

INRA Prod. Anim.,
2000, 13 (4), 247-255

M. DOREAU¹, P. GRIMAUD²,
B. MICHALET-DOREAU¹

¹ INRA URH Theix, 63122 Saint-Genès
Champanelle

² CIRAD-EMVT, 7 chemin de l'IRAT,
97410 Saint-Pierre de la Réunion

courriel : Michel.Doreau@clermont.inra.fr

La sous-alimentation chez les ruminants : ses effets sur la digestion

La relation négative entre les quantités ingérées et la digestibilité des aliments chez les ruminants est bien connue. Mais elle est loin d'être systématique lorsque les animaux sont sous-alimentés. Des expérimentations récentes ont permis de le montrer, puis d'analyser les facteurs contribuant parfois à des baisses importantes de digestibilité lorsque le niveau d'ingestion est fortement réduit.

La sous-alimentation est une situation fréquente sous différentes latitudes. Dans les pays tempérés, elle est le plus souvent modérée, et parfois due à une stratégie d'ordre économique : quand les coûts alimentaires sont élevés (apport de concentré, fourrages conservés) les animaux sont sous-alimentés. Ils sont réalimentés lorsque le coût alimentaire diminue, par exemple au pâturage. Dans les régions tropicales à saison sèche marquée et en absence de stratégies de passage de la saison sèche, la sous-alimentation est généralement subie et non contrôlée. Le manque de fourrage est la principale cause de la sous-nutrition, mais il peut y avoir d'autres causes, comme la trop faible qualité des fourrages, ou

l'effet du manque d'eau de boisson sur l'ingestion d'aliments (Morand-Fehr et Doreau 2000). L'effet dépressif lié aux maladies infectieuses (Akinbamijo *et al* 1997), au parasitisme gastro-intestinal (Dakkak 1995) ou un temps excessif passé à la recherche de nourriture peuvent aussi réduire le niveau alimentaire. Nous examinerons dans cet article les conséquences d'une limitation de la quantité d'aliment disponible sur la digestion. En effet, les ruminants peuvent faire face à la sous-alimentation en mobilisant leurs réserves corporelles ; les mécanismes d'adaptation métabolique sont toutefois limités (Chilliard *et al* 1998). Mais les adaptations des processus digestifs sont mal connues.

Résumé

La relation négative entre le niveau d'ingestion et la digestibilité chez les ruminants a été largement décrite. L'examen de la bibliographie montre que cela est dû à une variation du temps de rétention des particules dans le rumen. Cependant, la majorité des expérimentations a été réalisée à des niveaux d'ingestion supérieurs à l'entretien. Aussi, la présente analyse est centrée sur les travaux réalisés à bas niveaux d'ingestion. Dans ces conditions, la réponse de la digestibilité à une baisse du niveau alimentaire est variable : elle peut augmenter, rester stable ou diminuer selon les essais. Jusqu'à présent, il n'a pas été possible de déterminer les facteurs animaux ou nutritionnels (qualité du fourrage,...) qui agissent sur le sens de cette variation, et en particulier sur les chutes inexplicables de digestibilité. Toutefois, il a clairement été montré que ces diminutions ne sont pas toujours dues à un temps de rétention insuffisant des particules dans le rumen, ou à une réduction insuffisante de taille des particules alimentaires. Les mesures de dégradation in sacco n'ont pas permis de mettre en évidence des différences d'activité microbienne avec le niveau d'ingestion ; on peut émettre l'hypothèse d'une réduction de la croissance bactérienne due à un facteur limitant, ou d'une baisse de l'expression du potentiel de dégradation à très bas niveau.

1 / Relation générale entre le niveau d'ingestion et la digestion

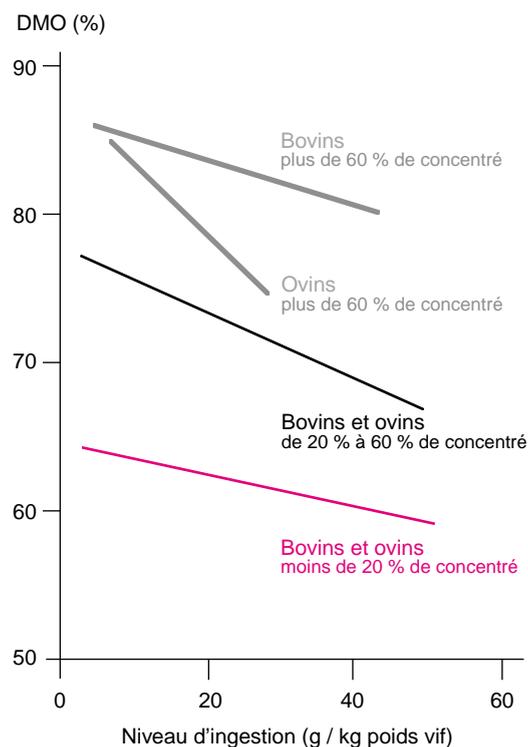
Depuis plus de quarante ans, de nombreuses expérimentations ont clairement mis en évidence une relation négative entre la quantité d'aliment consommée et la digestibilité, pour une ration de composition constante (Galyean et Owens 1991, Chilliard *et al* 1995). Cette relation a été établie d'une part à partir d'études portant sur des comparaisons directes de niveau d'ingestion (voir par exemple Colucci *et al* 1989) et, d'autre part, dans le cadre d'une analyse globale des données de la bibliographie que nous avons réalisée, portant sur un fichier regroupant 253 résultats, extraits de 70 publications dans les-

quelles l'effet du niveau d'ingestion sur la digestibilité était étudié. Les relations entre digestibilité et niveau d'ingestion ont été traitées par analyse de covariance incluant l'effet essai, l'effet de l'espèce animale et l'effet du pourcentage de concentré. Quelle que soit la composition de la ration et l'espèce animale considérée, ovine ou bovine, une augmentation du niveau d'ingestion se traduit par une diminution de la digestibilité de la ration (figure 1). Avec des rations contenant plus de 60 % de concentré, cette diminution de digestibilité est plus élevée qu'avec une faible proportion de concentré, et elle est plus marquée chez les ovins que chez les bovins. Ce dernier résultat est surprenant car avec les régimes riches en concentré, la digestibilité de l'amidon est limitée chez les bovins lorsque le niveau d'ingestion est élevé (Doreau et Rémond 1982), alors qu'elle est toujours élevée chez les ovins.

La digestibilité de la ration est plus faible lorsque le niveau d'ingestion est plus élevé.

Figure 1. Relation entre la digestibilité apparente de la matière organique (DMO) et le niveau d'ingestion chez les ovins et les bovins : intégration des données bibliographiques (liste disponible auprès des auteurs).

