

Modélisation des effets des interactions entre aliments sur les flux digestifs et métaboliques chez les bovins

D. SAUVANT

UMR INRA-INAPG Physiologie de la Nutrition et Alimentation, 16 rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05

RESUME - La connaissance et la modélisation des interactions digestives et métaboliques sont essentielles dans la mise en œuvre des systèmes d'unités d'alimentation des animaux ruminants. En effet, ces interactions modifient sensiblement les valeurs nutritives potentielles des aliments et les réponses animales aux régimes. Elles empêchent donc de raisonner de façon additive les combinaisons alimentaires.

Trois bases de données sur bovins ont été rassemblées dans le but de quantifier ces principales interactions. Elles regroupent des expérimentations (avec mesure de la digestibilité de la MO) dont l'objectif était de tester l'influence de variations du niveau d'alimentation (63 exp.) ou des teneurs en parois (NDF, 203 exp.) et en protéines (72 exp.). L'interprétation statistique de ces bases par méta-analyse, de façon séparée puis groupée, permet de modéliser empiriquement les phénomènes d'interactions digestives et métaboliques à partir de paramètres simples avec des degrés de précision assez satisfaisants, en particulier pour la digestibilité de la matière organique. Les résultats obtenus sont comparés à ceux fournis par le système INRA et les systèmes d'unités utilisés dans d'autres pays.

Modeling the effects of digestive and metabolic interactions on cattle

D. SAUVANT

UMR INRA-INAPG Physiologie de la Nutrition et Alimentation, 16 rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05

SUMMARY - Knowledge and modeling digestive and metabolic interactions are essential to develop feeding systems for ruminants. Effectively, these interactions alter the potential nutritive value of feed and animal responses to diets. Therefore they prevent from the possibility of diet formulation with the assumption of additivity of feed units.

Three data bases obtained with cattle were developed from literature. They pooled experiments where feeding level (63 exp.), or dietary NDF (203 exp.), or dietary CP (72 exp) were the experimental factors. The statistical interpretation of the data bases, with procedures of meta analysis, allowed to empirically model the major digestive and metabolic interactions from simple items. The level of accuracy of the models was fairly satisfactory, particularly for organic matter digestibility. The results were compared with the recommendations of various countries.

INTRODUCTION

Le problème soulevé par l'existence des interactions digestives et métaboliques n'est pas nouveau puisqu'il s'est posé dès lors qu'il a été question de calculer des régimes alimentaires sur la base de la valeur des matières premières et de l'hypothèse d'additivité des unités d'alimentation. Depuis 1978, ces interactions ont été prises en compte par une majoration des besoins énergétiques des animaux dans le système d'unités d'alimentation publiés par l'INRA (Vermorel *et al.*, 1987, Michalet-Doreau *et al.*, 1997). Actuellement, les objectifs et méthodes de l'alimentation animale se recentrent sur la problématique des lois de réponse aux régimes (Sauvant, 1999). Dans ce nouveau contexte il est apparu nécessaire de reconsidérer la genèse, la place et le rôle de ces interactions. En particulier, compte tenu du fait qu'on se dirige vers des systèmes d'unités exprimés en flux digestifs, il a été décidé de considérer séparément les interactions digestives et métaboliques, ce qui est différent de la démarche précédemment appliquée. Ce travail est conduit par l'interprétation, par méta-analyse, de bases de données issues de la littérature.

1. PRINCIPES, MATERIEL ET METHODES

Les systèmes alimentaires supposent l'existence du principe d'additivité des unités d'alimentation (UA). Concrètement cela veut dire que la valeur nutritive d'un régime, exprimée dans une unité d'alimentation (UAR), correspondant à la combinaison linéaire de n aliments apportés en quantité ou en proportion X_i , est :

$$UAR = \sum U_{Ai} * X_i + I \quad (\text{avec } I = 0)$$

avec $\sum X_i = 1$, s'il s'agit de proportions et $\sum X_i = MSI$ s'il s'agit de quantités de MS ingérées. Lorsque I , le terme d'interaction, n'est pas égal à 0 il existe une interaction positive ($I > 0$) ou négative ($I < 0$). Les valeurs U_{Ai} des matières premières i sont fournies dans les tables ou bien calculées sur la base de méthodes analytiques spécifiques. Les interactions résultent de phénomènes de concurrence entre microorganismes du rumen pour un même substrat, d'inhibition de certains types de microorganismes avec certaines conditions physico-chimiques ruminales (pH faible...). Rentrent également dans cette catégorie les facteurs tels que la durée du transit digestif qui est liée au niveau d'ingestion, susceptibles d'altérer plus ou moins la digestibilité du régime. L'objectif du travail est donc de chercher à prédire les variations de I chez les bovins en fonction de caractéristiques de la ration ou de l'animal simples à évaluer.

Pour atteindre cet objectif, trois bases de données publiées dans la littérature ont été développées (en collaboration avec D. Mertens, USA). La première concerne les essais dans lesquels le niveau d'ingestion était le seul facteur expérimental, pour la deuxième, c'est la proportion de concentré ou de paroi végétale qui était le facteur étudié tandis que pour la troisième, il s'agissait de la teneur en protéines brutes du régime offert. Pour être sélectionnée, une publication devait comporter des résultats de mesures de digestibilité *in vivo*. Les analyses ont porté sur les effets intra-expérience moyens du niveau alimentaire (NA) exprimé en matière sèche ingérée % du poids vif et des

teneurs en parois végétales (NDF % MS) et protéines brutes (MAT % MS) du régime. Le critère de NA s'avère être plus précis que ceux des niveaux de production ou de couverture des besoins (NBES, en multiple de l'entretien, Vermorel *et al.*, 1987) pour expliquer les variations de I . Cependant ces caractères sont en moyenne très liés ($NA = 0,25 + 0,75 * NBES$). D'autre part, les résultats sont globalement comparables, mais un peu moins précis, lorsque la teneur en NDF est remplacée par la proportion d'aliments concentrés. Au niveau digestif, les interactions s'évaluent à travers les influences des critères NA, MAT, NDF sur les caractères déterminants des flux de nutriments. On a examiné particulièrement l'existence de phénomènes de non linéarité de réponse à ces critères ou de produits significatifs entre des covariables explicatives. Ces bases ont ensuite été combinées pour tenter de dégager les lois générales relatives aux interactions digestives.

