

Acides aminés digestibles dans l'intestin. Origines des variations chez les ruminants et répercussions sur les protéines du lait

La production des ruminants peut être limitée par l'apport insuffisant de certains acides aminés. La lysine et la méthionine sont, parmi ces acides aminés, ceux qui ont été les plus étudiés. Récemment d'autres acides aminés tels que l'histidine, la leucine se sont aussi avérés susceptibles de limiter la production de protéines du lait. C'est pourquoi de nombreux efforts sont faits pour pouvoir déterminer les apports et les besoins en acides aminés pour les ruminants.

Les ruminants, comme toutes les autres espèces, ont besoin d'acides aminés (AA) pour synthétiser leurs protéines. Cependant, l'intérêt de raisonner la nutrition protéique des ruminants en termes d'AA individuels a longtemps été un sujet de controverses. Pour certains nutritionnistes, les protéines des microbes du rumen ont une composition en AA suffisamment proche de celle des protéines du lait pour satisfaire les besoins en AA des ruminants (Oldham et Tamminga 1980, Smith 1984, Buttery et Foulds 1985). Pour

d'autres, les effets de l'administration post-
minale de méthionine ou de lysine sur la production de protéines démontrent que la composition des protéines microbiennes n'est pas optimale. En effet, ces deux acides aminés se sont souvent avérés limitants pour :

- la production des protéines du lait chez la vache laitière (Rulquin et Champredon 1987, Rulquin 1992, Schwab 1995) ou la brebis laitière (Bocquier *et al* 1994) et allaitante (Lynch *et al* 1991) ;

- la croissance chez les jeunes bovins (Klemesrud *et al* 1997, Titgemeyer *et al* 1988), les caprins (Muramatsu *et al* 1993) et les ovins (Han *et al* 1996, Matras *et al* 2000) ;

- la production de laine (Reis et Tunks 1976) ou de fibre à base de poil de type Mohair (Sahlu et Fernandez 1992) ou Cachemire (Galbraith 2000).

L'examen des résultats d'essais d'administration post-
minale de méthionine et de lysine (par perfusion ou par distribution de formes protégées contre la dégradation rumi-
nale) montre que les effets sur la production et la composition du lait sont très variables, les réponses de la production de lait et du taux protéique variant respectivement de -2,3 à +2,3 kg et de -0,6 à +3,6 g/kg (Rulquin 1992). Il s'avère que ces différences de réponses sont en grande partie liées à des différences dans la nature des rations (Rulquin 1992). La

Résumé

La production de protéines (lait, viande, laine, poil) des ruminants peut être limitée par des apports insuffisants en certains acides aminés (AA) appelés pour l'occasion AA limitants. En effet, contrairement à ce qui était généralement admis, la composition des acides aminés digérés par les ruminants n'est pas constante. Si la part des protéines microbiennes et leur composition en AA relativement constante tamponnent les variations de la composition en AA des contenus intestinaux, celle-ci varie en fonction de la composition en AA de la ration et de sa richesse en protéines peu dégradables. L'importance des conséquences des variations de la composition en AA des contenus digestifs sur la production de protéines du lait a été étudiée grâce à des apports post-
minaux de doses croissantes d'un acide aminé. La supplémentation post-
minale en lysine ou en leucine peut faire gagner jusqu'à 4 g/kg de taux protéique. Le gain maximum n'est que de 2 g/kg avec la méthionine, l'histidine, la phénylalanine et la thréonine. Dans tous les cas l'augmentation du taux protéique porte sur le taux de caséine. En milieu de lactation, l'histidine et la thréonine accroissent aussi le volume de lait produit de façon dose-dépendante.

connaissance de la composition des acides aminés digérés dans l'intestin grêle doit donc permettre de mieux maîtriser la nutrition en acides aminés afin de maximiser la production de protéines.

Cet article présente les étapes qui ont permis de déterminer l'origine des variations de la composition en AA des contenus intestinaux et les réponses des vaches laitières aux variations de cette composition.

1 / Le profil en AA des protéines entrant dans l'intestin

Les protéines microbiennes constituent la principale part des protéines duodénales. Elle peut atteindre de 35 à 66 % chez la vache laitière (Clark *et al* 1992) et même de 60 à 90 % chez les ovins (Smith 1975). C'est pourquoi il était généralement admis que la composition en acides aminés des protéines duodénales variait peu car elle reflétait la composition des microbes (Oldham et Tamminga 1980, Smith 1984). Quelques essais suggèrent toutefois que, dans certains cas (protéines peu dégradables, protéines tannées, etc.), le profil duodéal en AA reflète celui des aliments (Little *et al* 1968, Orskov *et al* 1971, Leibholz et Hartmann 1972, Faichney 1974, Vérité *et al* 1977, Mercer *et al* 1980). Afin de savoir si les précédentes considérations étaient généralisables à l'ensemble des situations alimentaires, une étude des facteurs de variation de la composition en AA des contenus digestifs a été entreprise sur des données publiées sur bovins (Vieuxmaire et Rulquin 1985) et sur ovins (Le Hénaff 1991).

L'examen de la composition en AA de contenus de caillette ou de duodénum obtenus sur des bovins (133 régimes) ou sur des

ovins (105 régimes) montre que cette composition n'est pas constante. Le profil (valeurs exprimées par rapport à la somme des 15 ou 16 AA) présente une certaine variabilité (estimée par le coefficient de variation) qui diffère chez les bovins selon les acides aminés (tableau 1) :

- entre 5 et 10 % pour la lysine, la thréonine, l'isoleucine, la phénylalanine, l'acide aspartique, la sérine, l'acide glutamique et l'alanine ;
- entre 10 et 12 % pour l'histidine, l'arginine, la valine, la leucine et la tyrosine ;
- plus de 15 % de variabilité pour la méthionine, la glycine et la proline ;

Ces variabilités sont encore plus élevées chez les ovins (tableau 1).

Ainsi, contrairement à ce qui était généralement admis, le profil en AA des contenus digestifs de ruminant présente une variabilité non négligeable. Etant donné l'extrême diversité des situations englobées par ces études, il est apparu primordial d'étudier davantage les facteurs permettant d'expliquer cette variabilité.

Les facteurs de variation du profil des AA entrant dans l'intestin

L'étude des données précédentes à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances a permis de mettre en évidence l'effet de la nature de la ration sur le profil en AA des digesta. En effet, dans l'étude sur bovins, les contenus intestinaux sont d'autant plus riches en leucine, proline, alanine et plus pauvres en lysine, thréonine, valine, arginine que la ration est riche en protéines de maïs (figure 1).

Cette relation traduit à la fois un effet de la composition en AA de la ration et un effet de la teneur en protéines peu dégradables de cette ration. Ainsi, les protéines de maïs étant peu dégradables, les contenus obtenus sur des animaux ingérant beaucoup de maïs ont

Tableau 1. Variabilité de la composition en acides aminés des contenus intestinaux de ruminants. Les concentrations sont exprimées en g/100 g du total des acides aminés déterminés.

