est exprimé en quantité de Matière Sèche Ingérée pour 100 kg de poids vif (MSI%PV).

- *NA<sub>e</sub>* est le niveau d'alimentation ou d'ingestion de MS correspondant globalement à la couverture des besoins d'entretien. En général, on considère que *NA<sub>e</sub>* = 1%PV. Ce mode d'expression présente l'intérêt de permettre de regrouper des données mesurées sur différentes espèces : bovins, ovins et caprins (Sauvant *et al* 2006a),

- *f* est une fonction de correction intégrant les effets de *NA*, par exemple  $f = a(NA_r - 1)$ , les valeurs de *f* et de *I* peuvent être liées,

- Les valeurs alimentaires potentielles UA<sub>i</sub> des matières premières *i* sont fournies dans les tables d'alimentation ou mesurées sur la base de méthodes spécifiques (mesures standardisées *in vivo* à l'entretien, *in vitro*, *in sacco*...).

Le même principe d'additivité peut aussi s'appliquer aux flux digestifs apparents des constituants. Par exemple, pour une ration combinant un fourrage *f* et un aliment concentré *c*, la quantité de matière organique digestible (MOD<sub>r</sub>) de la ration ingérée est, sous une hypothèse d'additivité :

$$MOD_r = MOD_f + MOD_c$$

Ou, ce qui revient au même, la digestibilité de la MO de cette ration (*dMOR*)

peut s'exprimer en fonction de celles de  $f$  ( $dMO_f$ ) et de  $c$  ( $dMO_c$ ) en pondérant par les proportions de la MO du régime ingérées sous forme de  $f$  ( $PMO_f$ ) et de  $c$  ( $PMO_c$ ), sachant que :  $PMO_f + PMO_c = 1$  :

$$dMO_r = [PMO_f \times dMO_f + PMO_c \times dMO_c + I] \pm f(NAr, NAe)$$

Cette relation peut se généraliser à  $n$  ingrédients. Une autre expression, dérivée de celle-ci, en supposant  $I = 0$  et  $NA = 1$ , est fréquemment utilisée pour calculer la digestibilité d'un concentré ou d'un coproduit ( $dMO_c$ ), à partir de celle mesurée du fourrage distribué seul ( $dMO_f$ ) et de sa proportion dans la ration mixte ( $PMO_c$ ) de digestibilité mesurée  $dMO_r$  (Giger et Sauvant 1983) :

$$dMO_c = (1/PMO_c) \times (dMO_r) - (1 - PMO_c) \times dMO_f$$

De telles équations peuvent s'appliquer à d'autres constituants tels que la MO, comme l'amidon, les parois végétales, etc.

Les interactions digestives résultent, d'une part, de phénomènes de compétition entre des microorganismes du rumen pour un même substrat, et/ou, d'autre part, d'inhibition de certains types de microorganismes par certaines conditions physico-chimiques ruminales (pH faible, carence en N...). Des interactions positives s'observent en situation de substrat limitant. Ainsi la complémentation de paille par une petite quantité de tourteau permet d'améliorer sensiblement sa digestibilité et sa valeur énergétique (Dulphy *et al* 1983). En pratique, la prise en compte des limites admissibles du rapport  $R_{mic} = (PDIN - PDIE)/UF$  permet d'éviter ce type de situation de carence en azote fermentescible (INRA 2007). D'autre part, la durée du transit digestif, qui est positivement liée au niveau d'alimentation, est susceptible de diminuer la digestibilité du régime et de modifier sensiblement la valeur nutritive potentielle prédite à partir des tables. Ces différents aspects peuvent bien sûr interagir (voir plus loin).

L'objectif du travail est de chercher à modéliser, le plus simplement possible et en ne considérant que des données mesurées, les interactions digestives chez les ruminants, en fonction de caractéristiques de la ration et du niveau d'alimentation. Pour atteindre cet objectif, deux bases de données publiées dans la littérature ont été rassemblées :

– La base n°1 «BOVIDIG» rassemble des expériences conduites sur des

bovins. Pour être sélectionnée pour ce travail, une publication devait comporter au moins des résultats de mesures de digestibilité apparente *in vivo* de la MO (571 expériences, 1482 traitements) ;

– La base n°2 «RUMENER» rassemble des mesures de bilan d'énergie : digestibilité de la ration, pertes sous forme de méthane, ou d'urine (151 expériences, 1021 traitements). Elle concerne des bovins, des ovins ou des caprins placés en cage à métabolisme énergétique.

Dans les deux bases, les expériences ont été codées de façon à pouvoir travailler avec des sous-bases regroupant des expériences ne concernant qu'un seul objectif expérimental : par exemple le niveau d'alimentation, ou la proportion de concentré ( $PCO$ ) ou, ce qui est équivalent, des teneurs en paroi végétale. Ainsi, les analyses ont principalement porté sur les effets intra-expérience moyens du niveau d'alimentation, de la proportion d'aliments concentrés. Vis-à-vis des aspects digestifs, le critère de  $NA$ , exprimé en  $MSI\%$  du PV, s'avère être plus précis que ceux des niveaux de production ( $NP$ ) ou de couverture des besoins ( $NBES$ , exprimé en multiple du besoin d'entretien (Vermorel 1978)) pour expliquer les variations de  $I$ . Cependant, ces deux critères sont en moyenne très liés ( $NA = 0,25 + 0,75 \times NBES$ ) et sont très proches autour de la valeur de 1. De plus, il a été montré que  $NA$  permet de regrouper des résultats obtenus sur des bovins, ovins ou caprins (Sauvant *et al* 2006a). Les bases utilisées ne permettent pas d'interpréter les interactions digestives au niveau des flux de nutriments effectivement absorbés. En revanche, elles permettent de dégager des réponses sur certaines partitions entre les flux digestifs. Il s'agit en particulier de la partition de la digestion de la MO, et de ses composants, entre le rumen et les intestins.

Les interactions sont évaluées *via* les influences des critères  $NA$  et la proportion de concentré ( $0 < PCO < 1$ ) sur les caractères déterminants des flux de nutriments. On a examiné plus particulièrement l'existence de phénomènes de non linéarité de réponse à ces critères ou de produits significatifs entre des covariables explicatives. Pour chaque base, les deux sous-bases  $NA$  et  $PCO$  ont ensuite été combinées pour tenter de dégager les lois générales relatives aux interactions digestives. Cette démarche en deux étapes, sous-bases  $NA$  et  $PCO$  séparées puis regroupées, a pour but de vérifier la stabilité des coef-

ficients de régression, donc l'indépendance des effets  $NA$  et  $PCO$  et de la robustesse des effets dégagés.

Les méthodes statistiques utilisées dans ce travail correspondent aux méthodes générales de méta-analyse qui cherchent à analyser les variations intra-expérience (Sauvant *et al* 2005 et 2008). Les traitements largement aberrants (écart normé  $> 3$ ) ont été exclus des calculs des relations présentées.

## 2 / Quantification des interactions digestives

### 2.1 / Influence du niveau d'alimentation

a) Influence de  $NA$  sur la digestibilité dans l'ensemble du tube digestif

Dans la base BOVIDIG, nous avons disposé d'une série de 53 comparaisons expérimentales portant sur 117 traitements expérimentaux. Dans toutes ces expériences, le régime alimentaire était identique entre les lots, seul  $NA$  variait et constituait l'objectif de l'expérience. Les valeurs de  $NA$  étaient comprises entre 0,5 et 4,0%PV ( $2,02 \pm 0,84$ ), l'écart-type ( $ET$ ) intra-expérience de  $NA$  était de 0,64%PV. La  $dMO_r$  était comprise entre 49,1 et 87,3% ( $70,3 \pm 7,4$ ).