Les aspects relatifs à la quantité et la qualité de l'amidon n'ont pas été pris en compte dans ce travail en raison des synthèses récentes publiées dans ce domaine (Offner et Sauvant, 2003). Il en est de même des effets des variations de la teneur et de la qualité des lipides qui sont autant de facteurs susceptibles d'entraîner des phénomènes d'interaction dans le tube digestif (Michalet-Doreau *et al.*, 1997). Enfin les interactions entre aliments vis-à-vis de l'ingestion ne sont pas considérées dans ce travail. Dans une dernière partie, ce sont les interactions métaboliques qui ont été considérées en se cantonnant au cas de la production de lait et en privilégiant les réponses aux bilans énergétiques corrigés des interactions digestives.

2. LES INTERACTIONS DIGESTIVES

2.1. INFLUENCE DU NIVEAU ALIMENTAIRE

Pour cette partie, nous avons disposé d'une série de 63 comparaisons expérimentales portant sur 146 groupes expérimentaux. Les valeurs de NA ont été comprises entre 0,5 et 4,0 % PV ($2,02 \pm 0,84$) ; l'écart-type intra-expérience a été de 0,64 % PV. Dans tous les cas, le régime alimentaire était identique entre les lots d'une même comparaison.

Les principales relations observées sont indiquées dans le tableau 1. L'accroissement du NA augmente la durée quotidienne de mastication, l'indice de mastication augmente aussi, mais assez peu (limite de signification). Cependant, l'efficacité du travail masticatoire est légèrement altérée lorsque le NA augmente puisque dans ce cas, il y a un accroissement de la taille moyenne des particules dans les bouses. L'accroissement de NA induit aussi une augmentation des contenus ruminiaux. Par contre ces contenus, rapportés à la quantité de MSI, diminuent de façon curvilinéaire lorsque le NA augmente. Ce dernier aspect traduit une durée de présence plus faible des *digesta* dans les cavités stomacales lorsque le NA est accru, ceci est confirmé lors des études ayant utilisé des marqueurs spécifiques des phases solides et liquides. Pour les fourrages, l'accroissement de 1 % PV de NA réduit la durée de présence de près de 10 h dans le réticulo rumen et de près de 15 h dans l'ensemble du TD (tableau 1). D'autre part le taux de transit de la phase liquide hors du rumen est plus influencé par le NA que celui des particules.

Lorsque le NA augmente, la teneur en AGV du fluide ruminal s'accroît et le pH diminue de façon significative, ce qui peut aboutir à inhiber les micro-organismes cellulolytiques. En outre, le profil des AGV est modifié puisqu'il y a une diminution de la proportion d'acétate et un accroissement de celles du propionate et du butyrate. Ces différents aspects indiquent que les fermentations ruminales sont plus intenses lorsque le NA est accru. La production ruminale de protéines microbiennes s'accroît aussi avec le NA, cependant il n'y a pas d'influence sensible sur l'efficacité de la croissance microbienne.

Tableau 1 : Influence du niveau alimentaire (MSI % PV) sur les activités masticatoires et digestives des bovins

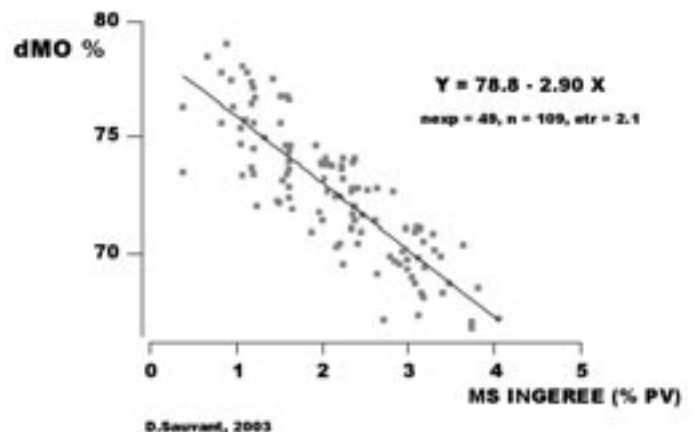
Caractéristique	Cste	Régression ⁽¹⁾	nexp	nobs	etr
Mastication (min/j)	(-31,25)	261	23	56	88
I. Mastication (min/kg MSI)	42,2	2,5	23	54	5,1
T. Part. Fec (mm)	0,34	0,064	10	28	0,06
Transit total (h)	94,7	-14,8	10	25	6,6
Séjour rumen (h)	55,1	-9,1	8	19	5,7
Poids liq. Rumen (kg)	30,7	12,5	32	77	8,2
Transit particules (%/h)	2,2	0,74	21	48	0,5
Transit liquide (%/h)	4,9	2,50	33	75	1,2
[AGV] rumen (mmol/L)	59,6	19,7	29	63	6,1
pH Rumen	6,73	-0,20	39	83	0,12
Acétate/propionate	4,20	-0,47	35	76	0,29
Propionate (% M)	16,0	2,41	32	70	2,1
dMO (%)	78,8	-2,90	49	109	2,1
DMOa rumen %	48,3	-2,90	36	77	4,4
dN (%)	69,9	-1,82	27	59	2,7
dNDF (%)	68,4	-2,70	34	76	3,4
dADF (%)	62,6	-1,64	29	63	4,0

