



# Les fermentations dans le rumen et leur optimisation

J.-P. Jouany

## ► To cite this version:

J.-P. Jouany. Les fermentations dans le rumen et leur optimisation. *Productions Animales*, 1994, 7 (3), pp.207-225. hal-00896087

**HAL Id: hal-00896087**

**<https://hal.science/hal-00896087>**

Submitted on 11 May 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Les fermentations dans le rumen et leur optimisation

Grâce à la présence d'une population microbienne dense et variée dans le fermenteur rumen, la digestion chez les ruminants présente deux avantages par rapport aux autres animaux : ils sont capables d'utiliser de l'azote non protéique pour synthétiser des protéines, et peuvent dégrader la paroi cellulaire des plantes. De ce fait, les ruminants sont particulièrement bien adaptés à l'utilisation de fourrages grossiers à faible teneur protéique. Cet article décrit les processus impliqués au cours de la digestion microbienne dans le rumen et lors de la synthèse des protéines microbiennes en décrivant le rôle respectif des bactéries, des protozoaires et des champignons dans chacune de ces fonctions. Le développement de la recherche au cours des 20 dernières années a permis de maîtriser l'activité microbienne dans le rumen et d'orienter les fermentations vers la formation de produits dont l'animal tire un meilleur profit. Il faut compter aussi maintenant sur les rejets azotés et la production de méthane qui devront être réduits à l'avenir afin de protéger notre environnement. Nous ne traiterons pas ici les aspects strictement nutritionnels du contrôle de l'activité microbienne dans le rumen.

## Résumé

Les microorganismes du rumen dégradent et fermentent les fourrages ingérés par les ruminants alors que les enzymes du tube digestif des animaux n'en sont pas capables. Ils transforment la matière organique des aliments en acides qui assurent l'essentiel des apports énergétiques aux ruminants. Les protéines des microorganismes synthétisées dans le rumen sont ensuite digérées dans l'intestin où elles apportent la majeure partie des acides aminés. Les gaz qui sont érucés représentent une perte énergétique de l'ordre de 10 % de l'énergie ingérée ; en outre, ils contribuent à aggraver la concentration des gaz à effet de serre autour de notre planète.

On sait que la qualité de la production de lait ou de viande par les ruminants est largement influencée par la nature des produits terminaux de la fermentation dans le rumen mis à la disposition des animaux. Il est désormais possible, en agissant sur l'équilibre de la population microbienne dans le rumen, de contrôler le lieu de la digestion (rumen ou intestin) et (ou) d'orienter les fermentations dans le rumen vers la formation des produits terminaux désirés. Cet article présente les méthodes de manipulation de la digestion ruminale actuellement disponibles dans les laboratoires de recherches ; les aspects purement alimentaires qui interviennent dans le contrôle de l'activité microbienne dans le rumen ne sont pas traités ici.

Grâce à l'existence d'un fermenteur placé en amont de leur estomac, appelé rumen, les ruminants sont capables d'utiliser des aliments riches en cellulose alors que les monogastriques ne le peuvent pas. Le rumen, qui est le principal compartiment des pré-estomacs, joue un rôle majeur dans la digestion puisqu'au moins 60 % des aliments digérés le sont dans cet organe.

Son volume, chez un bovin adulte, est d'environ 150 litres, dont 90 litres de digesta dont la teneur en eau est d'environ 90%. Le potentiel redox du milieu est faible ( $E_h = -350\text{mv}$ ) alors que le pouvoir tampon est important ( $\text{pH} = 6 \text{ à } 7$ ). Ce dernier est dû à la salive, à l'absorption des produits terminaux de la fermentation à travers l'épithélium du rumen, et à leur évacuation dans le contenu qui sort du rumen, ainsi qu'au propre pouvoir tampon des aliments ingérés. La pression osmotique du

contenu est voisine de celle du sang, ce qui favorise les échanges à travers la paroi du rumen. Lorsque les ruminants reçoivent des fourrages grossiers, ils répartissent leur ingestion sur de longues périodes au cours de la journée ; les particules alimentaires sont ensuite régurgitées et mastiquées pendant la rumination. Ce comportement particulier explique que la mastication des aliments fibreux soit aussi longue (16 h en moyenne correspondant à 8 h d'ingestion et 8 h de rumination). En outre, l'étalement de la mastication fournit de manière quasi-régulière des substrats disponibles pour les microbes et entraîne une sécrétion continue de salive.

L'absorption et le flux régulier du contenu digestif hors du rumen sont à l'origine d'une élimination continue des produits terminaux qui ont été formés lors de la digestion ruminale. C'est pourquoi le rumen peut être considéré comme un fermenteur continu ou un chemostat.

Le mélange de gaz est fait de CO<sub>2</sub> (65%) et de méthane (35%). Le dioxyde de carbone de la phase gazeuse est en équilibre avec le bicarbonate issu de la salive ce qui explique l'important pouvoir tampon du milieu ruminal. La présence d'oxygène n'est jamais détectée bien que de grandes quantités pénètrent dans le rumen à partir du flux sanguin ou de l'air avalé (plus de 50 litres par jour chez une vache) ; il participe à l'équilibre entre les microorganismes aérobies, les anaérobies facultatifs et les anaérobies stricts.

Toutes ces conditions physico-chimiques sont particulièrement favorables au développement d'une population microbienne anaérobie.

## 1 / Les microbes du rumen

### 1.1 / Les bactéries

Les bactéries sont les microorganismes les plus nombreux, leur concentration peut atteindre 10<sup>11</sup> cellules vivantes/ml (figure 1). Elles sont essentielles pour les ruminants qui ne peuvent survivre sans elles. On en a isolé environ 200 espèces, dont seulement une trentaine ne se rencontrent que dans le rumen.

La biomasse bactérienne dans le rumen est abondante : selon Jouany (1978) elle représente environ 1 kg de matière sèche chez la vache. Les 2/3 de cette biomasse sont associés à des particules solides alors que seulement 1/3 est présent dans la phase liquide des digesta.

Les bactéries du rumen ont été classées selon certains tests de coloration de leur paroi en espèces de type Gram-négatif ou Gram-positif. Elles ont aussi été classées selon leur capacité à dégrader certains substrats et à les utiliser pour se développer ou pour produire certains métabolites, et du rapport guanine/cytosine de leur ADN. Hungate (1966) a proposé de les répartir en bactéries cellulolytiques, amylolytiques, hémicellulolytiques, saccharolytiques, protéolytiques, méthanogènes, lipolytiques, et en bactéries utilisant les produits formés par d'autres microbes.

Figure 1. Bactéries fixées sur la muqueuse du rumen (barre = 0,01 mm) (cliché E. Grenet / B. Martinie).

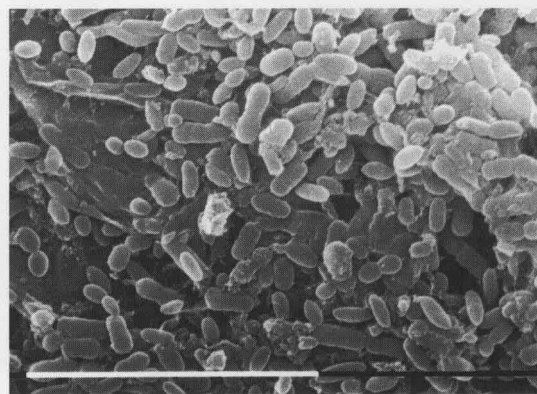
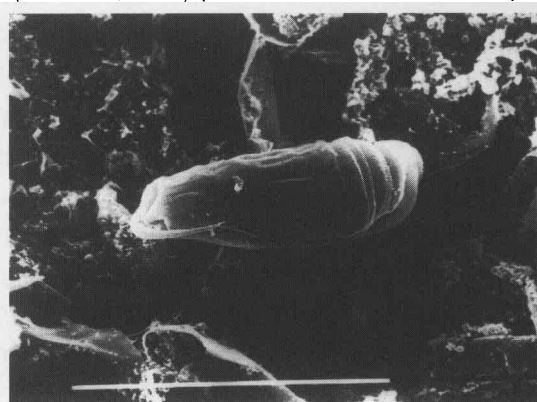


Figure 2. Protozoaire entodiniomorphe (*Epidinium caudatum*), sur une tige de maïs (barre = 0,1 mm) (cliché E. Grenet / B. Martinie).



La plupart de ces bactéries sont anaérobies et sont donc difficiles à cultiver. Elles nécessitent l'emploi d'un équipement spécial en laboratoire (chambre de Freter) ou la mise en place de techniques spéciales (technique de Hungate).

### 1.2 / Les protozoaires

Les ciliés sont les protozoaires les plus importants en nombre et par leur influence sur la digestion. On distingue deux groupes : les holotriches et les entodiniomorphes.

Les ciliés du rumen sont 20 à 100 fois plus grands en taille que les bactéries mais ils sont 10<sup>4</sup> fois moins nombreux. Leur biomasse dans le rumen est distribuée entre les particules solides (500 g en poids sec dans le rumen de vache) et la phase liquide (450 g en poids sec dans le rumen de vache).

Les protozoaires entodiniomorphes (figure 2) ont une grande capacité à ingérer des particules solides de petite taille comme les grains d'amidon, les chloroplastes et les fibres celluloseuses. Ils ingèrent aussi continuellement les bactéries.

**La biomasse bactérienne du rumen représente environ 1 kg de matière sèche chez la vache.**

Les protozoaires produisent des enzymes qui participent directement à la digestion des particules ingérées. Il est maintenant montré que des bactéries symbiotiques vivent à l'intérieur des ciliés, dans des vacuoles localisées au sein de l'endoplasme. Leur rôle précis est inconnu, mais on sait que les protozoaires meurent rapidement lorsque ces bactéries sont éliminées après un traitement par antibiotiques (Bonhomme *et al* 1982).

Les protozoaires ne peuvent pas être cultivés sur des milieux entièrement synthétiques pendant de longues périodes. Ils sont plus exigeants que les bactéries en besoins nutritionnels et sont plus sensibles aux conditions physico-chimiques du milieu.

La plupart des protozoaires avalent et rejettent sélectivement les bactéries d'une suspension en mélange (Coleman et Sandford 1979). La vitesse d'ingestion des bactéries est influencée par le pH du milieu ; il est optimum à 6,0 et minimum à 5,0. Les bactéries avalées sont rapidement tuées dans le protozoaire. Leur degré de digestion dépend de la nature de la bactérie. Les acides aminés et les peptides issus de protéines bactériennes sont alors incorporés sans modification dans les protéines des protozoaires ; certains peptides ou acides aminés sont fixés après de légères modifications et le reste est éliminé dans le milieu généralement sous la forme acétylée. Les acides nucléiques bactériens sont directement incorporés dans les acides nucléiques de protozoaires.

### 1.3 / Les champignons

Les champignons du rumen, découverts par Orpin (1975), sont difficiles à dénombrer car les résultats sont largement influencés par la méthode utilisée (nombre de sporanges ou de zoospores). Malgré cette incertitude, leur concentration est estimée à  $10^3$ /ml. Trois genres ont été bien identifiés : *Neocallimastix*, *Piromyces* et *Caecomyces*. *Neocallimastix* est pluri-flagellé, alors que les deux autres sont uniflagellés.

Les zoospores se fixent sur les tissus végétaux frais lors de leur germination et se développent ensuite au cours du stade végétatif. Le système rhizoïdal du thalle pénètre les tissus végétaux, alors que le sporange se développe sur la partie extérieure des fragments végétaux (figure 3). Les zoospores sont libérées du sporange mûr et infestent les autres tissus végétaux (figure 4). La colonisation des tissus végétaux débute peu après l'ingestion des aliments par les animaux (15-30 minutes).

Les champignons produisent de grandes quantités d'enzymes impliquées dans la digestion des glucides de la paroi végétale (exocellulases, endocellulases, cellodextrinases) pour former du cellobiose qui est ensuite fermenté. Ils peuvent aussi solubiliser les formes les plus résistantes de cellulose cristalline, telles que les fibres de coton, mais ils ne peuvent pas utiliser les pectines (Hillaire *et al* 1990). Une partie de la lignine disparaît en présence des champignons du rumen. Cela est probablement

le résultat d'une solubilisation plutôt que d'une dégradation de la lignine (Orpin, 1983/1984). Contrairement aux bactéries cellulolytiques, les champignons du rumen ont été caractérisés comme protéolytiques par Wallace et Joblin (1985). Cette capacité pourrait faciliter la pénétration des rhizoïdes à travers les couches protéiques végétales. Toutefois, les travaux réalisés sur des cultures de champignons dans notre Institut, montrent que l'activité protéolytique des champignons est faible (Michel *et al* 1993).

Les champignons du rumen peuvent fermenter la plupart des mono- et disaccharides mais ils ne peuvent pas utiliser le mannose, le sorbitol et le fucose comme source de carbone. Les principaux produits terminaux de la fermentation sont le lactate, le formate, l'acétate, l'hydrogène, le dioxyde de carbone et l'éthanol.