L'influence négative, intra-expérience, de  $NA$  sur la  $dMO_r$ , est linéaire et assez précise malgré la diversité d'origine des données prises en compte :

$$dMO_r = 75,7 - 2,53 NA \quad (ETR = 2,9) [1]$$

En effet, l'écart type résiduel est de l'ordre de l'incertitude de la mesure expérimentale (Charlet-Léry 1969). Cette équation de régression peut donc être utilisée pour corriger des valeurs mesurées de  $dMO_r$ , en fonction du  $NA$ , par exemple, si on retient l'équation [1] pour déterminer une valeur  $dMO_{tables}$  théorique avec  $NA = 1$ , on aura :

$$dMO_{tables} = dMO_r + 2,53 (NA - 1)$$

Lorsque l'interaction entre  $NA$  et l'effet expérience ( $Exp \times NA$ ) est prise en compte dans le modèle statistique, l'ajustement est significativement amélioré ( $ETR = 0,9$ ). Cette interaction statistique traduit le fait que les pentes des réponses intra-expériences ( $ddMO_r/dNA$ ) varient significativement entre les expériences. Il est donc possible d'étudier l'influence de facteurs interférents sur les pentes des différentes expériences. Il n'y a pas d'influence de  $NA$  sur ces réponses, en revanche, il

apparaît une influence significative de la  $dMO_r$  moyenne de chaque expérience :

$$ddMO_r/dNA = 11,2 - 0,19 dMO_r \quad [2]$$

( $n = 49, R = -0,28, ETR = 4,4$ )

La baisse de digestibilité de MO liée à l'accroissement du  $NA$  est donc plus marquée lorsque  $dMO_r$  est élevé, c'est-à-dire que la ration considérée est plus digestible. Ainsi, si  $dMO_r = 60\%$ ,  $ddMO_r/dNA$  est quasi nul alors que cette valeur devient égale à  $-4,0\%$  pour une ration avec  $dMO_r = 80\%$ . Cette relation [2] est assez comparable à celle proposée par le NRC (2001), principalement à partir des travaux de Tyrrell et Moe (1975), pour traduire l'influence de variations du niveau des besoins des animaux (NBES) sur la valeur TDN% des régimes, sur un nombre bien plus réduit d'expériences (17 vs 49), soit en prenant les mêmes règles de signes, l'équation du NRC est :  $dTDN/dNBES = 10,3 - 0,18 TDN$ . Ainsi, les valeurs prédites par cette équation sont de  $-0,5$  et  $-4,1\%$  pour des valeurs TDN de 60 et 80% respectivement. Les coefficients de correction appliqués dans le système de Cornell (Fox *et al* 2003) aboutissent à des résultats assez comparables. En revanche un travail récent de Huhtanen *et al* (2009), effectué à partir de résultats obtenus sur vaches laitières ingérant des régimes à base d'ensilage d'herbe, aboutit à des niveaux moyens de correction plus faibles, de l'ordre de  $2,0\%$   $dMO_r$  par unité de  $NA$ .

Dans la base RUMENER, nous avons disposé d'une série de 292 traitements expérimentaux correspondant à 102 expériences étudiant les influences des variations du  $NA$  ( $NA = 1,61 \pm 0,64$ , min = 0,56, Max = 4,01). Ces valeurs sont un peu plus faibles que celles indiquées pour la base BOVIDIG. Avec cette base, en intra-expérience,  $NA$  est aussi négativement et étroitement lié à la digestibilité de l'énergie ( $dE = 68,1 \pm 7,6\%$ , min = 41,6, Max = 84,4) :

$$dE = 72,6 - 2,62 NA \quad (ETR = 1,7) \quad [3]$$

Le coefficient de régression ( $2,64 \pm 0,19$ ) n'est pas significativement différent de celui obtenu à l'équation [1] pour la  $dMO$  ( $2,53 \pm 0,58$ ). De plus, lorsque sur ces mêmes données la régression est calculée avec la  $dMO$  mesurée, ou prédite à partir de la  $dE$  en fonction d'une régression spécifique, l'équation de régression devient très comparable à la [1] :

$$dMO_r = 75,5 - 2,53 NA \quad (ETR = 2,1) \quad [4]$$

et le coefficient de régression ( $2,53 \pm 0,18$ ) n'est pas différent des deux précédents. Sur ce jeu de données, il apparaît également une interaction significative entre les expériences et  $NA$ . En revanche, il n'y a pas de relation significative entre les variations des pentes et d'autres paramètres, tels que la digestibilité du régime, comme c'est le cas avec la base BOVIDIG. La figure 1 présente l'ensemble des données des deux bases.

#### b) Partition de la digestibilité entre le rumen et l'ensemble du tube digestif

Les mesures de digestibilité de la MO effectuées au niveau du réticulo-rumen en fonction de  $NA$  sont plus rares, mais les résultats obtenus sont assez cohérents avec ceux observés sur l'ensemble du tube digestif. La MO réellement digestible ( $MODR_r$ ) comprend la MO transformée en AGV, gaz et biomasse, et correspond à la  $MOF$  calculée du système PDI. D'autre part, la  $MODR$  apparente ( $MODR_a$ ) correspond à la somme des AGV et des gaz produits. Dans la base BOVIDIG, les rapports  $MODR_r/MOD$ , exprimé en % ( $n = 48$ ,  $nexp = 23$ ,  $84,5 \pm 16,4\%$ ), et  $MODR_a/MOD$  ( $n = 79$ ,  $nexp = 37$ ,  $62,4 \pm 15,4\%$ ) ne sont pas influencés par le  $NA$ . Il en est de même pour les différences  $MOD-MODR_r$  ( $10,2 \pm 10,3\%MS$ ) et  $MODR_a-MOF_a$  ( $24,0 \pm 11,1\%MS$ ). Il apparaît donc sur ces données que les variations de  $NA$  ne modifient globalement pas la partition de la digestion de la MO digestible entre le rumen et les intestins. La valeur  $MOF$  des aliments est d'abord indexée sur leur teneur en  $MOD$  et le présent résultat est intéressant par rapport au fait que ce choix est valable pour différentes valeurs de  $NA$ .

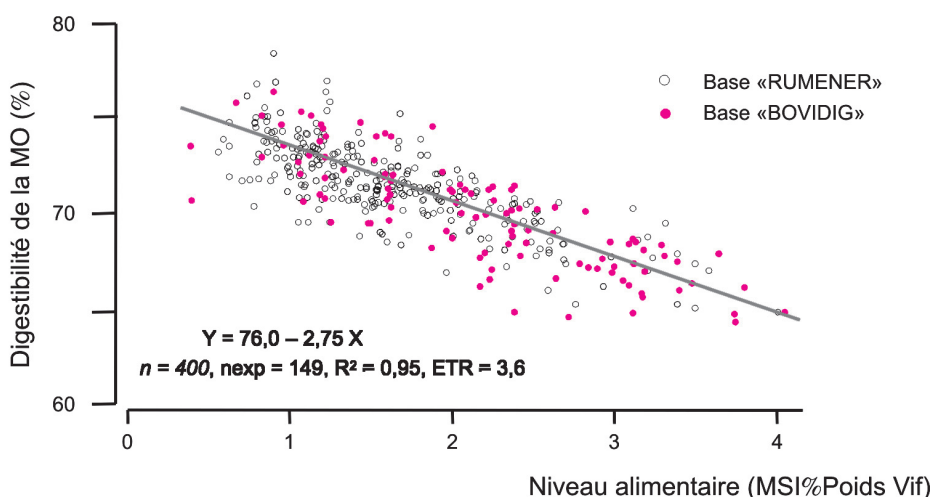
Toujours avec la base BOVIDIG, de façon cohérente avec les résultats de la MO, il n'y a pas d'influence de  $NA$  sur la partition de la digestion du NDF digestible entre le rumen et le reste du tube digestif ( $n = 34$ ,  $nexp = 15$ ,  $85,6 \pm 20,0$ ). En revanche, pour l'amidon, Offner et Sauvant (2004) ont montré qu'un accroissement de 1 de  $NA$  réduit la digestibilité de l'amidon de 8,3 points dans le rumen et seulement de 1,8 points dans l'ensemble du tube digestif. Donc, à la différence de la  $MOD$  et des parois végétales, une grande partie de l'amidon non digéré dans le rumen, en raison d'un  $NA$  élevé, l'est au niveau des intestins, ce qui traduit une compensation digestive intestinale importante. Ce phénomène est plus marqué pour les amidons lentement digérés dans le rumen. Cette compensation entre segments digestifs ne se retrouve pas au niveau de la MO en raison de la faible proportion des études centrées sur les effets de  $NA$  ayant des teneurs importantes en amidon à dégradation lente.

#### c) Influence du $NA$ sur les pertes énergétiques en $CH_4$ dans l'urine, l'Energie Métabolisable ( $EM$ ) et la valeur énergétique des aliments en $UF$

Avec la base RUMENER, on dispose des valeurs des flux d'énergie perdue sous forme de  $CH_4$  en % de l'énergie brute ( $ECH_4\%EB$ ) ou sous forme d'urine ( $EU\%EB$ ), ce qui permet de calculer la valeur  $EM$  des régimes et de bâtir des équations de prédiction. Le pourcentage d'énergie brute perdue sous forme de méthane ( $ECH_4\%EB$ ) diminue significativement lorsque  $MSI\%PV$  s'accroît :

$$ECH_4\%EB = 9,2 - 1,36 NA \quad (ETR = 0,8) \quad [5]$$

Figure 1. Influence du niveau alimentaire sur la digestibilité de la MO du régime.