⁽¹⁾ Coefficient de régression pour une variation de 1 % de MSI % PV

Les flux de MO digérée sont étroitement et linéairement liés au NA. Ainsi, l'accroissement moyen (en % de PV par point de MSI % PV) est de $0,33 \pm 0,02$, $0,51 \pm 0,02$, $0,32 \pm 0,01$ et $0,59 \pm 0,01$ pour les quantités de MO apparemment et réellement digérée dans le rumen, la MO apparemment digérée dans les intestins et la MO digérée dans l'ensemble du TD. La digestibilité des différents constituants est presque systématiquement altérée par l'accroissement du NA. L'influence négative du NA sur la dMO, donc sur la valeur énergétique du régime, est linéaire et assez précise malgré la diversité des données prises en compte (figure 1). En effet, l'écart type résiduel est de l'ordre de l'incertitude de la mesure expérimentale. Cette équation de régression peut donc être utilisée pour corriger des valeurs de dMO des tables. En appliquant les équations du système INRA des

UF, on peut retenir que l'accroissement de 1 % de MSI / PV réduit en moyenne la concentration en énergie du régime d'environ 0,05 UFL ou UFV / MS.

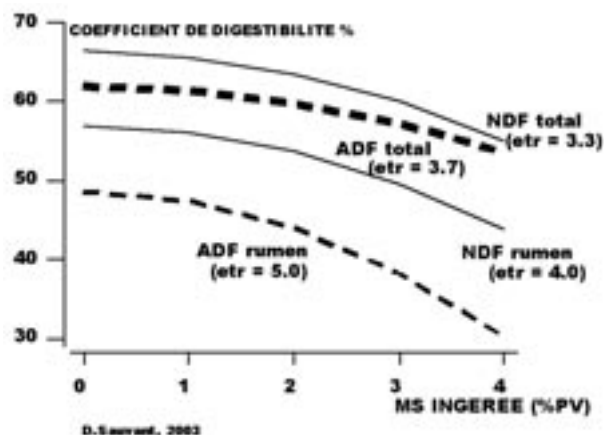
Figure 1 : Influence du niveau d'ingestion sur la digestibilité de la M.O. par le bovin



Dans ces données, les variations inter-essais sont principalement expliquées par les teneurs en NDF des régimes avec un coefficient de régression inter-essais de -0,36. Notons d'autre part que l'effet dépressif du NA sur la dMO tend à être plus marqué pour les régimes à faible teneur en protéines. Par contre l'influence de la proportion de concentré dans le régime (Michalet-Doreau *et al.*, 1997) et du niveau de dMO du régime (NRC, 2001) n'apparaissent pas avec ces données. D'autre part, la précision et la linéarité de la régression suggèrent qu'il n'est pas opportun de raisonner en % de dépression de la digestibilité comme cela a pu être recommandé (Vermorel *et al.*, 1987, NRC, 2001). La dMO apparente au niveau réticulo-rumen diminue également avec un coefficient de régression très comparable à celui de l'ensemble du tube digestif, cependant la relation est bien moins précise. De ce fait la proportion de la MOD digérée dans le rumen et les intestins ne varie pas en fonction du NA. Par contre la dMO réelle (= corrigée de la MO microbienne) dans le réticulo-rumen n'est pas influencée par le NA pour les 22 essais (46 lots) considérés en raison de l'accroissement des synthèses microbiennes.

Dans le cas des constituants pariétaux, le tableau 1 présente les tendances linéaires, en réalité la relation avec NA est curvilinéaire au niveau ruminal ou de l'ensemble du tube digestif (figure 2). Le phénomène d'altération de la digestion des parois végétales s'aggrave donc avec l'accroissement du NA et il n'est apparemment pas compensé dans la partie distale du tube digestif.

Figure 2 : Influence du niveau d'ingestion sur la digestibilité des parois végétales



Dans cette partie, il convient de rappeler les résultats de Offner et Sauvant (2003) montrant qu'un accroissement de 1 de la MSI % PV réduit la digestibilité de l'amidon de 8,3 points dans le rumen et seulement de 1,8 points dans l'ensemble du tube digestif, ce qui traduit une compensation importante de la digestion de l'amidon non digéré dans le rumen dans les intestins.

En résumé, l'accroissement du NA induit de fortes augmentations des flux de MO digérés. Cependant, l'accroissement de la capacité ruminale et de l'intensité des fermentations ne permet pas de compenser le transit plus rapide si bien que l'efficacité digestive est globalement altérée, en particulier pour les constituants pariétaux.

2.2. INFLUENCE DE LA TENEUR EN FIBRES NDF

Cette influence est la résultante de l'effet intrinsèque des fibres chimiques (mastication, salivation...) mais également des variations, de signe opposé, des contenus cellulaires, qui peuvent être des générateurs d'interactions en raison de leur digestion rapide. Ainsi, la dNDF est altérée par l'accroissement de la teneur en amidon dégradable dans le réticulo-rumen (Offner, 2003). Compte tenu des facteurs sous jacents plus ou moins intégrés dans le NDF l'interprétation des variations de sa teneur, en termes d'interaction, est assez délicate. Dans cette partie, nous avons disposé de 203 expérimentations portant sur 510 groupes d'animaux. Les teneurs en NDF ont été comprises entre 12,0 et 79,1 % MS ($38,4 \pm 13,0$). L'écart-type intra-expérience du NDF a été de 6,4 % MS. Le tableau 2 rapporte les principaux résultats des ajustements intra-essai. Sur la base des etr, le degré de précision des ajustements est assez comparable à celui lié à l'influence du NA.

