

La digestion des amidons par les ruminants et ses conséquences

A la fin des années 70 s'est instauré un débat sur les avantages respectifs des aliments concentrés riches en amidon ou riches en parois végétales facilement digestibles. Plusieurs journées d'études ont été consacrées à ce thème et deux articles publiés dans cette revue ont également permis de faire le point sur ses aspects zootechniques (Coulon *et al* 1989) et digestifs (Michalet-Doreau et Sauvant 1989).

Pendant les années 80, il a été confirmé que des distinctions pouvaient être faites entre les aliments concentrés riches en amidon en fonction du devenir digestif de cette

fraction. Compte tenu du fait que l'évolution du contexte agricole, en particulier la mise en place de la nouvelle PAC, risque d'entraîner, pour certains élevages, un accroissement de l'utilisation des céréales par les ruminants, il a semblé opportun de faire le point de la connaissance sur ces variations de la digestion des amidons chez l'animal ruminant et sur l'impact que cela pourrait présenter sur les performances des animaux et les recommandations alimentaires. Le thème du rôle de l'amidon pour les ruminants ayant déjà été abordé dans quelques revues (Theurer 1986, Campling 1991, Nocek et Tamminga 1991), nous nous attacherons à des aspects peu ou pas abordés par ces études.

Résumé

Il est maintenant acquis que la digestion ruminale de l'amidon varie largement en fonction de la nature de l'aliment et de son traitement technologique. La mesure *in sacco* de la dégradation théorique de l'amidon (X,%) permet de prédire la digestibilité préintestinale (Y,%) de ce constituant : $Y = 0,483 X + 45,62$. Les différences sur les paramètres de la digestion de l'amidon peuvent se répercuter sur la protéosynthèse microbienne, le profil fermentaire et la stabilité de l'écosystème ruminal. La digestibilité de l'amidon entrant dans l'intestin grêle n'est que partielle et semble révéler une limite de la capacité amylolytique de ce segment. L'amidon non digéré dans l'intestin grêle est en partie dégradé par les microorganismes du gros intestin. Les résultats de bilans digestifs partiels publiés à ce jour permettent d'effectuer une estimation des quantités d'acides gras volatils et de glucose potentiellement mises à disposition de l'animal par l'amidon d'un régime.

Lorsque la ration distribuée aboutit à des valeurs normales du profil fermentaire ruminal et du taux butyreux du lait, il ne semble pas y avoir d'effet important de la vitesse de digestion de l'amidon et de sa répartition entre les différents segments digestifs. Une distinction apparaît par contre pour les régimes plus riches en concentrés qui entraînent des fermentations propioniques marquées et un faible taux butyreux du lait. Dans ce cas, le choix d'amidon lentement dégradable semble apporter une certaine «sécurité fermentaire» dans le rumen et permet de limiter la chute du taux butyreux du lait.

D'une façon générale, des recherches doivent encore être poursuivies pour mieux connaître les conséquences nutritionnelles et zootechniques de la vitesse de dégradation de l'amidon des régimes dans le réticulo-rumen et pour élaborer des recommandations fiables.

1 / La digestion ruminale des amidons

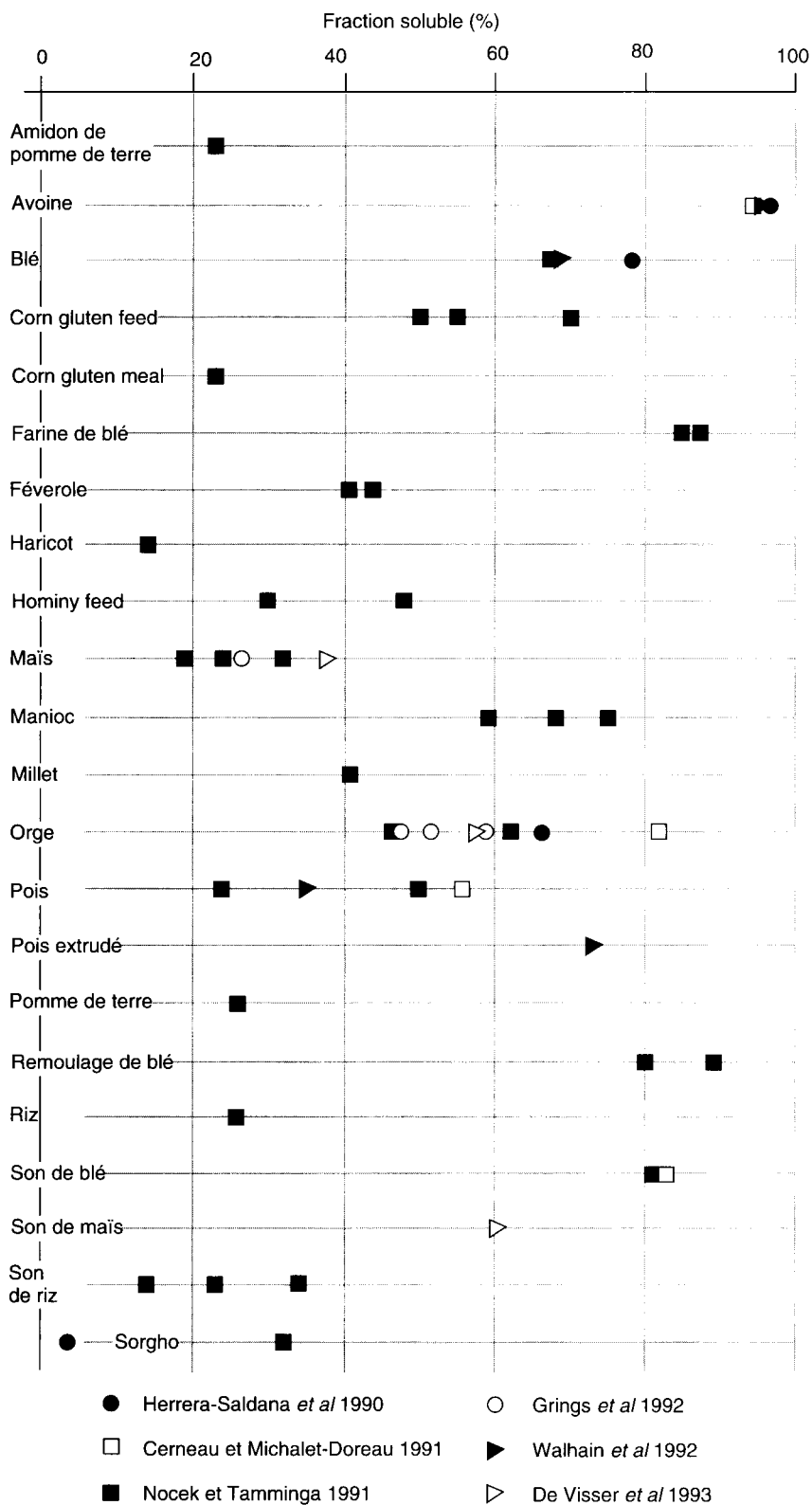
1.1 / La cinétique de dégradation des amidons

Le développement de la méthode d'étude par mesure de la dégradation *in sacco* des aliments a permis de mettre en évidence le fait que les amidons des aliments pouvaient être dégradés à des rythmes très différents. Les mesures successives de la dégradation (D_t) dans le réticulo-rumen d'un même aliment sont en général ajustées en fonction du temps t par le modèle monomoléculaire simple :

$$D_t = a + b (1 - \exp(-ct)) \quad (1)$$

qui permet d'identifier le paramètre a comme la fraction très rapidement dégradable ou soluble, le paramètre b comme la fraction progressivement dégradable, le paramètre c étant la vitesse de dégradation relative de la fraction b . Le tableau 1 regroupe les valeurs publiées dans la littérature des paramètres a ,

