NO=VT92 0160

15650

Institut d'Elevage et de Médecine
Vétérinaire des Pays Tropicaux
10, rue Pierre Curie
94704 MAISONS-ALFORT

Ecole Nationale Vétérinaire
d'Alfort
7, avenue du Général-de-Gaulle
94704 MAISONS-ALFORT Cedex

BIBLIOTHÈQUE
CIRAD-EMVT
10, rue P. Curie
94704 MAISONS-ALFORT Cedex

BIBLIOTHEQUE
C.I.R.A.D. - E.M.V.T.

Institut National Agronomique
Paris-Grignon
16, rue Claude Bernard
75005 PARIS

Muséum National d'Histoire Naturelle
57, rue Cuvier
75005 PARIS

DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES SPECIALISEES
PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

COMMENT OPTIMISER LA DEGRADATION DES FOURRAGES LIGNIFIES DANS LE RUMEN ?. APPLICATIONS AUX ZONES TROPICALES.

Par Laurent DESVALS

ANNEE UNIVERSITAIRE 1991-1992

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....1

1.LA PAUVRETE ALIMENTAIRE DES FOURRAGES LIGNIFIES:.....2

1.1.Présentation du thème d'étude:.....2
1.1.1.Rappels morphologiques, histologiques et anatomiques:.2
1.1.2.Ultrastructure de la paroi d'une fibre:.....3

1.2.La faible valeur nutritive des fourrages lignifiés:.....4
1.2.1.Composition chimique des fourrages lignifiés:.....5
1.2.2.Digestibilité des fourrages lignifiés:.....5
1.2.3.Valeurs nutritives des fourrages lignifiés dans les tables:.....7

1.3.L'ingestion limitée des fourrages lignifiés:.....7
1.3.1.Caractéristiques des fourrages limitant l'ingestion:..8
1.3.2.Les limites de la capacité d'ingestion de l'animal:...8
1.3.3.La faible efficacité des dégradations des tissus lignifiés dans le rumen:.....9
1.3.4.Principales conséquences de cette faible valeur alimentaire:.....9
1.3.4.1. Le ralentissement de l'ensemble du transit digestif:
1.3.4.2.L'état de sous-nutrition de l'animal:

2.LA DEGRADATION DES TISSUS LIGNIFIES DANS LE RUMEN:.....10

2.1.Concepts de base de la dégradation des parois végétales dans le rumen:.....10
2.1.1.Le degré de résistance d'un fourrage:.....10
2.1.2.Le broyage par mastication:.....11
2.1.3.La dégradation chimique sous l'action de la population microbienne:.....12

2.2.Potentialités et limites des dégradations des tissus lignifiés dans le rumen:.....15
2.2.1.Intensité de la dégradation des tissus lignifiés par les microorganismes:.....15
2.2.1.1.Dégradations de la lignocellulose par les champignons:
2.2.1.2.Efficacité de l'activité cellulolytique:
2.2.1.3.Utilisation de l'urée endogène dans le rumen:
2.2.2.Facteurs limitant l'action microbienne:.....18
2.2.2.1.Abscence de précurseurs de la digestion:
2.2.2.2.Contraintes propres aux constituants pariétaux :
2.2.2.3.Faible efficacité de la mastication:
2.2.2.4.Déséquilibres nutritionnels limitant la croissance des microorganismes:
2.2.2.5.Conditions physico-chimiques du rumen:
2.2.2.6.Le recyclage des protéïnes microbiennes dans le rumen:

2.3.Résultats en terme de cinétique de la dégradation des fourrages lignifiés:.....23

2.3.1.Dégradabilité et fermentescibilité de la matière organique:.....23
2.3.2.Temps de retention dans le rumen:.....23
2.3.3.Vitesse de dégradation:.....24
2.3.4.Produits terminaux de la digestion:.....25

3.OPTIMISATION DE L'UTILISATION DES FOURRAGES LIGNIFIES AU NIVEAU DU RUMEN:.....25

3.1.Les moyens d'améliorer la valeur alimentaire des fourrages lignifiés:.....25

3.1.1.Amélioration génétique des plantes cultivées:.....25
3.1.2.Complémentation des fourrages lignifiés:.....26
3.1.2.1.Les sources de compléments:
3.1.2.2.Les complémentations composées:
3.1.3.Traitements technologiques diminuant la résistances des fourrages lignifiés:.....30
3.1.3.1.Les traitements physiques:
3.1.3.2.Les traitements chimiques:
3.1.3.3.Les traitements biologiques:
3.1.4.Autres procédés orientant les dégradations microbiennes en faveur de l'animal:.....33

3.2.Associations et complémentarités des procédés d'amélioration de l'utilisation des fourrages lignifiés:.34

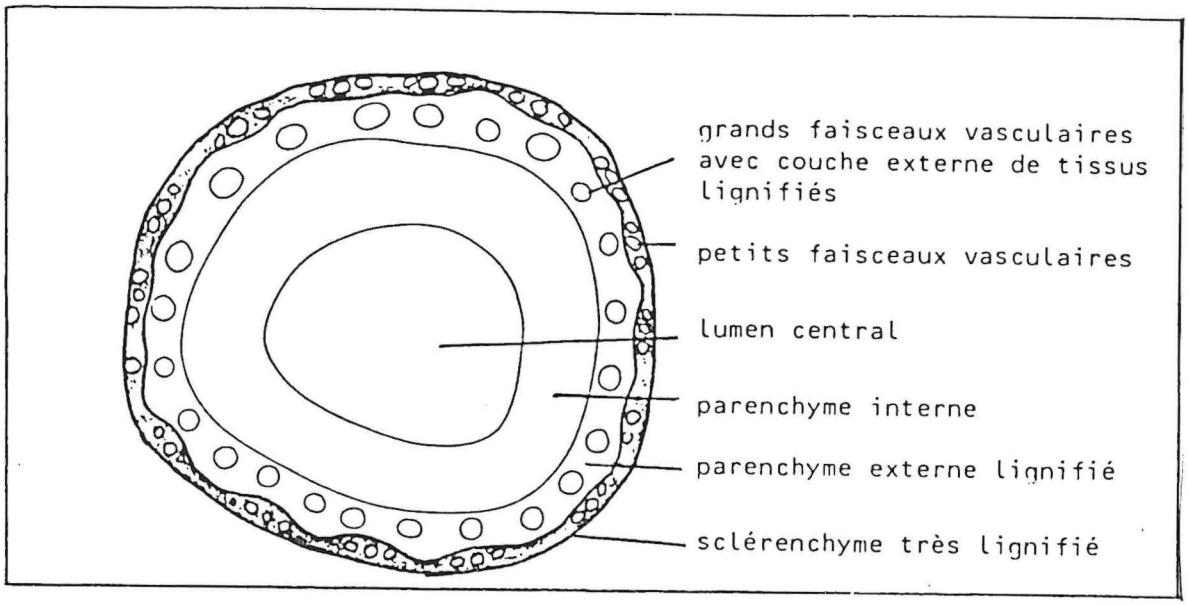
3.2.1.Les objectifs:.....34
3.2.2.Complémentarité de l'association de plusieurs traitements:.....35
3.2.2.1.La complémentation des fourrages traités:
3.2.2.2.L'association de plusieurs traitements technologiques:
3.2.3.Exemples de technologies de fractionnement des matériaux lignocellulosiques:la technologie papetière..37
3.2.3.1.Les traitements à grandes échelles:
3.2.3.2.Autres procédés de fractionnement:

3.3.Valorisation de la biomasse lignocellulosique par les ruminants en zones tropicales:.....38
3.3.1.Alimentation à base de fourrages lignifiés des ruminants domestiques en zones tropicales:.....38
3.3.2.Forme possible d'un aliment "énergétique" cellulosique:.....40

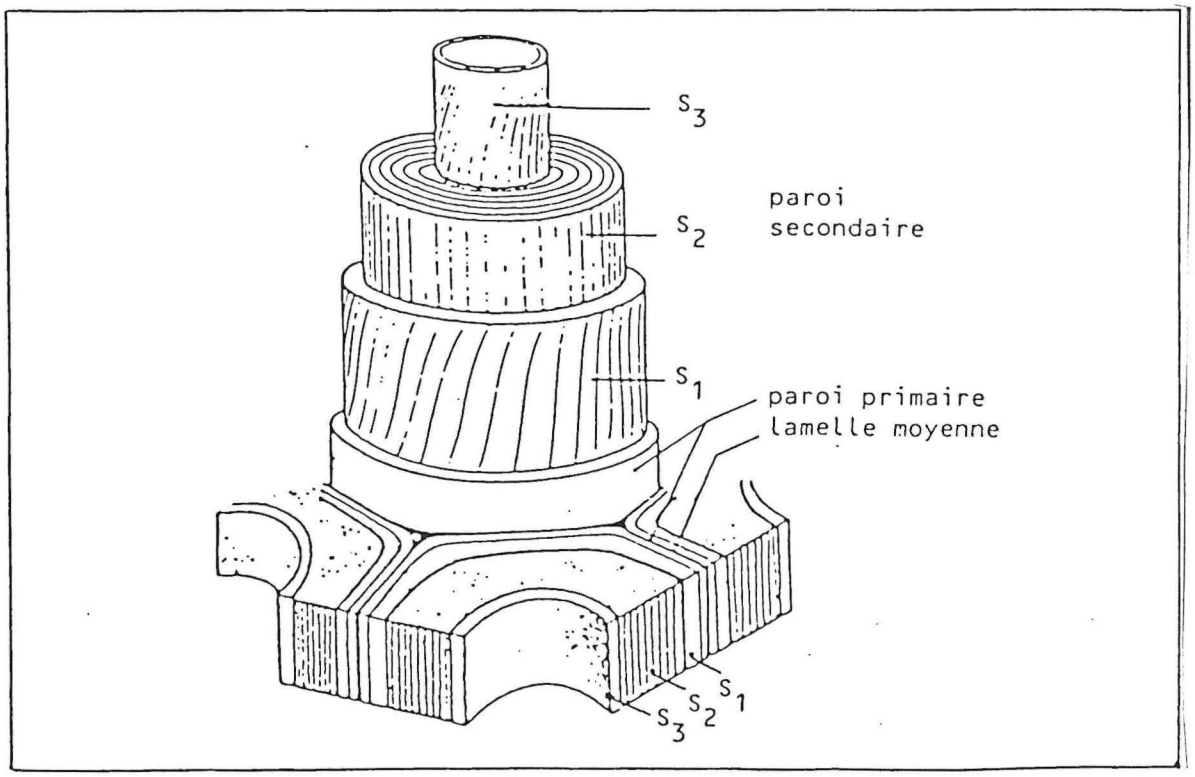
CONCLUSIONS.....42

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....43

* Figure 1.1 : Coupe schématique de l'entrenoeud d'une tige de paille de blé (THEANDER O. et AMAN P., 1984).



* Figure 1.2 : Vue perspective d'une paroi disséquée, montrant les différents niveaux (ROLAND J.C., 1980)



INTRODUCTION:

Bien qu'ils soient disponibles partout et presque toute l'année en grandes quantités, les produits lignocellulosiques sont sous-utilisés à cause de la composition chimique et de la structure physique du complexe lignocellulosique. En effet, ils sont composés essentiellement de parois végétales dont les trois principaux polymères sont la cellulose, les hémicelluloses et les lignines.

La faible accessibilité de la cellulose constitue le principal obstacle de l'utilisation directe des constituants pariétaux par les microorganismes du rumen des ruminants. Elle s'explique en partie par la résistance engendrée par la lignification et par la structure cristalline de cette même cellulose. Associée à un déséquilibre en nutriments (azote et minéraux), l'utilisation de ces fourrages lignifiés par les ruminants se traduit par une trop faible valeur nutritive, d'autant plus que leur ingestion est limitée. L'animal qui les consomme en ration unique, couvre difficilement la totalité de ses besoins d'entretien et ne peut atteindre que de très faibles productions dans le meilleur des cas.

Après avoir énnoncé en première partie les principes de base concernant l'utilisation des fourrages lignifiés par les ruminants, la seconde partie étudiera les mécanismes biologiques entrant en jeu au cours de la dégradation des tissus lignifiés .
En troisième partie, nous tenterons de définir le cadre futur d'un développement technique (complémentation, technologies fourragères) ayant des applications possibles aux zones tropicales, qui viserait à optimiser la valorisation des fourrages lignifiés par les ruminants .

1.LA PAUVRETE ALIMENTAIRE DES FOURRAGES LIGNIFIES:

1.1.Présentation du thème d'étude:

Dans le proche futur, les pâturages naturels et les résidus de récolte seront les principales sources d'aliment pour les ruminants en régions tropicales (PRESTON T.R. et LENG R.A., 1986). De même en régions tempérées, les résidus de récolte comme les pailles de céréales continueront à représenter une considérable biomasse végétale valorisable par des ruminants, à condition que leurs valeurs alimentaires soient améliorées. L'ensemble de ces fourrages est désigné par l'expression "fourrages lignifiés" dans cette étude bibliographique, mais d'autres termes peuvent parfois être utilisés dans le texte comme "fourrages lignocellulosiques", "fourrages pauvres", "fourrages riches en fibres" etc... . Enfin, seuls les ruminants domestiques, c'est à dire les bovins, les ovins et les caprins, sont pris en compte.

1.1.1.Rappels morphologiques, histologiques et anatomiques :

A ces différents niveaux d'étude, il est intéressant d'insister sur les caractéristiques de ce type de fourrage qui peuvent avoir une influence sur leur valeur nutritive. En effet, cette biomasse lignocellulosique est constituée de matériaux particulièrement hétérogènes. Dans la mesure du possible, ces données sont replacées dans le cycle de la vie de la plante en considérant que les fourrages lignifiés correspondent généralement à un stade de développement final.

* La composition morphologique des fourrages lignifiés:

L'évolution de la composition morphologique des graminées se traduit d'abord par une diminution de la proportion de feuilles par rapport aux tiges; elle passe, en moyenne, de 80% au stade feuillu à 15% en fin épiaison.

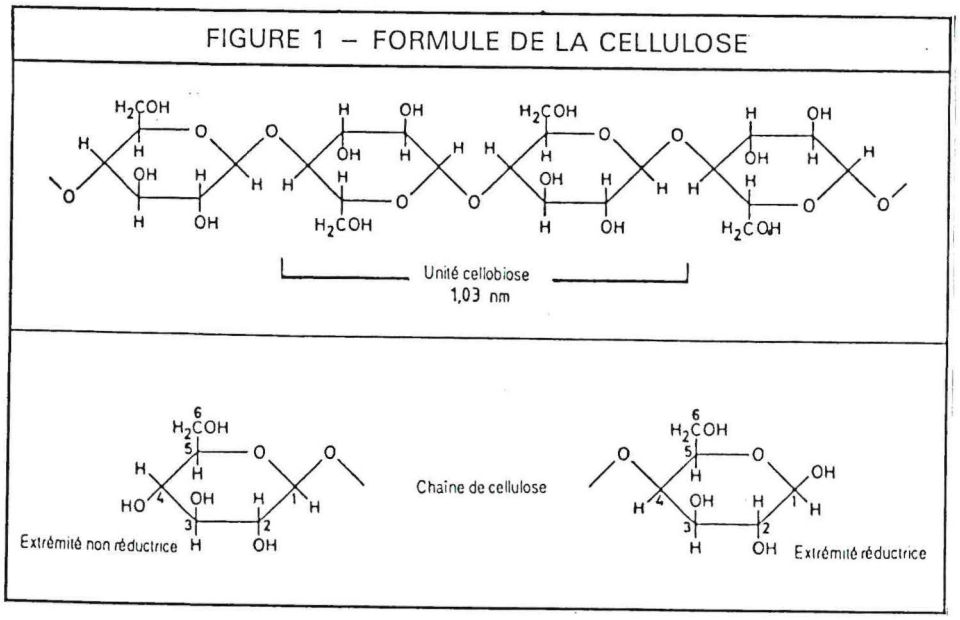
* La composition histologique des parois végétales:
Quand la plante se développe et vieillit, elle se charge de parois cellulaires et en tissus lignifiés, et s'appauvrit en constituants intra-cellulaires. Les tissus, qui composent ces différents organes, vont se caractériser par leur degré de lignification à différents stades de développement .
Au cours de leur différenciation, les cellules du sclérenchymme et des faisceaux vasculaires du bois épaississent leurs parois, qui s'imprègnent de lignine, et ils perdent leur contenu cellulaire.

Le sclérenchyme et les faisceaux du bois sont les tissus les plus lignifiés. Ils constituent l'ossature de la plante, notamment de la tige dont ils assurent la rigidité et le soutien (Figure 1.1,THEANDER O. et AMAN P., 1984) .

* Tableau 1.1 : Les différents types de fibres (HIGHMAN R.A., 1968).

Fibres de :	Longeurs (mm)	Longueur moyenne (mm)	Diamètre (mm)
Coton	10-60	18	0,020
Bagasse	10-18	13	0,030
Bambou	1,5-4,0	2,5	0,025
Paille de céréales	1,0-3,4	1,5	0,023

* Figure 1.3 : Formule de la cellulose.



* La structure anatomique de la cellule végétale:
Les deux types de cellules les plus importantes pour les valeurs nutritives des fourrages sont:
- la cellule du parenchyme chlorophyllien des feuilles (mésophylle) avec ses chloroplastes et ses vacuoles, où se trouvent les constituants solubles et où la paroi primaire est mince;
- la cellule morte (ou fibre) d'un tissu de soutien (sclérenchyme) avec sa paroi secondaire épaisse et lignifiée; l'orientation des microfibrilles de la cellulose est différente selon les couches de cette paroi secondaire (Figure 1.2 , ROLAND J.C., 1980).

La paroi secondaire caractérise les cellules agées. Elle constitue la plus grande partie de la matière sèche (90 à 95%) chez les tiges de graminées, et par conséquent des fourrages lignifiés.

1.1.2.Ultrastructure de la paroi d'une fibre:

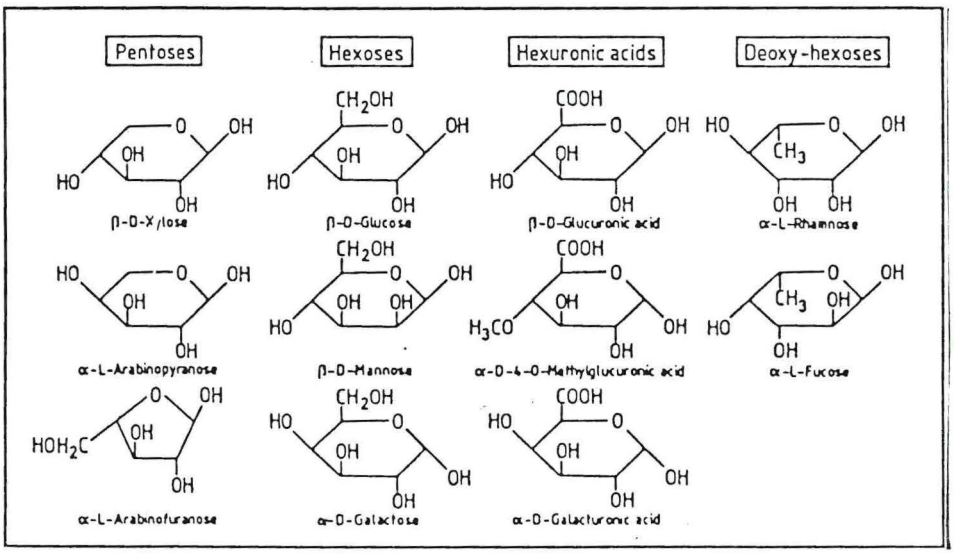
* Structure fine des parois végétales:
D'un point de vue structurel, les polysaccharides membranaires peuvent être divisés en deux groupes:
- les fibres de structure cristalline, composées par des molécules de celluloses
- un ciment interfibrillaire (matrice), formé de polysaccharides non cellulosiques, comme les substances pectiques et les hemicelluloses, plus ou moins associés à la lignine et à des matières azotées .