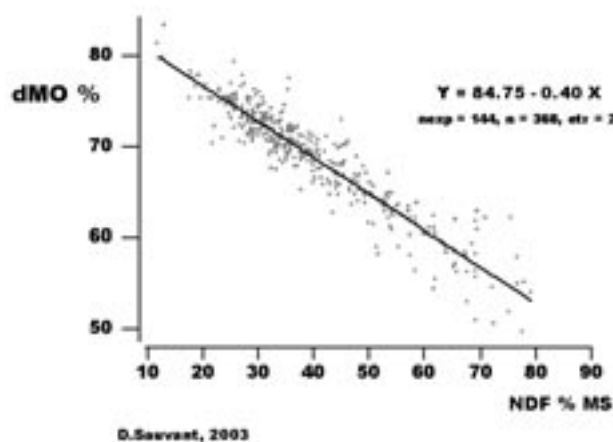
Tableau 2 : Influence de la teneur en NDF du régime sur les activités masticatoires et digestives des bovins

Caractéristique	Cste	NDF	NDF ²	nexp	nobs	etr
Mastication (min/j)	12,9	30,8	-0,26	100	245	63
I. Mastication (min/kg MSI)	4,1	1,1	-	98	241	4,4
T. Part. Fec (mm)	0,51	-0,002	-	11	25	0,03
Transit total (h)	21,0	0,64	-	7	15	2,4
Poids liq. Rumen (kg)	50,6	-	-	65	156	5,7
Transit particules (%/h)	15	0,06	-0,0006	56	137	0,4
Transit liquide (%/h)	4,3	0,18	-0,002	59	148	0,70
[AGV] rumen (mmol/L)	139,2	-1,16	0,008	95	229	7,7
pH Rumen	5,35	0,029	-0,0002	107	271	0,13
Acétate/propionate	0,85	0,09	-0,0005	111	268	0,41
Propionate % M	35,5	-0,57	-0,004	110	265	2,0
dMO (%)	84,7	-0,40	-	144	368	2,6
DMOa rumen (%)	52,1	-0,23	-	72	173	5,2
dNDF %	51,9	-	0,002	99	249	3,3
dADF %	45,1	0,16	-	73	184	3,0

Un accroissement de la teneur en NDF du régime augmente significativement les activités masticatoires, de façon non linéaire avec une asymptote située vers 1000 min / j pour les durées quotidiennes et de façon quasi linéaire pour l'indice de mastication. Cette réponse de la mastication est efficace puisque la taille des particules dans les bouses est plus élevée pour les régimes ayant une teneur plus importante en NDF. La teneur en NDF est également positivement liée aux contenus ruminiaux, rapportés ou non, au poids vif. La teneur en NDF du régime est positivement liée à la durée du transit des fourrages dans l'ensemble du tube digestif. Par contre aucun effet n'apparaît au niveau du rumen malgré le nombre plus élevé d'observations (32). Les taux de transit des particules et des liquides répondent de façon curvilinéaire au NDF, c'est-à-dire avec une réponse positive qui s'atténue progressivement pour devenir nulle vers 50-55% de NDF. Ce résultat provient sans doute des réponses non concomitantes, en fonction du NDF, entre le volume ruminal et la MSI comme l'ont déjà suggéré Owens et Goetsch (1984). En effet le taux de transit correspond au rapport entre le flux d'entrée (ou de sortie) et la taille du compartiment considéré, ici le rumen.

Les modifications de la teneur en NDF du régime ont un impact important sur la digestion dans le rumen. Il est connu que le pH du réticulo-rumen est lié de façon positive et significative avec la teneur en NDF du régime. Cependant la relation n'est pas simple à prendre en compte en raison de sa non linéarité et des interactions expérience *NDF significatives (Sauvant & Mertens, 2001). Concrètement, cela signifie qu'une réduction de la teneur en NDF du régime fait chuter le pH d'autant plus rapidement qu'il est déjà faible. La teneur en NDF du régime influence aussi largement la concentration et le profil des AGV du rumen, considéré ici à travers le rapport acétate / propionate et le % de propionate. D'autre part, un accroissement de la teneur en NDF tend à réduire la synthèse microbienne, exprimée dans l'absolu, par contre l'efficacité de la croissance microbienne ne semble pas être modifiée.

Figure 3 : Influence moyenne de la teneur en NDF de la ration sur



la digestibilité de la M.O. par le bovin

La digestibilité de la MO est négativement et linéairement liée aux variations de teneurs en NDF. La figure 3 présente la réponse moyenne intra-expérience. Il existe une interaction expérience *NDF significative, sa prise en compte aboutit à un etr = 1,9. Cependant les variations de pente de réponse des essais ne sont pas expliquées par un des facteurs interférant envisageable : NA, MAT, NDF et % de concentré. Un

ration réduit donc en moyenne d'environ 0,06 UFL et 0,07 UFV/kg MS la valeur énergétique de la ration. Au contraire, les valeurs de dNDF et dADF dans l'ensemble du tube digestif sont positivement liées à la teneur en NDF du régime. Ces résultats traduisent peut-être la réduction de la cellulolyse ruminale associée aux rations pauvres en fibres et en sub-acidose. Cependant, avec les données disponibles, il n'y a pas de relation intra significative entre dNDF ou dADF et le pH ou le rapport acétate / propionate du rumen. La dMO ruminale est également altérée lorsque la teneur en NDF du régime augmente. Cependant, le coefficient est plus faible que pour l'ensemble du tube digestif, en conséquence la part du rumen dans la digestion de la MO s'accroît avec les rations plus riches en NDF.

Globalement il apparaît que l'occurrence d'interactions est susceptible d'intervenir lorsque NDF < 40 % MS. Cette valeur est donc prise comme "pivot".