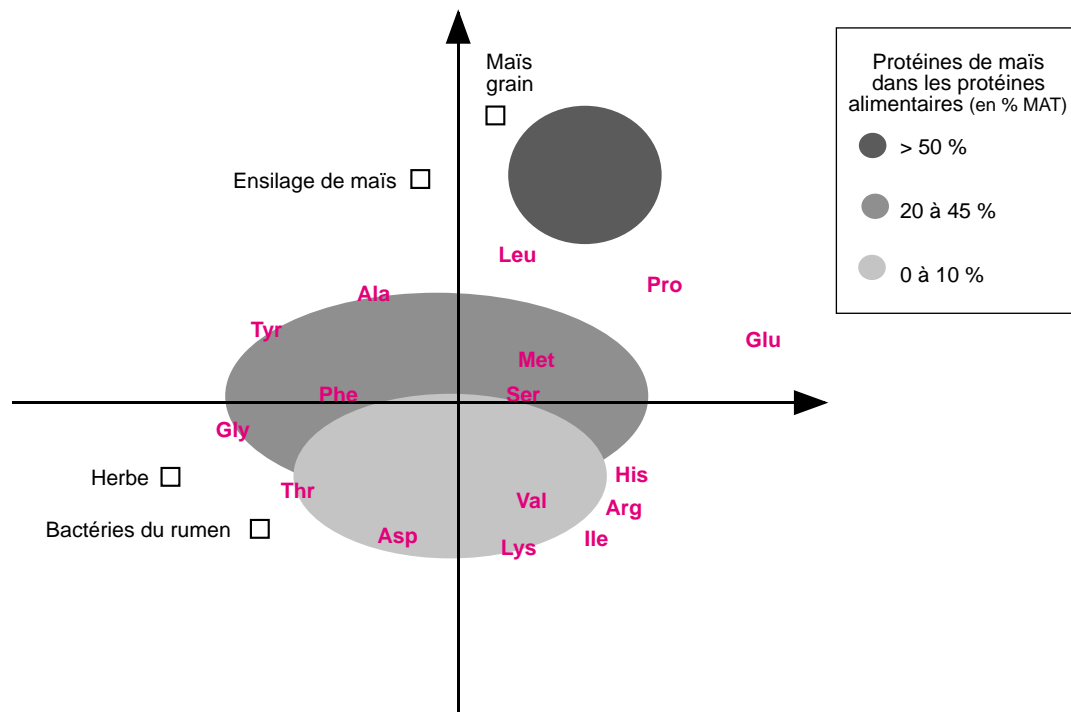
Bovins ⁽¹⁾					Ovins ⁽²⁾				
Concentration	moyenne	CV	minimum	maximum	Concentration	moyenne	CV	minimum	maximum
	(%)	(%)	(%)	(%)		(%)	(%)	(%)	(%)
Lys	6,88	9,7	4,82	8,42	Lys	7,46	10,6	5,03	9,69
His	2,21	11,9	1,34	2,89	His	2,55	17,8	1,63	3,89
Arg	4,96	10,6	3,76	7,07	Arg	5,46	18,2	2,92	9,65
Thr	5,32	7,0	4,36	6,16	Thr	6	11,2	4,38	8,46
Met	1,97	17,6	1,27	2,99	Met	2,35	24,1	0,78	3,58
Val	6,01	10,8	4,03	7,33	Val	} 21,48	6,0	18,59	24,49
Ile	5,45	8,0	4,44	6,73					
Leu	8,87	10,5	6,77	11,9					
Phe	5,12	7,1	4,13	6,06	Phe	5,75	9,0	4,44	6,89
Asp	10,94	6,6	8,9	12,23	Asp	} 48,95	2,5	44,78	52,52
Ser	5,12	8,8	4,01	7,19					
Glu	14,52	8,5	11,93	18,08					
Gly	6,24	19,2	3,2	10,10	Gly	} 48,95	2,5	44,78	52,52
Ala	6,92	5,6	5,54	7,79					
Tyr	4,47	11,9	2,98	5,87	Ala				
Pro	5,01	15,3	3,63	7,56	Tyr	nd			

nd = non déterminé ; CV = coefficient de variation.

⁽¹⁾ Synthèse bibliographique à partir de 133 régimes (Rulquin *et al* 1998).

⁽²⁾ Synthèse bibliographique à partir de 105 régimes (Le Hénaff 1991).

Figure 1. Effets de la teneur de la ration en protéines de maïs sur la composition en acides aminés des contenus postruminaux (n=88) de bovins (Vieuxmaire et Rulquin 1985).



des profils en AA très proches de la composition du maïs (figure 1) et très éloignés de la composition des microbes du rumen. À l'opposé, les protéines d'herbe étant très dégradables, les contenus obtenus sur des animaux ingérant beaucoup d'herbe ont des profils en AA très proches des protéines microbiennes du rumen (figure 1).

L'effet de la nature de la ration sur la composition des contenus digestifs se retrouve chez les ovins. Les contenus digestifs d'animaux ingérant des rations similaires sont assez proches entre eux mais différents de ceux obtenus avec d'autres types de rations (figure 2). Ainsi les contenus digestifs obtenus avec des rations à base d'herbe sont beaucoup plus riches en acides aminés ramifiés et en phénylalanine que ceux obtenus avec des rations à base de concentré (orge principalement). Les différences entre groupes sont significatives et peuvent être importantes. Elles peuvent atteindre (sans tenir compte des rations extrêmes comme les régimes ne comportant que de l'azote non protéique) des écarts relatifs de 15 à 20 % pour la lysine et 15 à 45 % pour la méthionine par exemple (tableau 2).

Les effets de l'alimentation peuvent, dans cette étude, se scinder en deux composantes indépendantes : la composition en AA de la ration et la part de protéines non dégradables dans la ration.

Effets de la composition en AA de la ration

Les différences de composition en AA des rations distribuées semblent être le premier facteur de variation du profil en AA des contenus intestinaux (figure 2). À lui seul, ce facteur (axe 1) explique un tiers de la variabilité

totale du profil des contenus digestifs. Ces observations sont corroborées par les résultats de Hvelplund et Madsen (1989). En effet, les corrélations entre la concentration d'un acide aminé dans le duodénum et sa concentration dans la ration sont élevées (0,7 à 0,8) pour l'arginine, la lysine et la méthionine et un peu plus faibles (0,5 à 0,6) pour la thréonine, la valine et l'isoleucine.

Effets de la teneur en protéines non dégradables de la ration

Le second facteur de variation (axe 2) est la part des protéines non dégradables (PDIA) dans la ration (figure 2). En effet, moins les rations sont riches en protéines non dégradables, plus les contenus intestinaux sont riches en lysine, histidine, thréonine et pauvres en arginine. Ainsi les contenus digestifs obtenus avec des rations ne comportant pas d'azote protéique ont un profil en AA très proche de celui des bactéries du rumen (figure 2).