Les différents types de fibres se caractérisent par leurs longueurs et leurs diamètres (Tableau 1.1, HIGHMAN R.A. 1968).En industrie papetière, les fibres longues de 2 à 4 mm (propres aux résineux) sont surtout utilisées pour leur résistance mécanique.

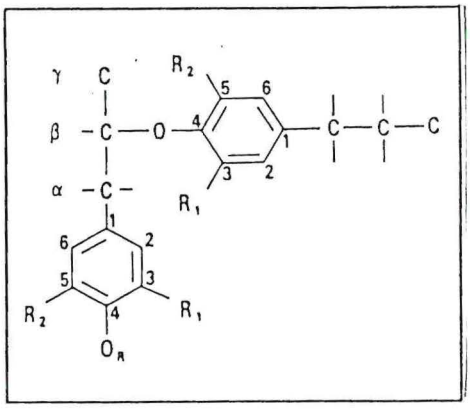
Les parois des fibres sont constituées de trois types de polysaccharides: la cellulose, l'hémicellulose et les substances pectiques, qui sont étroitement associés à des contituants non glucidiques comme les lignines, les cutines et les suberines.

* La cellulose:
La cellulose est une macromolécule constituée d'un enchaînement linéaire d'unités de glucose, unies par des liaisons bêta 1-4 (Figure 1.3). Ces molécules forment des agrégats cristallins, stabilisés par des liaisons hydrogène et appelés microfibrilles, relativement résistantes aux agents chimiques. Dans la paroi secondaire d'une fibre, les microfibrilles sont hautement cristallines, avec un degré de polymérisation élevé (supérieur à 15000). Par contre, dans la paroi primaire, le degré de polymérisaton est moindre (2000 à 6000); la charpente fibrillaire est plus facilement attaquable sous l'action des enzymes.

* Figure 1.4 : Les sucres constituants des hémicelluloses.



* Figure 1.5 : Structures des monomères phénylpropane et de la liaison aryl-alkyléther: caractéristiques des lignines (FLANDROY L., 1991).



* Les hémicelluloses:
Les hemicelluloses contiennent des sucres de types plus variés (en C6 et C5), des chaînes plus courtes, souvent ramifiées et substituées, ce qui les distingent de la cellulose (Figure 1.4). Très hydrophyles, elles tapissent et se faufilent dans le réseau amorphe de la lignine; elles forment ainsi un réseau de liaison souple et plastique.
Non cristallines, elles sont plus aisément dissoutes ou hydrolysées dans de nombreux réactifs acqueux. Les xylanes sont les plus abondants dans les plantes annuelles.
La nature des liaisons entre les groupes acétyls et les chaînes d'araboxylanes des hémicelluloses est de type alcali-labile . Selon THEANDER et al (1981), le degré d'acétylation croît avec la maturité des plantes.

* Les lignines:
La lignine est un polymère aromatique à structure réticulée, non cristallin (amorphe) et aléatoire. Elle est constituée d'unités de phénylpropane, liées par une grande variété de liaisons éther ou C-C (Figure 1.5).
Les unités de phénylpropanes proviennent de trois précurseurs différents : l'alcool p-coumarique (ou unité de p-hydroxyphényle); l'acool coniférylique (ou unité de guaïacile); l'alcool sinapylique (ou unité de siryngile).
Les plantes annuelles contiennent ces trois types d'unités phénylpropanes . Plus les lignines sont méthylées, moins elles se prêtent à des réactions de condensations entre groupements aromatiques. Elles sont dès lors plus hydrolysables et plus solubilisables.
Les lignines, plus abondantes dans les parties externes des fibres, forment un ciment adhésif et hydrofuge empêchant les fuites dans les vaisceaux, assez résistants aux compressions et aux agressions chimiques et biologiques.
Il s'établit des liaisons entre la lignine et les polysaccharides (de type ester chez les graminées) alors que des mécanismes de rigidifications entre en jeux par l'intermédiaire des acides p-coumarique et férulique entre les monomères .

Les lignines influencent la disponibilité des nutriments présent dans les fourrages lignifiés.

* Les cutines et les subérines:
Elles ont des structures proches, mais la répartition quantitative des constituants (acide dicarboxylique, alcools à longues chaînes et composés phénoliques) est différente. Ils jouent un rôle de défense vis à vis des parasites agréssant la plante.

1.2.La faible valeur nutritive des fourrages lignifiés:

La composition chimique donne des ordres de grandeurs des teneurs en chaque constituant, alors que la digestibilité tente de préciser les quantités de nutriments disponibles pour l'animal.

* Tableau 1.2 : Composition chimique des pailles (INRA - Laboratoire des aliments)

Type de paille	p.100 M.S.	Teneur en p.100 de la MS			Minéraux par kg de MS		
		Matières azotées totales	Cellulose brute	Cendres	Ca g	P g	K g
Blé	85-92	2,5-4,5	40-45	5-10	2-5	0,3-1,3	8-12
Orge	85-92	2,5-5,0	40-45	5-11	3-5	0,3-1,3	12-18
Avoine	85-92	2,0-4,5	40-45	6-12	3-5	0,8-1,5	16-24
Seigle	85-92	2,0-4,0	48-50	4-9	2-5	0,8-1,2	8-12
Graminées	82-87	3,5-6,5	38-44	4-7	-	-	-
Cannes de maïs	80-85	4,5-7,0	30-34	6-9	3-4	1,0-2,0	8-12
Légumineuses	82-87	4,0-14,0	38-44	4-10	-	-	-
Colza	82-87	4,0-5,0	41-42	4-6	-	-	-

1.2.1.La composition chimique des fourrages lignifiés:

* Les fortes teneurs en matière sèche:
Le vieillissement qui caractérise les fourrages lignifiés est d'abord synonyme de fortes teneurs en matière sèche . Les fourrages à maturité ont des teneurs en matière sèche de l'ordre de 35 à 60 %, alors que les pailles contiennent de 85 à 92 % de matière sèche (Tableau 1.2).

* Les constituants pariétaux:
Globalement, les parois des fourrages lignifiés représentent plus des trois quarts de la matière sèche. Elles sont constituées de cellulose (35-55%), d'hémicellulose (20-25%) et des lignines (8-15%).
Quand la plante est considérée dans son ensemble, la cellulose et les hémicelluloses servent à l'estimation de leur potentiel et de leur valeur énergétique . Les lignines indiquent plutôt le niveau minimal prévisible de l'indigestible.

Toutefois, l'étude des compositions chimiques à des niveaux d'étude plus fins sont nécessaires à la compréhension des mécanismes qui vont intervenir au cours de l'ingestion et de la digestion.
Le comportement sélectif d'un animal s'explique en partie par les différences importantes de composition qui s'observent au niveau des fractions de la plante (limbes, gaines, tiges) (Tableau 1.3).
D'autre part, la connaissance des teneurs en lignines des tissus et au niveau des parois cellulaires peuvent servir à mieux appréhender les mécanismes de dégradations des parois par les microorganismes dans le rumen.

* Les constituants intra-cellulaires:
La teneur en protéïnes est très faible et très variable. Ces matières azotées se caractérisent par leur degré d'association avec les constituants pariétaux, qui limite leur accessibilité.
La teneur en minéraux est généralement faible et déséquilibrée. Les teneurs en Ca et P sont presque toujours en dessous des recommandations.

La composition chimique des fourrages lignifiés laisse présager un aliment pauvre en eau et plutôt énergétique (fonction de l'accessibilité de la cellulose) et complètement déséquilibré en azote et minéraux.

1.2.2.La digestibilité des fourrages lignifiés:

* La teneur en tissus lignifiés:
La proportion respective dans le fourrage des constituants pariétaux et du contenu cellulaire sont les premiers facteurs de variation de la digestion des fourrages. Or, les parois représentent plus des trois quarts de la matière sèche des fourrages lignifiés.

* Tableau 1.3 : Teneur en NDF, ADF et lignine (permanganate) en g/kg de MS de différentes parties du Cynodon dactylon en fonction de leur position sur la plante (AKIN, 1977).

Parties et positions sur la plante	Limbe			Gaine			Tige		
	Haute	Milieu	Basse	Haute	Milieu	Basse	Haute	Milieu	Basse
NDF	721	703	666	766	790	760	670	726	783
ADF	315	306	306	365	408	402	337	417	436
Cellulose	288	274	276	309	319	306	299	338	347
Hémicellulose	406	397	360	401	382	358	333	309	347
Lignine	27	26	28	50	79	85	46	87	79

* Tableau 1.4 : Variabilité de la digestibilité in vitro de la matière organique (DMO en %) et faibles teneurs en azote de pailles de céréales de natures différentes (NICHOLSON J.M.W., 1984).

	% DMO (in vitro)	Teneur en Azote (en % de MS)
Pailles de:		
- Blé	28-58	0,4-1,0
- Avoine	34-68	0,4-1,0
- Riz	40-52	0,5-1,0
- Orge	34-61	0,4-1,0
- Maïs	31-50	0,5-1,2
- Sorgho (feuilles)	31-50	0,5-0,8

Le second facteur fondammental de l'indigestibilité des parois provient de leurs constituants non glucidiques dont les lignines, la cutine, les tannins et la silice sont les principaux (VAN SOEST, 1982). Comme leur nom l'indique, la teneur en lignine des fourrages lignifiés est particulièrement forte (8 à 12 %). Il est reconnu par de nombreux auteurs que la lignine est un bon prédicteur de la digestibilité de la matière sèche (BARRY J.L. et al (1988), CHESSON A. (1988)).

Les fourrages sont donc d'autant moins digestibles qu'ils contiennent plus de tissus lignifiés, plus de lignine, plus de parois cellulaires.
Ainsi, la digestion dans le rumen de glucides pariétaux passe de 80-96% pour un fourrage jeune peu lignifié, à 40-50% pour une plante agée (paille) (JARRIGE R., 1980)

* La grande diversité des constituants pariétaux:
La digestibilité de la matière organique (DMO) varie dans de large proportion en fonction de la nature des pailles, alors que les teneurs en azote sont toujours basses (Tableau 1.4 ,d'après NICHOLSON 1984).

Globalement, les fourrages lignifiés comme les pailles de céréale se caractérisent par de faibles teneurs en azote et ils sont composés de constituants pariétaux peu solubles.
Toutefois, la valeur nutritive des fourrages, comme les pailles, varie en fonction d'un certain nombre de facteurs (SUNDSTOL F. et al, 1984):
- l'espèce de céréale; ainsi, les pailles d'avoine, d'orge, de sorgho et de mil ont en générale une digestibilité supérieure à des pailles de blé et de riz.
- la variété et la teneur en tannins.
- le stade de récolte.
- la durée du stockage, qui dépend des conditions climatiques et de stockage.
- la proportion de feuilles par rapport aux tiges.
- le niveau de fertillisation et la fertilité du sol.
- l'irrigation; la digestibilité de la paille de blé irrigué est de 41%, alors qu'elle est de 34% sans irrigation.
- les maladies de la plante.
- le niveau de décomposition; les pertes de feuilles augmentent avec le temps, après la récolte du grain.
- la maturité.

Souvent, la seule valeur de la teneur en lignine est insuffisante pour donner une bonne prédiction de la digestibilité de la fraction fibre des fourrages lignifiés.

L'étude de la fermentescibilité en milieu de rumen d'un ensemble de sous-produits riches en constituants pariétaux (BARRY J.L. et al, 1988) indique que la nature des hémicelluloses semble jouer un rôle essentiel sur leur fermentescibilité. La composition des hémicelluloses varie selon les substrats et leurs dégradabilités sont généralement plus élevées que celle de la cellulose.

* Tableau 1.5 : Valeur nutritive des pailles (INRA - Laboratoire des aliments).

	Digestibilité de la matière organique	Valeur énergétique UF/kg de MS			Valeur azotée (g/kg de MS)		
		U F LEROY	U F Lait	U F Viande	M A D	P D I E *	P D I N **
Céréales :							
Blé	41 - 44	0,20-0,30	0,39-0,45	0,28-0,34	0-20	36 - 47	16 - 28
Orge	43 - 46	0,23-0,34	0,41-0,48	0,30-0,36	0-20	37 - 50	16 - 31
Avoine	48 - 50	0,31-0,40	0,46-0,52	0,36-0,42	0-20	38 - 51	12 - 28
Seigle	41 - 44	0,20-0,30	0,39-0,45	0,28-0,34	0-10	35 - 46	12 - 25
Graminées	47 - 55	0,35-0,50	0,45-0,65	0,35-0,55	0-30	45 - 62	22 - 40
Légumineuses	48 - 52	0,35-0,45	0,47-0,59	0,37-0,49	0-90	46 - 86	25 - 88
Cannes de maïs	55 - 57	0,48-0,52	0,58-0,62	0,48-0,52	10-35	53 - 64	28 - 44
Colza	32	0,07	0,30	0,19	0-15	36 - 40	25 - 31

* P D I E : protéines digestibles dans l'intestin permises par l'énergie de la paille

** PDIN : protéines digestibles dans l'intestin permises par l'azote de la paille.

Les relations entre les composés phénoliques et les polysaccharides des parois cellulaires sont compliquées par l'hétérogénéïté des tissus des plantes, des types de cellules et des différents niveaux d'imprégnation de la lignine (CHESSON A., 1988).
L'importance et la nature des ponts entre la lignine et les polysaccharides influencent l'accessibilité des glucides de la parois cellulaires. Ainsi, la faible dégradabilité des cellules des parois secondaires est à rapprocher de la nature chimique de ces ponts entre lignines et polysaccharides. Pour les graminées, l'acide phénolique est relié par une liaison ester en position O-5 de l'arabinose des arabinoxylanes (CHESSON A., 1988).

1.2.3.Valeurs nutritives des fourrages lignifiés dans les tables:

Par nature, les fourrages lignocellulosiques sont composés de matériaux très hétérogènes dont les proportions sont très variables . Il est parfois périlleux de vouloir retrouver une estimation correcte de leurs valeurs nutritives dans des tables classiques (Tableau 1.5). C'est pourquoi, il convient de les prendre avec une certaine prudence et, éventuellement, de les adapter en fonction du cadre de leur utilisation.

* Les valeurs énergétiques:
Dans les tables de l'INRA (JARRIGE R., 1988), les valeurs énergétiques exprimées en UFL varient de 0,34 à 0,60 respectivement pour les pailles de mil et les cannes fraîches de maïs.

* Les valeurs azotées:
Elles restent presque toujours très basses, sauf dans le cas de pailles de légumineuses. Aussi, elles varient dans de larges proportions: de 0 à 57 g de MAD/kg de MS; de 20 à 53 g de PDIN/ kg de MS; de 44 à 60 g de PDIE/kg de MS.

1.3.L'ingestion limitée des fourrages lignifiés:

Pour un fourrage jeune et digestible, la quantité ingérée par un ruminant dépends de sa capacité d'ingestion et de l'ingestibilité de ce fourrage (JARRIGE R., 1988).
Par contre, l'ingestion d'un fourrage lignifié est généralement faible parce que les mécanismes mis en jeu par l'animal, ne suffisent plus pour dégrader efficacement des matériaux aussi résistants. L'accroissement des quantité ingerées (pour répondre aux besoins de l'animal) ne sont désormais plus toujours possibles. La quantité d'énergie retirée par un animal est fondamentalement limitée par les caractéristiques du fourrage.

Ainsi, les fourrages lignifiés sont (dans l'ordre) peu apétibles, résistants à la mastication , lentement accessibles et peu dégradables par les microorganimes au niveau du rumen et très faiblement absorbés au niveau du transit intestinal.

Il s'agit donc d'étudier les causes et les effets conjugués d'un ensemble de facteurs limitants. Le principal goulet d'étranglement des particules ingérées se situe à la sortie du rumen, c'est à dire au niveau de l'orifice réticulo-omasal.
L'état de réplétion du rumen et la vitesse de dégradation de la biomasse contenue dans le rumen semblent être les deux meilleurs indicateurs qui permettent d'apprécier la régulation des quantités ingérées par l'animal .

1.3.1.Caractéristiques des fourrages limitant l'ingestion:

La composition et la digestibilité de la ration déterminent le niveau d'ingestion par l'animal. Mais, le critère décisif de l'ingestibilité des fourrages lignifiés semble être le déséquilibre en nutriments (PRESTON T.R., LENG R.A, 1986).

* L'insuffisante teneur en matières azotées:
D'après VAN SOEST P.J. (1982), l'ingestibilité d'un fourrage est limitée pour des valeurs de MAT inférieures à 7% de la MS. La diminution des quantités ingérées est d'autant plus importante que les teneurs en matières azotées sont faibles, ce qui est le cas de la plupart des fourrages lignifiés.

* La teneur en tissus lignifiés peu digestibles:
Pour les mêmes raisons, les quantités ingérées varient dans le même sens que la digestibilité. Ainsi, la résistance physique des tissus lignifiés à la digestion limite l'ingestibilité de ces fourrages.

* La mauvaise apétabilité:
La mauvaise apétabilité des pailles provient surtout de leur rugosité.
D'autre part, les fortes proportions de tiges ne permettent pas à l'animal d'augmenter son ingestion en sélectionnant les feuilles plus digestibles des tiges.
Mais, les fourrages lignifiés ne contiennent pas de substances toxiques, sauf dans le cas où ils sont moisis. Par contre, il est reconnu que les pailles de riz ont de fortes teneurs en oxalate et en silice.

La faible ingestibilité de ces fourrages lignifiés peut encore se traduire par de fortes valeurs d'encombrements (1,54 à 2,47 UEM, pour des pailles de céréales) par rapport à une bonne herbe de pâturage de référence (JARRIGE R., 1988).

1.3.2.Les limites des capacités d'ingestion de l'animal:

* Les particularités de chaque animal:
Les caractéristiques du "fermenteur rumen" va bien sûr dépendre de l'espèce, le type, l'âge et l'état physiologique de l'animal.

* L'état de réplétion du rumen:
En fonction du niveau de distension des parois du rumen, il semble que la valeur maximale du contenu du rumen en kg de MS puisse atteindre 2% du poids vif d'un bovin adulte (JARRIGE R., 1988).

* Tableau 1.6 : Ingestion et digestion comparées de deux rations par des vaches laitières de 600 kg recevant le fourrage à volonté (JARRIGE R., 1988).