La pente de cette équation montre qu'il y a un phénomène de compensation partielle non négligeable de l'influence de  $NA$  sur la  $dE$  (équation [3]), de l'ordre de la moitié de l'effet observé (-1,36 vs -2,64). Il s'agit vraisemblablement de l'influence de la réduction du temps de séjour des aliments dans les réservoirs digestifs sur l'activité microbienne (voir plus loin et Michalet-Doreau *et al* 1997). Si on suppose qu'en moyenne  $EB = 4,43$  kcal/g MS et  $CH_4 = 13,4$  kcal/g, il apparaît que, par unité de  $NA$  en plus, la production de  $CH_4$  diminue de  $4,7 \pm 0,3$  g/kg MSI.  $EU\%EB$  diminue aussi de façon significative et linéaire, lorsque  $NA$  augmente :

$$EU\%EB = 5,7 - 0,71 NA \quad (ETR = 0,4) \quad [6]$$

La proportion d' $EM\%EB$  diminue significativement lorsque  $NA$  s'accroît. Cependant, en raison des effets compensatoires liés aux coefficients négatifs sur  $ECH_4\%EB$  et  $EU\%EB$ , l'examen des coefficients de régression indique que l'effet dépressif de  $NA$  sur  $EM\%EB$  n'est que de l'ordre de 20% (0,53/2,62) de celui observé sur  $ED\%EB$  vis-à-vis de la partition de  $EB$  :

$$EM\%EB = 57,6 - 0,53 NA \quad (ETR = 1,9) \quad [7]$$

Sur la base des coefficients de régression (a) de ces équations, il est possible de prédire l'influence des variations du  $NA$  ( $\Delta NA$ ) sur ces différents flux d'énergie à partir de la base  $NA = 1$  :  $\Delta EM = a (NA - 1)$ .

Les 3 équations citées ont déjà été présentées (Sauvant *et al* 2006b). La figure 2 résume les principaux effets de  $NA$  observés sur l'utilisation de l'énergie.

A partir des valeurs du rapport  $EM\%EB$ , qui influence le coefficient  $k$  de l'utilisation de l' $EM$  en  $EN$ , et des équations de prévision des rendements  $kI$ ,  $km$  et  $kg$  (INRA 2007), il est possible de calculer la teneur en UF/MS des régimes pour en déduire l'influence de  $NA$  selon la même méthode que ci-dessus :

$$UFL = 0,92 - 0,011 NA \quad [8]$$

$$(n = 292, n_{exp} = 102, R^2 = 0,94, ETR = 0,043)$$

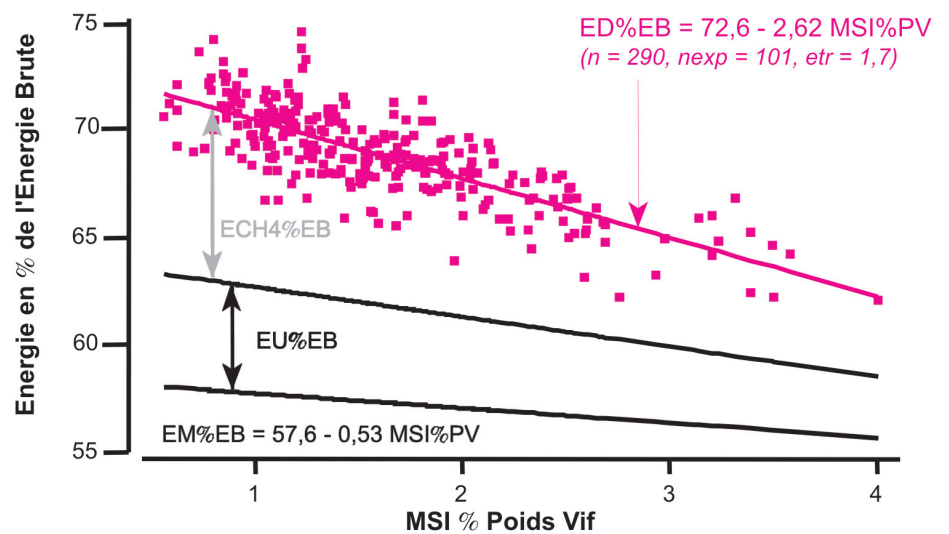
et

$$UFV = 0,86 - 0,012 NA \quad [8bis]$$

$$(n = 292, n_{exp} = 102, R^2 = 0,94, ETR = 0,049)$$

Il convient de remarquer qu'avec les mêmes données, l'emploi des équations de prédiction moyennes des UF à partir des digestibilités de la  $MO$  des tables, supposées estimée pour  $NA = 1$ ,

Figure 2. Influences du niveau alimentaire sur les flux d'énergie en % de l'énergie brute.



conduit à des coefficients de régression nettement plus importants (par exemple 0,045 vs 0,011 pour les UFL). Il apparaît donc que la correction des valeurs UF avec la méthode classique (Vermorel 1988) aboutit à des effets dépressifs excessifs du  $NA$ .

#### d) Les mécanismes digestifs impliqués dans les effets de $NA$ (résumé)

Sauvant (2003) a proposé une série d'équations intra-expérience précisant les effets significatifs spécifiques du  $NA$  sur différents paramètres digestifs. Depuis, le nombre des données disponibles a été accru, cependant les relations ne sont pas significativement modifiées. En résumé, l'accroissement du  $NA$  de 1 point augmente en moyenne de 230 min la durée quotidienne de mastication, l'indice de mastication augmente également, mais peu (2,5 min/kgMSI). Cependant, l'efficacité du travail masticatoire semble être légèrement diminuée lorsque le  $NA$  augmente. En effet, il y a alors un accroissement de la taille moyenne des particules dans les bouses. L'accroissement de  $NA$  de 1 induit aussi une augmentation significative de 12,5 kg des contenus ruminiaux des bovins. En revanche, lorsqu'elles sont rapportées à la quantité de  $MSI$ , ces valeurs diminuent lorsque le  $NA$  augmente. Ce dernier aspect traduit une durée de présence plus faible des digesta dans les cavités stomacales lorsque le  $NA$  est accru, ce qui est confirmé lors des études ayant mesuré les taux de transit des phases solides et liquides. Pour les fourrages, l'accroissement de 1 de  $NA$  réduit leur durée de présence, donc de digestion, de près de 10 h dans

le réticulo rumen et de près de 15 h dans l'ensemble du TD. Notons que le taux de transit de la phase liquide hors du rumen est nettement plus influencé par le  $NA$  que celui des particules (2,5 vs 0,74%/h/unité de  $NA$  respectivement).

D'autre part, lorsque le  $NA$  augmente de 1 unité, la teneur en AGV du fluide ruminal s'accroît de 19,7 mmol/L et le pH diminue de 0,2 unité, ces réponses sont significatives. Ces modifications peuvent inhiber partiellement l'activité des microorganismes cellulolytiques et expliquer la baisse de digestibilité du NDF évoquée plus haut. En outre, le profil des AGV est modifié puisqu'il y a une diminution de la proportion d'acétate et un accroissement de celles du propionate et du butyrate. Ces deux aspects peuvent expliquer la moindre production de  $CH_4$  lorsque  $NA$  augmente. Ces différentes observations sont révélatrices du fait que les fermentations ruminales sont plus intenses lorsque le  $NA$  est accru. La production ruminale de protéines microbiennes s'accroît aussi avec le  $NA$ . Cependant, il n'apparaît pas d'influence sensible sur l'efficacité de la croissance microbienne.

Donc, l'accroissement du  $NA$  induit des augmentations proportionnelles des flux digestifs de  $MO$  digérés. Cependant, l'accroissement de l'intensité des fermentations ne permet pas de compenser les effets du transit plus rapide. En conséquence, l'efficacité digestive est globalement diminuée, à proportion globalement égale, entre les différents segments digestifs.