Figure 1. Variabilité de la fraction soluble de l'amidon des matières premières.



b et c. D'autre part, les variations entre références et aliments de la fraction a et de la vitesse c sont indiquées aux figures 1 et 2. Il apparaît que la fraction soluble de l'amidon (a) varie largement suivant la matière première considérée et sans doute également en fonction de la méthodologie de mesure. Elle est particu-

lièrement élevée pour l'avoine, l'orge, le blé et ses sous-produits, et très faible pour le maïs, le sorgho, la pomme de terre et le son de riz. En conséquence, il existe un large éventail de la teneur en amidon soluble de la matière sèche des aliments (tableau 1). En particulier, l'avoine, l'orge, le manioc, le blé et les remoulages présentent des teneurs supérieures à 30 % de la matière sèche sous forme d'amidon soluble donc très rapidement mis à disposition des microorganismes du rumen. Les valeurs de la vitesse de dégradation (c) de la fraction progressivement dégradable (b) de l'amidon se situent entre 5 et 25 % par heure. Seule l'orge se détache de ce groupe avec certaines observations à plus de 50 % par heure.

Les variations des paramètres a, b et c se répercutent sur la valeur de dégradabilité théorique, calculée en tenant compte d'un transit de 6 % par heure des fractions amyliques des aliments (tableau 1). L'habitude a été prise de parler d'amidon rapide ou lent en faisant référence à leur vitesse de dégradation dans le rumen. Un examen du tableau 1 permet de constater qu'on classe en fait dans le groupe des amidons rapides (DT \geq 90 %), des aliments qui se situent dans des plages d'amplitude non négligeables de la fraction soluble (60 \leq a \leq 96 %) et de la vitesse de dégradation de b (11 \leq c \leq 39 % par heure). D'une façon générale, pour une même valeur de dégradabilité théorique, les matières premières peuvent présenter des taux horaires de dégradation plus ou moins importants. Par exemple, à DT proche, le glutenmeal présente une vitesse de dégradation de l'amidon bien plus importante que le glutenfeed. Il conviendrait de pouvoir préciser les origines de ces différences de disponibilité de l'amidon entre types de céréales. Si la structure de la molécule présente indéniablement une influence (différence de dégradation entre amylose et amylopectine), il apparaît que la matière protéique entourant le grain d'amidon peut également jouer un rôle de protection plus ou moins efficace (Mc Allister *et al* 1993). Un autre aspect explicatif des variations des paramètres des cinétiques *in sacco* est la finesse de broyage qui est positivement liée à a et c, et négativement à b (Cerneau et Michalet-Doreau 1991).

1.2 / La digestibilité ruminale des amidons

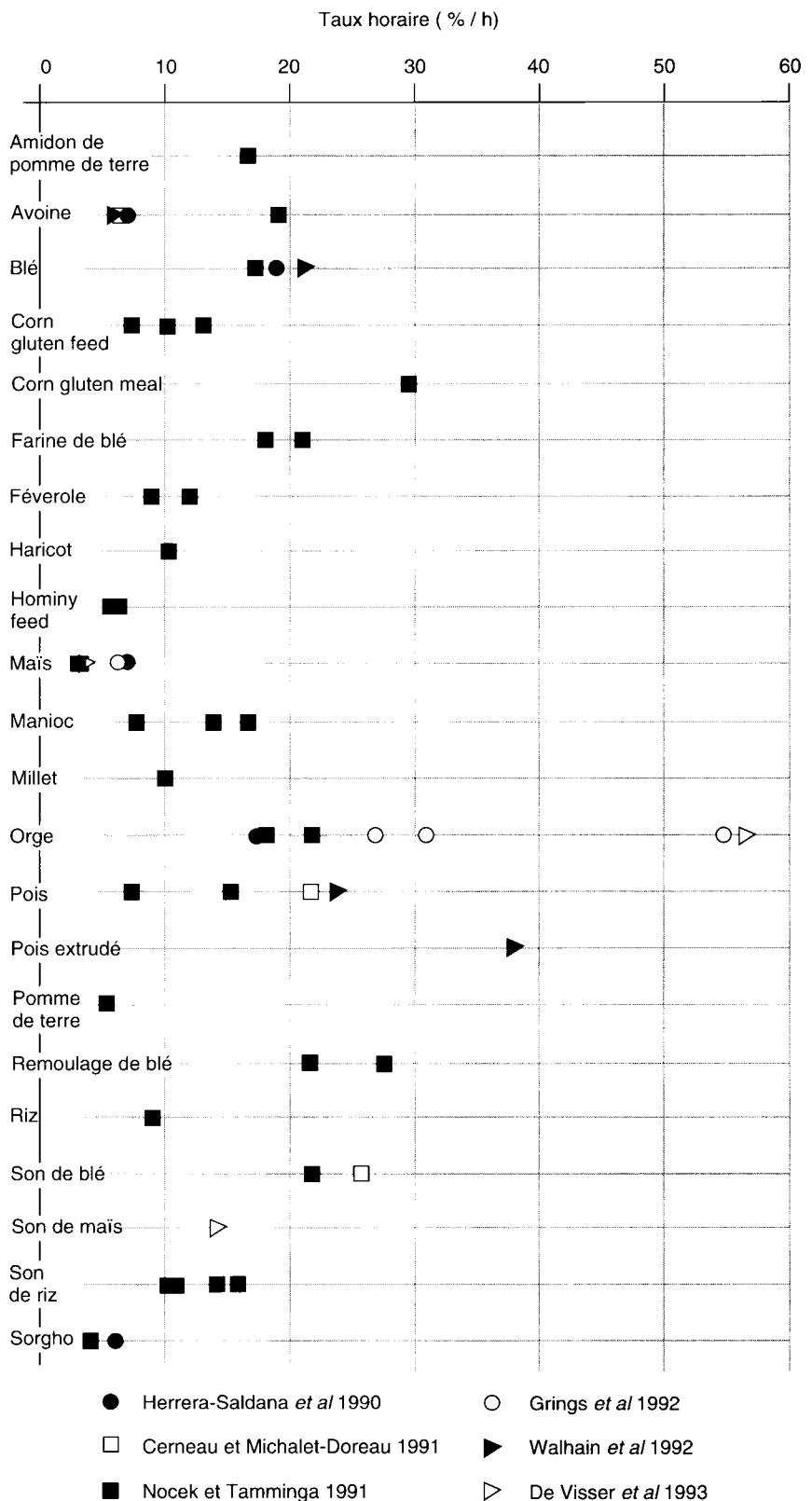
Les variations des cinétiques de dégradation de l'amidon expliquent celles de son bilan digestif ruminal. Ainsi, la digestibilité pré-intestinale des amidons à dégradation rapide, orge principalement, est généralement comprise entre 90 et 95 %. Pour les amidons à dégradation lente, maïs et sorgho essentiellement, la digestibilité est nettement plus faible mais l'amplitude de variation des résultats est beaucoup plus importante, de 50 à 90 % environ. Il est donc en pratique incertain de retenir une valeur moyenne de la digestion ruminale de l'amidon de maïs. Cette dispersion invite en outre à rechercher les causes de variation de l'ampleur de la digestion de l'amidon lent de ces céréales.

