

La biomasse pariétale des fourrages et sa valorisation par les herbivores

C'est grâce à la présence d'une population microbienne dense dans les réservoirs gastriques des ruminants et des camélidés, ou dans le caecum et le côlon des équidés, que les herbivores peuvent utiliser efficacement la matière organique des fourrages. Cette population microbienne est particulièrement adaptée à utiliser les glucides pariétaux en plus des glucides réputés plus digestibles que sont les oses (glucose, fructose), les diholosides (saccharose) et les polyholosides (amidon, inuline, fructosanes).

Résumé

Au sein de la biomasse végétale, les composés à teneur élevée en parois constituent une source d'aliments que seuls les herbivores peuvent utiliser.

Parmi les herbivores, le Ruminant a été de loin le plus étudié. Les processus de dégradation anaérobie des composés lignocellulosiques dans le rumen mettent en jeu le rôle spécifique des micro-organismes (bactéries, protozoaires, champignons). Les produits du métabolisme microbien sont directement utilisés par l'animal hôte comme source d'énergie (acides gras volatils) ou comme principal fournisseur d'acides aminés (protéines microbiennes synthétisées dans le rumen) ou de vitamines (vitamines B).

La teneur en lignine élevée de certains fourrages est cause d'une médiocre dégradation par les micro-organismes du tube digestif. Il est possible d'améliorer leur utilisation par trois moyens.

Les traitements technologiques sont très nombreux mais seuls ceux aux alcalis, surtout à l'ammoniac, et, dans certains cas le broyage et les traitements hydrothermiques sont économiquement rentables et se développent dans la pratique. Les procédés aux moisissures blanches doivent encore être développés. Les autres traitements chimiques (oxydants, SO_2), physiques (irradiation) et biologiques (enzymes, bactéries apportant des nutriments), ne sont pas suffisamment rentables. Les améliorations apportées par les meilleurs traitements ne permettent pas cependant de dépasser une digestibilité de 0,5 - 0,6 pour les résidus très lignifiés. Les recherches futures doivent développer d'autres voies tout en perfectionnant (efficacité, économie) les procédés actuels.

L'optimisation de l'activité microbienne dans le rumen peut être atteinte en fournissant aux microbes les nutriments dont ils ont besoin. En outre, l'emploi du génie génétique ouvre des perspectives dans l'amélioration de la production d'enzymes microbiennes particulièrement efficaces à l'égard des parois ou en permettant le développement de certaines activités microbiennes dans des conditions de milieu peu favorables (cellulolyse en milieu de pH faible).

L'optimisation des fermentations peut être atteinte en choisissant le type d'herbivore dont les caractéristiques morphologiques et physiologiques des réservoirs de fermentation sont optimisées, en premier lieu par leur position (rumen ou gros intestin) puis en sélectionnant divers critères (capacité, temps de séjour des aliments, répartition des phases liquides et solides, ...). Cette approche est d'un intérêt considérable pour les pays qui s'orientent vers un système d'utilisation des résidus très lignifiés de l'agriculture.

L'essentiel de la paroi végétale est constituée de glucides pariétaux (cellulose, hémicelluloses et substances pectiques) et de lignine. Ces molécules sont fortement polymérisées. La cellulose est formée d'unités glucose liées en β 1-4. La structure des hémicelluloses est plus complexe puisqu'elles contiennent à la fois des pentoses (arabinose - xylose), des hexoses (glucose, mannose, galactose) et des acides uroniques. Les substances pectiques sont essentiellement constituées d'acide galacturonique. Elles sont surtout localisées dans la lamelle mitoyenne située entre les cellules. Les polysides sont potentiellement utilisables par les microorganismes du tube digestif des herbivores qui les dégradent en molécules plus simples et en oses qui sont ensuite fermentés. La lignine est formée de nombreux noyaux aromatiques portant des atomes d'oxygène liés à des chaînes linéaires à 3 atomes de carbone. Des liaisons existent entre les cycles aromatiques, ou entre chaînes linéaires, ou entre cycles aromatiques et chaîne linéaire. La structure de la paroi renforcée à la fois par des liaisons directes (covalentes, hydrogène) entre polymères et par de véritables ponts formés d'autres molécules aromatiques, les acides phénoliques, principalement entre lignine et hémicelluloses.

Les glucides pariétaux représentent une fraction importante de la biomasse renouvelable. En France, pour une production annuelle (1985) de 124 M de t. de matière sèche de fourrages et résidus de culture, les pourcentages provenant des fourrages cultivés, de la surface non semée et des résidus de culture s'élèvent respectivement à 36,5, 41,1 et 38,1 % de la matière sèche totale. Les résidus de culture représentent donc un tonnage important. Ainsi

les quantités récoltées en 1985 de pailles de céréales, de colza, de féverole-pois, et de cannes de maïs, de tournesol s'élevaient respectivement à 30, 0,3, 0,9, 7 et 0,8 Mt.

1 / Utilisation digestive des parois végétales par les herbivores

1.1 / Anatomie du tube digestif des herbivores

a / les ruminants

Le tube digestif du ruminant a la particularité de posséder 3 compartiments, appelés pré-estomacs, qui sont placés en amont de la caillette, laquelle est l'équivalent de l'estomac du monogastrique. Le rumen est de loin le plus volumineux des pré-estomacs (environ 100 litres chez le bovin adulte) puisqu'il représente plus de 90 % de leur volume, ce qui correspond à 70-75 % du contenu total du tube digestif. Son rôle est important puisque 60 à 90 % de la totalité de la digestion a lieu dans cet organe. Les aliments y sont soumis à une attaque microbienne continue pendant environ 20 heures et sont dans un premier temps dégradés ; les produits de cette dégradation sont ensuite « fermentés ». C'est au cours de cette dernière phase que les métabolites microbiens sont formés et que la synthèse des protéines microbiennes a lieu. Les aliments ne peuvent quitter le rumen que si la taille des particules atteint un seuil limite (< 1 mm chez le mouton) qui est le résultat de la mastication mérycique et de la dégradation microbienne. Dans le cas d'aliments très lignifiés, le temps de séjour dans le rumen est fortement accru et, de ce fait, les quantités ingérées par l'animal sont réduites.

b / les herbivores non ruminants

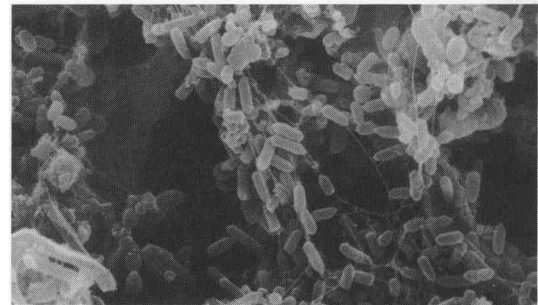
Le Cheval est le principal représentant de cette catégorie d'animaux. C'est un monogastrique herbivore dont l'anatomie du tube digestif se caractérise par l'existence d'un estomac de faible volume et d'un gros intestin particulièrement développé puisqu'il représente environ 65 % du volume total du tube digestif (Jarrige et Martin-Rosset 1984). Cette partie distale héberge une population microbienne dont la densité est proche de celle observée dans le rumen. Le Cheval se distingue du Ruminant par un temps de séjour bref des aliments dans l'estomac et dans l'intestin grêle, alors que l'action microbienne se prolonge pendant environ 20 à 30 heures dans le gros intestin, dont 5 heures dans le caecum. Contrairement au Ruminant qui mastique peu les fourrages lors de l'ingestion, le Cheval consacre environ 40 minutes et plus de 3 000 coups de mâchoire avant de déglutir 1 kg de fourrage. Les aliments fibreux sont alors réduits en particules dont la taille moyenne est de l'ordre de 1,5 mm - ce qui explique en partie leur transit rapide dans la partie proximale du tube digestif.

c / les camélidés

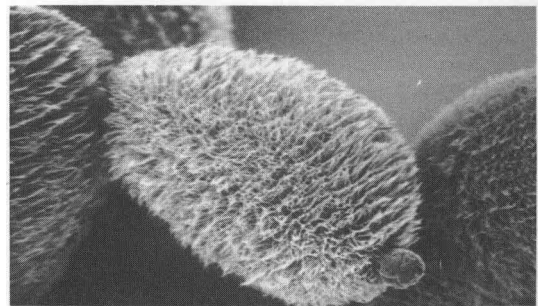
On connaît assez mal la physiologie de la digestion chez ces animaux. D'une manière très

schématique, leur tube digestif est proche de celui des ruminants. Il possède trois compartiments placés en amont de l'équivalent de la caillette des ruminants. Ce dernier organe ne se distingue d'ailleurs de celui qui le précède que par un léger renflement. La capacité de ces réservoirs est de l'ordre de 100 litres chez les dromadaires adultes. Contrairement à la muqueuse du rumen, dont la structure interne est kératinisée et recouverte de papilles, celle du premier compartiment des camélidés est de type lisse et stratifiée bien que non sécrétoire. Ces animaux se singularisent également par l'existence de 2 groupes de sacs glandulaires en forme de cul-de-sac, placés sur la partie antérieure gauche et postérieure droite du 1er compartiment. Leur rôle est mal connu. L'ensemble des pré-estomacs abrite une population bactérienne importante qui rassemble les mêmes groupes morphologiques que le Ruminant. La présence d'une population de protozoaires est maintenant bien établie. En revanche nous ne disposons d'aucune donnée concernant l'existence de champignons anaérobies, de mycoplasmes et de bactériophages qui sont normalement rencontrés dans le rumen (Jouany et Kayouli 1989).