Ces deux facteurs, composition en AA de la ration et richesse de la ration en protéines non dégradables, expliquent à eux seuls 54 % de la variabilité du profil en AA des contenus digestifs. La part de variabilité restante s'explique en grande partie par les facteurs d'ordre méthodologique liés notamment à l'obtention des digesta et à l'analyse chimique des AA.

Afin de prédire la composition en AA des protéines intestinales, ces deux principaux facteurs de variation (composition en AA des protéines alimentaires et dégradabilité) ont été rattachés aux éléments du système PDI. Les réponses des vaches laitières à des suppléments en AA ont ainsi été exprimées par rapport aux variations de la composition

Le profil des AA intestinaux dépend du profil des AA dans les protéines alimentaires et de la dégradabilité de celles-ci : plus elle est élevée plus le profil est proche de celui des protéines des bactéries du rumen.

Figure 2. Sources de variations de la composition en acides aminés des contenus postruminaux d'ovins (n=105 ; Le Hénaff 1991).

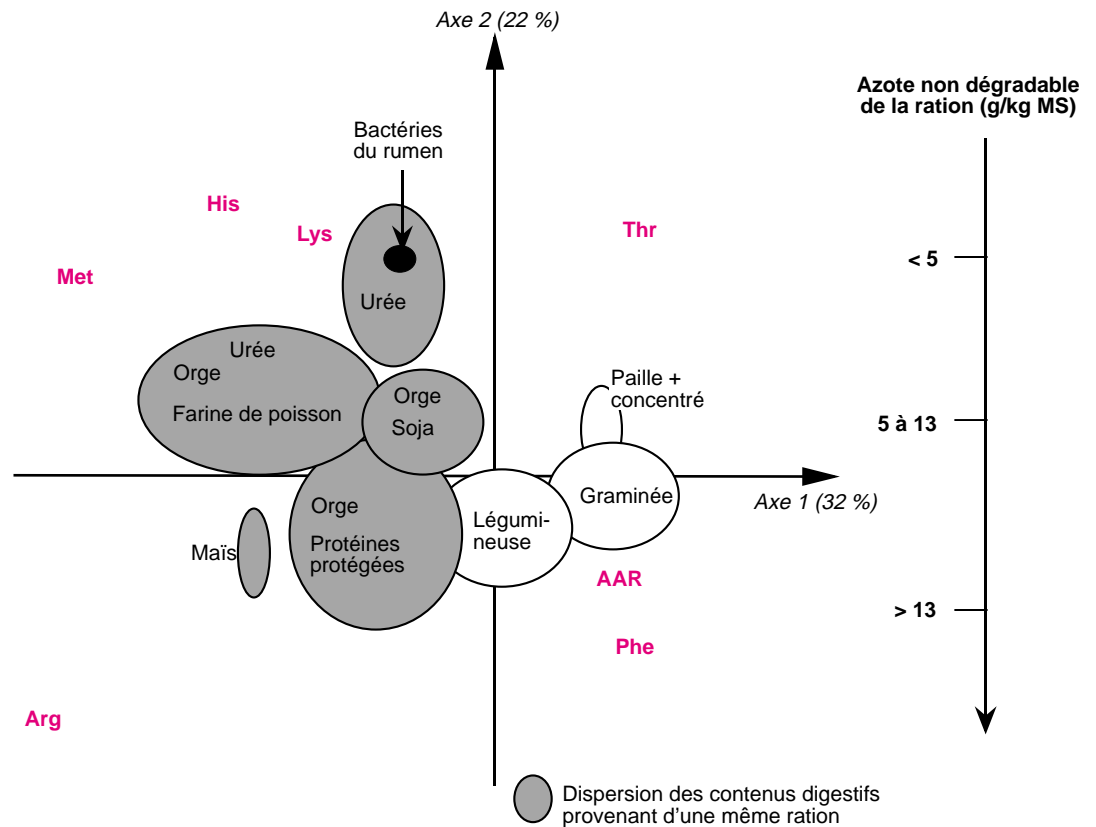


Tableau 2. Teneurs en lysine et méthionine des contenus digestifs de moutons ingérant différents types de régimes. Les types de régimes sont ceux représentés à la figure 2. D'après Le Hénaff (1991).

Type de régime	Lysine (%)	Méthionine (%)
Maïs	7,07	2,64
Orge + urée + farine de poisson	8,00	2,93
Orge + protéines protégées	7,66	2,90
Orge + soja	7,76	2,54
Urée	9,41	2,28
Légumineuse	7,75	1,58
Graminée	6,51	2,30
Paille + concentré	7,36	2,01

en AA de leurs contenus intestinaux (ration + supplément) appelés alors acides aminés digestibles dans l'intestin (AADI ; Rulquin *et al* 2001). Les teneurs en AADI sont alors exprimées en grammes pour cent grammes de PDIE.

2 / Les réponses aux variations de la composition en AA des contenus intestinaux

Pour modifier efficacement la composition en AA des contenus intestinaux, il suffit d'apporter directement un acide aminé particulier après le rumen. Cela se réalise expérimentalement soit en perfusant cet acide aminé par une canule dans la caillette ou dans le duodénum soit en utilisant une forme protégée contre la dégradation dans le rumen.

INRA Productions Animales, juillet 2001

2.1 / Lysine et méthionine

La lysine et la méthionine ont été les acides aminés les plus étudiés notamment parce qu'il existe des formes efficacement protégées contre les dégradations dans le rumen. Les courbes de réponse de la production de protéines et du taux protéique du lait aux variations de la teneur en LysDI et MetDI (lysine et méthionine digestibles dans l'intestin) ont pu être obtenues sur 163 régimes (Rulquin *et al* 1993). Ces courbes suivent des lois de réponses décroissantes (figure 3) dont les équations sont les suivantes.

Pour la réponse de la production de protéines (RepMP) :

$$\text{RepMP} = 21,0 (1 - \exp(-1,15(\text{LysDI} - 7,0))) ; R=0,87, \text{ETR}=21, n=63$$

$$\text{RepMP} = 34,1 (1 - \exp(-1,90(\text{MetDI} - 2,1))) ; R=0,81, \text{ETR}=12, n=37$$

Figure 3. Evolution de la production de protéines du lait (écart par rapport à la production correspondant à la couverture des besoins) en fonction des concentrations de LysDI (a) et MetDI (b) dans la ration.