Paradoxalement, peu d'études ont été consacrées à la mesure de la digestibilité pré-intestinale de l'amidon de l'ensilage de maïs. Widyobroto (1992) a effectué une estimation de la digestibilité duodénale égale à 0,56 de l'amidon de l'ensilage de maïs, alors que l'interprétation des résultats de Kung *et al* (1992) aboutit à une valeur de l'ordre de 0,90, proche de celle (0,87) que nous avons observée au laboratoire (S. Munoz *et al*, non publié). Compte tenu de l'importance pratique de ce fourrage, il serait utile de mieux connaître les influences de la variété, du stade de récolte et de la finesse de hachage. Selon Leroy (1993), ce dernier facteur pourrait avoir un rôle non négligeable sur la vitesse de dégradation ruminale de l'ensilage de maïs.

Différentes études ont démontré que la digestion ruminale de l'amidon lent pouvait être en partie contrôlée par des traitements technologiques. Il est ainsi connu que les traitements hydrothermiques appliqués au maïs et au sorgho, permettent d'accroître très sensiblement leur digestion dans le rumen (Waldo 1973, Theurer 1986, Campling 1991) suite à une rupture des grains d'amidon et de leur enveloppe protéique. Ces techniques ont été largement pratiquées aux Etats-Unis dans les années 1970 dans le cadre de l'alimentation des bovins en feedlots. Dans le cas du maïs grain, il convient en outre de souligner que le grain entier présente une digestibilité de l'amidon plus faible dans le rumen et dans l'ensemble du tube digestif que le grain broyé ou écrasé (Cottyn *et al* 1978, Galyean *et al* 1979). A l'inverse, quelques travaux, en particulier ceux de Mc Allister *et al* (1989) et P. Chapoutot *et al* (non publié) ont montré qu'il était possible d'accroître de 20 à 30 % la protection de l'amidon d'orge ou de blé en appliquant un traitement par tannage au grain broyé.

D'autre part, différents facteurs de variation de la capacité du réticulo-rumen à dégrader l'amidon d'une ration ont été identifiés. Il s'agit en particulier du niveau d'ingestion qui intervient sans doute par la réduction du temps de séjour ruminal (Galyean *et al* 1979, Robinson *et al* 1986) et qui affecte plus les amidons lents que les rapides. En outre, il est vraisemblable que d'autres facteurs interviennent (Kotarski *et al* 1992). On peut à ce propos évoquer des phénomènes d'interactions digestives qui peuvent affecter la capacité amylolytique ruminale. Ainsi, Archimède *et al* (1994) ont montré que de l'amidon «lent» était moins bien digéré, *in sacco* et *in vivo*, avec un régime de base pauvre, constitué de canne de maïs, en comparaison de foin de luzerne. Il est également possible que la capacité amylolytique globale puisse varier en fonction d'un seuil de niveau d'apport d'amidon. En effet, le regroupement des données de la littérature, où différents niveaux d'apport d'un concentré à amidon lent étaient étudiés (figure 3), laisse apparaître un minimum de digestibilité aux alentours d'une teneur de 40 % d'amidon dans la ration (Archimède *et al* 1994). Ce phénomène, qui est significatif malgré la grande diversité d'origine des données, indique que

Figure 2. Variabilité de la vitesse de dégradation (c) de l'amidon des matières premières.



l'activité amylolytique totale s'accroît moins que proportionnellement au niveau d'apport d'amidon lent jusqu'à environ 40 %. Au-delà de ce seuil, les micropopulations amylolytiques sembleraient par contre devenir dominantes et plus actives.

Tableau 1. Paramètres de dégradation *in sacco* de l'amidon des aliments et estimation des teneurs des aliments en amidon soluble, en amidon digestible dans le rumen et en amidon protégé.

| Aliments | n ⁽¹⁾ | a % | b % | c %/h | DT6 % | Amidon ⁽²⁾ g/kg MS | Amidon soluble g/kg MS | Amidon digestible ⁽³⁾ dans le rumen g/kg MS | Amidon protégé ⁽³⁾ g/kg MS |
|------------------|------------------|--------|--------|----------|----------|----------------------------------|------------------------------|--|---|
| Avoine | 3 | 95,7 | 4,3 | 11,0 | 98,5 | 400 | 383 | 373 | 27 |
| Blé | 4 | 70,8 | 29,3 | 19,4 | 93,1 | 690 | 489 | 625 | 65 |
| Corn glutenfeed | 3 | 58,3 | 41,7 | 10,2 | 84,6 | 225 | 131 | 195 | 30 |
| Corn glutenmeal | 1 | 23,0 | 77,0 | 28,6 | 86,6 | 190 | 44 | 166 | 24 |
| Farine de blé | 2 | 86,0 | 14,0 | 17,8 | 96,5 | 730 | 628 | 674 | 56 |
| Féverole | 2 | 42,5 | 57,5 | 10,1 | 78,6 | 450 | 191 | 376 | 74 |
| Haricot | 1 | 14,0 | 86,0 | 10,0 | 67,8 | 440 | 62 | 345 | 95 |
| Hominy feed | 2 | 39,0 | 61,0 | 5,3 | 67,5 | 510 | 199 | 399 | 111 |
| Maïs | 5 | 23,4 | 76,6 | 4,9 | 57,9 | 740 | 173 | 545 | 195 |
| Manioc | 3 | 67,3 | 32,7 | 12,2 | 89,3 | 820 | 552 | 728 | 92 |
| Millet | 1 | 41,0 | 59,0 | 8,3 | 75,2 | 620 | 254 | 508 | 112 |
| Orge | 7 | 59,3 | 40,7 | 32,2 | 93,6 | 595 | 353 | 541 | 54 |
| Pois | 4 | 73,2 | 58,6 | 16,3 | 84,2 | 520 | 215 | 449 | 71 |
| Pois extrudé | 1 | 41,4 | 26,8 | 39,0 | 96,4 | 520 | 380 | 479 | 41 |
| Pomme de terre | 1 | 26,0 | 74,0 | 4,9 | 59,3 | 740 | 192 | 549 | 190 |
| Remoulage de blé | | [85,0] | | | [96,5] | 360 | 306 | 333 | 27 |
| Riz cargo | 1 | 26,0 | 74,0 | 7,6 | 67,4 | 890 | 231 | 696 | 194 |
| Son fin de blé | 2 | 84,5 | 15,5 | 24,2 | 96,9 | 240 | 203 | 221 | 19 |
| Son gros de blé | 2 | 81,9 | 18,1 | 23,1 | 96,3 | 150 | 123 | 138 | 12 |
| Son de riz | 4 | 23,7 | 76,3 | 11,8 | 74,2 | 310 | 73 | 252 | 57 |
| Sorgho | 2 | 17,8 | 82,3 | 4,4 | 52,5 | 740 | 132 | 525 | 215 |

(1) Herrera-Saldana *et al* 1990, Cerneau et Michalet-Doreau 1991, Nock et Tamminga 1991, Grings *et al* 1992, Walhain *et al* 1992.

(2) Référence I 0 7 (1993).

(3) Application de l'équation (2) du texte.