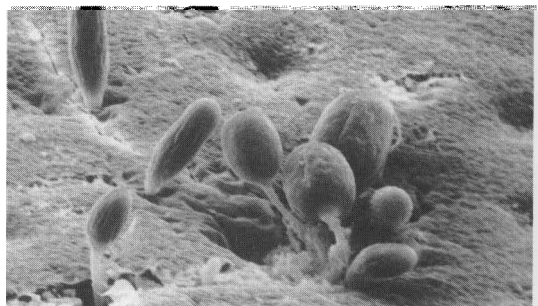
Figure 1. Les microbes anaérobies du rumen :
a - Les bactéries ;



b - Les protozoaires ;



c - Les champignons ;



(Documents fournis par Elisabeth Grenet, INRA Theix).

1.2 / L'écosystème microbien responsable de la digestion des parois

Le modèle « ruminant » est le mieux adapté pour décrire la digestion microbienne et les agents qui en sont responsables puisque, d'une part il est beaucoup mieux connu que celui des autres herbivores et que, d'autre part les données obtenues chez ces animaux peuvent être en grande partie extrapolées aux autres espèces animales qui sont elles aussi capables d'utiliser les composés lignocellulosiques.

Le rumen peut être considéré comme un fermenteur semi-continu où vit une micropopulation caractérisée par sa variété et sa densité. La population bactérienne est comprise entre 10^9 et 10^{10} cellules/ml de contenu (figure 1a).

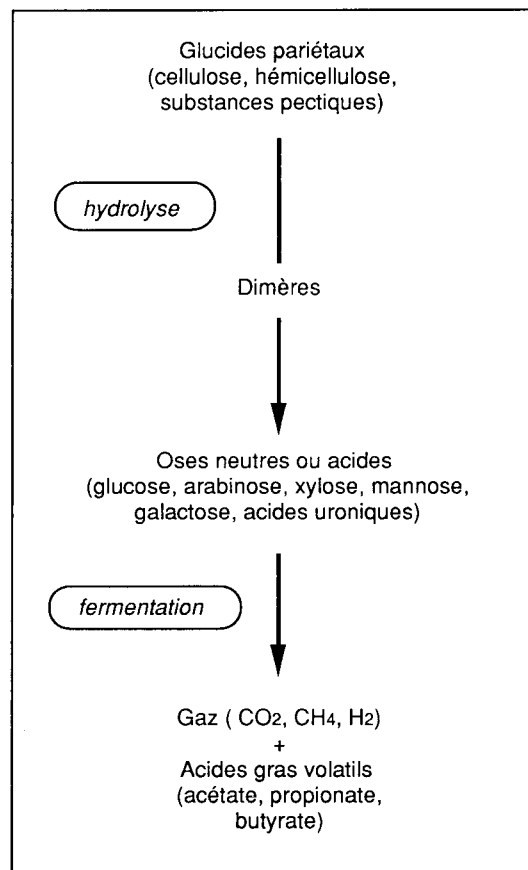
Elle est composée essentiellement de bactéries anaérobies strictes comprenant plus de 200 espèces actuellement isolées. Une trentaine d'entre elles sont considérées comme des bactéries authentiques du rumen. Les bactéries, à elles seules, constituent plus de la moitié de la biomasse microbienne totale (Jouany 1978) et représentent la catégorie de microbes la plus complexe et la plus importante. On peut les classer selon leur aptitude à dégrader ou fermenter les substrats (bactéries cellulolytiques, amylolytiques, pectinolytiques, uréolytiques, protéolytiques ...), ou bien selon leur répartition dans le rumen (bactéries adhérant fortement aux particules solides, bactéries faiblement attachées, bactéries fixées à la paroi du rumen, bactéries libres dans le liquide). Bien que le métabolisme de chaque espèce soit généralement simple, les bactéries interviennent dans des chaînes métaboliques complexes, selon des processus de complémentarité liés à la diversité des espèces présentes.

Les protozoaires du rumen sont surtout des ciliés anaérobies (figure 1b). On rencontre également des flagellés mais leur rôle est mal connu. La plupart utilisent l'amidon qu'ils stockent sous forme de réserves et qu'ils fermentent ensuite lentement. Les ciliés appartiennent à la famille des *Isotrichidae* qui fermentent certains glucides solubles, mais l'éventail des sucres métabolisés varie selon les genres considérés. La plupart des autres ciliés (famille des *Ophryoxolicidae*) ingèrent des particules solides (fibres ou grains d'amidon) qu'ils digèrent selon des processus lents. Des études réalisées au cours des 10 dernières années ont montré que les protozoaires ciliés ont un rôle quantitatif important dans la cellulolyse (Jouany 1978). Ils produisent des cellulases (Bonhomme *et al* 1986) et des hémicellulases actives (Williams et Coleman 1985). Les ciliés ont également une activité protéolytique (Ushida *et al* 1986) à l'égard des particules alimentaires et bactériennes, ces dernières constituant la principale source de la couverture de leurs propres besoins azotés.

Les champignons anaérobies (figure 1c) ont été isolés depuis peu (Bauchop 1979). Des études récentes ont mis en évidence un rôle évident dans la cellulolyse. Ainsi des études *in vitro* (Hillaire et Jouany 1989) ont montré que la quantité de matière sèche de paille qui dispa-

raît pendant 48 heures d'incubation dans le jus de rumen est augmentée de 33 % lorsque l'on inocule des champignons dans un milieu qui n'en contenait pas. Les champignons se fixent sur les tissus vasculaires des tiges et des feuilles, et même sur la paille de blé. Ils développent un mycélium à l'intérieur des tissus à partir des fractures occasionnées au cours de la mastication des aliments ou de leur broyage, ou bien par les orifices naturels tels que les stomates (Grenet et Demarquilly 1987).

Figure 2. Dégradation et fermentation des glucides pariétaux dans le rumen.

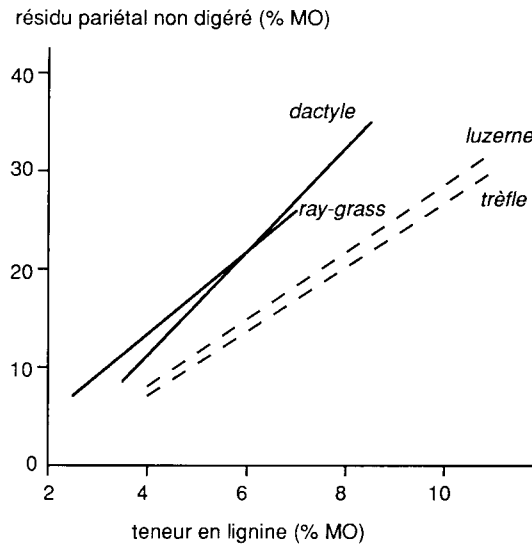


1.3 / La dégradation des glucides pariétaux dans le rumen (figure 2)

Les bactéries du rumen se fixent sur les particules alimentaires qu'elles dégradent à l'aide d'enzymes extracellulaires qui diffusent peu dans le milieu. Les hémicellulases, par contre, sont présentes en plus grande quantité dans la phase liquide du rumen (Dekker 1976). L'attachement des bactéries qui se fait par l'intermédiaire du glycocalyx (enveloppe glycoprotéique de la cellule bactérienne) où sont localisées les cellulases et hémicellulases, est un préalable à la digestion bactérienne des parois. Les études microscopiques ont montré que les bactéries, contrairement aux champignons anaérobies (Grenet et Barry 1988), se fixent peu ou pas sur les parois lignifiées.