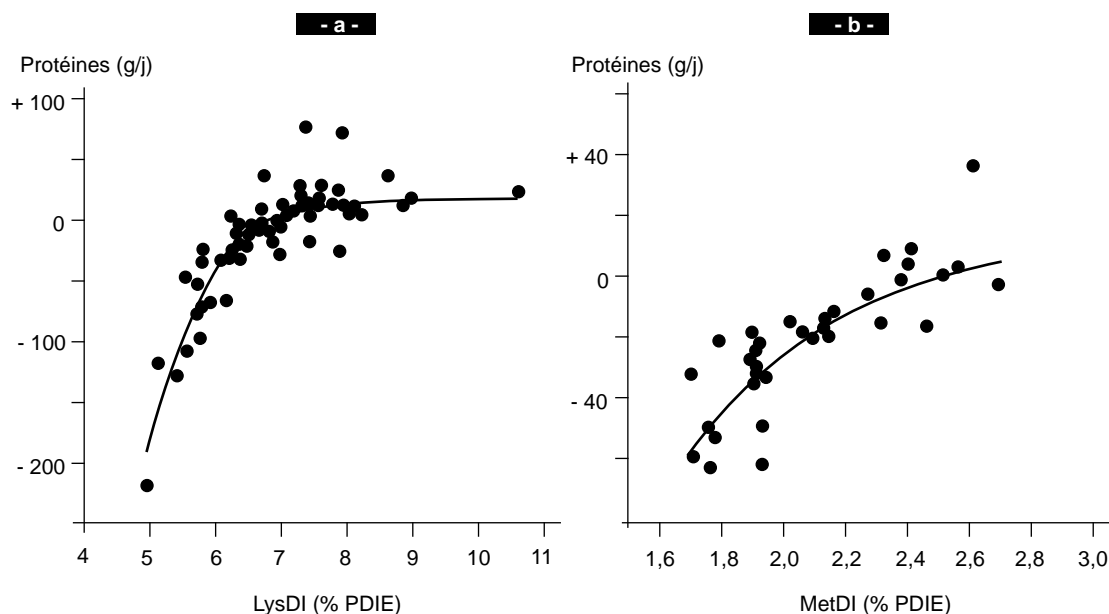
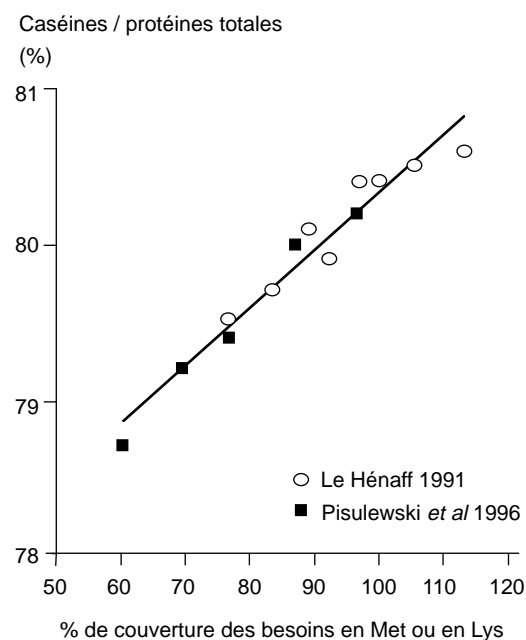


Figure 4. Evolution de la proportion de caséines dans les protéines du lait en fonction du niveau de couverture des besoins en méthionine ou en lysine.



Pour la réponse du taux protéique (RepTP) :
 $\text{RepTP} = 0,56 (1 - \exp(-1,01(\text{LysDI} - 7,0)))$;
 $R = 0,98$, $\text{ETR} = 0,47$, $n = 63$
 $\text{RepTP} = 0,57 (1 - \exp(-2,89(\text{MetDI} - 2,1)))$;
 $R = 0,79$, $\text{ETR} = 0,34$, $n = 37$

Les équations relatives à la lysine ont été obtenues pour des variations de LysDI à MetDI constante. Les équations relatives à la méthionine ont été obtenues pour des variations de MetDI à LysDI constante ; elles ne sont valables que si les teneurs en LysDI sont

supérieures à 6,5 % car, pour des teneurs inférieures, les réponses sont nulles (Rulquin *et al* 1993). Les courbes de réponse ne sont utilisables qu'à partir de la 6^{ème} semaine de lactation car elles ont été établies sur des essais commençant à ce stade de lactation. Ces courbes sont applicables à des groupes d'animaux et non à des vaches individuellement. En effet, si toutes les vaches répondent positivement à un apport de méthionine ou de lysine, les réponses individuelles du taux protéique varient de +0,5 à +3 g/kg de lait (Delaby *et al* 1992). Les quelques essais réalisés en début de lactation révèlent une augmentation de la production laitière accompagnée ou non d'une augmentation du taux protéique (Rulquin 1992, Armentano *et al* 1993, Socha *et al* 1994). Ces essais ne sont malheureusement pas assez nombreux pour établir des courbes de réponse durant le début de la lactation. Dans tous les essais le gain de taux protéique s'est effectué aussi bien sur la fraction caséinique que sur les protéines solubles et s'est traduit par une augmentation du rendement fromager (Hurtaud *et al* 1995). Lors de certains essais de perfusion de doses élevées de méthionine ou de lysine, il a même été possible de mettre en évidence une augmentation linéaire du rapport caséines sur protéines en fonction des apports d'AA (figure 4).

2.2 / Les autres acides aminés indispensables

Les travaux sur les acides aminés autres que la méthionine et la lysine sont beaucoup plus rares car, les formes protégées contre les dégradations ruminales n'existant pas, ils ne peuvent se faire que par des techniques de perfusion digestive ou intraveineuse. Les études les plus complètes de ce type ont été menées par Schwab *et al* (1976) et Fraser *et al* (1991) dans lesquelles pratiquement tous

La production de protéines du lait augmente avec les quantités de lysine ou de méthionine disponibles dans l'intestin.

L'augmentation concerne aussi bien les caséines que les protéines solubles.

les acides aminés indispensables ont été perfusés. Malheureusement ces études n'étaient pas destinées à déterminer des courbes de réponse, mais seulement à identifier les acides aminés limitants. Grâce au système de prédiction du profil en AA des contenus intestinaux (Rulquin *et al* 2001), il est maintenant possible d'utiliser l'ensemble de ces résultats pour compléter ceux permettant d'établir les courbes de réponse de la production aux variations des apports intestinaux. La principale précaution à prendre dans ce type de démarche est d'étudier la réponse à un acide aminé en étant sûr que les autres ne sont pas limitants.

Histidine

L'histidine n'est pas toujours considérée comme un acide aminé indispensable car certains peptides abondants dans les muscles comme la carnosine et l'ansérine peuvent servir de précurseurs (Baker 1994). Cependant, à partir de l'évolution des bilans azotés d'animaux totalement nourris par des perfusions intradigestives, Fraser *et al* (1991) concluent que l'histidine est limitante juste après la méthionine et la lysine. Kim *et al* (1999), Vanhatalo *et al* (1999) et Korhonen *et al* (2000), se basant sur les variations de la production laitière, montrent que l'histidine est plus limitante que la méthionine et la lysine avec des rations à base d'ensilage d'herbe. Cette conclusion ne s'applique pas aux rations à base d'ensilage de maïs (Schwab *et al* 1976, Rulquin 1987).