	Paille de blé (Vache tarie)	Herbe de pâturage (Vache 30kg de lait)
Composition et digestibilité de la ration (g/kg de MS):		
Matières Azotées	30	170
Cellulose brute	440	230
Parois	800	420
Lignine	110	30
Matière Organique:		
-digestible	390	720
-non digestible	535	160
Parois non digestibles	425	90
Quantités ingérées (kg/jour):		
Matière fraîche	7	100
Matière sèche	6	16
Matière azotées	0,18	2,72
Parois	4,80	6,72
Mat. Org. digestible	2,34	11,52
Mat. Org. non digestible	3,21	2,56
Parois non digestibles	1,44	1,44
Activités masticatrices (minutes):		
Durée d'ingestion /jour	460	480
Durée de rumination /jour	620	510
Durée de mastication /jour	1080	990
Durée d'ingestion /kg de MS	77	30
Durée de rumination /kg de MS	103	32
Durée de mastication /kg de MS	180	62

En zones tropicales, une adaptation aux rations fibreuses s'est développée chez certains animaux. Elle se traduit par volume plus important du rumen ramené au poids vif (MOULD et al, 1982).

1.3.3.La faible efficacité des dégradations des parois dans le rumen:

D'après FREER M. et al (1962), le taux enregistrant la réduction de taille des grandes particules en des particules suffisament fines pour quitter le rumen est le principal facteur contrôlant l'ingestion des fourrages par les ruminants;

* Des dégradations physiques maximales:
Elles ont lieu au cours de l'ingestion et de la rumination des fourrages (Tableau 1.6, JARRIGE R., 1988).

La capacité d'ingestion est parfois limitée par la durée de mastication au cours d'une journée. Les valeurs maximales de la durée d'ingestion et de rumination sont respectivement de 8 et 10 heures par jour.

* Des dégradations chimiques minimales ;
Les dégradations chimiques comprennent une phase d'attaque microbienne, suivie par une fermentation des produits libérés (Figure 1.6, BESLE J.M.et JOUANY J.P.,1990).
Au cours de la dégradation de tissus lignifiés, l'activité des bactéries cellulolytiques est limitée par la faible concentration en éléments nutritifs de ce type de fourrage, indispensables à leur croissance (azote, minéraux).

De plus, la lignine aurait un double effet négatif, en réduisant la pénétration des enzymes dans les fibres et en inhibant chimiquement l'activité enzymatique (BESLE J.M. et JOUANY J.P., 1990).

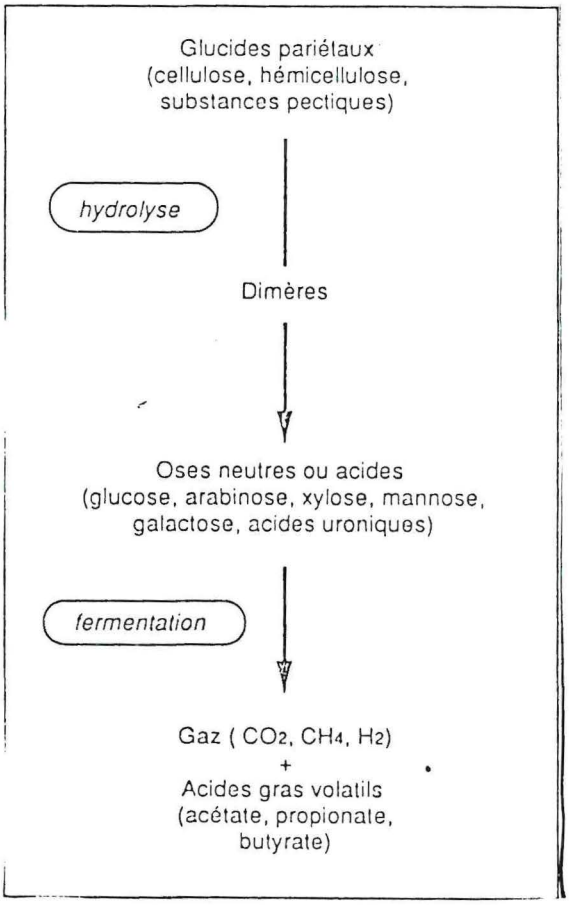
Il apparait clairement que la mastication et la dégradation microbienne ont des rendements trop faibles. D'une part, les tissus lignifiés sont désintégrés difficilement en des particules de tailles suffisantes après plusieurs jours de digestion dans le rumen. D'autre part, les fermentations sont lentes, car elles sont exclusivement alimentées par la dégradation des parois

1.3.4.Principales conséquences de cette faible valeur alimentaire:

1.3.4.1. Le ralentissement de l'ensemble du transit digestif:

L'animal ne peut ingérer qu'une faible quantité d'éléments nutritifs.
Non seulement le rumen est encombré, mais l'ensemble du transit intestinal est ralenti. Les fécès sont sèches et fibreuses.

* Figure 1.6 : Dégradation et fermentation des glucides pariétaux dans le rumen (BESLE J.M., JOUANY J.P., 1990)



1.3.4.2.L'état de sous-nutrition de l'animal:

Cet état de sous-nutrition sera plus ou moins accusé en fonction des besoins d'entretien de l'animal et du type de production.
En pays tempérés, la consommation de paille distribuée à volonté à des animaux, sans aucun autre aliment,ne permet de couvrir que la moitié aux deux tiers de ses besoins d'entretien (JARRIGE R., 1988).
Alors qu'en zones tropicales, l'animal souffrira beaucoup plus du déséquilibre nutritionnel que du faible apport énergétique.

2.DEGRADATION DES TISSUS LIGNIFIES DANS LE RUMEN:

Devant la complexité de la structure et du fonctionnement de l'écosystème ruminal, il est nécessaire de rappeller les concepts de bases à travers les phénomènes biologiques qui interviennent au cours des processus de dégradation et de transit des particules alimentaires dans le rumen.

2.1.Concepts de bases de la dégradation des parois végétales dans le rumen:

D'après DEMARQUILLY C. (1981), la vitesse de digestion des constituants pariétaux va dépendre:
- de la résistance qu'opposent les constituants pariétaux potentiellement dégradables et fermentescibles à la digestion. Elle varie avec la structure des tissus, notamment le mode de lignification des parois végétales.
- de la durée du travail de la mastication, dont le rôle est de réduire la taille des particules et d'augmenter la surface d'attaque des microorganismes
- de l'activité propre des microorganismes du rumen, ceux-ci ayant besoin de nutriments (azote, minéraux...) qui devrait normalement être apportés par les constituants cytoplasmiques. Or, dans le cas des fourrages fibreux, cet apport est insuffisant et déséquilibré.

2.1.1.Le degré de résistance d'un fourrage:

La résistance au broyage d'un fourrage dépend avant tout de sa teneur en parois et du degré de lignification de celles-ci.
Dans le cas des fourrages pauvres, les tissus lignifiés (comme le sclérenchyme et les vaisseaux du bois) sont les plus résistants à la mastication .

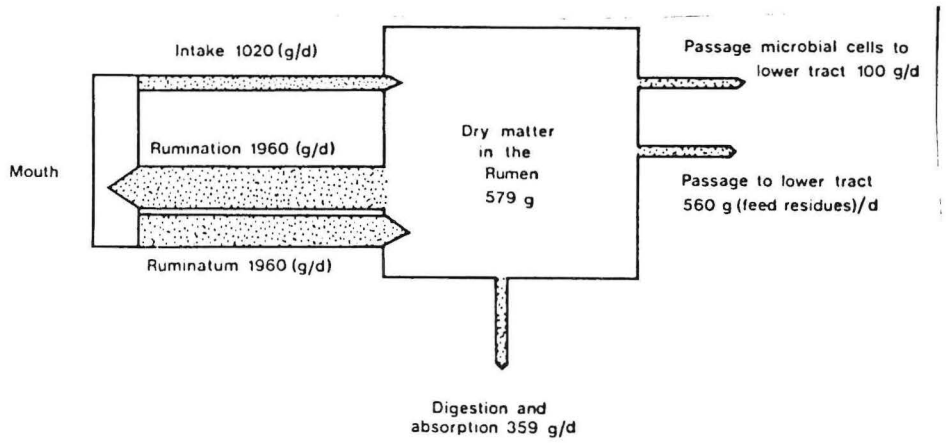
D'après CHENOST et GRENET (1971), l'énergie nécessaire pour broyer un fourrage varie de 1 à 10 dans les cas de l'herbe jeune et de la paille respectivement.

Les différents degrés de résistance de fourrages lignocellulosiques sont à attribuer à la présence de lignine (formant une barrière "physique") et à la structure de la cellulose (sous forme cristalline) en fonction de son degré de polymérisation.

* Tableau 2.1 : Temps de mastication (ingestion et rumination) des aliments par kg de matière sèche chez les gros bovins (adapté de JOURNET M., 1988)

Temps de mastication (mn/ kg de MS)	Aliments
< 15	Fourrages secs très digestibles, finement broyés et granulés
15 à 25	Graminées très digestibles, séchées, broyées Ensilages d'herbe très finement hachés
25 à 40	Foins agglomérés Ensilage d'herbe moyennement hachés
40 à 80	Foins de graminées jeunes Fourrages verts moyennement hachés Ensilages d'herbe grossièrement hachés
80 à 100	Foins de graminées de 1er cycle Herbe verte agée
> 100	Paille et foins de graminées tardifs

* Figure 2.1 : Le cycle de la digestion-rumination chez le mouton nourris à une heure d'intervalle avec du foin de luzerne hachée, soit 1020 grammes pendant 24 heures(ULYATT M.J., 1982)



Le tableau 2.1 fournit un ordre de grandeur des temps de mastication pour les principales catégories de fourrages (JOURNET M., 1988).

D'un point de vue des fermentations, la résistance d'un fourrage peut également être influencée par la nature du dépot en lignine. Ainsi, les graminées ont des lignines qui sont plus diffuses que celle des légumineuses.
Des indices de rugosité ou bien de souplesse d'un fourrage servent à expliquer les quantités plus ou moins importantes de MS qui sont régurgitées au moment de la rumination (McLEOD M.N., 1989).

2.1.2. Le broyage par mastication:

* L'ingestion des fourrages lignifiés:
Les temps d'ingestion des fourrages riches en fibres, en ration unique, sont en moyenne de 90 à 170 mn par jour (McLEOD M.N.,1989), de 122 à 152 mn par jour (GILL J. et al, 1966) pour des bovins en stabulation, avec une valeur extrême de 534 mn par jour pour JASTER E.H. et MURPHY M.R. (1983).
Les ruminants mastiquent leurs aliments au cours de l'ingestion à une vitesse qui est deux fois plus élevée chez les petits ruminants (125 à 150 mouvements de mâchoire par minute chez le mouton) que chez les bovins (70 à 80) .

* La rumination:
Peu après le repas, les cycles de la rumination se succèdent ; les grosses particules sont réduites en petites particules sous l'action de 40 à 60 mouvements de mâchoires par minutes chez les bovins, de 80 à 100 chez le mouton.
La quantité de matière sèche ainsi mastiquée par jour serait de deux à trois fois supérieure à la quantité ingérée (Figure 2.1).

Cette mastication réduit le fourrage en une population de fragments de taille et de forme extrêmement variables (de 1mm à 4-5 cm). Pour des fourrages coriaces, les petites particules (inférieures à 1 cm) représentent 15% de la matière sèche.

L'évacuation des particules fibreuses non dégradées, essentiellement les tissus lignifiés, est régulée par un orifice contractile, dit réticulo-omasal. Seules les particules alimentaires d'une taille inférieures à 1 à 2 mm chez les ovins et 2 à 4 mm chez les bovins, s'échappent du rumen.

* L'indice de fibrosité:
La notion d'indice de fibrosité (IF) d'un fourrage caractérise la durée d'ingestion et de rumination par l'animal d'un kg de MS (mn/kg de MS) (SAUVANT D. et al 1990). Les valeurs IF des aliments s'échelonnent sur un large éventail (0 à 250 mn/kg de MS), avec des valeurs de l'ordre de 100 à 160 mn/kg de MS pour les pailles.
Toutefois, cette méthode suppose l'additivité des durées de mastication de l'ingestion et de la rumination. Ce n'est pas forcément le cas.

D'une part, les quantités de matière sèche ruminées représentent deux à trois fois les quantités de matière sèche ingérées. L'intensité du broyage par la mastication par rumination est donc bien plus grande que celle au moment de l'ingestion

D'autre part, les matériaux de la plante les plus riches en fibre (tiges) subissent une dégradation plus importante. Ainsi, les bols régurgités des parties correspondant aux feuilles de la plante sont moins mastiquées que celles correspondant aux tiges (respectivement 43,7 et 54,7 mouvements de machoire par bol)(McLEOD M.N. et SMITH B.R., 1989).
Il parait donc difficile de ramener la durée de mastication par jour à un kg de MS ingéré. Par contre, elle semble être mieux corrélée à la teneur en fibre de la ration (NDF, ADF).
Pour les fourrages lignifiés, il est possible d'en conclure que les particules de grandes tailles sont broyées plus intensément par la mastication afin que la vidange du rumen puisse avoir lieu.

C'est la mastication mérycique qui permet la vidange du rumen, préalable à son remplissage. Toutefois, son efficacité est sensiblement accrue par la dégradation microbienne qui rend les parois cellulaires plus fragile et débarrasse les particules alimentaires de leurs parties dégradables.

2.1.3. La dégradation chimique sous l'action de la population microbienne:

Le rumen est un fermenteur semi-continu, dont les principaux agents de la dégradation des fourrages sont des champignons, des bactéries et des protozoaires anaéorobies.
Cette micropopulation se caractérisent par sa variété et sa densité. Elle est complexe et largement dépendante de la ration.

* Les champignons:
Les quatres espèces majeures dans le rumen sont Neocallimastix frontalis, N. patriciarum, Piromonas communis, Sphaeromonas communis.
Ce sont des phycomycètes. Ils semblent être les premiers organismes qui envahissent et commencent à digérer les composants structurels des plantes. Ils sont capables de coloniser des matériaux réfractaires (comme les pailles de blé) et une grande variété de tissus. Ils semblent jouer un rôle important dans la dégradation des parois végétales.

Immédiatement après un repas, le nombre de spores augmentent. Les zoospores ainsi libérées, sont attirées par chimiotactisme sur les particules alimentaires ingérées et se fixent plus particulièrement sur les parties endommagées par la mastication ou à travers les stomates des feuilles. Sur des matériaux peu digestibles comme la paille, elles se fixent plutôt sur les feuilles (BEAUCHOP T., 1981).

Les spores se fixent dans les 15 minutes qui suivent l'introduction de fragments végétaux, et germent pour donner naissance à un mycélium que l'on peut observer 3 heures après leur fixation. Les spores se développent lentement pendant 12 heures, puis se transforment en sporocystes 24 heures après environ (FONTY G. et al, 1988).

Ainsi, le thalle des champignons réduit la force de cohésion des parois cellulaires et favorise la dégradation des particules alimentaires au niveau de la mastication mérycique (AKIN D.E. et al, 1985). Les dégats causés à ces dernières permettent aux bactéries de coloniser et d'exploiter le peu de matériaux cellulaires.

D'un point de vue nutritionnel, ils utilisent une large gamme de sources carbonnées solubles ou insolubles, et l'azote sous forme d'amoniac ou d'acides aminés. Toutefois,il semble que les exigences de chacune des espèces soient bien particulières.
Les champignons du rumen sont complètement dépendants des processus des fermentations pour la production d'énergie.
L'apport de soufre à une ration à base de fourrages pauvres augmente la population fongique (GORDON G.L. et al, 1983).
Un pH du jus de rumen inférieur à 5,5 est défavorable aux champignons.
Les champignons du rumen sont sensibles aux acides phénoliques. Ainsi, les acides p-coumariques, férulique et sinapique à la concentration de 0,1 % inhibent la colonisation et la dégradation des parois végétales par les microorganismes (AKIN D.E. et al, 1985).
La mesure de la biomasse fongique in vivo est influencée par le régime alimentaire. Par dosage de la chitine (constituant spécifique des parois fongiques), la biomasse fongique in vitro est estimée à 8 à 12% de la biomasse microbienne totale du rumen (AKIN D.E (1987), ORPIN C.G.(1981)).

Il semble que les champignons soient utilisés par l'hôte. Leur digestibilité in vitro se monte à 59% pour Neocallimastix frontalis et 74% pour Piromonas communis; l'un et l'autre sont riches en matières azotées (44% et 49% respectivement)(FONTY G. et al, 1988).

* Les bactéries:
Dans le rumen, les bactéries peuvent se classer selon:
- leurs aptitudes à dégrader ou à fermenter les substrats (cellulolytiques, amylolytiques, protéolytiques ...);
- leur répartition dans le rumen.

Avec les régimes riches en matières cellulosiques, les fermentations dans le rumen sont régulées en grande partie par les bactéries cellulolytiques, qui assurent la disparition des substrats. Les espèces cellulolytiques les plus actives sont Bacteroides succinogenes, Ruminococcus albus, R. flavefaciens et dans une moindre mesure Butyrivibrio fibrosolvens (DURAND M., 1978).
Les cellulases sont soit extracellulaires, soit adhérentes aux parois, soit diffusibles dans le milieu (Ruminococcus).

Toutefois, même avec des régimes riches en cellulose, les bactéries cellulolytiques ne représentent que le quart de la population bactérienne. Selon BRYANT P.M. (1973), les fermentations seraient dues à une population mixte qui comprend:
- les cellulolytiques;
- les espèces fermentant les glucides solubles produits par hydrolyse de la cellulose;
- les espèces dégradant les composés comme l'acide succinnique, le formiate et même parfois le lactate produits par les espèces du précédent groupe;
- les bactéries méthanogènes, qui utilisent l'hydrogène métabolique ou le formiate produits par les autres espèces pour la formation de méthane; l'énergie libérée étant utilisée pour leur croissance.

Du point de vue leur répartition dans le rumen, 70% environ des bactéries sont attachées aux particules alimentaires.
L'adhérence des bactéries cellulolytiques à la cellulose et aux fibres végétales est la première étape de la cellulolyse (HUNGATE R.E., 1950).

D'autre part, 30% des bactéries sont libres dans le liquide ruminal. Elles sont fortement dépendantes des nutriments solubles de la ration.
Enfin, d'autres bactéries restent adhérentes à l'épithélium du rumen et certaines, les méthanogènes sont attachées aux protozoaires. Certaines de ces bactéries adhérentes contrôlent le flux d'urée qui traverse l'épithélium du rumen grâce à leur activité uréolytique. L'urée plasmatique peut être convertie en amoniac dans le rumen.

* Les protozoaires:
Pour des rations fibreuses, leur densité est moindre. Les espèces cellulolytiques appartiennent au groupe des Entodiniomorphes. Fixés aux particules végétales, ils les dégradent et les ingèrent dans leur cavité buccale, ou bien en diffusant des enzymes dans le jus de rumen (AMOS H.E.et AKIN D.E.,1978).Ils sont généralement en compétition avec les bactéries, d'autant plus qu'ils les consomment en abondance. Ils sont retenus dans le rumen et participent peu à la fourniture de protéïnes microbiennes (20%) au pofit de l'animal.

Les dégradations s'étalent sur plusieurs jours. Leur efficacité peut se juger à travers l'étude des cinétiques de la digestion et des produits terminaux de cette dégradation.