L'équipement enzymatique de la population microbienne du rumen lui permet d'hydrolyser

Figure 3. Relation entre la fraction indigestible et la teneur en lignine des parois de graminées et de légumineuses. D'après Jarrige 1980.



les polymères glucidiques des parois végétales. L'hydrolyse de la lignine n'a pas été démontrée. Les endo-cellulases coupent au hasard les parties internes des chaînes linéaires de β 1-4 glucose pour former des molécules dont le degré de polymérisation est plus faible. Les exocellulases attaquent le côté non réducteur de la chaîne et libèrent du cellobiose qui est ensuite hydrolysé par les cellobiases pour donner du glucose. Ce mode d'action nécessite la pénétration des enzymes à l'intérieur des structures fibreuses d'où la nécessité de voies d'accès suffisamment larges dans les fibres. La lignine aurait un double effet négatif, en réduisant la pénétration dans les fibres (des enzymes des microorganismes) et en inhibant chimiquement l'activité enzymatique.

Ceci explique que la dégradation des glucides pariétaux des fourrages diminue lorsque leur teneur en lignine augmente (figure 3). Ainsi, la digestion dans le rumen des glucides pariétaux passe de 80-96 % pour un fourrage jeune peu lignifié, à 40-50 % pour une plante âgée (paille). Les principaux facteurs qui agissent sur cette digestion sont :

- la concentration en lignine du végétal qui est le principal facteur limitant de la digestion des autres constituants pariétaux. La présence de silice, de cutine et de tanins diminue également la digestibilité des fourrages (Van Soest 1982) ;
- la forme physique de l'aliment ainsi que les

traitements physico-chimiques qu'il a pu subir (broyage, chauffage, aplatissage, agglomération ; attaque chimique ou biologique ; mode de conservation). Certains de ces facteurs modifient la densité des particules et leur gonflement dans le liquide du rumen, ce qui altère leur temps de séjour et leur accessibilité aux enzymes microbiennes ;

- la nature de la ration, plus particulièrement les compléments énergétiques, azotés, ainsi que les apports de minéraux (phosphore, soufre) qui conditionnent directement la croissance microbienne et la production des enzymes

- les caractéristiques du « fermenteur rumen » qui dépendent de l'animal : espèce, type, âge, état physiologique.

Les oses produits au cours de la dégradation des polymères pariétaux sont fermentés en anaérobiose selon des voies métaboliques conduisant à la formation d'acides gras à chaîne courte (acides acétique, propionique, butyrique, valérique, caproïque) et de gaz (CO_2 et CH_4). Des acides ramifiés sont également produits à partir de la fermentation des acides aminés (acide isobutyrique à partir de la valine ; acide isovalérique à partir de la leucine).

L'acide acétique est le principal acide produit à partir de la cellulose dans le rumen (tableau 1). Il s'accompagne parfois de la formation d'hydrogène qui, sous forme libre, peut avoir une action inhibitrice à l'égard des cellulases. L'hydrogène est utilisé par les bactéries méthanogènes dans la production de méthane. L'amidon favorise la production d'acide propionique et de CO_2 , tandis que les glucides solubles orientent les fermentations vers la production de butyrate.

1.4 / L'utilisation des métabolites microbiens par le Ruminant

Contrairement au monogastrique qui tire son énergie surtout à partir du glucose, le Ruminant puise l'essentiel de ses besoins énergétiques dans les acides gras volatils (AGV) issus de la fermentation des glucides (tableau 2). Dans le cas de régimes à base de fourrage, les AGV fournissent de 70 à 80 % de l'énergie totale absorbée (Vermorel 1978). Le reste provient du métabolisme des acides aminés glucoformateurs (alanine, arginine, acide aspartique, asparagine, cystéine, acide glutamique, glutamine, glycolle) et des lipides. Avec des régimes riches en céréales à amidon lentement dégradé (riz, maïs) le glucose apporte jusqu'à 15 % de l'énergie absorbée, mais la fourniture de ce dernier au niveau intestinal est généralement faible avec les régimes à base de blé et d'orge. Le propionate est principalement utilisé

La dégradation des glucides pariétaux dans le rumen diminue beaucoup quand la teneur en lignine du fourrage augmente : de 80-96 % pour un fourrage jeune, elle passe à 40-50 % pour une plante âgée.

Tableau 1. Influence de la nature de la ration sur la formation des acides gras volatils dans le rumen (en % molaire), d'après Jouany 1978.

Ration	Acétate	Propionate	Butyrate
Foin de graminées	72	17	7
Régime mixte (foin 60 + orge 40)	61	30	8
Foin (80) + betteraves (20)	56	26	17

Tableau 2. Origine de l'énergie dans le tube digestif du ruminant (en %), d'après Vermorel 1978.

	Acides gras volatils	Glucose	Acides aminés	Acides gras longs
Foin de pré	78	0,2	16	5
Ration mixte (50/50)	65	3	23	9
Ration riche en maïs (70 %)	50	16	24	10

Tableau 3. Mesure de la proportion de l'azote microbien dans l'azote α -aminé duodénal du mouton en fonction de la nature de l'aliment, d'après Jouany et al 1988.

	* NNA (g/j)	N microbien (% NNA)
Luzerne (100)	18	67
Trèfle rouge (100)	29	62
Luzerne + pulpe betterave (75/15)	23	61
Paille traitée NaOH + pulpe betterave (75/15)	25	64
Foin graminées + concentré (50/50)	19	63
Foin graminées + concentré (50/50)	23	69
Cannes maïs + mélasse + maïs grain (53/12/35)	19	63
Paille traitée NaOH + pulpe betterave (83/17)	24	62
Luzerne + orge grain (67/33)	23	65

* NNA : azote non ammoniacal

au niveau du foie comme précurseur de glucose selon un processus appelé « néoglucogénèse ». La néoglucogénèse est donc un phénomène essentiel chez le Ruminant dont le besoin en glucose, rapporté au poids métabolique, est voisin de celui du monogastrique. En outre, l'acétate est le principal précurseur de l'acétyl CoA, lequel intervient dans les voies essentielles du métabolisme cellulaire de l'animal (synthèse des acides aminés, des acides gras).

L'énergie de la fermentation des oses est utilisée sous forme d'ATP par les bactéries pour synthétiser, à partir de structures carbonées et d'ammoniacque, des protéines microbiennes qui seront utilisées dans l'intestin grêle du Ruminant. Ces protéines, dont la composition en acides aminés indispensables est équilibrée, peuvent constituer l'essentiel des apports d'azote α -aminé pour le Ruminant dans le cas de régimes riches en azote non protéique. Avec une alimentation à base de fourrage, la part que représente l'azote microbien dans l'azote α -aminé duodénal est de l'ordre de 60 à 70 % (tableau 3).

2 / Les moyens d'améliorer la valeur alimentaire de la biomasse

La valeur alimentaire de la biomasse dépend de son énergie nette et des nutriments (qualité et quantité) disponibles pour l'animal. Très schématiquement, elle sera fortement liée aux critères de digestibilité et d'ingestibilité de l'aliment, lesquels peuvent avoir des valeurs faibles dans le cas d'aliments très lignifiés (résidus de culture) pour lesquels la fraction glucidique réellement utilisée n'atteint parfois pas la moitié du potentiel utilisable. Ces fourrages sont en outre pauvres en azote et parfois aussi en certains minéraux essentiels. Il existe plusieurs moyens pour améliorer leur valeur alimentaire : en réduisant, par des traitements divers, la

résistance des parois végétales et en augmentant leur teneur en éléments utilisables (glucides, azote) ; en améliorant le pouvoir hydrolytique des microorganismes ; en modifiant le potentiel fermentaire lié à l'animal.

2.1 / Traitements technologiques des fourrages très lignifiés

Ceux-ci sont décrits en détail dans quelques ouvrages (Sundstøl et Owen 1984 ; les ateliers de l'OCDE, 1981, 1984, Demarquilly 1987) et dans de nombreuses revues (Jouany 1975 ; Millet *et al* 1975 ; Han 1978 ; Fan *et al* 1983 ; Chenost et Dulphy 1987). Nous présenterons plus particulièrement les conséquences des traitements sur l'utilisation des fourrages par l'animal, en nous limitant à quelques résidus de culture. Les mécanismes d'action sur les parois seront seulement résumés.

a / Méthodes physiques

Le **broyage** agit différemment suivant son intensité. Lorsqu'il est relativement grossier (broyeurs à marteau, à couteau), il ne joue que sur la surface d'attaque du fourrage. L'effet est alors limité car la solubilité cellulosique n'est guère augmentée. Lorsque le broyage est ultra-fin (broyeur à billes ou mieux, vibrant à billes), les structures peuvent être rompues au niveau moléculaire. L'effet barrière physique de la lignine serait alors partiellement levé (Morrison 1983).