Le niveau énergétique d'entretien se situe entre 8 et 16 g/kg de poids vif selon la concentration énergétique de la ration.



En règle générale, la relation entre digestibilité et niveau d'ingestion est une conséquence des modifications de digestion observées au niveau ruminal (Michalet-Doreau *et al* 1997). La digestion ruminale dépend de l'activité hydrolytique des enzymes microbiennes, de l'accessibilité des structures végétales à ces enzymes et, enfin, du temps de contact entre microorganismes et particules alimentaires. L'activité propre des bactéries varie avec la composition de la ration (Michalet-Doreau *et al* 1997), mais les études ayant trait à l'effet du niveau d'ingestion sont rares. Des

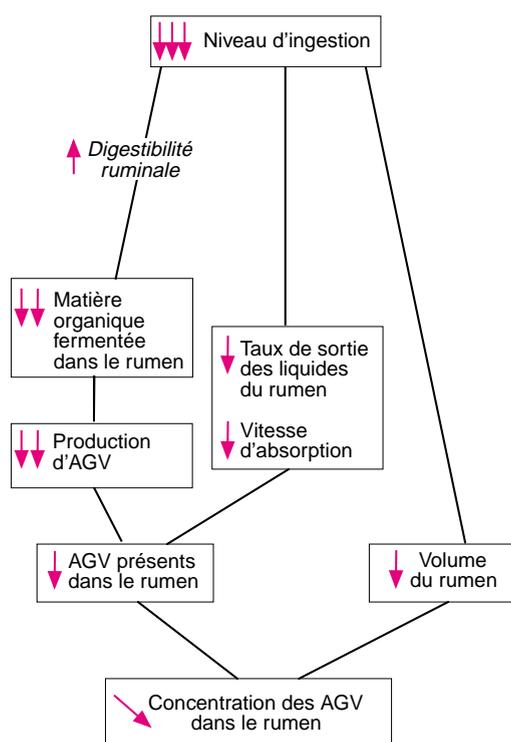
mesures globales de dégradation *in sacco* de la matière organique ou des parois d'un même fourrage montrent que l'activité microbienne n'est que peu modifiée par le niveau d'ingestion (Aitchison *et al* 1986, Weisbjerg *et al* 1992). La concentration des protozoaires dans le liquide ruminal diminuerait avec la diminution du niveau d'ingestion (Potter et Dehority 1973), mais une interaction entre niveau d'ingestion et proportion de concentré dans la ration n'est pas à exclure (Kreikemeier *et al* 1990, Punia et Leibholz 1994). Par ailleurs, l'interaction particules - microorganismes dépend de la taille des particules. Une diminution des quantités ingérées entraîne une meilleure efficacité de la mastication, suite à des durées accrues d'ingestion et de rumination par kg de matière sèche ingérée (Luginbuhl *et al* 1989). En conséquence, la taille des particules dans le rumen décroît (Okine *et al* 1991), la surface d'attaque par les microorganismes augmente, et l'accessibilité des structures végétales aux enzymes microbiennes augmente du fait de leur altération au cours de la mastication (McAllister *et al* 1994).

Pour expliquer ces variations de digestibilité, le paramètre le plus couramment mis en avant est un allongement du temps de contact entre microorganismes et particules alimentaires. Il y a une relation négative marquée entre le niveau d'ingestion et le temps de rétention des particules dans le rumen, chez les ovins comme chez les bovins, et quel que soit le pourcentage de concentré. Le pool de particules présent dans le rumen varie peu, de sorte que la variation de flux de particules hors du rumen est due à une variation de temps de rétention (rappelons la relation $\text{temps de rétention} = \text{pool} / \text{flux}$). Sur un total de 33 publications relatives à 64 rations, 9 d'entre elles (parmi lesquelles Ulyatt *et al* 1984, et Peyraud *et al* 1989) n'ont pas mis en évidence de relation entre niveau d'ingestion et temps de rétention dans le rumen. Dans certains essais (Luginbuhl *et al* 1994), la variation du taux de rétention avec le niveau d'ingestion n'entraîne pas de variation de digestibilité, probablement parce que, pour le niveau d'ingestion le plus haut, le temps de rétention est suffisant pour que la dégradation ruminale des aliments soit déjà optimale.

Quand le niveau d'ingestion diminue, le pH ruminal s'accroît en général de manière modérée (15 publications), reste parfois constant (9 publications) et augmente rarement (1 publication), alors que la concentration des acides gras volatils (AGV) diminue. Une diminution du niveau d'ingestion entraîne une diminution de la quantité de matière organique fermentée dans le rumen, et donc une diminution importante de la production d'AGV. Mais on observe également des diminutions de la vitesse de sortie des liquides hors du rumen (Prigge *et al* 1984, entre autres) et de la vitesse d'absorption des AGV par la paroi ruminale (Doreau *et al* 1997), ce qui contribue à concentrer les AGV dans le compartiment ruminal. Aussi une diminution d'ingestion n'entraîne qu'une diminution modérée de la concentration des AGV dans le rumen. Les

différents facteurs agissant sur la concentration des AGV sont résumés dans la figure 2. En terme d'orientations fermentaires, une diminution d'ingestion entraîne une diminution modérée de la proportion de propionate dans le mélange d'AGV, et cette tendance est plus nette avec des rations riches en concentré (Merchen *et al* 1986).

Figure 2. Facteurs agissant sur la concentration des acides gras volatils (AGV) dans le liquide du rumen quand le niveau d'ingestion diminue.



L'influence du niveau d'ingestion sur l'efficacité de la synthèse microbienne, c'est-à-dire le rapport entre la synthèse de protéines et la matière organique fermentée, a été étudiée dans 19 essais mais n'a pas été clairement établie, probablement en raison de difficultés méthodologiques. La synthèse de Clark *et al* (1992) laisse supposer une relation quadratique entre l'efficacité de la synthèse microbienne et la digestibilité ruminale de la matière organique, l'efficacité étant la plus élevée à niveau d'ingestion moyen. Par ailleurs, la diminution de niveau d'ingestion et donc des quantités d'énergie et d'azote ingérées, accroît en théorie le pool d'urée dans l'organisme, en raison du catabolisme hépatique des acides aminés à des fins énergétiques. En fait, on observe peu de modifications du rapport entre le flux d'azote duodénal et l'azote ingéré, ce rapport étant considéré comme un indicateur du recyclage de l'urée. La concentration d'ammoniac dans le contenu ruminal varie de façon aléatoire avec le niveau d'ingestion, probablement parce qu'il s'agit de la résultante de la production et de l'utilisation de l'ammoniac, ces deux phénomènes dépendant eux-mêmes d'un grand nombre de facteurs : l'ammoniac provient de la dégradation des protéines, du recyclage de l'urée et de la lyse bactérienne, et disparaît du rumen du fait

de la synthèse protéique, de l'absorption par la paroi du rumen et du passage par l'orifice réticulo-omasal.