La digestion ruminale est essentiellement d'origine microbienne. Les polymères ingérés sont hydrolysés par des enzymes microbiennes en molécules plus courtes jusqu'au stade dimère. Les dimères sont alors transformés en monomères par des enzymes spécifiques. Prises ensemble, ces réactions constituent la phase «hydrolytique». La phase «fermentaire» transforme ensuite les monomères ou les polymères courts en acides appelés acides gras volatils (AGV) qui sont métabolisés dans le foie et les

**Les protozoaires sont 10 000 fois moins nombreux que les bactéries, mais de 20 à 100 fois plus grands.**

Figure 3. Champignons fixés sur des pellicules de soja (barre = 0,1 mm) (cliché E. Grenet / B. Martinie).

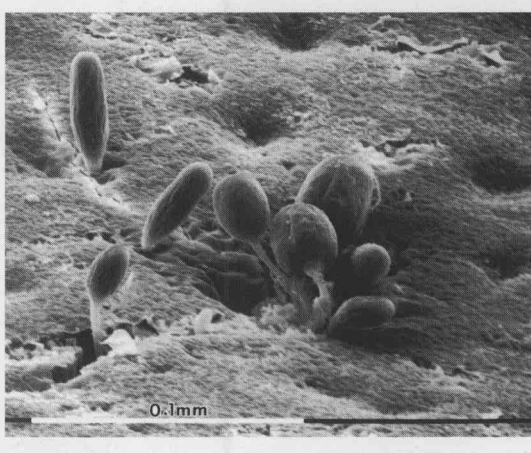
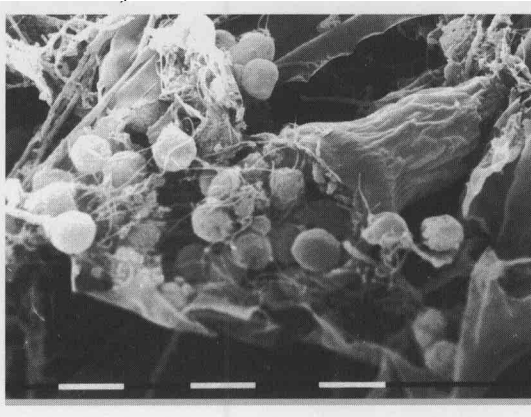
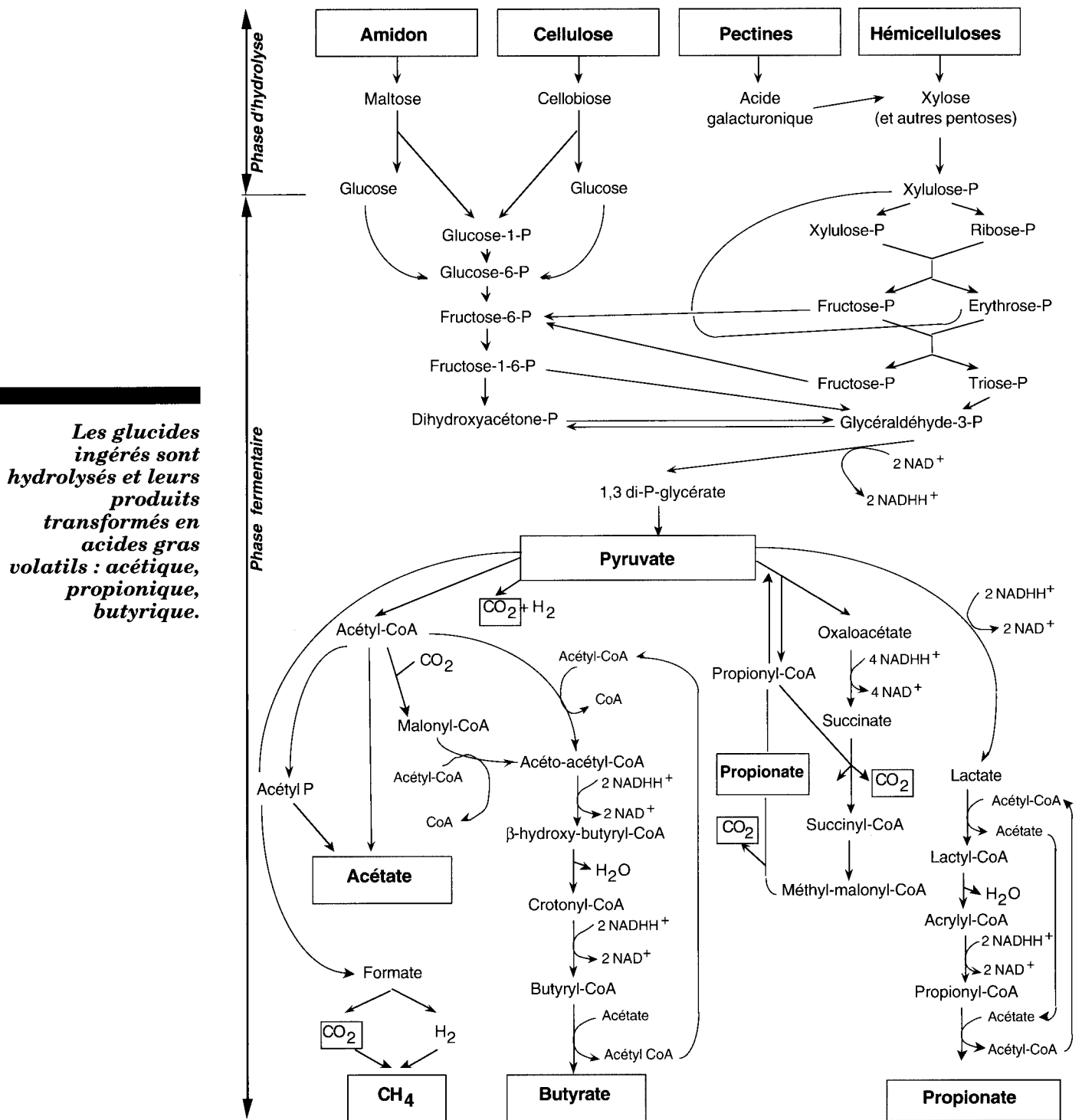


Figure 4. Sporange de champignon libérant ses zoospores (barre = 0,01 mm) (cliché E. Grenet / B. Martinie).



**La concentration des champignons dans le rumen est estimée à 1 000/ml.**

Figure 5. Métabolisme des glucides dans le rumen.



tissus de l'animal et en gaz ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ ) (figure 5).

Les molécules d'ATP formées principalement par la voie métabolique du SPL (Substrate Phosphorylation Level) au cours du cycle anaérobie d'Embden-Meyerhof dans le cytoplasme et par l'ETP (Electron Transfer Phosphorylation qui intervient au niveau des membranes), constituent le support énergétique nécessaire à l'entretien des microbes et à leur croissance (synthèse des protéines).

L'ammoniac ( $\text{NH}_3$ ), terme ultime de la dégradation azotée dans le rumen, est utilisé par les bactéries pour synthétiser des protéines. Une partie des protéines microbiennes est catabolisée dans le rumen pour former à nouveau du  $\text{NH}_3$ . Ce dernier phénomène est appelé « recyclage de l'azote microbien ». Les protéines microbiennes non dégradées dans le rumen sont évacuées vers l'intestin où elles représentent la majeure partie (de 50 à 95%) des apports en acides aminés.

## 2 / La digestion microbienne dans le rumen

### 2.1 / La digestion azotée

#### a / Activité protéolytique des microbes du rumen

Les enzymes microbiennes impliquées dans les étapes initiales de l'activité protéolytique sont périplasmiques ou extracellulaires. Bien que les bactéries cellulolytiques n'aient aucune activité protéolytique, Brock *et al* (1982) ont montré que 75% de l'activité protéolytique totale est associée à la phase solide dans le rumen. Les bactéries amylolytiques ont une activité protéolytique intense. Les protozoaires ont également une activité protéolytique importante, surtout contre les protéines insolubles présentes dans la phase particulaire des digesta dans le rumen (Jouany *et al* 1992). On a toutefois estimé que l'activité protéolytique spécifique globale de la fraction bactérienne est 6 à 10 fois supérieure à celle des protozoaires.

Un pH compris entre 6 et 7 et l'anaérobiose constituent les conditions pour une activité optimale des protéases. L'oxygène, tout comme un potentiel redox trop faible, ont des effets négatifs nets sur l'activité protéolytique dans le rumen. Les bactéries protéolytiques représentent de 12 à 40% de l'ensemble des bactéries du rumen. Elles appartiennent aux principaux genres des bactéries saccharolytiques et amylolytiques dans le rumen : *Bactéroïdes*, *Prevotella*, *Butyrivibrio*, *Selenomonas*, *Eubacterium*, *Lachnospira*, *Streptococcus*.

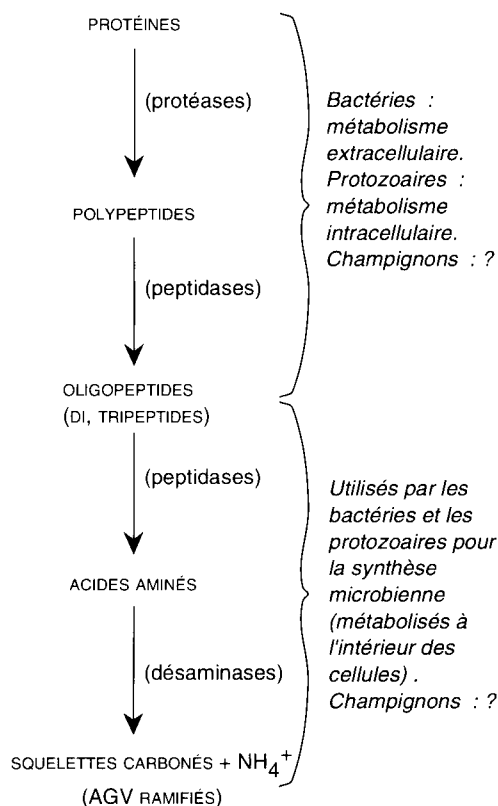
Les ciliés du rumen (holotriches et entodiniomorphes) ont une activité protéolytique. Des extraits libres de cellules de 14 espèces d'entodiniomorphes hydrolysent la fraction I de protéines foliaires (Coleman 1983) ; les protozoaires cellulolytiques de grande taille sont les moins actifs alors que *Entodinium* sp. a l'activité la plus importante. Les ciliés du rumen sont moins impliqués que les bactéries dans la dégradation des protéines solubles. Sur la base de l'activité spécifique, l'efficacité des protéases de ciliés à l'égard de l'azocaséine est environ 1/10 de celle des bactéries du rumen (Brock *et al* 1982).

Selon Wallace et Joblin (1985), *Neocallimastix frontalis* a une activité protéolytique élevée. La contribution réelle des champignons à l'activité protéolytique globale du rumen n'a toutefois pas été mesurée. Les protéases fongiques seraient localisées dans le mycélium et leur action se situerait au niveau de la paroi cellulaire des particules alimentaires. Des études récentes réalisées par Michel *et al* (1993) ont montré que l'activité protéolytique n'existait vraiment que dans une souche sur les 7 différentes souches testées.

#### b / Métabolisme des protéines, des peptides et des acides aminés

Les protéines sont hydrolysées en oligopeptides qui sont ensuite dégradés en peptides

Figure 6. Dégradation des composés azotés dans le rumen.



plus courts puis en acides aminés (figure 6). Les protéines rapidement hydrolysées, comme la caséine, peuvent conduire à une accumulation de peptides dans le liquide du rumen ; le flux de peptides intacts sortant du rumen avec les digesta, ou absorbés à travers la muqueuse du rumen, pourrait dans ce cas être important et contribuer de manière notable aux apports d'acides aminés utilisés par les animaux. Toutefois, on admet que la vitesse de dégradation des peptides dans le rumen est généralement plus élevée que leur vitesse de formation.

Les microbes du rumen utilisent les peptides plus rapidement que les acides aminés libres correspondants et les incorporent à leurs protéines plus efficacement. Cela est probablement dû à un coût énergétique plus faible du transport des peptides à travers la paroi bactérienne par rapport aux acides aminés libres. Les peptides sont hydrolysés dans les cellules et fournissent alors les acides aminés intracellulaires nécessaires à la croissance des microorganismes. Une partie des acides aminés est transformée en AGV après désamination et perte d'un atome de carbone.

La concentration des acides aminés libres dans le liquide du rumen est généralement faible. Une concentration élevée a toutefois été observée après ingestion d'un régime de foin de luzerne (Liebholz 1969). Les acides aminés sont rapidement désaminés dans le rumen, seule une faible partie est incorporée directement dans les protéines microbiennes. C'est la vitesse d'absorption des peptides ou des acides

**Les protéines sont dégradées en peptides et acides aminés, qui sont désaminés et fournissent  $\text{NH}_3$  utilisé par les différents groupes de microorganismes pour synthétiser leurs propres protéines.**

aminés dans les cellules microbiennes qui limite le taux de production d'ammoniac. Les protéines des bactéries cellulolytiques sont surtout produites à partir du pool d' $\text{NH}_3$  du rumen. La proportion de l'azote microbien dérivé de l' $\text{N-NH}_3$  dans le rumen varie de 42 à 100%, selon la disponibilité de l'énergie. (cf Wallace et Cotta 1988).