## 2.2 / Influence de la proportion de concentré

a) Influence de PCO sur la digestibilité dans l'ensemble du tube digestif

La base BOVIDIG comprend 135 expériences (340 traitements) portant sur l'influence de la proportion de concentré ( $PCO = 0,41 \pm 0,19$ , min = 0,0, Max = 0,89). Le maïs ensilage était considéré comme fourrage. Avec ces données, pour lesquelles l'ingestion n'était pas limitée et légèrement différente entre les lots d'une même expérience, la relation moyenne intra-expérience obtenue est linéaire pour  $dMOr$  :

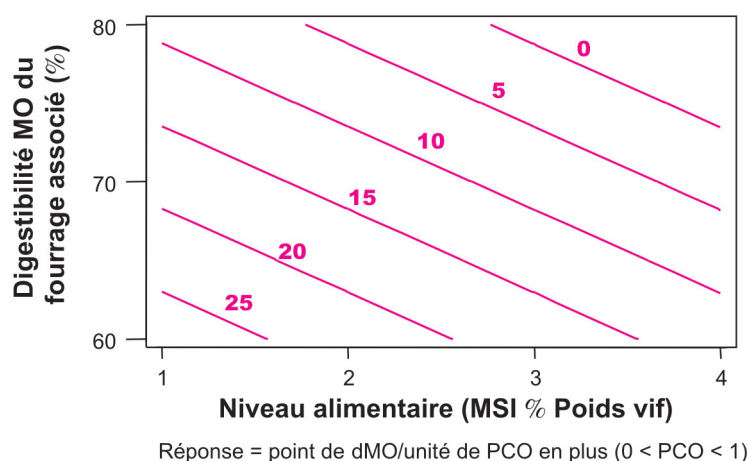
$$dMOr = 62,7 + 14,2 PCO \text{ [9]} \\ (ETR = 2,9)$$

En réalité, il existe une interaction significative entre la covariable  $PCO$  et les expériences. Lorsque l'interaction est prise en compte, la régression moyenne intra devient plus précise ( $ETR = 1,2$ ). Cette interaction  $PCO \times$  expériences est liée au fait qu'il existe une relation significative et logique entre les valeurs des pentes de la réponse intra-expérience de  $dMOr$  à  $PCO$  (c'est-à-dire la réponse marginale à l'apport de concentré :  $ddMOr/dPCO = 14,2 \pm 15,8\%$ ), et celles des intersections qui correspondent à la  $dMO$ , mesurée ou théorique, du fourrage associé (lorsque  $PCO = 0$ ,  $dMOf = 64,3 \pm 10,6\%$ ), ainsi que le niveau alimentaire  $NA$  qui atténue la réponse à l'augmentation de la proportion de concentré. La régression la plus complète obtenue pour la réponse marginale de  $dMOr$  au concentré est donc :

$$ddMOr/dPCO = 89,9 - 0,95 dMOf - 5,03 NA \\ (n = 125, R = 0,70, ETR = 7,8) \text{ [10]}$$

Cette régression traduit les effets combinés de  $dMOf$  et  $NA$  sur la réponse de la digestibilité aux variations du concentré. Elle traduit globalement les mêmes effets que ceux décrits pour les effets de  $NA$  dans l'équation [2]. La figure 3 traduit cette double influence de  $dMOf$  et  $NA$  sur  $ddMOr/dPCO$ . Ainsi, la réponse à un accroissement de la proportion de concentré est faible, voire négligeable lorsque le fourrage associé est de bonne digestibilité et lorsque le niveau d'ingestion est élevé. On retrouve ainsi la faible réponse de la valeur nutritive d'un régime à la supplémentation en concentré lorsque le fourrage est d'excellente qualité, de l'herbe jeune par exemple. Tyrrell et Moe (1975) avait déjà mis à jour les effets de ces 2 critères sur un nombre plus réduit de données. Réciproquement, l'apport de concentré est d'autant

Figure 3. Influences combinées de la  $dMO$  du fourrage associé et du niveau alimentaire sur la réponse de la  $dMO$  à l'accroissement de la proportion d'aliment concentré.



plus positif que le fourrage est de médiocre qualité et peu ingéré.

La base RUMENER comprend 260 traitements expérimentaux correspondant à 87 expériences étudiant les influences des variations de la proportion d'aliments concentrés ( $PCO = 0,39 \pm 0,26$ , min = 0,0, Max = 0,87). Les deux bases sont donc très comparables sur ce critère mais RUMENER contient moins de données.  $PCO$  est positivement lié à  $dE$  selon la relation :

$$dE = 59,3 + 21,2 PCO \text{ [11]} \\ (ETR = 2,7)$$

Le coefficient de régression ( $21,2 \pm 0,19$ ) est significativement plus élevé que celui obtenu avec la base BOVIDIG ( $14,2 \pm 1,04$ ) quand la  $dMO$  est fonction de  $PCO$ . De plus, lorsque sur ces mêmes données, la régression est calculée avec la  $dMO$  mesurée, ou prédite à partir de la  $dE$ , l'équation obtenue est très comparable à la [11] :

$$dMOr = 62,9 + 20,5 PCO \text{ [12]} \\ (ETR = 2,7)$$

Le coefficient de régression ( $20,5 \pm 0,74$ ) plus élevé que celui obtenu avec la base BOVIDIG ( $14,2 \pm 1,04$ ), s'explique par le fait que le  $NA$  est en moyenne plus important dans les essais portant sur l'effet de  $PCO$  dans BOVIDIG ( $2,87 \pm 0,8\%PV$ ) que dans RUMENER ( $1,93 \pm 0,83\%PV$ ). On retrouve ainsi le principe traduit par l'équation [10]. D'ailleurs, lorsqu'on applique ces valeurs moyennes de  $NA$ , et  $dMOf = 64\%$ , on trouve des valeurs de  $ddMOr/dPCO$  de 14,6 et 19,4 pour BOVIDIG et RUMENER respectivement, valeurs très proches des coefficients de pente des équations [9] et [12].

Il apparaît également une interaction significative entre  $PCO$  et le facteur «expériences» ( $Exp \times PCO$ ), la régression prenant en compte cette interaction est plus précise que la précédente ( $ETR = 2,1$ ). Comme avec la base BOVIDIG, cette interaction est liée au fait qu'il existe également une relation significative entre les valeurs des pentes intra-expérience ( $ddMOr/dPCO = 18,2 \pm 7,8$ ) c'est-à-dire la réponse de  $dMOr$  à l'apport de concentré, et celles des intersections (axe des ordonnées) qui correspondent à la  $dMO$  du fourrage associé (lorsque  $PCO = 0$ ,  $dMOf = 63,8 \pm 12,9$ , valeur très comparable à celle de la base BOVIDIG). En revanche, avec ces données, contrairement à la base BOVIDIG, les valeurs moyennes de  $NA$  n'ont pas d'influence, sans doute en raison des  $NA$  plus faibles de RUMENER. La régression obtenue est :

$$ddMOr/dPCO = 44,5 - 0,41 dMOf \text{ [13]} \\ (n = 91, R2 = 0,47, ETR = 5,7)$$

Ainsi, avec un fourrage associé médiocre ( $dMOf = 40\%$ ), on obtient  $ddMOr/dPCO = 28,1\%$ , donc une bonne réponse marginale à l'apport du concentré. En revanche, avec un fourrage de bonne qualité ( $dMOf = 70\%$ ), l'amélioration liée à l'apport du concentré est nettement plus faible :  $ddMOr/dPCO = 15,8\%$ .

b) Partition de la digestibilité entre le rumen et l'ensemble du tube digestif

Comme pour l'influence de  $NA$ , l'influence de  $PCO$  a été testée sur les rapports  $MODRr/MOD$  et  $MODRa/MOD$ . Un accroissement de  $PCO$  réduit significativement ces deux rapports. Il en est de même pour les différences  $MOD-MODRr$  et  $MOD-MODRa$  qui s'accroissent quand  $PCO$  augmente :

**MOD-MODRr = 6,6 + 8,2 PCO**  
( $n = 149$ ,  $n_{exp} = 60$ ,  $R^2 = 0,92$ ,  $ETR = 3,4$ )

**MOD-MODRa = 21,7 + 6,8 PCO**  
( $n = 185$ ,  $n_{exp} = 76$ ,  $R^2 = 0,92$ ,  $ETR = 3,7$ )

Les influences positives de *PCO* sur la *dMOR* apparaissent donc un peu moins marquées au niveau du rumen. Il apparaît ainsi que l'accroissement de *PCO* modifie la partition de la MO digérée entre les différents segments à l'avantage des intestins. L'équation proposée pour MOD-MODR pourrait permettre de corriger les valeurs de *MOF* INRA calculées par la méthode analytique en fonction de *PCO*. Bien entendu, il ne s'agit que là d'une tendance moyenne qui serait vraisemblablement à moduler en fonction de la nature de l'aliment concentré ou de ses constituants tels que l'amidon.