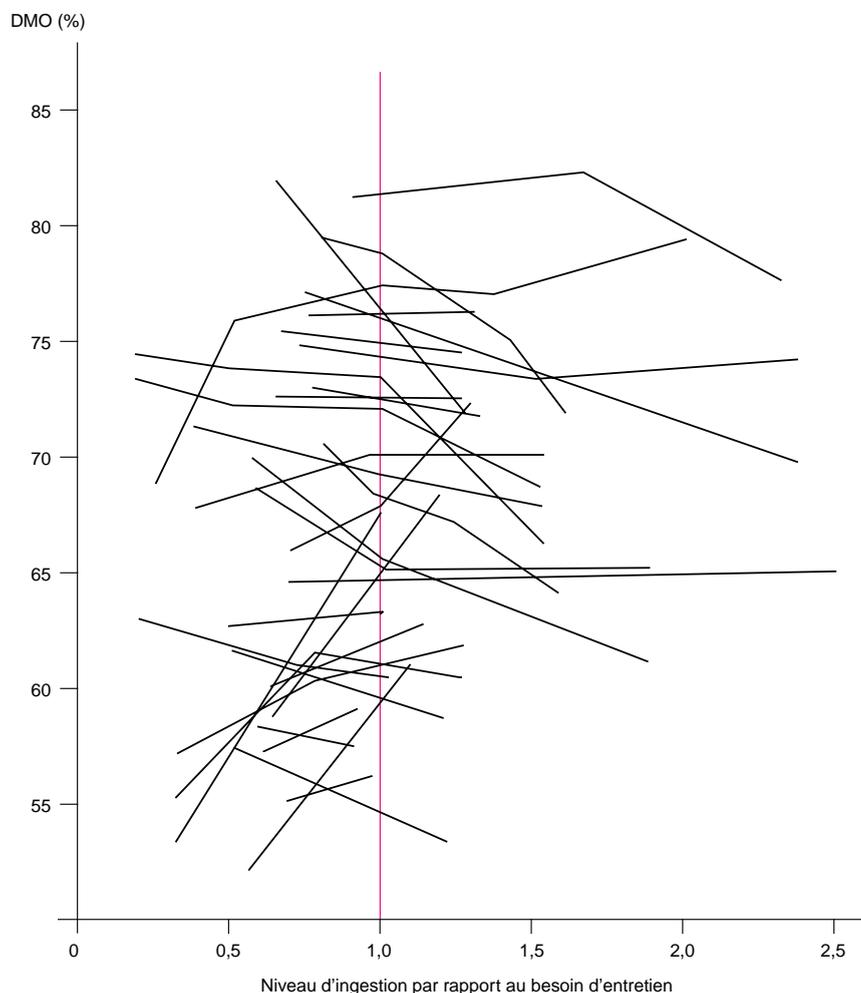
2 / Variation de la digestibilité à bas niveau d'ingestion

Les relations discutées précédemment ont été mises en évidence sur différents types d'animaux, essentiellement des moutons à l'entretien, des bovins en croissance et des vaches laitières. L'essentiel des expérimentations a été conduit à des niveaux d'ingestion supérieurs à l'entretien, et peu d'essais permettent de relier ingestion et digestion à bas niveau d'ingestion. Or les résultats obtenus à des niveaux supérieurs à l'entretien ne peuvent être transposés à des niveaux inférieurs à l'entretien (figure 3). Pour des rations à base de fourrage, la réponse de la digestibilité de la

Figure 3. Variations de la digestibilité de la matière organique (MO) avec le niveau d'ingestion : sélection des expériences dans lesquelles au moins un niveau d'ingestion était inférieur au niveau d'entretien.

Le niveau d'ingestion est défini par référence au niveau 1, correspondant aux quantités permettant de couvrir les besoins énergétiques d'entretien.

Données de Lassiter *et al* 1958, McGraham 1964a, 1964b, 1964c et 1969, Keenan *et al* 1969, Leaver *et al* 1969, Nicholson *et al* 1969, McGraham *et al* Searle 1972, Grovum *et al* Williams 1977, Gingins *et al* 1980, Doreau *et al* 1986, Bines *et al* 1988, Ortigues *et al* 1993, Agabriel *et al* 1995, Grimaud *et al* Doreau 1995, Kabré *et al* 1995, Perrier *et al* Doreau 1995, Ortigues *et al* Vermorel 1996, Grimaud *et al* 1998 et 1999, Michalet-Doreau *et al* Doreau 1999, P. Grimaud *et al* M. Doreau (non publié), M. Doreau *et al* A. Diawara (non publié), M. Doreau, B. Michalet-Doreau *et al* G. Béchet (non publié). Les données de N. Atti, C. Kayouli *et al* M. Doreau (non publié) ne figurent pas sur ce graphe : la DMO était respectivement de 59 et 40 % à des niveaux d'ingestion de 1,0 et 0,2.



Lorsque le niveau d'ingestion diminue beaucoup en-dessous de l'entretien, la digestibilité peut diminuer.

matière organique ou des parois à une diminution d'ingestion est très variable. Dans certains cas, la digestibilité augmente lorsque le niveau d'ingestion diminue (voir par exemple Kabré *et al* 1995). Dans d'autres cas, de faibles modifications sont enregistrées, avec de légères augmentations (Michalet-Doreau et Doreau 1999) ou de légères diminutions (Grimaud et Doreau 1995) de digestibilité. Enfin, le résultat le plus surprenant est la chute marquée de digestibilité, observée dans quelques essais dont les conditions expérimentales étaient très différentes : chez des bovins en Afrique de l'Ouest (Grimaud *et al* 1998 et 1999), des ovins en Tunisie (N. Atti, C. Kayouli et M. Doreau, non publié), ou encore des bovins en France (M. Doreau, B. Michalet-Doreau et G. Béchet, non publié). Une explication partielle tient à l'accroissement relatif du flux de matières endogènes dans les fèces par rapport à la quantité excrétée totale, en particulier avec des fourrages de faible qualité qui auraient un effet abrasif sur la muqueuse digestive. La quantité de matières fécales endogènes, qui est généralement considérée comme proportionnelle aux quantités ingérées, pourrait en effet être fortement sous-estimée chez les animaux sous-alimentés (Ørskov *et al* 1989). Ceci pourrait rendre compte de la diminution de digestibilité apparente de la matière organique, mais pas de la baisse de digestibilité des parois.