2.2.Potentialités et limites des dégradations des tissus lignifiés dans le rumen:

2.2.1.Intensité de la dégradation par les microorganismes:

2.2.1.1.Dégradations du complexe lignocellulosique:

Les champignons, les bactéries et les protozoaires anaérobies sont capables de s'attaquer aux fibres des plantes dans le rumen, mais les bactéries et les champignons semblent dégrader les plus résistants des tissus.

Les microorganismes du rumen les plus capables de coloniser les structures lignocellulosiques sont les champignons du rumen (AKIN D.E., 1986). Ils produisent des zoospores mobiles, qui adhèrent sur des sites possibles, s'enkystent, produisent un thalle et développent des rhizoïdes qui ancreront le champignon à la fibre végétal (BAUCHOP T., 1981). Les champignons colonisent activement les tissus lignocellulosiques des fourrages. Dans certaines conditions, le sclérenchyme des feuilles est le site favori de la colonisation des champignons (AKIN D.E et al, 1983).

En l'abscence de bactéries, la population des champignons semble dégrader partiellement les parois cellulaires du mésostome et du xylème, qui sont hautement résistantes; cela prouve leur capacité à détruire le plus résistant des tissus végétaux.

ORPIN C.G. (1981) rapporte que 16% de la lignine est perdue pendant l'incubation in vitro avec des champignons anaérobies. Mais, cette valeur représente plutôt la solubilisation, car l'utilisation de la lignine par les champignons n'a pas été mise en évidence.

Toutes les espèces de champignons dans le rumen sont de très fortes productrices d'hydrogène. L'association de Neocallimastix avec une bactérie méthanogène se traduit par une augmentation de la vitesse d'hydrolyse et de la quantité de cellulose dégradée (BAUCHOP T. et al, 1981).

Des bactéries cellulolytiques colonisent et dégradent la périphérie du sclérenchyme des feuilles, mais n'attaquent pas le mésostome et le xylème des parois cellulaires; cela indique la nature inerte de ces tissus à la dégradation microbienne. FAIX O. et al (1985) concluent que la lignine coniferyle est plus condensée, et donc la plus résistante aux dégradations chimiques ou engendrées par des champignons lignolytiques.

Bien que l'évidence suggère que les bactéries du rumen ne soient pas faites pour dégrader de façon intensive les tissus lignifiés, une bactérie anaérobie facultative a été isolée du rumen. Elle est capable d'utiliser des matériaux lignocellulosiques (AKIN D.E., 1988).

2.2.1.2.Efficacité de l'activité cellulolytique:

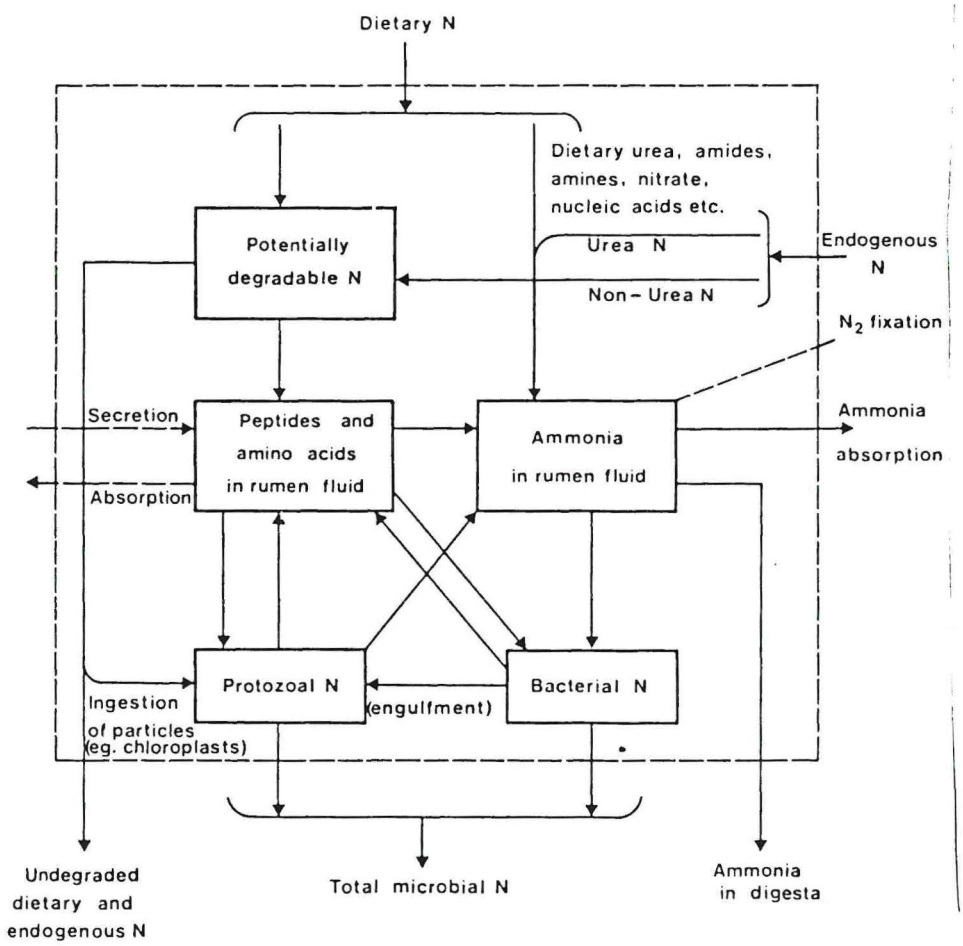
* Le phénomène d'adhésion des bactéries
Un certain temps de latence est nécessaire aux microorganismes afin de se multiplier et de coloniser les parois végétales lignifiées, endommagés par la mastication au cours de l'ingestion.
En ce qui concerne les bactéries fixées aux particules alimentaires, l'adhérence aux fibres végétales et à la cellulose est la première étape de la cellulolyse (HUNGATE R.E., 1950).
Le mécanisme de cette adhésion n'est pas complétement élucidé. Il semblerait que des structures particulières de la bactérie (appelées glycocalyx) permettent son adhérence à des recepteurs végétaux (COSTERTON J.W. et al, 1978). Le mode d'attachement varie avec les espèces bactériennes. Le rôle des facteurs physico-chimiques (température, pH) semble être primordial.
Enfin, la présence de cire (cuticule) et d'imprégnations de lignines limitent fortement l'attachement des microorganismes colonisateurs.

* L'action enzymatique des micoorganismes du rumen:
Le rôle des champignons est important dans la dégradation des parois grâce à leur forte activité cellulolytique et par le fait qu'ils colonisent abondamment les tissus lignocellulosiques in vivo.
Les champignons produisent tous les enzymes nécessaires à la dépolymérisation de la cellulose et des hémicelluloses, ainsi qu'à l'hydrolyse des oligosaccharides libérés.
Neocallimastix frontalis produit une large gamme d'endoenzymes et d'exoenzymes (WILLIAM A.G. et ORPIN C.G.,1987). La panoplie des enzymes secrétés par les champignons ressemble à celles des espèces bactériennes et des protozoaires du rumen.

Les champignons possèdent également une activité protéolytique pouvant contribuer jusqu'à 30% à l'activité protéolytique totale du rumen (AKIN D.E.,1988). Cette fonction, ajoutée à leur activité cellulolytique, leur procurerait un avantage certain dans la compétition pour la dégradation des parois végétales avec les bactéries cellulolytiques (qui ne possèdent pas cette activité protéolytique).

Les enzymes sont faiblement produites au cours de la phase de croissance des bactéries, ce qui induit une phase de latence au début de la digestion.
La rupture enzymatique efficace de ces polymères nécessite à la fois l'action de polysaccharidases et de glucosidases. Ces deux groupes d'enzymes sont présents chez les bactéries cellulolytiques, les protozoaires et les champignons. Ces enzymes sont particulièrement actives pour l'ensemble des microorganismes qui sont attachés aux particules alimentaires dans le rumen (WILLIAMS A.G. et STRACHAN N.H., 1984). Toutefois, les facteurs influençant la formation de ces enzymes sont moins bien connue.

* Figure 2.2 : Un modèle du métabolisme de l'azote dans le rumen (LENG R.A., NOLAN J.V.,1984)



2.2.1.3.Utilisation de l'urée endogène dans le rumen:

* Amélioration du bilan azotée:
Les mouvements de l'urée plasmatique vers le rumen et la conservation de l'urée endogène en réduisant l'excrétion d'urée par les urines, sont des mécanismes qui permettent de maintenir le niveau d'amoniac dans le rumen au dessus d'un minimum indispensable aux microorganismes (Figure 2.2 , LENG R.A. et NOLAN J.V., 1984).
Les ruminants ont élaboré ces mécanismes afin d'assurer une synthèse microbienne suffisament efficace dans le rumen pour des rations à faibles teneurs en azote.

Pour des moutons nourris avec une ration à base de pailles, les quantités d'urée plasmatique pénètrant dans le rumen sont relativement faibles (0,5 à 2,3 g d'azote par jour)(NOLAN J.V. et STACHIW S., 1979). Dans ce cas, la plus grande partie de l'urée pénètre avec la salive des moutons consommant ces fourrages pauvres (LENG R.A., 1986).
Toutefois, il semble que l'apport de sucres dans le rumen favorise la voie d'entrée d'urée à travers l'épithélium du rumen.

NORTON B.N. et al (1978) trouvent que le transfert d'urée plasmatique vers le rumen est faible (4,3 g d'azote par jour) pour des Zébus et des Buffles recevant des rations à base fourrages pauvres .
KENNEDY P.M. et MILLIGAN L.P. (1980) estiment que le niveau du transfert de l'urée vers le rumen de taurillons Hereford nourris avec des foins pauvres en matières azotées, varie de 11 à 14 g d'azote par jour et passe à 23 g d'azote par jour quand le foin est complémenté avec du sucrose.Dans ce cas, les 10 g d'azote journalier permettent de digérer 300 g de matière organique supplémentaire.
Le transfert d'urée dans le rumen s'accroît quand la quantité de matière organique digestible augmente et diminue quand le niveau d'ammoniac s'élève dans le rumen (HOUPT T.R., 1970).
Le recyclage de l'urée est lié positivement à la digestiblité apparente de la matière organique dans le rumen et à la concentration en urée dans le plasma.

* Les adaptations des ruminants sauvages aux rations faiblement protéïques:
De nombreux ruminants sauvages doivent s'adapter aux variations saisonières à travers la qualité des fourrages. Ils sont capables de compenser ces changements des teneurs en azote de la ration jusqu'à un certain degré. Il a été montré que la plupart de l'azote uréïque est réabsorbée au niveau des tubules rénales et que les pertes urinaires sont moindres chez le dromadaire, le lama et le mouton. L'urée peut ainsi retourner dans le rumen et servir à la synthèse protéïque.
Chez le dromadaire, une diminution de la teneur de la ration en protéïnes de 13.6 à 6.1% entraine une augmentation du recyclage de l'urée de 47 à 86%, et même 92% quand le foin distribué est peu protéïque (KAY R.N.B. et al, 1980).

2.2.2.Facteurs limitant l'action microbienne:

2.2.2.1.Abscence de précurseurs de la digestion des parois:

Le premier des précurseurs à la digestion est l'eau contenu dans les fourrages. L'eau intracellulaire est quasiment absente des parois, ce qui nuit fortement à l'action enzymatique des microorganismes.
Peu importants quantitativement, les constituants intacellulaires des fourrages pauvres ne peuvent pas jouer le rôle de précurseurs indispensables au démarrage des fermentations. En effet, la mastication au cours de l'ingestion ne s'accompagne pas d'une libération dans le rumen de constituants facilement accessibles. Les microorganismes ne bénéficient pas suffisament d'énergie fermentescible, qui est nécessaire à leur croissance et à leurs synthèses protéïques juste après le repas.

Les protéïnes présentes sont peu accessibles, notamment aux protéases microbiennes, du fait des caractéristiques physiques des particules alimentaires.
La teneur en ammoniac est insuffisante dans le rumen. Or, l'ammoniac est le principal précurseur de la synthèse des protéïnes des bactéries.

La dégradation des tissus non lignifiés est très lente , car les fermentations sont alimentées uniquement par les matériaux issus des dégradations des parois.
En quelque sorte, la phase de croissance et de développement des microorganimes qui a lieu au début de la digestion de fourrages verts digestibles, ne peut pas se dérouler normalement. La symbiose entre les différents populations microbiennes du rumen a perdu son efficacité ; elle dépends alors de la capacité des champignons et des bactéries cellulolytiques à dégrader les seuls nutriments qui restent accessibles et utilisables par l'ensemble des autres microorganismes.

2.2.2.2.Contraintes propres aux constituants pariétaux des fourrages lignocellulosiques:

* La cristallinité de la cellulose:
Elle peut limiter la dégradabilité de la cellulose, car l'accessibilité des enzymes est beaucoup plus réduite. D'autre part, la conformation et la rigidité stérique à l'intérieur de ces zones augmentent la résistance à l'attaque.

* La nature des composés phénoliques et leurs liaisons avec les glucides:
Le polymère phénylpropanoïde de la lignine est l'un des facteurs principaux limitant la dégradation des fibres des plantes par les microorganismes du rumen (WALDO D.R. et al, 1972).

Les tissus contenant de la lignine décelable par tests histologiques sont faiblement à pas dégradables par les microorganismes du rumen (AKIN D.E., 1986).

Tous ces tissus lignifiés n'ont pas la même digestion; ces variations de digestibilité seraient dues en partie aux variations de l'unité phénolique (syringile ou coniferyle) qui constituent la lignine.
De plus certains tissus non lignifiés sont faiblement dégradés, et ce défaut de la digestion résulterait des liaisons des composés phénoliques de hauts poids moléculaires avec ces tissus (HARRIS P.J., HARTLEY R.D., 1976).
Ce serait comme si les aspects lignocellulosiques des plantes puissent influer notablement sur les capacités des microorganismes à dégrader la plus rigide des fibres dans le fourrage.

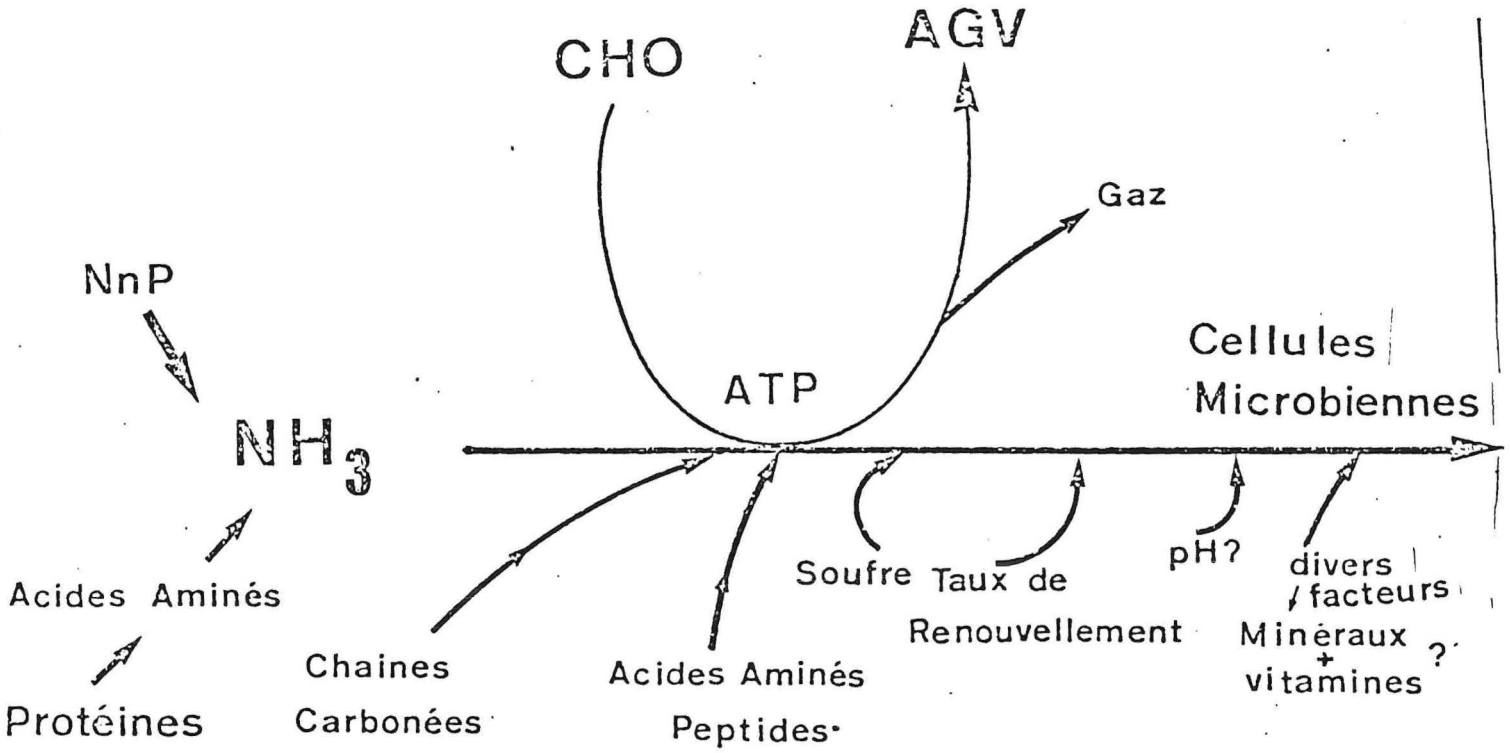
Des informations plus récentes indiquent que les complexes chimiques des glucides associés avec des composés phénoliques de bas poids moléculaire, comme ceux contenus dans la lignine, seraient un autre facteur limitant la digestibilité des fourrages. En particulier, les complexes entre les acides ferruliques, p-coumariques et les glucanes et les xylanes ont été isolés par des traitements chimiques ou bien avec des cellulases (HARTLEY R.D. et al, 1974).
En outre, l'acide phénolique qui a été esterifié et qui est ajouté à des fibres d'une graminée (Orchard Grass), diminue in vitro sa digestibilité (SAWAI A. et al, 1983); en conséquence, il est évident de suggérer que l'acide phénolique de bas poids moléculaire peut empêcher la dégradation des ponts structuraux avec les glucides.

* La toxicité des composés phénoliques vis à vis des micoorganismes:
Les complexes glucidiques de la plante associés à la lignine ont des effets inhibiteurs en terme de digestibilité (NEILSON M.J. et RICHARD G.N., 1978).
En plus des effets des ponts structuraux entre les glucides et les composés phénoliques, les composés phénoliques libres semblent inhiber la croissance ou diminuer l'activité des bactéries, des protozoaires et des champignons du rumen in vitro (CHESSON A. et al, 1982).
Ces données sugèrent que la libération de tels composés des fibres de la plante empoisonnerait l'activité des microorganismes. Ainsi, des esters phénoliques pourraient inhiber le déroulement normal de la digestion des fibres.

PALO R.T. (1985) a montré que des extraits à l'eau de composés phénoliques issus de Betula pendula inhibent la digestion de la matière organique par les microorganismes du rumen. D'autres données indiquent que des aldhéhydes benzoïques libres seraient particulièrement inhibiteurs dans des essais de digestibilité in vitro.