La désamination des acides aminés produit de l'ammoniac et des AGV. Ce métabolisme est supposé fournir de l'énergie aux microbes mais la voie métabolique impliquée est inconnue. Les AGV ramifiés (isobutyrate et isovalérate) sont issus respectivement de la dégradation de la valine et de la leucine et sont considérés comme des facteurs de croissance pour certaines bactéries cellulolytiques qui utilisent efficacement  $\text{NH}_3$  comme source azotée pour la synthèse de leurs protéines.

Les protozoaires ciliés ont une activité de désamination importante. Ils sont environ trois fois plus actifs que les bactéries ; cela peut expliquer que la concentration d'ammoniac dans le rumen des animaux conventionnels est toujours plus élevée que celle mesurée chez les animaux défaunés (Jouany *et al* 1988). Comme les bactéries, les protozoaires produisent des AGV et du  $\text{NH}_3$ . D'autres produits ont été identifiés lors du métabolisme de certains acides aminés par les protozoaires : l'acide 2-oxobutyrique et l'acide 2-aminobutyrique sont produits à partir de la thréonine et de la méthionine ; l'acide pipécolique est formé à partir de la lysine ; l'acide L-aminovalérique est issu du sulphyde de proline et de méthionine.

### c / Synthèse des protéines microbiennes

La plupart des bactéries du rumen, principalement les bactéries cellulolytiques, sont capables d'utiliser  $\text{N-NH}_3$  en présence d'ATP pour synthétiser des protéines via deux processus : l'un requiert l'emploi de la glutamine synthétase et de la glutamate synthase (faible concentration d'ammoniac et quantité importante d'ATP). L'autre utilise la glutamate déshydrogénase (Leng et Nolan 1984) et intervient lorsque la concentration d' $\text{N-NH}_3$  est élevée.

Si la concentration d'ammoniac n'est pas limitante, la synthèse des protéines microbiennes est directement liée à la quantité d'énergie disponible sous forme d'ATP. L'efficacité de la synthèse des protéines microbiennes est mesurée par la quantité de matière sèche microbienne produite par mole d'ATP (YATP). La production d'ATP par une culture mixte de microbes du rumen à partir des substrats complexes contenus dans les aliments des ruminants n'est pas connue. On considère généralement que la synthèse d'une mole d'acétate produit 2 ATP ; la synthèse d'une mole de propionate produit 3 moles d'ATP lorsque la voie du succinate est employée, ou 1 ATP si la voie de l'acrylate est utilisée. La formation d'une mole de butyrate produit 3 ATP, alors que la production de méthane est associée à la production d'une mole d'ATP.

Comme celle de l'hôte, l'efficacité de l'utilisation de l'énergie par les microbes dépend de

leurs besoins d'entretien et des apports d'énergie. Les bactéries anaérobies strictes, comparées aux anaérobies facultatives, ont tendance à avoir des besoins d'entretien plus faibles et des efficacités d'utilisation de l'ATP plus élevées pour la croissance. Bien que des variations importantes aient pu être mises en évidence, on considère que l'YATP est proche de 20 g de matière sèche de cellules par mole d'ATP. L'efficacité est améliorée par l'augmentation du taux de dilution du rumen.

Exprimée par kg de matière organique fermentée dans le rumen (MOF) le rendement de la synthèse microbienne varie de 20 à 45 g d'azote microbien ; la valeur de 30 g par kg MOF est la plus fréquemment rencontrée. La mesure de MO apparemment digérée dans le rumen (MO ingérée - MO entrant dans le duodénum) constitue une bonne estimation de MOF. On distingue la «synthèse nette» correspondant au flux microbien duodénal, de la «synthèse totale» réalisée dans le rumen. La différence entre ces deux expressions correspond aux protéines microbiennes qui sont dégradées dans le rumen suite à l'action prédatrice des protozoaires sur les bactéries et à la lyse d'une fraction des microorganismes.

## 2.2 / La digestion des glucides cellulaires

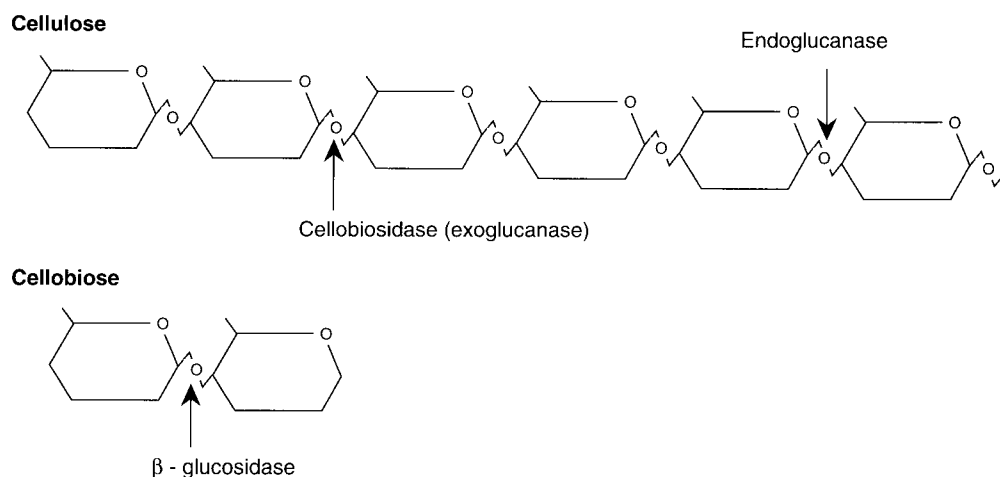
Les glucides solubles et l'amidon sont rapidement fermentés par les bactéries et par les protozoaires appartenant à la famille des *Isotrichidae*. Une partie peut être stockée par les protozoaires sous forme de glucides ayant une structure intermédiaire entre le glycogène et l'amylopectine, qui est ensuite fermentée lentement au cours du nyctémère (Jouany 1978). Les protozoaires jouent donc un rôle tampon dans le rumen en limitant la disponibilité de substrat pour les bactéries dont l'activité fermentaire est intense et rapide.

Une gamme importante de glucides solubles peut être utilisée en culture *in vitro* comme source d'énergie par les champignons du rumen. L'aptitude à leur utilisation dépend de l'espèce et de la souche considérées. On ne connaît pas leur réelle contribution à la fermentation des glucides cellulaires dans le rumen mais on sait que l'ingestion par l'animal de quantités élevées de tels glucides entraîne la disparition des champignons du rumen (Grenet *et al* 1989).

La vitesse de digestion ruminale de l'amidon varie selon son origine botanique (Sauvant *et al* 1994). La présence de protéines sur l'enveloppe des grains d'amidon constitue une limite importante à leur dégradation (Cheng *et al* 1991).

La fermentation des glucides solubles conduit à la formation d'AGV enrichis en butyrate, tandis que l'amidon favorise la production de propionate et diminue la méthanogénèse. L'ingestion rapide de quantités importantes de glucides fermentescibles peut conduire à l'accumulation d'acide lactique dans le rumen. Les risques d'acidose sont alors importants.

Figure 7. Mode d'action des enzymes dégradant la cellulose.



## 2.3 / La digestion des parois végétales

### a / Adhésion des microbes aux fragments végétaux

Les bactéries du rumen et les champignons doivent se fixer aux fragments végétaux pour les dégrader et pour utiliser les polysaccharides de la paroi végétale comme principale source d'énergie. Certains protozoaires peuvent se fixer sur les particules solides mais cela ne constitue pas la principale caractéristique de leur comportement. Généralement, ils ingèrent des petites particules qu'ils digèrent ensuite.

Ce phénomène d'adhérence est essentiel pour expliquer l'efficacité des bactéries et des champignons du rumen : les microbes adhérents ne sont pas éliminés lors des déplacements de la phase liquide et restent dans le rumen aussi longtemps que les particules solides. En outre, les enzymes exocellulaires sont directement placées au contact du substrat qu'elles dégradent, sans être diluées dans la phase liquide. La colonisation fongique se produit sur des sites de l'épiderme présentant des lésions ou à travers les stomates foliaires.

Chez les protozoaires, les particules ingérées sont placées au contact direct des enzymes produites dans le sac digestif sans que celles-ci soient diluées par le milieu. La séquestration naturelle des protozoaires à l'intérieur du rumen explique pourquoi le temps de contact entre les particules végétales est suffisamment long pour permettre une digestion importante des substrats ingérés par les ciliés.

Le parenchyme, qui est rapidement digéré, est colonisé par un grand nombre de bactéries, alors que les parois épaisses des tissus vasculaires ou du sclérenchyme, qui sont lignifiées, sont surtout colonisées par les champignons (Grenet et Barry 1988). Les champignons peuvent ensuite avoir accès aux tissus cellulotiques au moyen de leur rhizoïdes qui pénètrent en profondeur les fragments végétaux.

### b / Les enzymes microbiennes

Le terme général de «cellulase», employé pour caractériser les enzymes impliquées dans la dégradation de la cellulose, comprend plusieurs activités. Trois enzymes jouent un rôle majeur : une endo  $\beta$ -1-4 glucanase, une cellobiosidase et une  $\beta$ -glucosidase. L'endoglucanase attaque au hasard la cellulose pour produire des cello-oligosaccharides. La cellobiosidase dégrade la cellulose en libérant des unités de cellobiose à partir de l'extrémité non réductrice de la chaîne. La  $\beta$ -glucosidase hydrolyse le cellobiose et les cello-oligosaccharides ayant un faible degré de polymérisation (figure 7).

Les cellulases produites par les bactéries cellulolytiques (*Ruminococcus albus*, *R. flavefaciens*, *Fibrobacter succinogenes*, *Butyrivibrio fibrisolvens*) sont plus actives à pH 6,0 - 6,8 et à des températures supérieures à 41°C. *F. succinogenes* a une activité hydrolytique élevée à l'égard de la cellulose et plus précisément contre la cellulose cristalline. La plupart des bactéries cellulolytiques ont aussi des activités hémicellulolytiques.

Les protozoaires, surtout les ciliés entodiniomorphes, ont une grande activité cellulolytique et hémicellulolytique. Leur contribution réelle à la digestion des parois végétales dans le rumen est difficilement quantifiable.

Des études récentes sur des champignons ont montré qu'ils produisent des enzymes actives contre la cellulose et les hémicelluloses, et que leur présence dans le rumen améliore de 30 à 50% la digestion des glucides pariétaux de la paille de blé en Rusitec (Hillaire *et al* 1990).

Des enzymes pectinolytiques, des estérases et des lyases sont produites par les protozoaires et les bactéries. En revanche, il ne semble pas que les champignons soient capables de digérer efficacement les substances pectiques (Hillaire *et al* 1990).

**Les bactéries et les champignons adhèrent aux parois végétales et leurs enzymes sont en contact direct avec le substrat qu'elles dégradent.**



### c / Dégradation des parois cellulaires végétales

Le degré de dégradation des parois évolue essentiellement en sens inverse de leur teneur en lignine. Ainsi, la digestion des parois d'un ray-grass jeune est de l'ordre de 90%, alors que celle de la paille de blé n'est que de 40%. La digestibilité du contenu cellulaire des fourrages est très élevée et varie peu. La digestibilité de la matière organique des fourrages dépend donc essentiellement de la digestibilité des parois.

Le niveau de digestion, et surtout la vitesse de digestion, influencent le volume des digesta dans le rumen. En conséquence, ces paramètres jouent un rôle déterminant sur l'ingestibilité des fourrages.

La dégradation des parois cellulaires dépend directement de l'activité microbienne puisqu'aucune enzyme cellulolytique n'est sécrétée dans le tractus digestif des animaux. Les microbes cellulolytiques ont besoin d'énergie sous forme d'ATP, d'azote sous forme d'ammoniac ou de peptides, et de minéraux (phosphore, soufre) pour croître et produire des enzymes. Tous ces composés sont présents en trop petites quantités dans les fourrages de médiocre qualité. Des rations basées sur de tels fourrages devront par conséquent être supplémentées en énergie, en source adéquate d'azote et en minéraux, afin que les glucides pariétaux puissent être transformés dans le rumen en substances nutritives utilisables par les animaux (AGV, protéines microbiennes).

### 2.4 / La digestion des lipides dans le rumen

Les lipides alimentaires sont principalement composés de triglycérides. Ils sont d'abord hydrolysés par les microorganismes pour donner des acides gras et du glycérol. Ce dernier est ensuite métabolisé en acide propionique. Après hydrolyse, une partie des acides gras est adsorbée sur les particules alimentaires et sur les membranes microbiennes. Les bactéries peuvent alors soit les stocker en tant qu'acides gras libres ou les incorporer dans des structures cellulaires en tant que phospholipides. Les acides gras insaturés sont hydrogénés. Du fait des conditions anaérobies du rumen, les acides gras ne sont pratiquement pas utilisés comme source d'énergie. Une faible quantité est métabolisée en corps cétoniques par l'épithélium du rumen. L'absorption des acides gras longs est très faible dans le rumen.