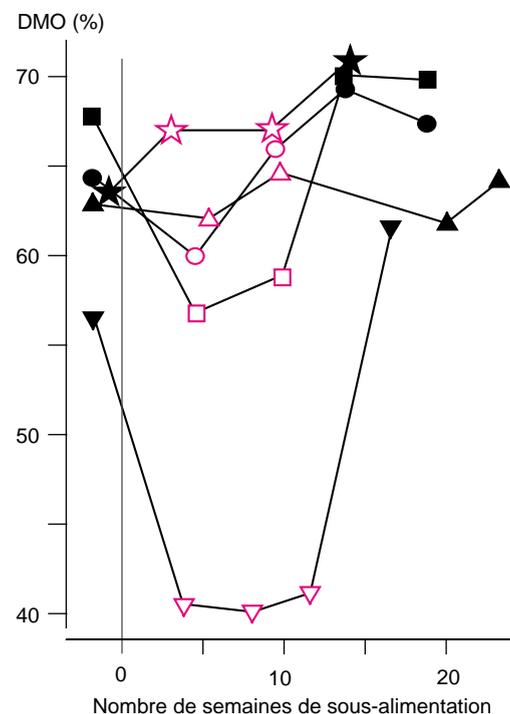
Comment expliquer alors ces diminutions de digestibilité en réponse à une diminution du niveau d'ingestion pour des niveaux d'alimentation inférieurs à l'entretien ? De l'étude des 26 expériences présentées sur la figure 3, il ressort que 1) elles se produisent chez les ovins comme chez les bovins ; 2) elles sont fréquentes (6 essais sur 11) à des niveaux d'ingestion très bas (moins de 50 % du besoin d'entretien) ; 3) elles semblent ne pas dépendre du niveau de couverture des besoins azotés de l'animal (protéines digestibles dans l'intestin) et des microbes (azote dégradable dans le rumen) lorsque l'effet du niveau d'ingestion est croisé avec celui de la teneur en azote de la ration ; 4) elles pourraient toutefois être accrues par la faible qualité du fourrage (tableau 1). Les chutes d'ingestion les plus marquées ont toutefois été relevées avec des rations contenant de la paille, ainsi qu'avec un mélange vesce-avoine. Mais il est difficile de généraliser à partir d'un faible nombre d'essais et, dans la plupart de ces essais, aucune mesure relative aux mécanismes digestifs mis en jeu n'a été réalisée. Toutefois, l'examen de la figure 3 montre que les chutes de digestibilité en cas de sous-alimentation sont plus fréquentes avec des rations dont la digestibilité de la MO est inférieure à 65 % (8 cas sur 11).

Tableau 1. Effet de la sous-alimentation sur la digestibilité (%) de la matière organique de deux fourrages chez des vaches Holstein (M. Doreau et A. Diawara, non publié).

	Couverture des besoins énergétiques (%)		
	154	96	38
Foin de bonne qualité + paille	74,0	74,0	72,1
Foin de qualité moyenne + paille	65,0	66,0	60,1

En vue de déterminer les effets d'une sous-alimentation à long terme, adaptation des animaux et effet du retour à un niveau d'alimentation proche de l'entretien, plusieurs essais ont été menés selon un schéma expérimental dans lequel une période de réalimentation suivait une période de sous-alimentation (figure 4). Plusieurs types de réponse ont été observés. Dans deux essais (Grimaud et Doreau 1995 et Grimaud *et al* 1998), plus la chute de digestibilité était faible, plus le retour à une digestibilité proche de la valeur avant la sous-alimentation était rapide alors que les animaux restaient sous-alimentés. Dans l'essai de N. Atti, C. Kayouli et M. Doreau (non publié), la très forte sous-alimentation a provoqué une chute de digestibilité très importante qui s'est maintenue tout au long de la sous-alimentation. Dans tous les cas, la digestibilité après réalimentation était proche de la valeur initiale avant sous-alimentation. A l'inverse, dans un essai de Perrier et Doreau (1995), la sous-alimentation s'est traduite par une augmentation de digestibilité, qui s'est poursuivie au cours de la période de réalimentation. Bien que l'ensemble de ces résultats soit difficile à expliquer, il montre néanmoins l'intérêt de prendre en compte l'effet de la sous-alimentation sur une période de temps suffisamment longue.

Figure 4. Effet d'une séquence sous-alimentation - réalimentation sur la digestibilité de la matière organique (DMO) : récapitulatif de quatre expériences.



Symboles noirs : haut niveau d'ingestion, proche du niveau d'entretien, symboles rouges : bas niveau d'ingestion, mentionné dans la légende en % du besoin énergétique d'entretien.

- ▲ Grimaud et Doreau 1995, bovins, 65 %
- ★ Perrier et Doreau 1995, ovins, 50 %
- Grimaud *et al* 1998, bovins (taurins), 60 %
- Grimaud *et al* 1998, bovins (zébus), 60 %
- ▼ N. Atti, C. Kayouli, M. Doreau, non publié, ovins, 20 %

3 / Caractéristiques des processus digestifs à bas niveau d'ingestion

3.1 / Les variations du temps de rétention des particules dans le rumen ne se traduisent pas par des modifications de digestibilité

Généralement, plus les quantités ingérées diminuent, plus le temps de rétention des particules s'accroît (Grovmum et Williams 1977). Dans quelques cas, une ingestion très faible entraîne un temps de séjour très prolongé des aliments dans le rumen (Doreau *et al* 1986 et tableau 2). Toutefois il arrive que la diminution du niveau d'ingestion en-dessous de l'entretien n'entraîne pas d'augmentation du temps de rétention des particules dans le rumen (Grimaud et Doreau 1995). Cette absence de variation a d'ailleurs été aussi observée à des niveaux d'ingestion plus élevés.

Dans les essais où de très faibles ingestions se sont traduites par une chute de digestibilité, le temps de rétention des particules a augmenté (Grimaud *et al* 1998 et 1999). Un niveau d'ingestion très faible (20 % des besoins énergétiques d'entretien) a même entraîné un temps de séjour deux fois plus long qu'à l'entretien alors que la digestibilité chutait fortement (N. Atti, C. Kayouli et M. Doreau, non publié). Il est donc possible de conclure que, contrairement à ce qui se passe pour les niveaux d'ingestion supérieurs à l'entretien, le temps de rétention des particules dans le rumen n'est pas impliqué dans les chutes de digestibilité. Il est probable qu'à des niveaux d'ingestion faibles, un accroissement du temps de rétention des particules dans le rumen par rapport à celui qui est mesuré à l'entretien ne contribue pas à une augmentation de digestibilité : le temps de rétention des particules serait assez long pour optimiser la dégradation microbienne et ne pourrait donc être un facteur limitant de la digestion. Il semble que la relation entre niveau d'ingestion et temps de rétention soit indépendante de la qualité du fourrage (Hart et Leibholz 1990, M. Doreau et A. Diawara, non publié). D'autres expérimentations seraient toutefois nécessaires pour le confirmer.