1.3 / La prévision de la digestion quantitative ruminale de l'amidon

Au cas où il apparaît justifié de tenir compte des variations de la digestibilité ruminale de l'amidon dans le calcul de la matière organique fermentescible, ce qui est par exemple réalisé dans le nouveau système hollandais proche de notre système PDI, il est indispensable de pouvoir disposer d'une méthode de prévision permettant d'éviter des mesures *in vivo* très lourdes à mettre en oeuvre. A ce propos, à partir de la littérature et des résultats de notre laboratoire, nous avons pu mettre récemment en évidence une relation hautement significative entre la dégradabilité théorique *in sacco* de l'amidon (DT6A, %) et sa digestibilité préintestinale (DIA, %) ; Archimède *et al* 1994) :

$$\text{DIA} = 0,483 \times \text{DT6A} + 45,62 \quad (2)$$

(n = 20 ; R² = 0,71 ; etr = 5,4 %)

Cette relation, rapportée à la figure 4, indique cependant que la dégradabilité *in sacco* sous-estime assez largement la digestibilité ruminale des amidons «lents». Ce résultat, qui a été confirmé dans une publication récente de De Visser (1993), pourrait traduire l'existence d'un phénomène d'interaction négative à l'intérieur des sachets de nylon. Il a été en effet été montré que la niche écologique de l'intérieur du sachet n'était pas le reflet fidèle de celle du rumen (Meyer et Mackie 1986). La figure 4 indique par contre que la dégradabilité *in sacco* est plus élevée que la digestibilité *in vivo* pour les aliments à amidon «rapide». Ce phénomène pourrait s'expliquer par une dispersion physique de l'amidon hors des sachets ou bien par le stockage important d'amidon qui se produit avec ce type d'aliment dans les cellules des bactéries et surtout des protozoaires du rumen (Jouany 1978) qui peuvent quitter les sachets de nylon alors qu'ils sont considérés au niveau du duodénum comme de l'amidon non digestible. La relation

de la figure 4 peut être appliquée aux valeurs de DT de l'amidon du tableau 1 et aux teneurs en amidon des aliments de la banque de données de l'alimentation animale (I O 7, 1993) pour connaître la digestibilité *in vivo* la plus probable ainsi que les teneurs de la MS en amidon digéré dans le rumen et en amidon entrant dans l'intestin (tableau 1). Cette dernière donnée peut permettre d'affiner les valeurs PDIME de ces aliments en la soustrayant à la teneur en matières organiques fermentescibles (MOF) calculée à partir des teneurs en matières organiques digestibles (MOD) moins les matières azotées protégées, l'extrait éthéré et les produits volatils (INRA 1988). Il convient de rappeler que, dans sa version de 1988, le système PDI tenait partiellement compte de cet aspect en multipliant par 0,8 la MOF du maïs grain et par 0,7 celle du riz, du millet et du sorgho. D'après le tableau 1, quatre matières premières, le maïs, le sorgho, le riz et la pomme de terre sont particulièrement pourvues en amidon protégé avec des teneurs de l'ordre de 200 g/kg de MS.

Si la méthode *in sacco* présente un intérêt indéniable, elle est cependant assez lourde à mettre en oeuvre et, dans l'état actuel de la connaissance, nous ne disposons pas de méthode de laboratoire simple permettant de prévoir en routine la dégradabilité de l'amidon des matières premières dans le réticulo-rumen.

1.4 / Influence sur les paramètres de la digestion ruminale

L'acidité induite par la dégradation de l'amidon a été fréquemment évoquée comme le principal phénomène à l'origine des interactions digestives négatives. Les travaux de Mould *et al* (1983) ont montré que cet effet négatif n'était pas uniquement dû à la chute de pH ruminal mais également à un «effet amidon» spécifique, qui induirait le développement d'une population amylolytique au détriment d'une flore cellulolytique. Cet effet spécifique d'interaction, indépendant du pH, a été confirmé ultérieurement, en particulier par Archimède (1992). Avec les données actuelles, il est difficile d'affirmer qu'un type de cinétique de dégradation de l'amidon présente un effet défavorable plus marqué. En effet, il a été observé que la digestibilité du NDF de rations contenant du maïs était plus élevée qu'avec de l'orge (McCarthy *et al* 1989, Weiss *et al* 1989). Cependant, il faudrait pouvoir corriger ces données du fait que la paroi végétale du maïs grain est potentiellement bien plus digestible que celle de l'orge et présente en quantité plus faible (P. Chapoutot *et al*, non publié). D'autre part, en utilisant des mesures de digestibilité fécale et duodénale et de dégradabilité *in sacco* de mêmes aliments, Archimède *et al* (1994) n'ont pas pu mettre en évidence de différence d'interaction digestive sur les holocelluloses, de canne de maïs et de foin de luzerne, entre des amidons rapides et lents.

Différents auteurs, en particulier Nocek et Tamminga (1991), ont comparé quelques profils fermentaires ruminants en fonction des vitesses de dégradation des amidons sans pou-

Figure 3. Relation entre la teneur en amidon lentement dégradé du régime et sa digestibilité dans le réticulo-rumen *in vivo*.

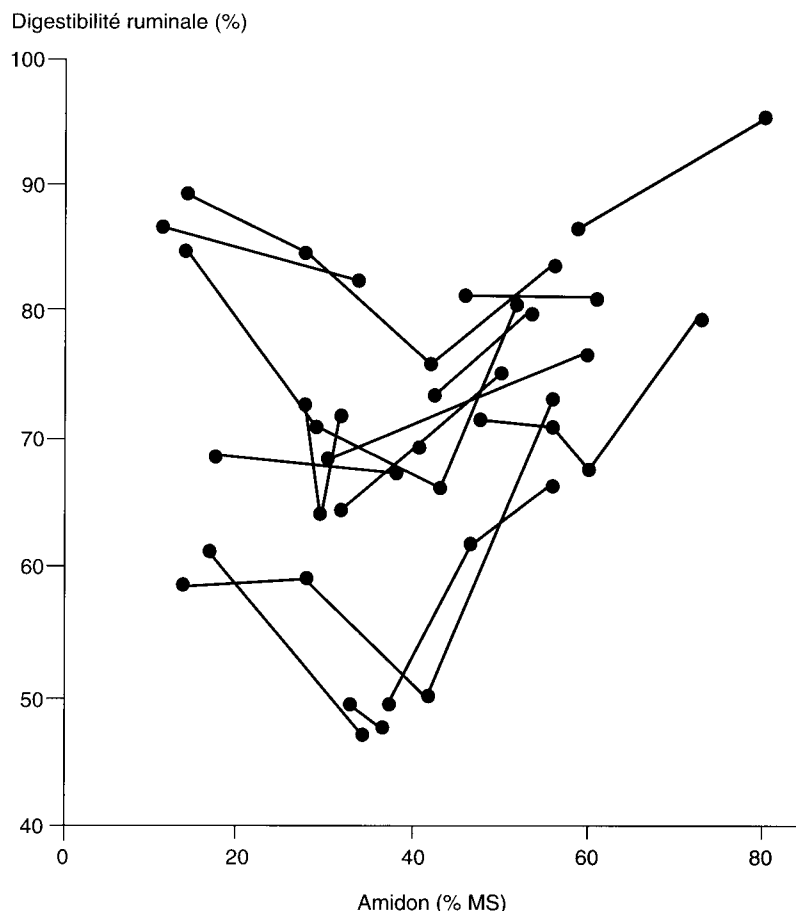


Figure 4. Relation entre la digestibilité pré-duodénale de l'amidon et sa dégradabilité théorique *in sacco*.