Le coût énergétique du broyage augmente cependant exponentiellement avec la finesse des particules. Ainsi, dans la réalisation d'aliments pour animaux, la taille des brins reste de l'ordre de quelques millimètres. L'animal réduit alors le fourrage plus rapidement - en mastiquant moins - à l'état de fines particules susceptibles de passer du rumen vers l'intestin. La comminution augmente cependant aussi la vitesse de dégradation, d'où une diminution de pH qui est d'autant plus importante que le pouvoir tampon du fourrage est faible et que l'ap-

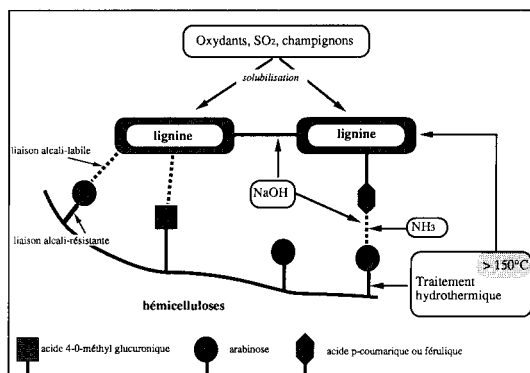
Le broyage fractionne efficacement le matériau lignocellulosique mais l'amélioration de la valeur alimentaire est faible face à un coût élevé.

port de salive est moindre. Ces phénomènes expliquent que le broyage entraîne à la fois une augmentation des quantités ingérées et une diminution de la digestibilité. L'augmentation de l'ingestibilité est d'autant plus forte que le fourrage est de mauvaise qualité. La digestibilité est plus diminuée pour les graminées qui se dégradent plus lentement que pour les légumineuses. L'addition d'une quantité minimale de brins longs permet d'éviter les troubles digestifs (arrêt de rumination, météorisation). Le broyage améliore le bilan nutritionnel si l'on considère l'augmentation de la quantité ingérée.

L'intérêt économique du broyage est cependant discutable si l'on considère le coût des opérations.

Le traitement à la vapeur est connu depuis 1930 pour sa capacité à augmenter la dégradabilité des pailles (Mangold 1930) mais ce n'est que depuis 1970 qu'il est industrialisé au Canada (procédé STAKE) pour être appliqué au bois de tremble (voir revue de Donefer 1976). Dans ce dernier procédé, le traitement hydrothermique (température supérieure à 180° C ou pression supérieure à 9 kg/cm², durée de quelques minutes) est complété par une détente brutale (explosion) qui contribue à déstructurer les fibres et à réduire la taille des particules. Jusqu'à 150° C (figure 4), la vapeur et la pression détruisent une partie des liaisons covalentes des hémicelluloses, ce qui entraîne : 1°) la libération de groupements acides (acétique, phénoliques, uroniques), le pH descend jusqu'à 4 - 5 ; 2°) la solubilisation d'une partie des hémicelluloses (jusqu'à 80 %) et leur dégradation partielle en divers produits qui peuvent se condenser avec la lignine. Au-dessus de 150° C, la lignine commence à être attaquée ; à 180° C elle fusionne en gouttelettes visibles au microscope (Dupuy 1980). Des composés phénoliques sont solubilisés (jusqu'à 5,5 % de la matière sèche avec la bagasse). Les pertes en matière sèche peuvent atteindre 20 % (Walker 1984).

Figure 4. Représentation du complexe lignine-hémicelluloses de graminées et mode d'action de différents traitements, adapté de Chesson 1984.



Une installation importante a été construite en Floride pour traiter de la bagasse. Celle-ci peut alors être incorporée à raison de 30 % dans des régimes de bouillons sans que les performances soient affectées. Alors que les

essais *in vitro* prévoient des augmentations de digestibilité de la matière sèche (DIVMS) de 22 points (soit 15 points en tenant compte des pertes en MS durant le traitement (Rangnekar *et al* 1982) de nombreux essais dans les Caraïbes ont donné des résultats variables et souvent bien inférieurs à ce qui était prévu. Cela tient en même temps à la variabilité du matériau de départ, et aux composés phénoliques libérés qui peuvent avoir un effet inhibiteur (Donefer 1976).

L'effet du traitement est encore net dans le cas des cannes de maïs et avec la paille de blé. Les augmentations de digestibilité de la matière organique (DMO) sur moutons atteignent respectivement 18 et 4 points (Oji et Mowat 1978 ; Knipfel *et al* 1981). Toutefois, pour ces 2 substrats, le traitement à la vapeur ne semble guère plus intéressant que le traitement à l'ammoniac. Avec la paille de riz, le bilan devient négatif, sans doute à cause de la richesse en silice de ce fourrage.

Des recherches sont encore à effectuer pour établir les conditions optimales de ce traitement et pour évaluer son intérêt. Etant donné son coût, il ne s'appliquerait actuellement que dans le cas où le prix de l'énergie est très faible (sucrierie de canne utilisant comme combustible de la bagasse) ou dans celui où l'on valoriserait fortement les co-produits (transformation des hémicelluloses en furfural ou en xylitol).

L'irradiation aux rayons gamma ou aux électrons permet d'attaquer les parois lorsque les doses dépassent 10 Mrad. La radiolyse croît ensuite exponentiellement jusqu'à 250 Mrad. L'augmentation de la dégradabilité des substrats évolue en parallèle à la radiolyse ; elle est due principalement à la solubilisation des constituants pariétaux car la paroi insoluble résiduelle n'est guère modifiée. Au-dessus de 250 Mrad, la digestibilité *in vitro* (DIV) diminue, à cause soit de la résistance accrue du résidu pariétal, soit de la présence de substances inhibitrices (Walker 1984).

Les quelques essais réalisés sur animaux montrent que, pour des doses de 50 Mrad, les digestibilités des pailles de riz et de blé diminuent respectivement de 12 et 5 points et les quantités ingérées ne sont augmentées que pour la paille de riz complémentée (Mc Manus *et al* 1972). Les caractéristiques fermentaires (proportion d'acides gras volatils, faciès microbien), sont profondément modifiées et font soupçonner la présence de facteurs toxiques. Des résultats positifs (digestibilité de la paille de blé augmentée de 10 points) ont cependant été obtenus par Hennig *et al* 1982).

Etant donné son coût et le doute que l'on peut avoir sur son intérêt nutritionnel, ce traitement ne peut guère être envisagé dans la pratique.

b / Méthodes chimiques

Les méthodes chimiques qui ont été proposées pour améliorer la dégradabilité des parois dérivent de la chimie du bois. Parmi les nombreux produits (voir revue d'Owen *et al* 1984), on distingue deux catégories principales dont l'intérêt est souvent complémentaire.

Les alcalis

La soude et l'ammoniac sont les alcalis les plus utilisés (voir Chenost et Dulphy 1987), surtout dans les pays scandinaves. Le premier l'a été principalement pendant la 2^e guerre mondiale, puis de nouveau à partir de 1950. A partir de la fin des années 70, la soude a été progressivement remplacée par l'ammoniac. En France le tonnage de paille traitée à l'ammoniac, nul en 1980, est passé à 120 000 tonnes en 1986. Les doses utilisées dans la pratique sont relativement faibles (soit en kg/100 kg de fourrage sec : 4-6 pour la soude, 3-5 pour l'ammoniac). A ce niveau d'incorporation, le mode d'action des deux alcalis est très proche. Ils agissent principalement en coupant les liaisons alcali-labiles (surtout de types hydrogène et ester) qui relient les glucides entre eux et à la lignine (figure 4). Cela entraîne la solubilisation d'une partie des acides (acétique, p-coumarique et surtout férulique) (Besle *et al* 1988) et d'une petite fraction d'hémicelluloses.

Les réactions d'hydrolyse ont pour conséquences importantes : 1^o) le gonflement en milieu aqueux qui favorise la pénétration des cellulases ; 2^o) la diminution de la résistance physique des parois qui facilite le travail de mastication par l'animal.

Un avantage du traitement à l'ammoniac est d'apporter de l'azote : de 20 à 30 % de la quantité appliquée reste fixée sur le fourrage, la teneur en azote de la paille est doublée ou triplée. L'apport azoté est sous forme de sels d'ammonium, d'amide et de complexes mal connus. Le tiers de l'azote fixé est insoluble, dont une partie reste liée à la lignocellulose (Gordon et Chesson 1983).

L'efficacité des alcalis pour améliorer la digestibilité est augmentée en premier lieu par la teneur en alcali jusqu'à une dose limite, puis par la température, l'humidité et la pression. Les techniques de traitement à la soude ont considérablement évolué depuis l'application du procédé par voie humide proposé par Bekman *et al* (1923). Ce dernier avait pour inconvénients un coût élevé en soude, en main d'oeuvre et provoquait une pollution importante par les eaux de lavage. On lui a substitué les méthodes par voie semi-humide (300 ml d'eau par kg de paille) puis par voie semi-sèche. Dans ce dernier procédé (Rexen et Vestergaard-Thomsen 1976) on introduit dans une filière de la paille et une solution de soude concentrée (30 %), soit un minimum d'eau. On obtient des granulés à 15-25 % d'humidité, immédiatement utilisables par l'animal. Les Norvégiens proposent aussi la méthode par immersion : la paille en grosse balle rectangulaire est plongée dans une solution de soude à 1,5 % pendant 1 heure puis égouttée (1-2 h) et laissée 3-6 jours à température ambiante avant d'être donnée aux animaux. La concentration en soude est à nouveau ajustée à 1,5 % dans le bac avant un nouveau cycle (Homb 1984).