3.2 / Le contenu ruminal est très liquide

Alors qu'au-dessus de l'entretien une variation du niveau d'ingestion ne modifie que peu le contenu de rumen, la diminution du niveau d'ingestion au-dessous de l'entretien s'accompagne d'un contenu ruminal total plus faible, en matière fraîche comme en matière sèche (tableau 2). Les ruminants ne seraient pas capables, dans des conditions de forte sous-alimentation, de maintenir un taux de remplissage élevé de leur rumen. Les conséquences d'un remplissage incomplet ne sont toutefois pas connues. Par ailleurs, plus le niveau d'ingestion diminue, plus le pourcentage de matière sèche du contenu de rumen diminue. C'est donc le contenu sec qui est le plus fortement réduit.

3.3 / La réduction de la taille des particules dans le rumen est efficace

La sous-alimentation ne modifie que peu la taille des particules présentes dans le rumen, ainsi que celle des fèces, qui reflète la taille des particules sortant du rumen (tableau 3). Cette absence de variation s'observe en dépit de l'accroissement du temps passé à mastiquer une même quantité d'aliment (Grimaud *et al* 1999). Toutefois, dans un essai d'Ortigue *et al* (1993), une diminution de l'ingestion réduisait le temps passé à ingérer mais augmentait le temps passé à ruminer une même quantité d'aliment, de sorte que le temps total passé à mastiquer était inchangé. Des perturbations de la rumination ont été observées à faible niveau d'ingestion avec un régime mixte à base d'ensilage de maïs et de concentré ; ces perturbations étaient assimilables à des pseudo-ruminations et seraient dues à une trop faible quantité de particules dans le rumen (Doreau *et al* 1986). Des perturbations similaires avaient été observées sur des moutons soumis à un jeûne (Welch et Smith 1968). En conclusion, à l'exception de cas extrêmes, la diminution de digestibilité ruminale observée à bas niveau d'ingestion ne peut donc être imputée à une réduction insuffisante de taille des particules alimentaires.

Le temps de séjour dans le rumen augmente d'autant plus que le niveau d'ingestion est plus faible.

Tableau 2. Effet de la sous-alimentation sur le temps de rétention des particules et le contenu de rumen de vaches Holstein recevant une ration à base de fourrage. (M. Doreau et A. Diawara, non publié).

	Couverture des besoins énergétiques (%)		
	154	96	38
Temps de rétention des particules dans le tube digestif (h)	60,0	66,9	87,0
Temps de rétention des particules dans le rumen (h)	32,2	34,7	53,2
Contenu total du rumen (kg)	104,0	96,7	68,0
Contenu sec du rumen (kg)	9,6	7,5	4,7
Teneur en matière sèche du contenu de rumen (%)	9,3	7,7	6,9

Tableau 3. Effet de la sous-alimentation sur la taille moyenne des particules dans le rumen et les fèces. Les rations, à base de foin, couvraient 100 à 154 % des besoins énergétiques d'entretien (niveau haut, H) et 33 à 55 % (niveau bas, B).

Référence	Type d'animal	Niveau d'ingestion	Taille moyenne ruminale (μm)	Taille moyenne fécale (μm)
Grimaud <i>et al</i> (1998)	<i>Bos taurus</i> (Baoulé)	H	1418	
		B	1550	
	<i>Bos indicus</i> (zébu Peulh)	H	1518	
		B	1238	
Grimaud <i>et al</i> (1999)	<i>Bos indicus</i> (zébu Peulh)	H	1821	720
		B	1906	669
P. Grimaud et M. Doreau (non publié)	<i>Bos taurus</i> (Baoulé)	H	1198	573
		B	1357	663
	<i>Bos indicus</i> (zébu Peulh)	H	1264	622
		B	1308	660
M. Doreau et A. Diawara (non publié)	<i>Bos taurus</i> (Holstein)	H	2117	345
		B	2387	272
	<i>Bos taurus</i> (Charolais)	H		356
		B		252

3.4 / L'activité hydrolytique de l'écosystème microbien semble peu modifiée

Quand le niveau d'ingestion diminue, la dégradation *in sacco* du NDF du fourrage n'est pas modifiée (tableau 4), si l'on excepte une diminution de la fraction indégradable compensée par une augmentation de la fraction rapidement dégradable, observées dans un essai de Kabré *et al* (1995). Cependant les variations de dégradabilité *in sacco* ne reflètent pas toujours les variations d'activité fibrolytique des microorganismes du rumen, en raison de problèmes d'échanges entre le contenu ruminal et le contenu du sachet, incluant la pénétration des microorganismes

à l'intérieur du sachet et l'évacuation des produits terminaux de la fermentation hors du sachet (Michalet-Doreau et Nozière 1999).

Les microorganismes adhérant à la phase solide représentent la fraction microbienne la plus importante en masse (Craig *et al* 1987) et la plus active (Martin *et al* 1993) du contenu ruminal ; aussi c'est cette population dont les modifications ont été étudiées en relation avec la sous-alimentation. Dans un essai de B. Michalet-Doreau et M. Doreau (non publié), la quantité totale de microorganismes du rumen associés à la phase solide, appréciée grâce à un marqueur des microbes (bases puriques et pyrimidiques), a diminué avec l'ingestion en réponse à une réduction de l'ap-

Tableau 4. Effet de la sous-alimentation sur la dégradation ruminale du NDF mesurée *in sacco*.

