

Etude comparative de l'ingestion et de la digestion des fourrages tropicaux et tempérés

C. ASSOUMAYA¹, D. SAUVANT², H. ARCHIMÈDE¹

¹ INRA, UR143, Recherches Zootechniques, Prise d'eau, Petit-bourg,
F-97170 Guadeloupe, France

² INRA, UMR 791, Physiologie de la Nutrition et Alimentation, 16 rue Claude Bernard,
F-75231 Paris, France

Courriel : Harry.Archimede@antilles.inra.fr

Les comparaisons strictes des fourrages tempérés et tropicaux par la méthode expérimentale sont très difficiles en raison des différences de conditions de milieux et de physiologie des plantes fourragères. Des lois générales explicatives les plus connues de la valeur alimentaire des fourrages ont été appliquées ici aux fourrages tropicaux *via* des méta-analyses de bases de données. Les résultats montrent que pour mieux valoriser les fourrages tropicaux il faut se focaliser davantage sur l'amélioration de leur ingestion que sur celle de leur digestibilité.

La comparaison de la valeur alimentaire des fourrages tempérés et tropicaux a déjà été l'objet de synthèses dans la littérature (Leng 1990, Minson 1990). L'une des difficultés majeures pour mener à bien cette comparaison concerne le faible nombre d'expériences comparatives réalisées au sein d'un même laboratoire avec et dans des conditions expérimentales similaires. Dans ce contexte, la méta-analyse nous a semblé être un outil adéquat pour synthétiser la connaissance et aboutir à des comparaisons probantes grâce à la prise en compte d'un grand nombre d'essais publiés. De manière à pouvoir contrôler au mieux la variabilité inter-expérimentale, la comparaison entre les deux types de fourrages est effectuée à travers des lois générales connues de réponses de l'ingestion et de la digestion aux principales caractéristiques des régimes. L'objectif principal de l'étude était de vérifier si ces lois générales obtenues avec les fourrages tropicaux sont comparables à celles des fourrages tempérés et, dans l'affirmative, de permettre ainsi d'affiner leur comparaison.

1 / Construction de la base

Les articles de la base de données ont été retenus lorsqu'au moins l'une des caractéristiques suivantes étaient pré-

sente : quantité ingérée, durée de mastication, volume du rumen, transit digestif, digestibilité totale et/ou dans le rumen des principaux constituants (MO, NDF...). Les expérimentations pour lesquelles, les animaux étaient nourris en condition restreinte et/ou avec une teneur en concentré supérieure à 20 % n'ont pas été prises en compte dans cette étude. De même, les fourrages broyés, les régimes mixtes (paille + fourrage) contenant plus de 15 % de fourrages, ainsi que les animaux en lactation ont été exclus de l'analyse.

1.1 / Descriptif de la base de données et méthode d'analyse

La base de départ contenait 1693 traitements (915 fourrages de classe «tempérée» et 778 fourrages de classe «tropicale») conduits à travers 760 expérimentations issues de 360 publications scientifiques. Un fourrage était affecté à la classe «tropicale» quand il avait une physiologie en C4 (caractéristique des graminées tropicales) et quand il était récolté en milieu tropical. Un fourrage était affecté à la classe «tempérée» quand il avait une physiologie en C3 (caractéristique des graminées tempérées) et quand il était récolté en milieu tempéré. La base, utilisée pour les analyses (condition *ad libitum*, sans fourrages broyés...) contenait 1353 traitements (632 fourrages de classe «tempérée» et 721 fourra-

ges de classe «tropicale»), soit autant de lignes, conduits à travers 460 expérimentations issues de 236 publications scientifiques. Les expériences et les publications ont été codées. Des codes spécifiques ont été appliqués afin de pouvoir discriminer la nature du fourrage (tempéré, tropical, paille) et l'espèce animale (gros et petits ruminants). De plus, les principaux traitements expérimentaux étudiés ont été codés afin d'essayer de réduire la variabilité non contrôlée. Il s'agit, par ordre décroissant de fréquence, du type de fourrage (ensilage, foin, paille, vert, pâture) (n = 825), du stade physiologique du fourrage (< 28j, 28 à 35j, > 35j) (n = 412), de l'espèce végétale (graminées, légumineuses) (n = 200), du traitement physique (haché, long) (n = 57). Le tableau 1 présente le nombre d'observations de ces différentes modalités expérimentales. Compte tenu des déséquilibres entre fourrages tempérés et tropicaux pour les différents critères cités précédemment, seuls les effets de l'espèce végétale et du traitement physique ont pu être testés. Ces effets étaient significatifs mais ils n'ont pas modifié les conclusions obtenues entre les différentes classes de fourrage, ils n'ont pas été intégrés dans les analyses présentées dans cet article.

Afin d'extraire des lois générales applicables à tous les ruminants, les données d'ingestion ont été rapportées

Tableau 1. Répartition du nombre d'observations obtenues dans la base de données par type de fourrages (tempéré, tropical ou paille).

Fourrages	Tempéré	Tropical	Paille
Nombre total d'observations	574	680	68
<i>Expérimentations travaillant :</i>			
sur le type fourrage	283	474	39
sur l'âge de repousse	86	326	-
sur le traitement physique	50	7	-
sur l'espèce végétale	145	41	13
<i>Ovins à l'entretien</i>	339	472	56
<i>Ovins allaitants</i>	0	16	0
<i>Bovins à l'entretien</i>	315	229	28
<i>Bovins allaitants</i>	187	20	0

au Poids Vif (PV). Sauviant *et al* (2006) ont validé ce mode d'expression pour comparer l'ingestion de gros et petits ruminants, ce qui est très proche de la proposition de la puissance 0,9 du PV proposée par Poppi *et al* (1980) pour comparer les ingestions entre bovins et ovins. De même, les durées unitaires de mastication correspondent au rapport des durées totales de mastication sur les quantités ingérées, rapportées au poids vif. Les coefficients d'utilisation digestive des rations dans l'ensemble du tube digestif et dans les estomacs ont été obtenus avec les méthodes de référence (excrétion fécale et flux duodénaux). Certains paramètres (indices d'encombrement, temps de séjour dans le rumen...) ont été calculés à partir des caractéristiques recueillies dans les

publications. Les méthodes de calcul spécifiques appliquées ont été les suivantes :

– l'encombrement du rumen (NDFRUM) a été calculé en considérant la quantité de NDF dans le rumen (kg) rapportée au poids vif ;

– la durée de transit digestif a été estimée à partir des quantités de NDF dans le rumen, rapportées aux excréments fécaux journalières.

Le modèle statistique utilisé avait pour principe d'intégrer les lois générales les plus connues, à l'aide d'une ou plusieurs covariables (NDF, Matière Azotée Totale (MAT) du régime), tandis que le type de fourrage et l'espèce animale étaient considérés comme des facteurs qualitatifs. Le maximum de

données a toujours été pris en compte. Cependant, lorsqu'un traitement ou une expérimentation était à l'évidence aberrant (au-delà de 3 écarts-types par rapport aux moyennes ajustées) pour un caractère ou une relation considérée, il a été retiré de l'analyse statistique. La méta-analyse des données a été effectuée suivant les recommandations de Sauviant *et al* (2005) en utilisant le logiciel Minitab (2003). Le modèle statistique appliqué est le suivant :

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \sum A X_{ijk} + \epsilon_{ijk}$$

avec μ moyenne générale, α_i effet fourrage (2DL), β_j effet gros vs petits ruminants (1 DL), $\sum A X_{ijk}$ covariable exprimant une loi générale connue.

