

Ingestion et digestion chez les ruminants soumis à un stress de chaleur

Un stress de chaleur a généralement pour conséquence une diminution de la consommation alimentaire. Cette diminution varie avec l'intensité du stress et sa durée, et selon les espèces et génotypes des animaux, plus ou moins adaptés à des conditions climatiques difficiles. Les animaux les plus productifs sont souvent les moins adaptés, il faut alors modifier la conduite d'élevage pour limiter l'effet néfaste de la chaleur.

Les aléas climatiques les plus fréquents sont dus à des vagues de chaleur et de sécheresse qui peuvent durer plusieurs mois, même si d'autres facteurs climatiques peuvent jouer un certain rôle (rayonnement solaire, vent ...). Les stress de chaleur que subissent les ruminants sous ces conditions climatiques sont surtout provoqués, d'après McDowell (1972), par les hautes températures qui s'accompagnent souvent de faibles hygrométries.

Les facteurs climatiques peuvent intervenir sur l'animal soit directement, notamment sur son métabolisme et sur l'utilisation digestive des nutriments, soit indirectement par manque d'eau disponible ou par une faible disponibilité et une valeur alimentaire réduite des plantes présentes sur le pâturage ou le parcours. Cela peut se traduire par des déficits hydriques, énergétiques, azotés ou minéraux.

Résumé

Le stress de chaleur conduit généralement à des diminutions de la consommation alimentaire liées à la thermorégulation : l'animal cherche à réduire sa production de chaleur, due surtout aux fermentations dans le rumen. Les diminutions de consommation peuvent également s'expliquer par une disponibilité réduite de la végétation sur prairie ou sur parcours et par la dégradation de sa valeur nutritive, ainsi que, parfois, par une moindre disponibilité en eau de boisson. Lorsque le niveau d'ingestion est très faible, la digestibilité peut diminuer. En conditions contrôlées, l'effet isolé de l'augmentation de la température ambiante tend à améliorer la digestibilité de la ration de 0,2 point par degré Celsius à même niveau d'ingestion. Pour lutter contre les effets néfastes du stress de chaleur sur le niveau d'ingestion, le ruminant peut modifier son comportement alimentaire en pâturant aux heures les plus fraîches (la nuit), en multipliant les prises alimentaires et en réduisant leur durée. Il peut aussi modifier ses choix alimentaires, donc la composition de ce qu'il ingère réellement. Dans des conditions d'élevage plus intensif, il peut être intéressant de mettre des abris à la disposition des animaux, de les arroser, d'augmenter la concentration énergétique du régime, d'apporter une source d'azote fermentescible lorsque celle-ci est le facteur limitant de la digestion des fourrages, et d'augmenter le bilan cation-anion de la ration.

Pour analyser les effets du stress de chaleur sur la consommation alimentaire et la digestion, nous disposons d'observations *in situ*, où de nombreux facteurs agissent simultanément et où les effets directs et indirects ne peuvent être dissociés. Mais des travaux en milieu contrôlé où seule la température ambiante variait ont aussi été réalisés à régime alimentaire constant, l'eau étant distribuée à volonté ou non et l'hygrométrie étant constante ou non. Nous privilégierons ces deux sources d'information mais nous ne traiterons pas de la valeur alimentaire des fourrages tropicaux ni de l'effet de la sous-alimentation seule qui ont déjà fait l'objet de nombreuses revues.

Après avoir rappelé quelques éléments de thermorégulation, nous analyserons l'amplitude de ces effets et les facteurs qui peuvent modifier la réponse des ruminants (intensité du stress de chaleur, adaptation des animaux,

caractéristiques de la ration...) ainsi que les mécanismes physiologiques en cause. L'étude sera limitée aux régions à faible hygrométrie où l'effet thermique est dominant. Puis nous évoquerons comment les animaux peuvent s'adapter à de telles conditions climatiques et comment, en élevage plus intensif, l'éleveur peut adapter certaines techniques pour limiter les effets néfastes du stress de chaleur chez les ruminants.

1 / Quelques éléments de thermorégulation

Comme tout animal homéotherme, le ruminant doit maintenir sa température corporelle dans un intervalle très étroit quelles que soient sa production propre de chaleur et les conditions thermiques de son environnement proche. C'est une condition essentielle pour que les grandes fonctions physiologiques et l'ensemble des réactions métaboliques au niveau cellulaire s'effectuent dans des conditions optimales.

L'énergie utilisée par l'animal provient de l'énergie ingérée et éventuellement de la mobilisation et du catabolisme de ses réserves corporelles. Elle se retrouve dans différentes fractions :

- une partie est perdue : fèces, urine, méthane ;
- une partie permet le fonctionnement de l'organisme animal. Il s'agit de fonctions vitales de l'animal (métabolismes des organes et tissus) et de dépenses liées à l'ingestion ;
- une partie est stockée (accrétion lipidique et protéique chez l'animal en croissance ou la femelle gestante) ou sécrétée (lait) et constitue l'énergie des productions ;
- une partie constitue la production de chaleur : chaleur liée à la fermentation des aliments, notamment dans le réticulo-rumen chez le ruminant, à l'activité musculaire et à l'extra-chaleur d'entretien et de production liée à l'utilisation métabolique des nutriments.

En outre, lorsque la température est élevée, de la chaleur est fournie à l'animal par son environnement, sous forme de radiation (rayonnement solaire) mais aussi de convection (échanges avec l'air) et de conduction (échanges avec le sol) si la température de l'air ou du sol est supérieure à la température de la peau.

Les déperditions de chaleur se font par évaporation, par radiation, par conduction et par convection. L'évaporation se fait au niveau de la peau ou des échanges respiratoires (vapeur d'eau exhalée). Les autres formes de déperdition se produisent lorsque la température de la peau est supérieure à la température extérieure. Lorsque la température extérieure s'accroît, les pertes par évaporation deviennent prédominantes. Elles sont facilitées par le halètement. La vasodilatation cutanée permet l'accroissement des pertes par convection.

Les pertes sont accrues par une humidité faible, car une forte hygrométrie limite les échanges thermiques au niveau de la peau.

Dans un intervalle de température ambiante assez large et généralement inférieure à la température corporelle, qui définit la zone d'homéothermie, la production de chaleur (thermogenèse), à laquelle s'ajoute l'apport de chaleur par le milieu extérieur, est en équilibre avec la déperdition de chaleur (thermolyse) (figure 1). Dans cette zone d'homéothermie, pour un niveau d'ingestion donné, il existe une plage de températures pour lesquelles la production de chaleur est minimale. Elle correspond à l'intervalle de neutralité thermique. Pour les températures les plus faibles dans cet intervalle de neutralité thermique, peut être définie subjectivement une zone de confort de l'animal.