	Paramètres ⁽¹⁾ de la dégradation mesurée <i>in sacco</i>				
	a	b	Ind	c	L
Kabré <i>et al</i> (1995)					
1,2 entretien	6,4	66,6	27,0	0,029	4,0
0,5 entretien	3,7	65,8	30,4	0,035	4,4
Grimaud <i>et al</i> (1999)					
1,0 entretien	13,8	44,7	41,5	0,031	3,3
0,33 entretien	13,5	44,2	42,3	0,032	3,2
B. Michalet-Doreau et M. Doreau (non publié)					
1,0 entretien	3,8	68,0	28,2	0,032	-
0,6 entretien	2,0	68,8	29,2	0,032	-
0,2 entretien	1,4	73,2	25,4	0,035	-

⁽¹⁾ a : fraction rapidement dégradable (%), b : fraction lentement dégradable (%), Ind : fraction indégradable (%), c : taux de dégradation de b (h^{-1}), L : temps de latence (h).

port de nutriments. Mais, exprimée par gramme de contenu ruminal, la concentration de bactéries associées à la phase solide n'a pas été modifiée par le niveau d'ingestion. En fait la dégradation ruminale des parois est plus liée aux variations de l'activité fibrolytique des microorganismes qu'à une modification de la biomasse microbienne fixée aux particules végétales (Martin et Michalet-Doreau 1995). L'effet de la sous-alimentation sur l'activité des polysaccharidases et des glycosidases des bactéries adhérant à la phase solide a été étudiée dans deux essais. Tous deux ont conclu à l'absence de variation d'activité totale, en terme de quantité de substrat dégradé par gramme de contenu ruminal et par unité de temps (Kabré *et al* 1994 et Michalet-Doreau et Doreau 1999). Cela laisse supposer que l'activité hydrolytique des microbes n'est pas responsable des chutes de digestibilité. Toutefois, la baisse d'ingestion s'est traduite par un net accroissement de digestibilité dans le premier de ces essais, et par un accroissement modéré dans le second. Il est donc difficile de conclure à l'absence de réduction de l'activité fibrolytique dans les essais où la diminution d'ingestion a entraîné une baisse de digestibilité.

La contribution des protozoaires à la dégradation des parois des fourrages est plus faible que celle des bactéries associées à la phase solide, mais essentielle dans les heures qui suivent l'ingestion car ils attaquent les particules d'aliment fraîchement ingérées (Martin *et al* 1999). La concentration des protozoaires dans le liquide ruminal est réduite lorsque l'ingestion diminue, et cette diminution est associée (Grimaud *et al* 1999) ou non (B. Michalet-Doreau et M. Doreau, non publié) à une baisse de digestibilité. Toutefois, lorsqu'elle est exprimée par gramme de MS ingérée, la concentration des protozoaires tend à augmenter lorsque l'ingestion diminue (B. Michalet-Doreau et M. Doreau, non publié). Mais, comme précédemment pour l'activité bactérienne, il n'a pas été observé de diminution de digestibilité en réponse à la baisse d'ingestion, aussi est-il difficile de conclure sur le rôle des protozoaires en situation de sous-nutrition.

3.5 / Hypothèses susceptibles d'expliquer une diminution d'activité microbienne

Il est donc quasiment établi que les baisses de digestibilité à bas niveau d'ingestion ne s'expliquent pas par une réduction insuffisante du temps de rétention des particules dans le rumen, ou par une taille de particules trop élevée. Il n'a pas été démontré qu'il y avait une réduction d'activité microbienne, mais toutes les pistes n'ont pas été explorées. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées.

La première hypothèse implique un déficit en nutriments spécifiques des microbes. En plus d'énergie, les microorganismes ont besoin d'azote fermentescible, essentielle-

ment sous forme d'ammoniac, mais aussi d'acides aminés. Un essai récent a montré une diminution de l'efficacité de la synthèse microbienne à bas niveau d'ingestion (P. Grimaud et M. Doreau, non publié). Toutefois, dans un autre essai, il est apparu qu'une limitation en constituants azotés était peu probable, car la teneur de la ration en azote fermentescible n'interfère pas avec la réponse de la digestibilité à une diminution d'ingestion, et que les composés azotés du liquide ruminal ne semblent pas être en quantité limitante (M. Doreau, B. Michalet-Doreau et G. Béchet, non publié). D'autres composés comme le soufre et le phosphore sont connus pour limiter la croissance microbienne. Leur concentration n'a pas été mesurée dans le liquide ruminal dans des essais de sous-alimentation. On peut toutefois supposer que le phosphore n'est pas un facteur limitant, en raison de sa teneur élevée dans la paille de riz qui est le fourrage utilisé dans des essais où la digestion a chuté à faible niveau d'ingestion (Grimaud *et al* 1998 et 1999) ; toutefois la disponibilité du phosphore dans ce fourrage n'est pas connue.

Une seconde hypothèse a trait à une modification des interrelations entre particules et microorganismes. Récemment, Baker et Dijkstra (1999) ont proposé un modèle de dégradation de substrat incluant la surface particulaire réellement disponible pour l'attaque microbienne. Ce nouveau concept est fondé sur les processus d'adhésion, la vitesse de diffusion de l'enzyme dans le milieu, la micro-accessibilité des parois aux enzymes... Dans cette perspective, une forte sous-alimentation peut induire des modifications importantes des activités de dégradation. La faible teneur en matière sèche du contenu de rumen d'animaux sous-alimentés pourrait limiter l'attachement des bactéries aux particules en raison d'une faible probabilité de contact, ou impliquer une modification de viscosité du milieu. Dans d'autres conditions d'alimentation, un accroissement de viscosité a entraîné une diminution de dégradation des parois végétales (Cheng *et al* 1998). Une autre voie d'exploration de cette moindre adhésion est l'analyse du calcium soluble dans le rumen. En effet, un déficit en cet élément est connu pour limiter l'adhésion et donc la dégradation microbienne. Dans un essai où la digestibilité était réduite par une baisse d'ingestion, la teneur en calcium soluble n'a toutefois pas été modifiée par le niveau d'ingestion (Grimaud *et al* 1999).

En conclusion, une variabilité de la réponse de la digestibilité à bas niveau d'ingestion a été mise en évidence. L'influence ou l'absence d'influence de quelques processus digestifs a été déterminée. Toutefois, des recherches complémentaires sont nécessaires afin de prédire le sens de variation de la digestibilité à bas niveau d'ingestion. L'influence du type de fourrage, et en particulier de sa valeur nutritive, devrait être précisée, en même temps que des études plus analytiques devraient permettre de comprendre l'ensemble des mécanismes mis en jeu.

L'activité microbienne dans le rumen pourrait être réduite en cas de sous-alimentation, peut-être en raison d'une moindre accessibilité des bactéries aux particules.