Les lois générales exprimées par les covariables sont rapportées dans le texte. Il en est de même des caractéristiques moyennes des groupes non ajustées par des covariables. Par contre, les moyennes ajustées par les covariables sont présentées dans les tableaux.

2 / Résultats

2.1 / Composition chimique

Le tableau 2 et la figure 1 présentent les moyennes et la dispersion des paramètres statistiques des principaux critères chimiques cités dans les publica-

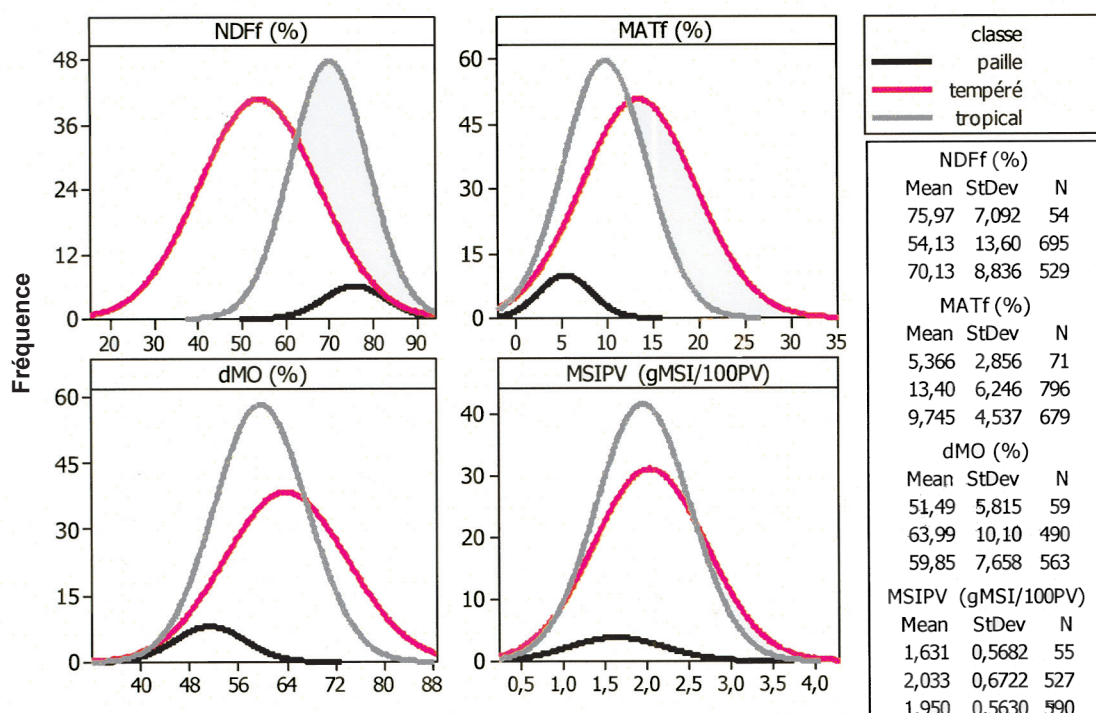
Figure 1. Dispersion des valeurs de composition chimique, de digestibilité de la matière organique et d'ingestibilité de la matière sèche en fonction des classes de fourrages (tempéré, tropical, paille).

Tableau 2. Valeurs moyennes de composition chimique, d'ingestion, de digestibilité, de comportement alimentaire, de contenu ruminal total et de transit des différentes classes de fourrage (tempéré, tropical ou paille).

Fourrages	Tempéré	Tropical	Paille
<i>Données de composition chimique (MS) :</i>			
Neutral detergent fibre (NDF)	54,13 (n=695 ; $\sigma=13,60$)	70,13 (n=529 ; $\sigma=8,84$)	75,97 (n=54 ; $\sigma=7,09$)
Acid detergent fibre (ADF)	33,23 (n=650 ; $\sigma=8,70$)	39,76 (n=375 ; $\sigma=7,74$)	49,61 (n=45 ; $\sigma=2,31$)
Lignine (ADL)	4,88 (n=394 ; $\sigma=2,60$)	7,13 (n=353 ; $\sigma=3,09$)	7,04 (n=45 ; $\sigma=2,31$)
Protéine (MAT)	13,40 (n=796 ; $\sigma=6,25$)	9,75 (n=679 ; $\sigma=4,54$)	5,37 (n=71 ; $\sigma=2,86$)
<i>Données d'ingestion/PV (g/100kg PV) :</i>			
Matière sèche	2,03 (n=527 ; $\sigma=0,03$)	1,95 (n=590 ; $\sigma=0,02$)	1,63 (n=55 ; $\sigma=0,08$)
Neutral detergent fibre	1,17 (n=424 ; $\sigma=0,02$)	1,37 (n=414 ; $\sigma=0,02$)	1,16 (n=40 ; $\sigma=0,06$)
Acid detergent fibre	0,71 (n=407 ; $\sigma=0,01$)	0,84 (n=283 ; $\sigma=0,02$)	0,75 (n=34 ; $\sigma=0,04$)
Lignine	0,11 (n=263 ; $\sigma=0,004$)	0,15 (n=275 ; $\sigma=0,005$)	0,75 (n=34 ; $\sigma=0,008$)
Protéine	0,27 (n=510 ; $\sigma=0,008$)	0,19 (n=560 ; $\sigma=0,005$)	0,09 (n=55 ; $\sigma=0,01$)
<i>Données de digestibilité totale (%) :</i>			
Matière Organique	65,57 (n=651 ; $\sigma=10,52$)	59,99 (n=620 ; $\sigma= 8,22$)	51,60 (n=73 ; $\sigma= 6,16$)
Neutral detergent fibre	60,23 (n=406 ; $\sigma=12,30$)	60,74 (n=336 ; $\sigma= 9,86$)	53,17 (n=53 ; $\sigma= 9,05$)
Acid detergent fibre	55,51 (n=257 ; $\sigma=12,56$)	59,04 (n=161 ; $\sigma=10,99$)	51,17 (n=34 ; $\sigma=11,27$)
Protéine	62,78 (n=407 ; $\sigma=17,00$)	55,79 (n=295 ; $\sigma=19,13$)	26,36 (n=48 ; $\sigma=39,76$)
<i>Données de dégradation ruminale (%) :</i>			
Matière Organique	47,17 (n=246 ; $\sigma=11,71$)	45,93 (n= 93 ; $\sigma= 7,79$)	30,57 (n=23 ; $\sigma=12,68$)
Neutral detergent fibre	56,72 (n=128 ; $\sigma=14,87$)	54,88 (n= 61 ; $\sigma=12,83$)	52,28 (n= 4 ; $\sigma= 5,89$)
Acid detergent fibre	46,15 (n= 63 ; $\sigma=13,32$)	52,01 (n= 38 ; $\sigma=16,22$)	38,73 (n= 6 ; $\sigma=12,30$)
<i>Données de comportement alimentaire (mn) :</i>			
Durées d'ingestion	313 (n=321 ; $\sigma=144$)	396 (n= 89 ; $\sigma=101$)	192 (n=8 ; $\sigma= 67$)
Durées de rumination	463 (n=327 ; $\sigma=121$)	461 (n= 99 ; $\sigma= 89$)	573 (n=8 ; $\sigma=200$)
<i>Données de contenu ruminal total (kg) :</i>			
Matière sèche (bovin à l'entretien)	8,44 (n=87 ; $\sigma=3,68$)	7,62 (n=39 ; $\sigma=1,89$)	5,84 (n=21 ; $\sigma=2,27$)
Neutral detergent fibre (bovin à l'entretien)	4,16 (n=32 ; $\sigma=2,30$)	6,83 (n=10 ; $\sigma=1,21$)	5,57 (n= 2 ; $\sigma=0,66$)
Acid detergent fibre (bovin à l'entretien)	0,93 (n= 9 ; $\sigma=0,37$)	1,67 (n= 4 ; $\sigma=0,21$)	
Matière sèche (ovin à l'entretien)	1,04 (n=58 ; $\sigma=0,41$)	0,95 (n=88 ; $\sigma=0,47$)	0,88 (n=16 ; $\sigma=0,46$)
Neutral detergent fibre (ovin à l'entretien)	0,71 (n=34 ; $\sigma=0,31$)	0,76 (n=51 ; $\sigma=0,29$)	0,58 (n=14 ; $\sigma=0,20$)
Acid detergent fibre (ovin à l'entretien)	0,41 (n=18 ; $\sigma=0,22$)	0,46 (n=25 ; $\sigma=0,21$)	0,41 (n=12 ; $\sigma=0,10$)
<i>Données de transit (h⁻¹) :</i>			
Phase liquide	0,097 (n=236 ; $\sigma=0,043$)	0,065 (n=106 ; $\sigma=0,017$)	0,057 (n=41 ; $\sigma=0,029$)
Particules solides	0,035 (n=329 ; $\sigma=0,014$)	0,032 (n=218 ; $\sigma=0,012$)	0,030 (n=59 ; $\sigma=0,015$)