2.3. INFLUENCE DE LA TENEUR EN AZOTE

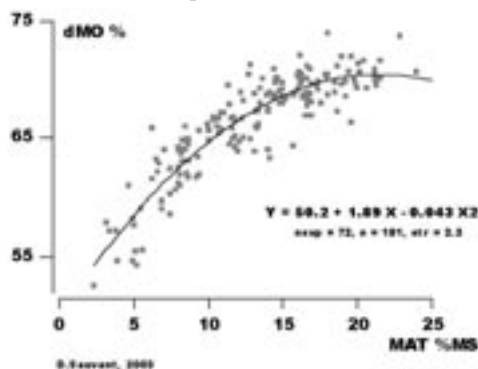
La figure 4, issue de l'interprétation de 72 essais comparant différents niveaux de concentration en MAT du régime (181 lots), indique clairement que la dMO répond précisément et positivement à l'accroissement de la teneur en MAT du régime jusqu'à près de 20 % MS. Il s'agit là d'une interaction positive :

La digestibilité du NDF répond également positivement et de façon curvilinéaire à la teneur en MAT du régime :

$$dNDF = 45,2 + 1,4 \text{ MAT} - 0,031 \text{ MAT}^2$$

Nexp = 49, n = 118, etr = 3,13 %

Figure 4 : Influence moyenne de la teneur en MAT de la ration sur la digestibilité de la M.O. par le bovin



Le système PDI actuel n'intègre pas explicitement ce type de relation, il précise simplement un seuil, estimé par le biais du rapport PDIN – PDIE / UF. Lorsque celui-ci est supérieur à une valeur seuil, les valeurs dMO, UF, UE... du régime ne correspondent plus à celle qui est indiquée dans les tables en raison d'une carence importante en azote fermentescible dans le rumen (Vérité *et al.*, 1987). Pour évaluer approximativement les relations présentées ci-dessus avec le système PDI, on peut retenir les équations de passage globales suivantes :

$$PDIE \text{ (g / kg MS)} = 50 + 3,0 \text{ MAT \% MS}$$

$$PDIN - PDIE / UF = (-53 + 3,7 \text{ MAT \% MS}) / UF$$

Compte tenu de la progressivité et de l'importance de ces réponses et des recommandations actuelles de réduction des apports alimentaires azotés, il serait opportun de chercher à

intégrer systématiquement ce type de réponse dans le calcul des rations. En pratique nous suggérons de retenir la teneur de 15 % comme "valeur pivot" au-delà de laquelle les interactions sont négligeables.

2.4. INFLUENCES COMBINÉES DU NIVEAU ALIMENTAIRE ET DES TENEURS EN MAT ET NDF

Celles-ci ont été étudiées en considérant l'ensemble des bases de données évoquées ci-dessus et en calculant les relations intra-expériences qui traduisent *a priori* mieux les lois générales recherchées. Les relations ont été testées à l'aide de combinaisons quadratiques de NA, NDF et MAT, seuls les coefficients significatifs ont été retenus.

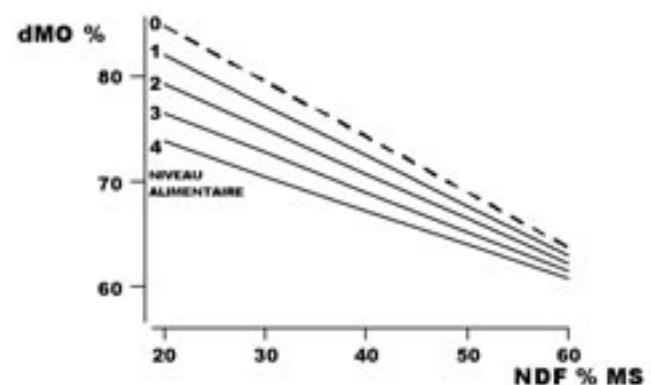
A partir du regroupement des bases 1 et 2, il apparaît une interaction significative entre NA (%PV) et NDF (%MS) vis-à-vis de la dMO du régime.

$$dMO \% = 95,3 - 0,53 \text{ NDF} - 3,7 \text{ NA} + 0,05 \text{ NDF} * \text{ NA}$$

(nexp = 179, n = 451, etr = 2,6)

Cette interaction indique que l'influence négative du NA sur la digestibilité est plus marquée pour les régimes à faible teneur en NDF et à dMO élevée (figure 5). Ceci confirme et renforce les recommandations du NRC (2001) qui étaient basées sur 17 données seulement. On remarque au passage que cette équation calculée pour NA = 1 est très proche de celle qu'on peut obtenir à partir des principales matières premières des Tables INRA-AFZ (dMO = 93,4 - 0,46 NDF, n = 81, etr = 6,6) dont la digestibilité est estimée au niveau de l'entretien. L'équation calculée pour NA = 1 peut donc être utilisée comme "pivot de référence".

Figure 5 : Influences combinées de la teneur en NDF du régime et du niveau alimentaire sur la dMO



Une équation globale peut aussi être obtenue pour la digestibilité du NDF

$$dNDF = 78,3 - 0,58 \text{ NDF} - 6,67 \text{ NA} + 0,005 \text{ NDF}^2 + 0,11 \text{ NDF} * \text{ NA}$$

(nexp = 124, n = 309, etr = 3,3)

Des régressions significatives sont également obtenues pour toutes les caractéristiques évoquées aux tableaux 1 et 2. Par exemple, pour la proportion molaire de propionate dans les AGV, la régression est :

$$\% \text{ PROP} = 22,0 - 0,30 \text{ NDF} + 0,003 \text{ NDF}^2 + 3,75 \text{ NA} - 0,05 \text{ NDF} * \text{ NA}$$

(nexp = 135, n = 320, etr = 1,9)