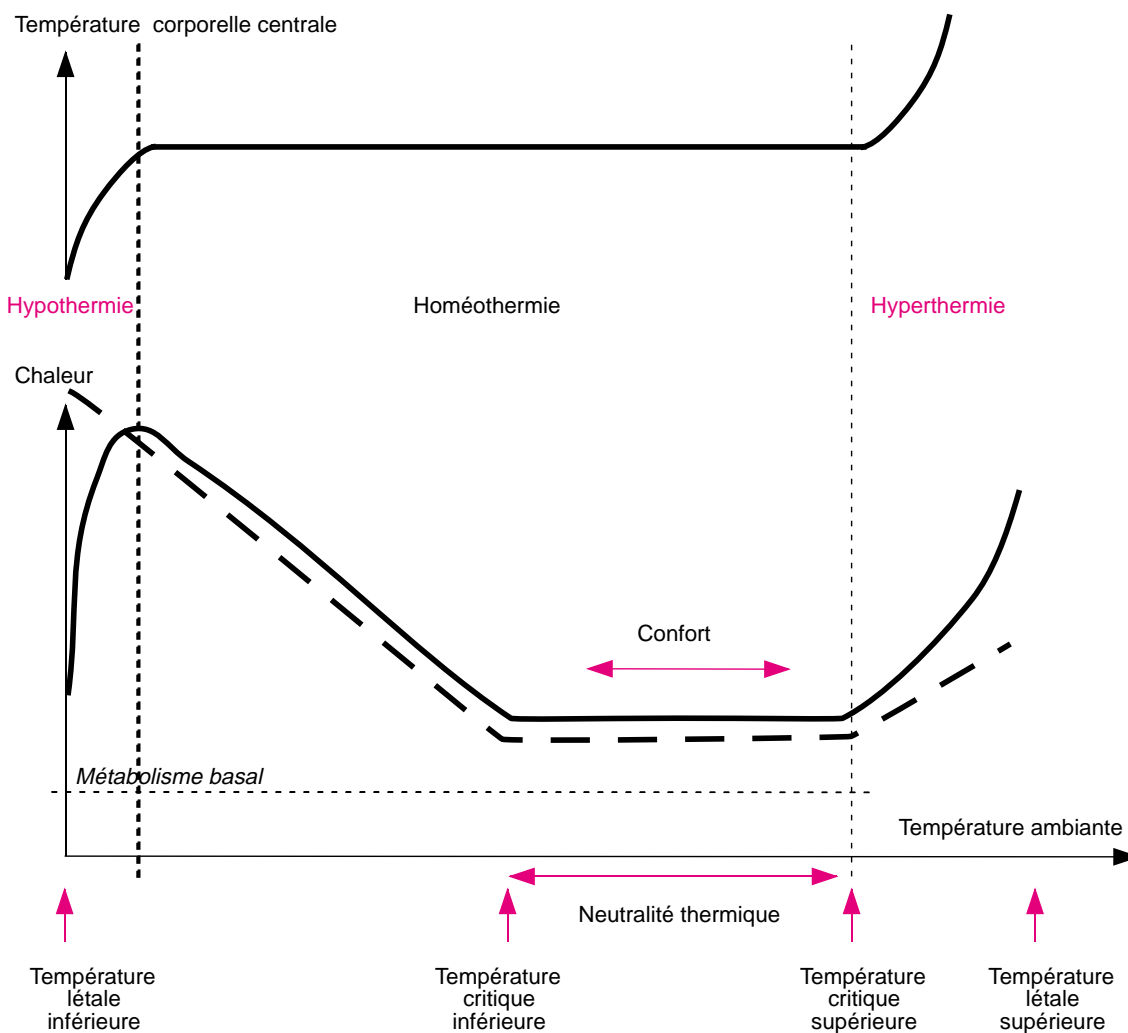
Lorsque la température ambiante augmente et que l'apport de chaleur à l'animal par le milieu extérieur devient important, la lutte contre le chaud est plus difficile et la température critique supérieure est atteinte, à partir de laquelle la production de l'animal (lait, gain de poids) est réduite. L'organisme lutte contre l'hyperthermie en éliminant davantage de chaleur, par la vasodilatation, sous-cutanée dans un premier temps, mais surtout en augmentant l'évaporation de l'eau au niveau respiratoire. Il réduit aussi sa production de chaleur en adaptant son comportement, dans un premier temps en réduisant ses déplacements. La dépense énergétique liée à l'activité musculaire est donc plus faible. Quand la température s'accroît encore, il s'adapte en réduisant ses quantités ingérées. Les pertes de chaleur directement liées aux quantités ingérées (chaleurs de fermentation + extra-chaleur) sont réduites, de même que celles induites par l'activité masticatoire, elles aussi liées à l'ingestion. Au-delà d'une certaine température ambiante, le ruminant ne peut plus assurer le maintien de sa température interne. On peut considérer que le ruminant est en stress de chaleur quand il est exposé à une température ambiante supérieure à la température critique supérieure.

Inversement, quand la température ambiante s'abaisse en dessous de la température critique inférieure, les déperditions de chaleur augmentent et l'animal les compense en augmentant sa thermogenèse, d'abord par un catabolisme partiel des nutriments ingérés, puis par l'utilisation des réserves lipidiques corporelles (Vermorel 1982). Ce détournement de l'énergie ingérée pour lutter contre le froid entraîne une diminution de la production de l'animal. Lorsque la production de chaleur de l'animal est maximale et qu'il n'arrive plus à compenser sa perte de chaleur liée au froid, il entre dans la zone d'hypothermie.

Toutes ces températures critiques et ces intervalles de température varient selon les espèces et leur capacité d'adaptation à des situations environnementales variées. La pente de la courbe décrivant la diminution de

L'animal s'adapte à la chaleur en augmentant la dissipation de celle-ci, notamment par l'évaporation respiratoire, en réduisant ses déplacements puis sa consommation d'aliments.

Figure 1. Schéma simplifié de l'évolution de la thermolyse (en pointillés) et de la thermogénèse avec la température ambiante. La courbe de thermogénèse inclut l'apport de chaleur à l'animal par le milieu extérieur



la thermogénèse quand la température s'abaisse est d'autant plus faible que le ruminant possède une bonne isolation thermique. Elle sera plus faible chez un mouton possédant une toison épaisse fermée que chez un mouton à toison ouverte. Les phénomènes de régulation se mettent progressivement en place chez le jeune animal. En conséquence, un veau ou un agneau nouveau-né est beaucoup plus exposé aux aléas climatiques qu'un ruminant adulte.

Lorsque le ruminant est en phase post-prandiale, une quantité d'extra-chaleur est produite et doit être exportée. En conséquence, la zone de confort est déplacée vers des températures plus basses. De même, cette zone de confort se déplace vers les basses températures chez les ruminants à fort potentiel de production qui ont des niveaux d'ingestion élevés. Cela signifie aussi que ces animaux ont une moindre capacité d'adaptation à des températures ambiantes élevées. La quantité d'extra-chaleur d'origine digestive qui provient surtout des fermentations dans le rumen est de ce fait accrue par une proportion élevée de fibres dans le régime.

2/ Consommation alimentaire chez les ruminants en stress de chaleur

2.1 / Effets de températures ambiantes élevées

Les facteurs influençant la consommation alimentaire ont été analysés dans des conditions variées (Demarquilly *et al* 1981, Jarrige 1988). Lorsque la température ambiante s'élève au-dessus de 25-30°C, la consommation de matière sèche diminue et celle d'eau augmente (Jindal 1980, Fuquay 1981). Les tableaux 1 et 2 rapportent des observations de travaux plus récents qui confirment les résultats antérieurs sur les consommations d'aliments et d'eau.

L'élévation des températures joue un rôle prédominant puisque des variations de température peuvent expliquer jusqu'à 87 % des variations de la consommation alimentaire d'un même régime (Ahmed et El Amin 1997). Toutefois l'hygrométrie peut avoir un effet significatif et être prise en compte dans les

Tableau 1. Variation de consommation alimentaire chez des ruminants subissant un stress de chaleur.

Animaux	Conditions Durée	Variations de température Min Max.	Variations d'humidité Min Max.	Nature de l'ingéré	Variations de consommation	Références
Buffle âgé de 15 mois	Contrôlées	21,5 38,5	59 76,5	Fourrage Concentré	- 40 % - 60 %	Campos Neto <i>et al</i> 1986
Vache	Contrôlées 3 j	15 30	70 70	Energie	- 31 - 45 %	Sorensen 1985
Bovin croisé race Indienne	Contrôlées 7 j	18,5 37		MS Eau	- 30 % + 60 %	Joshi 1983
Buffle	Contrôlées 21 j	22 33		MS Eau	- 3 % - 4 %	Pearson et Archibald 1990
Bovis Brahman	Contrôlées 21 j	22 33		MS Eau	- 6 % + 12 %	Pearson et Archibald 1990
Mouton Hampshire x Targee	Contrôlées 21 j	24 36	70 70	Paille de blé Paille de blé ammoniaquée	- 22 % - 24 %	Llamas-Lamas et Combs 1990
Taurillon 380 kg Holstein	Contrôlées	18 32		Foin de luzerne Eau	- 4 % + 600 %	Martz <i>et al</i> 1990
Jeune Buffle	Contrôlées été-hiver	10-20 23-42		Paille + concentré	- 40 %	Nangia et Garg 1992
Chèvre Bengali	Contrôlées été-hiver	21,7 29,6		F.vert + concentré	- 9 %	Ghosh <i>et al</i> 1993
Chèvre férale Australienne	Contrôlées 2 semaines	25 45		MS Eau	- 64 % + 160 %	Dahlanuddin et Thwaites 1993
Brebis Suffolk	Contrôlées 8 j	20 30	70 70	Fourrage + Concentré	- 41 %	Achmadi <i>et al</i> 1994
Chèvre Saanen Brésilienne	Contrôlées 8 j	26 38	49 62	MS Eau	- 1 % + 93 %	Baccari-Junior <i>et al</i> 1996
Chèvre férale Australienne	Contrôlées 10 j	25 45	35-45 35-45	Luzerne Eau Concentré Eau	- 68 % + 180 % - 21 % + 345 %	Dahlanuddin <i>et al</i> 1996

Tableau 2. Effet de la diminution de la disponibilité en eau sur la consommation alimentaire chez les petits ruminants.