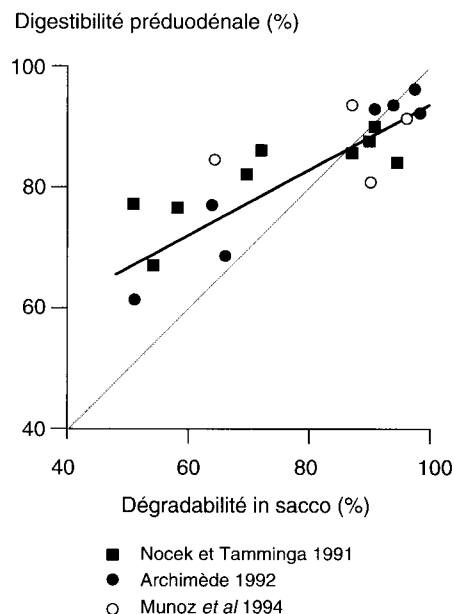
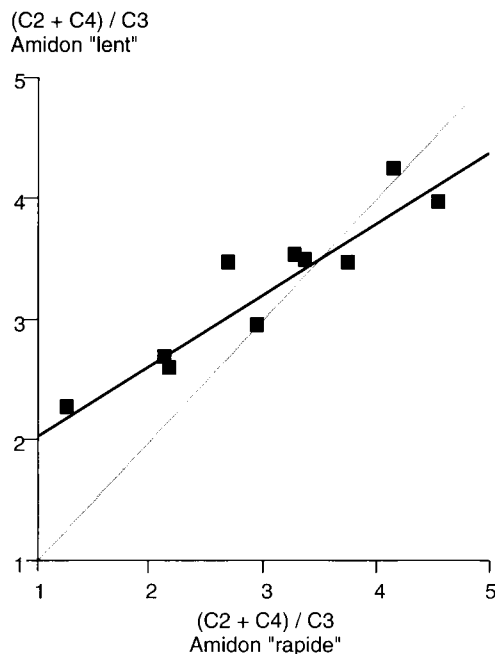


Figure 5. Influence de la nature et de la vitesse de digestion de l'amidon sur le rapport fermentaire (acétate + butyrate) / propionate dans le rumen.



voir dégager d'effet marqué. L'examen des données de la littérature sous un angle différent des comparaisons antérieures (figure 5) laisse cependant apparaître que le rapport molaire (acétate + butyrate) / propionate du rumen ((A+B) / P) est en partie dépendant de la nature de l'amidon. En effet, lorsque les deux types d'amidon sont comparés au sein de la même expérimentation, le rapport (A+B) / P est nettement plus faible avec des aliments à amidon rapide, type orge, lorsque le régime considéré induit déjà, par lui-même, une valeur faible (inférieure à 3) de ce rapport. Un apport d'amidon lent permet donc de réduire les déséquilibres fermentaires hyper-propioniques induits par un apport important d'aliment concentré à amidon rapide. Par contre, aucun effet systématique ne peut être détecté dans la zone des profils fermentaires avec un rapport proche de 3,5, considérés comme normaux et recommandés dans nos conditions d'élevage. Les conséquences zotechniques de ces différences seront envisagées et discutées plus loin. Toujours à propos des fermentations ruminales, il a été montré par Cullen *et al* (1986) que les céréales à amidon rapide (orge, blé) entraînaient une accumulation accrue d'acide lactique et un pH plus faible que les céréales à amidon lent (maïs, sorgho). Ce résultat va dans le même sens que les observations précédentes et confirme le rôle plus «sécuritaire» des amidons lents vis-à-vis du risque d'acidose ruminale. Il ne semble par contre pas possible de mettre en évidence, à travers des résultats expérimentaux *in vivo*, de différences systématiques de vitesse d'accumulation post-prandiale des AGV entre les amidons rapide et lent. En effet, si des écarts nets ont pu être observés par Kung *et al* (1992) entre orge et maïs, rien n'a été observé entre des aliments concentrés à amidon rapide ou

lent par Widyobroto (1992) sur vaches en lactation et Archimède (1992) sur chèvres à l'entretien. Cet aspect mériterait d'être étudié spécifiquement en identifiant les facteurs «d'amortissement» responsables de l'apparente contradiction entre les vitesses de dégradation des fractions amyliques et d'accumulation post-prandiale des AGV et c'est peut-être sur le rôle de «compartiment de délais» des protozoaires qu'il faudrait se focaliser (Jouany 1978).

Il importe également de chercher à savoir si les variations de cinétiques de dégradation de l'amidon peuvent influencer l'efficacité de la protéosynthèse microbienne. Sur cet aspect, la littérature ne laisse pas actuellement apparaître d'effet systématique (Archimède *et al* 1994) bien que les essais réalisés à Rennes (Widyobroto 1992) ou à l'INA-PG (Archimède *et al* 1994, S. Munoz *et al*, non publié) révèlent une meilleure efficacité de la croissance microbienne avec les amidons lents. Dans un même ordre d'idée, il convient de s'interroger sur l'opportunité du contrôle de la vitesse de la digestion de la fraction amyliques des aliments pour harmoniser les cinétiques de dégradation des fractions glucidiques et azotées au sein des régimes. Il serait nécessaire de consacrer une large place pour aborder rationnellement cette question. Compte tenu du nombre important d'expérimentations consacrées actuellement à ce sujet, il paraît logique d'en attendre les résultats avant de prendre position. Cette attitude prudente est justifiée par le fait que les résultats obtenus à ce jour sur ce sujet, dans notre laboratoire ou dans d'autres équipes, ne laissent pas apparaître de tendance nette.

2 / La digestion intestinale

Un accroissement de la proportion d'amidon alimentaire entrant dans l'intestin grêle (AIA, % de l'ingéré) se traduit par une baisse notable de sa digestibilité (dAIA, %) dans ce segment, comme l'ont calculé Nocek et Tamminga (1991) à partir de rations et de types d'amidon divers :

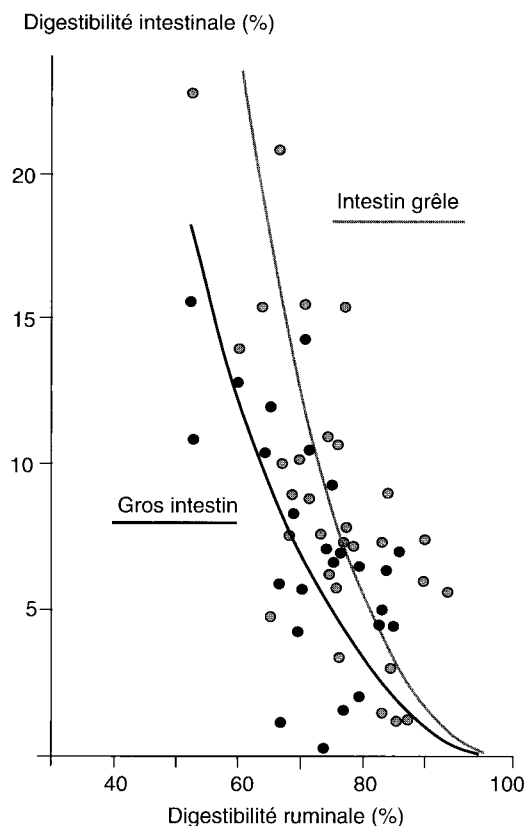
$$dAIA = -0,728 \times AIA + 87,9 \quad (3)$$

(n = 17 ; R² = 0,695)

Cette relation statistique peut être utilisée pour obtenir une estimation de la teneur en amidon digestible dans l'intestin (ADI) des rations ingérées, par contre elle ne peut pas être appliquée aux aliments pris séparément. Ce phénomène soulève la question d'une saturation éventuelle de la capacité amylasique intestinale des animaux ruminants, aspect discuté par les auteurs précités et par Harmon (1992). Cependant, malgré la saturation de cette capacité, il apparaît clairement que l'intestin grêle joue un rôle de vicariance partielle par rapport à l'action digestive du réticulo-rumen (figure 6). Cette figure montre également que le gros intestin participe efficacement à ce phénomène compensatoire et que la proportion d'amidon qui y est digérée représente en moyenne de l'ordre de 60 % de la quantité digérée dans l'intestin grêle. En conséquence, la fraction d'amidon non digérée dans l'ensemble du tube digestif demeure en

L'apport d'amidon lent permet de réduire un déséquilibre fermentaire conduisant à une trop forte proportion de propionate.