Les courbes de réponse du taux protéique et de la production de protéines aux variations des teneurs en HisDI des rations peuvent être établies d'après les résultats de Rulquin (1987), Vanhatalo *et al* (1999), Korhonen *et al* (2000), Rulquin et Pisulewski (2000a). Ces courbes montrent que la production de protéines augmente linéairement (figure 5a) avec la teneur en HisDI de la ration alors que le taux protéique

atteint un plateau lorsque cette teneur atteint 3,2 % (figure 5b). L'accroissement de la production de protéines est dû à une augmentation linéaire de la production laitière qui est d'ailleurs plus forte en début (Korhonen *et al* 2000) qu'en milieu de lactation. Les mécanismes expliquant cette augmentation de la production de lait et de lactose restent encore inconnus (Rulquin et Pisulewski 2000a), mais semblent être d'un autre ordre que ceux mis en jeu lors de la fourniture d'un acide aminé limitant la synthèse protéique, qui se traduit généralement par une augmentation du taux protéique.

Leucine

La leucine a fait l'objet d'essais de type dose-réponse de la part de Iburg et Lebzién (2000) et de Rulquin et Pisulewski (2000b). Au regard de ces deux seuls essais, il semble que la leucine puisse être limitante dans des rations dont la teneur en LeuDI est inférieure à 8,8 % (figure 6). Cela peut être le cas des rations à base d'herbe et d'orge dont la teneur en LeuDI peut descendre jusqu'à 8,2 %. Un apport insuffisant de leucine pourrait expliquer l'absence de réponse aux suppléments en méthionine et lysine enregistrée avec des rations à base d'herbe pâturée (Rulquin et Delaby 1997, Pacheco-Rios *et al* 1999, Younge *et al* 2000) ou ensilée (Pisulewski et Kowalski 1999).

Valine

D'après les travaux de Schwab *et al* (1976) et de Mackle *et al* (1999) la valine ne semble pas limitante, que ce soit avec des rations à base de foin ou de foin et ensilage de maïs, c'est-à-dire pour des concentrations de ValDI supérieure à 5,3 %.

Isoleucine

Sur une ration à base d'ensilage rééquilibrée en histidine, lysine et méthionine, la supplémentation postruminale en isoleucine ne

Figure 5. Evolution de la production (a) et du taux (b) de protéines du lait en fonction de la teneur de la ration en HisDI (valeurs corrigées des effets 'équipe').

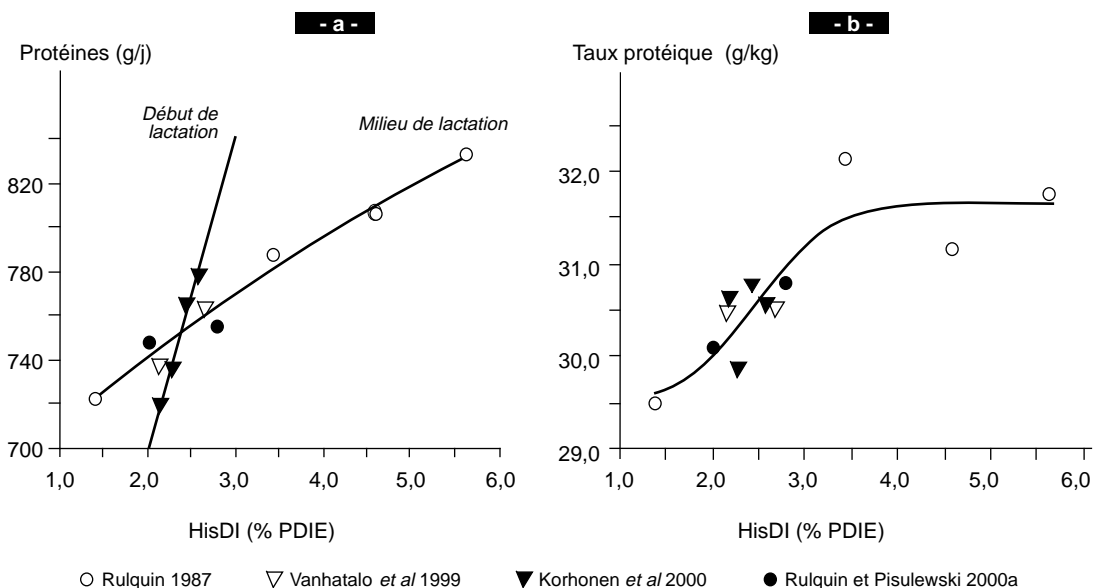


Figure 6. Evolution de la production (a) et du taux (b) de protéines du lait en fonction de la teneur de la ration en LeuDI (valeurs corrigées des effets 'équipe').

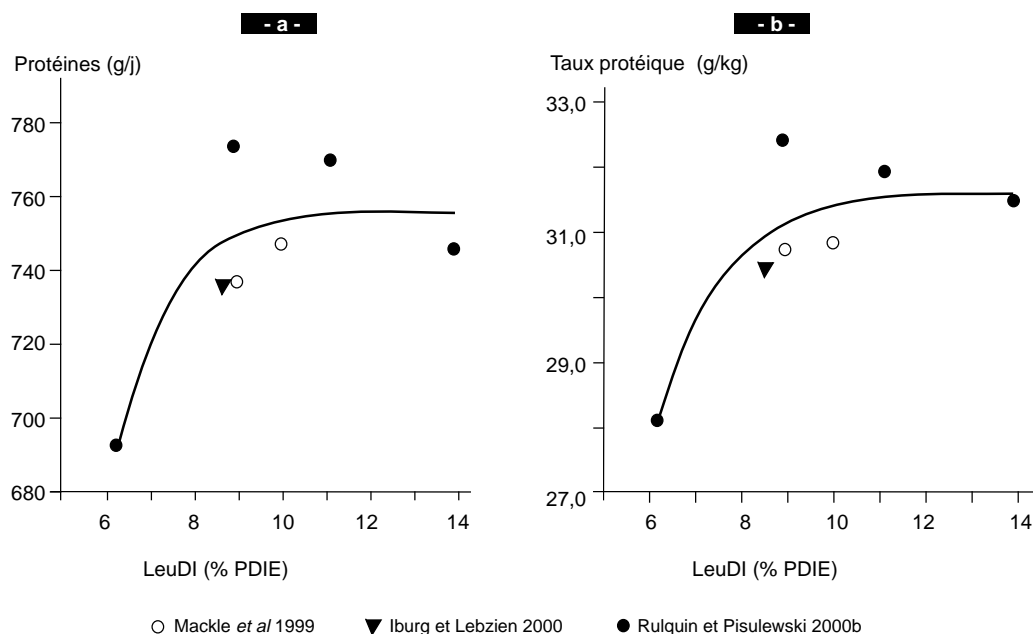
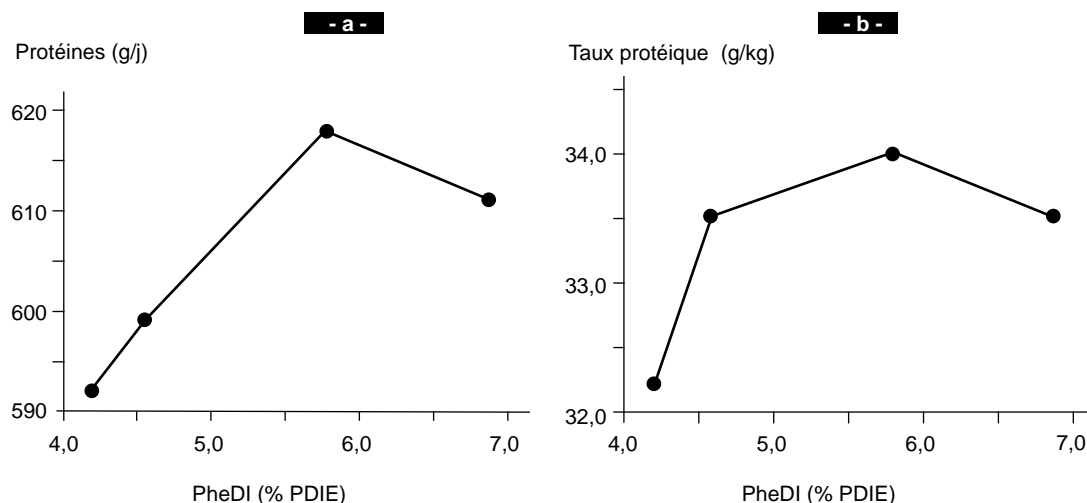