Animaux	Durée de la privation d'eau	Diminution de l'ingestion	Références
Agneau du désert (Soudan)	5 j	28 %	Mousa et Elkalifa 1992
Chevreau du désert (Soudan)	5 j	20 %	Mousa et Elkalifa 1992
Chèvre Barmer	4 j	40 %	Khan <i>et al</i> 1978
Mouton	4 j	46 %	Gordon 1965
Mouton Marwari	4 j	98 %	Ghosh et Khan 1978
Chèvre naine de l'Ouest Africain	Période sèche par rapport à période humide	27 %	Ogebe <i>et al</i> 1996
Chèvre noire Marocaine	2 j	0	Hossaini-Hilali et Benlamlih 1995

équations de prédiction de la consommation alimentaire en période chaude (Terada *et al* 1997).

L'amplitude de la diminution de la consommation alimentaire est généralement plus faible que celle de l'augmentation de la consommation d'eau. Mais ces amplitudes sont très variables d'une expérience à l'autre. En analysant les conditions expérimentales de façon plus précise, on s'aperçoit que d'une part dans le cas de stress de chaleur limité, l'animal tend à augmenter sa consommation d'eau en faisant assez peu varier ses quantités d'aliments ingérées. D'autre part, les races ou les génotypes moins adaptés à la sécheresse et aux hautes températures tendent à plus diminuer leur consommation alimentaire (Mualem *et al* 1990, Ahmed et El Amin 1997), probablement aussi en raison de leur aptitude plus limitée à consommer des fourrages de faible valeur nutritive (Esmail 1986, Silanikove 1986).

L'amplitude du stress, et par là même l'importance de la baisse d'ingestion d'aliments et l'augmentation des quantités d'eau bue, dépendent des températures ambiantes. Selon les génotypes étudiés et les conditions ambiantes, les effets apparaissent nettement entre 25 et 30°C (Sanchez *et al* 1994) ; ils sont alors linéaires (Dahlanuddin et Thwaites 1993, figure 2), mais vers 35°-40°C, les phénomènes s'amplifient de façon parfois grave et, dans certains cas, la consommation d'eau n'augmente plus et peut même baisser sensiblement. En réalité, l'amplitude des phénomènes, en particulier pour l'augmentation des quantités d'eau bue, est plus liée aux valeurs des températures minimales journalières que des températures maximales (Murphy 1992). En particulier si la différence de température est importante entre le jour et la nuit, et que l'animal peut retrouver des températures ambiantes nocturnes ne demandant pas la

mise en place de thermorégulation, les baisses de consommation journalière seront beaucoup plus limitées (Roseler *et al* 1993, Holter *et al* 1996).

2.2 / Répercussion de la consommation d'eau sur l'ingestion d'aliments

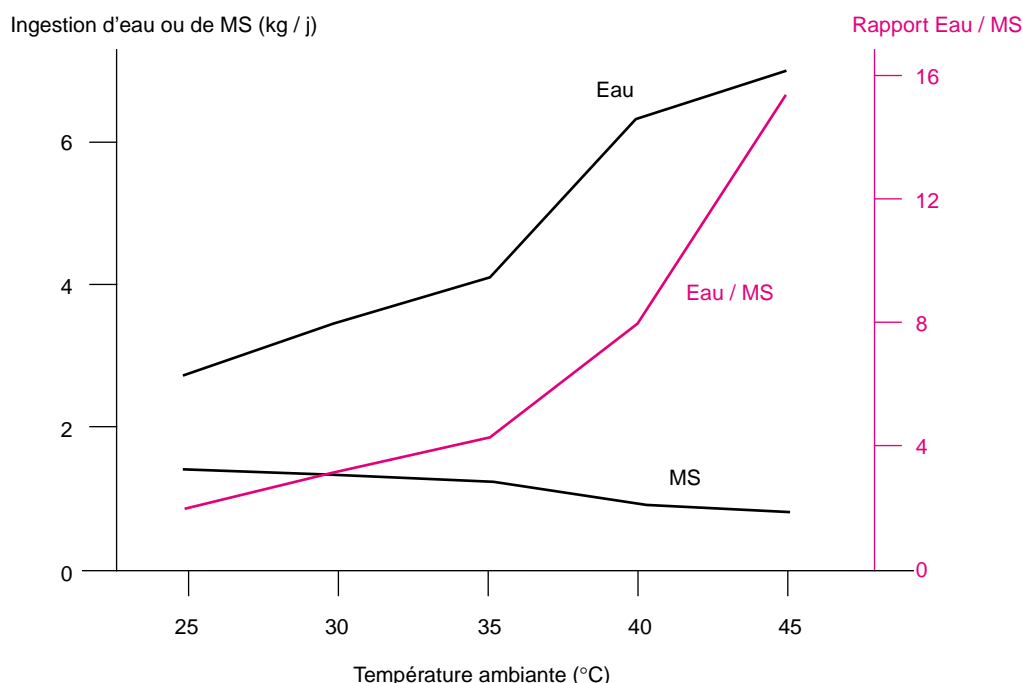
En période de fortes chaleurs, les consommations d'aliments et d'eau évoluent de façon opposée lorsque la disponibilité en eau n'est pas limitante. Mais dans des conditions climatiques provoquant des stress de chaleur, l'alimentation en eau est souvent réduite. Dans ce cas, la consommation alimentaire diminue (tableau 2) et paraît dépendre de l'ingestion totale d'eau (Ahmed et Abdellatif 1995, Igbokwe 1997). En conséquence, les températures élevées et le déficit en eau ont un effet cumulatif sur la diminution de l'ingestion d'aliments (Silanikove 1992) qui, chez des animaux à l'entretien, varie selon les conditions environnementales de l'ordre de 10 à 40 %. Mais là encore, la baisse d'ingestion est plus limitée lorsque les animaux sont adaptés aux fortes températures.

Dans ces conditions, la sécrétion salivaire diminue et l'osmolarité du milieu ruminal et du sang augmenterait sensiblement, ce qui provoquerait la stimulation du centre de la satiété. L'ensemble de ces phénomènes expliquerait la réduction de la longueur des repas et la baisse des quantités ingérées par jour (Silanikove et Tadmor 1989, Igbokwe 1997).

Lors de la réhydratation, le niveau d'ingestion d'aliments s'élève assez lentement et l'activité microbienne du rumen se rétablit avec un délai plus ou moins important selon la gravité et la durée de la déshydratation (Silanikove 1992).

Quand la température s'élève, la quantité d'eau bue augmente et la consommation d'aliments diminue. Si la disponibilité en eau est réduite, la consommation d'aliments est encore plus diminuée.

Figure 2. Effet de la température ambiante sur l'ingestion de matière sèche (MS) et d'eau par des chèvres férales (d'après Dahlanuddin et Thwaites 1993).



2.3 / Niveau d'ingestion et thermorégulation

En situation de fortes chaleurs, il faut replacer les modifications de consommation d'eau et d'aliments dans le cadre de la régulation homéostatique de la température interne qui a été rappelé précédemment. Au-delà de la zone de neutralité thermique (cf figure 1), le ruminant doit réduire sa production de chaleur interne ou accroître la dissipation de la chaleur produite. Pour cela, il peut réduire les pertes hydriques par voie fécale ou urinaire, diminuer sa température interne par évaporation d'eau en particulier au niveau pulmonaire, et enfin réduire son activité musculaire et ses fermentations ruminales qui représentent une part importante de l'extra-chaleur. C'est la raison pour laquelle la diminution de consommation d'aliments s'accompagne toujours d'une augmentation de la température rectale, du rythme cardiaque et de la ventilation pulmonaire (Dahlanuddin et Thwaites 1993, Ahmed et El Amin 1997, Hayasaka 1997). Il apparaît que la régulation par évaporation (halètement) tend à se mettre d'abord en place chez le ruminant, mais ce moyen de régulation semble d'une efficacité limitée.

Face à un stress de chaleur, les ruminants adaptent leur comportement alimentaire : nombreux repas de courte durée, modification du choix des plantes consommées.

Dans le cas de fortes températures, l'animal réduit son ingestion dès le premier jour de stress, ce qui lui permet de diminuer la production de chaleur liée aux fermentations ruminales (Ørskov et Ryle 1990), à l'activité masticatoire, aux déplacements et mouvements liés à la recherche d'aliments et, à un degré moindre, à l'activité musculaire du tube digestif (Chilliard *et al* 1995). Ainsi la diminution de la consommation alimentaire fait partie intégrante des moyens dont dispose le ruminant pour s'adapter aux fortes chaleurs et réguler sa température interne.

Pour une même température, la dissipation de chaleur est réduite lorsque l'humidité ambiante augmente, ce qui entraîne une diminution des quantités ingérées (Bayer *et al* 1980). Elle peut être accrue par la protection contre le rayonnement solaire (Muna et Abdelatif 1992) et dépend de la vitesse du vent (Johnson 1965).