tions. Il apparaît que, sur les échantillons considérés, les teneurs en constituants pariétaux des fourrages tempérés sont plus faibles que pour les fourrages tropicaux. Par contre, la comparaison entre les fourrages tropicaux et les pailles ne révèle pas de différence significative pour la teneur en NDF. Les teneurs en MAT des fourrages tempérés sont plus élevées que celles des tropicaux. Ces dernières sont plus élevées que celles des pailles.

La figure 2, qui discrimine les 3 types de fourrages, met en évidence une corrélation négative entre la MAT et le NDF tout en illustrant une forte variabilité de la MAT pour un même niveau de NDF. Le traitement statistique de la relation entre les critères MAT et NDF indique que la même régression s'applique aux fourrages tempérés et tropicaux. Ainsi, pour une même teneur moyenne en NDF (61,6 %), les fourrages tempérés et tropicaux présentent

une même teneur en MAT (11,5 % et 11,7 %), tandis que les pailles sont à un niveau inférieur (8,17 %). Les régressions par groupe sont les suivantes :

$$\text{MAT (\%)} = - 0,26 \text{ NDF (\%)} + 28$$

(pour les fourrages tempérés et tropicaux) (n = 1171 ; $\sigma = 4,63$; P = 0,000 ; R² = 0,4)

$$\text{MAT (\%)} = - 0,14 \text{ NDF (\%)} + 14,7$$

(pour les pailles) (n = 54 ; $\sigma = 2,12$; P = 0,002 ; R² = 0,2)

2.2 / Ingestion

Lorsque aucune covariable n'est prise en compte, des différences hautement significatives apparaissent entre les niveaux d'ingestion des différents types de fourrages. Pour MSIPV (kg MSI/100 PV) les résultats sont respectivement pour les fourrages tempérés (Te), tropicaux (Tr) et pailles (Pa) de 2,033a ; 1,950b ; 1,631c (n = 1172 ; $\sigma = 0,61$; P < 0,001 ; R² = 0,02). Ainsi, les fourrages tempérés sont significati-

vement mieux ingérés que les fourrages tropicaux ; ces derniers étant significativement mieux ingérés que les pailles. Les covariables ont été sélectionnées en testant des relations globales entre la matière sèche ingérée et les teneurs en NDF ou MAT des mêmes fourrages. Les meilleures régressions ont été obtenues avec la MAT :

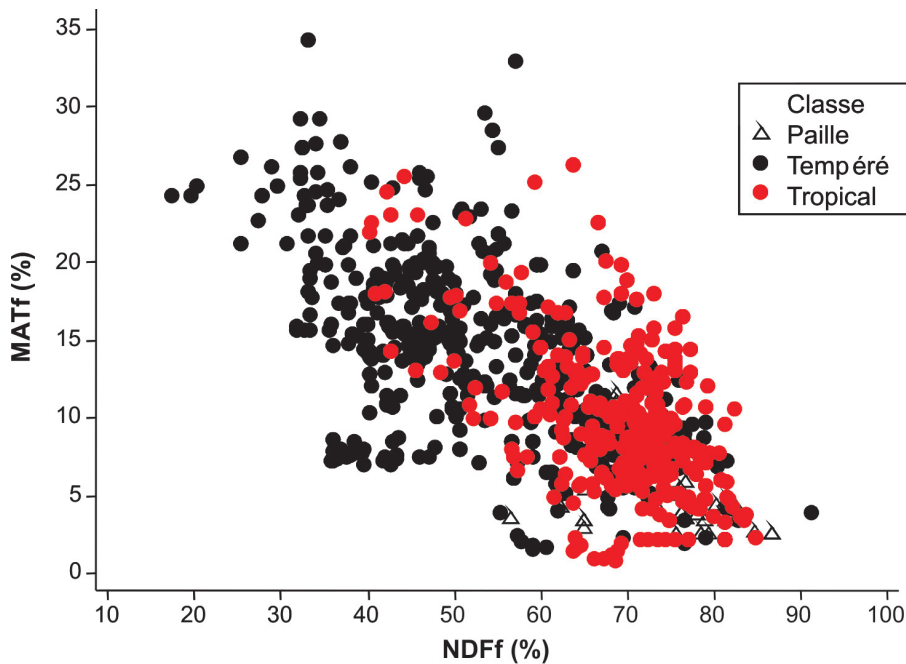
$$\text{MSIPV (kg MSI/100 PV)} = - 22,10$$

$$\text{MAT}^2 \text{ (\%)} + 0,08 \text{ MAT (\%)} + 1,31$$

(n = 1125 ; $\sigma = 0,57$; P = 0,103 ; R² = 0,2).

La hiérarchie entre les niveaux d'ingestion pour les trois groupes de fourrages demeure la même que celle observée sans covariable mais les seuils de signification diffèrent entre les fourrages tropicaux et les fourrages à base de paille qui ne sont plus significativement différents (tableau 3). Les mêmes tendances sont observées lorsque la teneur en NDF du fourrage est prise en covariable.