Références

- Agabriel J., Petit M., Ollier A., Chilliard Y., 1995. Effects of underfeeding on body reserves variations and on energy efficiency of lactating Charolais cows. *Ann. Zootech.*, 44, (supplement), 317.
- Aitchinson E.M., Gill M., Osbourn D.F., 1986. The effect of supplementation with maize starch and level of intake of perennial ryegrass (*Lolium perenne* cv. Endura) hay on the removal of digesta from the rumen of sheep. *Br. J. Nutr.*, 56, 477-486.
- Akinbamijo O.O., Bennison J.J., Romney D.L., Wassink G.J., Jaitner J., Clifford D.J., Dempfle L., 1997. An evaluation of food intake, digestive physiology and live-weight changes in N'dama and Gobra zebu bulls following experimental *Trypanosoma congolense* infection. *Anim. Sci.*, 65, 151-158.
- Baker S., Dijkstra I., 1999. Dynamic aspects of the microbial ecosystem of the reticulo-rumen. In : H.-J.G. Jung, G.C. Fahey (eds), *Nutritional ecology of herbivores. Proceeding of the Vth International Symposium on the Nutrition of Herbivores*. 261-311. American Society of Animal Science, Savoy, USA.
- Bines J.A., Broster W.H., Sutton J.D., Broster V.J., Napper D.J., Smith T., Siviter J.W., 1988. Effect of amount consumed and diet composition on the apparent digestibility of feed in cattle and sheep. *J. Agric. Sci., Camb.*, 110, 249-259.
- Cheng K.J., McAllister T.A., Popp J.D., Hristov A.N., Mir Z., Shin H.T., 1998. A review of bloat in feedlot cattle. *J. Anim. Sci.*, 76, 299-308.
- Chilliard Y., Bocquier F., Doreau M., 1998. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to undernutrition, and consequences on reproduction. *Reprod. Nutr. Develop.*, 38, 131-152.
- Chilliard Y., Doreau M., Bocquier F., Lobleby G.E., 1995. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to variations in food supply. In : M. Journet, E. Grenet, M.H. Farce, M. Thériez et C. Demarquilly (eds), *Recent developments in the Nutrition of Herbivores*, 329-360. INRA Editions, Paris.
- 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.
- Colucci P.E., MacLeod G.K., Grovum W.L., Cahill L.W., McMillan I., 1989. Comparative digestion in sheep and cattle fed different forage to concentrate ratios at high and low intakes. *J. Dairy Sci.*, 72, 1774-1785.
- Craig W.M., Broderick G.A., Ricker D.B., 1987. Quantification of microorganisms associated with the particulate phase of ruminal digesta. *J. Nutr.*, 117, 56-62.
- Dakkak A., 1995. Conséquences nutritionnelles du parasitisme gastro-intestinal chez les ruminants. In : R. Jarrige, Y. Ruckebusch, C. Demarquilly, M.H. Farce, M. Journet (eds), *Nutrition des Ruminants Domestiques. Ingestion et Digestion*, 853-869. INRA Editions, Paris.
- Doreau M., Rémond B., 1982. Comportement alimentaire et utilisation digestive d'une ration de composition constante chez la vache laitière en fin de gestation et début de lactation. *Reprod. Nutr. Develop.*, 22, 307-324.
- Doreau M., Lomri A.I., Adingra K., 1986. Influence d'un faible niveau d'ingestion sur la digestion et le comportement alimentaire chez la vache recevant un régime très digestible. *Reprod. Nutr. Develop.*, 26, 329-330.
- Doreau M., Ferchal E., Beckers Y., 1997. Effects of level of intake and of volatile fatty acids on the absorptive capacity of sheep rumen. *Small Rum. Res.*, 25, 99-105.
- Galyean M.L., Owens F.N., 1991. Effects of diet composition and level of feed intake on site and extent of digestion in ruminants. In : T. Tsuda, Y. Sasaki et R. Kawashima (eds), *Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants*, 483-514. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Gingins M., Bickel H., Schürch A., 1980. Efficiency of energy utilization in undernourished and realimented sheep. *Livest. Prod. Sci.*, 7, 465-471.
- Grimaud P., Doreau M., 1995. Effect of extended underfeeding on digestion and nitrogen balance in nonlactating cows. *J. Anim. Sci.*, 73, 211-219.
- Grimaud P., Richard D., Kanwé A., Durier C., Doreau M., 1998. Effect of undernutrition and refeeding on digestion in *Bos taurus* and *Bos indicus* in a tropical environment. *Anim. Sci.*, 67, 49-58.
- Grimaud P., Richard D., Vergeron M.P., Guilleret J.R., Doreau M., 1999. Effect of drastic undernutrition on digestion in Zebu cattle receiving a diet based on rice straw. *J. Dairy Sci.*, 82, 974-981.
- Grovum W.L., Williams V.J., 1977. Rate of passage of digesta in sheep. 6- The effect of level of food intake on mathematical predictions of the kinetics of digesta in the reticulorumen and intestines. *Br. J. Nutr.*, 38, 425-436.
- Hart F.J., Leibholz J., 1990. The effect of species of grass, stage of maturity and level of intake on the degradation of protein and organic matter in the rumen of steers. *Austr. J. Agric. Res.*, 41, 791-799.
- Kabré P., Martin C., Michalet-Doreau B., 1994. Enzyme activities of rumen solid-adherent microorganisms in chronically underfed ewes. *J. Sci. Food Agric.*, 65, 423-428.
- Kabré P., Doreau M., Michalet-Doreau B., 1995. Effects of underfeeding and of fish meal supplementation on forage digestion in sheep. *J. Agric. Sci., Camb.*, 124, 119-127.
- Keenan D.M., McManus W.R., Freer M., 1969. Changes in the body composition and efficiency of mature sheep during loss and regain of live weight. *J. Agric. Sci., Camb.*, 72, 139-147.
- Kreikemeier K.K., Harmon D.L., Brandt Jr R.T., Nagaraja T.G., Cochran R.C., 1990. Steam-rolled wheat diets for finishing cattle: effects of dietary roughage and feed intake on finishing steer performance and ruminal metabolism. *J. Anim. Sci.*, 68, 2130-2141.
- Lassiter C.A., Huffman C.F., Duncan C.W., 1958. Effect of level of feed intake using hay:grain ratios on feed utilization of dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 41, 721 (abstract).
- Leaver J.D., Campling R.C., Holmes W., 1969. The effect of level of feeding on the digestibility of diets for sheep and cattle. *Anim. Prod.*, 11, 11-18.
- Luginbuhl J.M., Pond K.R., Burns J.C., Russ J.C., 1989. Eating and ruminating behavior of steers fed coastal bermudagrass hay at four levels. *J. Anim. Sci.*, 67, 3410-3418.
- Luginbuhl J.M., Pond K.R., Burns J.C., 1994. Whole-tract digesta kinetics and comparison of techniques for the estimation of fecal output in steers fed coastal bermudagrass hay at four levels of intake. *J. Anim. Sci.*, 72, 201-211.
- McAllister T.A., Bae H.D., Jones G.A., Cheng K.J., 1994. Microbial attachment and feed digestion in the rumen. *J. Anim. Sci.*, 72, 3004-3018.
- McGraham N., 1964a. Energetic efficiency of fattening sheep. I. Utilization of low-fibre and high-fibre food mixtures. *Austr. J. Agric. Res.*, 15, 100-112.