3 / Possibilités d'adaptation pour limiter les baisses de consommation

Vis-à-vis des aléas climatiques, les ruminants cherchent à s'adapter pour limiter au maximum les conséquences de la baisse des ingesta sur la digestion, la couverture des besoins et les performances zootechniques. Bien évidemment, les différentes espèces et races présentent des capacités d'adaptation différentes (Esmail 1986, Silanikove 1992), le niveau d'ingestion étant considéré comme le critère le plus révélateur de la capacité d'adaptation des animaux au climat tropical (Devendra et Burns 1970).

C'est surtout en modifiant son comportement général et aussi son comportement ali-

mentaire que le ruminant s'adapte aux situations entraînant des stress de chaleur. En premier lieu, il réduit son activité physique dans les périodes chaudes de la journée, en particulier ses déplacements au pâturage liés à la recherche d'aliments ou à l'ingestion. Au cours des fortes chaleurs, la consommation est ainsi maximale pendant la nuit (Ahmed et El Amin 1997), période où la régulation de température est plus facile en raison des températures ambiantes plus basses. Pendant la journée, l'animal cherche un environnement plus frais : abri ou zone ombragée pour se mettre au repos, d'autant plus que la température est élevée (Vandenheede *et al* 1995) mais cette recherche est moins active chez les espèces ou les races adaptées au climat tropical (Muallem *et al* 1990).

Le ruminant tend à multiplier les prises alimentaires et à réduire leur durée (Hayasaka 1997), ce qui permet de réduire la production de chaleur et, le plus souvent, d'accroître les quantités d'aliments ingérées. Mais le principal moyen de s'adapter pour l'animal réside dans la modification de ses choix alimentaires qui font varier la composition et la valeur alimentaire des ingesta. Les réponses comportementales des animaux sont variables selon la quantité d'aliments disponible et leur valeur nutritive, et selon les possibilités de choix.

Quand la température ambiante s'élève, l'animal tend à privilégier la consommation des plantes les plus aqueuses si ses besoins en eau risquent de ne pas être totalement satisfaits (Ben Salem *et al* 1996, P. Morand-Fehr *et al* non publié). Il cherche ensuite à augmenter la concentration énergétique ou azotée de sa ration en choisissant les espèces les plus pauvres en glucides pariétaux et les plus riches en matières azotées (Becker et Lohrmann 1992, Papachristou et Nastis 1993, Barroso *et al* 1995) et en lipides dans certains cas (Becker et Lohrmann 1992). Cela réduit la production de chaleur à même quantité ingérée d'énergie ou d'azote, et pourrait éventuellement maintenir ou augmenter la valeur énergétique de la ration.

Quand le climat sec et les températures élevées s'installent, les quantités disponibles des plantes du pâturage ou du parcours sont souvent réduites et, surtout, leur valeur nutritionnelle se dégrade rapidement. Alors les choix alimentaires peuvent se modifier rapidement. Par exemple, certains ruminants peuvent passer de la flore herbacée à la flore arbustive et arborée si les feuilles ou jeunes pousses de certains arbustes ont une valeur nutritionnelle supérieure à celle des herbacées disponibles. Les chèvres ont, dans ce domaine, une capacité et une rapidité d'adaptation sensiblement supérieure à celle des autres ruminants (Barroso *et al* 1995, Dumont *et al* 1995).

Ainsi les capacités d'adaptation des ruminants vivant en zone méditerranéenne ou tropicale, donc habitués aux aléas climatiques de ces zones, sont en général importantes, à la grande différence des races exotiques, notamment d'animaux importés venant de climats tempérés (Silanikove 1992).

4 / Conduites d'élevage permettant de lutter contre les baisses de consommation

Dans des conditions d'élevage plus intensif, il semble prioritaire de disposer d'une race ou d'un génotype susceptible de résister aux conséquences du stress. Toutefois, cette possibilité a une limite puisque l'adaptation au stress de chaleur semble d'autant plus efficace que le potentiel de production des animaux est faible. Il est donc nécessaire d'établir un compromis entre le risque de stress de chaleur et le potentiel de production de la race choisie. On peut rencontrer chez certains ruminants des races où la production résiste bien aux conditions des milieux. Ainsi en milieu désertique, certaines chèvres Bédouines bien adaptées aux milieux très arides peuvent produire de 1,5 à 2 kg de lait en ne buvant qu'une fois tous les deux jours (Shkolnik et Silanikove 1981).

Comme l'indique le tableau 3, un abri placé sur le pâturage permettant aux animaux de se reposer à l'ombre limite en général la baisse de la consommation d'aliments, l'augmentation des quantités d'eau bue et la baisse des performances, d'autant plus que les génotypes sont peu adaptés à ces conditions climatiques ; mais, parfois, la moindre diminution de la consommation ne s'accompagne pas d'une amélioration des performances des vaches (Muller et Botha 1994). L'abri est d'autant plus efficace qu'il réfléchit la lumière solaire et que ses dimensions sont calculées pour permettre une ventilation optimale (Berbigier 1988). L'arrosage ou la brumisation des animaux, en favorisant leur refroidissement cutané, peuvent aussi améliorer le niveau d'ingestion et les performances des animaux (Huber *et al* 1994). Mais ces procédés semblent onéreux et difficiles à utiliser sur prairie et parcours. La mise sous abri et l'arrosage des animaux peuvent être utilisés simultanément (Fulsoundar et Rabadia 1993), avec un effet cumulé supérieur à celui de chacun des facteurs mais inférieur à la somme des deux.

L'apport d'eau froide a, dans certains cas, permis d'améliorer le niveau d'ingestion et de performances (Wilks *et al* 1990), mais, dans d'autres cas, cette technique s'est révélée assez décevante.

L'augmentation de la concentration énergétique de la ration réduit la production de chaleur d'origine fermentaire. Cet effet s'ajoute donc à l'effet classiquement observé en zone tempérée, où l'apport de concentré augmente généralement l'ingestion par réduction de l'encombrement du rumen. Ainsi, dans un essai de Dahlanuddin *et al* (1996) sur chèvres, un même stress de chaleur (de 30 à 45 °C) réduisait l'ingestion de 1600 à 960 g/j avec une ration entièrement concentrée, et de 1300 à 360 g/j avec une luzerne hachée. Bien que les différences ne soient pas toujours aussi prononcées, la tendance est systématique (Oldick et Firkins 1997). Elle s'explique par le fait que les rations riches en aliments concentrés conduisent à un accroissement du rapport propionate/acétate dans le rumen, le propionate entraînant une moindre production de chaleur que l'acétate. Le risque d'acidose avec ce type de ration n'est toutefois pas négligeable et l'apport de substances tampons peut devenir indispensable (Sanchez *et al* 1994, Oldick et Firkins 1997). L'apport de matières grasses, qui ne produisent pas de fermentations dans le rumen, serait théoriquement efficace pour limiter les effets du stress de chaleur sur l'ingestion, mais divers essais nuancent cette affirmation (Knapp et Grummer 1991).

Les résultats d'expérimentations ayant modifié le niveau et la nature de l'apport azoté sont quelque peu contradictoires. En premier lieu quand le régime, en raison de fourrages de faible valeur nutritionnelle, est déficitaire en azote fermentescible, une source d'azote fermentescible (urée, ammoniac) accélère les fermentations dans le rumen et augmente la consommation alimentaire (Pearson et Archibald 1990, Ahmed et Abdellatif 1995). Mais ces résultats s'observent soit lorsque le stress de chaleur n'est pas très marqué, soit lorsque le niveau d'ingestion des fourrages non supplémentés est très faible, soit enfin quand les animaux sont bien

Tableau 3. Consommation d'aliments et d'eau chez des ruminants disposant ou non d'abri dans des conditions de stress de chaleur.

Animaux	Consommation alimentaire (variation en % Abri/Sans Abri)	Consommation d'eau (variation en % Abri/Sans Abri)	Régime (période, conditions)	Références
Bélier du désert	+ 3 % + 20 %	- 12 % - 12 %	Concentré Luzerne	Muna et Abdelatif 1992
Brebis Mérinos (Australie)	+ 23 % 0 %	- 33 % 0 %	(6 j, été 50°C) (été 20°C)	Johnson 1987
Génisse Jersey x Kankuy (Inde)	+ 8 %			Patel et Dave 1990
Chèvre Mambrine	+ 42 % + 56 %	- 9 % - 35 %	Foin de luzerne (été) Paille (été)	Mualem <i>et al</i> 1990
Chèvre Bédouine	+ 10 % - 3 %	- 55 % - 44 %	Foin de luzerne (été) Paille (été)	Mualem <i>et al</i> 1990

adaptés au stress de chaleur. Dans les autres cas, la consommation alimentaire a plutôt tendance à ne pas augmenter. Dans des conditions de forte chaleur, Higginbotham *et al* (1989) rapportent qu'une teneur en matières azotées totales plus faible (16,1 contre 18,5 %) permet d'obtenir un meilleur niveau d'ingestion et tend à améliorer les performances laitières des vaches, et donc l'efficacité d'utilisation des protéines. Il est difficile de savoir s'il existe une interaction entre la température et le niveau azoté, et en particulier si le niveau azoté a un effet différent à 15-20°C et à 30-40°C.