Figure 7. Evolution de la production (a) et du taux (b) de protéines du lait en fonction de la teneur de la ration en PheDI (d'après Rulquin et Pisulewski 2000c).



permet pas d'améliorer la production de protéines (Robinson *et al* 1999). L'isoleucine ne semble pas être limitante si sa concentration dans la ration est supérieure à 5 % d'IleDI (Schwab *et al* 1976, Mackle *et al* 1999).

Phénylalanine et tyrosine

D'après la courbe de réponse du taux protéique à une supplémentation posttruminale de phénylalanine, sa concentration optimale dans la ration se situerait entre 4 et 5 % des PDIE (Rulquin et Pisulewski 2000c ; figure 7). D'après les essais de Schwab *et al* (1976) et de Rae et Ingalls (1984), il ne semble pas y avoir d'intérêt à augmenter les concentrations de PheDI au-delà de 4,9 à 5 % des PDIE. Dans la mesure où la phénylalanine peut être transformée en tyrosine, il est possible d'apporter directement de la tyrosine pour réduire l'utilisation de la phénylalanine. L'intérêt de cette supplémentation est que, la tyrosine étant très peu soluble dans l'eau, il n'est pas nécessaire de la protéger pour la faire parve-

nir au niveau duodénal. Rae et Ingalls (1984) ont d'ailleurs obtenu une augmentation significative de la production de protéines en apportant 50 g de tyrosine dans la ration.

Thréonine

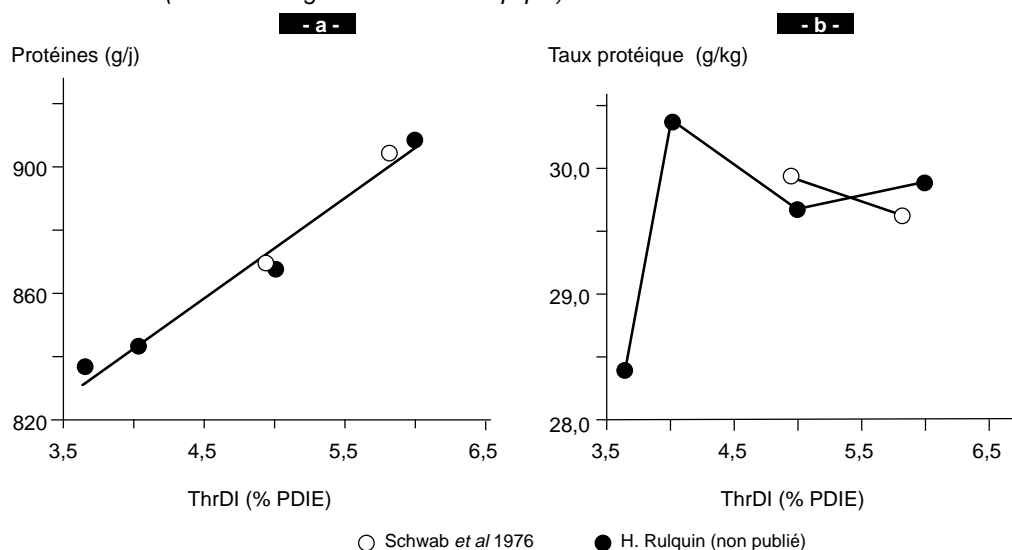
Comme pour l'histidine, la supplémentation en thréonine conduit à une augmentation systématique du volume de lait et de la production de protéines (figure 8a). Le taux protéique semble se dégrader lorsque la concentration de ThrDI dans la ration est inférieure à 4 % (figure 8b).

Arginine

L'administration posttruminale d'arginine n'a pas permis d'augmenter le taux et la production de protéines (Schwab *et al* 1976, Vicini *et al* 1988). Il semble, d'après ces essais, que l'arginine n'est pas limitante lorsque sa concentration est égale ou supérieure à 4,3 % des PDIE.

Les études sur les autres AA montrent que les augmentations des concentrations intestinales de leucine, histidine, phénylalanine et thréonine ont des répercussions sur le taux protéique du lait.

Figure 8. Evolution de la production (a) et du taux (b) de protéines du lait en fonction de la teneur de la ration en ThrDI (valeurs corrigées des effets 'équipe').



Tryptophane

Pour cet acide aminé, il est actuellement très difficile d'estimer convenablement les apports digestifs. Cependant Schwab *et al* (1976) ont montré que le tryptophane n'est pas un acide limitant pour des rations à base de foin (36 %) et de maïs grain (48 %).

2.3 / Acides aminés non indispensables

A ce jour il n'y a pas d'évidence claire que les acides aminés non indispensables (AANI) puissent être limitants. En effet, l'omission des AANI dans des perfusions post-ruminales (Schwab *et al* 1976) a donné sensiblement les mêmes résultats que la perfusion de tous les AA. De même, l'administration intraveineuse de 7 AANI (Kim *et al* 2000) ou post-ruminale d'acide aspartique ou glutamique (Oldham *et al* 1984) ou de plusieurs AANI (Fraser *et al* 1991) n'a pas permis d'augmenter la sécrétion de protéines.

Conclusion

La composition en AA des contenus intestinaux des ruminants varie en fonction de la part et de la composition en AA des protéines peu dégradables de la ration. Les vaches laitières fortes productrices dont les rations sont particulièrement riches en protéines peu dégradables sont les ruminants les plus exposés à un déséquilibre en AA. Ce déséquilibre se traduit la plupart du temps par une baisse du taux de caséines ; il paraît donc important pour l'ensemble de la filière lait d'en limiter l'occurrence. La conception d'un système AA digestibles dans l'intestin permettant de prédire la composition en AA des contenus intestinaux et les réponses de production des vaches laitières à ces variations a constitué un véritable enjeu. Sa présentation détaillée fera l'objet d'un prochain article (Rulquin *et al* 2001).