Figure 2. Evolution de la teneur en protéines du fourrage en fonction de celle en NDF, exprimées en pourcentage de la matière sèche pour les différentes classes de fourrages (tempéré, tropical ou paille).



MAT (%) = - 0,26 NDF (%) + 28 (pour les fourrages tempérés et tropicaux) (n = 1171 ; s = 4,63 ; P = 0,000 ; R² = 40%)

MAT (%) = - 0,14 NDF (%) + 14,7 (pour les pailles) (n = 54 ; s = 2,12 ; P = 0,002 ; R² = 17,4%)

2.3/ Digestion totale et dans le rumen

a) Digestion totale (MO et NDF)

– Lorsque aucune covariable n'est prise en compte, des différences hautement significatives séparent les valeurs de dMO des différents fourrages (Te = 63,99 ; Tr = 59,85 ; Pa = 51,49 ; avec n = 1112 ; σ = 8,74 ; P < 0,001 ;

R² = 0,1). La digestibilité totale de la matière organique est significativement plus importante pour les fourrages tempérés que pour les fourrages tropicaux. La dMO de ces derniers est significativement plus importante que celle des fourrages à base de paille. Pour la dMO, deux covariables majeures ont été testées pour intégrer les relations présentées aux figures 3 et 4. La meilleure combinaison de celles-ci

intègre les termes quadratiques NDF² et MAT² :

$$\begin{aligned} \text{dMO (\%)} = & 63,10^{-4}\text{NDF}^2 \text{ (\%)} \\ & - 30,10^{-3}\text{MAT}^2 \text{ (\%)} + 1,50\text{MAT (\%)} \\ & - 0,89\text{NDF (\%)} + 77,84 \text{ (n = 800 ;} \\ & \sigma = 6,99 ; P < 0,005 ; R^2 = 0,4). \end{aligned}$$

Dans cette analyse, il ressort qu'à même teneur en NDF et MAT, la dMO des fourrages tropicaux, est d'environ 1/2 point inférieure à celle des tempérés ; cette différence n'est pas significative (tableau 3). Par contre, la paille est significativement moins digérée que les deux autres fourrages.

– Lorsque aucune covariable n'est prise en compte, les digestibilités des parois (NDF) végétales des fourrages tempérés et tropicaux, ne sont pas significativement différentes. Ces dernières sont significativement différentes des pailles en raison de la faible valeur de la paille (Te = 60,45 ; Tr = 60,80 ; Pa = 53,39 ; avec n = 651 ; σ = 10,60 ; P < 0,001 ; R² = 0,03).

Le même jeu de covariables utilisé avec la dMO a été testé :

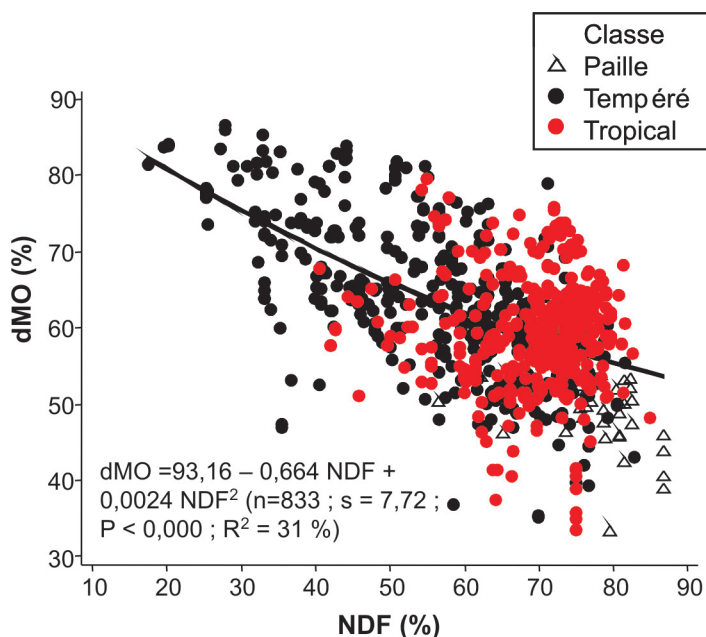
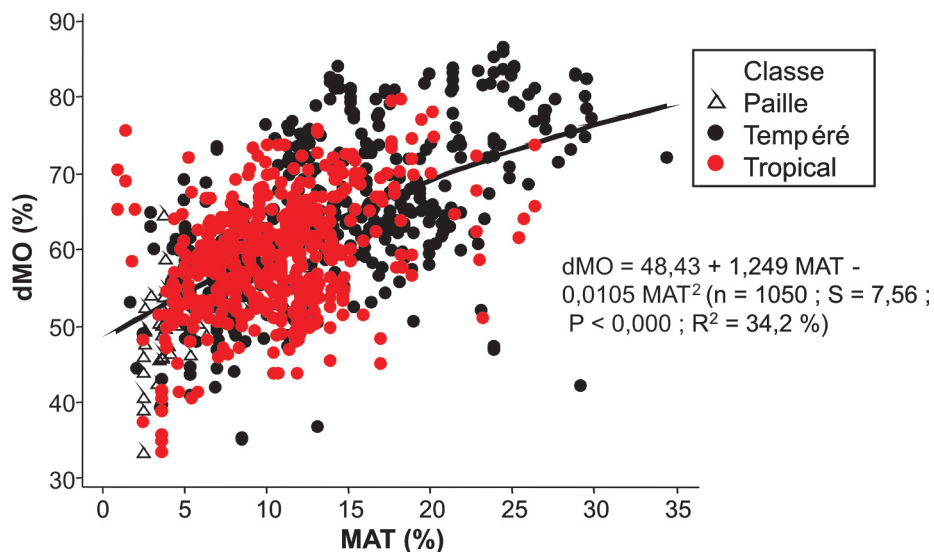
$$\begin{aligned} \text{dNDF (\%)} = & 77,10^{-4}\text{NDF}^2 \text{ (\%)} \\ & - 26,10^{-3}\text{MAT}^2 \text{ (\%)} + 1,87\text{MAT (\%)} \\ & - 0,56\text{NDF (\%)} + 44,75 \text{ (n = 616 ;} \\ & \sigma = 9,71 ; P < 0,03 ; R^2 = 0,2). \end{aligned}$$

Avec ce jeu de covariables, la hiérarchie entre les fourrages, observée pour la dMO, est conservée. Ainsi la dNDF des pailles demeure significativement plus faible que celles des fourrages de type tempéré et tropical (P < 0,03 ; tableau 3).