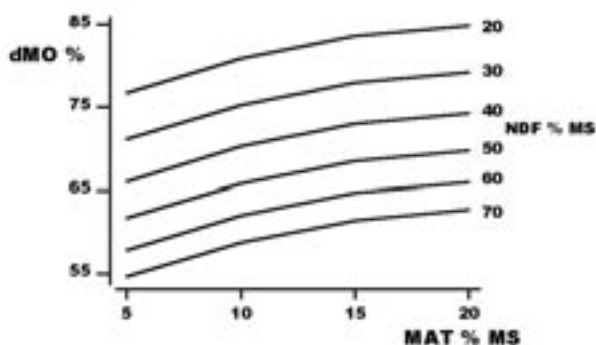
Il est possible d'obtenir une équation aussi précise mais plus complète et sur un nombre plus important de données, en intégrant les expérimentations de la base 3 sur les niveaux de MAT.

$$\text{DMO} \% = 91,7 - 0,78 \text{ NDF} - 8,32 \text{ NA} + 0,07 \text{ NDF} * \text{NA} + 1,27 \text{ MAT} - 0,003 \text{ NDF}^2 + 0,79 \text{ NA}^2 - 0,029 \text{ MAT}^2$$

(nexp = 199, n = 515, etr = 2,6)

Il y a donc confirmation de l'interaction NDF * NA évoquée ci-dessus, par contre il n'y a pas d'interférence significative entre la teneur en MAT du régime et les deux autres caractéristiques considérées ce qui simplifie les interprétations. D'autre part tous les termes quadratiques sont significatifs et ont donc été conservés. La figure 6, issue de cette équation, présente les influences combinées des teneurs en NDF et MAT pour un NA = 1.

Figure 6 : Influences combinées des teneurs en MAT et en NDF



sur la dMO chez le bovin

Cette dernière équation permet de calculer des coefficients correcteurs à appliquer lorsque l'on calcule un régime alimentaire. Ces corrections sont considérées comme nulles pour un régime "pivot" ingéré à raison de 1 % du PV (niveau alimentaire d'entretien) et des teneurs en NDF = 40 % et en MAT = 15 %. Cette équation permet de calculer la dMO la plus probable pour une ration donnée. Par exemple, si on considère comme valeur "pivot" la combinaison [NA = 1, MAT = 15, NDF = 40], qui correspond à un régime minimisant les interactions, on a une dMO = 73,0 %. Différentes combinaisons peuvent être ainsi calculées, par exemple :

[NA = 3, MAT = 15, NDF = 40] → dMO = 68,4, ΔdMO = -4,6
 [NA = 1, MAT = 12,5, NDF = 40] → dMO = 71,6, ΔdMO = -1,4
 [NA = 1, MAT = 15, NDF = 30] → dMO = 78,0, ΔdMO = +5,0
 [NA = 3, MAT = 12,5, NDF = 30] → dMO = 70,6, ΔdMO = -2,4

Ce résultat indique au passage que le 4^{ème} régime entraîne un effet d'interaction ΔdMO qui n'est pas égal à la moyenne des termes d'interaction des 3 premiers régimes.

Il est possible d'évaluer le poids de ces interactions en UF en appliquant la démarche de calcul proposée par l'INRA à partir de la dMO. La figure 7 permet d'évaluer l'importance de ces corrections par rapport à celles qui ont été proposées en France ou dans d'autres pays. Pour les niveaux de production les plus élevés, les valeurs présentes de majoration des besoins sont plus élevées que celles proposées par Vermorel *et al.* (1987). Selon le travail comparatif de Vermorel et Coulon (1998), nos propositions aboutissent également à des coefficients correcteurs plus importants que pour les autres propositions dans le cas des niveaux élevés de production. Une explication peut être liée

au fait que le présent travail n'intègre que les effets des interactions digestives sans tenir compte des effets compensateurs connus, au niveau des pertes de CH₄ et d'urine en particulier (Vermorel *et al.*, 1987).

3. EVALUATION DES INTERACTIONS METABOLIQUES

Figure 7 : Conséquences des interactions digestives exprimées en



majoration des besoins en UFL

Celles-ci ont été évaluées uniquement dans le cas de la sécrétion lactée en ne considérant que les essais de la base 2 effectués sur vaches laitières (48 comparaisons et de 122 groupes expérimentaux). Tous ces essais avaient pour objectif d'étudier les effets de niveaux variables d'apport de concentré ou de teneur en NDF. Pour rendre les résultats mieux interprétables d'un point de vue énergétique et plus généralisables, les niveaux d'apport de MOD mesurée, c'est à dire intégrant les interactions digestives, ont été convertis en énergie digestible sur la base de 4,2 kcal / g MOD, puis en énergie nette et UFL sur la base des propositions de Vermorel *et al.* (1987). Les bilans énergétiques en UFL des animaux ont été calculés sur la base de la référence précédente. La valeur du bilan énergétique nul a été prise comme "valeur pivot" et les phénomènes d'interaction métabolique sont évalués par le degré de linéarité des réponses sécrétoires aux variations du bilan UFL qui tient compte tenu des interactions digestives préalablement évoquées.

Les réponses des sécrétions mammaires aux variations du niveau de disponibilité en énergie par rapport aux besoins stricts varient sensiblement selon le constituant considéré (figure 8). Les équations de régression correspondantes sont indiquées dans le tableau 3.