L'ammoniac a pour avantage de ne pas demander d'opération de mélange avec la paille comme dans le cas de la soude. On utilise maintenant surtout le gaz anhydre, soit par une méthode artisanale, dite norvégienne (injection

dans une meule), soit par un système d'injection directe dans chaque balle ronde qui est immédiatement disposée dans une gaine plastique. On peut aussi utiliser un four qu'il n'est pas nécessaire de chauffer car la réaction, exothermique, de fixation de l'ammoniac suffit en été pour amener la température à 70° C et à réduire la durée de la réaction à 48 h (Cordesse 1982).

L'ammoniac peut aussi être généré à partir d'urée. Cette source d'ammoniac a l'avantage, sur la précédente, d'être universellement répandue, facile à transporter et à manipuler, et moins coûteuse dans de nombreux pays. L'urée est hydrolysée par une uréase contenue dans le fourrage, ou apportée en supplément (par exemple graines de soja broyées). L'urée seule en solution demande à être mélangée au fourrage avec beaucoup d'eau. Une technique intéressante consiste à employer un homogénéisat urée-uréase en aspersion soit sur lits de balles (cubiques ou rondes), soit au bottelage. L'addition d'enzymes permet d'économiser de l'eau, de l'énergie, de la main d'oeuvre. Les pailles ainsi traitées sont plus riches en azote et apportent autant de matière organique digestible que quand elles le sont par l'ammoniac anhydre (Besle *et al* 1989). En France le coût du traitement est du même ordre que celui à l'ammoniac anhydre, pour un danger et un risque de pollution moindres. Des travaux sont en cours, notamment en France, pour mécaniser le procédé au champ, dans les pays méditerranéens et en Afrique pour adapter les conditions opératoires au milieu (équipes de Chenost à l'INRA et du CEMAGREF).

Parmi les alcalis, signalons aussi les hydroxydes de calcium et de potassium. Le premier n'est efficace que combiné à la soude (rapport 3/1), le second donne les mêmes résultats que la soude, à molarité égale, mais est plus coûteux (Owen *et al* 1984).

On observe, avec les fourrages traités aux alcalis, une augmentation à la fois de la digestibilité et de l'ingestibilité liée à la réduction du temps de séjour dans le rumen.

La valeur énergétique que l'on peut atteindre dépend de la nature de l'alcali, des conditions opératoires et de la nature du fourrage. On peut classer les alcalis et les techniques dans l'ordre décroissant d'efficacité suivant : soude voie humide > soude voie semi-sèche > ammoniac anhydre \geq urée > hydroxyde de calcium (tableau 4). L'augmentation de digestibilité est d'autant plus forte que le fourrage traité est de mauvaise qualité (Chenost et Dulphy 1987). Elle décroît pour les différentes pailles : riz > blé > orge > avoine. A l'intérieur d'une même variété, la variabilité de la réponse est plus liée à la valeur alimentaire du fourrage initial qu'à la technique de traitement (Mason *et al* 1988). Une paille de qualité sera mieux valorisée telle quelle, bien complémentée, que par un traitement coûteux.

Chaque type de traitement possède aussi ses particularités et problèmes d'utilisation par l'animal. Ainsi l'ingestion de soude peut créer des problèmes liés à l'excès de sodium. L'azote fixé par traitement à l'ammoniac (quelle que soit la source) n'est utilisé qu'en partie : de 34 à

Les traitements aux alcalis brisent en partie les liaisons entre la lignine et les hémicelluloses. L'avantage de l'ammoniac par rapport à la soude est d'apporter de l'azote qui reste en partie fixé sur le fourrage traité.

Tableau 4. Influence de divers traitements aux agents alcalinisants de la paille d'orge sur sa teneur en cendres et en azote et sur sa digestibilité, d'après Sundstøl et Coxworth 1984.

MS : matière sèche.
MO : matière organique.

	Teneurs (g/kg MS)		Digestibilité	
	Cendres	Azote	<i>in vitro</i> MS	<i>in vivo</i> MO
Non traitée	40	3,4	42,2	52,4
Urine	97	17,1	58,5	56,3
Urine + Soja (uréase)	98	19,5	58,6	57,1
Urée	46	22,2	46,3	56,4
Urée + Soja (uréase)	46	21,0	49,6	59,0
Ammoniac anhydre :				
- injection en meule	42	14,1	56,1	67,8
- four	35	17,0	55,9	63,6
Ammoniaque (meule)	47	15,8	58,0	59,0
Hydroxyde de sodium :				
- voie humide (Beckman)	37	1,9	69,2	75,7
- voie semi sèche	91	3,8	65,5	64,7
- immersion	154	3,2	73,3	73,6

100 % suivant les essais, selon Mc Burney et Van Soest (1984). Rappelons aussi que la complémentation énergétique, azotée et minérale (soufre) doit être adéquate pour potentialiser l'utilisation de l'énergie des parois traitées.

Les oxydants et les composés soufrés

L'acide peracétique, le peroxyde d'hydrogène, l'ozone, le chlorite de sodium, l'hypochlorite de sodium et le dioxyde de chlore sont de puissants oxydants de la lignine. Dans les conditions optimales de pH, les produits d'oxydation sont en général du CO₂ et des diacides (maléique, oxalique) (Chang et Allan 1971), en principe non toxiques pour les microorganismes ou l'animal. Les oxydants chlorés peuvent toutefois donner des composés qui pourraient être toxiques (Owen *et al* 1984).

L'acide peracétique, ajouté en quantité modérée (8g/100 g) à de la paille de blé produit une délignification. Elle suffit pour que l'augmentation de DIV soit proche de celle obtenue avec 3,5 % d'ammoniac. Les effets des deux agents chimiques sont additifs (Streeter et Horn 1982). L'oxydant est cependant coûteux et dangereux. Nous ne disposons d'aucun résultat d'essais d'alimentation sur animaux.

Le peroxyde d'hydrogène agit de la même manière, en milieu acide, que l'acide peracétique. Il a été employé en milieu sulfurique très dilué par Chandra et Jackson (1971) sur des rafles de maïs. La délignification a été très modérée mais la digestibilité *in sacco* a augmenté de 15 points. En milieu alcalin, le peroxyde d'hydrogène diminue moins la teneur en lignine mais, en revanche, réduit la cristallinité de la cellulose. En traitant dans ces conditions (H₂O₂ à 1 % P/V, pH 11,5) de la paille de blé, des cannes et rafles de maïs, Kerley *et al* (1985) ont observé une augmentation considérable de la vitesse et de la valeur maximale de la digestibilité *in sacco*. Des essais réalisés sur moutons avec de la paille de blé ont confirmé ces résultats. L'augmentation de DMS (19 points) est surtout due à celle de la cellulose (+ 34 points); les quantités ingérées ont augmenté, de même que le poids des animaux (de 235 g/j).

L'ozone est efficace à température ambiante, surtout en milieu acide. Ben Ghedalia et Miron (1981) l'ont utilisée pour traiter de la paille de blé. La délignification a atteint 30 % et l'augmentation de la digestibilité *in vitro* de la

matière organique a été supérieure de 4 points à celle atteinte suite au traitement à la soude (+ 18 points).

Parmi les composés chlorés, il a été montré que les plus efficaces pour augmenter la cellulolyse sont le dioxyde de chlore, l'hypochlorite de sodium et surtout le chlorite de sodium (Owen *et al* 1984). Pour ce dernier produit, les bons résultats obtenus *in vitro* (augmentation de la DIV de 20 points), avec des pailles d'orge et de blé traitées (Morrison 1983), ont été plus décevants sur animaux. Goering *et al* (1973) ont aussi observé qu'avec la paille d'orge traitée, les augmentations de digestibilité et d'ingestibilité sont médiocres, et qu'alors la quantité de matière organique digestible n'augmente que de 4 %. Un simple lavage de la paille de blé traitée dans des conditions similaires a cependant permis d'accroître considérablement les quantités ingérées (Yu *et al* 1975).