- McGraham N., 1964b. Energetic efficiency of fattening sheep. II. Effects of undernutrition. *Austr. J. Agric. Res.*, 15, 113-126.
- McGraham N., 1964c. Energy exchanges of pregnant and lactating ewes. *Austr. J. Agric. Res.*, 15, 127-141.
- McGraham N., 1969. The influence of body weight (fatness) on the energetic efficiency of adult sheep. *Austr. J. Agric. Res.*, 20, 375-385.
- McGraham N., Searle T.W., 1972. Balances of energy and matter in growing sheep at several ages, body weights, and planes of nutrition. *Austr. J. Agric. Res.*, 23, 97-108.
- Martin C., Michalet-Doreau B., 1995. Variations in mass and enzyme activity of rumen microorganisms : effect of barley and buffer supplements. *J. Sci. Food Agric.*, 67, 407-413.
- Martin C., Michalet-Doreau B., Fonty G., Williams A., 1993. Postprandial variations in the activity of polysaccharide-degrading enzymes of fluid- and particles-associated ruminal microbial populations. *Curr. Microbiol.*, 27, 223-228.
- Martin C., Devillard E., Michalet-Doreau B., 1999. Influence of sampling site on concentrations and carbohydrate-degrading enzyme activities of protozoa and bacteria in the rumen. *J. Anim. Sci.*, 77, 979-987.
- Merchen N.R., Firkins J.L., Berger L.L., 1986. Effect of intake and forage level on ruminal turnover rates, bacterial protein synthesis and duodenal aminoacid flows in sheep. *J. Anim. Sci.*, 62, 216-225.
- Michalet-Doreau B., Doreau M., 1999. Influence of a severe underfeeding on cell wall digestion in sheep. In : Stone G., Forbes T.D.A., Stuth J.W., Byers F.M. (eds), *Proc. 5th Intern. Symp. on the Nutrition of Herbivores*, San Antonio, Texas, posters and discussion of Plenary Topics, CD-ROM.
- Michalet-Doreau B., Nozière P., 1999. Intérêts et limites de l'utilisation de la technique des sachets pour l'étude de la digestion ruminale. *INRA Prod. Anim.*, 12, 195-206.
- Michalet-Doreau B., Martin C., Doreau M., 1997. Optimisation de la digestion des parois végétales dans le rumen : quantification des interactions digestives. *Renc. Rech. Ruminants*, 4, 103-112.
- Morand-Fehr P., Doreau M., 2000. Effect of climatic uncertainty on feed intake and digestion in ruminants. In : F. Guessous, N. Rihani, A. Ilham (eds), *Livestock Production and Climatic Uncertainty in the Mediterranean*, 95-105, Ed. Wageningen Pers., Wageningen, Pays Bas.
- Nicholson J.W.G., Sutton J.D., 1969. The effect of diet composition and level of feeding on digestion in the stomach and intestines of sheep. *Br. J. Nutr.*, 23, 585-601.
- Okine E.K., Mathison G.W., 1991. Effects of feed intake on particle distribution, passage of digesta and extent of digestion in the gastrointestinal tract of cattle. *J. Anim. Sci.*, 69, 3435-3445.
- Ørskov E.R., Hovell F.D. DeB., MacLeod N.A., Whitelaw F.G., 1989. Studies on host animal protein and energy nutrition using the techniques of intragastric nutrition. In D.J. Farrell (ed.), *Recent Advances in Animal Nutrition in Australia*, 67-74. Univ. New England, Armidale, NSW, Australie.
- Ortigue I., Vermorel M., 1996. Adaptation of whole animal energy metabolism to undernutrition in ewes: influence of time and posture. *Anim. Sci.*, 63, 413-422.
- Ortigue I., Petit M., Agabriel J., Vermorel M., 1993. Maintenance requirements in metabolizable energy of adult, nonpregnant, nonlactating Charolais cows. *J. Anim. Sci.*, 71, 1947-1956.
- Perrier R., Doreau M., 1995. Effect of long-term underfeeding and subsequent refeeding on hay digestibility in sheep. *Ann. Zootech.*, 44 (supplement), 206.
- Peyraud J.L., Mambrini M., Rulquin H., 1989. Transit time measured by rare earth elements in dairy cows fed three diets offered at two levels of feed intake. *Asian-australasian J. Anim. Sci.*, 2, 366-367.
- Potter E.L., Dehority B.A., 1973. Effects of changes in feed level, starvation, and level of feed after starvation upon the concentration of rumen protozoa in the ovine. *Appl. Microbiol.*, 26, 692-698.
- Prigge E.C., Baker M.J., Varga G.A., 1984. Comparative digestion, rumen fermentation and kinetics of forage diets by steers and wethers. *J. Anim. Sci.*, 59, 237-245.
- Punia B.S., Leibholz J., 1994. Effects of level of intake of kikuyu (*Pennisetum clandestinum*) grass hay on the flow of protozoal nitrogen to the omasum of cattle. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 47, 77-87.
- Ulyatt M.J., Waghorn G.C., John A., Reid C.S.W., Monro J., 1984. Effect of intake and feeding frequency on feeding behaviour and quantitative aspects of digestion in sheep fed chaffed lucerne hay. *J. Agric. Sci., Camb.*, 102, 645-657.
- Weisbjerg M.R., Borsting C.F., Hvelplund T., 1992. The influence of tallow on rumen metabolism, microbial biomass synthesis and fatty acid composition of bacteria and protozoa. *Acta Agric. Scand., Anim. Sci.*, 42, 138-147.
- Welch J.G., Smith A.M., 1968. Influence of fasting on rumination activity in sheep. *J. Anim. Sci.*, 27, 1734-1737.

Abstract

The effects of underfeeding on digestion in ruminants.

The negative relationship between intake and digestibility of a same diet has been widely described. The review of the different processes of ruminal digestion shows that the main cause of the variation in digestibility is the retention time of particles in the rumen. However, most experiments have been carried out at levels of intake higher than maintenance. For this reason, a special attention is paid to experiments carried out at low levels of intake. In these conditions, the response of digestibility to a decrease in intake is variable: it can increase, be stable or decrease. Up till now, it has not been possible to determine the animal or nutritional (forage, nutritive value,...) factors

which influence the way of variation, and especially the unexpected decreases in digestibility. However, it has been clearly shown that these decreases are not due to an insufficient retention time of particle in the rumen, or to an insufficient reduction of particle size. Differences in microbial activity have not been exhibited by in situ measurements. It is hypothesised that a reduction of bacterial growth due to limiting factors, or of the expression of microbial degradation potential, occurs at very low intakes.

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.