Les bactéries peuvent synthétiser, à partir des AGV, des acides gras à longue chaîne, saturés ou insaturés (16 et 18 atomes de carbone), ou ramifiés (15 ou 17 atomes de carbone). Ils sont ensuite digérés dans l'intestin avec la matière organique microbienne.

### 3 / Comment optimiser le fonctionnement du rumen ?

Améliorer la fonction du rumen ne signifie pas nécessairement augmenter la digestion dans le rumen, mais plutôt fournir les nutriments qui seront utilisés le plus efficacement par les ruminants. Cela peut se faire par :

- une augmentation de la digestion dans le rumen lorsque les substrats ne sont pas digérés ou sont moins efficacement utilisés ailleurs (glucides pariétaux), ou lorsqu'il s'agit de toxines pouvant être transformées en composés inoffensifs par les microbes du rumen ;
- une diminution de la digestion ruminale lorsque certains composés alimentaires sont métaboliquement utilisés plus efficacement si la digestion a lieu dans l'intestin (protéines, peptides, acides aminés, vitamines, amidon) ;
- des changements dans la nature des produits terminaux de la digestion : l'amidon fournit soit des AGV soit du glucose selon qu'il est digéré dans le rumen ou dans les intestins ; la production de méthane peut être réduite ; la répartition entre les différents AGV peut être modifiée ; la perte d'azote sous forme d'ammoniac peut être diminuée ;
- une augmentation de la synthèse des protéines microbiennes dans le rumen se traduisant par un accroissement du flux duodénal d'azote microbien.

Parmi les nombreux additifs actuellement disponibles (tableau 1), nous présenterons ici les différents additifs chimiques ou naturels et les techniques connus à ce jour pour agir sur les microorganismes du rumen ou leurs activités enzymatiques.

### 3.1 / Les antibiotiques ionophores

Les antibiotiques ionophores présentent la propriété de stimuler le transport actif des cations à travers les membranes biologiques. Monensine, lasalocide et salinomycine sont les antibiotiques ionophores les plus couramment utilisés jusque là. L'avoparcine n'a pas de propriétés ionophores mais son effet sur la digestion et les performances animales est proche de celui observé en présence d'antibiotiques ionophores.

#### a / Effets sur l'écosystème du rumen

Ces molécules agissent sur les échanges de cations à travers les membranes biologiques. Le rejet de cations est généralement compensé par l'entrée de protons ( $H^+$ ) ce qui diminue la force proton-motrice à l'origine du processus de phosphorylation par transport d'électrons (ETP). La production d'ATP est par conséquent réduite. En outre, le pH intracellulaire diminue et les microbes doivent éliminer l'excès d'ions  $H^+$  pour survivre. L'expulsion des ions  $H^+$  est accomplie par le système ATP-ATPase qui fonctionne dans ce cas à l'inverse du sens normal et consomme de l'ATP. En présence d'ionophores, les microbes produisent donc moins d'ATP dont une partie est consommée

**Tableau 1.** Composés utilisés pour modifier les fermentations du rumen et leurs sites d'action connus (d'après Van Nevel et Demeyer 1988).

| Additif                                                                                                                     | Site d'action* |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|
|                                                                                                                             | 1              | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
| <b>Ionophores</b>                                                                                                           |                |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| Monensin                                                                                                                    | 1              | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
| Lasalocid                                                                                                                   | 1              | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |   | 9 |    | 11 |
| Abiérixin                                                                                                                   |                | 2 |   |   |   |   |   | 8 |   |    |    |
| Nigericin                                                                                                                   |                |   |   | 4 |   |   |   |   |   |    |    |
| Cationomycin                                                                                                                | 1              | 2 |   | 4 | 5 |   |   | 8 |   |    |    |
| Tetronasin                                                                                                                  |                | 2 | 3 | 4 |   | 6 |   |   |   |    |    |
| <b>Autres antibiotiques</b>                                                                                                 |                |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| Avoparcin                                                                                                                   |                | 2 | 3 | 4 | 5 |   |   |   |   |    |    |
| Tylosin                                                                                                                     | 1              |   |   | 4 |   | 6 |   |   |   |    |    |
| Chlortetracycline                                                                                                           | 1              | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
| Penicillin                                                                                                                  | 1              | 2 |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| Thiopeptin                                                                                                                  |                | 2 |   | 4 |   | 6 |   |   |   |    |    |
| Flavomycin                                                                                                                  | 1              |   |   | 4 | 5 |   |   |   |   |    |    |
| Virginiamycin                                                                                                               |                | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |   | 8 |   |    | 11 |
| <b>Inhibiteurs de méthane</b>                                                                                               |                |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| Cl- et Br-méthane analogues                                                                                                 |                |   | 3 | 4 | 5 |   |   | 8 |   |    | 11 |
| Acides gras à chaîne longue                                                                                                 | 1              |   |   | 4 | 5 |   | 7 | 8 | 9 | 10 |    |
| Benzo [1,3] dioxins, Sulphate-sulphite, Bromoethanesulphonic acid                                                           |                |   |   | 4 | 5 |   |   |   |   |    |    |
| Nitrate-nitrite                                                                                                             |                |   |   |   | 5 |   |   |   |   |    |    |
| <b>Inhibiteurs de protéase/déaminase</b>                                                                                    |                |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| Diarylodonium                                                                                                               |                |   | 3 | 4 | 5 |   |   |   |   |    |    |
| p-Chloromercuribenzoate                                                                                                     |                | 2 |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| Dithiothreitol                                                                                                              |                | 2 |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| Chloromethyl ketone                                                                                                         |                | 2 |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| EDTA                                                                                                                        |                | 2 |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| <b>Facteurs de croissance</b>                                                                                               |                |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| Iso C4-C5 fatty acids                                                                                                       |                |   |   |   |   |   |   | 8 |   |    |    |
| Niacin                                                                                                                      |                |   |   |   |   |   |   | 8 |   |    |    |
| Thiamin                                                                                                                     |                |   |   | 4 |   |   |   | 8 |   |    |    |
| Phenylpropanoic acid                                                                                                        | 1              |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| Phenylacetic acid                                                                                                           | 1              |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| <b>Sels minéraux (tampons)</b>                                                                                              |                |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| NaHCO <sub>3</sub> , Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub> , MgO, CaCO <sub>3</sub> , Alkaten                                     |                |   |   | 4 |   |   |   | 8 | 9 |    |    |
| <b>Stimulants de salivation</b>                                                                                             |                |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| Slaframine                                                                                                                  | 1              |   |   | 4 |   |   |   | 8 | 9 |    |    |
| Pilocarpine                                                                                                                 |                |   |   | 4 |   |   |   |   | 9 | 10 |    |
| Carbachol                                                                                                                   |                |   |   | 4 |   |   |   |   | 9 |    |    |
| <b>Agents défaunants (éliminant les protozoaires)</b>                                                                       |                |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| Copper sulphate, Dioctyl sodium sulphosuccinate (Manoxol OT), Alcohol ethoxylate (Teric GN 9), Calcium peroxide (Ixpex 80C) | 1              | 2 |   | 4 | 5 |   | 7 | 8 | 9 | 10 |    |

\* (1) Dégradation des parois végétales, (2) Protéolyse, (3) Désaminase, (4) Production d'acides gras volatils et leur proportion relative, (5) Production de méthane, (6) Production de lactate, (7) Nombre de protozoaires, (8) Croissance microbienne et son efficacité, (9) Cinétique des digesta dans le rumen, (10) NH<sub>3</sub> dans le rumen, (11) Conversion du L-tryptophane en 3-méthylindole.

pour rejeter les protons intracellulaires. Au-delà d'un déficit excessif d'ATP, les cellules microbiennes meurent.

Les bactéries Gram-positif sont les plus sensibles aux ionophores. Une telle activité antibiotique explique en grande partie l'action des ionophores au niveau du rumen. D'autres actions, actuellement non connues, doivent probablement avoir lieu au niveau du métabolisme de l'animal ou de certains tissus.

Les ionophores employés comme additifs alimentaires pour ruminants sont connus pour avoir également une activité anticoccidienne efficace. C'est pourquoi ils sont largement employés dans les élevages intensifs de volailles.

#### **b / Effets sur les produits terminaux des fermentations**

Les ionophores augmentent la proportion de propionate aux dépens de l'acétate ou du butyrate dans les mélanges d'AGV. Ils diminuent, par conséquent, la méthanogénèse (tableau 2) et améliorent le rendement de l'énergie métabolisable des rations. Les bactéries méthanogènes sont sensibles aux ionophores mais il semble qu'elles puissent développer des résistances au bout de plusieurs mois. La réduction du méthane se ferait surtout par inhibition du métabolisme du formate qui est utilisé comme précurseur de la formation du CO<sub>2</sub> et du H<sub>2</sub>.

La production de lactate est fortement réduite chez les animaux traités qui reçoivent des rations riches en amidon, comme dans le cas des feedlots américains (Nagaraja *et al* 1986). Les risques d'acidose sont donc diminués.

#### **c / Effets sur la digestion des protéines**

La dégradation des protéines dans le rumen est fortement diminuée par l'ajout d'ionophores. Il semble que l'effet inhibiteur majeur concerne la dégradation des peptides et surtout la désamination des acides aminés. Les activités des désaminases et des transaminases sont davantage inhibées que celles des protéases. Consécutivement à la réduction de la production de méthane, le transfert d'hydrogène est modifié. L'augmentation possible du rapport intracellulaire NADH/NAD pourrait expliquer l'effet inhibiteur sur les désaminases. Une réduction des concentrations d'N-NH<sub>3</sub> est donc fréquemment observée chez les animaux recevant des ionophores (Bogaert *et al* 1991).

L'activité antibiotique des ionophores a un effet négatif sur le rendement de la synthèse microbienne dans le rumen et sur le flux de protéines microbiennes vers le duodénum. Le flux total d'azote  $\alpha$ -aminé vers le duodénum n'est généralement pas altéré par la présence d'ionophores (Gomez *et al* 1991) ; la réduction de l'azote microbien est compensée par une augmentation du flux d'azote alimentaire non dégradé dans le rumen si on suppose que les ionophores n'ont pas d'effet sur l'azote endogène (tableau 3). La substitution d'une partie des protéines microbiennes par des protéines alimentaires peut dans certains cas modifier le profil d'acides aminés qui entrent dans l'intestin des ruminants.

#### **d / Effets sur la digestion des glucides, de l'amidon et des glucides pariétaux**

Il est important ici de distinguer les expériences *in vitro* et *in vivo*. Une inhibition

Tableau 2. Effet du lasalocide et de la cationomycine sur les produits terminaux de la fermentation dans le rumen du mouton mesurée *in vivo* (d'après Bogaert *et al* 1991).

| Régimes                          | Témoin            | Lasalocide        | Cationomycine     | Erreur standard |
|----------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| pH                               | 6,28              | 6,29              | 6,27              | 0,04            |
| Acides gras volatils             |                   |                   |                   |                 |
| -Totaux (mM/l)                   | 95,9              | 94,9              | 95,2              | 4,9             |
| - Pourcentage molaire            |                   |                   |                   |                 |
| Acétate                          | 66,1 <sup>a</sup> | 63,8 <sup>b</sup> | 65,7 <sup>a</sup> | 0,6             |
| Propionate                       | 14,9 <sup>a</sup> | 19,4 <sup>b</sup> | 18,9 <sup>b</sup> | 1,5             |
| Isobutyrate                      | 1,20              | 1,10              | 1,14              | 0,04            |
| Butyrate                         | 14,1 <sup>a</sup> | 12,7 <sup>b</sup> | 11,7 <sup>b</sup> | 0,6             |
| Isovalerate                      | 1,48              | 1,44              | 1,41              | 0,08            |
| - Acétate/propionate             | 4,22 <sup>a</sup> | 3,31 <sup>b</sup> | 3,59 <sup>b</sup> | 0,30            |
| Gaz                              |                   |                   |                   |                 |
| CH <sub>4</sub> *                | 39,6              | 39,7              | 38,3              | 3,4             |
| CO <sub>2</sub> *                | 52,7              | 54,6              | 58,6              | 2,3             |
| N <sub>2</sub> *                 | 7,70              | 6,07              | 3,10              | 2,4             |
| H <sub>2</sub> *                 | 0,077             | 0,113             | 0,127             | 0,08            |
| CO <sub>2</sub> /CH <sub>4</sub> | 1,35              | 1,42              | 1,54              | 0,15            |
| NH <sub>3</sub> -N (mg/l)        | 279 <sup>a</sup>  | 243 <sup>b</sup>  | 234 <sup>b</sup>  | 8,3             |

\* Composition centésimale

<sup>a, b</sup> Sur la même ligne, les moyennes affectées de lettres différentes sont significativement différentes à P < 0,05.