Tableau 3. Estimation des paramètres d'ingestion et de digestion à même niveau de teneur en parois ou de MAT (covariables : MAT, NDF, MAT², NDF²)

	Tempéré	Tropical	Paille	P	R ²	s
Ingestion à même teneur en protéines brutes (covariables : MAT, MAT ²) : Matière sèche ingérée (kg MSI/kg PV)	1,969	1,916	1,801	0,103	0,2	0,57
Digestibilité totale et dans le rumen de la matière organique et de la paroi (NDF) à même teneur en paroi et protéines brutes (covariables : NDF, NDF ² , MAT, MAT ²)	61,91a	61,52a	57,39b	0,004	0,4	7,00
dMO (%)	61,01 ^a	60,47a	55,45b	0,028	0,2	9,71
dNDF (%)	45,89a	50,34b	33,51c	0,000	0,3	9,30
drMO (%)	56,71	55,59	-	0,677	0,2	13,08
drNDF (%)						
Ingestion de matière organique digestible exprimée sur le poids vif (MODIPV), à même teneur en protéines brutes ou parois						
- (covariables : MAT, MAT ²) MODIPV (g/kg PV)	11,61a	11,10a	9,51	0,001	0,2	3,85
- (covariables : NDF ²) MODIPV (g/kg PV)	11,26a	11,74a	8,25b	0,000	0,2	3,65

Figures 3 et 4. Digestibilité de la matière organique en fonction de la teneur en protéines brutes du fourrage (fig. 3) ou de celle en NDF (fig.4) pour les différentes classes de fourrage (tempéré, tropical ou paille).



b/ Digestion dans le rumen (MO et NDF) (tableau 3)

– En absence de covariable, la paille a présenté une digestibilité de la MO significativement plus faible que les autres fourrages (Te : 47,5, Tr = 45,9, Pa = 23,8 ; avec n = 313 ; $\sigma = 10,08$; $P < 0,001$; $R^2 = 0,2$).

La dMO ruminale a varié significativement avec les teneurs en NDF et MAT de la ration :

$$\text{drMO (\%)} = -15,10^{-4}\text{NDF}^2 (\%) - 46,10^{-4}\text{MAT}^2 (\%) + 0,42\text{MAT} (\%) + 0,05\text{NDF} (\%) + 41,37 \quad (n = 255 ; \sigma = 9,30 ; P < 0,001 ; R^2 = 0,3).$$

L'analyse de covariance a indiqué, qu'à teneurs comparables en NDF et MAT, la digestibilité dans le rumen des fourrages tropicaux était supérieure à celle des fourrages tempérés tandis qu'elle était nettement inférieure pour la paille (tableau 3).

– Lorsqu'aucune covariable n'est prise en compte, il n'y a pas différence de digestibilités ruminales du NDF entre fourrages : Te = 57,10, Tr = 54,90, Pa = . (n = 171 ; $\sigma = 13,76$; $P = 0,314$; $R^2 = 0,60$ %).

La digestibilité du NDF dans le rumen n'a pas été influencée par le jeu de covariables utilisé précédemment :

$$\begin{aligned} \text{drNDF (\%)} &= 47,10^{-4}\text{NDF}^2 (\%) \\ &- 20,10^{-3}\text{MAT}^2 (\%) + 2,02\text{MAT} (\%) \\ &- 0,13\text{NDF} (\%) + 24,32 \quad (n = 158 ; \\ &\sigma = 13,08 ; P > 0,6 ; R^2 = 0,2). \end{aligned}$$

L'analyse de covariance de la drNDF a indiqué une absence de différence significative entre les types de fourrage.

c/ Matière Organique Digestible Ingérée (MODI) (tableau 3)

En ce qui concerne les niveaux d'ingestion de matière organique digestible exprimée sur le poids vif (MODIPV en g MODI/kg PV), lorsque aucune covariable n'est prise en compte, les différences entre chaque classe de fourrages sont hautement significatives (MODIPV : Te = 12,08, Tr = 11,35, Pa = 7,51 ; avec n = 1042 ; $\sigma = 4,15$; $P < 0,001$; $R^2 = 0,05$).

Deux combinaisons significatives de co-variables ont été testées sur la MODIPV :

$$\begin{aligned} \text{MODIPV (g MODI/kg PV)} &= \\ &- 11,10^{-3} \text{MAT}^2 (\%) + 0,6 \text{MAT} (\%) \\ &+ 5,84 \quad (n = 997 ; \sigma = 3,85 ; P < 0,001 ; \\ &R^2 = 0,2) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{MODIPV (g MODI/kg PV)} &= \\ &- 9,10^{-4} \text{NDF}^2 (\%) + 14,2 \quad (n = 783 ; \\ &\sigma = 3,65 ; P < 0,001 ; R^2 = 0,2). \end{aligned}$$

A même teneur en MAT, les hiérarchies obtenues entre les trois types de fourrages sont globalement confirmées, cependant les écarts sont moins marqués (tableau 3). En revanche, à même teneur en NDF les niveaux d'ingestion de matière organique digestibles ne sont pas significativement différents entre les fourrages tempérés et tropicaux.

2.4 / Critères de mastication, d'encombrement et de transit digestif

a) Activités de mastication (tableau 4)

Lorsque aucune covariable n'était prise en compte, les durées unitaires de mastication (DUM, min/gMSI/kgPV) des fourrages tempérés et tropicaux ne différaient pas significativement (Te = 422,7, Tr = 441,2 ; avec n = 210 ; $\sigma = 155,3$; $P > 0,6$; $R^2 = 0,03$).

Différentes covariables ont été appliquées :

$$\begin{aligned} \text{DUM (min/gMSI/kgPV)} &= 3,02 \text{NDF} \\ &(\%) + 216 \quad (n = 153 ; \sigma = 118,7 ; \\ &P > 0,2 ; R^2 = 0,1). \end{aligned}$$

Tableau 4. Estimation des durées unitaires de mastication (DUM), de l'encombrement ruminal et du temps de rétention moyen en fonction du type de fourrage (tempéré, tropical ou paille).

	Tempéré	Tropical	Paille	P	R ²	s
Durées Unitaires de mastication à même teneur en NDF - (covariable : NDF) DUM (min/gMSI/kgPV)	431,0	449,4		0,259	0,2	118,7
Encombrement ruminal à même teneur en paroi - (covariable : NDF) NDFRum (kg/%kg PV)	1,206a	1,435b	1,074a	0,000	0,5	0,27
Temps Moyen de Rétention (TMR) dans le rumen à même teneur en paroi - (covariable : NDF, NDF ²) TMR (h)	32,69a	36,87b	38,31b	0,004	0,2	12,32

Avec cette covariable, la DUM des fourrages tempérés tend à être plus faible que celle des fourrages tropicaux. La teneur en MAT du fourrage, prise en covariable, donne la même tendance.

b) Encombrement dans le rumen

L'encombrement a été estimé à travers NDFRUM (kg MSRUM/100 kg PV). Les critères utilisés pour estimer l'encombrement dans le rumen sont cohérents avec les durées de présence, exprimées en jours, des contenus digestifs dans le rumen. Lorsque aucune covariable n'était prise en compte, l'encombrement dans le rumen, rapporté au poids vif, était significativement plus faible pour les fourrages tempérés, comparativement aux fourrages tropicaux et aux pailles (NDFRUM : $T_e = 0,999$; $T_r = 1,527$; $P_a = 1,341$; avec $n = 140$; $\sigma = 0,34$; $P < 0,001$; $R^2 = 0,3$).