Figure 6. Variations de la partition de l'amidon digéré entre l'intestin grêle et le gros intestin + caecum.



général très faible (de 0 à 10 % de l'ingéré). Même avec des rations à base d'ensilage de maïs, dans le cas d'une présence apparente de grains de maïs dans les bouses, la teneur en amidon de celles-ci demeure en général inférieure à 5 % de la MS. Cette valeur est d'autant plus faible que le hachage est fin et la teneur en MS de l'ensilage faible.

3 / Bilan quantitatif de la digestion

La nature des nutriments absorbés n'est pas la même selon que l'amidon est digéré dans l'intestin grêle, ce qui fournit du glucose, ou dans le gros intestin, ce qui fournit des AGV. Les données du tableau 1, les équations (2) et (3) et la contribution moyenne du gros intestin dans la digestion intestinale de l'amidon permettent d'estimer la répartition de la digestion de l'amidon entre les trois grands segments digestifs du ruminant. Dans cette approche, les aliments sont considérés individuellement au niveau du rumen tandis que les relations sur la digestion intestinale s'appliquent à l'ensemble de la ration. Les résultats obtenus peuvent permettre d'avoir une estimation globale des quantités de glucose et d'AGV issus de l'amylolyse et potentiellement absorbables en multipliant les quantités d'amidon par 1 et 0,5 respectivement.

Outre ces variations de la répartition de la digestion de l'amidon et des nutriments disponibles, il convient de garder à l'esprit le fait que les formes protégées d'amidon permettent vraisemblablement d'atténuer l'amplitude et la brutalité de la vague d'entrée des nutriments dans l'organisme.

4 / Conséquences nutritionnelles et zootechniques

Il apparaît que la protection ruminale de l'amidon peut présenter *a priori* l'avantage d'accroître le flux de glucose absorbé dans l'intestin grêle. Il convient cependant d'être prudent sur les conclusions rapides et avantageuses que l'on pourrait tirer d'une telle information considérée de façon isolée. En effet, d'une part, la protection de l'amidon réduit la protéosynthèse microbienne dans le rumen et la valeur PDI qui s'y attache (- 9,3 g de PDIME en moins / 100 g d'amidon protégé) et, d'autre part, différentes études ont montré que la récupération quantitative de glucose par l'organisme était bien moins importante que ce que l'on pouvait imaginer (Huntington et Reynolds 1986, Gross *et al* 1988). Ce dernier phénomène doit être en partie la conséquence de la métabolisation prioritaire du glucose par la paroi intestinale.

Même en supposant qu'une quantité accrue de glucose puisse être rendue disponible de façon quasi chronique par un apport d'amidon lent, il n'a pas encore été expérimentalement démontré que l'animal ruminant, en particulier la vache laitière, en tirait un profit mesurable. Il est certes connu que le ruminant doit assurer la majeure partie de la couverture de ses besoins en glucose par néoglucogénèse hépatique et que, dans certaines situations (gestation multiple, début de lactation), le niveau des besoins en glucose est si élevé que l'animal peut présenter des troubles métaboliques (toxémie de gestation, cétose de lactation). Cependant, le problème du manque de glucose des ruminants a peut-être été trop dramatisé. En effet, il convient de rappeler que l'organisme et le foie de ces animaux possèdent une «marge de sécurité» de capacité néoglucogénique plus importante que ce que l'on pense souvent. Ainsi, les nombreuses expérimentations sur les effets d'injections de somatotropine ont démontré l'existence d'un accroissement significatif de sécrétion de lactose associé à une augmentation de la glycémie, sans modification, dans les premières semaines, de la quantité de matière sèche donc d'énergie ingérée (C. Disenhaus et D. Sauvant, non publié). D'autre part, lorsque l'animal est en période de bilan énergétique déficitaire en raison d'un besoin accru, en particulier autour de la mise bas, la capacité du foie à transformer le propionate disponible en glucose n'est pas accrue mais abaissée, vraisemblablement parce que cet organe est alors «calibré» pour utiliser préférentiellement des nutriments d'origine endogène (Bas *et al* 1993, Smith et Young 1993). En outre, la vache laitière montre une capacité

Une digestion plus faible de l'amidon dans le rumen est compensée par une digestion accrue dans l'intestin. L'amidon est ainsi digéré à plus de 90 %.

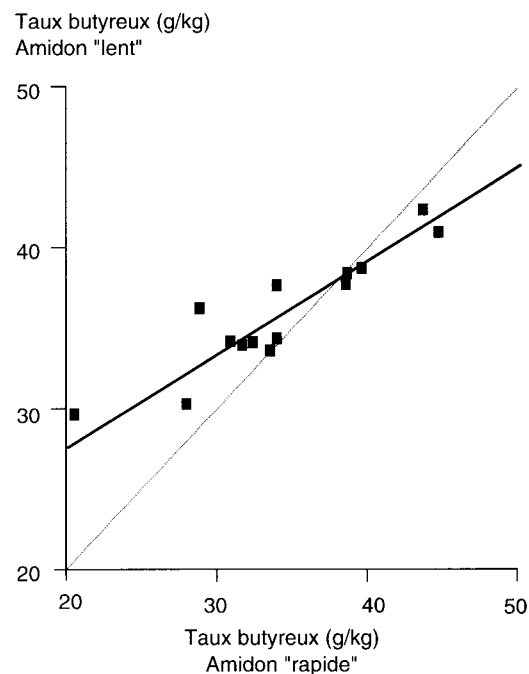
métabolique d'adaptation importante, sans modification de sa production laitière brute, à un accroissement de sa perte urinaire en glucose, sous injection de phlorizine, équivalant à environ 7 kg de lait brut ! (Amaral-Phillips *et al* 1993).

Enfin, dans la plupart des expérimentations où du propionate ou du glucose ont été perfusés par voie digestive ou sanguine, la vache répond selon le faciès caractéristique de l'excès énergétique, avec en particulier une chute de taux butyreux mais pas d'accroissement du taux protéique du lait (Hurtaud *et al* 1992). Dans un même ordre d'idées, Janes *et al* (1985) ont clairement montré que l'accroissement d'entrée du glucose par la voie digestive, consécutif à un apport de maïs en substitution d'herbe déshydratée, était associé à une baisse de la néoglucogénèse hépatique, le coefficient de substitution étant cependant inférieur à 1 : 0,47.