c) Influence de *PCO* sur l'énergie de  $CH_4$ , de l'urine, sur l'EM et la valeur UF

$ECH_4\%EB$  varie de façon curvilinéaire lorsque *PCO* s'accroît :

$$ECH_4\%EB = 6,4 + 5,42 PCO - 7,64 PCO^2$$

( $ETR = 1,0$ ) [14]

Selon cette régression, la méthanogénèse passe par un maximum de  $ECH_4\%EB = 7,4$  lorsque  $PCO = 0,35$ . Cette curvilinéarité a déjà été signalée pour  $ECH_4\%EB$  (Sauvant et Giger-Reverdin 2007) ou pour  $CH_4/MOD$  (Sauvant et Giger-Reverdin 2009). Au-delà, il y a une inhibition progressive de la méthanogénèse. Il y a donc clairement une interaction concentré-fourrage. Plus précisément, pour un niveau donné  $PCO_i$ , l'écart entre valeurs théoriques (= la relation linéaire) et observées est de  $-7,64 PCO_i^2$ .

$EU\%EB$  diminue de façon linéaire lorsque *PCO* augmente :

$$EU\%EB = 4,4 - 1,12 PCO$$

( $ETR = 0,6$ ) [15]

En conséquence de l'effet observé sur le  $CH_4$ ,  $EM\%EB$  varie de façon curvilinéaire lorsque *PCO* s'accroît :

$$EM\%EB = 48,55 + 16,54 PCO + 8,39 PCO^2$$

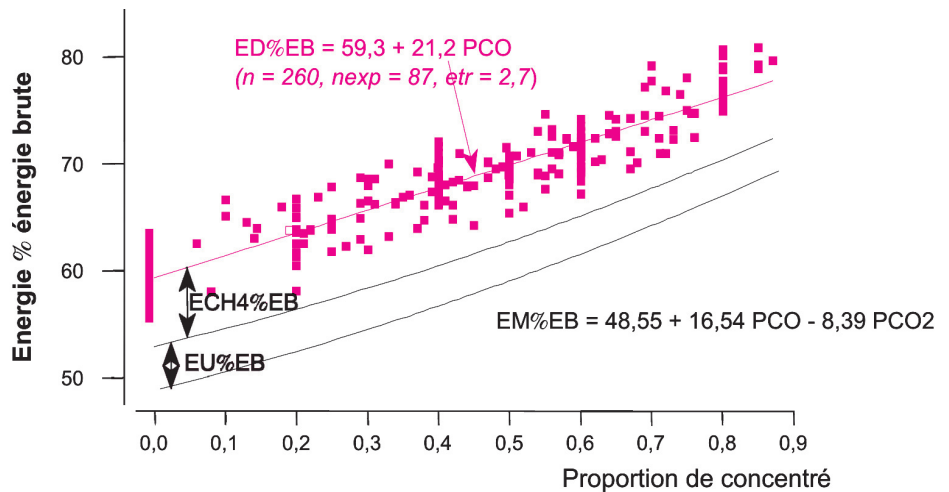
( $ETR = 2,6$ ) [16]

A partir de cette équation, il est possible de quantifier l'effet moyen de l'interaction sur EM lié à l'apport du concentré ( $\Delta CO$ ) à partir de la base  $PCO = 0$  et de la relation linéaire qui suppose additivité :

$$\Delta CO = 8,39 PCO^2$$

La figure 4 permet d'observer les différentes réponses des flux énergétiques aux variations de *PCO*.

Figure 4. Influence de la proportion de concentré sur l'utilisation de l'énergie par les ruminants.



Comme pour l'influence de *NA*, il est possible de calculer les régressions intra-expérience sur les valeurs UF/MS en tenant compte des rendements *kI*, *km* et *kf* qui dépendent tous trois de  $EM/EB$  :

$$UFL = 0,73 + 0,33 PCO + 0,17 PCO^2$$

( $n = 249$ ,  $n_{exp} = 84$ ,  $R^2 = 0,92$ ,  $ETR = 0,05$ )

$$UFV = 0,65 + 0,35 PCO + 0,25 PCO^2$$

( $n = 249$ ,  $n_{exp} = 84$ ,  $R^2 = 0,92$ ,  $ETR = 0,06$ )

On retrouve, dans les termes quadratiques de ces équations [17] et [18], la trace de la réduction de la méthanogénèse pour les régimes les plus riches en concentré.

d) Les mécanismes digestifs impliqués (résumé)

L'influence de *PCO* est la résultante des effets digestifs intrinsèques des fibres chimique (teneur en parois) et physique (taille des particules), mais également des variations, de signe opposé, des contenus cellulaires, qui peuvent être des générateurs d'interactions en raison de leur digestion rapide et, de ce fait, leur effet acidogène. Dans cette partie, avec la base BOVIDIG, nous avons disposé de 203 expérimentations portant sur 510 groupes d'animaux. Les principaux effets ont été quantifiés par Sauvant (2003) avec le même jeu de données, mais en utilisant en tant que prédicteur la teneur en NDF qui varie à l'inverse de celle de *PCO*. En résumé, un accroissement de la teneur en concentré du régime réduit significativement les activités masticatoires, de façon non linéaire pour les durées quotidiennes, et de façon quasi linéaire pour l'indice de mastication. La teneur en concentré est négativement liée au poids des contenus ruminiaux, rapportés ou non, au poids vif. *PCO* est aussi négativement liée à la durée du transit

des fourrages dans l'ensemble du tube digestif. Les taux de transit des particules et des liquides répondent de façon curvilinéaire au concentré avec un maximum situé vers  $PCO = 0,5$ .

Les modifications de la teneur en concentré du régime ont un impact important sur la digestion dans le rumen. Il est connu que le pH du réticulo-rumen est lié de façon négative et significative avec la teneur en concentré du régime. Cependant la relation n'est pas simple à prendre en compte en raison de sa curvilinéarité. Concrètement, cela signifie qu'une augmentation de la teneur en concentré du régime fait chuter le pH d'autant plus rapidement qu'il est déjà faible. Les phénomènes d'interaction liés au pH sont donc plus marqués pour les rations à forte teneur en concentré ( $PCO > 0,5$ ). D'autre part, il est connu que la teneur en concentré du régime influence aussi largement la concentration et le profil des AGV du rumen, en particulier il y a une chute du rapport acétate/propionate lorsque *PCO* augmente. Ces derniers aspects peuvent expliquer la chute de la production de gaz (il n'y a pas de gaz formé avec la formation de propionate) et de la méthanogénèse avec les rations très riches en concentré.

## 2.3 / Influences combinées du niveau d'alimentation et de la proportion de concentrés

a) Influences sur la digestibilité

On a cherché à évaluer dans quelle mesure les relations précédentes pouvaient être appliquées en supposant une additivité de leurs effets. Pour cela, pour chacune des deux bases BOVIDIG et RUMENER, les deux sous-bases *NA* et

PCO ont été regroupées et la covariable d'interaction «produit  $NA \times PCO$ » a été testée en plus dans le modèle.

Ainsi, dans la base **BOVIDIG**, en regroupant les deux sous-bases  $NA$  et  $PCO$ , nous avons disposé d'une série de 220 expérimentations portant sur 549 traitements expérimentaux. Les effets quadratiques de  $NA$  et  $PCO$  ne sont pas significatifs, en revanche le produit  $NA \times PCO$  l'est. L'équation intra obtenue est :

$$dMOr = 64,5 + 25,4 PCO - 4,10 NA \times PCO \\ (R = 0,96, ETR = 3,0) \quad [19]$$

Cette régression confirme que la réponse de la  $dMOr$  au concentré est plus élevée lorsque  $NA = 1$  ( $ddMO/dPCO = 20,3$ ) que pour les ingestions supérieures, par exemple, pour  $NA = 4$  on a  $ddMO/dPCO = 9,0$ .