En général, la littérature indique que les graminées tropicales libèrent plus d'acide phénolique après des traitements aux alkalis et ils ont des taux d'acide p-coumarique par rapport à l'acide ferullique plus élevés que celui des graminées tempérées.

* Figure 2.3 : Facteurs nécessaire à la croissance des cellules microbienne dans le rumen (d'après BERGEN et YOKOYAMA, 1977).



D'autres études ont montré que la teneur en acide p-coumarique est fortement corrélée négativement à la digestibilité du fourrage (CHAVES C.M. et al, 1982). Il est possible que la présence d'acide p-coumarique soit le plus important facteur limitant la digestion des graminées tropicales, en intervenant dans des liaisons qui se forment entre des complexes non digestibles et les glucides, ou bien en se comportant comme une substance toxique. En effet, la réduction de la quantité d'acide p-coumarique chez des mutants de maïs ou de sorgho confirme son rôle limitateur et suggère que les facteurs qui pourraient être modifiés génétiquement permettrait d'améliorer la digestibilité des fourrages.

2.2.2.3.La faible efficacité de la mastication:

D'une part, le broyage est certainement peu efficace en terme de diminution de la taille des particules, ou encore de l'augmentation de surface accessible aux microorganismes du rumen, s'il se juge à la durée totale de mastication. Ainsi, il a été mesuré que la durée de rumination du kg de MS de la paille de blé est trois fois plus élevée que pour l'herbe. Cela peut s'expliquer en partie par la résistance physique des parois lignifiés.
D'autre part, l'animal éprouve une plus grande difficulté à régurgiter une quantité suffisante de matière sèche par bol quand le contenu de la ration est riche en fibres. Le transport des particules de grandes tailles à travers le réticulum et l'oesophage nécessite parfois une double régurgitation, afin d'en mastiquer une quantité suffisante (KENNEDY P.M., 1985).
Enfin,la mastication ne bénéficie pas de l'action digestive des microorganismes qui ne peuvent accéder facilement aux rares nutriments indispensables à leur développement.

2.2.2.4.Déséquilibre nutritionnel limitant la croissance des microorganismes dans le rumen:

Tout facteur modifiant l'équilibre bactérien va affecter la dégradation de la cellulose. Ainsi, le manque ou l'addition supplémentaire à la ration d'inhibiteurs chimiques ou d'ammoniac ou de facteurs de croissance, va agir sur la croissance de l'ensemble de la population microbienne, qui prend part à la dégradation de la cellulose. Les principaux facteurs sont indiqués dans la figure 2.3 (DURAND M., 1978).

* Influence de l'azote:
L'ammoniac est un précurseur capital des synthèses des protéïnes microbiennes.
La présence d'ammoniac est indispensable à la croissance des Ruminococcii et de Bacteroides succinogenes, car c'est la principale et parfois l'unique source d'azote. Quelques souches ont besoin d'une faible quantité d'acides aminés ou de facteurs de croissance.

La supplémentation en azote d'un régime de base pauvre, accroit le nombre de bactéries et la digestion des fibres de celluloses dans le rumen.

La quantité indispensable d'ammoniac, que doivent trouver ces bactéries dans le rumen,se situerait pour des fourrages à 7 mg de NH3 pour 100 ml de jus de rumen des bovins (selon SATTER et al, 1977 cités par DURAND M.,1978) et de 4 à 5 mg de NH3 par 100ml pour le maximum de synthèse protéïque chez les ovins.

La fermentation des matières cellulosiques est un processus lent qui dépend de la quantité d'énergie disponible sous forme d'ATP, mais aussi d'une fourniture constante d'une quantité optimale d'ammoniac dans le rumen.La supplémentation dans le temps devra donc être étalée dans le temps.
La croissance microbienne dépend essentiellement de la quantité d'énergie disponible . La quantité moyenne d'azote fixée par rapport à la quantité de matière organique fermentée dans le rumen est de 135g de MAT par kg de matière organique digestible (M.O.D.)(D'après le système des P.D.I. de l'I.N.R.A. 1978).
Pour des fourrages pauvres, les besoins en azote fermentescible ne seraient que de 90g à 110g de M.A.T. par kg de M.O.D., compte tenu du recyclage important de l'urée endogène.

* Influence des glucides :
Les différentes espèces bactériennes du rumen ont des préférences pour certains types de glucides.
A faible dose (10%), les glucides fermentescibles, comme le saccharose ou l'amidon, stimulent la digestion de la cellulose; au delà, ils l'inhibent. D'autre part, en culture pure, l'addition de cellobiose réduit l'activité cellulosique de Ruminoccocus .

Les rations dont les glucides proviennent de fourrages, fournissent des fermentations de types acétiques; or, il semble que cette voie de fermentations soit moins efficace du point de vue de la synthèse microbienne par rapport à la voie des fermentations de type propioniques.

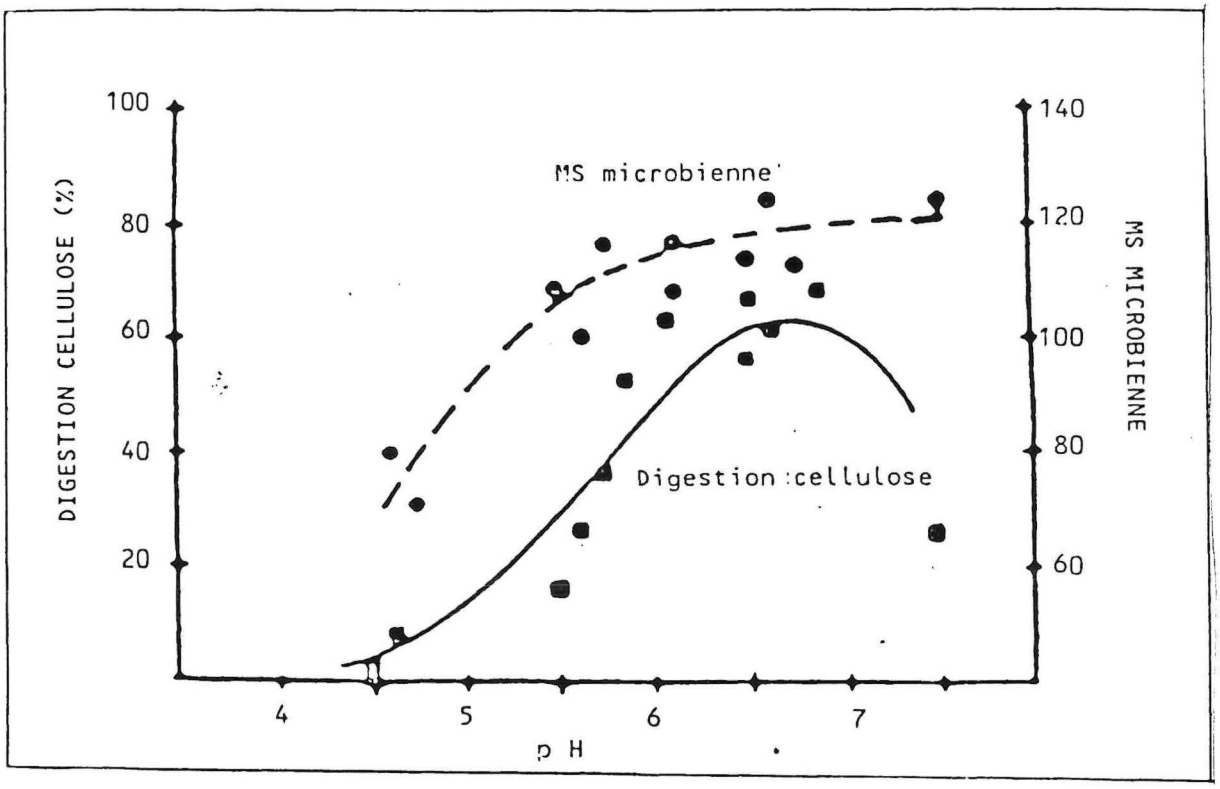
* Importance des minéraux et des oligoéléments:
Les minéraux ont un effet sur l'activité des bactéries cellulolytiques. Ces dernières ont des besoins en soufre, élément indispensable aux synthèses protéïques.
In vitro, les éléments comme le phosphore, le sodium et le potassium sont nécessaires à la digestion de la cellulose.

La salive des ruminants contient ces éléments en quantité importante. Mais, il est difficile de savoir si ces éléments sont in vivo des facteurs limitants avec les régimes cellulosiques .
Les besoins en oligoéléments de la microflore sont difficiles à définir quantitativement.

2.2.2.5.Conditions physico-chimiques du rumen:

* le pH:
En fonction de l'aliment, la stabilisation du faciès fermentaire est assurée par une salivation abondante, qui maintient le pH aux environs de 6,3 à 7,0, et un taux de renouvellement du liquide du rumen relativement élevé (5% à 12% du volume par heure).

* Figure 2.4 : Effets du pH sur la digestion de la cellulose et sur la quantité de MS microbienne produite par Kg d'aliments apportés en culture continue du contenu de rumen (HOOVER W.H. et al,1984).



L'addition de glucides dans un milieu complexe abaisse le pH, ce qui modifie le nombre et la nature des espèces microbiennes, et déprime l'activité cellulolytique.
Le pH optimum de l'activité cellulolytique se situerait entre 6,7 et 7,0 (STEWART C.S., 1977 cité par DURAND M.,1978).
D'après DURAND M. (1978), l'activité reste stable pour des pH compris entre 6,4 et 6,7.
D'après HOOVER W.H. et al (1984),la croissance des microorganismes diminue pour des pH compris entre 5,0 et 5,5 alors que la digestion des parois est complètement inhibée à pH voisin de 4,5 (Figure 2.4).

2.2.2.6.Le recyclage des cellules microbiennes dans le rumen:

* Le recyclage de l'azote dans le rumen:
Les taux de croissance des microbes dans le rumen est toujours supérieur au taux de passage vers l'intestin grêle.
Ce recyclage est dû au fait que:
- les protozoaires sont retenus et qu'un faible nombre d'entre eux passe dans l'intestin grêle;
- les protozoaires engloutissent et digèrent une grande partie de la masse microbienne;
- les bactéries et les protozoaires meurent soit à cause d'agents infectieux, soit par manque de substrat, soit par suite de changement de l'environnement comme des chutes de pH du liquide du rumen.

Ces interactions ont pour principal effet un considérable recyclage de l'azote à l'intérieure du rumen.
NOLAN J.V. et STACHIW S. (1979)· ont trouvé que 50% des microbes qui sont produits dans le rumen de mouton nourris avec une ration à base de paille, sont détruits dans le rumen.
Le jeûn périodique des animaux aboutit à une destruction d'une grande proportion de la masse microbienne dans le rumen. Ainsi, 60% des bactéries meurent et 30% sont détruites quand elles ne reçoivent plus de substrat pendant 2 heures.

* Interactions digestives engendrées par les protozoaires:
L'élimination des protozoaires du rumen entraine, d'une part une augmentation du nombre de bactéries et de zoospores, d'autre part une meilleure croissance des champignons au vue du nombre supérieur de sporanges se développant sur un aliment fibreux incubé dans des sachets nylons pendant 6 à 12 heures (BIRD S.H. et LENG R.A., 1985).

A partir de nombreuses études, il apparait que le fait d'éliminer les protozoaires du rumen entraine un accroissement important de la productivité d'animaux nourris avec des rations fibreuses. De cette manière, le niveau de digestion et de disparition des particules alimentaires limitent d'une façon moindre l'ingestion de l'aliment.

* Tableau 2.2 : Ingestion par des bovins et taux de passage moyens des particules fibreuses, de farine de poissons et de liquide; temps de retention des particules de grandes et de petites tailles . (ORSKOV E.R. et al, 1988).

	Moyenne	s.d.
Ingestion de MS (kg/jour)		
1ère période (petites particules)	16,3	1,4
2ème période (grandes particules)	16,9	1,8
Taux de passage des différentes fractions (par heures)		
Petites particules	0,0310	0,0062
Grandes particules	0,0275	0,0062
Farine de poisson	0,0697	0,0172
Phase liquide	0,1464	0,0314
Temps de retention moyen (heure)		
Petites particules	47,6	3,9
Grandes particules	53,2	4,0
Digestibilité apparente de la MS (g/kg)		
1ère période	663	13
2ème période	659	15

2.3.Résultats en terme de cinétique de la dégradation des tissus lignifiés:

2.3.1.Dégradabilité et fermentescibilité de la matière organique:

* la dégradabilité:
Après broyage mécanique et une fois en présence des enzymes microbiens, chaque constituant leur offre une résistance plus ou moins grande qui détermine la vitesse à laquelle il est dégradé et l'étendue de cette dégradation, appelée dégradabilité (R. JARRIGE, 1988).

* La fermentescibilité de la MOF :
La fermentescibilité désigne plutôt le degré d'absorption de constituants d'origine alimentaire ou issus des dégradations de matériaux moins digestibles. En effet, les constituants sont plus ou moins accessibles aux microbes.

En quelque sorte, les phénomènes physiques (réduction de taille des particules) vont plus ou moins faciliter la colonisation par les microorganismes . Il reste à déterminer si le niveau de colonisation par les microbes (qui peut s'exprimer en unité de surface) ou/et le niveau de croissance et de développement de la flore microbienne (permis par la fourniture en éléments facilement assimilables), seront limitants pour les dégradations et l'absoption au niveau du rumen.

2.3.2.Le temps de retention dans le rumen

* Le taux de communition des particules alimentaires
La proportion de particules alimentaires de grandes tailles (supérieures à 1 cm) non dégradables provoque l'encombrement du rumen.

L'ingestion volontaire est principalement limitée par le temps nécessaire à la réduction de taille des grandes particules alimentaires en des particules de taille suffisament petite pour pouvoir quitter le rumen.
Il n'existe que très peu d'études sur la cinétique de la réduction de taille des particules dans le rumen en fonction du type de fourrage (Tableau 2.2) (ORSKOV E.R. et al, 1988). Toutefois, les durées de rumination des tiges d'une graminée (Green panic), ramenées au kg de fibres, sont plus élevées par rapport à celles obtenues pour les feuilles (McLEOD M.N. et SMITH B.R., 1989).
Il semble donc que le "turn-over" des particules de grandes tailles soit plus important au cours de la mastication mérycique.

D'autre part, il parait intéressant de ramener la taille des particules ingérées à la taille des fibres du végétal afin de juger de l'influence de la nature des fibres (tailles et degré de cristallinité) sur le niveau des dégradations physiques et chimiques.

* Tableau 2.3: Modèle de fermentations du rumen de bovins recevant des rations à base de grains (flocons cuits de maïs), de fourrage pauvre et de mélasse (80% de mélasse et 15% de foin)(PRESTON T.R., 1987).

	Grains de céréale	Fourrage Pauvre	Mélasse
Nombre de veaux	4	3	4
pH du rumen	6,1	7,1	6,6
Total AGV (mEq/litre)	157	82	132
% Molaire d'AGV:			
Ac. acétique	44,9	76,2	49,7
Ac. propionique	42,7	15,2	21,3
Ac. butyrique	5,8	7,4	25,7
Ac. isobutyrique	1,3	0,4	0,3
Ac. valérique	2,2	0,2	2,8
Ac. isovalérique	2,0	0,3	0,2
Ac. caprique	0,7		0,7

* Le temps de retention dans le rumen:
Le temps de mastication est d'autant plus long que les fourrages sont fibreux (Tableau 1.6). En conséquence, le temps de retention moyen des particules alimentaires est fortement accru, d'autant plus que les fourrages sont lignifiés.
Le temps de retention des feuilles dans le rumen est plus court que celui des tiges (21,4 contre 30,6 heures) selon McLEOD M.N. (1989).

Certains auteurs (ORSKOV E.R., OJWANG I., REID G.W., 1988) ont montré que le taux de sortie entre les particules de grandes tailles et celles de petites tailles ne sont pas différents, mais que le temps de retention des particules de grandes tailles est plus important.

2.3.3.La vitesse de dégradation:

La cinétique de la dégradation des fourrages est un critère explicatif pour toutes les variations enregistrées au niveau de l'ingestion. En effet, l'ingestion d'un fourrage par un ruminant est conditionnée par:
- l'importance de la masse fibreuse correspondant au contenu du rumen
- la vitesse de disparition d'une partie de ce contenu par absorption
- La vitesse de transit des matériaux indigestibles .

Il apparaît que pour de larges variations d'ingestion réalisées sur six fourrages lignocellulosiques (THIAGO L.R.L. et al, 1979), le contenu du rumen ramené au poids métabolique varie très peu. Par contre, des différences importantes sont observées pour les taux de disparition du rumen par absorption et au niveau de la vitesse de transit des matériaux indigestibles.

* Les facteurs influencant le transit des matériaux indigestibles:
Le temps nécessaire à la digestion du fourrage lignifiés est défini par les différentes quantités d'indigestibles ingérées par rapport à la vitesse de transit de cet indigestible.
Un taux de 6% des particules alimentaires sortant du rumen par heure semble être une valeur moyenne adoptée pour l'estimation des dégradabilités théoriques.

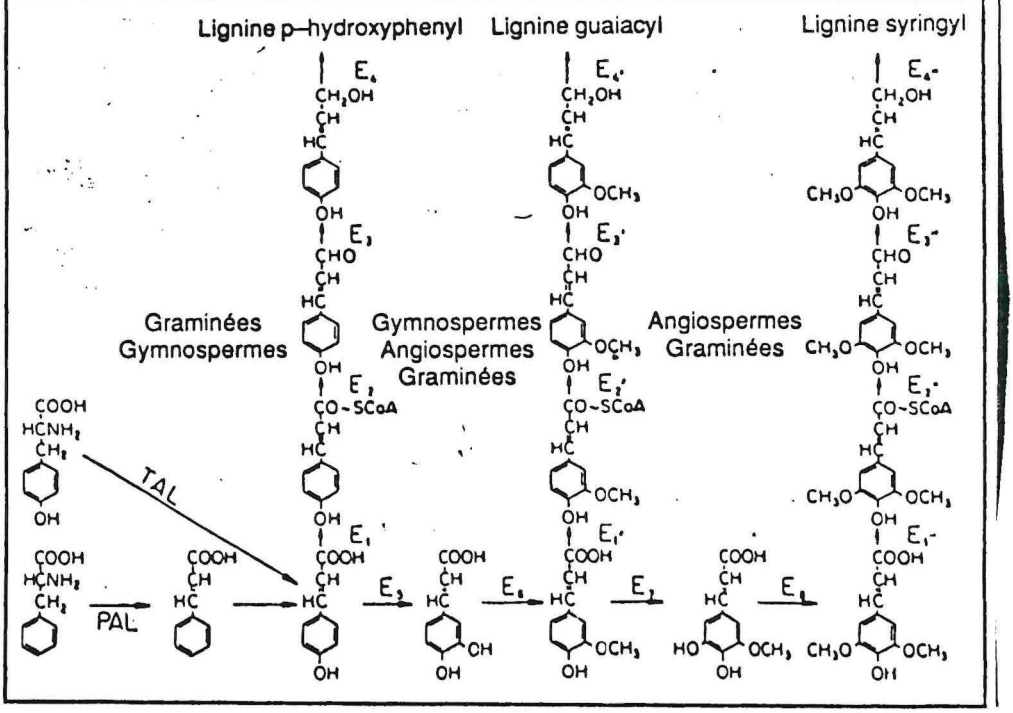
* Modèle de prévision des vitesses de digestion et des fractions potentiellement digestibles des pailles en sachets suivant les régimes (ORSKOV E.R. et McDONALD I., 1979)
L'équation est la suivante:

$$D(t) = a + b\,(1 - e^{-ct})$$

où D(t) : quantité dégradée à l'instant t
a : fraction rapidement disparue par solubilisation
b : fraction progressivement digestible
a + b: fraction totale potentiellement digestible
c constante de la vitesse de digestion

* Figure 3.1 : Voies de biosynthèse de la lignine chez les plantes supérieures.