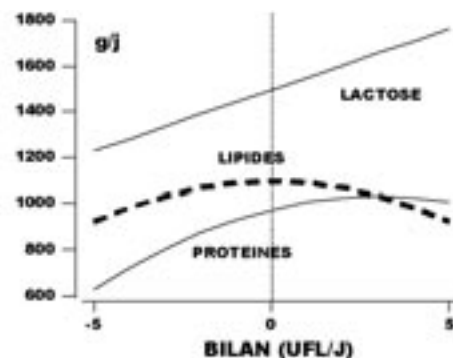


Figure 8 : Sécrétions mammaires en fonction du bilan énergétique. La réponse de la sécrétion de lait brut et de lactose est linéaire, celle de la sécrétion de protéines est légèrement curvilinéaire, avec un maximum atteint pour des bilans énergétiques élevés, tandis que la sécrétion de matières grasses est nettement curvilinéaire et présente un maximum

Tableau 3 : Prédiction empirique des réponses de la production lait aux variations du bilan énergétique (BUF,(1))

Paramètre	Unité	Cste	BUF	BUF ²	n	n exp	etr
Lait à 4% TB	kg/j	29,1	0,59	-0,177	122	48	1,16
Lait brut	kg/j	30,7	0,95	-0,156	122	48	1,37
Matières grasses	g/j	1097		-6,99	122	48	52,6
Mat. protéiques	g/j	974	-8,33	-6,26	120	47	58,4
Lactose	g/j	974	53,66		56	24	77,2

(1) Calcul du bilan d'énergie à partir des valeurs mesurées de la digestibilité de la MO du régime.

C'est donc la sécrétion de matières grasses qui laisse apparaître le plus d'interactions métaboliques. Cet aspect se répercute sur la production de lait à 40 g / kg de TB qui présente également une réponse curvilinéaire marquée (figure 9). Elle indique aussi les lois proposées par Favardin *et al.* (1987) et par INRATION. Les résultats sont dans l'ensemble cohérents, excepté pour les situations de bilan d'énergie largement excédentaire ou déficitaire, zones où les modèles proposés sont moins précis.

Figure 9 : Réponses marginales aux variations du bilan énergétique chez la vache

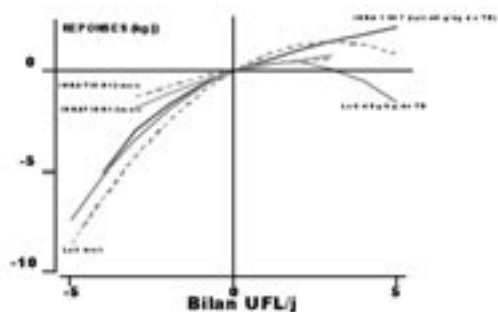
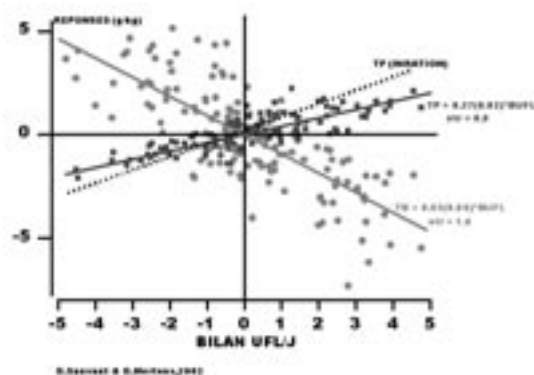


Figure 10 : Différences de précision de la prédiction des réponses du TP et du TB



Ces réponses des flux sécrétoires induisent des modifications sensibles de la composition du lait, les teneurs en protéines et en lactose varient positivement en fonction du niveau du bilan énergétique tandis que le TB suit une relation négative et trois fois moins précise. La figure 10 résume ces relations et compare la réponse du TP à la relation déjà existante au sein du logiciel INRATION. Il apparaît une bonne cohérence entre les deux sources de données.

Les interactions digestives et métaboliques sont positivement liées, c'est d'ailleurs la raison pour laquelle certaines approches globales intégrant les deux aspects sont assez précises (Vermorel *et al.*, 1987). Simplement à titre d'exemple, les variations intra-expérience de la proportion molaire de propionate (% PROP.) permettent de prédire,

avec un degré de précision assez satisfaisant, les variations du TB du lait (g / kg) :

$$TB = 52,7 - 0,75 \% \text{ PROP (Nexp} = 72, n = 171, \text{etr} = 1,7)$$

Donc, une proportion accrue de propionate au sein des AGV, un des indices potentiels des interactions digestives, est associé à une chute linéaire du TB qui est réputé être un bon révélateur des interactions métaboliques énergétiques.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'approche réalisée est de type factorielle en ce sens que les aspects digestifs et métaboliques ont été considérés séparément. L'approche antérieure sur ces questions correspondait à une approche globale d'essais d'alimentation sur vaches laitières (Vermorel *et al.*, 1987) obligeant à faire des hypothèses sur des paramètres tels que la valeur énergétique des variations pondérales qui est sujette à caution compte tenu de la difficulté d'apprécier avec précision les variations des contenus digestifs (Martin & Sauvant, 2003). Cette approche factorielle présente l'avantage de s'appuyer plus systématiquement sur des données expérimentales, d'être plus précise et de préparer les approches en flux de nutriments vers lesquelles de nombreux travaux convergent. Ce travail comporte encore bien des limites ; ainsi les interactions digestives et métaboliques devraient aussi être appréciées au niveau des pertes sous forme de CH₄ et d'urine, elles n'ont pas été explicitement considérées dans ce travail en raison de la rareté de ces données dans les publications considérées, cependant, elles ont été prises en compte globalement dans le calcul du rapport EM / ED (Vermorel *et al.*, 1987).