Dans la base **RUMENER**, le groupement des deux fichiers permet de disposer d'une série de 360 traitements expérimentaux correspondant à 118 expériences étudiant les influences des variations du  $NA$  et de  $PCO$ . Les termes quadratiques ne sont pas significatifs, en particulier le produit  $NA \times PCO$ , et la relation obtenue traduit donc une additivité des effets de  $NA$  et  $PCO$  :

$$dE = 66,8 + 20,1 PCO - 3,37 NA \quad [20] \\ (R = 0,96, ETR = 2,4)$$

Lorsque, sur ces mêmes données, la régression est calculée avec la  $dMO$  mesurée, ou prédite à partir de la  $dE$  par une régression spécifique, l'équation obtenue est très comparable à la précédente et les coefficients de régression ne sont pas différents entre les deux équations [20] et [21].

$$dMOr = 70,1 + 19,2 PCO - 3,29 NA \\ (R = 0,97, ETR = 2,3) \quad [21]$$

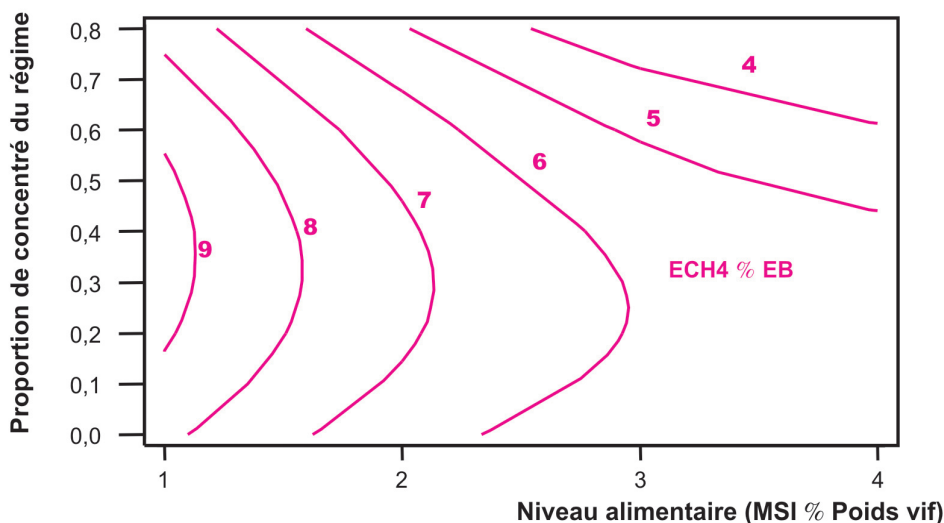
b) Influences sur l'énergie de  $CH_4$  de l'urine, l'EM et la valeur UF

Pour les pertes sous forme de méthane, toutes les variables explicatives prises en compte sont significatives :

$$ECH_4\%EB = 10,8 - 2,99 NA + 0,40 NA^2 + \\ 7,23 PCO - 8,71 PCO^2 - 0,98 PCO \times NA \\ (R = 0,91, ETR = 0,9) \quad [22]$$

Les coefficients de régression sont comparables avec ceux des modèles  $NA$  et  $PCO$  pris séparément. La figure 5 montre la trace de cette équation et illustre les effets négatifs de  $NA$ , quadratiques de  $PCO$  et l'interaction entre ces deux paramètres, en particulier une forte inhibition de la méthanogenèse, lorsque des niveaux élevés d'ingestion et de concentré sont associés.

Figure 5. Réponses de la méthanogenèse aux variations de la proportion de concentré et du niveau alimentaire.



EU%EB est influencée linéairement par  $NA$  et  $PCO$  et par leur produit :

$$EU\%EB = 5,6 + 2,0 PCO - 0,56 NA \\ + 0,36 PCO \times NA \quad [23] \\ (n = 360, nexp = 118, R = 0,89, ETR = 0,64)$$

Les coefficients de cette régression sont proches de ceux obtenus avec les deux effets considérés de façon séparée (équations [6] et [15]). De plus, le taux azoté (MAT en % MS) améliore significativement l'ajustement précédent malgré la perte des quelques données pour lesquelles la teneur en MAT n'a pas été documentée :

$$EU\%EB = 2,9 - 1,64 PCO - 0,47 NA \\ + 0,17 MAT \quad [24] \\ (n = 337, nexp = 109, R = 0,93, ETR = 0,56)$$

Au niveau de l'énergie métabolisable évaluée par le rapport EM%EB, le terme quadratique de  $PCO$  apparu pour la prévision de  $ECH_4/EB$  reste significatif. En revanche, le produit  $PCO \times NA$  ne l'est plus traduisant une certaine additivité entre les effets  $NA$  et  $PCO$  sur ce jeu de données et vis-à-vis de ce critère. Ce dernier résultat est important, car il simplifie les calculs correctifs à appliquer aux régimes (voir ci-dessous) :

$$EM\%EB = 50,9 - 1,01 NA + 16,35 PCO + \\ 8,52 PCO^2 \quad (R = 0,96, ETR = 2,4) \quad [25]$$

A partir des valeurs du rapport EM%EB et des équations de prévision des rendements  $kl$ ,  $km$  et  $kg$  (INRA 2007), il est possible de calculer la prédiction moyenne de la teneur en UFL/MS des régimes à partir des influences de  $NA$  et  $PCO$  :

$$UFL = 0,78 - 0,021 NA + 0,292 PCO \\ + 0,207 PCO^2 \quad (R = 0,96, ETR = 0,05)$$

### 3 / La prise en compte des interactions dans les régimes

A partir de l'équation [26], il est possible d'en déduire un coefficient de correction  $\Delta UFL/kg$  MS de la valeur énergétique des rations mixtes, en supposant que le niveau standard correspond à  $NA = 1$  et que, seul le terme quadratique  $PCO^2$  s'écartera de la tendance linéaire et traduit les interactions concentré  $\times$  fourrages. Par exemple, pour les UFL il est :

$$\Delta UFL/kg MS = 0,021 (NA - 1) \\ + 0,207 PCO^2$$

Le produit de cette correction par le niveau de MSI (kg/j) permet de calculer la correction énergétique  $\Delta UFLI/jour$  à appliquer pour majorer les besoins des animaux laitiers, ou réduire la valeur énergétique appliquée à l'ingéré. Ce calcul a été effectué pour la base BOVIDIG en ne conservant que les traitements pour lesquels une mesure de  $dMO$  du régime avait été effectuée *in vivo* et en calculant les valeurs énergétiques selon la démarche INRA (INRA 2007). Cette correction peut être comparée au coefficient correctif  $E$  proposé par l'INRA (Faverdin *et al* 2007) pour ces mêmes données. On a, pour les  $n$  traitements considérés,  $\Delta UFLI = 2,76 \pm 1,03$  UFLI/j avec un minimum de 0,05 et un maximum de 5,17. Lorsque, sur les mêmes données, le coefficient correctif  $E$  proposé par l'INRA (Faverdin *et al* 2007) est appliqué, la moyenne est sensiblement plus faible d'1 UFL, en revanche les variations des valeurs sont assez comparables :  $E = 1,76$

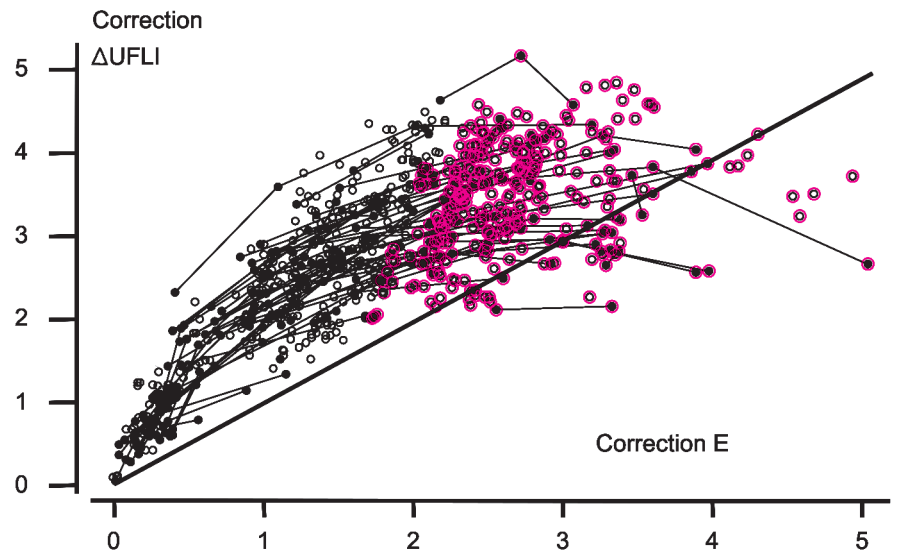
$\pm 0,97$  avec un minimum de 0 et un maximum de 5,03.