Trois types de monomères différents sont précurseurs de la lignine : p-hydroxyphényl, guaiacyl et syringyl. La densité de la lignine polymérisée est inversement proportionnelle à son degré de méthylation. Les lignines de certaines angiospermes, formées à partir de résidus syringil, seront donc plus faciles à déstructurer que celles de certaines gymnospermes, constituées de résidus p-hydroxyphényl.
E1, E1', E1'' : hydroxycinnamate-CoA ligase
E2, E2', E2'' : hydroxycinnamoyl-CoA réductase
E3, E3', E3'' : cinnamyl alcool oxydoréductase
E4, E4', E4'' : peroxydase
E5 : *p*-coumarate 3-hydroxylase
E6, E8 : hydroxycinnamate *O*-méthyltransférase
E7 : férulate 5-hydroxylase
PAL : phénylalanine ammonium-lyase
TAL : tyrosine ammonium-lyase



2.3.4.Produits terminaux de la digestion:

Les produits de fermentation de la cellulose et des autres polyosides des parois sont un mélange d'acides gras volatils (acide acétique, acide propionnique, acide butyrique, dioxyde de carbone et méthane), qui sont absorbés au niveau de la paroi du rumen (environ 75%).Chez les bovins, les proportions respective de chaque acide gras volatils sont différentes en fonction des constituants de la ration de base (Tableau 2.3, PRESTON T.R., LENG R.A., 1987).
Il apparait que 60% de l'énergie digestible est issue de l'aliment sous forme de d'acides gras volatils et 30% à partir des constituants cellulaires bactériens.

3.OPTIMISATION DES DEGRADATIONS DES FOURRAGES LIGNIFIES DANS LE RUMEN:

Nous passerons en revue séparément les principaux moyens et techniques qui permettent d'améliorer la valeur alimentaire de ces fourrages peu digestibles et peu ingestibles. Puis, nous tenterons d'approcher les manières possibles de les combiner entre eux, dans le but d'optimiser la dégradation de ces fourrages dans le rumen et ainsi de répondre au mieux aux exigences alimentaires de l'animal.

3.1.Les moyens d'améliorer la valeur alimentaire des fourrages lignifiés:

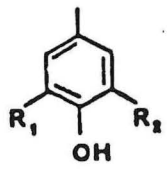
3.1.1.Amélioration génétique des plantes cultivées:

Les fourrages lignifiés sont constitués de glucides pariétaux peu dégradables dans le rumen ou encore appelées fibres qui représentent l'étape ultime du processus de vieillissement cellulaire des différents tissus de la plante.
La sélection des plantes fourragères sera d'autant plus efficace qu'elle se focalisera sur des critères influant sur la digestibilité et sur l'ingestibilité, comme les types morphologiques ou les voies de biosynthèse de la lignine.

Les trois monomères, qui sont les précurseurs de la lignine sont le p-hydroxyphényl, le guaïacyl et le syringil (Figure 3.1).
La densité de la lignine est inversement proportionnelle à son degré de méthylation. Ainsi,les lignines formées à partir des résidus syringyl seraient plus faciles à destructurer que celles constituées de résidus p-hydroxyphényl.

Des essais tentent d'intoduire les gènes codant des enzymes spécifiques de la méthylation chez des gymnospermes qui en sont dépourvus. Ces enzymes permettraient aux feuillus de produire des précurseurs syringils, qui se polymérisent en une lignine moins dense, et plus facile à destructurer que celle des résineux.

* Figure 3.2 : Résidu 5-hydro-guaiacyl; Ce précurseur a été trouvé dans une lignée de maïs à la suite d'une mutation supprimant vraisemblablement une étape de méthylation.

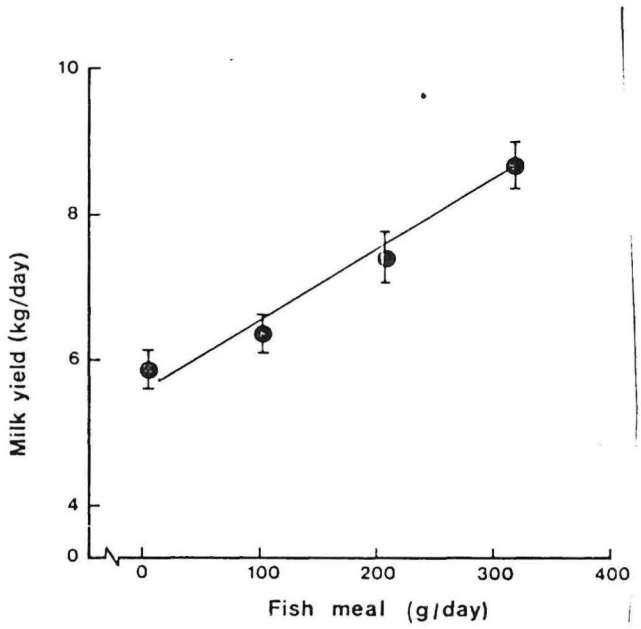


$R_1 = H$ $R_2 = OCH_3$: G = guaiacyl

$R_1 = OH$ $R = OCH_3$: HG = 5-OH guaiacyl

$R_1 = OCH_3$ $R_2 = OCH$: S = syringyl

* Figure 3.3 : Production laitière de bovins croisés ou de race locale nourris avec de la paille de riz traitée à l'urée et recevant des quantités croissantes de farine de poissons (0 à 400 g/j) (SAADULLAH M., 1984).



Des équipes de l'I.N.R.A. étudient les caractéristiques structurales et les conditions d'extraction d'une lignine mutante trouvée dans une variété de maïs, par ailleurs plus digeste et à tiges plus résistantes que la variété sauvage.
Cette lignine renferme un nouveau monomère, le 5 hydro-guaïacyl, qui doit résulter de l'abscence d'une étape de méthylation dans la synthése de la lignine (Figure 3.2).
D'autre part, des travaux sur l'influence des facteurs extérieurs sur l'édification de la lignine montrent que de simples changements de la qualité de la lignine sont les conséquences d'une simple modification des nutriments offerts au végétal.

3.1.2.Complémentation des fourrages lignifiés:

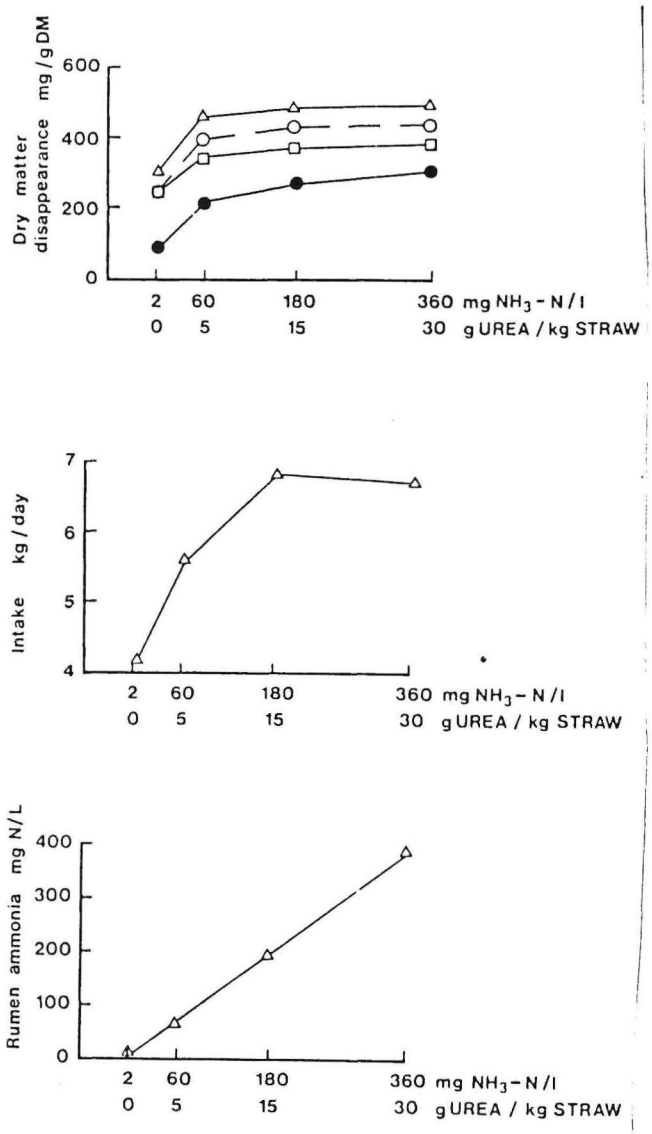
Dans des rations à base de fourrages lignifiés, les objectifs de la complémentation sont d'assurer la prolifération et l'activité maximale des microorganimes cellulolytiques, et d'autre part d'essayer de couvrir au mieux les besoins de l'animal.

3.1.2.1.Les sources de compléments:

* L'azote protéïque,l'azote non protéïque et la teneur en NH3 du rumen:
Le premier des compléments à considérer est la source d'azote fermentescible qui assurera une teneur en ammoniac du rumen supérieure à 15mg / 100ml de jus de rumen. Le niveau recommandé d'ammoniac dans le rumen afin de maximiser la croissance microbienne est de 5 à 7mg/ 100ml . Toutefois, cette recommandation est trop basse si l'on veut optimiser le taux de dégradation des substrats fibreux. De nombreux essais ont montré que le taux de disparition de la cellulose et des fibres dans des sacs nylons placés dans le rumen est amélioré quand la concentration en ammoniac atteinds 20mg/ 100ml (KREBBS H.A. et LENG R.A., 1984).
Le taux de disparition de rafles de maïs traitées aux alcalis dans des sacs nylons placés dans le rumen, est amélioré linéairement quand la concentration en ammoniac passe de 3 à 12mg/ 100ml (ALVAREZ F.J. et al, 1983). De même, le niveau optimum d'ammoniac du rumen afin d'obtenir des taux de fermentations maximaux de rations à base d'amidon se situe au dessus de 20mg/ 100ml.

En matière d'azote protéïque, les compléments sont recherchés en fonction de leur faible solubilité de l'azote ou encore de leur faible dégradabilité des protéïnes dans le rumen. Les farines de poissons et de sang, les tourteaux sont d'intéressants fournisseurs de PDIA (Figure 3.3).
Toutefois, une petite quantité de protéïnes facilement dégradables dans le rumen ou d'acides aminés (farine de luzerne deshydratée) peut stimuler la synthèse de protéïnes microbiennes dans le cas d'une ration déjà complémentée à l'urée.

* Figure 3.4 : Taux de disparition en sachet nylon, quantités ingérées par jour et teneur en ammoniaque du jus de rumen (mg N-NH3/ litre) de paille non traitée (◻), traitée à l'ammoniac anhydre (Δ), traitée à l'urée (O), et de laine de coton (•); une infusion continuelle d'urée dans le rumen d'un bovin reçevant une ration à base de paille et de minéraux s'accroît quand la teneur en ammoniaque du jus de rumen atteinds 180 mg N-NH3/ litre (PERDOCK , 1987).



L'urée est largement utilisée comme source d'azote non protéïque. L'addition d'urée à une ration à base de fourrage entraine une augmentation de la digestibilité (ORSKOV E.R, GRUBB D.A, 1978.). L'emploi de l'urée se heurte à l'impossibilité d'estimer de façon suffisamment précise les besoins en azote fermentescible et la réponse de l'animal. Les indicateurs d'une déficience en azote sont les teneurs en azotes des fourrages ou des féces ou encore la teneur en ammoniac du jus de rumen.
La complémentation en urée a pour but de maintenir élevé la teneur en ammoniac du jus de rumen (> à 20mg d'azote ammoniacal/ 100 ml), de façon à optimiser l'ingestion et l'efficacité de la flore microbienne dans le rumen (Figure 3.4) (PRESTON T.R., LENG.R.A., 1986).

En règle générale, si une déficience est suspectée, l'urée peut être ajoutée à des proportions de 1 à 2% de la teneur en matière organique dans la ration.Il est préférable que la complémentation assure un apport semi-continu d'azote amoniacale dans le rumen. En effet, la distribution en un seul repas de l'urée n'est pas efficace pour des rations à base de glucides lentement fermentescibles. Ainsi, l'ingestion de pailles de blé par des moutons augmente avec la fréquence des repas (VAN HOUTER M., LENG R.A., 1987).
Quand 0,4 à 0,5 g d'urée par kg de poids vifs sont injectés dans le rumen d'un mouton, les secrétions salivaires sont inhibées fortement; il semblerait que cette diminution de quantité de salive soit déclenchée à partir d'une teneur en ammoniac dans le sang de 0,4mg/ml.
Des risques non négligeables de toxicité existent en fonction des conditions d'utilisation de l'urée. Le stade des convulsions commence pour des teneurs d'ammoniac dans le sang de 1,2 à 1,9mg/dl et l'animal meurt pour des valeurs comprises entre 4,0 et 7,0mg/dl (SHIMBAYASHI K. et al, 1988).

Les autres sources possibles d'azote non protéïque sont les sels d'ammonium et le biuret. Le biuret a pour avantages de se dégrader moins rapidement en ammoniac par rapport à l'urée. L'ammoniac fournit aux microorganismes est apportée de façon plus progressive après l'ingestion de biuret. Toutefois, c'est un produit plus couteux que l'urée qui demande une période d'adaptation de 2 à 3 jours.

* les concentrés énergétiques et les fourrages très digestibles:
La complémentation énergétique se raisonne généralement par rapport aux interactions qu'elle engendre sur la digestion des glucides pariétaux par la flore microbienne.

En fonction du degré de fermentescibilité des glucides pariétaux de la ration de base, l'addition à faible dose (10 à 15%) de concentré riche en amidon (céréales) ou en sucres (mélasse) stimule la digestion de la cellulose. Il est important de respecter les règles comme la fréquence des repas (répartition dans le temps ou utilisation d'aliment à consommation lente) et le mode de distribution (mélange).

Les concentrés énergétiques à base de céréales sont à éviter au delà d'un taux d'incorporation de 20%, car l'amidon fermente trop vite et entraine une diminution de l'activité cellulolytique dans le rumen.
Eventuellement, les pulpes de betteraves ou d'agrumes, ou les issues de meunerie, peuvent être distribuées dans une proportion de 10 à 20% de la ration, car leurs glucides sont moins rapidement fermentescibles.

Du fait de l'effet dépresseur de l'amidon sur l'activité cellulolytique, il est préférable d'utiliser comme source d'énergie dégradable lentement une certaine quantité d'un fourrage vert de bonne qualité.
L'autre source de complément "énergétique" (par rapport aux fourrages lignocellulosiques) peut donc être un fourrage très digestible, de préférence un fourrage jeune, une légumineuse ou bien de l'ensilage d'herbe de bonne qualité.
D'après MORAN J. et al (1983), l'apport de feuillage d'une légumineuse arbustive (Leucaena), comme complément à une ration à base de paille de riz, améliore l'ingestion, la digestion de la matière sèche et la retention azotée.
L'action particulière de ce type de complément sur les fonctions du rumen n'est pas clairement définie. Le fourrage apporte en quelque sorte un milieu propice à un meilleure efficacité du rumen pour digérer les glucides des parois cellulaires; ces améliorations pourraient être engendrées par l'accroissement de la biomasse fongique, d'autre part par une libération de nutriments aux profits de la flore cellulolytique concordant parfaitement avec les lentes dégradations (dans le temps) des constituants pariétaux .

* La complémentation en nutriments protégés:
La complémentation avec des sources d'acides gras longs protégés en plus de protéïnes protégées est particulièrement efficace (VAN HOUTER M., LENG R.A., 1987) pour des rations à base de pailles et de fourrages pauvres.
Ainsi, certaines sources de protéïnes (farine de graines de coton,caséïne, etc...) peuvent subir un traitement avec des produits comme le formaldéhyde, qui les protège contre les dégradations dans le rumen.
Il est possible de protéger (des dégradations dans le rumen) partiellement (60%) les protéïnes contenues dans les légumineuses en les échauffant à une température de 100°C grâce à la température solaire.

* les sources de minéraux et d'oligoéléments:
La complémentation minérale des fourrages lignocellulosiques n'est envisagée qu'après correction des déséquilibres protéïques et énergétiques de façon à satisfaire les besoins minéraux propres des microorganismes du rumen et de l'animal.
Ainsi, le principal besoin en soufre des ruminants se situe au niveau du rumen.
Les pailles sont pauvres en de nombreux éléments. Les principales carences (Soufre, Phosphore, etc...) sont comblées à l'aide de pierres minérales.

* Les compléments non conventionnels:
Les fécès d'animaux sont parfois incorporées à des rations. Ainsi, les litières de poulaillers sont riches en azote et contiendrait une certaine quantité de protéïnes protégées.

3.1.2.2.Les complémentations composées:

* Les principes d'association des compléments:
Pour des rations à base de fourrages, de résidus de récolte ou de sous-produits agro-industriels, les principaux composants et les règles de la complémentation devraient être les suivants (PRESTON T.R. et LENG R.A., 1986):

1.l'azote fermentescible (3g d'azote par 100g de glucides fermentescibles)
2.un écosystème du rumen suffisamment efficace :
- face aux caractéristiques du fourrage;
- face aux quelques nutriments accessibles;
- en contrôlant l'activité des protozoaires.
3.des nutriments protégés (ou bypass):
- les proteïnes
- l'amidon
- les acides gras longs
4.l'équilibre des produits terminaux de la digestion en relation avec l'énergie oxydative et les besoins de l'animal. elle consiste en une fourniture:
- d'acides aminés
- de glucose et de composés glucogéniques
- d'acides gras longs.

* Les blocs mélasse-urée:
L'utilisation des blocs mélasse-urée s'est largement développée en zones tropicales.
Les sucres solubles de la mélasse sont rapidement métabolisés en acides gras volatils (AGV) par les microbes du rumen. Ces AGV neutralisent l'ammoniac libérée de l'hydrolyse de l'urée.
Bien que le premier rôle d'un tel bloc soit d'apporter de l'ammoniac aux microorganismes du rumen, il peut aussi être utilisé pour fournir toute une variété de composés favorables aux dégradations des parois.
En Inde et en Australie, les blocs contenaient en moyenne: 45% de mélasse, 15% d'urée, 15% de minéraux, 8% de sel, 4% de calcite, 3% de bentonite et 10% de farine de graines de coton.
En plus des apports azotés et énergétiques, le bloc mélasse-urée permet une consommation faible et étalée dans le temps. La fréquence de ces apports favorise l'efficacité des dégradations microbiennes des constituants pariétaux dans le rumen.