Références

- Armentano L.E., Swain S.M., Ducharme G.A., 1993. Lactation response to ruminally protected methionine and lysine at two amounts of ruminally available nitrogen. *J. Dairy Sci.*, 76, 2963-2969.
- Baker D.H., 1994. Utilisation of precursors for L-amino acids. In : J.P.F. D'Mello (ed), *Amino acids in farm animal nutrition*, 37-61. CAB International, Wallingford, England.
- Bocquier F., Delmas G., Sloan B., Vacaresse C., Van Quackebeke E., 1994. Effet de la supplémentation en méthionine protégée sur la production et la composition du lait de brebis Lacaune. *Renc. Rech. Ruminants*, 1, 101-104.
- Buttery P.J., Foulds A.N., 1985. Amino acid requirements of ruminants. In : W. Haresign et D.J.A. Cole (eds), *Recent Advances in Animal Nutrition*, 257-271. Butterworths, London, England.
- Clark J.H., Klusmeyer T.H., Cameron M.R., 1992. Microbial protein synthesis and flows of nitrogen fractions to the duodenum of dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 75, 2304-2323.
- Delaby L., Rulquin H., Vérité R., 1992. Variabilité inter-vaches des réponses de production laitière à un apport d'acides aminés protégés. *Journée AFTAA-CAA*, 26-27 février, Tours, France.
- Delaby L., Rulquin H., Vérité R., 1992. Variabilité inter-vaches des réponses de production laitière à un apport d'acides aminés protégés. *Journée AFTAA-CAA*, 26-27 février, Tours, France.
- Faichney G.J., 1974. Effects of formaldehyde treatment of casein and peanut meal supplements on amino acids in digesta and plasma of lambs and sheep. *Aust. J. Agric. Res.*, 25, 583-598.
- Fraser D.L., Orskov E.R., Withelaw F.G., Franklin M.F., 1991. Limiting amino acids in dairy cows given casein as the sole source of protein. *Livest. Prod. Sci.*, 28, 235-252.
- Galbraith H., 2000. Protein and sulphur amino acid nutrition of hair fibre-producing Angora and Cashmere goats. *Livest. Prod. Sci.*, 64, 81-93.
- Han K., Ha J.K., Lee S.S., Ko Y.G., Lee H.S., 1996. Effect of supplementing rumen-protected lysine on growth performance and plasma amino acid concentrations in sheep. *Asian-Aus. J. Anim. Sci.*, 9, 309-313.
- Hurtaud C., Rulquin H., Vérité R., 1995. Effect of rumen protected methionine and lysine on milk composition and on cheese yielding capacity. *Ann. Zootech.*, 44 (Suppl. 1), 382 (abstract).
- Hvelplund T., Madsen J., 1989. Prediction of individual amino acid passage to the small intestine of dairy cows from characteristics of the feed. *Acta Agric. Scand.*, 39, 65-78.

- Iburg M., Lebzien P., 2000. Requirements of lactating dairy cows for leucine and methionine at the duodenum. *Livest. Prod. Sci.*, 62, 155-168.
- Kim C.-H., Choung J.-J., Chamberlain D.G., 1999. Determination of the first-limiting amino acid for milk production in dairy cows consuming a diet of grass silage and cereal-based supplement containing feather meal. *J. Sci. Food Agr.*, 79, 1703-1708.
- Kim C.-H., Choung J.-J., Chamberlain D.G., 2000. The effect of intravenous administration of amino acids and glucose on the milk production of dairy cows consuming diets based on grass silage. *Grass Forage Sci.*, 55, 173-180.
- Klemesrud M.J., Klopfenstein T.J., Lewis A.J., 1997. Addition of ruminal escape methionine and lysine to meat and bone meal. *J. Anim. Sci.*, 75, 3301-3306.
- Korhonen M., Vanhatalo A., Varvikko T., Huhtanen P., 2000. Responses to graded post-ruminal doses of histidine in dairy cows fed grass silage diets. *J. Dairy Sci.*, 83, 2596-2608.
- Le Hénaff L., 1991. Importance des acides aminés dans la nutrition des vaches laitières. Thèse de docteur 3e cycle, Université Rennes I, 125 p.
- Leibholz J., Hartmann P.E., 1972. Nitrogen metabolism in sheep. II. The flow of amino acids into the duodenum from dietary and microbial sources. *Aust. J. Agric. Res.*, 23, 1073-1083.
- Little C.O., Mitchell G.E.J., Potter G.D., 1968. Nitrogen in the abomasum of wethers fed different protein sources. *J. Anim. Sci.*, 21, 1722-1726.
- Lynch G.P., Elsasser T.H., Jackson C., Rumsey T.S., Camp M.J., 1991. Nitrogen metabolism of lactating ewes fed rumen-protected methionine and lysine. *J. Dairy Sci.*, 74, 2268-2276.
- Mackie T.R., Dwyer D.A., Bauman D.E., 1999. Effects of branched-chain amino acids and sodium caseinate on milk protein concentration and yield from dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 82, 161-171.
- Matras J., Preston R.L., Bartle S.J., 2000. Influence of continuous intravenous lysine and methionine infusion on N balance in growing sheep fed diets that differ in ruminal degradable protein. *J. Anim. Feed Sci.*, 9, 81-89.
- Mercer J.R., Allen S.A., Miller E.L., 1980. Rumen bacterial protein synthesis and the proportion of dietary protein escaping degradation in the rumen of sheep. *Br. J. Nutr.*, 43, 421-433.
- Muramatsu T., Tsutsumi K., Hatano T., Hattori M., Okumura J., 1993. Effects of lysine or ruminally protected lysine administration on nitrogen utilization in goats fed a diet supplemented with ruminally protected methionine. *Asian-Aus. J. Anim. Sci.*, 6, 325-330.
- Oldham J.D., Bines J.A., MacRae J.C., 1984. Milk production in cows infused abomasally with casein, glucose or aspartic and glutamic acids early in lactation. *Proc. Nutr. Soc.*, 43, 65A.
- Oldham J.D., Tamminga S., 1980. Amino acid utilization by dairy cows. I. Methods of varying amino acid supply. *Livest. Prod. Sci.*, 7, 437-452.
- Orskov E.R., Fraser C., MacDonald I., 1971. Digestion of concentrates in sheep. 1. The effect of increasing the concentration of soya-bean meal in a barley diet on apparent disappearance of feed constituents along the digestive tract. *Br. J. Nutr.*, 25, 225-233.
- Pacheco-Rios D., McNabb W.C., Hill J.P., Barry T.N., MacKenzie D.D.S., 1999. The effects of methionine supplementation upon milk composition and production of forage-fed dairy cows. *Can. J. Anim. Sci.*, 79, 235-241.
- Pisulewski P.M., Kowalski Z.M., 1999. The effect of protected methionine on milk yield and its composition in lactating dairy cows fed grass silage-based diets. *J. Anim. Feed Sci.*, 8, 355-366.
- Pisulewski P.M., Rulquin H., Peyraud J.L., Vérité R., 1996. Lactational and systemic responses of dairy cows to post-ruminal infusions of increasing amounts of methionine. *J. Dairy Sci.*, 79, 1781-1791.
- Rae R.C., Ingalls J.R., 1984. Lactational response of dairy cows to oral administration of L-tyrosine. *J. Dairy Sci.*, 67, 1430-1438.
- Reis P.J., Tunks D.A., 1976. The influence of abomasal supplements of zein and some amino acids on wool growth and plasma amino acids. *J. Agric. Sci. (Camb.)*, 86, 475-482.
- Robinson P.H., Chalupa W., Sniffen C., Julien W.E., Sato H., Fujieda T., Watanabe K., Suzuki H., 1999. Influence of post-ruminal supplementation of methionine and lysine, isoleucine, or all three amino acids on intake and chewing behavior, ruminal fermentation, and milk component production. *J. Anim. Sci.*, 77, 2781-2792.
- Rulquin H., 1987. Détermination de certains acides aminés limitants chez la vache laitière par la méthode des administrations post-ruminales. *Reprod. Nutr. Dev.*, 27 (1B), 299-300.
- Rulquin H., 1992. Intérêts et limites d'un apport de méthionine et de lysine dans l'alimentation des vaches laitières. *INRA Prod. Anim.*, 5, 29-36.
- Rulquin H., Champredon C., 1987. Les acides aminés dans l'alimentation des ruminants. *Bull. Tech. CRZV Theix, INRA*, 70, 99-104.
- Rulquin H., Delaby L., 1997. Lactational responses of grazing dairy cows to rumen-protected methionine. *Ann. Zootech.*, 46, 409-415.
- Rulquin H., Pisulewski P., 2000a. Effects of duodenal infusions of graded amounts of His on mammary uptake and metabolism in dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 83 (Suppl. 1), 164-164 (abstract).
- Rulquin H., Pisulewski P., 2000b. Effects of duodenal infusions of graded amounts of Leu on mammary uptake and metabolism in dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 83 (Suppl. 1), 164-164 (abstract).
- Rulquin H., Pisulewski P., 2000c. Effects of duodenal infusions of graded amounts of Phe on mammary uptake and metabolism in dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 83 (Suppl. 1), 267-268 (abstract).
- Rulquin H., Pisulewski P.M., Vérité R., Guinard J., 1993. Milk production and composition as a function of post-ruminal lysine and methionine supply: a nutrient-response approach. *Livest. Prod. Sci.*, 37, 69-90.
- Rulquin H., Guinard J., Vérité R., 1998. Variation of amino acid content in the small intestine digesta of cattle: development of a prediction model. *Livest. Prod. Sci.*, 53, 1-13.
- Rulquin H., Vérité R., Guinard-Flament J., 2001. Acides aminés digestibles dans l'intestin. Le système AADI pour la vache laitière. *INRA Prod. Anim.*, 14, sous presse.
- Sahlu T., Fernandez J.M., 1992. Effect of intraperitoneal administration of lysine and methionine on mohair yield and quality in Angora goats. *J. Anim. Sci.*, 70, 3188-3193.
- Schwab C.G., 1995. Rumen-protected amino acids-Their role in nutrition of high producing ruminants. In : M. Ivan (ed), *Animal Science Research and Development: Moving Toward a new Century*, 161-175. Minister of Supply and Services Canada, Ottawa, Canada.
- Schwab C.G., Satter L.D., Clay A.B., 1976. Response of lactating dairy cows to abomasal infusion of amino acids. *J. Dairy Sci.*, 59, 1254-1270.
- Smith R.H., 1975. Nitrogen metabolism in the rumen and the composition and nutritive value of nitrogen compound entering the duodenum. In : I.W. McDonald et A.C.I. Warner (eds), *Digestion and metabolism in the ruminant*, 399-415. University of New England, Armidale, Australia.
- Smith R.H., 1984. Essential amino acid requirements and rationing systems for ruminants. In : T. Zebrowska, L. Buraczewska, S. Buraczewski, J. Kowalczyk et B. Pastuszewska (eds), *Proceedings of the VI International Symposium on Amino Acids*, 319-329. Polish Scientific Publishers, Warsaw, Poland.