**Tableau 3.** Effet du lasalocide et de la cationomycine sur les flux duodénaux et iléaux chez le mouton (d'après Gomez et al 1991).

| Régimes                 | Témoin            | Lasalocide        | Cationomycine     | SEM  |
|-------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------|
| MS ingérée (g/j)        | 1059              | 1058              | 1070              | 14,7 |
| N ingéré (g/j)          | 26,5              | 26,5              | 26,9              | 1,7  |
| Flux duodénaux (g/j)    |                   |                   |                   |      |
| - MS totale             | 611               | 627               | 571               | 32,5 |
| - MO totale             | 492               | 507               | 460               | 24,4 |
| N total                 | 20,3              | 19,7              | 19,2              | 3,3  |
| N-NH <sub>3</sub>       | 1,3               | 1,1               | 1,0               | 0,1  |
| N non NH <sub>3</sub>   | 19,0              | 18,5              | 18,2              | 1,7  |
| - MO microbienne        | 186 <sup>a</sup>  | 140 <sup>b</sup>  | 140 <sup>b</sup>  | 18,8 |
| N microbien             | 15,3 <sup>a</sup> | 12,5 <sup>b</sup> | 10,7 <sup>b</sup> | 1,2  |
| N alimentaire           | 3,6 <sup>a</sup>  | 6,0 <sup>b</sup>  | 7,3 <sup>b</sup>  | 1,1  |
| Flux iléaux (g/j)       |                   |                   |                   |      |
| - MS totale             | 495               | 508               | 489               | 24,8 |
| - MO totale             | 384               | 392               | 378               | 18,4 |
| - N total               | 10,3              | 9,2               | 9,2               | 0,6  |
| - N-NH <sub>3</sub>     | 0,9               | 1,1               | 1,0               | 0,1  |
| - N non NH <sub>3</sub> | 9,3               | 8,1               | 8,2               | 0,6  |

MS : matière sèche ; MO : matière organique ; SEM : erreur standard des moyennes ; N-NH<sub>3</sub> : azote ammoniacal ; N alimentaire : (N non NH<sub>3</sub> - N microbien)

<sup>a,b</sup> : les valeurs affectées de lettres différentes sur une même ligne sont significativement différentes à P < 0,05.

modérée de la cellulolyse est généralement observée *in vitro* alors qu'aucun effet n'est noté *in vivo*. Il semblerait que les systèmes *in vitro* de longue durée sélectionnent une population microbienne qui est plus sensible aux ionophores. Un effet légèrement négatif est parfois observé lorsque les doses d'ionophores sont élevées (40 ppm). Celui-ci s'estompe avec le temps.

La digestibilité de l'amidon n'est généralement pas influencée de manière significative par les ionophores.

### e / Effets sur les performances de croissance des animaux

Les essais conduits sur animaux ont montré que les ionophores augmentent l'efficacité alimentaire chez les bovins, soit par la réduction de l'ingestion en maintenant la même croissance (cas des régimes riches en concentrés), soit par l'augmentation des gains de poids alors que l'ingestion n'est pas modifiée (cas des régimes riches en fourrages). Toutefois, l'effet sur les produits terminaux de la fermentation du rumen (augmentation de la production de propionate et réduction de la méthanogénèse) n'explique que partiellement les améliorations notées sur la production animale. Les modifications dans la composition qualitative du flux protéique vers le duodénum ne permettent pas non plus d'expliquer la réponse des animaux. Il est possible que la protection des oligopeptides dans le rumen se traduise par une absorption importante de ces molécules à ce

niveau. Aucun effet significatif sur la digestion au-delà du rumen n'a été observé dans les travaux *in vivo* (Rogers et al 1991). Des modifications de l'état hormonal des animaux, ainsi que des effets secondaires sur l'utilisation métabolique des nutriments par les tissus doivent être pris en considération pour expliquer les résultats zootechniques.

### 3.2 / Facteurs de croissance des microbes du rumen

La niacine (ou acide nicotinique) est considérée comme ayant un effet positif sur l'efficacité de la synthèse protéique microbienne sans modifier la production d'AGV. Parfois, elle n'a aucun effet, ou a même un effet négatif, sur la synthèse microbienne quand les animaux reçoivent de l'urée comme seule source azotée. On observe des concentrations élevées de niacine dans le rumen et le duodénum des animaux traités, indiquant une augmentation de sa fourniture et de sa disponibilité au niveau intestinal. Des effets positifs sur les performances d'agneaux, des bovins et des vaches laitières ont été reliés au fait que la niacine peut aider à la prévention de cétose (Brent et Bartley 1984).

La thiamine (vitamine B1) augmente considérablement la synthèse microbienne et la production de propionate dans le rumen. Sa carence est liée à l'apparition de troubles comportementaux des animaux dus à une nécrose du cortex cérébral (NCC) (Jean Blain et Alves de Oliveira 1994).

**Les ionophores diminuent la dégradation des protéines alimentaires et la synthèse des protéines microbiennes : la composition des protéines arrivant dans l'intestin peut donc être modifiée.**

Les isoacides (isovalérique, isobutyrique, 2-éthylbutyrique) augmentent la synthèse microbienne *in vitro* mais n'ont pas ou peu d'effet significatif lorsqu'ils sont utilisés *in vivo*. L'amélioration de la digestion des glucides pariétaux parfois observée s'explique par les besoins spécifiques des bactéries cellulolytiques en chaînes carbonées. Ils semblent efficaces dans le cas de régimes carencés en protéines dégradables. *In vitro*, l'acide 3-phénylpropanoïque stimule la vitesse de croissance et l'activité cellulolytique de *Ruminococcus albus*, mais il n'a aucun effet sur *R. flavefaciens* et *B. fibrisolvens*.

### 3.3 / Les inhibiteurs de protéolyse ou de désamination

L'inhibition de la désamination des acides aminés est un objectif recherché pour valoriser l'azote des rations et pour améliorer l'efficacité de la synthèse nette microbienne. Si les acides aminés devaient être évacués intacts hors du rumen ou incorporés directement dans les protéines microbiennes plutôt que d'être dégradés en ammoniac, lequel sera ensuite utilisé pour synthétiser des acides aminés, on économiserait le coût énergétique de la resynthèse. En outre, il faut considérer qu'une partie de N-NH<sub>3</sub> produit dans le rumen est excrétée dans les urines sous forme d'urée.

Les composés de type diaryliodonium limitent la dégradation des acides aminés du rumen par inhibition de leur transport intracellulaire chez les bactéries. Ils produisent aussi une réduction de la méthanogénèse et du propionate sans modifier la concentration d'hydrogène libre dans les gaz. Cela signifie qu'ils ont un effet négatif sur les précurseurs du méthane plutôt que sur les bactéries méthanogènes. Les composés de type diaryliodonium améliorent la rétention de l'azote *in vivo*. *P. ruminicola*, connue pour jouer un rôle essentiel dans le catabolisme des acides aminés au sein du rumen, est particulièrement sensible à ces molécules.

La désamination peut être inhibée par l'hydrazine (NH<sub>2</sub>-NH<sub>2</sub>) et par des composés similaires, mais leur toxicité élevée interdit leur utilisation *in vivo*.

### 3.4 / L'ajout de substances tampon

Les substances tampons NaHCO<sub>3</sub>, Na<sub>2</sub> CO<sub>3</sub>, Ca CO<sub>3</sub> et Mg O ont été largement utilisées comme additifs à la ration des ruminants pour maintenir le pH du rumen dans une plage de valeurs allant de 6 à 7, correspondant aux conditions optimales pour l'activité microbienne. Leur emploi a donc été recommandé pour les animaux recevant des rations riches en concentrés énergétiques qui risquent de provoquer des acidoses.

L'addition de ces composés à la ration se traduit généralement par une augmentation de la vitesse de renouvellement de la phase liquide du rumen, alors que le pH est en général peu modifié. L'effet sur la dynamique des digesta provoque une amélioration de l'efficacité

de la synthèse microbienne et une augmentation de la proportion d'acétate dans les AGV. Il entraîne également un déplacement de la digestion des protéines et de l'amidon vers l'intestin grêle. L'action sur la cellulolyse ruminale est difficile à caractériser puisque les résultats sont variables.

### 3.5 / La défaunation du rumen

Les protozoaires jouent un rôle important dans la digestion du rumen, mais ne sont pas essentiels pour les ruminants. La défaunation du rumen, c'est-à-dire l'élimination des protozoaires, est une méthode courante pour évaluer leur effet global. Différentes techniques sont disponibles, basées soit sur l'isolement des animaux quelques jours après la naissance, soit sur l'utilisation de substances chimiques toxiques pour les protozoaires, soit en vidant et lavant le rumen puis en traitant le contenu du rumen avant sa réintroduction. Il faut toutefois préciser que ces techniques ne sont disponibles que dans les laboratoires de recherches. Des travaux sont entrepris pour mettre au point des procédés qui pourraient être utilisés dans les exploitations.

#### a / Effet sur l'écosystème microbien

L'élimination des protozoaires provoque une augmentation du nombre total de bactéries qui s'explique par l'absence de prédation. Cette prédation pouvant être sélective, la défaunation agit non seulement sur le nombre de bactéries, mais aussi sur la composition du mélange bactérien, ainsi, par exemple, la concentration de bactéries amylolytiques augmente. L'effet sur les bactéries cellulolytiques a été peu étudié.

Les protozoaires sont associés étroitement à quelques bactéries symbiotiques, notamment aux bactéries méthanogènes qui sont fixées à leur surface, et à des bactéries qui vivent à l'intérieur de leur endoplasme. Parmi ces dernières, certaines sont localisées dans les vacuoles digestives et d'autres ont été récemment découvertes dans le cytoplasme. Une partie au moins des bactéries symbiotiques est probablement éliminée avec les protozoaires au cours de la défaunation.

L'effet de la défaunation sur la population des champignons est très difficile à évaluer car nous ne disposons pas de méthode fiable pour mesurer leur évolution dans le rumen. Ceci explique que des résultats contradictoires aient pu être obtenus par les différents chercheurs qui se sont intéressés à ce problème (Romulo *et al* 1989, Jouany 1991).

#### b / Effet sur la digestion de l'azote dans le rumen (tableau 4)

Il ressort clairement, à partir des nombreuses études menées à l'INRA depuis 10 ans en collaboration avec des chercheurs étrangers, que l'élimination des protozoaires diminue la dégradation des protéines alimentaires et microbiennes dans le rumen (Ushida et Jouany 1985) et réduit la concentration de

Tableau 4. Effet de la défaunation sur le flux d'azote duodénal (g/j).

| Références                 | NAN <sup>(1)</sup> |     | N alimentaire <sup>(2)</sup> |     | N microbien <sup>(3)</sup> |      | N protozoaires<br>dans duodénum<br>D (%N microbien) |
|----------------------------|--------------------|-----|------------------------------|-----|----------------------------|------|-----------------------------------------------------|
|                            | F <sup>(4)</sup>   | D   | F                            | D   | F                          | D    |                                                     |
| Lindsay et Hogan 1972      | 18                 | 21  | 6                            | 7   | 12(a)                      | 14   | -                                                   |
|                            | -                  | -   | 11                           | 13  | 18(a)                      | 19   | -                                                   |
| Jouany 1978                | -                  | -   | -                            | -   | -                          | -    | 10 - 55                                             |
| Harrison <i>et al</i> 1979 | -                  | -   | -                            | -   | -                          | -    | 23 - 28                                             |
| Collombier 1981            | 23                 | 28* | 9                            | 10  | 14(a)                      | 18*  | -                                                   |
| Jouany et Thivend 1983     | 25                 | 25  | 9                            | 9   | 16(a)                      | 16   | 15                                                  |
| Veira <i>et al</i> 1983    | 16                 | 17  | -                            | -   | -                          | -    | -                                                   |
| Punia <i>et al</i> 1984a   | -                  | -   | -                            | -   | -                          | -    | 26 - 29                                             |
| Punia <i>et al</i> 1984b   | -                  | -   | -                            | -   | -                          | -    | 21                                                  |
| Ushida <i>et al</i> 1984   | 23                 | 33  | 11                           | 15* | 12(a)                      | 18*  | 21                                                  |
|                            | -                  | -   | 8                            | 15* | 15(b)                      | 18   | -                                                   |
| Rowe <i>et al</i> 1985     | 19                 | 22* | 7                            | 7   | 12(c)                      | 15   | -                                                   |
| Kayouli <i>et al</i> 1986  | 23                 | 30* | 6                            | 14  | 16(a)                      | 16   | -                                                   |
|                            | -                  | -   | 9                            | 9   | 10(a)                      | 17   | -                                                   |
| Meyer <i>et al</i> 1986    | 19                 | 22  | 7                            | 5   | 8(a)                       | 16*  | 36                                                  |
|                            | -                  | -   | -                            | -   | 12(d)                      | 17*  | -                                                   |
|                            | -                  | -   | -                            | -   | 4(e)                       | < 1* | -                                                   |
| Ushida <i>et al</i> 1986   | 24                 | 30  | 9                            | 11* | 15(a)                      | 19   | 7                                                   |
|                            | -                  | -   | 8                            | 12* | 16(b)                      | 18   | -                                                   |
| Ushida <i>et al</i> 1990   | 13                 | 16* | 8                            | 8   | 6(a)                       | 8*   | 22(g)                                               |
|                            | 13                 | 19* | 7                            | 9   | 7(a)                       | 9*   | 32(g)                                               |

<sup>(1)</sup> NAN = azote non ammoniacal<sup>(2)</sup> azote alimentaire = azote non ammoniacal - N microbien<sup>(3)</sup> azote microbien déterminé selon (a) DAP ; (b) bases puriques ; (c) <sup>15</sup>N ; (d) <sup>35</sup>S ; (e) azote des protozoaires calculé selon<sup>35</sup>S (-) DAP ; (g) ARN (-) DAP<sup>(4)</sup> F = animaux faunés ; D = animaux défaunés

\* effet significatif de la défaunation (P &lt; 0,05)

NH<sub>3</sub> dans le jus de rumen, ce qui explique l'excrétion moindre d'azote urinaire chez ces animaux. La défaunation augmente le flux de protéines dans le duodénum et la fourniture d'acides aminés à l'animal (Jouany 1991). Plus récemment (Jouany *et al* (1992) ont montré que les ciliés entodiniomorphes de grande taille dégradent activement les protéines insolubles alors qu'une diminution de la dégradation des protéines apparaît nettement lorsque le seul cilié *Isotricha* est présent dans le rumen. Les pertes d'azote dans l'urine devraient, dans ce cas, être fortement diminuées.