D'autres auteurs (HAMADA Tatsuo, 1989) réduise la proportion d'urée (9%) en ajoutant du glycol de propylène de façon à accroître l'efficacité de l'activité microbienne. En effet, la proportion d'acide propionique par rapport à celle d'acide acétique est améliorée. Ce produit joue un rôle essentiel dans la protection de l'animal contre la toxicité à l'ammoniac.

3.1.3.Traitements technologiques diminuant la résistance des parois des fourrages lignocellulosiques:

3.1.3.1.Les traitements physiques:

* La séparation et le tri des différentes parties de la plante: Cette technique est la plus simple dans son principe, car elle est basée sur les différences de digestibilité enregistrées entre les différentes parties des plantes. Ainsi, il est souvent plus intéressant de distribuer à des animaux des feuilles par rapport aux tiges. Dans la pratique, les procédés permettant la séparation feuilles/tiges sont généralement consommateurs de main d'oeuvre.

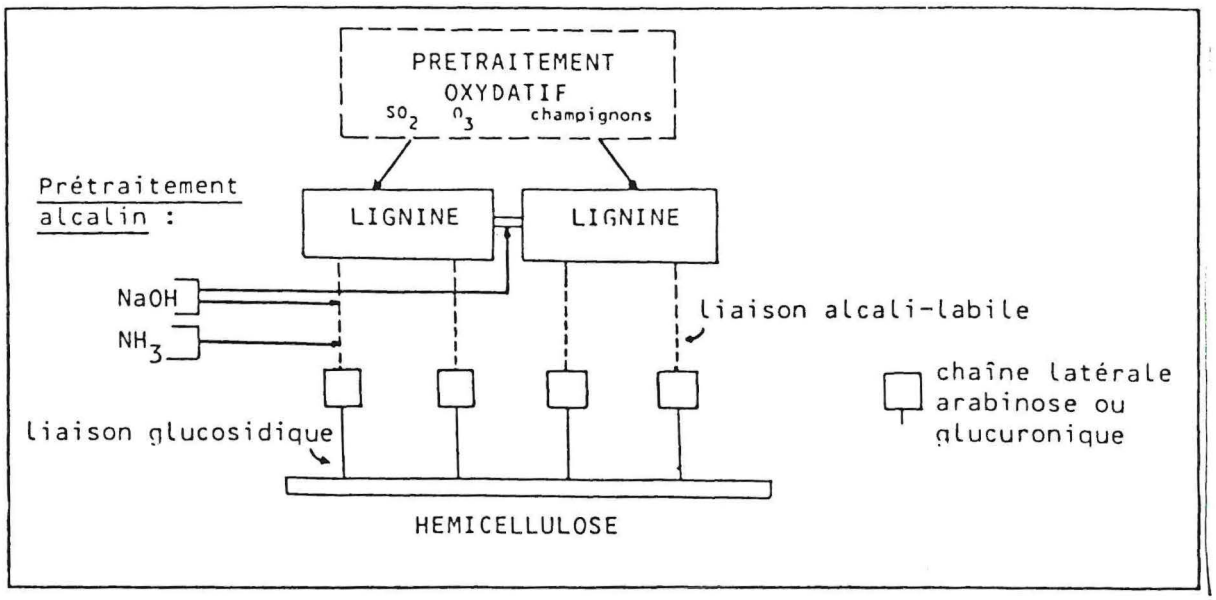
* Le broyage, le hachage, l'applatissage et l'agglomération:
Le broyage agit différemment suivant son intensité. Lorsqu'il est relativement grossier (broyeurs à marteau, à couteau), il ne joue que sur la surface d'attaque du fourrage, mais son effet est limité . Lorsque le broyage est ultra-fin (broyeurs à bille ou mieux vibrant à bille), les structures peuvent être rompues au niveau moléculaire. L'effet barrière physique de la lignine serait alors partiellement levé (MORRISON I.M., 1983). La première conséquence du broyage est une dégradation plus rapide du fourrage en fines particules par l'animal qui mastique moins, qui rumine moins et donc qui salive moins. L'ingestibilité est d'autant plus augmentée que le fourrage est de mauvaise qualité. L'augmentation de la vitesse du transit digestif se traduit par une diminution de la digestibilité. Le broyage augmente le bilan nutritionnel du seul point de vue des quantités ingérées.
D'après SUNDSTOL F. et al (1978), l'agglomération des fourrages a un effet améliorateur sur les quantités de MS ingérée bien que les digestibilités de la MS reste identique.

* le traitement à la vapeur:
Il augmente la dégradabilité des pailles. Le traitement hydrothermique est souvent complété par une détente brutale (explosion), qui contribue à destructurer les fibres et à réduire la tailles des particules.

Jusqu'à 150°C, la vapeur et la pression détruisent une partie des liaisons covalentes des hemicelluloses, ce qui entraine:
- la libération des groupements acides (acétiques, phénoliques,uroniques), le pH descend jusqu'à 4-5;
- la solubilisation d'une partie des hémicelluloses (jusqu'à 80%) et leur dégradation partielle en produits qui peuvent se condenser avec la lignine.

Au dessus de 150°C, la lignine commence à être attaquée et à 180°C, elle fusionne en gouttelettes (DUPUY P., 1980). Des composés phénoliques sont solubilisés (jusqu'à 5% de la matière sèche de la bagasse). Les pertes de matière sèche peuvent atteindre 20% .

* Figure 3.5 : Effets des traitements chimiques sur la modification de structure des parois (CHESSON A., 1988).



De la bagasse ainsi traitée peut être incorporée à raison de 30% dans les régimes de bouvillons sans que leurs performances ne soient affectées.Bien que la mesure des augmentations de la digestibilité de la matière sèche in vitro soit de 22 points , les essais ont souvent donné des résultats inférieurs à ce qui était prévu. Cela tient à la variabilité du matériau de départ, et aux composés phénoliques libérés, qui peuvent avoir un effet inhibiteur.

L'effet du traitement est encore net dans le cas des cannes de maïs et avec la paille de blé; on obtient des améliorations de la digestibilité de la matière organique de +18 et +4 points respectivement.

* Le vapocracage:
Le vapocraquage de coques de tournesol broyées améliore leurs dégradations dans le rumen (BARRY J.L. et al, 1988). Le taux de disparition de la MS dans le rumen passe de 43 à 73% pour des pertes de MS comprises entre 12 et 20%.

3.1.3.2.Les traitements chimiques:

Les méthodes chimiques qui ont été proposées pour améliorer la dégradabilité des parois dérivent de la chimie du bois. Parmi les nombreux produits, on distingue deux catégories principales: les alcalis d'une part, les oxydants et les composés souffrés d'autre part.

* Les alcalis:
La soude et l'amoniac sont les alcalis les plus utilisés (CHENOST M. et DULPHY J.P., 1987).Les doses employées dans la pratiques sont relativement faibles (soit en kg/100 kg de fourrage sec: 4-6 pour la soude, 3-5 pour l'amoniac). A ce niveau d'incorporation, le mode d'action des alcalis est très proche. Ils agissent principalement en coupant les liaisons alcali-labiles (surtout de type hydrogène et ester) qui relient les glucides entre eux et à la lignine (Figure 3.5). Cela entraine la solubilisation d'une partie des acides (acétiques, p-coumarique et surtout férulique) (BESLE J.M. et al, 1988), et d'une petite fraction de l'hémicellulose.
Les réactions d'hydrolyse ont pour conséquences importantes le gonflement en milieu acqueux qui favorise la pénétration des cellulases et la diminution de la résistance physique des parois qui facilité le travail de mastication de l'animal.

Les techniques de traitements à la soude sont forts nombreuses. Les procédés par voie humides ont été progressivement remplacés par des voies semi-humides, puis par des voies semi-sèches.

Dans la pratique, le traitement à l'ammoniac a largement supplenté le traitement à la soude. Il peut se réaliser de deux manières:
- soit en injectant de l'ammoniac anhydre dans les meules sous baches hermétiques;
- soit par hydrolyse de l'urée en solution mélangée avec de l'eau et éventuellement une uréase au fourrage.

* Tableau 3.1 : Influence de divers traitements aux agents alcalinisants de la paille d'orge sur sa teneur en cendres et en azote et sur sa digestibilité (SUNDSTOL F. et CORWORTH E.M., 1984)

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

* Tableau 3.2 : Température de la réaction et digestibilité in vitro de la matière sèche d'une paille d'orge (OLOLADE et al, 1970).

Température	23°C	60°C	121°C
0% NaOH	37,3	35,5	38,0
2% NaOH	41,3	44,4	52,2
4% NaOH	49,4	59,0	69,3
8% NaOH	59,3	73,5	84,8

Toutefois, à partir d'une certaine température, les composés phénoliques auraient un effet inhibiteur sur l'activité uréasique (TOPPS J.H., 1991).

SUNDSTOL F. et CORWORTH E.M. (1984) ont pu classer les différents traitements aux alcalis par ordre d'efficacité en terme de digestibilité in vitro de la matière sèche (MS) et in vivo de la matière organique (MO) (Tableau 3.1).

Il est toutefois difficile d'effectuer un bilan comparatif des procédés de traitements de la paille à la soude (MELCION J.P., 1978).
D'une part, toutes ces opérations unitaires auront des effets différents en fonction des paramètres du traitement que sont les facteurs physico-mécaniques (broyage, mode d'incorporation, pression mécanique, pression vapeur), et les facteurs physico-chimiques (température, durée de réaction, quantité de réactif et concentration). Comme le montre le tableau 3.2, la température a un effet bénéfique sur la digestibilité in vitro d'une paille d'orge traitée avec différents taux de soude .
Il semble qu'un prétraitement à l'alcali ne modifie pas la cristallinité des polysaccharides pariétaux.
D'autre part, leur efficacité "in vivo" rapportée à leur coût dans un contexte économique donné permet d'affirmer de la supériorité d'un traitement par rapport aux autres.

Les changements de la composition chimique des pailles traitées à l'ammoniac se traduisent surtout par une diminution de la teneur en hémicelluloses (GRAHAM H. et al,1985), et en une augmentation de la teneurs en MAT .
Le taux de fixation de l'ammoniac varie de 22 à 26% selon les auteurs (DULPHY J.P. et al 1984, GRENET N. et al 1985). Toutefois, la teneur moyenne en MAND (g/kg de MS) des pailles après traitement augmente. A cette baisse relative de la valeur azotée vient s'ajouter une diminution de l'activité cellulolytique dont la cause serait une mauvaise nutrition azotée des microbes.

D'après DEMARQUILLY C. et al (1987), les augmentations de la digestibilité de la MO de pailles et de fourrages pauvres traités à l'ammoniac sont d'autant plus importantes que la digestibilité du fourrage non traité est faible. Pour des digestibilités qui varient de 30 à 50, les augmentations observées varient de +10 à +15 points.
D'autre part, le traitement à l'ammoniac améliore notablement l'ingestibilité, alors qu'inversement le temps de séjour des particules alimentaires dans le rumen diminue. Selon le même auteur, l'augmentation est en moyenne de 40% et d'environ 25 % quand les pailles sont légèrement complémentées (moins de 30% de concentré dans la ration).

* Les oxydants et les composés soufrés:
En dehors des oxydants chlorés, les produits d'oxydation de la lignine (CO2,diacides) sont en principe non toxiques pour les microorganismes ou pour l'animal.

* Tableau 3.3: La digestibilité in vitro de la matière organique (%IVDMO après 48 heures dans le jus de rumen) et fermentescibilité du substrat (ID après 6 heures d'incubation dans le jus de rumen) de la paille de blé après traitement à la soude (NaOH), à l'ozone (O) et au dioxide de soufre (SO2) (BENGHEDALIA D., MIRON J., 1981).

Traitements	IVDMO	ID
Sans	44,3 + 0,78	7,42 + 0,69
NaOH	66,6 + 1,48	15,3 + 0,45
O	66,9 + 0,55	25,7 + 0,18
SO2	80,2 + 1,40	29,3 + 1,03

Ainsi, une délignification est obtenue par l'acide peracétique, l'ozone et le peroxyde d'hydrogène. En milieu alcalin, ce dernier produit diminue moins la teneur en lignine, mais en revanche réduit la cristallinité de la cellulose. Les taux de dégradation de la MS sont améliorés avec des taux croissants de peroxyde d'hydrogène.
Parmi les composés soufrés, c'est le dioxyde de soufre qui semble le plus interressant.
D'après BENGHEDALIA D. et al (1981), les traitements à l'ozone et au dioxide de soufre de la paille de blé solubilisent la presque totalité des hémicelluloses et réduisent la teneur en lignine. Du fait de l'augmentation de la teneur en éléments solubles, les digestibilités de la matière organique à 24 et 48 heures sont considérablement améliorées (de 44 à 80%) pour le traitement de la paille de blé au dioxide de soufre (SO2) (Tableau 3.3).

3.1.3.3. Les traitements biologiques:

Ils sont pratiqués dans le but d'améliorer la dégradabilité des parois ou/et d'enrichir le matériau de départ (azote).
Ainsi, la digestibilité des fourrages peut être augmentée par traitement aux moisissures blanches. De nombreuses enzymes délignifiantes ont été extraites (lignine-peroxydase, laccases etc...).
Mais, l'efficacité de ces traitements reste faible si l'on tient compte de la matière organique perdue par fermentation (champignons).
En fonction des espèces de moisissures blanches, l'augmentation de la digestibilité in vitro peut atteindre 40% (AGOSIN E. et al 1986, HARTLEY R.D. et al 1974).
Panus conchatus est un champignon utilisé dans la délignification des pailles de riz et de blé; il permet d'éliminer 27,5% de la lignine en trois jours (FLANDROY L., 1991).

En employant la technique de l'ensilage, il est possible d'ajouter une certaine quantité de cellulases, de façon à traiter des pailles en augmentant leur solubilité (grâce à la libération de glucides). Ainsi, les conditions de conservation sont assurer par la production d'acide lactique (NAKASHIMA et al, 1988). La valeur nutritive potentielle reste pratiquement inchangée, alors que la solubilité et la dégradabilité à 24 heures sont améliorés.

3.1.4.Autres procédés orientant les dégradations microbiennes en faveur de l'animal:

* Effet du mode de présentation des aliments:
La sélection par l'animal est déterminée en partie par la disponibilité du fourrage (en quantité), mais aussi par sa facilité de préhension par l'animal. Plus les quantités de pailles offertes à un mouton seront grandes, plus il pourra sélectionner les parties de la plante les plus digestibles (les feuilles), et plus les quantités de MS ingérées seront grandes.

* Tableau 3.4 : Consommation de paille complémentée (pulpes de betterave, farine de poisson, de soja, de viande, de minéraux et de vitamines) distribuée à des chèvres à 120 et 150% des quantités ingérées attendues (OWEN I. , MAHED R.A., 1984).

	Quantité de paille autorisée (% ingestion)	
	120	150
Nombre de chèvres	18	18
Ingestion de paille (KG de MS/ 100 KG de PV)	1,4	1,9

* Tableau 3.5 : Perforances d'agneaux avec (+ P) et sans (- P) protozoaires nourris à des régimes différents (DEMEYER M.I. et al, 1982).

Ration	Période d'étude (j)	G.M.Q. (g/j) + P	-P
-Pulpes de betterave/ urée/ Minéraux	91	181	213
-Paille traitée NaOH/ Mélasse	56	102	140
-Paille traitée NaOH/ Mélasse/ Tapioca	35	239	192
-Mélasse/ Protéïnes	49	135	208

* Favoriser le comportement sélectif de l'animal:
Les chèvres sont capables d'accroître leur consommation de paille (en kg de MS) même si l'offert approche les 150% de l'ingéré estimé (Tableau 3.4) (OWEN E. , MAHED R.A. , 1984).

* Augmentation de la production d'acide propionique:
Dans le cadre d'une stratégie de complémentation, il convient d'essayer d'accroître la production de propionnate sans diminuer l'efficacité de l'écosystème du rumen. Ce pilotage des fermentations peut se faire avec différentes substances chimiques (des substances tampons, des ionophores, certains acides gras volatils ramifiés).

* Manipulation de l'écosystème microbien:
La défaunation du rumen en protozoaires améliore généralement les performances animales pour des rations à base de fourrages à faible teneur en azote (Tableau 3.5, DEMEYER D.I. et al, 1982).
D'autres espèces microbiennes plus efficaces sont parfois utilisées. L'introduction d'une bactérie dans le rumen de chèvre a permis à ces animaux de consommer le Leucaena leucocephala, une légumineuse fourragère arbustive, sans aucun problème de toxicité. En effet, ces bactéries ont la capacité de dégrader l'acide aminé toxique (la mimosine) contenu dans cette légumineuse (JONES R.J., MEGARRITY R.G., 1986).

3.2.Associations et complémentarités des procédés d'amélioration de l'utilisation des fourrages lignifiés:

3.2.1.Les objectifs:

* L'utilisation des fractions potentiellement digestibles:
Les fourrages lignocellulosiques sont potentiellement riches en énergie, mais leur fraction glucidique n'est pas facilement accessible pour les microorganismes du rumen et donc peu utilisable par l'animal (d'autant plus que c'est un aliment déséquilibré).

L'action distincte de chaque traitement technologique ou de chaque mode de complémentation aboutit globalement à des améliorations assez intéressantes en matière d'ingestibilité, mais pas toujours probantes en terme de digestibilité et de performances animales.
L'objectif principal est de mieux profiter du potentiel de ces fourrages, en bénéficiant des effets conjugués des différents procédés existants (exposés en partie ci-dessus), en facilitant les dégradations des parois par les microorganismes du rumen de telle sorte que les besoins de l'animal soient en partie satisfaits.

* Les principes de déstructuration des parois :
L'accessibilité de la cellulose aux enzymes sera conditionnée par un certain nombre de facteurs:
-l'humidité: à 10% d'eau, il y a hydratation, gonflement des fibres et ouvertures de certaines structures cellulosiques;
-la dimension du réseau capillaire des tissus, macrocapillaires (correspondant aux vaisseaux du bois ou du liber) et le réseau des capillaires des parois cellulaires;
-la cristallinité de la cellulose, entraînant une certaine rigidité stérique des unités anhydroglucoses;
- la présence de substances associées comme les tanins et surtout de la lignine (composés phénoliques).

Le problème consiste d'une part à détruire la structure cristalline de la cellulose associée à la lignine, de manière à la rendre plus réactive vis à vis des agents chimiques ou enzymatiques extérieurs, en la transformant le plus possible en molécules amorphes. D'autre part, il faut briser les fibrilles cellulosiques de manière à accroître la surface spécifique des tissus et modifier son réseau capillaire en présence d'eau d'hydratation, en multipliant les points de pénétration de ces mêmes agents chimiques.

D'autre part, les contraintes nutritionnels des fourrages lignocellulosiques sont à considérer dans une optique de valorisation par les animaux; en effet, le niveau et la forme de complémentation va dépendre des améliorations des traitements et des besoins de l'animal.

* Les limites de la transformation des fourrages lignifiés:
Les fourrages lignifiés n'ont généralement pas de valeur économique, ce qui ne permet pas d'envisager d'utiliser une technologie coûteuse en terme de transformation.

3.2.2.Complémentarités de l'association de plusieurs traitements :

Nous tenterons d'approcher l'optimisation des fermentations dans le rumen par l'étude des nombreuses combinaisons techniques qui aient donné des résultats en terme de valeur alimentaire et/ou en terme de performances animales.