La figure 6 permet de comparer graphiquement ces deux corrections. Pour les rations à teneur en aliment concentré inférieure à 50% de la *MSI*, la correction  $\Delta UFLI$  est supérieure à *E* d'environ 1 UFL/j. cette différence peut se répercuter sur l'estimation de certains besoins énergétiques. En revanche, pour des rations riches en concentré, les valeurs sont assez proches et, pour les teneurs les plus élevées en concentré, *E* devient supérieur à  $\Delta UFLI$ . La curvilinearité de cette relation traduit le fait que *E* apparaît plus sensible que  $\Delta UFLI$  à la proportion de concentré. En revanche,  $\Delta UFLI$  est plus sensible au niveau de *MSI* que *E*. La figure 7 montre que la correction  $\Delta UFLI$  s'accroît linéairement en fonction du niveau de production laitière brute ( $\Delta UFLI = 0,11 \text{ PLB} - 0,23$ ,  $n = 814$ ,  $R^2 = 0,67$ ,  $ETR = 0,58$ ), alors que cette évolution est curvilinéaire pour *E*, en particulier à l'intérieur des expériences pour lesquelles le facteur était la teneur en concentré, ou en *NDF* du régime.

## Discussion et conclusions

Dans les différentes situations examinées, compte tenu du nombre de données considérées et des regroupements selon des objectifs expérimentaux bien définis, les régressions obtenues sont relativement génériques et précises. L'utilisation de deux bases de données, indépendantes dans leur création et leur cahier des charges, a révélé de bonnes

**Figure 6.** Relation entre les coefficients *E* et  $\Delta UFLI$  de quantification des interactions digestives.



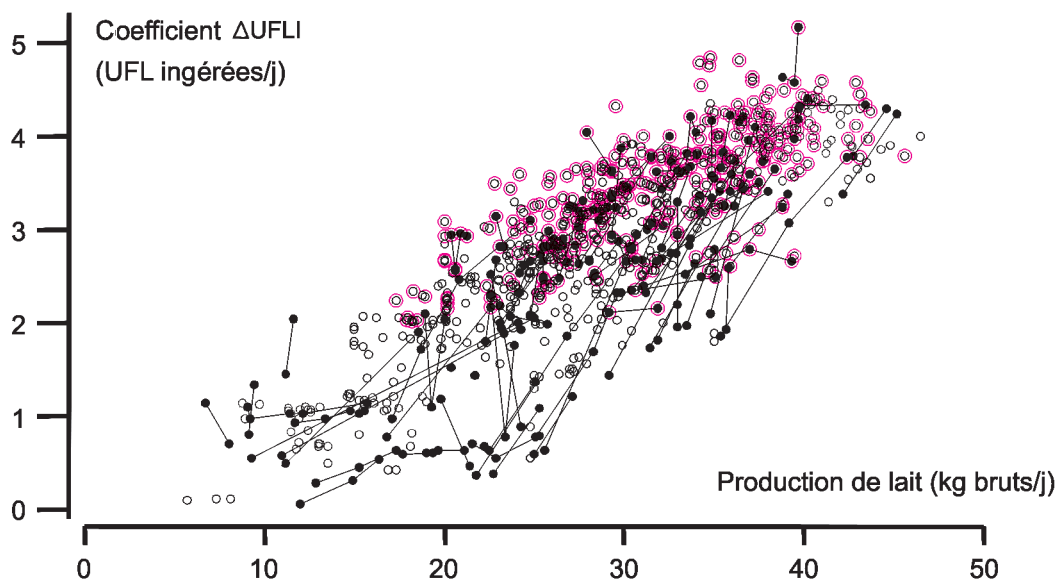
Légende : cercles noirs pour les expériences avec PCO comme facteur expérimental. Cercles rouges pour PCO > 0,50.

cohérences entre certains résultats, renforçant ainsi leur portée. C'est en particulier le cas de l'influence négative du niveau alimentaire sur la digestibilité. C'est aussi le cas de l'influence positive de la proportion de concentrés sur la digestibilité, avec cependant un effet un peu moins marqué pour la base BOVIDIG en raison de niveaux d'ingestion plus élevés. Toujours à propos des résultats de digestibilité, la base BOVIDIG a permis de mettre à jour des facteurs interférents sur les réponses de *dMO* à *NA* et *PCO* : la réponse à *NA* est plus marquée pour les rations très digestibles et la réponse à *PCO* est

moins bonne pour des niveaux élevés de *NA* et lorsque les fourrages associés sont de bonne qualité. Ces deux réponses traduisent globalement la même chose. Malheureusement, comme la base RUMENER ne produit pas de résultats aussi nets en raison de niveaux d'ingestion un peu plus faibles, les interactions évoquées n'ont pas pu être traduites en termes énergétiques.

La base RUMENER a permis d'aller plus loin dans l'interprétation énergétique de certaines interactions. Ainsi, les résultats obtenus sur le méthane présentent un double intérêt. Ils permettent

**Figure 7.** Relation entre  $\Delta UFLI$  et le niveau de production laitière.



Légende : cercles noirs pour les expériences avec PCO comme facteur expérimental. Cercles rouges pour PCO > 0,50.



de préciser certains facteurs de variation de la méthanogenèse, ces effets de *NA* et *PCO* étaient connus, mais pas aussi précisément quantifiés, en particulier au niveau des interactions. D'autre part, les résultats montrent aussi que  $\text{CH}_4$  fait partie de la problématique des interactions digestives et que l'ignorer, ainsi que les pertes urinaires d'énergie, risque de déboucher sur des estimations fausses par excès des conséquences des interactions digestives en termes d'apports énergétiques. En effet,  $\text{CH}_4$  limite les effets négatifs du niveau d'ingestion. De plus, il apparaît une interaction positive sur l'*EM* en réponse au concentré en raison de l'inhibition de la méthanogenèse pour les rations riches en concentré.

Récemment, le travail de Nozière *et al* (2009) a montré que les flux d'AGV produits pouvaient être prédits assez précisément à partir des quantités de MOF ingérées. En outre, plusieurs publications récentes ont permis de prédire les flux des nutriments énergétiques absorbés par la veine porte chez les ruminants (Bermingham *et al* 2008, Loncke *et al* 2009a), ces flux sont prédits, à partir de valeurs «table», de MOF, de NDF digestible et d'amidon digéré dans l'intestin grêle. Le présent travail, situé en amont de ces équations, pourrait permettre d'améliorer les prédictions correspondantes et d'expliquer certains biais observés entre modèles et attribués aux interactions digestives (Loncke *et al* 2009b). En ce sens, la prise en compte de ces interactions

devrait pouvoir ainsi contribuer à la mise au point de futurs systèmes d'unités basés sur les flux de nutriments absorbés.

Les résultats obtenus suggèrent que la correction appliquée actuellement aux rations (INRA 2007) serait insuffisante pour les rations des animaux produisant moins de 30-35 kg lait/j, ou ingérant moins de 3 MSI%PV. En revanche, les deux approches convergent pour les animaux plus fort producteurs. Ce travail n'est pas exhaustif de l'ensemble des interactions digestives rencontrées en pratique. Ainsi les effets des apports azotés (Sauvant 2003) n'ont pas été considérés ainsi que de ceux des matières grasses alimentaires (Schmidely *et al* 2008).