On peut toutefois s'interroger sur certaines conséquences zootechniques des modifications des phénomènes dynamiques digestifs et fermentaires ruminiaux. En effet, pour des régimes entraînant un taux butyreux réduit, le choix entre des amidons lents et rapides n'est pas neutre. En effet, il semble que, dans de telles situations d'excès énergétique, un apport d'amidon rapide induit une entrée plus brutale de nutriments, accompagnée par une fermentation propionique plus marquée (figure 5), entraîne une chute plus importante du taux butyreux du lait (figure 7) et vraisemblablement un engraissement excessif. La relation de la figure 7, établie à partir de 17 données publiées, laisse apparaître une absence d'effet dans la zone des valeurs normales (37-40 g/kg) de taux butyreux alors que, par exemple, pour un taux butyreux de 30 g/kg avec un amidon rapide la valeur est de 3 g/kg supérieure avec le maïs. Cette influence de la vitesse de digestion de l'amidon sur le taux butyreux du lait s'explique non seulement par une différence sur le profil, plus riche en propionate, des AGV absorbés, mais probablement également par des différences de vitesses d'entrée de ces nutriments, en particulier du propionate. Cette molécule est en effet particulièrement insulinothrompe lorsqu'elle pénètre brutalement dans l'organisme (Istasse et Orskov 1984). Elle induit donc un état anabolique d'autant plus important que l'animal se trouve déjà en excès d'énergie. L'état anabolique plus marqué induit par l'amidon rapide par rapport au lent ressort également des résultats de Casper *et al* (1990) qui observent, chez des vaches en début de lactation, moins d'acides gras longs à 18 atomes de carbone, exprimés en % de la matière grasse ou en g/kg de lait avec de l'orge qu'avec du maïs.

Il ne semble cependant pas y avoir d'influence systématique de la vitesse de dégradation de l'amidon sur les taux protéiques et les productions laitières brutes lorsque maïs et orge sont comparés. Par contre, lorsque des rations comprennent une proportion importante de sorgho non ou peu traité, qui est la céréale la plus riche en « amidon lent » (tableau 1), on assiste à une baisse

Figure 7. Influence de la vitesse de digestion de l'amidon sur le taux butyreux du lait.



des performances laitières par rapport au sorgho traité à la vapeur sous pression (Sinas *et al* 1992, Chen *et al* 1992). Ces résultats révèlent peut-être l'existence d'un seuil maximum à ne pas dépasser de l'apport d'amidon protégé dans les rations.

Conclusions

Les travaux de recherche, effectués pour la plupart au cours de la dernière décennie, ont clairement démontré l'existence de variations importantes de la cinétique de la digestion ruminale des amidons. Il est aujourd'hui possible de disposer de références chiffrées permettant de caractériser les aliments sur cet aspect. Par le choix d'aliments il est donc envisageable de contrôler en partie la répartition de la digestion de l'amidon entre les différents segments digestifs. Ces variations se répercutent sur l'énergie disponible pour la croissance microbienne et il serait logique de pouvoir les intégrer dans la prédiction des teneurs en matière organique fermentescible et en PDIME des aliments.

Lorsque la ration est équilibrée de manière à induire des fermentations ruminales normales, les différences de vitesse de digestion de la fraction amylacée ne semblent pas avoir d'influence marquée sur le profil fermentaire. Dans ce cas, la principale modification digestive due à une protection de l'amidon concerne donc l'accroissement du flux de glucose potentiellement digestible dans l'intestin. Par contre, lorsque le faciès fermentaire ruminal est déjà à orientation propionique marquée, le choix d'amidon lentement dégradé permet d'accroître le ratio (A+B) / P et de se rapprocher de conditions fermentaires normales. Si

les aspects digestifs sont aujourd'hui clairement établis, leurs conséquences zootechniques demandent encore à être affinées car bien des essais publiés ne permettent pas de dégager d'effets significatifs de la vitesse de digestion de l'amidon, en particulier lorsque les fermentations ruminales sont normales [rapport (A+B) / P de l'ordre de 3-4] et le taux butyreux compris entre des valeurs de l'ordre de 37-40 g/kg. Par contre, pour les animaux présentant, à cause de leur régime, un faciès ruminal propionique et un faible taux butyreux, un apport d'amidon lent permet de res-

taurer en partie le taux butyreux. Compte tenu de l'état actuel de la connaissance, il convient de rester prudent et nuancé dans les recommandations d'utilisation pratique du concept d'amidon «lent», en particulier pour les vaches laitières.

Remerciements

Certains résultats évoqués ont été obtenus dans le cadre de l'action SYPRAM animée par le GCRVL, Groupe Coopératif de Recherche sur la Vache Laitière (UCANOR - UNICOPA - CCPA et les Laboratoires INRA SRVL-Rennes et INA PG-Paris).

Références bibliographiques

- Amaral-Phillips D.A., Mc Gilliard A.D., Lindberg G.L., Veenhuizen I.J., Young J.W., 1993. Effect of decreased availability of glucose for dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 76, 752-761.
- Archimède H., 1992. Etude des facteurs impliqués dans les interactions digestives entre fourrages et aliments concentrés chez les ruminants. Thèse de Docteur de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon.
- Archimède H., Sauvant D., Dorléans M., Chapoutot P., Poncet P., 1994. Influence of the nature of forage and concentrate on the digestive interactions measured in sacco and in vivo. *Anim. Fd. Sci. and Techn.* (accepté)
- Archimède H., Sauvant D., Schmidely P., 1994. Ruminant and total tract digestion of mixed diet organic matter and carbohydrates, a litterature synthesis. *Rep. Nutr. Dév.* (soumis)
- Bas P., Lloret-Pujol M., Schmidely P., Rouzeau A., Sauvant D., 1993. Influence de la gestation sur la glucogénèse à partir du propionate chez la chevrete. 8ème Journées de la Recherche sur les Herbivores, *Ann. Zootech.* (sous presse)
- Campling R.C., 1991. Processing cereal grains for cattle - a review. *Livest. Prod. Sci.*, 28, 223-234.
- Casper D.P., Schingoethe D.J., Wade A.E., 1990. Response of early lactation dairy cows fed diets varying in source of NSC and crude protein. *J. Dairy Sci.*, 73, 1039-1050.
- Cerneau P., Michalet-Doreau B., 1991. In situ starch degradation of different feeds in the rumen. *Reprod. Nutr. Dév.*, 31, 65-72.
- Chen K.H., Huber J.T., Theurer C.B., Sinas J., 1992. Steam flaked corn or sorghum grain compared to steam rolled corn or dry rolled sorghum grain for high producing dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 75-S1, 296.
- Coulon J.B., Faverdin P., Laurent F., Cotto G., 1989. Influence de la nature de l'aliment concentré sur les performances des vaches laitières. *INRA Prod. Anim.*, 2, 47-53.
- Cullen A.J., Harmon D.L., Nacaraja J.G., 1986. In vitro fermentation of sugars, grains and by products feeds in relation to initiation of ruminal lactate production. *J. Dairy Sci.*, 69, 2616-2621.
- De Visser H., Van der Togt P.L., Huisert H., Tamminga S., 1993. Structural and non structural carbohydrates in concentrate supplements of silage based dairy cow rations. Rumen degradation, fermentation and kinetics. *Neth. J. Agric. Sci.*, 40, 431-445.
- Galyean M.L., Wagner D.G., Owens F.N., 1979. Cow particle size and site and extent of digestion by steers. *J. Anim. Sci.*, 49, 204-210.
- Grings E.E., Ruffler R.E., Deitelhoff, 1992. Evaluation of corn and barley as energy sources for cows in early lactation fed alfalfa based diet, *J. Dairy Sci.*, 75, 193-200.
- Gross K.L., Harmon D.L., Averty T.B., 1988. Net portal nutrient flux in steers fed diets containing wheat and sorghum grain alone or in combination. *J. Anim. Sci.*, 66, 541-543.
- Harmon D.L., 1992. Dietary influences on carbohydrases and small intestine over four years. The effect of maturity and other factors on starch hydrolysis capacity in ruminants. *J. Nutrition*, 122, 203-210.
- Herrera-Saldana R.E., Huber J.T., Poore M.H., 1990. Dry matter, crude protein and starch degradability of five cereal grains. *J. Dairy Sci.*, 73, 2386-2389.
- Huntington G.B., Reynolds P.J., 1986. Net absorption of glucose, L-lactate volatile fatty acids and nitrogenous compounds by bovine given abomasal infusions of starch or glucose. *J. Dairy Sci.*, 69, 2428-2436.
- Hurtaud C., Rulquin H., Vérité R., 1992. Effect on milk yields and composition of inferior of different levels and natures of energy into digestive tract of dairy cows. *Ann. Zootech.*, 41, 105.
- I 0 7, 1993. Base de données AFZ de l'alimentation animale (G. Tran, B. Bonetti, O. Lapierre, INA PG).
- INRA, 1988. Alimentation des bovins, ovins et caprins. Ed. R. Jarrige, INRA, Paris.
- Istasse L., Orskov E.R., 1984. The effect of intermitent and continuous infusions of propionic acid on plasma insulin. *Can. J. Anim. Sci.*, 64, 148-149.
- Janes A.N., Weekes T.E.C., Armstrong D.G., 1985. Absorption and metabolism of glucose by the mesenteric drained viscera of sheep fed on dried grass a ground maize based diets. *Br. J. Nutr.*, 54, 449-458.