La synthèse des protéines microbiennes est largement améliorée par la défaunation puisque les protozoaires consomment des quantités importantes de bactéries, pouvant aller jusqu'à 90 g en poids sec par jour chez le mouton selon Coleman (1975).

### c / Effet sur la digestion des constituants pariétaux (tableau 5)

Des expériences *in vivo* sur des ovins fistulés ont montré que la digestion des parois végétales dans le rumen est réduite d'environ 30% par la défaunation. Un déplacement de la digestion du rumen vers le gros intestin se produit et compense partiellement la réduction de

la digestion ruminale. Ce déplacement provoque une augmentation de l'excrétion d'azote et d'énergie dans les fèces, et cela doit être pris en considération dans le bilan global des effets de la défaunation.

Utilisant une ration à base de paille de blé traitée par NH<sub>3</sub> supplémentée ou non avec du maïs, Ushida et Jouany (1990) ont observé que la digestibilité de la fraction NDF (représentant environ la totalité des composés de la paroi végétale) était réduite par la défaunation de 30 et 8 % dans les rations supplémentées ou non, respectivement.

Les protozoaires avalent les grains d'amidon et les stockent dans leur cytoplasme ce qui permet de réguler les fermentations avec des régimes supplémentés. Cette plus grande stabilité des conditions physico-chimiques du milieu est favorable au développement des bactéries cellulolytiques ce qui permet d'expliquer l'importance de l'effet de la défaunation sur la cellulolyse avec des régimes à teneur élevée en énergie fermentescible.

Employant le modèle d'Ørskov et Mc Donald (1979), Jouany *et al* (données non publiées) ont observé qu'à la fois le taux maximal de dégradation et la vitesse de dégradation *in situ* des pailles de blé étaient réduits par la défaunation.

**L'élimination des protozoaires du rumen diminue la dégradation des protéines alimentaires et augmente la synthèse protéique microbienne. La fourniture d'acides aminés aux animaux est augmentée.**

Tableau 5. Effet de la défaunation sur la digestion des parois végétales

| Digestibilité apparente        | dans le rumen |       |      |        |      |         | dans l'ensemble du tube digestif |      |      |         |
|--------------------------------|---------------|-------|------|--------|------|---------|----------------------------------|------|------|---------|
|                                | MO            |       | NDF  |        | ADF  |         | NDF                              |      | ADF  |         |
|                                | F             | D     | F    | D      | F    | D       | F                                | D    | F    | D       |
| Klopfenstein <i>et al</i> 1966 |               |       |      |        |      |         |                                  |      | 0,71 | 0,69    |
| Luther <i>et al</i> 1966       |               |       |      |        |      |         |                                  |      | 0,53 | 0,54    |
|                                |               |       |      |        |      |         |                                  |      | 0,41 | 0,52*   |
| Lindsay et Hogan 1972          | 0,41          | 0,35  |      |        |      |         |                                  |      |      |         |
|                                | 0,45          | 0,41  |      |        |      |         |                                  |      |      |         |
|                                | 0,32          | 0,23* |      |        |      |         |                                  |      |      |         |
| Jouany <i>et al</i> 1981       |               |       |      |        |      |         |                                  |      | 0,48 | 0,42*   |
|                                |               |       |      |        |      |         |                                  |      | 0,71 | 0,69    |
|                                |               |       |      |        |      |         |                                  |      | 0,60 | 0,56    |
|                                |               |       |      |        |      |         |                                  |      | 0,69 | 0,66    |
|                                |               |       |      |        |      |         |                                  |      | 0,69 | 0,62    |
|                                |               |       |      |        |      |         |                                  |      | 0,59 | 0,55    |
|                                |               |       |      |        |      |         |                                  |      | 0,42 | 0,33    |
| Whitelaw <i>et al</i> 1984     | 0,84          | 0,83  |      |        |      |         |                                  |      |      |         |
| Veira <i>et al</i> 1984        | 0,54          | 0,47  |      |        |      |         |                                  |      |      |         |
| Rowe <i>et al</i> 1985         | 0,34          | 0,32  |      |        |      |         |                                  |      |      |         |
| Kayouli <i>et al</i> 1986      | 0,42          | 0,35  |      |        | 0,50 | 0,36    |                                  |      | 0,55 | 0,56    |
|                                | 0,51          | -     |      |        | 0,54 | -       |                                  |      | 0,59 | -       |
|                                | 0,59          | 0,46  |      |        | 0,60 | 0,49    |                                  |      | 0,60 | 0,63    |
| Meyer <i>et al</i> 1986        | 0,49          | 0,44  |      |        |      |         |                                  |      |      |         |
|                                | 0,63          | 0,56* |      |        |      |         |                                  |      |      |         |
| Punia <i>et al</i> 1987        | 0,45          | 0,42* | 0,55 | 0,50*  | 0,54 | 0,49*   | 0,59                             | 0,56 | 0,53 | 0,51    |
|                                | 0,44          | 0,41* | 0,57 | 0,50*  | 0,55 | 0,49*   | 0,61                             | 0,56 | 0,56 | 0,50    |
| Ushida et Jouany 1990          | 0,43          | 0,29  | 0,41 | 0,28** | 0,34 | 0,26*   | 0,47                             | 0,42 | 0,40 | 0,39    |
|                                | 0,37          | 0,37  | 0,51 | 0,45*  | 0,51 | 0,48    | 0,58                             | 0,57 | 0,58 | 0,58    |
| Ushida <i>et al</i> 1990       | 0,45          | 0,44  | 0,64 | 0,58*  | 0,60 | 0,58    | 0,69                             | 0,65 | 0,65 | 0,62    |
|                                | 0,50          | 0,39  | 0,59 | 0,41*  | 0,60 | 0,45*** | 0,66                             | 0,57 | 0,67 | 0,59*** |

MO : matière organique, NDF : neutral detergent fibre, ADF : acid detergent fibre.  
F : animaux faunés, D : animaux défaunés.  
Les différences entre F et d sont significatives (\*P < 0,05 ; \*\* P < 0,01 ; \*\*\* P < 0,005).

Mais la défaunation entraîne une diminution de la digestion des parois végétales qui peut atteindre 30 %.

d / Effets sur les produits terminaux des fermentations ruminales

La défaunation entraîne une légère diminution de la production totale des AGV, ou bien n'a aucun effet. On observe une réduction de la proportion molaire de l'acide butyrique au profit de l'acide propionique ou de l'acide acétique dans le mélange des AGV. Corrélativement, la méthanogénèse est diminuée de 30 à 45%, ce qui représente un avantage certain dans le métabolisme énergétique des animaux ayant des besoins énergétiques élevés et limite la contribution de ce gaz à l'effet de serre, lequel est dû en partie à l'augmentation de la concentration de méthane dans l'atmosphère de notre planète.

La défaunation réduit la concentration de N-NH3 dans le rumen. Cela résulte d'une dégradation plus faible des protéines alimentaires et d'un recyclage plus faible de l'azote microbien dans le rumen.

e / Effets sur les performances animales (tableau 6)

Les résultats obtenus sont contradictoires. Il ne fait aucun doute que la défaunation a un

effet positif net sur la fourniture d'acides aminés aux animaux. Cela explique pourquoi la défaunation améliore la croissance de jeunes animaux quand ceux-ci sont nourris avec des rations à faible teneur en protéines non dégradables dans le rumen. En revanche, la présence des protozoaires est recommandée avec des rations basées sur des fourrages supplémentés avec de l'amidon. L'effet de la défaunation chez les animaux recevant des rations riches en glucides solubles qui favorisent le développement des ciliés holotriches n'est pas clair. A partir d'essais réalisés par des chercheurs australiens, il semblerait que dans ce cas précis, la défaunation soit plus favorable aux animaux mais ces résultats doivent être confirmés.

f / Effets sur les toxines

Les protozoaires peuvent transformer certaines toxines d'origine alimentaire ou produites par des moisissures en substances non toxiques. Les animaux défaunés y sont par conséquent plus sensibles. Une grande sensibilité à la toxicité du cuivre des animaux défaunés a également été mise en évidence par Ivan *et al* (1986).

Tableau 6. Effet de la défaunation sur les performances des animaux (d'après Jouany 1991).

|                                | Animal | Croissance (g/j)   |       | Ingestion (g/j) |       |
|--------------------------------|--------|--------------------|-------|-----------------|-------|
|                                |        | F                  | D     | F               | D     |
| Abou Akkada et El Shazly 1964  | Agneau | 120                | 96    |                 |       |
|                                |        | 96                 | 111   |                 |       |
|                                |        | 91                 | 106   |                 |       |
| Christiansen <i>et al</i> 1965 | Agneau | 280                | 210   |                 |       |
| Borhami <i>et al</i> 1967      | Veau   | 380                | 330   | 122 #           | 122   |
|                                |        | 400                | 310   | 169 #           | 175   |
|                                |        | 360                | 240   | 163 #           | 150   |
| Bird et Leng 1978              | Veau   | 410                | 320   | 159 #           | 174   |
|                                |        | 451                | 490   | 3760            | 3650  |
|                                |        | 530                | 757*  | 4150            | 4230  |
| Bird <i>et al</i> 1978         | Agneau | 0                  | 35    |                 |       |
|                                |        | 70                 | 130   |                 |       |
|                                |        | 140                | 170   |                 |       |
|                                |        | 180                | 150   |                 |       |
| Itabashi et Matsukawa 1979     | Veau   | <§                 |       |                 |       |
|                                |        | =§                 |       |                 |       |
| Ramaprasad et Raghavan 1981    | Agneau | 66                 | 46*   | 495             | 447   |
| Demeyer <i>et al</i> 1982      | Agneau | 181                | 213   | 871             | 857*  |
|                                |        | 102                | 140*  | 878             | 964   |
|                                |        | 239                | 192   | 1766            | 1895  |
|                                |        | 135                | 208*  | 1127            | 1530* |
| Bird et Leng 1984              | Agneau | 122                | 135   | 865             | 890   |
|                                |        | 8 <sup>++</sup>    | 11    |                 |       |
|                                |        | 122                | 132   | 870             | 930   |
|                                |        | 8 <sup>++</sup>    | 11    |                 |       |
| Van Nevel <i>et al</i> 1985    | Agneau | 88                 | 125*  | 1015            | 1085  |
|                                |        | 109                | 99    | 1166            | 1189  |
|                                |        | 100                | 120*  | 1085            | 1114  |
| Ivan <i>et al</i> 1992         | Bélier | 4,58 <sup>+</sup>  | 7,02  | 1710            | 1480  |
| Yang et Varga 1993             | Vache  | 27700 <sup>+</sup> | 24600 | 19400           | 18100 |

F+ = Animaux faunés ; D = animaux défaunés

# Quantité totale de nutriments digestibles ingérés

§&lt; Croissance supérieure chez les animaux faunés ; = absence d'effet de la défaunation ;

++ Croissance de la laine

\* L'effet de la défaunation est significatif (P&lt;0,05)

+ Quantité de lait produite

### 3.6 / Addition de lipides aux rations

Les rations usuelles pour les ruminants contiennent environ 1 à 2,5 % d'acides gras. Afin d'augmenter la densité énergétique des rations distribuées aux vaches laitières à haut potentiel de production, jusqu'à 10 % de lipides ont pu être ajoutés à la matière sèche des rations.