L'encombrement dans le rumen a été significativement et positivement influencé par la teneur en NDF de la ration :

$NDFRUM$ (kg MSRUM/100 kg PV) = $0,018$ NDF (%) + $0,08$ ($n = 132$; $\sigma = 0,27$; $P < 0,001$; $R^2 = 0,5$).

L'analyse de covariance a indiqué qu'à même teneur en NDF dans la ration, l'encombrement dans le rumen en NDF des fourrages tropicaux était significativement plus importante que celui des fourrages tempérés (tableau 4), la paille étant nettement moins encombrante.

c) Transit digestif

Plusieurs variantes méthodologiques ont été utilisées. Les analyses ont été conduites sur des données de transit estimées par les temps de séjour dans le rumen, exprimés en heures (méthode des marqueurs). En absence de ces mesures, le transit était estimé à partir

des quantités de MS (ou de NDF) dans le rumen, rapportées aux excréments fécaux journalières respectives. Les valeurs obtenues par cette dernière méthode étaient en général largement supérieures à celles obtenues par mesure directe à l'aide de marqueurs digestifs, cependant les tendances et les hiérarchies entre traitements sont demeurées comparables.

En absence de covariable, la durée de transit, exprimée en heures, a été plus importante pour la paille (TMR : $T_e = 33,9a$, $T_r = 36,7a$, $P_a = 47,4b$; avec $n = 513$; $\sigma = 15,04$; $P < 0,001$; $R^2 = 0,06$).

La teneur en NDF de la ration a significativement influencé le transit digestif, vraisemblablement en liaison avec son effet sur l'ingestion :

TMR (h) = $0,01NDF^2$ (%) - $1,05$ NDF (%) + $56,82$ ($n = 427$; $\sigma = 12,32$; $P < 0,005$; $R^2 = 0,2$).

Dans ce cas, l'analyse de covariance a mis en évidence que les fourrages tropicaux et les pailles présentaient un transit plus long que celui des fourrages tempérés.

3 / Discussion

3.1/ Considérations générales

Plusieurs synthèses bibliographiques ont eu pour but de comparer les fourrages tropicaux aux fourrages tempérés (Leng 1990, Minson 1990). Cependant, à notre connaissance, ce travail est la première méta-analyse publiée sur le sujet. Peu d'études expérimentales ayant porté sur une comparaison de fourrages tempérés et tropicaux nous avons dû, adapter la méta-analyse à la structure de la base de données. En conséquence, la puissance statistique de la méta-analyse est plus faible car il

est impossible de réaliser des comparaisons en intra-expériences qui auraient eu l'avantage de réduire la variabilité résiduelle. Cette contrainte a motivé le choix des modèles d'analyses basés sur l'étude des écarts entre types de fourrages en se calant sur des lois générales connues. Cette méthode semble satisfaisante dans la mesure où la plupart des modèles étudiés se sont révélés très significatifs.

Une autre conséquence de cette contrainte a été la nécessité de travailler sur un nombre important de données. Nous avons ainsi essayé d'être exhaustif de la littérature disponible pour les critères considérés, sans pour autant être certain de l'avoir été car les travaux expérimentaux conduits sur les fourrages tropicaux sont parfois publiés dans des revues à caractère local qui sont difficiles à atteindre avec les moteurs de recherche bibliographiques. Une autre difficulté de cette étude réside dans le déséquilibre du nombre de données entre les trois classes de fourrages retenues, et ceci d'autant plus que l'on s'intéressait aux critères digestifs les plus difficiles à mesurer (transit, durée de mastication...).

L'une des limites au caractère explicatif de la base de données est la relation inverse qui lie les teneurs en azote et en parois, mais c'est une loi générale aux fourrages. Les gradients croissants en NDF impliquent des contraintes physiques en matière de déterminisme dans l'ingestion alors que les gradients décroissants de MAT pénalisent l'activité microbienne. Ces deux phénomènes corrélés peuvent tous deux expliquer une part de variabilité de l'ingestion des fourrages. En conséquence, une certaine prudence est nécessaire, sur certaines conclusions relatives à l'impact des facteurs mécaniques sur l'ingestion des fourrages.

3.2 / Composition chimique des fourrages

Cette méta-analyse confirme les conclusions déjà obtenues dans les différentes synthèses bibliographiques publiées sur la caractérisation chimique des fourrages : les graminées tropicales étudiées sont en moyenne plus riches en parois mais plus pauvres en matières azotées que les graminées tempérées. Cependant, on peut s'interroger sur la pertinence des critères classiques de la composition chimique utilisés pour comparer les fourrages entre eux car ils ne rendent pas forcément compte d'éléments de structure de la matière. Ainsi, comme indiqué par Wilson (1994), comparativement aux graminées tempérées, les graminées tropicales contiennent plus de cellules de type sclérenchyme, lignifiées, plus récalcitrantes à la dégradation physique.

Les comparaisons des teneurs en protéines brutes entre les graminées tropicales et tempérées doivent être analysées avec prudence, car d'une part, les différences disparaissent quand la comparaison entre graminées est réalisée à même niveau de NDF et d'autre part la gestion agronomique (fertilisation, irrigation) influence la composition des fourrages (composants pariétaux, MAT). Le niveau moyen d'intensification des fourrages n'est probablement pas le même dans les environnements tropicaux et tempérés, ce qui peut être à l'origine des biais dans les comparaisons (Minson 1990). Par conséquent la comparaison entre fourrages tempérés et tropicaux ne peut se réduire à la comparaison de simples réalités physiologiques (plantes en C4/plantes en C3).

3.3 / Ingestion, digestibilité totale, mastication et encombrement dans le rumen

Plusieurs auteurs ont déjà indiqué que l'ingestion volontaire des fourrages tropicaux était inférieure à celles des fourrages tempérés (Leng 1990, Minson 1990, Kennedy 1995). Nos résultats obtenus d'une part, à partir d'un nombre de données plus important que dans les travaux cités et, d'autre part, sur la comparaison des fourrages à même niveau d'azote et de constituants pariétaux, confirment les observations de la littérature. Néanmoins, il est important de noter que l'analyse comparative de l'ingestibilité reste très globale. Par exemple, elle n'a pas traité spécifiquement l'influence majeure de l'âge du fourrage, bien que cette caractéristique soit piégée en partie ici avec des covariables telles que les teneurs en NDF et MAT. De plus, l'effet des variétés fourragères, n'a pas été introduit dans l'analyse à cause de la configuration (fréquence d'observations par espèce) de la base de données. Enfin, notre analyse ne prend pas en compte les différences entre légumineuses et graminées (nombre de valeurs trop faible) alors que la composition structurale des parois cellulaires de ces deux familles est différente avec de probables conséquences sur l'ingestion. Les légumineuses tempérées sont ingérées en plus grande quantité que les graminées car elles offrent une moindre résistance à leur réduction qui a lieu durant les mastications ingestive et mérycique (Demarquilly *et al* 1981). La plus faible résistance des légumineuses tempérées à la réduction de taille des particules alimentaires par la mastication a pour conséquence des temps de rétention dans le rumen plus courts que ceux des graminées. Les grosses particules des légumineuses sont aussi réduites plus rapidement dans le rumen que celles des graminées (Rémond *et al* 1995). Cette différenciation entre légumineuses et graminées tempérées est probablement amplifiée pour les fourrages tropicaux car il n'y a aucune différence dans la structure de la paroi cellulaire entre des légumineuses tropicales et tempérées alors que la paroi cellulaire des graminées tropicales est plus dure que celle des fourrages tempérés. Dans un essai, McLeod *et al* (1990), ont estimé que la résistance à la réduction de taille des grosses particules était plus importante avec les graminées comparativement aux légumineuses (12,5 vs 9,0 mouvements de mastication/g de grosse particule).