Parmi les composés soufrés, c'est le dioxyde de soufre qui semble le plus intéressant. Utilisé en papeterie, ce réducteur se combine à la lignine pour donner des acides lignosulfoniques solubles en milieu acide. La paille de blé traitée par ce gaz dans des conditions relativement drastiques (5 g SO₂/100 g MS, 70°C, 72 h) devient très digestible (DMO = 0,80) (Ben Ghedalia et Miron 1981), alors qu'à température ambiante, le résultat n'est pas meilleur qu'avec l'ammoniac. Lorsque le SO₂ est appliqué postérieurement à l'ammoniac, il améliore l'efficacité de l'alcali et permet en outre de retenir 69 % de l'azote appliqué (Dryden et Leng 1988). On ne sait cependant pas quel est le devenir des lignosulfonates et comment ils agissent dans le tube digestif des herbivores.

c / Les traitements biologiques

On distingue les traitements par des microorganismes et ceux employant des enzymes. Les premiers ont deux objectifs qui peuvent être concomitants : améliorer la dégradabilité des parois, enrichir le matériau de départ (azote). Parmi les nombreux champignons et bactéries ligninolytiques (aérobies) connues (voir revue de Buswell et Odier 1987), ce sont les moisissures blanches qui ont été les plus étudiées et qui semblent aussi les plus intéressantes pour améliorer la digestibilité des parois. Le tableau 5 donne quelques exemples de résultats obtenus avec des souches et des substrats différents. Les augmentations de DIV sont parfois

importantes mais le bilan que l'on peut calculer lorsqu'on tient compte des pertes en matière sèche est décevant, voire négatif. Dans l'essai d'Agosin *et al* (1986), *Cyathus stercoreus* est le plus efficace pour augmenter la dégradabilité de la cellulose.

L'enrichissement en protéines de matériaux lignocellulosiques peut être obtenu par des microorganismes très divers. Ainsi, la croissance de *Cellulomonas sp.* et de *Alcalinogenes sp.* sur paille de riz permet de transformer 75 % du substrat pour obtenir un aliment contenant 25 % de protéines (Han 1978). Lorsque l'on fermente des tiges de ray-grass âgé avec *Candida utilis*, sa DIV augmente de 21,5 points et sa teneur en azote quadruple (Grant *et al* 1978).

La méthode la plus intéressante pour produire de grandes quantités de fourrage traité par les microorganismes est la fermentation en milieu semi-solide, mais les problèmes pour l'application en vraie grandeur sont le changement d'échelle, la contamination, la lenteur des phénomènes. La seule application pratique à l'heure actuelle est la production de champignons pour la consommation humaine.

Les traitements par des enzymes consistent à ajouter des hydrolases de glucides ou de protéines à des matériaux lignocellulosiques, dont l'humidité est suffisante, par la technique des ensilages. Le processus est très lent. Lorsqu'on ajoute une cellulase, la teneur en cellulose diminue ainsi que le pH, ce qui favorise la conservation des fourrages pauvres en glucides solubles. Les effets sont en général très limités. Etant donné le coût des enzymes et des opérations d'application, cette technique peut difficilement se généraliser.

En conclusion, de nombreux traitements permettent aux herbivores de mieux utiliser une grande variété de matériaux lignocellulosiques (voir tableau 6). Ceux qui, actuellement, ont un réel intérêt économique (alcalis) ne permettent cependant pas de dépasser un seuil de digestibilité de la matière sèche de 0,5-0,6 pour des fourrages très lignifiés.

2.2 / Expression optimale du potentiel microbien

L'optimisation de l'activité cellulolytique des microbes du rumen dépend en premier de la couverture de leurs besoins nutritionnels. La

croissance microbienne et la production d'hydrolases est d'abord liée aux apports énergétiques. Une ration à base de substrats lignocellulosiques, qui sont dégradés lentement, devra donc être complétée par une source glucidique aisément fermentescible (amidon, mélasse, pulpe de betteraves), distribuée en quantité limitée pour ne pas modifier l'équilibre microbien en défaveur de la population cellulolytique. Les carences en azote et en certains minéraux (P, S) ou oligoéléments (Co, Mg) devront également être corrigées par des apports exogènes en ces éléments. Les recommandations en ce domaine ont été définies récemment dans l'ouvrage « Alimentation des Ruminants : révision des systèmes et des Tables de l'INRA », Jarrige 1988.

Le potentiel microbien peut être accru par l'application des techniques du génie génétique aux microorganismes du rumen. Les résultats obtenus jusque là n'ont pas permis d'atteindre l'objectif recherché. On peut également, à l'aide d'additifs alimentaires, orienter le métabolisme de l'animal vers des voies plus efficaces (Jouany et Thivend 1989).

Conclusion

Le développement de recherches fondamentales sur la structure chimique et physique des parois végétales sur les moyens de la modifier ainsi que sur l'écosystème microbien du tube digestif (le rumen étant un modèle particulièrement intéressant), devraient permettre d'utiliser des sous-produits comme base de l'alimentation d'herbivores à besoins modérés. Sur un plan plus prospectif, le consommateur de déchets industriels qu'est le Ruminant, peut constituer un modèle pour développer des fermenteurs ou digesteurs industriels qui seraient alimentés avec des résidus riches en matière organique fermentescible afin de produire des composés valorisables (protéines, acides, gaz) tout en supprimant la pollution dont ils sont la cause.

L'ensemble des données présentées ici nous incitent à penser que les herbivores seront appelés à jouer un rôle important dans notre environnement, à la fois par l'occupation des zones difficiles ou qui sont désertées par l'Homme pour des raisons économiques, et par l'utilisation de sous-produits lignocellulosiques

La digestibilité des fourrages peut être augmentée par traitement aux moisissures blanches mais l'efficacité est faible si l'on tient compte de la matière organique perdue par fermentation.

Tableau 5. Augmentation de la digestibilité *in vitro* de différents substrats après traitement par des moisissures blanches.

Substrat	Espèce	Mesure (1)	Digestibilité <i>in vitro</i>		Référence
			Initiale	Augmentation (2)	
Bois de tremble	<i>Fomes ulmarius</i>	DIV MS	46	+ 18	Kirk 1983
Bois de peuplier	<i>Polyporus versicolor</i>	DIV MS	27	+ 34	Reade et Mc Queen 1983
Paille de blé	<i>Lentinus edodes</i>	DIV MS	40	+ 37	Kirk 1983
	<i>Cyathus stercoreus</i>	DIV MS	40	+ 24 + 11*	
	<i>Dichomitus squalens</i>	DIV MS	40	+ 22 + 8*	
	<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	DIV MS	40	+ 12 - 5*	
Paille d'orge	<i>Polystictus Sanguineus</i>	DIV MO	46	+ 3	Hartley <i>et al</i> 1974
	<i>Polystictus Sanguineus</i>	DIV MO	46	+ 31	
	+ Na OH 5 %				

(1) DIV = digestibilité *in vitro* ; MS = matière sèche ; MO = matière organique.

(2) Les valeurs indiquées d'un * sont corrigées en tenant compte des pertes en matière sèche pendant la fermentation aérobie.

Tableau 6. Les principaux traitements et leurs caractéristiques.

Procédés physiques

• Mécaniques : hachage, broyage, lacération

- *Application* : consomment beaucoup d'énergie.
- *Effets* : augmentent les quantités ingérées mais diminuent la digestibilité ; la valeur énergétique est conservée car les animaux mastiquent moins.
- *Bilan* : amélioration limitée. Peu employés car coûteux en énergie.

• Non mécaniques

- Rayons γ et e^-

- *Application* : nécessitent des doses très importantes.
- *Effets* : solubilisation de constituants pariétaux.
- *Bilan* : trop onéreux pour être appliqué.

- Vapeur

- *Application* : nécessite un appareillage coûteux. Appliqué aux USA et au Canada.
- *Effets* : fractionne efficacement le matériau lignocellulosique. Solubilisation et destruction d'une partie des constituants pariétaux.
- *Bilan* : semble intéressant pour la bagasse, le bois et des applications dans l'industrie chimique.

Procédés chimiques

• Aux alcalis et agents alcalinisants

- Soude

- *Application* :

Trempage : faisable manuellement mais installation coûteuse. Pollution.

Aspersion : faisable manuellement.

Semi-sec : nécessite une filière. Le plus efficace. Appareillage coûteux.

- *Effets* : augmente la digestibilité et l'ingestibilité. Double la quantité de MOD ingérée mais diurèse ; effets sanitaires à long terme mal connus.

- *Bilan* : très efficace mais peu utilisé à cause du coût de la main-d'œuvre ou des appareils.

- NH₃ anhydre

- *Application* :

Meule : installation peu coûteuse mais nécessité d'une distribution de gaz. Dangereux.

Injection boudin : idem, économe en NH₃ mais matériel d'injection coûteux.

Four ou enceinte : matériel coûteux. Rapide.

- *Effets* : augmente la digestibilité et l'ingestibilité. Moins efficace que la soude mais apporte de l'azote.

- *Bilan* : très employé à cause de sa facilité d'application mais encore coûteux et manipulations de gaz dangereuses.

- NH₃ solution

- *Application* : très difficile.