Socha M.T., Schwab C.G., Putnam D.E., Whitehouse N.L., Kierstead N.A., Garhwaite B.D., Ducharme G.A., Robert J.C., 1994. Production responses of early lactation cows fed rumen-stable methionine and rumen-stable lysine plus methionine at two levels of dietary crude protein. *J. Dairy Sci.*, 72 (Suppl. 1), 93 (abstract).

Titgemeyer E.C., Merchen N.R., Berger L.L., Deetz L.E., 1988. Estimation of lysine and methionine requirements of growing steers fed corn silage-based or corn-based diets. *J. Dairy Sci.*, 71, 421-434.

Vanhatalo A., Huhtanen P., Toivonen F.J., Varvikko T., 1999. Response of dairy cows fed grass silage diets to abomasal infusions of histidine alone or in combination with methionine and lysine. *J. Dairy Sci.*, 82, 2674-2685.

Vérité R., Poncet C., Chabi S., Pion R., 1977. Utilisation des tourteaux traités au formol par les vaches laitières. I. Aspects digestifs. *Ann. Zootech.*, 26, 167-181.

Vicini J.L., Clark J.H., Hurley W.L., Bahr J.M., 1988. Effects of abomasal or intravenous administration of arginine on milk production, milk composition, and concentrations of somatotropin and insulin in plasma of dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 71, 658-665.

Vieuxmaire Y., Rulquin H., 1985. Les acides aminés chez la vache laitière. Etude des variations de composition en acides aminés des contenus de duodénum. Effets sur les paramètres de production laitière. Mémoire de DEA, Université Rennes I, 78 p.

Younge B.A., Murphy J.J., Rath M., Sloan B.K., 2000. The effect of dietary absorbable methionine and lysine concentrations on the milk production and milk composition of grazing dairy cows. *Irish J. Agric. Food Res.*, 39, 359-368.

Références

Amino acids truly digestible in the small intestine. Factors of variation in ruminants and consequences on milk protein secretion.

The production of proteins (milk, meat, wool, hair) of ruminants can be limited by insufficient contributions of certain amino acids (AA) so called limiting AA. Contrary to what is generally suggested, the composition of the amino acids digested by ruminants is not constant. The microbial protein amount and its relatively constant AA composition buffer the variations of the composition in AA of the intestinal contents. However this composition varies according to the composition in AA of the ration and its content in the rumen undegradable proteins. The importance of the variations of the AA composition of the digestive

contents on the production of milk proteins was studied by increasing postruminal amounts of an amino acid. The postruminal supply of lysine or leucine increases the milk protein content up to 4 g/kg. The maximum increase is only 2 g/kg with methionine, histidine, phenylalanine and threonine. In all cases, the increase in the protein content is related to casein content. In early- and mid-lactation histidine and threonine also increase the volume of produced milk in a dose-related way.

RULQUIN H., VÉRITÉ R., GUINARD-FLAMENT J., PISULEWSKI P.M., 2001. Acides aminés digestibles dans l'intestin. Origines des variations chez les ruminants et répercussions sur les protéines du lait. *INRA Prod. Anim.*, 14, 201-210.