Les ruminants en stress thermique exportent des minéraux avec l'eau utilisée pour leur thermorégulation. En conséquence, certains besoins minéraux sont modifiés dans des conditions de forte chaleur. Sanchez *et al* (1994) considèrent qu'en période chaude, les vaches laitières ingèrent plus lorsque les teneurs en P et en Ca du régime passent de 0,40 à 0,65 % et de 0,80 à 1,30 % respectivement et si les teneurs en Mg baissent de 0,50 à 0,30 %. Mais c'est au niveau des constituants de l'équilibre cation-anion que les résultats sont les plus spectaculaires (West *et al* 1992). En effet, si les teneurs en Na et K augmentent et la teneur en Cl diminue, donc si le bilan cation-anion augmente, la consommation d'aliments par des vaches en état de stress de chaleur progresse linéairement. En conséquence, quand cela est possible, l'apport minéral doit être revu en fonction des apports minéraux des fourrages ingérés et de l'exportation spécifique de minéraux par les ruminants en stress de chaleur, sans oublier le besoin fréquent de substances tampons si la ration est riche en énergie.

Par ailleurs, certains additifs peuvent améliorer le niveau d'ingestion des plantes disponibles en milieu aride, et être précieux en période de fortes chaleurs, bien qu'ils puissent s'utiliser dans d'autres circonstances ; c'est le cas du polyéthylèneglycol (PEG) qui a la propriété de réduire la teneur en tannins condensés dans certaines plantes ou arbustes et de libérer les protéines complexées avec les tannins (Silanikove *et al* 1996, Ben Salem 1998).

Enfin, en milieu aride où le parcours est la principale source d'aliments, il faut, dans la mesure du possible, s'efforcer d'améliorer l'appétit des animaux par une conduite qui fasse varier au maximum la nature et la qualité des plantes disponibles sur le parcours, comme le suggèrent Meuret *et al* (1994). Il faut donc apprendre aux animaux, au cours des sorties sur parcours, à varier leurs choix alimentaires et à modifier leur prélèvement quand arrive un aléa climatique, donc leur faire acquérir une expérience leur permettant de s'adapter aux situations variées du milieu et du climat (Ortega-Reyes et Provenza 1993, Meuret *et al* 1994).

5 / Effets sur la digestion

L'aléa climatique a des effets multiples non seulement sur l'ingestion, mais aussi sur la digestion. En zone aride ou pendant la saison sèche en zone méditerranéenne ou tropicale,

la nourriture peut faire défaut et de ce fait, l'animal est sous-alimenté. On se limitera à analyser ici l'effet direct du climat sur les phénomènes digestifs. Les effets indirects liés à la réduction des quantités ingérées ont été développés dans une revue récente (Doreau *et al* 2000).

5.1 / Effets des conditions climatiques

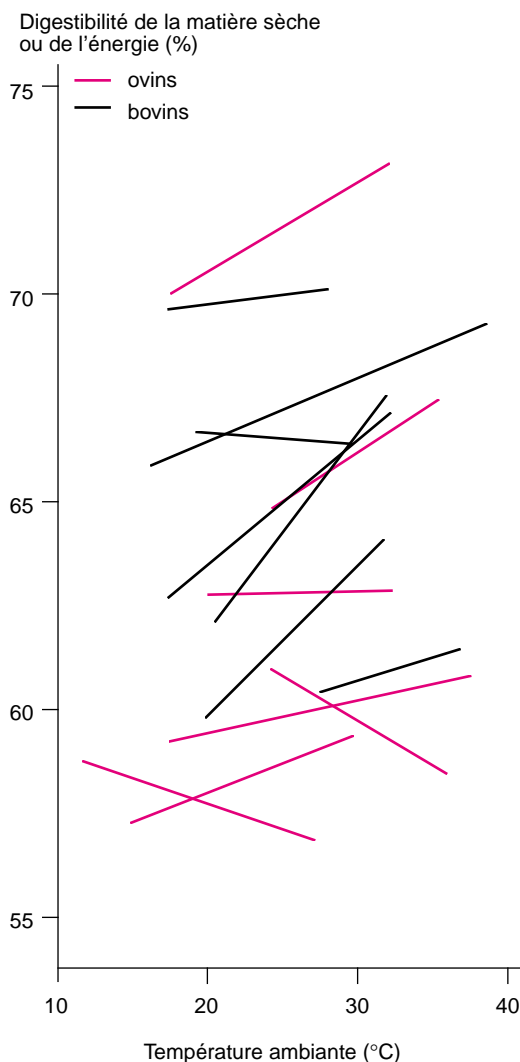
Seuls les effets de la température, aussi bien basse que haute, sur la digestion ont été largement étudiés (revue de Christopherson et Kennedy 1983). Nous ne traiterons ici que les conséquences d'un stress lié à la chaleur. L'effet strict de la température, parfois accompagné d'une variation d'hygrométrie, a le plus souvent été analysé en chambre climatisée. L'influence d'autres conditions de milieu (hygrométrie ou ensoleillement) a rarement été étudiée indépendamment de la variation de température. Les essais en conditions naturelles en zone chaude sont également en nombre limité.

Il apparaît que l'accroissement de température tend à améliorer la digestibilité de rations à base de fourrage, à quantités ingérées constantes (figure 3). Cette augmentation, qui se retrouve chez les bovins comme chez les ovins, est inférieure à 2 points pour un accroissement de température de 10°C, dans une plage de variation de température comprise entre 10 et 40°C. Il est probable que dans les conditions de la pratique, excepté en cas de sous-nutrition, l'accroissement de digestibilité est plus élevé car à l'effet de l'augmentation de température s'ajoute celui de la baisse des quantités ingérées. Mais cet effet positif de la température n'a pas été retrouvé avec des rations riches en concentré (revue de Young et Degen 1981, Bunting *et al* 1992). Par ailleurs, avec une ration riche en fourrages, Bhattacharya et Hussain (1974) ont observé une diminution de digestibilité à température ambiante élevée, malgré une diminution des quantités ingérées qui aurait dû accentuer la tendance à une digestion plus efficace. Dans le cas de génotypes non adaptés, il semblerait que l'effet positif de la température, lorsqu'il existe, soit plus élevé avec des bovins qu'avec des ovins (Lippke 1975), mais d'autres comparaisons directes seraient nécessaires pour le confirmer. L'interaction entre la température et le génotype sur la digestion est peu claire : l'effet de la température a été plus limité avec des Brahman qu'avec des Frisonnes dans un essai de Colditz et Kellaway (1972), mais plus faible avec des Shorthorn - Hereford qu'avec des Brahman dans un essai de Vercoe *et al* (1972).

Les variations de digestibilité d'une ration de composition déterminée peuvent s'expliquer par des variations du temps de rétention des aliments dans le rumen, de l'activité microbienne ou de la réduction des aliments en fines particules. L'accroissement de température n'aurait probablement pas d'effet sur la vitesse de dégradation des fourrages mesurée *in vitro*, qui est un témoin de l'activité microbienne (Martz *et al* 1990). La diminution des aliments en fines particules

Figure 3. Effet de la température sur la digestibilité de la ration à même niveau d'ingestion.