- *Effets* : efficacité identique à celle de NH₃ anhydre.

- *Bilan* : pas employé. Coûteux en main-d'œuvre, dangereux.

- Urée solution (mélange avec le fourrage)

- *Application* :

Installation peu coûteuse. Main-d'œuvre ou machine mélangeuse nécessaires. Forte consommation d'eau.

- même efficacité qu'avec NH₃ anhydre mais teneur en azote supérieure.

- *Bilan* : intéressant, non dangereux. Peu employé. Main-d'œuvre ou appareillage coûteux.

- Urée + uréase

- *Application* :

Aspersion sur balles : peu coûteux et facile à réaliser.

Aspersion au pressage : en étude. Appareillage à mettre au point.

- *Effets* : idem urée solution.

- *Bilan* : idem urée, mais économe en main-d'œuvre.

• Aux oxydants (H₂O₂, ozone, etc.) et à SO₂

- *Application* : difficile et/ou produits coûteux. En étude.

- *Effets* : bonne efficacité *in vitro*. Peu d'essais sur animaux.

- *Bilan* : pas employé actuellement pour la valorisation alimentaire.

Procédés microbiologiques

• Champignons cellulolytiques et ligninolytiques

- *Application* : stade laboratoire.

- *Effets* : augmentent la digestibilité *in vitro* et apportent de l'azote. Pour les champignons ligninolytiques, pertes de matière sèche ; substances d'origine lignine peuvent être toxiques pour les microorganismes du rumen.

- *Bilan* : voies à développer, sans doute plus intéressantes pour des applications dans des biotechnologies, la chimie ou l'industrie.

Procédés enzymatiques

• Cellulases (mélange avec le fourrage)

- *Application* : facile à l'ensilage.

- *Effets* : solubilisation de glucides.

- *Bilan* : intéressant dans certains cas mais encore coûteux.

actuellement sans débouchés. Enfin, il faut rappeler que les herbivores, contrairement aux monogastriques, ne sont pas des concurrents de l'Homme dans l'utilisation des aliments puisqu'ils sont capables d'utiliser efficacement les composés lignocellulosiques et l'azote non protéique (urée, sels d'ammonium).

Références bibliographiques

- AGOSIN E., TOLLIER M.T., BRILLOUET J.M., THIVEND P., ODIER E., 1986. Fungal pretreatment of wheat straw : effects on the biodegradability of cell walls, structural polysaccharides, lignin and phenolic acids by rumen microorganisms. *J. Sci., Food Agric.*, 37, 97-106.
- BAUCHOP J., 1979. Rumen anaerobic fungi of cattle and sheep. *Appl. Environ. Microbiol.*, 38, 148-158.
- BECKMAN E., LIESCHE O., LEHMAN F., 1923. Qualitative und quantitative Unterschiede der Lignine einiger Holz- und Stroharter. *Biochem. Z.*, 131, 491-508.
- BEN GHEDALIA, MIRON J., 1981. Effect of sodium hydroxide, ozone and sulphur dioxide on the composition and *in vitro* digestibility of wheat straw. *J. Sci. Food Agric.*, 32, 224-228.
- BESLE J.M., RAMIHONE B., GOCHARD O., JOUANY J.P., TOLLIER T., CHENOST M., 1988. Disparition des acides phénoliques de la paille de blé en fermenteur semi-continu, influence de l'acide p. coumarique sur la dégradation des glucides pariétaux. *Reprod. Nutr. Develop.*, 28, 155-156.
- BESLE J.M., CHENOST M., TISSERAND J.L., LEMOINE J.P., FAURIE F., SALEH H., GRENET N., 1989. Ammoniation of straw by urea : extent of ureolysis and improvement of nutritive value at moderate water addition. 5^e Journées Rech. Alim. Nutr. Herbivores, 16-17 Mars 1989, Paris.
- BONHOMME A., FONTY G., FOGLETTI M.J., ROBIC D., WEBER M., 1986. Endo 1-4 B glucanase and B glucosidase of the ciliate *Polyplastron multivesiculatum* free of cellulolytic bacteria. *Can. J. Microbiol.*, 32, 219-225.
- BUSWELL J.A., ODIER E., 1987. Lignin biodegradation. in G.G. Stewart and I. Russell eds : « Critical reviews in biotechnology », 6, pp 1-60. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- CHANDRA S., JACKSON M.G., 1971. A study of various chemical treatments to remove lignin from coarse roughages and increase their digestibility. *J. agric. Sci. Camb.*, 77, 11-17.
- CHANG H.M., ALLAN G.G., 1971. Oxidation. in K.V. Sarkanen and C.H. Ludwig eds : « Lignins, occurrence, formation structure and reactions », p. 433-485. Wiley Intersci., New-York.
- CHENOST M., DULPHY J.P., 1987. Amélioration de la valeur alimentaire (composition, digestibilité, ingestibilité) des mauvais foin et des pailles par les différents types de traitement. in C. Demarquilly ed : « Les fourrages secs : récolte, traitement, utilisation » p 199-230. INRA Paris.
- CHESSON A., 1984. p. 1-10 in Improvements in the nutritive value of crops and by-products by chemical or biological treatments. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, London.
- CORDESSE R., 1982. Amélioration de la valeur nutritive des pailles par les traitements chimiques. Revue bibliographique. Traitement de la paille de blé dur avec l'ammoniac anhydre. Thèse Doct. Ing. ENSA Montpellier, France.
- DEKKER R.F.H., 1976. Hemicellulose degradation in the ruminant. in H. Veenman and B.V. Zonen eds : « Carbohydrate research in plants and animals, Miscellaneous papers », 12, p 43-54. Landbouwhogeschool, Wageningen, The Netherlands.
- DEMARQUILLY C., 1987. Les fourrages secs : récolte, traitement, utilisation. INRA Paris, 689 p.
- DONEFER E., 1976. Physical treatment of poor quality roughages at commercial and farm level. *FAO Anim. Prod. Health paper*, 4, 17-23.
- DRYDEN G.M.L., LENG R.A., 1988. Effects of ammonia and sulphur dioxide gases on the composition and digestion of barley straw. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 19, 121-133.
- DUPUY P., 1980. Chemical hydrolysis of lignocellulosic products. A review. *Proc. OECD Cooperative research project on food production and preservation. Workshop 2 : Conversion of lignocellulosic materials to simple carbohydrates*, Oct. 8-10th, Amersfoort, The Netherlands.
- FAN L.T., LEE Y.H., GHARPURAY M.M., 1983. The nature of lignocellulosics and their pretreatments for enzymatic hydrolysis. *Adv. Biochem. Bioeng.*, 23, 157-187.
- GOERING H.K., SMITH L.W., VAN SOEST P.J., GORDON C.H., 1973. Digestibility of roughage materials ensiled with sodium chlorite. *J. Dairy Sci.*, 56, 233-240.
- GORDON A.H., CHESSON A., 1983. The effect of prolonged storage on the digestibility and nitrogen content of ammonia-treated barley straw. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 8, 147-153.
- GRANT G., HAN Y.W., ANDERSON A.W., 1978. Pilot-scale semi-solid fermentation of straw. *Appl. Environ. Microbiol.* 35, 549-553.
- GRENET E., BARRY P., 1988. Colonization of thick-walled plant tissues by anaerobic fungi. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 19, 25-31.
- GRENET E., DEMARQUILLY C., 1987. Rappel sur la digestion des fourrages dans le rumen (parois) et ses conséquences. in C. Demarquilly ed : « Les Fourrages Secs : récolte, traitement, utilisation », p 141-162. INRA Paris.
- HAN Y.W., 1978. Microbial utilization of straw (a review). *Adv. Appl. Microbiol.*, 23, 119-153.
- HARTLEY R.D., JONES E.C., KING N.J., SMITH G.A., 1974. Modified wood waste and straw as potential components of animal feeds. *J. Sci. Food Agric.*, 25, 433-437.
- HENNIG A., LEONHARDT J., WOLF I., FLACHOWSKY G., BAR M., 1982. Nachweis des Strohaufschlusses mit strahlen *in vivo*. *Arch. Tierernähr.* 32, 789-795.
- HOMB T., 1984. Wet treatment with sodium dioxide. in F. Stundel and E. Owen eds : « Straw and other fibrous by-products as feed », p 106-126. Elsevier, Amsterdam, 604 p.
- JARRIGE R., 1980. Chemical methods for predicting the energy and protein value of forages. *Ann. Zootech.*, 29, HS, 299-323.
- JARRIGE R., 1988. Alimentation des bovins, ovins et caprins. INRA Paris, 471 p.
- JARRIGE R., MARTIN-ROSSET W., 1984. Le cheval : reproduction, sélection, alimentation, exploitation. INRA Paris, 689 p.
- JOUANY J.P., THIVEND P., 1989. Non-genetic manipulation of rumen microbes, pp 277-294, in « Biotechnology for Livestock Production », FAO ed., Plenum Publishing Corporation.
- JOUANY J.P., 1975. Etude des traitements permettant d'améliorer la valeur alimentaire des fourrages « pauvres » (pailles). *Bull. Techn. CRZV Theix-INRA*, 21, 519-524.
- 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 Doct. n° 256. Université Clermont II. 2 Vol.
- JOUANY J.P., KAYOULI C., 1989. La digestion microbienne chez les camélidés. in « Séminaire sur la Digestion, la Nutrition et l'Alimentation du Dromadaire », options méditerranéennes. Série A : Séminaires méditerranéens n°2 - pp. 89-96 CIHEAM ed.
- JOUANY J.P., DEMEYER D.I., GRAIN J., 1988. Effect of defaunating the rumen. *Anim. Feed Sci. Technol.* 21, 229-265.
- HILLAIRE M.C., JOUANY J.P., 1989. Effects of rumen anaerobic fungi on the digestion of wheat straw and the end products of microbial metabolism studied in a semi-continuous « *in vitro* » system, pp 269-271. In « The Roles of Protozoa and Fungi in Ruminant Digestion », J.V. Nolan, R.A. Leng et D.I. Demeyer eds., Penambul Books, Armidale, Australie.
- KERLEY M.S., FAHEY G.C., BERGER L.L., 1985. Alkaline hydrogen peroxide treatment unlocks energy in agricultural by-products. *Science*. 230, 820-822.
- KIRK, 1983. Degradation and conversion of lignocelluloses. p. 266-295. in L.E. Smith, D.R. Berry and B. Kristiansen eds : « Filamentous fungi », p 266-295. Arnold, London.