Les différences d'ingestion observées en comparant les fourrages tempérés aux tropicaux, à même niveau de MAT et de NDF, pourraient s'expliquer par la composition physico-chimique des parois cellulaires. En effet, l'augmentation de l'ingestion exige une dégradation physique des fourrages par la mastication (réduction de taille des particules dans le rumen) corrélée avec une vitesse de passage plus rapide des particules alimentaires vers l'abomasum. Nos résultats discriminent significativement les fourrages tempérés des fourrages tropicaux sur les paramètres qui illustrent l'activité masticatrice (encombrement du rumen, durée unitaire de mastication). En effet, en comparant les graminées tropicales aux tempérées, le travail masticatoire pour valoriser 1 kg de MS de fourrage tropi-

cal augmente significativement (50 % sur toute la base de données, 15 % quand les niveaux de MAT et NDF sont pris en considération). Dans les essais comparant strictement les graminées tropicales et tempérées, MacLeod *et al* (1990), ont rapporté une augmentation moyenne du temps de mastication de 20 % pour les fourrages tropicaux par rapport aux fourrages tempérés.

Les durées journalières de mastication enregistrées avec les fourrages tempérés sont en moyenne 80 mn inférieures à celles des fourrages tropicaux. Par ailleurs, les durées de mastication journalières, observées avec ces derniers avoisinent les 900 mn. Elles sont donc très proches des temps maximum d'ingestion observés chez des animaux à l'entretien (Jarrige *et al* 1995). Ce résultat met en évidence l'impact de contraintes physiques sur l'ingestion de graminées tropicales comme d'autres auteurs l'avaient déjà rapporté (Minson 1990, Kennedy 1995).

L'encombrement dans le rumen d'animaux nourris avec du fourrage tropical est significativement plus élevé (49 %) que celui d'animaux nourris avec du fourrage tempéré. Ce résultat est en accord avec ceux illustrant l'activité masticatoire et le *turnover* du rumen. Bien que la faiblesse du nombre de données concernant la granulométrie du contenu dans le rumen n'a pas permis d'analyses statistiques, nous supposons, qu'à composition chimique comparable, le compartiment des grosses particules piégées dans le rumen est plus important avec les fourrages tropicaux à cause de l'importance du travail de mastication pour réduire la taille des particules. Le niveau d'ingestion est étroitement associé avec la proportion de fibres indigestibles dans l'alimentation et au temps de rétention de ces fibres dans le rumen (Ulyatt *et al* 1986, Minson 1990). Le temps nécessaire à la réduction de taille des particules alimentaires et en conséquence à la durée de présence dans le rumen, conditionne l'ingestion. La digestion est quasi inefficace sur le temps de réduction des particules (Wilson *et al* 1989) mais il ne peut être exclu un effet indirect par une fragilisation des tissus (Evans *et al* 1973) augmentant ainsi l'efficacité de la rumination sur la durée de la réduction de particules.

Différents auteurs (Leng 1990, Minson 1990) ont évoqué le fait que les fourrages tropicaux pourraient être moins digestibles que les fourrages tempérés. A même teneur en paroi, nos

résultats infirment cette conclusion, la différence de DMO n'étant que de 1 point entre les deux types de fourrages. Elle n'est pas significative lorsque seuls des critères analytiques sont pris en compte. Nos comparaisons réalisées à même composition chimique, piègent partiellement les différences de stade de maturité entre fourrages tropicaux et tempérés et expliquent les différences observées avec la littérature. En fait, à cause de leur physiologie (photosynthèse en C4), les graminées tropicales croissent plus vite que les tempérées et présentent une maturation plus rapide. Ceci peut expliquer qu'à âge identique, les graminées tropicales soient moins digérées que les tempérées. Classiquement, les essais qui comparent ces deux types de fourrages prennent en compte l'âge calendaire mais jamais l'âge physiologique. La digestibilité similaire du NDF entre les deux types de fourrages, pourrait s'expliquer par les niveaux d'ingestion plus faibles et/ou le temps de séjour plus long dans le rumen pour les fourrages tropicaux.

La conséquence des différences observées sur les niveaux d'ingestion et de digestibilité entre fourrages tempérés et tropicaux explique les différences observées dans l'ingestion de la matière organique digestible. Par conséquent, la quantité d'énergie disponible nécessaire aux animaux est plus faible avec du fourrage tropical qu'avec du fourrage tempéré.

La corrélation positive entre l'ingestion et la digestibilité est souvent analy-

sée comme une relation de cause à effet. Cependant, la compilation des données de fourrages tropicaux et tempérés, l'absence de différences de digestibilité pour une même teneur en NDF, alors que des différences d'ingestibilité sont enregistrées, plaident pour l'absence d'une relation «de cause à effet» étroite entre l'ingestion et la digestibilité. Par conséquent, ce résultat pourrait aussi indiquer que la cellulolyse n'est pas forcément un facteur limitant en matière d'ingestion alors qu'il peut l'être en matière de digestion mais des investigations supplémentaires sont nécessaires pour valider cette hypothèse. L'ingestibilité comme indiquée ci-dessus, serait davantage expliquée par des phénomènes de réduction de taille des particules.

Les résultats de digestibilités dans le rumen sont en adéquation avec les résultats globaux illustrant une absence de différence significative quand les fourrages tropicaux et tempérés sont comparés à même composition chimique.

Conclusion

La méta-analyse a permis d'obtenir des informations nouvelles concernant l'étude comparative des fourrages tropicaux *versus* tempérés. Les nouveaux résultats obtenus sont liés à la méthodologie utilisée qui a permis de conduire les comparaisons entre types de fourrages sur les mêmes bases, chose quasiment impossible par la méthode expérimentale classique. Il apparaît que la

digestibilité de fourrages tropicaux et en particulier la digestibilité des parois ne sont pas différentes entre fourrages tropicaux et fourrages tempérés. La principale conclusion de ce travail est que la différence majeure entre les fourrages tempérés et tropicaux est la moindre ingestibilité de ces derniers même lorsque la comparaison est faite à même teneur en parois. On peut supposer que l'explication réside dans le fait que digérer les parois cellulaires des fourrages tropicaux nécessite un travail de mastication plus élevé comme l'indique les résultats des durées unitaires de mastication. Nous émettons aussi l'hypothèse que des vitesses de digestion plus faibles avec les fourrages tropicaux pourraient aussi expliquer le niveau d'ingestion plus faible, comme semble l'indiquer l'encombrement du rumen et les temps de séjour plus élevés avec ces fourrages.