D'après les données de Blaxter *et al* (1959), Blaxter et Wainman (1961), Wöhlbier et Schneider (1965), McDowell *et al* (1969), Vercoe *et al* (1972), Colditz et Kellaway (1972), Warren *et al* (1974), Lippke (1975), Koes et Pfander (1975), Bhattacharya et Uwayjan (1975), Ames et Brink (1977), Llamas-Lamas et Combs (1990), Terada et Muraoka (1994).



pourrait être plus faible à haute température, en raison d'une rumination moins efficace (Appleman et Delouche 1958). En revanche, l'accroissement de température entraîne, à même niveau d'ingestion, une augmentation du temps de rétention des particules dans le rumen (Warren *et al* 1974), qui suffit à expliquer l'augmentation de digestibilité. C'est apparemment la seule étude du transit réalisée en comparant des températures moyennes et élevées, mais de nombreuses études comparant des températures moyennes et froides (Kennedy *et al* 1977, revue de Christopherson et Kennedy 1983) montrent que le froid accélère la vitesse de transit : la relation température - temps de transit semble donc bien établie. Le ralentissement du transit à hautes températures s'explique par une réduction de la motricité ruminale (Attebery et Johnson 1969), en particulier de

la fréquence des contractions, mais aussi de l'amplitude de ces contractions et donc peut-être de la quantité d'aliments évacuée du rumen à chaque contraction. En outre, il est possible que, lorsque la température est élevée, l'augmentation de la quantité d'eau buée entraîne une augmentation de la teneur en eau du contenu de rumen, et donc réduise la proportion de matière sèche dans le contenu évacué à chaque contraction du rumen. Il a été parfaitement démontré par Kennedy *et al* (1977) que l'action de l'augmentation de température sur le transit via la motricité ruminale était liée à une baisse de sécrétion d'hormones thyroïdiennes. D'autres mécanismes, probablement humoraux, ne sont toutefois pas à exclure (revue de Christopherson et Kennedy 1983).

Malgré la tendance à l'accroissement de digestibilité lorsque la température est élevée, la concentration des acides gras volatils (AGV) dans le rumen n'est pas modifiée (Lippke 1975) ou tend à diminuer (Kelley *et al* 1968). Ceci est peu cohérent avec la diminution de production d'AGV observée lors d'une exposition au froid (Christopherson et Kennedy 1983). Par ailleurs, des résultats contradictoires ont été obtenus sur le profil des AGV. En raison du caractère fragmentaire des données, il est difficile de dégager une tendance nette de l'effet du climat sur les orientations fermentaires ruminales.

Il n'y aurait pas d'effet propre de la température sur l'excrétion azotée. A mêmes quantités ingérées, les quantités d'azote urinaire ne varient pas ou très peu (Colditz et Kellaway 1972, Ames et Brink 1977, Bunting *et al* 1992). Par ailleurs, le rayonnement solaire n'a pas d'effet direct sur l'excrétion azotée (Muna et Abdelatif 1992).

L'effet de l'humidité sur la digestion n'a pas, à notre connaissance, été dissocié de celui de la température. En revanche, un effet modéré de l'ensoleillement a été montré par Muna et Abdelatif (1992) : la digestibilité des parois tend à être accrue lorsque des bœufs sont à l'ombre par rapport à l'exposition aux radiations solaires, les conditions de température restant identiques.

Les essais de digestion menés en conditions réelles donnent parfois des résultats moins nets que ceux conduits en chambre climatisée. Ainsi Chenost (1972), comparant la digestibilité des mêmes fourrages en France avec des moutons Texel et aux Antilles avec des moutons de race locale, avait mis en évidence une digestibilité plus élevée des constituants pariétaux aux Antilles alors que les quantités ingérées n'étaient, curieusement, pas modifiées.

5.2 / Effets d'une restriction hydrique

L'accroissement de température en zone aride entraîne parfois une limitation de la disponibilité en eau. Un jeûne hydrique entraînant une baisse des quantités ingérées peut, dans certains cas, accroître la digestibilité modérément, ce qui peut être attribué à la diminution du niveau d'ingestion (Silanikove 1986)

Une température ambiante élevée tend à augmenter la digestibilité des fourrages, ce qui s'expliquerait par le ralentissement du transit.

ou fortement, ce qui doit impliquer d'autres facteurs (Mousa et Elkalifa 1992). Il est difficile de savoir si l'accroissement de digestibilité doit être attribué à l'effet propre du manque d'eau ou à la plus faible ingestion qu'il induit.

La réduction de l'apport hydrique est souvent considérée comme susceptible d'améliorer le recyclage de l'azote (Mousa et Elkalifa 1992, revue de Igbokwe 1997). Mais il est difficile de dissocier l'effet de la restriction hydrique de celui de la réduction simultanée des quantités de matière sèche ingérées. On peut toutefois penser que comme la restriction hydrique augmente l'urémie sanguine, les quantités recyclées vers le rumen via le sang ou la salive, mais aussi les quantités parvenant au rein, sont accrues. Ceci est à rapprocher du fait que la réduction de consommation d'eau ne diminue pas l'excrétion d'eau dans l'urine (Hossaini-Hilali *et al* 1994).

Conclusion

L'effet de températures élevées se concrétise par une diminution assez prononcée du niveau d'ingestion et par une augmentation de la consommation d'eau. La baisse d'ingestion alimentaire représente pour le ruminant l'un des principaux moyens d'adaptation aux températures élevées, mais il s'ensuit généralement une diminution marquée des performances. En effet, la légère augmentation de digestibilité lorsque la température s'élève ne permet pas d'éviter une réduction de la consommation d'énergie. Toutefois, si l'animal appartient à un génotype bien adapté à ce type de climat, les conséquences sur l'ingestion et les performances seront limitées.

D'abord il est impératif, quand cela est possible, de réduire les conditions de stress de chaleur en diminuant le rayonnement solaire (animaux sous abri ou à l'ombre), en choisissant des aires de repos relativement fraîches et bien aérées. Ensuite il est recommandé d'augmenter les moyens d'adaptation du ruminant pour lutter contre le stress de chaleur, notamment en lui permettant de remplacer l'eau et les minéraux qu'il exporte dans cette lutte, ou bien en orientant ses choix alimentaires vers les plantes riches en eau ou en certains minéraux. Enfin l'animal doit réduire sa production de chaleur en limitant ses activités physiques et sa production de chaleur liées aux fermentations dans le rumen. Pour cela, la ration doit être plus concentrée en énergie en réduisant les sources celluloseuses de faible valeur nutritive. Cela est généralement difficile puisque, en période de chaleur, la teneur en cellulose du couvert végétal des prairies ou des parcours augmente et sa valeur nutritive baisse. En outre, la teneur en matières azotées totales ne devrait pas augmenter, mais il est souhaitable que la proportion relative des protéines non fermentescibles dans le rumen soit plus élevée.

Même si des moyens de lutte contre le stress de chaleur existent, ils sont difficiles à mettre en oeuvre dans les systèmes extensifs. Il est alors souhaitable d'utiliser des génotypes bien adaptés pour résister aux stress de chaleur. Cependant, dans le cas où les conduites d'élevage et l'alimentation peuvent être mieux contrôlées, ces moyens de lutte peuvent être utilisés et se révéler efficaces pour limiter les conséquences de ces aléas climatiques.

Références

- Achmadi J., Hiroski S., Terashima Y., 1994. Metabolic heat production responses to feeding and feed intake in heat exposed sheep given a concentrate or roughage diet. *Anim. Sci. Technol.*, 65, 251-257.
- Ahmed M.M.M., Abdellatif A.M., 1995. Effect of dietary protein level on thermoregulation, digestion and water economy in desert sheep. *Small Rum. Res.*, 18, 51-56.
- Ahmed M.M.M., El Amin A.I., 1997. Effect of hot dry summer tropical climate on forage intake and milk yield in Holstein-Friesian and indigenous zebu cows in Sudan. *J. Arid Environm.*, 35, 737-745.
- Ames D.R., Brink D.R., 1977. Effect of temperature on lamb performance and protein efficiency ratio. *J. Anim. Sci.*, 44, 136-140.
- Attebery J.T., Johnson H.D., 1969. Effects of environmental temperature, controlled feeding and fasting on rumen motility. *J. Anim. Sci.*, 29, 734-737.
- Baccari Jr F., Goncalves M.C., Muniz L.M.R., Polastre R., Head H.H., 1996. Milk production, serum concentrations of thyroxine and some physiological responses of Saanen native goats during thermal stress. *Vet. e Zoot. Sao Paulo*, 8, 9-14.
- Barroso F.G., Alados C., Boza J., 1995. Food selection by domestic goats in Mediterranean arid shrublands. *J. Arid Environm.*, 31, 205-217.
- Bayer W., Hippen H., Steinhilf D., Weniger J.H., 1980. Some effects of high ambient temperature and different levels of relative humidity on thermoregulation and performance traits of lactating cows. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol.*, 97, 9-20.
- Becker K., Lohrmann J., 1992. Feed selection by goats on tropical semi-humid rangeland. *Small Rum. Res.*, 8, 285-298.
- Ben Salem H., 1998. Effet de l'Acacia cyanophylla sur l'ingestion et la digestion des régimes destinés aux ovins, rôle des tannins et perspectives d'amélioration de sa valeur alimentaire. Thèse Univ. de Bourgogne, 255 p.
- Ben Salem H., Nefzaoui A., Abdouli H., Ørskov R.E., 1996. Effect of increasing level of spineless cactus (*Opuntia ficus indica* var. *inermis*) on intake and digestion by sheep given straw-based diets. *Anim. Sci.*, 62, 293-299.
- Berbigier P., 1988. Bioclimatologie des ruminants domestiques en zone tropicale, 237 p. INRA Editions, Paris.
- Bhattacharya A.N., Hussain F., 1974. Intake and utilization of nutrients in sheep fed different levels of roughage under heat stress. *J. Anim. Sci.*, 38, 877-886.