Les acides gras sont connus pour avoir des effets négatifs sur la digestion dans le rumen, principalement sur la dégradation des glucides pariétaux. L'effet est plus important avec des acides poly-insaturés (huile de lin) qu'avec des acides gras saturés (huile de palme, lipides animaux). La présence d'acides gras poly-insaturés entraîne une diminution du nombre de protozoaires dans le rumen. L'effet négatif sur la cellulolyse peut être réduit ou même supprimé par l'addition de Ca<sup>++</sup>, dont la disponibilité pour les bactéries cellulolytiques (rôle de Ca<sup>++</sup> dans l'adhésion) deviendrait limitante suite à la formation de savons insolubles avec les acides gras. L'amélioration du rendement de la synthèse microbienne qui est généralement observée (N microbien / kg MOF) peut s'expli-

quer par l'effet délétère des acides gras sur les protozoaires.

La diminution de la digestion de la matière organique du rumen (MOF) explique que le flux azoté microbien dans le duodénum (N microbien) ne soit généralement pas augmenté chez les animaux ayant reçu des rations supplémentées en lipides.

On note également une diminution de la proportion d'acétate au profit de celle du propionate dans le mélange des AGV, ainsi qu'une baisse de la production de méthane dans les gaz de fermentation du rumen.

### 3.7 / Les inhibiteurs de méthane

L'inhibition de la méthanogénèse ruminale est un facteur positif pour l'utilisation énergétique de la ration par l'animal et pour la protection de notre environnement. Toutefois, il faut veiller à ce que l'hydrogène métabolique ne s'accumule pas dans le rumen, ce qui aurait un effet néfaste sur la cellulolyse. Parmi les composés toxiques pour les bactéries méthano-



gènes, les plus connus sont les analogues halogénés du méthane, les sulfites, les nitrates, les acides gras insaturés, le trichloroéthyl-pivalate ou -adipate (Van Nevel et Demeyer 1988).

L'inhibition de la formation du méthane provoque une accumulation d'hydrogène libre et modifie le rapport NADH/NAD entraînant des effets négatifs sur l'activité microbienne si d'autres voies métaboliques utilisatrices de l'hydrogène ne sont pas sollicitées. Généralement, l'inhibition du méthane provoque une augmentation de la production de propionate et de butyrate qui utilisent une partie de l'hydrogène métabolique disponible (Van Nevel et Demeyer, 1988).

L'action des inhibiteurs de méthane est particulièrement favorable pour les animaux recevant des fourrages grossiers pour lesquels la production de méthane est importante alors que la production de propionate est faible.

L'inhibiteur le plus efficace est le chorofome, mais son utilisation pratique est difficile à envisager (volatilité, toxicité).

### 3.8 / Les probiotiques

Certains champignons (*Aspergillus orizae* - AO-) ou levures vivantes (*Saccharomyces cerevisiae* - SC-) ont été utilisés au cours de ces dernières années comme probiotiques pour les ruminants bien que leur intérêt pour l'animal soit encore aujourd'hui l'objet de débats contradictoires. Bien qu'ils ne se développent pas dans le rumen, ils semblent agir sur l'écosystème microbien en augmentant le nombre total de bactéries anaérobies et, à un degré moindre, en favorisant le développement des bactéries cellulolytiques. L'effet le plus net observé au niveau du rumen est une augmentation de l'activité cellulolytique des bactéries. Parfois une diminution de la quantité de lactate intervient dans le cas de régimes riches en amidon.

Les schémas de Offer (1990) et de Wallace et Newbold (1992) offrent 2 possibilités : soit les modifications des conditions physico-chimiques du milieu sont à l'origine de la stimulation de la croissance des bactéries dans le rumen, soit elles en sont la conséquence. L'effet sur la digestion au niveau du rumen et sur les performances des animaux relèveraient directement de l'évolution de la population bactérienne du rumen. Les levures vivantes n'auraient, par contre, pas d'effet sur les protozoaires ou les champignons anaérobies du rumen (Wallace et Newbold 1992).

Les effets de SC et de AO sur les paramètres fermentaires du rumen semblent être différents. Lorsqu'elles existent, les modifications induites au niveau des AGV sont faibles : SC provoque une légère augmentation de la proportion de propionate alors que AO favorise celle de l'acétate. Parfois, il n'y a pas de modifications des AGV, voire une évolution inverse à celle précédemment décrite. En général, la concentration totale des AGV n'est pas modifiée. L'évolution de la méthanogénèse n'est pas constante. Son augmentation a parfois été observée, en même temps qu'un accroissement de la propor-

tion de propionate dans le mélange des AGV (Martin *et al* 1989), ce qui ne correspond pas à la distribution de l'hydrogène dans les équations stoechiométriques classiques de fermentation dans le rumen. Il est surprenant de constater que la production d'hydrogène augmente parfois en même temps que celle du méthane (Martin et Nisbet 1990). Une réduction de la concentration de lactate a parfois été observée. Elle serait due à une stimulation de *Selenomonas ruminantium*, bactérie utilisatrice du lactate, en présence de malate présent dans le milieu des levures (Nisbet et Martin 1990).

Le plupart des études réalisées *in vivo* ont montré que la concentration d'azote ammoniacal varie peu, mais qu'elle a tendance à augmenter (Oellermann 1990). De même, des augmentations ont été constatées avec AO (Wiedmeier *et al.* 1987). Cela pourrait provenir d'une stimulation de l'activité protéolytique dans le rumen comme cela a été mis en évidence par Campos *et al* (1990) avec AO, et par Wiedmeier *et al* (1987) avec SC. Une tendance à l'augmentation de la désamination des acides aminés a été observée avec AO (Mc Kain *et al* 1991) et avec SC (Newbold 1990). L'évolution du pH en présence de probiotiques est difficile à caractériser. Elle se traduit tantôt par une augmentation, tantôt par une diminution, aussi bien avec AO qu'avec SC (Wallace et Newbold 1992).

Si, comme on le suppose, il y a un effet positif sur la croissance microbienne, il est vraisemblable que le rendement de la synthèse microbienne soit accru par l'addition de probiotiques dans le rumen. Le flux d'azote non-ammoniacal duodéal devrait donc être augmenté comme l'ont montré Edwards *et al* (1990), Williams *et al* (1990), Erasmus *et al* (1992). Selon Wanderley *et al* (1987), l'augmentation du flux d'azote  $\alpha$ -aminé duodéal serait due à la fois à un accroissement du flux d'azote alimentaire non dégradé dans le rumen et du flux d'azote bactérien. Toutefois ces résultats devront être confirmés.

Les probiotiques peuvent également complexer certains minéraux ou oligo-éléments et agir sur leur métabolisme. Des travaux antérieurs ont montré qu'ils stimulent les défenses immunitaires des animaux. Ils pourraient aussi avoir un effet au niveau de l'intestin mais cela n'a pas été démontré. La réponse à l'addition de probiotique n'est pas systématique chez les ruminants. Cette réponse varie selon les souches d'une même levure. C'est pourquoi des travaux supplémentaires sont nécessaires pour comprendre leur mode d'action et connaître dans quelles situations elles peuvent être bénéfiques pour les animaux et économiquement rentable pour les éleveurs.

Des modifications du génome des levures vivantes pourraient être envisagées pour introduire dans le rumen des fonctions nouvelles ou pour en modifier certaines qui existent déjà, et constituer une alternative aux bactéries manipulées génétiquement qui ne peuvent pas se maintenir dans le rumen. Il s'agit là, toutefois, d'une vue très futuriste de l'emploi des levures comme additif biologique chez le ruminant.

**L'effet des probiotiques, champignons ou levures vivantes, est essentiellement d'augmenter l'activité cellulolytique des bactéries.**

## Références bibliographiques

- Abou Akkada A.R., El Shazly K., 1964. Effect of absence of ciliate protozoa from the rumen on microbial activity on growth of lambs. *Appl. Microbiol.*, 11, 384-390.
- Bird S., Leng R.A., 1978. The effects of defaunation of the rumen on the growth of cattle on low-protein high-energy diets. *Br. J. Nutr.*, 40, 103-167.
- Bird S., Leng R.A., 1984. Further studies on the effects of the presence or absence of protozoa in the rumen on liveweight gain and wool growth in sheep. *Br. J. Nutr.*, 52, 607-611.
- Bird S., Baigent D.R., Dixon R., Leng R.A., 1978. Ruminal protozoa and growth of lambs. *Proc. Austr. Soc. Anim. Prod.*, 12, 137 (Abstract).
- Bogaert C., Gomez L., Jouany J.P., 1991. Effects of lasalocid and cationomycin on the digestion of plant cell wall in sheep. *Can. J. Anim. Sci.*, 71, 379-388.
- Bonhomme A., Fonty G., Sénaud J., 1982. Essai d'obtention et de survie de ciliés entodiniomorphes du rumen en cultures axéniques. *Ann. Microbiol. (Institut Pasteur)*, 133B, 335-341.
- Borhami B.E.A., El Shazly K., Abou Akkada A.R., Ahmed I.A., 1967. Effect of early establishment of ciliate protozoa on the rumen on microbial activity and growth of early weaned buffalo calves. *J. Dairy Sci.*, 50, 1654-1660.
- Brent J.G., Bartley E.E., 1984. Thiamin and niacin in the rumen. *J. Anim. Sci.*, 59, 813-822.
- Brock F.M., Forsberg C.W., Buchanan-Smith J.C., 1982. Proteolytic activity of rumen microorganisms and effects of proteinase inhibitors. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44, 561-569.
- Campos M.R., Herrera-Saldana R., Viniegas G.G., Diaz C.M., 1990. The effect of *Aspergillus niger* and *Aspergillus Orizae* (Amaferm) as probiotics on *in situ* digestibility of a high fibre diet. *J. Dairy Sci.*, 73, suppl. 1, 133 (Abstract).
- Cheng K.J., Forsberg C.W., Minato H., Costerton J.W., 1991. Microbial ecology and physiology of feed degradation within the rumen. In T. Tsuda, Y. Sasaki and R. Kawashima (eds), *Physiological Aspects of Digestion and Metabolism in Ruminants*, 595-624. Academic Press. Tokyo.
- Christiansen W.C., Kawashima R., Burroughs W., 1965. Influence of protozoa upon rumen acid production and live weight gain in lambs. *J. Anim. Sci.*, 24, 730-734.
- Coleman G.S., 1975. The internationalship between rumen ciliate protozoa and bacteria. In I.W. McDonald and A.C.I. Warner (eds), *Digestion and Metabolism in the Ruminant*, 149-164. University of New England Publishing Unit. Armidale Australia.
- Coleman G.S., 1983. Hydrolysis of fraction of leaf protein and casein by rumen entodiniomorphid protozoa. *J. Appl. Bact.*, 55, 111-118.
- Coleman G.S. Sandford D.C., 1979. The engulfment and digestion of mixed rumen bacteria and individual bacterial species by single and mixed species of rumen ciliate protozoa grown *in vivo*. *J. Agric. Sci. (Camb.)*, 92, 729-742.
- Collombier J., 1981. Contribution à l'étude du rôle des protozoaires ciliés du rumen dans l'apport d'azote microbien entrant dans le duodenum du ruminant. Thèse d'Université Clermont II. n° d'ordre 105, 85 pp.
- Demeyer D.I., Van Nevel C.J., Van de Voorde G., 1982. The effect of defaunation on the growth of lambs fed three urea containing diets. *Arch. Tierernähr.*, 32, 595-604.
- Edwards I.E., Mutsvangwa T., Topps J.H., Paterson G.F.M., 1990. The effect of supplemental yeast culture (yea sacc) on patterns of rumen fermentation and growth performance of intensively fed bulls. *Anim. Prod.*, 51, 579 (Abstract).
- Erasmus L.J., Botha P.M., Kistner A., 1992. Effect of yeast culture supplement on production, rumen fermentation, and duodenal nitrogen flow in dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 75, 3056-3065.
- Gomez L., Bogaert C., Jouany J.P., Lassalas B., 1991. The influence of lasalocid and cationomycin on nitrogen digestion in sheep: comparison of methods for estimating microbial nitrogen. *Can. J. Anim. Sci.*, 71, 389-399.
- Grenet E., Barry P., 1988. Colonization of thick-walled plant tissues by anaerobic fungi. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 19, 25-31.
- Grenet E., Fonty G., Jamot J., Bonnemoy F., 1989. Influence of diet and monensin on development of anaerobic fungi in the rumen, duodenum, caecum and feces in cows. *Appl. Environ. Microbiol.*, 55, 2360-2364.
- Harrison D.G., Beever D.E., Osbourn D.F., 1979. The contribution of protozoa to the protein entering the duodenum of sheep. *Br. J. Nutr.*, 41, 521-527.
- Hillaire M.C., Jouany J.P., Fonty G., 1990. Wheat straw degradation, in rusitec, in the presence or absence of rumen anaerobic fungi. *Proc. Nutr. Soc.*, 49, 127A.
- Hungate R.E., 1966. *The Rumen and Its Microbes*. Academic Press, New York and London. 533 pp.
- Itabashi H., Matsukawa T., 1979. Studies on nutritional significance of rumen ciliate protozoa in cattle. 3. Influence of protozoa on growth rate, food intake, rumen fermentation and various plasma components in calves under different planes of Nutrition. *Bull. Technol. Natl. Agric. Expl. Stn.*, 59, 111-128.
- Ivan M., Veira D.M., Kellecher C.A., 1986. The alleviation of chronic copper toxicity in sheep by ciliate protozoa. *Br. J. Nutr.*, 55, 361-367.
- Ivan M., De S. Dayrell M., Mahadevan S., Hidiroglou M., 1992. Effects of bentonite on wood growth and nitrogen metabolism in fauna-free and faunated sheep. *J. Anim. Sci.*, 70, 3194-3202.
- Jean-Blain C., Alves de Oliveira L., 1994. Aspects physio-pathologiques de la thiamine (vit. B<sub>1</sub>) chez les ruminants. *INRA Prod. Anim.*, 7, 71-84.