- Jouany J.P., 1978. Contribution à l'étude des protozoaires ciliés du rumen : leur dynamique, leur rôle dans la digestion et leur intérêt pour le ruminant. Thèse d'Etat, Université de Clermont-Ferrand II.
- Kotarski S.F., Waniska R.D., Thurn K.K., 1992. Starch hydrolysis by the ruminal microflora. *J. Nutr.*, 122, 178-190.
- Kung L., Tung R.S., Carmean B.R., 1992. Rumen fermentation and nutrient digestion in cattle fed diets varying in forage and energy source. *Anim. Feed Science and Technology*, 39, 1-12.
- Leroy M., 1993. Incidence de la finesse de hachage sur la dégradabilité du maïs chez la vache laitière. Rapport de Diplôme d'Ingénieur DPE - ENSAIA Nancy.
- Mc Allister T.A., Rode L.R., Cheng K.J., Buchanan-Smith J.G., 1989. The effect of formaldehyde on the in vitro digestion of barbey starch. *AJAS*, 2, 355-356.
- Mc Allister T.A., Philippe R.C., Rode L.M., Cheng K.J., 1993. Effect of the protein matrix on the digestion of cereal grains by ruminal microorganisms. *J. Anim. Sci.*, 71, 205-212.
- Mc Carthy R.D., Klusmeyer J., Vicini J.L., Clark J.H., Nelson D.R., 1989. Effects of source of protein and carbohydrate on ruminal fermentation and passage of nutrients to the intestine of lactating cows. *J. Dairy Sci.*, 72, 2002-2016.
- Meyer J.H.F., Mackie R.I., 1986. Microbiological evaluation of the intraruminal in sacco digestion technique. *Appl. and Env. Microbiol.*, 51, 622-629.
- Michalet-Doreau B., Sauvant D., 1989. Influence de la nature du concentré, céréales ou pulpe de betterave sur la digestion chez les ruminants. *INRA Prod. Anim.*, 2, 235-244.
- Mould F.L., Orskov E.R., Mann S.O., 1983. Associative effects of mixed feeds. Effect of type and level of supplementation and the influence of the rumen pH on cellulolysis in vivo and dry matter digestion of various forages. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 10, 15-30.
- Nocek J.E., Tamminga S., 1991. Site of digestion of starch in the gastrointestinal tract of dairy cows and its effect on milk yield and composition. *J. Dairy Sci.*, 74, 3598-3629.
- Robinson P.H., Tamminga S., Van Vuuren A.M., 1986. Influence of declining level of feed intake and varying the proportion of starch in the concentrate on rumen fermentation in dairy cows. *Livest. Prod. Sci.*, 15, 175-189.
- Sinas J., Huber J.T., Wu Z., Theurer C.B., 1992. Effect of steam flaked sorghum grain on milk and milk components yield in cows fed supplemental fat. *J. Dairy Sci.*, 75-S1, 296.
- Smith T.R., Young J.W., 1993. In vitro assesment of hepatic gluconeogenic capacity in obese and normal dairy cows during the development of ketosis. *J. Dairy Sci.*, 76-S1, 281.
- Theurer B., 1986. Grain processing effects on starch utilization by ruminants. *J. Anim. Sci.*, 63, 1649-1662.
- Waldo D.R., 1973. Extent and partition cereal grain starch digestion in ruminants. *J. Anim. Sci.*, 37, 1062.
- Walhain P., Foucart M., Themis A., 1992. Influence of extension on ruminal and intestinal disappearance in sacco of pea proteins and starch. *Anim. Feed. Sci. Technol.*, 38, 43-55.
- Weiss W.P., Fischer G.R., Erikson G.R., 1989. Effect of source of NDF and starch on nutrient utilization by dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 72, 2308-2315.
- Widyobroto B., 1992. Influence de la proportion et de la nature du concentré sur les sites et la dynamique de la digestion chez la vache haute productrice. Thèse de Doctorat, Université de Rennes.

Summary

Starch digestion by ruminants and its consequences.

It is now well documented that the ruminal digestion of starch varies largely according to the feed and its technological treatment. The in sacco effective degradability (X, %) of starch allows to predict its pre-intestinal digestibility (Y, %) : $Y = 0.483 X + 45.62$. The variations of the digestion parameters of starch influence the microbial proteosynthesis, the fermentative profile and the ruminal ecosystem stability. The starch digestibility in small intestine is not complete and seems to reveal a limitation of the intestinal amylolytic capacity. The undegraded starch passing out of the small intestine is partly degraded by the microbes of the hind gut. The data of starch digestibility measured at different levels of the gut allow to estimate the quantity of volatile fatty acids and glucose potentially available from starch.

When the diet leads to normal values of ruminal fermentation [ratio (acetate + butyrate) /propionate from 3 to 4] and for milk fat content (from 37 to 40 g/kg), the rate of starch degradation in the rumen does not seem to have any influence. However, when diets are rich in concentrate inducing dominant propionic ruminal fermentation, and/or low milk fat content, results between type of starch are different. Slowly degradable starch appears, in turn, to have a less perturbative influence on the ruminal fermentations and the milk fat content.

More researchs are needed to achieve a more complete knowledge on the nutritional and zootechnical consequences of the variations of the starch degradation rate in the reticulo-rumen.

SAUVANT D., CHAPOUTOT P., ARCHIMEDE H., 1994. La digestion des amidons par les ruminants et ses conséquences. *INRA Prod. Anim.*, 7 (2), 115-124.