- Bhattacharya A.N., Uwayjan M., 1975. Effect of high ambient temperature and low humidity on nutrient utilization and of some physiological responses in Awasi sheep fed different levels of roughage. *J. Anim. Sci.*, 40, 320-328.
- Blaxter K.L., Wainman F.W., 1961. Environmental temperature and the energy metabolism and heat emission of steers. *J. Agric. Sci., Camb.*, 56, 81-90.
- Blaxter K.L., McC. Graham N., Wainman F.W., 1959. Environmental temperature, energy metabolism and heat regulation in sheep. III. The metabolism and thermal exchanges of sheep with fleeces. *J. Agric. Sci., Camb.*, 52, 41-49.
- Bunting L.D., Sticker L.S., Wozniak P.J., 1992. Effect of ruminal escape protein and fat on nitrogen utilization in lambs exposed to elevated ambient temperatures. *J. Anim. Sci.*, 70, 1518-1525.
- Campos Neto O., Tamborini A., Baccari Jr F., Fré C.A., 1986. Effect of heat stress on some ruminal fluid biochemical parameters and on feed intake of buffaloes. *Arq. Bras. Med. Vet. Zoot.*, 38, 907-925.
- Chenost M., 1972. Observations préliminaires sur la comparaison du potentiel digestif et de l'appétit des caprins et des ovins en zone tropicale et en zone tempérée. *Ann. Zootech.*, 21, 107-111.
- Chilliard Y., Doreau M., Bocquier F., Lobley G., 1995. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to variations in food supply. In : M. Journet, E. Grenet, M.H. Farce, M. Thériez, C. Demarquilly (eds), *Recent Developments in the Nutrition of Herbivores*, 329-360. INRA Editions, Paris.
- Christopherson R.J., Kennedy P.M., 1983. Effect of the thermal environment on digestion in ruminants. *Can. J. Anim. Sci.*, 63, 477-496.
- Colditz P.J., Kellaway R.C., 1972. The effect of diet and heat stress on feed intake, growth, and nitrogen metabolism in Friesian, F1 Brahman x Friesian, and Brahman heifers. *Aust. J. Agric. Res.*, 23, 717-725.
- Dahlanuddin, Thwaites C.J., 1993. Feed-water intake relations in goats at high ambient temperatures. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.*, 69, 169-174.
- Dahlanuddin, Thwaites C.J., Hill M.K., 1996. Effects of increasing ambient temperature on the intake and digestibility of high- and low-quality feedstuffs in goats. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.*, 75, 185-191.
- Demarquilly C., Andrieu J., Weiss Ph., 1981. L'ingestibilité des fourrages verts et des foin et sa prévision. In : *Prévision de la valeur nutritive des aliments des ruminants*, 157-167. INRA Editions, Paris.
- Devendra C., Burns M., 1970. Goat production in the tropics. Commonwealth Agricultural Bureau, Farnham Royal, Royaume-Uni.
- Doreau M., Grimaud P., Michalet-Doreau B., 2000. La sous-alimentation chez les ruminants : ses effets sur la digestion. *INRA Prod. Anim.*, 13, 247-255.
- Dumont B., Meuret M., Prud'hon M., 1995. Direct observation of biting for studying grazing behavior of goats and llamas on garrigue rangelands. *Small Rum. Res.*, 16, 27-35.
- Esmail S.H.M., 1986. Acclimatization of imported Saanen goats in North Yemen. *World Rev. Anim. Prod.*, 22, 79-82.
- Fulsoundar A.B., Rabadia N.S., 1993. Effect of body cooling during summer on feed and water intake in lactating Mehsani buffaloes and Kankrej cows. *Indian J. Anim. Prod. Mgmt*, 9, 1-6.
- Fuquay J.W., 1981. Heat stress as it affects animal production. *J. Anim. Sci.*, 52, 164-174.
- Ghosh P.K., Khan M.S., 1978. The desert goats. *Indian farming*, 27, 32-33.
- Ghosh H.N., Samanta A.K., Roy S.P., Maitra D.N., 1993. Studies on the physiological responses and feed intake of Bengal goats under deep litter system of management. *Indian J. Anim. Prod. Mgmt*, 9, 161-165.
- Gordon J.G., 1965. The effect of water deprivation upon the rumination behaviour of housed sheep. *J. Agric. Sci. Camb.*, 64, 31-35.
- Hayasaka K., 1997. Studies of voluntary dry matter intake and nutrient requirements in lactating Holstein cows fed total mixed rations. *Res. Bull. Hokkaido Nation. Agric. Experim. Station*, n°165.
- Higginbotham G.E., Torabi M., Huber J.T., 1989. Influence of dietary protein concentration and degradability on performance of lactation cows during hot environmental temperature. *J. Dairy Sci.*, 72, 2554-2564.
- Holter J.B., West J.W., Mc Gilliard M.L., Pell A.N., 1996. Predicting ad libitum dry matter intake and yields of Jersey cows. *J. Dairy Sci.*, 79, 912-921.
- Hossaini-Hilali J., Benlamlih S., 1995. La chèvre noire marocaine : capacités d'adaptation aux conditions arides. *Animal Genetic Responses Information*, 15, 51-56.
- Hossaini-Hilali J., Benlamlih S., Dahlborn K., 1994. Effects of dehydration, rehydration, and hyperhydration in the lactating and non-lactating black Moroccan goat. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 109, 1017-1026.
- Huber J.T., Higginbotham G., Gomez-Alarcon R.A., Taylor R.B., Chen K.H., Chan S.C., Wu Z., 1994. Heat stress interactions with protein, supplemental fat and fungal cultures. *J. Dairy Sci.*, 77, 2080-2090.
- Igbokwe I.O., 1997. The effects of water deprivation in livestock ruminants : an overview. *Nutr. Abst. Rev. (B)*, 67, 905-914.
- Jarrige R., 1988. Ingestion et digestion des aliments. In : R. Jarrige (ed), *Alimentation des bovins, ovins et caprins*, 29-56. INRA Editions, Paris.
- Jindal S.K., 1980. Effect of climate on goats : a review. *Indian J. Dairy Sci.*, 33, 285-293.
- Johnson H.D., 1965. Responses of animals to heat. *Meteor. Monographs*, 109-122.
- Johnson K.G., 1987. Shading behaviour of sheep : preliminary studies of its relation in thermoregulation, feed and water intakes, and metabolic rates. *Austr. J. Agric. Res.*, 38, 587-596.
- Joshi B.C., 1983. Effect of microenvironmental heat stress on feed and water intake of cross-bred cattle. *Indian J. Anim. Sci.*, 53, 1328-1330.
- Kelley R.O., Martz F.A., Johnson H.D., 1968. Effect of environmental temperature on ruminal volatile fatty acid levels with controlled feed intake. *J. Dairy Sci.*, 50, 531-533.