Ces méta-analyses ont abouti à des équations permettant d'intégrer plus précisément qu'auparavant, en les distinguant, les phénomènes d'interactions digestives et métaboliques. Les différentes relations peuvent être appliquées pour modifier les valeurs de dMO des régimes calculées avec des valeurs de dMO tabulées. Dans le cas de la matière organique, la partition de la digestion est influencée par la teneur en NDF du régime, ce qui doit se répercuter sur les flux de nutriments absorbés. Par contre cette partition de la digestion de la MO n'est pas significativement affectée par les deux autres facteurs considérés. Les interactions digestives modifient les profils des AGV dans le rumen et vraisemblablement les flux absorbés. A propos de ces profils nous avons indiqué les réponses en terme de rapport acétate / propionate, critère fréquemment cité dans la littérature et en termes de % molaire de propionate qui a été utilisé par Rigout *et al.* (2002) pour expliquer certaines réponses des sécrétions mammaires. Les bases rassemblées ici ne permettent pas de prédire les variations des flux absorbés, il serait très utile de chercher à combiner les présents résultats avec ceux des flux d'absorption porte des nutriments. Des données existent sur le sujet, malheureusement les flux digestifs n'ont pour ainsi dire jamais été mesurés simultanément dans ces travaux, ce qui rend la "jonction" difficile.

Dans ce travail, nous avons choisi la teneur en NDF du régime plutôt que la proportion d'aliments concentrés car elle aboutissait à des équations plus précises. Les équations comparables sont cependant disponibles avec la proportion d'aliment concentré et même avec des associations des teneurs en NDF et en concentré. La granulométrie du régime offert est également susceptible de générer des phénomènes

d'interactions digestives et métaboliques (Sauvant, 2000). Cependant le nombre et la qualité des données disponibles sur ce sujet ne permet pas encore de proposer des modèles de prévisions qui soient d'une précision comparable à ceux indiqués dans ce travail.

Initialement les interactions digestives n'étaient considérées qu'à propos des systèmes énergétiques. Les résultats présents indiquent que certaines interactions peuvent également affecter les flux digestifs protéiques, en particulier par des modifications la croissance et de l'activité et des microorganismes du rumen. Il serait nécessaire de préciser les choses sur ce sujet car les modifications induites ne sont sans doute pas négligeables en terme d'impact sur les réponses des animaux aux variations du NA et de la composition des régimes.

Les interactions métaboliques n'ont été considérées qu'à travers les variations des bilans d'énergie, liées à celles des apports d'énergie, corrigés des interactions digestives. Les relations obtenues suggèrent que, dans la zone considérée de variation des apports, la sécrétion du lactose, flux déterminant de l'excrétion d'eau, donc de lait brut, répond linéairement aux variations de la disponibilité énergétique, ce qui est assez logique compte tenu de la situation de "flux tendu" généralement observée pour le métabolisme du glucose et des nutriments glucoformateurs au sein de l'organisme. La sécrétion protéique mammaire "répond" également positivement à la disponibilité en énergie. Ce résultat traduit vraisemblablement en partie les variations concomitantes des synthèses microbiennes ruminales qui modifient sensiblement l'offre en acides aminés essentiels. Ultérieurement il serait souhaitable de pouvoir intégrer également les principales interrelations métaboliques entre les nutriments énergétiques et protéiques, aspect ignoré dans le présent travail. La réponse des sécrétions lipidiques traduit de fortes interactions, elle est logique et attendue compte tenu du rôle d'homéostasie énergétique des réserves adipeuses. Il serait intéressant de pouvoir aller plus loin en précisant l'impact sur la composition en acides gras de la MG du lait. Au passage, ce travail montre que le rapport $kl = EN / EM$ peut être utilisé pour calculer des besoins en énergie mais pas pour prédire des réponses de production laitière à des variations d'apports d'énergie.

A l'avenir, il conviendra de chercher à "désagréger" les flux d'énergie en flux de nutriments pour prédire les réponses des sécrétions mammaires en fonction des flux d'absorption des nutriments. Les travaux de l'UMRPL, conduits avec des perfusions de nutriments glucoformateurs (Rigout *et al.*, 2002), vont tout à fait dans ce sens.

Les interactions métaboliques n'ont été considérées dans ce travail que dans le cas des vaches laitières, un travail équivalent serait nécessaire dans le cas des bovins en croissance si le nombre de variantes expérimentales est suffisant. Enfin, une des questions qui se pose à propos de ces différents résultats concerne les conditions de leur "extrapolation" depuis les bovins vers les espèces de petits ruminants pour lesquels des interactions digestives existent également. Il serait nécessaire de faire une étude spécifique sur ce thème avant de décider l'extension des équations concernées à ces espèces.

Faverdin P., Hoden A., Coulon J.B., 1987. Bull. Tech. CRZV Theix, 70, 133-152.

Martin O., Sauvant D., 2003. Renc. Rech. Ruminants, (sous presse)

Michalet-Doreau B., Martin C., Doreau M., 1997. Renc. Rech. Ruminants, 4, 103-112

NRC, 2001. Nutrient requirement of dairy cattle, Ch2, Energy. Ed. Nat Acad. Press

Offner, 2003. Thèse de Docteur de l'INAPG.

Offner A., Sauvant D., 2003. Prediction of in vivo starch digestion in cattle from in situ data. Anim.Feed.Sci. & Techn. (sous presse)

Owens F.N., Goetsch A.L., 1984. ch 11 p. 196-225 in Control of digestion and metabolism in ruminants. Ed. P. Hall

Rigout S., Lemosquet S., Van Eys J., Blum J.W., Rulquin H., 2002. J. Dairy Sci. ; 85, 595-606.

Sauvant D., 1999. Renc.Rech.Ruminants, 6, 11-17

Sauvant D., 2000. INRA Prod. Anim., 13, 99-108.

Sauvant D., Mertens D., 2001. J. Dairy Sci. (abstr.), 84, 198.

Vérité, Michalet-Doreau B., Chapoutot P., Peyraud J.L., Poncet C., 1987. Bull. Tech. CRZV Theix, 70, 19-34.

Vermorel M., Coulon J.B., Journet M., 1987. Bull. Tech. CRZV Theix, 70, 9-18.

Vermorel M., Coulon J.B., 1998. J. Dairy Sci. 81, 846-855