Les résultats plaident pour une valorisation des fourrages tropicaux à de jeunes stades physiologiques. L'ensemble des résultats interpelle aussi sur la pertinence de la valeur des paramètres utilisés pour estimer la valeur alimentaire des fourrages tropicaux avec le système INRA. Quel est l'impact de l'effort de mastication plus grand, induit par l'ingestion des fourrages tropicaux, sur les pertes énergétiques et en conséquence sur la valeur du coefficient de passage entre l'énergie métabolisable et nette ?

Références

- Evans E.W., Pearce G.R., Burnett J., Pillinger L., 1973. Changes in some physical characteristics of the digesta in the reticulo-rumen of cows fed once daily. *Br. J. Nutr.*, 29, 357-376.
- Demarquilly C., Andrieu J., Weiss P., 1981. L'ingestibilité des fourrages verts et des foin et sa prévision. In : *Prévision de la valeur nutritive des aliments des ruminants*. INRA Editions, Paris, France, 155-157.
- Jarrige R., Dulphy J.-P., Favardin P., Baumont R., Demarquilly C. 1995. Activités d'ingestion et de rumination. In : R. Jarrige, Y. Ruckebusch., C. Demarquilly, M.H. Farce, M. Journet (Eds), *Nutrition des ruminants domestiques, ingestion et digestion*. INRA Editions, Paris, France, 123-181.
- Kennedy P.M., 1995. Comparative adaptability of herbivores to tropical environments. In: M. Journet, E. Grenet, M.H. Farce, M. Thériez, C. Demarquilly (Eds), *Recent development in the nutrition of herbivores*, Proc. IV Int. Symp. Nutr. Herb., INRA Editions, Paris, France, 309-328.
- Leng R.A., 1990. Factors affecting the utilization of «poor-quality» forages by ruminants particularly under tropical conditions. *Nutr. Res. Rev.*, 3, 277-303.
- McLeod M.N., Kennedy P.M., Minson D.J., 1990. Resistance of leaf and stem fractions of tropical forage to chewing and passage in cattle. *Brit. J. Nutr.*, 63, 105-119.
- Minitab Inc., 2003. MINITAB Statistical Software, Release 14 for Windows, State College, Pennsylvania.
- Minson D.J., 1990. Forage in ruminant nutrition. Minson D.J. (Eds), San Diego, California 92101: Academic Press, Inc., 483p.
- Poppi D.P., Minson D.J., Ternouth J.H., 1990. Studies of cattle and sheep eating leaf and stem fractions of grasses. 1. The voluntary intake, digestibility and retention time in the reticulo-rumen. *Aust. J. Agric. Res.*, 32, 99-108.
- Rémond B., Brugère H., Poncet C., Baumont R., 1995. Le contenu du réticulo-rumen. In : R. Jarrige, Y. Ruckebusch., C. Demarquilly, M.H. Farce, M. Journet (eds), *Nutrition des ruminants domestiques, ingestion et digestion*, INRA Editions, Paris, France, 253-298.
- Sauvant D., Assoumaya C., Giger-Reverdin S., Archimède H., 2006. Etude comparative du mode d'expression du niveau d'alimentation des ruminants. *Renc. Rech. Rum.*, 13, 103.
- Sauvant D., Schmidely P., Daudin J.J., 2005. Les méta-analyses des données expérimentales : applications en nutrition animale. *INRA Prod. Anim.*, 18, 63-73.
- Ulyatt M.J., Dellow D.W., John A., Reid C.S.W., Waghorn G.C., 1986. Contribution of chewing during eating and rumination to the clearance of digesta from the ruminoreticulum. In: *Control of digestion and metabolism in ruminants*, Milligan L.P., Grovum W.L., Dobson A., (Eds), Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, UK, 498-515.

Wilson J.R., 1991. Plant structures: Their digestive and physical breakdown. In: Recent Advances on the Nutrition herbivores, Y.K.Ho, H.K.Wong, N.Abdullah, Z.A.Tajuddin (Eds), Proc. 3rd Int. Symp.Nutr. Herbivores, Malaysian Society of Animal production, 207-216.

Wilson J.R., 1994. Cell wall characteristics in relation to forage digestion by ruminants. J. Agric. Sci., 122, 173-182.

Wilson J.R., McLeod M.N., Minson D.J., 1989. Particle size reduction of the leaves of a

tropical and a temperate grass by cattle. I. Effect of chewing during eating and varying times of digestion. Grass and forage Sci., 44, 55-63.

Résumé

Des lois générales caractéristiques de l'ingestion et de la digestion des fourrages tempérés ont été appliquées aux fourrages tropicaux. A notre connaissance, aucune étude ne permet d'affirmer si ces lois, établies pour des fourrages tempérés, sont extrapolables aux fourrages tropicaux. En effet, des comparaisons strictes de ces deux types de fourrages par la méthode expérimentale sont difficilement réalisables du fait des différences de conditions de milieux et de physiologie des graminées. En conséquence, nous avons réalisé une méta-analyse d'une base de données regroupant des publications sélectionnées sur la mesure de certains critères (ingestion, digestibilité, temps de mastication, encombrement dans le rumen...). Les conclusions classiquement établies sur les différences entre fourrages tropicaux et tempérés sont confirmées. En effet, les fourrages tempérés sont en moyenne plus riches en protéines brutes, moins riches en parois cellulaires, mieux ingérés et digérés que les fourrages tropicaux. De plus, la durée unitaire de mastication était moins importante avec les fourrages tempérés. Lorsqu'on compare les fourrages tropicaux et tempérés à même teneur en protéines brutes et en parois cellulaires, les différences de digestibilité disparaissent, alors que le niveau d'ingestion des fourrages tropicaux reste plus faible et la durée unitaire de mastication plus élevée. Ces résultats montrent que pour mieux valoriser les fourrages tropicaux il faut se focaliser plutôt sur l'amélioration de l'ingestion que sur celle de la digestibilité.

Abstract

Comparative study of intake and digestion of tropical and temperate forages

Specific laws characteristic of intake and digestion of temperate forages have been generalised to tropical grasses. However, no study has confirmed if the laws established with temperate forages can be extrapolated and applied to tropical forages, because of the difficulty to compare these forages experimentally (climatic conditions, specific physiology). Consequently, we conducted a meta-analysis of a database by regrouping publications selected with some criteria (intake, digestibility, chewing time, rumen load...). The general results established between tropical and temperate forages were confirmed: crude protein, intake and digestibility were higher and cell wall and index chewing were lower with temperate forages than with tropical forages. Moreover, it appeared that at the same crude protein and NDF content, the hierarchies in intake and index of chewing were the same, whereas differences in digestibility disappeared. This result implies that when trying to valorise tropical forage, we have to focus on the improvement of intake and not on the improvement of digestibility. Our work seems to indicate the preponderance of physical mechanisms (chewing) relative to the biochemical mechanisms (cellulolytic capacities in the rumen) in the ingestive and digestive dynamics.

ASSOUMAYA C., SAUVANT D., ARCHIMÈDE H., 2007. Etude comparative de l'ingestion et de la digestion des fourrages tropicaux et tempérés. INRA Prod. Anim., 20, 383-392.