- Kennedy P.M., Young B.A., Christopherson R.J., 1977. Studies on the relationship between thyroid function, cold acclimation and retention time of digesta in sheep. *J. Anim. Sci.*, 45, 1084-1090.
- Khan M.S., Ghosh P.K., Sasidharan T.O., 1978. Effect of acute water restriction on plasma proteins and on blood and urinary electrolytes in Barmer goats of the Rajasthan desert. *J. Agric. Sci. Camb.*, 91, 395-398.
- Knapp D.M., Grummer R.R., 1991. Response of lactating dairy cows to fat supplementation during heat stress. *J. Dairy Sci.*, 74, 2573-2579.
- Koes R.M., Pfander W.H., 1975. Heat load and supplement effects on performance and nutrient utilization by lambs fed orchardgrass hay. *J. Anim. Sci.*, 40, 313-319.
- Lippke H., 1975. Digestibility and volatile fatty acids in steers and wethers at 21 and 32 °C ambient temperature. *J. Dairy Sci.*, 58, 1860-1864.
- Llamas-Lamas G., Combs D.K., 1990. Effects of environmental temperature and ammoniation on utilization of straw by sheep. *J. Anim. Sci.*, 68, 1719-1725.
- Martiz F.A., Payne C.P., Matches A.G., Belyea R.L., Warren W.P., 1990. Forage intake, ruminal dry matter disappearance and ruminal blood volatile fatty acids for steers in 18 and 32 °C temperature. *J. Dairy Sci.*, 73, 1280-1287.
- McDowell R.E., 1972. The physical environment. In : *The improvement of livestock production in warm climates*, 23. Freeman and Co, San Francisco, USA.
- McDowell R.E., Moody E.G., Van Soest P.J., Lehmann R.P., Ford G.L., 1969. Effect of heat stress on energy and water utilization of lactating cows. *J. Dairy Sci.*, 52, 188-194.
- Meuret M., Viaux C., Chadoeuf J., 1994. Land heterogeneity stimulates intake rate during grazing trips. *Ann. Zootech.*, 43, 296 (Abstr).
- Mousa H.M., Elkalifa M.Y., 1992. Effects of water deprivation on dry matter intake, dry matter digestibility and nitrogen retention in Sudan desert lambs and kids. *Small Rum. Res.*, 6, 311-316.
- Mualem R., Choshniak I., Shkolnik A., 1990. Environmental heat load, bionergetics and water economy in two breeds of goats, the Mamber goat versus the desert bedouin goat. *World Rev. Anim. Prod.*, 25, 91-95.
- Muller C.J.C., Botha J.A., 1994. Effect of shade on various parameters of Friesian cows in a Mediterranean climate in South Africa. I. Feed and water intake, milk production and milk composition. *S. Afr. J. Anim. Sci.*, 24, 49-55.
- Muna M.M.A., Abdelatif A.M., 1992. Utilization of nutrients by sheep as affected by diet composition and solar radiation. *Small Rum. Res.*, 9, 37-45.
- Murphy M.R., 1992. Water metabolism in dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, 75, 326-333.
- Nangia G.P., Garg S.I., 1992. Environmental changes in the energy yielding blood metabolites and their relation to voluntary feed intake in buffaloes. *Indian J. Dairy Sci.*, 45, 330-333.
- Ogebe P.O., Ogunmodede B.K., McDowell L.R., 1996. Behavioural and physiological responses of Nigerian dwarf goats to seasonal changes of the humid tropics. *Small Rum. Res.*, 22, 213-217.
- Oldick B.S., Firkins J.L., 1997. Dietary changes may improve heat stress performance. *Feedstuffs* 69 (23), 13, 26-27.
- Ørskov E.R., Ryle M., 1990. In : *Energy nutrition in ruminants*, 69. Elsevier, Londres, Royaume-Uni.
- Ortega Reyes L., Provenza F.D., 1993. Amount of experience and age affect the development of foraging skills of goat browsing blackbrush (*Coleogyne ramosissima*). *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 36, 169-183.
- Papachristou T.G., Nastis A.S., 1993. Nutritive value of diet selected by goats grazing on kermes oak shrublands with different shrub and herbage cover in Northern Greece. *Small Rum. Res.*, 12, 35-44.
- Patel K.S., Dave A.D., 1990. TDN intake and feed conversion efficiency of growing crossbred heifers during summer. *Indian J. Anim. Prod. Mgmt.*, 6, 203-204.
- Pearson R.A., Archibald R.F., 1990. Effect of ambient temperature and urea supplementation on the intake and digestion of alkali-treated straw by Brahman cattle and swamp buffaloes. *J. Agric. Sci., Camb.*, 114, 177-186.
- Roseler D.K., Fox D.G., Chase L.E., Stone W.C., 1993. Feed intake prediction and diagnosis in dairy cows. *Proc. Cornell Nutr. Conf. Feed Manuf.*, 216-226, Rochester, Cornell Univ. Ithaca, NY, USA.
- Sanchez W.K., Mc Guire M.A., Beede D.K., 1994. Macromineral nutrition by heat stress interactions in dairy cattle : review and original research. *J. Dairy Sci.*, 77, 2051-2079.
- Shkolnik A., Silanikove N., 1981. Water economy, energy metabolism and productivity in desert animals. In : P. Morand-Fehr, A. Bourbouze, M. de Simiane (eds), *Nutrition and systems of goat feeding*, vol. A, 237-248. ITOVIC-INRA, Paris.
- Silanikove N., 1986. Interrelationships between feed quality, digestibility, feed consumption and energy requirements in desert (Bedouin) and temperate (Saanen) goats. *J. Dairy Sci.*, 69, 2157-2162.
- Silanikove N., 1992. Effects of water scarcity and hot environment on appetite and digestion in ruminants : a review. *Livest. Prod. Sci.*, 30, 175-194.
- Silanikove N., Tadmor A., 1989. Rumen volume, saliva flow rate, and systemic fluid homeostasis in dehydrated cattle. *Am. J. Physiol.*, 256, R809-R815.
- Silanikove N., Gilboa N., Nir I., Perevolotsky A., Nitzan Z., 1996. Effect of a daily supplementation of polyethylene glycol on intake and digestion of tannin containing leaves (*Quercus calliprinos*, *Pistacia lentiscus* and *Ceratonia siliqua*) by goats. *J. Agric. Food Chem.*, 44, 199-205.
- Sorensen B., 1985. Oxygen consumption, rectal temperature, milk yield and feed consumption in German Black Pied cows subjected to heat stress during their first lactation. Inaugural Dissertation Fachbereich Veterinärmedizin der Freien Universität Berlin, 255 p.
- Terada F., Muraoka M., 1994. Effect of heat stress on the efficiency of utilization of metabolizable energy for lactation. In : J.F. Aguilera (ed), *Energy Metabolism of Farm Animals*, 323-326. CSIC, Grenade, Espagne.
- Terada F., Shioya S., Shiraishi K., Tamaki M., 1997. Prediction of dry matter intake of lactation cows in summer. *Anim. Sci. Technol. (Jap.)*, 68, 189-191.

Vandenheede M., Nicks B., Shehi R., Canar T.B., Dufrasne I., Biston R., Lecomte P., 1995. Use of a shelter by grazing bulls : effect of climatic factors. *Anim. Sci.*, 60, 81-85.

Vercoe J.E., Frisch J.E., Moran J.B., 1972. Apparent digestibility, nitrogen utilization, water metabolism and heat tolerance of Brahman cross, Africander cross and Shorthorn x Hereford steers. *J. Agric. Sci. Camb.*, 79, 71-74.

Vermorel M., 1982. Climat, thermogénèse et production de l'animal. In : *Actions du climat sur l'animal au pâturage*, 97-114. INRA Editions, Paris.

Warren W.P., Martz F.A., Asay K.H., Hilberbrand E.S., Payne C.G., Vogt J.R., 1974. Digestibility and rate of passage by steers fed tall fescue, alfalfa and orchardgrass hay in 18 and 32 °C ambient temperatures. *J. Anim. Sci.*, 39, 93-96.

West J.W., Haydon K.D., Mullinix B.G., Sandifer T.G., 1992. Dietary cation-anion balance and cation source effects on production and acid-base status of heat-stressed cows. *J. Dairy Sci.*, 75, 2776-2786.

Wilks D.L., Coppock C.E., Lanham J.K., Brooks K.N., Baker C.C., Bryson W.L., Elmore R.G., Stermer R.A., 1990. Responses of lactating Holstein cows to chilled drinking in high ambient temperatures. *J. Dairy Sci.*, 73, 1091-1099.

Wöhlbier W., Schneider W., 1965. A preliminary report on the metabolism of steers kept under different environmental temperatures. In : K.L. Blaxter (ed), *Energy Metabolism*, 405-418. Acad. Press, Londres, Royaume-Uni.

Young B.A., Degen A.A., 1981. Thermal influences on ruminants. In : J.A. Clark (ed), *Environmental Aspects of Housing for Animal Production*, 167-180. Butterworths, Londres, Royaume-Uni.

Abstract

Effects of heat stress on feed intake and digestion in ruminants

Heat stress generally leads to a decrease in voluntary intake, in relation to thermoregulation, in order to allow a decrease in heat production, especially due to rumen fermentations. The decrease in intake may also be due to a low availability of forage on rangelands, as well as its low nutritive value and sometimes to a lack of drinking water. When feed intake is very low, digestibility may decrease, for one same diet. In controlled conditions and for a same intake, an increase in temperature increases diet digestibility by 0.2 point per degree Celsius. To prevent the negative effects of heat stress, especially on feed intake, ruminants modify their intake pattern by grazing

during the night when the temperature is at its lowest, by increasing the number of meals and decreasing their length. They also modify feed preferences and thus the composition of their diet. In intensive systems, it is suggested to provide a shelter, to use water mist, to increase the energy concentration of the diet, to provide a source of fermentable nitrogen when this may limit forage digestion, and to increase the cation-anion balance of the diet.

MORAND-FEHR P., DOREAU M., 2001. Ingestion et digestion chez les ruminants soumis à un stress de chaleur. *INRA Prod. Anim.*, 14, 15-27.