## Références

- Bermingham E.N., Nozière P., Vernet J., Lapière H., Leger S., Sauvant D., Ortigues-Marty I., 2008. The relationships between intake and net portal fluxes of energy metabolites in ruminants: a meta-analysis. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 143, 27-58.
- Charlet-Léry G., 1969. Methods for determination of digestibility coefficients of feeds for ruminants, European Association for Animal Production (EAAP), 1-33.
- Dulphy J.P., Breton J., Louyot J.M., Bienaimé A., 1983. Etude de la valeur alimentaire des pailles de céréales traitées ou non à la soude. 3. Influence du niveau d'apport d'aliment concentré. *Ann. Zootech.*, 32, 53-80.
- Faverdin P., Delagarde R., Delaby L., Meschy F., 2007. Alimentation des vaches laitières. In : Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux - Valeurs des aliments. Tables INRA 2007, Editions Quae, Versailles, France, 23-55.
- Fox D.G., Tylutki P., Tedeschi L.O., Van Amburg M.E., Chase L.E., Pell A.N., Overton T.R., Russel J.B., 2003. The Net Carbohydrate and Protein System for evaluation of herd nutrition and nutrient excretion, V5.0, *Anim. Sci. Dept.*, Cornell University, Ithaca, N.Y., USA. Mimeo, 213.
- Giger S., Sauvant D., 1983. Comparaison de différentes méthodes d'évaluation du coefficient d'utilisation digestive des aliments concentrés par le ruminant. *Ann. Zootech.*, 32, 215-245.
- Huhtanen P., Rinne M., Nousiainen J., 2009. A meta-analysis of feed digestion in dairy cows. 2. The effects of feeding level and diet composition on digestibility. *J. Dairy Sci.*, 92, 5031-5042.
- INRA, 2007. Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux. Valeurs des aliments, Tables INRA 2007. Editions Quae, Paris, France, 307p.
- Loncke C., Ortigues-Marty I., Vernet J., Lapière H., Sauvant D., Nozière P., 2009a. Empirical prediction of net portal appearance of volatile fatty acids, glucose and their secondary metabolites ( $\beta$ -hydroxybutyrate, lactate) from dietary characteristics in ruminants: a meta-analysis approach. *J. anim. Sci.*, 87, 253-268.
- Loncke C., Ortigues-Marty I., Vernet J., Lapière H., Sauvant D., Nozière P., 2009b. From metabolisable energy to energy of absorbed nutrients: quantitative evaluation of models. Proc. VII<sup>th</sup> Workshop Modelling nutrient digestion and utilization in farm animals, Paris, France, sous presse.
- Michalet-Doreau B., Martin C., Doreau M., 1997. Optimisation de la digestion des parois végétales dans le rumen : quantification des interactions digestives. *Renc. Rech. Rum.*, 4, 103-112.
- Nozière P., Ortigues-Marty I., Loncke C., Sauvant D., 2009. Carbohydrate quantitative digestion and absorption in ruminants: from feed starch and fiber to nutrients available for tissues. *Animal* (accepté).
- NRC, 2001. Nutrient requirements of dairy cattle. National Academy Press, Washington USA, xxi + 381p.
- Offner A., Sauvant D., 2004. Prediction of *in vivo* starch digestion in cattle from *in situ* data. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 111, 41-56.
- Sauvant D., 1992. La modélisation systémique en nutrition. *Reprod. Nutr. Dev.*, 32, 217-230.
- Sauvant D., 1999. Le concept de lois de réponses multiples aux régimes, trait d'union entre les domaines techniques et économiques de l'élevage. *Renc. Rech. Rum.*, 6, 11-17.
- Sauvant D., 2003. Modélisation des effets des interactions entre aliments sur les flux digestifs et métaboliques chez les bovins. *Renc. Rech. Rum.*, 10, 151-158.
- Sauvant D., Giger-Reverdin S., 2007. Empirical modelling by meta-analysis of digestive interactions and  $\text{CH}_4$  production in ruminants. EAAP Publication, 127, 561-563.
- Sauvant D., Giger-Reverdin S., 2009. Variation in the production of  $\text{CH}_4$  per unit of digestible organic matter intake. Proc. XI<sup>e</sup> ISRP, 350-351.
- Sauvant D., Schmidely P., Daudin J.J., 2005. Les méta-analyses des données expérimentales : applications en nutrition animale. *INRA Prod. Anim.*, 18, 63-73.
- Sauvant D., Assoumaya C., Giger-Reverdin S., Archimède H., 2006a. Etude comparative du mode d'expression du niveau d'alimentation chez les ruminants. *Renc. Rech. Rum.*, 13, 103.
- Sauvant D., Giger-Reverdin S., Vermorel M., 2006b. Modélisation empirique des interactions digestives chez les ruminants. *Renc. Rech. Rum.*, 13, 102.
- Sauvant D., Schmidely P., Daudin J.J., St-Pierre N.R., 2008. Meta-analysis of experimental data in animal nutrition. *Animal*, 2, 1203-1214.
- Schmidely P., Glasser F., Doreau M., Sauvant D., 2008. Digestion of fatty acids in ruminants: a meta-analysis of flows and variation factors. 1. Total fatty acids. *Animal*, 2, 677-690.
- Tyrrell H.F., Moe P.W., 1975. Effect of intake on digestive efficiency in high producing cow. *J. Dairy Sci.*, 58, 1151-1163.
- Vermorel M., 1978. Energie. In : Alimentation des ruminants, Jarrige R. (Ed.), INRA Publications, Versailles, France, 47-88.
- Vermorel M., 1988. 3. Nutrition énergétique. In : Alimentation des bovins, ovins et caprins, Jarrige R. (Ed.), INRA Publications, Paris, France. 57-74.
- Vermorel M., Coulon J.B., 1998. Comparison of the National Research Council energy system for lactating cows with four European systems. *J. Dairy Sci.*, 81, 846-855.

## Résumé

L'adéquation des apports alimentaires aux besoins des animaux et la prévision précise de leurs réponses aux pratiques alimentaires nécessitent de quantifier les éventuelles interactions digestives (non-additivité des valeurs potentielles des aliments au sein d'un régime). Deux bases de données ont été constituées de manière indépendante pour modéliser les effets spécifiques du niveau alimentaire et de la proportion d'aliment concentré (*PCO*) sur la digestibilité de la matière organique (*dMO*) du régime, sur les pertes énergétiques aux niveaux fécal, urinaire et de la production de méthane afin d'en déduire les conséquences sur les valeurs énergétiques des rations. La première base de données, BOVIDIG, rassemble 571 expériences (1482 traitements) sur bovins avec des mesures de digestibilité *in vivo* de la matière organique et la seconde, RUMENER, 151 expériences (1021 traitements) avec des mesures du métabolisme énergétique sur bovins, ovins et caprins.

Les résultats issus de ces deux bases sont globalement cohérents entre eux : l'augmentation de *NA* se traduit par une diminution de la digestibilité de la *dMO*, ou de l'énergie, qui est en partie compensée par de moindres pertes d'énergie aux niveaux urinaire et du méthane. L'accroissement *PCO* dans la ration entraîne une augmentation de la *dMO*, d'autant plus importante que la fraction fourrage associée est peu digestible et le niveau alimentaire, faible. La production de  $\text{CH}_4$  répond de façon curvilinéaire à *PCO*. De ces résultats, il ressort que l'évaluation de l'impact énergétique des interactions digestives ne peut se faire que sur la base de la *dMO*.

Les équations proposées permettent d'estimer, à partir de critères alimentaires simples (*NA* et *PCO*), les corrections à apporter sur la valeur énergétique des rations des différentes espèces de ruminants. Ces corrections sont un peu plus importantes pour les rations moyennes que les corrections actuelles des systèmes INRA, mais elles sont du même ordre de grandeur pour les rations «intensives» à fortes valeurs de *PCO* et *NA*.

## Abstract

### *Modelling of digestive interactions and methane production in ruminants*

The adequacy of feed allowances to animal requirements, and the accurate prediction of their responses to practical rationing systems require the quantification of the possible digestive interactions (non-additive effect of potential values of feeds within a diet). Two data bases were built separately to model the specific effects of feeding level (FL) and proportion of concentrate (PCO) on dietary organic matter digestibility (OMd), energy loss in faeces, urine and methane emission in order to estimate the impact on energy values. The first data set, BOVIDIG, included 571 papers (1482 treatments) on OMd with cattle, and the second one, RUMENER, 151 papers (1021 treatments) on calorimetric experiments with cattle, sheep and goats.

The results from these sets globally fitted together: an increase in FL decreased OMd, or energy digestibility, which was partly counterbalanced by lower energy losses as urine and methane. An increase in PCO increased OMd. This was more and more important when the associated forage was of low digestibility or the FL was low.  $\text{CH}_4$  losses were curvilinearly linked with PCO. These results show that the assessment of energy impact of digestive interaction cannot be accurately determined from OMd only.

The proposed equations allowed the estimation, with simple dietary criteria (FL or PCO), of corrections for the calculation of energy values of diets fed to several ruminant species. These corrections were slightly higher than the present ones proposed by the INRA systems for medium diets, but are equal for the intensive diets with high values of FL and PCO.

SAUVANT D., GIGER-REVERDIN S., 2009. Modélisation des interactions digestives et de la production de méthane chez les ruminants. *Inra Prod. Anim.*, 22, 375-384.