KNIPFEL J.E., KERNAN J.A., CORWORTH E., 1981. Digestibility and voluntary intake by wethers of diets containing ammoniated or high-pressure steamtreated neepawa wheat straw from fields fertilized with manure or chemical fertilizer. *Can. J. anim. Sci.*, 61, 657-662.

Mc BURNEY M.L., VAN SOEST P.J., 1984. Laboratory methods for estimation of digestibility and chemical and physical properties of fibrous forages. in OECD Workshop on: Improved utilization of lignocellulosic materials with special reference to animal feed. Sept. 19-21, Braunschweig, R.F.A.

Mc MANUS W.R., MANTA L., Mc FARLANE J.D., 1972. The effect of diet supplements and gamma irradiation on dissimilation of low-quality roughages by ruminants. III - Effects of feeding gamma-irradiated base diets of wheaten straw and rice straw to sheep. *J. agric. Sci., Camb.* 79, 55-66.

MANGOLD E., 1930. Steam digested straw as feedstuff. *Tierernähr. Tierz.*, 2, 585-598.

MASON V.C., HARTLEY R.D., KEENE A.S., COBBY J.M., 1988. The effect of ammoniation on the nutritive value of wheat, barley and oat straws. I - Changes in chemical composition in relation to digestibility *in vitro* and cell-wall degradability. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 19, 159-171.

MILLET M.A., BAKER H.J., SATTER L.D., 1975. Pretreatments to enhance chemical, enzymatic, and microbiological attack of cellulosic materials. *Biotechnol., Bioeng. Symp.*, 5, 193-219.

MORRISON I.M., 1983. The effect of physical and chemical treatments on the degradation of wheat and barley straws by rumen pepsin and pepsin-cellulase systems. *J. Sci. Fd. Agric.*, 34, 1323-1329.

OECD, 1981. Workshop on: Increasing the nutritive value of poor quality materials; chemical, nutritional and feeding aspects of lignocellulosic wastes. Sept. 17th-19th, 1980 Uppsala, Sweden. *Agric. Environ.*, 6, 348 p.

OECD, 1984. Workshop: on Improved utilization of lignocellulosic materials with special reference to animal feed. Sept. 19th-21th, 1984, Braunschweig, RFA.

OJI U.I., MOWAT D.N., 1978. Nutritive value of steam-treated corn stover. *Can. J. anim. Sci.* 58, 177-181.

OWEN E., KLOPFENSTEIN T., URIO N.A., 1984. Treatment with other chemicals. in F. Sundstl and E. Owen eds: « Straw and other fibrous by-products as feed », p 248-275. Elsevier, Amsterdam.

RANGNEKAR D.V., BADVE V.C., KHARAT S.T., SOBALE R.N., JOSHI A.L., 1982. Effect of high-pressure steam treatment on chemical composition and digestibility *in vitro* of roughages. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 7, 61-70.

READE A.E., Mc QUEEN R.E., 1983. Investigation of white-rot fungi for the conversion of poplar into a potential feedstuff for ruminants. *Can. J. Microbiol.*, 29, 457-463.

REXEN F., VESTERGAARD-THOMSEN, 1976. The effect on digestibility of a new technique for alkali treatment of straw. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 1, 73-83.

STREETER C.L., HORN G.W., 1982. Effect of treatment of wheat straw with ammonia and peracetic acid on digestibility *in vitro* and cell-wall composition. *Anim. Feed Sci., Technol.*, 7, 325-329.

SUNDSTØL F., CORWORTH E.M., 1984. Ammonia treatment. p. 196-247. in F. Sundstl and E. Owen eds: « Straw and other fibrous by-products as feed », p 196-247. Elsevier, Amsterdam.

SUNDSTØL F., OWEN E., 1984. Straw and other fibrous by-products as feed. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New-York, Tokyo, 604 p.

USHIDA K., JOUANY J.P., THIVEND P., 1986. Role of rimen protozoa on nitrogen digestion in sheep given two isonitrogenous diets. *Br. J. Nutr.*, 56, 407-419.

VAN SOEST P.J., 1982. Nutritional ecology of the ruminant. O. and B. Books, Corvallis, or., USA, 374 p.

VERMOREL M., 1978. Utilisation énergétique des produits terminaux de la digestion. in R. Jarrige ed: « Alimentation des Ruminants », p 47-88. INRA Paris.

WALKER H.G., 1984. Physical treatment. in F. Sundstl and E. Owen eds: « Straw and other fibrous by-products as feed », p 79-105. Elsevier, Amsterdam.

WILLIAMS A.G., COLEMAN G.S., 1985. Hemicellulose degrading enzymes in rumen ciliate protozoa. *Curr. Microbiol.*, 12, 85-90.

YU Y., THOMAS J.W., EMERY R.S., 1975. Estimated nutritive value of treated forages for ruminants. *J. anim. Sci.*, 41, 1742-1751.

Summary

The cell wall biomass of the forages and its utilization by the herbivores.

Cell-wall carbohydrates arising from photosynthesis produce large amounts of biomass. Some of this lignocellulose can only be effectively used by herbivores thank to the microorganisms living in the digestive tracts.

The ruminant is the most studied herbivore. It was used in the studies as a model for the process of anaerobic degradation of lignocellulosic compounds and to study the specific role of the different micro-organisms in the rumen (bacteria, protozoa, fungi). The products of the microbial metabolism (volatile fatty acids - vitamins) are used by the host animal. Furthermore, the microbial biomass constitutes the main supply of amino-acids to the ruminant.

Some very lignified forages are not easy hydrolysed by the microorganisms. The main difficulty is the large amount of lignin they contain. It is possible to improve their degradation by three methods. 1°) Using of appropriate technology. Alkali treatments are economic and, especially ammonia, increasingly used, whereas grinding and steam treatment are only attractive in certain situations. Sometimes, white fungi treatments have produced interesting results but are still at laboratory and pilot stage and need further improvements.

Other chemical (oxidants, SO₂), physical (irradiation) and biological (enzymes, bacterial protein enrichment) treatments are presently uneconomic and only partially tested on animals, but they have provided interesting information on the relationship between cell-wall structure and degradability. In any event, upgrading of crop residues by best treatments presently available only increases digestibility to 0.5 - 0.6.

2°) Optimization of the bacterial activity in the rumen can be achieved by providing the organisms optimum quantities of the nutrients they need. In addition, genetical engineering opens up prospects for the improvement of bacterial muralytic enzymes activity, especially in unfavourable media (cellulolysis in low pH media).

3°) Optimization of morphologic and physiologic characteristics of the digestive tract can be attained examining the possibilities offered by different animals according to the position of the fermentation chamber (herbivores with fermentor at the beginning or at the end of the digestive tract) and by the characteristics of the fermentor (capacity, retention time of solid particles, turn over rate of liquid, distribution of liquid and solid phases...). This approach is particularly interesting for countries oriented towards the utilization of low quality crop residues.

BESLE J.M., JOUANY J.P., 1990. La biomasse pariétale des fourrages et sa valorisation par les herbivores. *INRA Prod. Anim.*, 3 (1), 39-50.