- 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 de Doctorat Université de Clermont II, n° d'ordre 256, 2 volumes, 196 pp.
- Jouany J.P., 1991. Defaunation of the rumen. In J.P. Jouany (ed), Rumen Microbial Metabolism and Ruminant Digestion, 239-261. INRA Publications, Versailles.
- Jouany J.P., Thivend P., 1983. Influence of protozoa on nitrogen digestion in the ruminant. IVth Symp. Protein Metabolism and Nutrition. Clermont-Ferrand. France. II. Les colloques de l'INRA, 16, INRA Editions, 287-290.
- Jouany J.P., Zainab B., Sénaud J., Grolière C.A., Grain J., Thivend P., 1981. Role of the rumen ciliate protozoa *Polyplastron multivesiculatum*, *Entodinium* sp. and *Isotricha prostoma* in the digestion of a mixed diet in sheep. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 21, 871-884.
- Jouany J.P., Demeyer D.I., Grain J., 1988. Effect of defaunating the rumen. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 21, 229-265.
- Jouany J.P., Ivan M., Papon Y., Lassalas B., 1992. Effects of *Isotricha*, *Eudiplodinium*, *Epidinium* + *Entodinium* and a mixed population of protozoa on the *in vitro* degradation of fish meal, soybean meal and casein. *Can. J. Anim. Sci.*, 72, 871-880.
- Kayouli C., Van Nevel C.J., Dendooven J., Demeyer D.I., 1986. Effect of defaunation and refaunation of the rumen on rumen fermentation and N-flow in the duodenum of sheep. *Arch. Tierernähr.*, 36, 827-837.
- Klopfenstein T.J., Purser D.B., Tyznik W.J., 1966. Effects of defaunation on feed digestibility, rumen metabolism and blood metabolites. *J. Anim. Sci.*, 25, 765-773.
- Leibholz J., 1969. Effect of diet on the concentration of free amino acids, ammonia and urea in the rumen liquor and blood plasma of the sheep. *J. Anim. Sci.*, 29, 628-633.
- Leng R.A., Nolan J.V., 1984. Nitrogen metabolism in the rumen. *J. Dairy Sci.*, 67, 1072-1089.
- Lindsay J.R., Hogan J.P., 1972. Digestion of two legumes and rumen bacterial growth in defaunated sheep. *Austr. J. Agric. Res.*, 23, 321-330.
- Luther R., Trenkle A., Burroughs W., 1966. Influence of rumen protozoa on volatile fatty acid production and ration digestibility in lambs. *J. Anim. Sci.*, 25, 1116-1122.
- Martin S.A., Nisbet D.J., 1990. Effect of *Aspergillus oryzae* fermentation extract on fermentation of amino acids, bermuda grass and starch by mixed ruminal microorganisms *in vitro*. *J. Anim. Sci.*, 68, 2142-2149.
- Martin S.A., Nisbet D.J., Dean R.G., 1989. Influence of a commercial yeast supplement on the *in vitro* ruminal fermentation. *Nutr. Rep. Int.*, 40, 395-403.
- Mc Kain N., Newbold C.J., Wallace R.J., 1991. Combined effects of *Aspergillus oryzae* fermentation extract (Amaferm) and monensin on fermentation in the rumen simulation technique (Rusitec). *Anim. Prod.*, 52, 593 (Abstract).
- Meyer J.H.F., Van der Walt S.I., Schwartz H.M., 1986. The influence of diet and protozoal numbers on the breakdown and synthesis of protein in the rumen of sheep. *J. Anim. Sci.*, 62, 509-520.
- Michel V., Fonty G., Millet L., Bonnemoy F., Gouet Ph., 1993. *In vitro* study of the proteolytic activity of rumen anaerobic fungi. *FEMS Microbiol. Lett.*, 110, 5-10.
- Nagaraja T.G., Dennis S.M., Galitzer S.J., Harmon D.L., 1986. Effect of lasalocid, monensin and thiopeptin on lactate production from *in vitro* rumen fermentation of starch. *Can. J. Anim. Sci.*, 66, 129-139.
- Newbold C.J., 1990. Probiotics as feed additives in ruminant diets. 51<sup>st</sup> Minnesota Nutrition Conf., pp. 102-118.
- Nisbet D.J., Martin S.A., 1990. Effect of dicarboxylic acids and *Aspergillus oryzae* fermentation extract on lactate uptake by the ruminal bacterium *Selenomonas ruminantium*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 56, 3515-3518.
- Oellerman S.O., Arambel M.J., Kent B.A., Walters J.L., 1990. Effect of graded amount of *Aspergillus oryzae* fermentation extract on ruminal characteristics and nutrient digestibility in cattle. *J. Dairy Sci.*, 73, 2413-2416.
- Offer N.W., 1990. Maximising fiber digestion in the rumen : the role of yeast culture. In T.P. Lyons (ed), *Biotechnology in the Feed Industry*, 79-96. Alltech Technical Publication, Nicholasville, Kentucky, USA.
- Orpin C.G., 1975. Studies on the rumen flagellate *Neocallimastix frontalis*. *J. Gen. Microbiol.*, 91, 249-262.
- Orpin C.G., 1983/1984. The role of ciliate protozoa and fungi in the rumen digestion of plant cell walls. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 10, 121-143.
- Ørskov E.R., Mc Donald I.W., 1979. The estimation of protein degradability in the rumen from incubation measurements weighed according to rate of passage. *J. Agric. Sci. (Camb.)*, 92, 499-503.
- Punia B.S., Leibholz J., Faichney G.J., 1984a. The flow of protozoal nitrogen to the omasum of cattle. *Proc. Austr. Soc. Anim. Prod.*, 15, 732 (Abstract).
- Punia B.S., Leibholz J., Faichney G.J., 1984b. Protozoal numbers in the rumen and omasum of cattle fed kikuyu grass. *Proc. Austr. Soc. Anim. Prod.*, 15, 733 (Abstract).
- Punia B.S., Leibholz J., Faichney G.J., 1987. The role of rumen protozoa in the utilization of *paspalum* (*paspalum dilatatum*) hay by cattle. *Br. J. Nutr.*, 57, 395-406.
- Ramaprasad J., Raghavan G.V., 1981. Note on the growth rate and body composition of faunated and defaunated lambs. *Ind. J. Anim. Sci.*, 51, 570-572.
- Rogers M., Jouany J.P., Thivend P., Fontenot J.P., 1991. Comparative effects of feeding and duodenal infusion of monensin on digestion in sheep. *Can. J. Anim. Sci.*, 71, 1125-1133.
- Romulo B., Bird S.H., Leng R.A., 1989. Effects of defaunation and protein supplementation on intake, digestibility, N retention and fungal numbers in sheep fed straw-based diets. In J.V. Nolan, R.A. Leng and D.I. Demeyer (eds), *The Roles of Protozoa and Fungi in Ruminant Digestion*, 285-288. Penambul Books, Armidale, Australia.

- Rowe J.B., Davies A., Broome A.W.J., 1985. Quantitative effects of defaunation on rumen fermentation and digestion in sheep. *Br. J. Nutr.*, 54, 105-119.
- Sauvant D., Chapoutot P., Archimède H., 1994. La digestion des amidons par les ruminants et ses conséquences. *INRA Prod. Anim.*, 7, 115-124.
- Ushida K., Jouany J.P., 1985. Effect of protozoa on rumen protein degradation in sheep. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 25, 1075-1081.
- Ushida K., Jouany J.P., 1990. Effect of defaunation on fibre digestion in sheep given two isonitrogenous diets. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 29, 153-158.
- Ushida K., Jouany J.P., Lassalas B., Thivend P., 1984. Protozoal contribution to nitrogen digestion in sheep. *Can. J. Anim. Sci.*, 64, (suppl.) 20-21.
- Ushida K., Jouany J.P., Thivend P., 1986. Role of rumen protozoa on nitrogen digestion in sheep given two isonitrogenous diets. *Br. J. Nutr.*, 56, 407-419.
- Ushida K., Kayouli C., De Smet S., Jouany J.P., 1990. Effect of defaunation on protein and fibre digestion in sheep fed on ammonia-treated straw-based diets with or without maize. *Br. J. Nutr.*, 64, 765-775.
- Van Nevel C.J., Demeyer D.I., 1988. Manipulation of rumen fermentation. In P.N. Hobson (ed), *The Rumen Microbial Ecosystem*, 387-443. Elsevier Applied Science, London and New York.
- Van Nevel C.J., Demeyer D.I., Van de Voorde G., 1985. Effect of defaunating the rumen on growth and carcass composition of lambs. *Arch. Tierernähr.*, 35, 331-337.
- Veira D.M., Ivan M., Jui P.Y., 1983. Rumen ciliate protozoa : Effects on digestion in the stomach of sheep. *J. Dairy Sci.*, 66, 1015-1022.
- Veira D.M., Ivan M., Jim P.Y., 1984. The effect of ciliate protozoa on the flow of amino acids from the stomach of sheep. *Can. J. Anim. Sci.*, 64 (suppl.), 22-23.
- Wallace R.J., Cotta M.A., 1988. Metabolism of nitrogen-containing compounds. In P.N. Hobson (ed), *The rumen Microbial Ecosystem*, 217-249. Elsevier Applied Science, London and New York.
- Wallace R.J., Joblin K.N., 1985. Proteolytic activity of rumen anaerobic fungus. *FEMS Microbiol. Lett.*, 29, 19-25.
- Wallace R.J., Newbold C.J., 1992. Probiotics for ruminants. In R. Fuller (ed), *Probiotics, The Scientific basis*, 317-353. Chapman & Hall, London.
- Wanderley R., Al Dehneh A., Theurer C.B., 1987. Fibre Disappearance and nitrogen flow from the rumen of cows fed differing amounts of grain with and without fungal addition. *J. Dairy Sci.*, 70, (suppl 1) 180 (Abstract).
- Whitelaw F.G., Eadie J.M., Bruce L.A., Shand W.J., 1984. Methane production in faunated and ciliate-free cattle and its relationship with rumen volatile fatty acid proportions. *Br. J. Nutr.*, 52, 261-275.
- Wiedmeier R.D., Arambel M.J., Walters J.L., 1987. Effect of yeast culture and *Aspergillus orizae* fermentation extract on ruminal characteristics and nutrient digestibility. *J. Dairy Sci.*, 70, 2063-2068.
- Williams P.E.V., Walker A., Mc Rae J.C., 1990. Rumen probiotics : the effects of addition of yeast culture (viable yeast *Saccharomyces cerevisiae* plus growth medium) on duodenal protein flow in wether sheep. *Proc. Nutr. Soc.*, 49, 128A.
- Yang C.M.J., Varga G.A., 1993. The effects of continuous ruminal dosing with dioctyl sodium sulphosuccinate on ruminal and metabolic characteristics of lactating holstein cows. *Br. J. Nutr.*, 69, 397-408.

## Summary

### *Rumen microbial fermentations and their optimization.*

Enzymes in the digestive tract of ruminants are unable to digest roughages whereas rumen microbes actively degrade and ferment them. Microbes transform dietary organic matter in volatile fatty acids which supply the major supply of energy to animals. Microbial proteins synthesized into the rumen are then digested into the small intestine where they are the major part of amino acids. About 10 % of energy intake is lost by the eruction of gases, which, in addition, contribute to the increase in the concentration of greenhouse gases in the earth's atmosphere.

The quality of milk and meat produced by ruminants is largely influenced by the end products of fermentation supplied to animals. It is now possible, by control of the microbial balance in the rumen, to select the site of digestive (rumen or intestine), and to direct fermentations towards the end products desired.

Methods currently used in research laboratories to control microbial rumen activity are described. The strictly alimentary aspects of rumen manipulation are not dealt with.

JOUANY J.-P., 1994. Les fermentations dans le rumen et leur optimisation. *INRA Prod. Anim.*, 7 (3), 207-225.