* Appréciation délicate des faibles niveaux de performances animales:
D'un point de vue méthodologique, il semble que l'appréciation des performances animales (la croissance journalière, par exemple) soit d'autant plus entachée d'erreurs que les croissances sont faibles (CHENOST M., 1989). C'est pourquoi, il est raisonnable de ne pas prendre comme termes de références des résultats d'une expérimentation dans un cadre particulier.

D'après ORSKOV E.R. et al (1988), les niveaux d'ingestion élevés ne sont pas toujours synonymes de grandes digestibilité;

* Tableau 3.6 : Ingestion et modification du gain moyen quotidien (GMQ) d'agneaux recevant un ration à base de paille de blé supplémentée avec de l'urée (2%), des blocs de mélasse/urée (M/U) et/ou de la farine de graines de coton (FGC) (150 g par jour) (SUDANA I.B., LENG R.A., 1986)

	Teneur NH3 dans le rumen * (mg N/l)	MS Paille	Ingestion (g/j) Bloc M/U	Total	GMQ (g/j)
Compléments:					
Sans	26	330	-	330	-53
Urée	237	322	-	322	-59
Bloc M/U	262	421	110	498	10
FGC	209	440	-	575	38
FGC + Urée	377	440	-	575	40
FGC + BlocM/U	352	352	90	675	90

* mesurée 3 heures après le repas

* Tableau 3.7 : Effets du traitement à l'ammoniac sur la digestibilité des pailles de natures différentes, distribuées seules ou avec un complément (Orge et f. de colza) (HORTON G.M.J., 1978).

	Paille Seule (1)	Paille Traitée NH3 (2)		Paille + Conc. 30% (3)		Paille traitée NH3 + Conc. 30% (4)		
	Dig. MS Paille	Dig. MS Paille	(2) - (3)	Dig. MS Paille	(3) - (1)	Dig. MS Paille	(4) - (1)	(4) - (3)
Paille de blé	45,5	53,3	7,8	58,9	13,4	62,6	17,1	3,7
Paille d'orge	48,8	55,7	6,9	63,0	14,2	68,4	19,6	5,4
Paille d'avoine	48,7	64,6	5,9	62,5	13,8	67,4	18,7	4,9

3.2.2.1.La complémentation des fourrages traités:

D'après SUDANA I.B. et LENG R.A. (1986), l'ingestion de paille de blé par des agneaux est améliorée par l'emploi de blocs mélasse/urée, alors qu'il n'y a pas de différence quand l'urée (2% sous forme liquide) est répandue sur la paille. Il est encore plus intéressant de noter l'accroîssement de l'ingestion et des GMQ des agneaux recevant en plus de la paille, des blocs mélasse/urée et des protéïnes lentement dégradables (sous forme de farine de graines de coton) (Tableau 3.6).

La comparaison en terme de digestibilité de la MS (Tableau 3.7) des effets d'une complémentation (30%) à ceux obtenus par un traitement à l'amoniac de pailles de nature différente est en faveur de la complémentation (HORTON G.M.J., 1978). Par contre, les effets de l'amélioration de la digestibilité de la MS de la paille obtenue par le traitement à l'amoniac associé à la même complémentation ne sont pas additifs. Il semble qu'il soit de plus en plus difficile d'accroître la digestibilité initiale de la paille au fur et à mesure que l'on se rapproche de la digestibilité potentielle de celle-ci.

En matière de complémentation des fourrages traités à l'ammoniac, les principes de base restent valables: l'apport de protéïnes lentement dégradables (farine de poisson), une complémentation en énergie facilement digestible de type "paroi" (de façon à mieux utiliser l'azote fixée sur le fourrage) (RAMIHONE B., 1987) et un complément minéral adéquate (Figure 3.6).

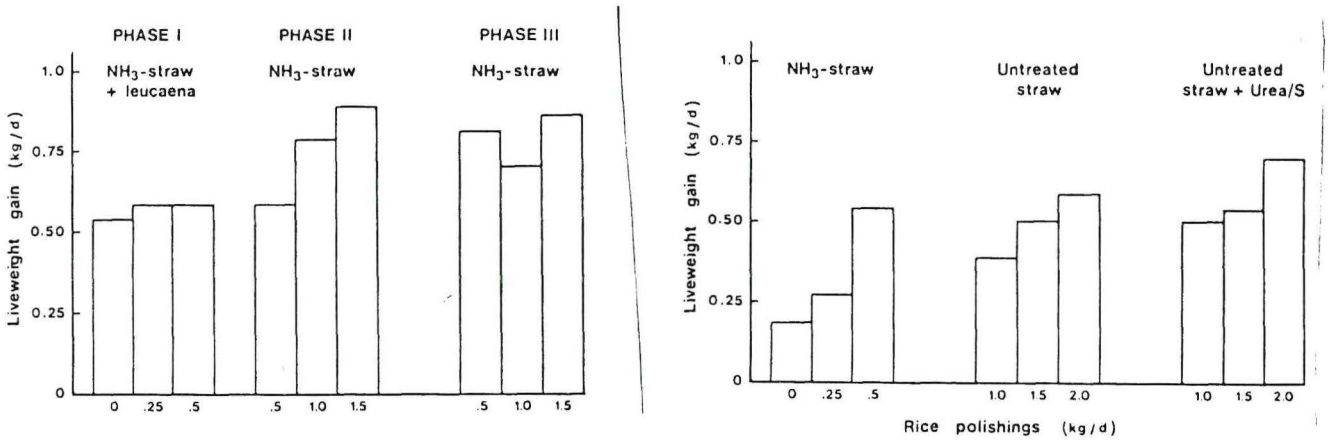
3.2.2.2.L'association de plusieurs traitements technologiques:

Des moutons recevant une paille de blé traitée par le peroxyde d'hydrogène en milieu alcalin (NaOH), puis lavée digèrent trois fois plus de lignocellulose (ADF) par rapport aux moutons recevant la même ration non lavée (LEWIS S.M. et al,1987).

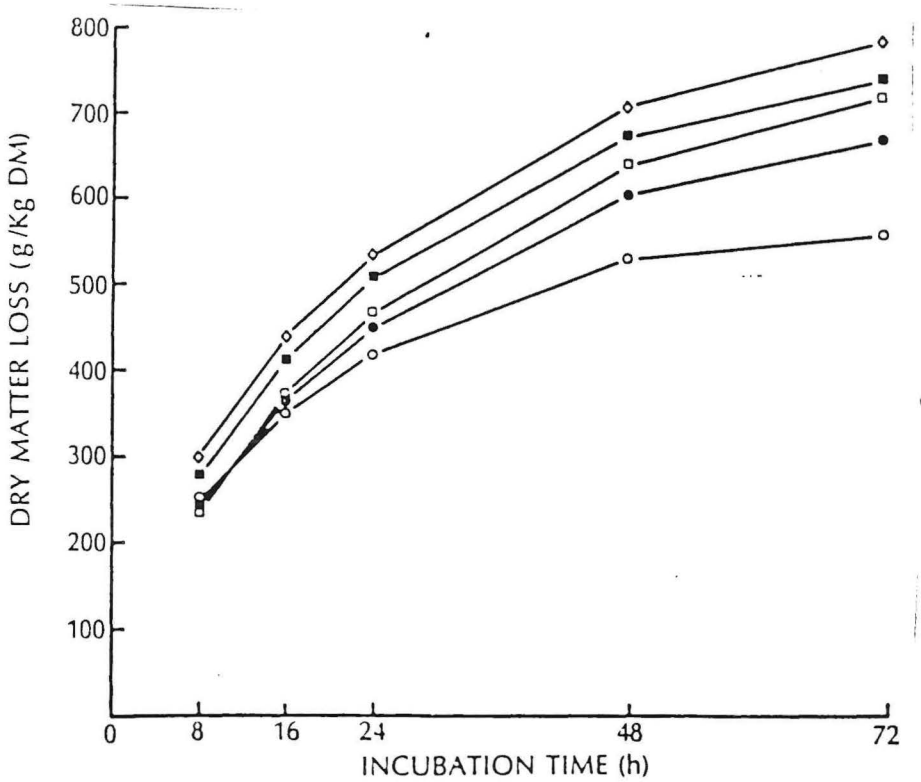
D'après ADEBOWALE et al (1989), il est particulièrement intéressant d'associer à un traitement au peroxyde d'hydrogène un traitement à l'ammoniac gazeux. L'ammoniac apporte l'azote nécessaire à l'utilisation des glucides pariétaux, qui voient leur fermentescibilité s'accroître après traitement.

Alors que l'action des alcalis est de provoquer le gonflement des parois cellulaires (favorisant ainsi l'accès aux microbes à la cellulose), l'action des agents oxydants comme l'ozone et le peroxyde est d'oxydée exclusivement la lignine. Pour des pH alcalins, GOULD J.M. (1985) a montré que la digestibilité était considérablement améliorée avec le peroxyde d'hydrogène.
ADEBOWALE E.A. et al (1989) ont d'abord aspergé de la paille de blé avec du peroxyde d'hydrogène à différentes concentrations, avant de pratiquer un traitement à l'ammoniac. Les résultats de dégradations sont présentés dans la figure 3.7.

* Figure 3.6 : Développement d'un système d'alimentation bovin basé sur la paille de riz traitée. En phase 1, un groupe de 6 taurillons recoit comme ration de base de la paille traitée à l'ammoniaque; le complément comprend de 0, 250 et 500 g/j de riz poli avec ou sans feuillage de Leucaena (2 kg/j). En phase 2, la paille est traitée ou non traitée avec différents niveaux de riz poli. En phase 3, la paille traitée sans complément ou traitée avec comme complément de l'urée et du soufre (S) (PRESTON T.R., LENG R.A., 1986).



* Figure 3.7 : Effets du traitement à l'ammoniac sur de la paille de blé non traitée ou traitée au peroxyde d'hydrogène (H2O2) sur les pertes en matières sèches d'échantillons incubés en sacs nylons dans le rumen de moutons; non traité (o), traité à l'ammoniac (●), 10 g de H2O2 par kg de paille + NH3 (◘), 50 g de H2O2 par kg de paille + NH3 (■), 100 g de H2O2 par kg de paille + NH3 (◇)



Il apparait que la combinaison de ces deux traitements permette de valoriser la quasi totalité de l'énergie contenue dans la paille; la qualité nutritive, du point de vue de la seule digestibilité, est proche de celle d'un foin ou d'un ensilage d'excellente qualité.

D'autres auteurs ont cherché à utiliser des combinaisons de traitements chimiques de façon à obtenir des améliorations notables de la digestibilité des fourrages lignocellulosiques. DRYDEN G.M.L. et al (1988) ont montré que le traitement combiné de l'ammoniac et du dioxide de soufre (sous forme gazeuse) de paille d'orge améliore non seulement la fixation de l'ammoniac (69% de l'azote apporté), mais aussi la digestibilité in sacco. Par contre, il semblerait que les effets sur l'ingestion ne soient pas conséquents.

D'après STEVANI J. et al (1988), l'addition de sulfate améliore la dégradation par les microorganismes du rumen des constituants pariétaux d'une paille de blé traitée à la soude, alors que cette addition n'a pas d'effet sur la paille non traitée. Ils en concluent que les besoins en S doivent s'exprimer par rapport à la MOF et non par rapport à la MS.

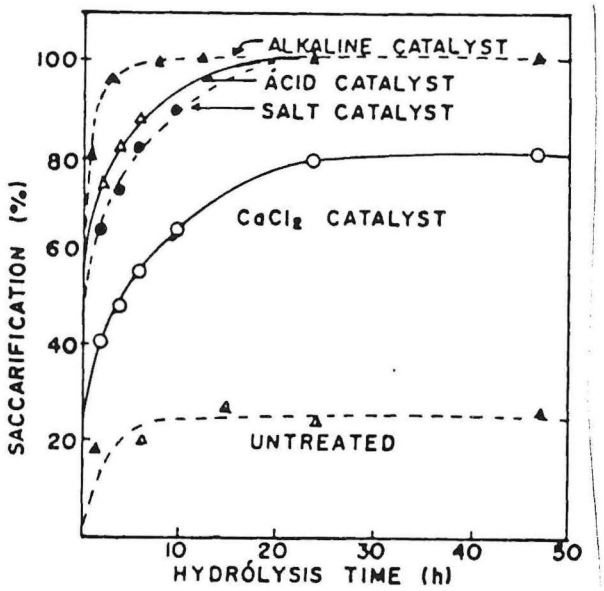
3.2.3.Exemples de technologies de fractionnement des matériaux lignocellulosiques: la technologie papetière

Les objectifs des producteurs de papier ou des producteurs d'aliments pour le bétail à partir de sources lignocellulosiques ont de nombreux points communs. Le principal d'entre eux est d'ouvrir la structure des composés lignocellulosiques afin d'en extraire plus ou moins complètement la lignine.

3.2.3.1.Les traitements à grandes échelles:

Nous savons que les traitements aux alcalis (à la soude ou à l'ammoniac) améliorent la digestibilité de matériaux lignocellulosiques. Il existe des traitements en plusieurs étapes (pré-traitement et fractionnement) qui sont plus efficaces. Ainsi, on transforme le bois en pâte par des moyens mécaniques et chimiques.
La fabrication des pâtes chimiques a de plus faible rendement (40 à 50%) par rapport aux pâtes mécaniques. Elle comprends une hydrolyse et une dissolution chimique de la lignine dans de grands lessiveurs à température élevée (100-170°C) et forte pression en présence de réactifs chimiques (pâtes au bisulfite ou au sulfate).
Le procédé utilisant des organosolvants repose sur une hydrolyse et une extraction simultanée de la lignine en utilisant un mélange d'acide et de solvants organiques en milieu acqueux (THEANDER O., 1988).
Du papier de bonne qualité peut être obtenu en y intégrant jusqu'à 40% de fibres de pailles. De nouvelles techniques permettent de vaincre le problème de la silice contenu dans les pailles (encrassage des circuits habituels de recyclage des réactifs de l'usine à pâte). Des usines valorisent déjà la paille par le procédés Bivis (FLANDROY L.,1991).

* Figure 3.8 : Effets de différents catalyseurs sur l'hydrolyse enzymatique de l'herbe à éléphants dans un réacteur à filtration (ARORA H.L. et al, 1991).



La technique d'explosion consiste à séparer les différents constituants de la matière lignocellulosique après l'avoir soumis à l'action de la vapeur d'eau à haute tempèrature (180-260°C) sous pression élevée pendant quelques minutes.
D'autre procédés existent comme le procédé Asam et le procédé Tag. Ce dernier utilise des matières premières comme le bois, le sorgho ou le kénaf.

3.2.3.2.Autres procédés de fractionnement:

Parmi les procédés de fractionnement de la biomasse lignocellulosique de nouveaux concepts sont apparus (ARORA H.L. et al, 1991). A partir de matériaux comme de l'herbe à éléphants, des réacteurs par filtration arrivent à concilier une élimination sélective de la lignine avec une dégradation minimale de la cellulose dans un temps relativement court (2 à 4 heures). Ils sont basés sur la réalisation simultanée des procédés de délignification et de séparation en phase solide-liquide avant la recrystallisation des fibres de celluloses. Avant la délignification, un prétrempage du matériel dans de l'éthanol associés à un catalyseur (pendant 24 heures à 30°C) optimise les opérations ultérieures.
Parmi les nombreuses techniques chimiques de délignification, il est intéressant de noter les différences entre les traitements utilisant un catalyseur alcalin et acide. Les catalyseurs alcalins permettent une récupération plus complète des fractions de lignines et des hémicelluloses. Les catalyseurs acides favorisent la séparation de la lignine. Il en résulte une perte plus importante en hémicelluloses et en lignines.
En terme d'hydrolyse enzymatique (Figure 3.8), les catalyseurs alcalins et acides présentent des résultats comparables.
La séparation des différents composants s'opère avec un rendement élevé (sans dégradations excessives), et dans des temps brefs de réalisation. Le faible niveau d'investissements, quant à la conception et à l'utilisation de cette technologie, est favorable à une utilisation de matériaux lignocellulosiques à une petite échelle.

3.3.Valorisation de la biomasse lignocellulosique par les ruminants en zones tropicales:

3.3.1.Alimentation à base de fourrages lignifiés des ruminants domestiques en zones tropicales:

La productivité des animaux dont la ration de base est uniquement composée de fourrages lignocellulosiques est limitée d'une part, par la faible teneur en nutriments (plus spécialement les faibles teneurs en N, S et P) de ce type de matériel végétal; d'autre part, par la structure physico-chimique qui restreinds l'étendue et le niveau de leur digestion, et donc de leur ingestion.

* Tableau 3.8 : Performances d'animaux croisés laitiers (croisés) et d'animaux de race locale (locaux) recevant une ration à base de paille de riz traitée ou non à l'urée . Le complément comprenait du Napier (0,4 kg de MS/ jour), du son de riz (0,45 kg de MS/ jour) et du tourteau (0,2 kg / litre de lait) avec un complément minéral (KHAN, DAVIS, 1981).

	Paille		Paille traitée	
	Local	Croisés	Locaux	Croisés
Prod. laitière (kg/jour)	0,4	1,5	2,0	2,5
Variation du poids (grammes/jour)	-80	-210	50	180

* Tableau 3.9 : Différences entre les caractéristiques de dégradation de la MS, enregistrées sur différentes variétés d'orge (TUAH A.K. et al, 1986)

Variété	Dégradabilité 48 heures %	Potentiel %	Taux constant de dégradation par heure
Celt	46,0	56,4	0,0371
Delta	38,5	59,6	0,0193
Doublet	60,7	71,7	0,0419
Golden promise	40,2	48,5	0,0337
Corgi	58,7	68,8	0,0392
Triumph	50,1	65,7	0,0320

* Importance du potentiel génétique de l'animal
En zone tropicale, l'alimentation et la santé animal limitent l'expression du potentiel génétique, d'autant plus quand les animaux sont importés en race pure. Ces interactions du milieu doivent être pris en compte , car elles influencent la productivité du bétail.
En production laitère, le tableau 3.8 indiquent que les croisés perdent leurs réserves corporelles pour des rations très faiblement énergétiques. Toutefois, quand la digestibilité de la paille est améliorée par un traitement à l'urée, les croisés produisent plus de lait et reconstituent mieux leurs réserves corporelles par rapport aux animaux de races locales (KHAN A.K.M.N., DAVIS C.H., 1981) .

Il semble que les animaux différent dans leurs aptitudes à utiliser des fourrages de faibles qualités.
Parmi les adaptations à une alimentation de faible qualité, il existe des différences d'origine génétique entre les animaux en ce qui concerne le taux de passage et la digestibilité apparente des fibres au niveau du rumen. En conséquence, la capacité des vaches à digérer et à utiliser des rations de mauvaises qualités pourrait fort bien être sélectionnés dans les pays dont les pailles et les fourrages pauvres sont abondants.

* L'approche par de faibles niveaux technologiques :
Elle corresponds aux techniques qui apportent des solutions immédiates aux problèmes nutritifs (quantitatifs et qualitatifs), et qui sont facilement compréhensibles et applicables par l'éleveur.
Ainsi, pour le passage de la saison sèche, trois catégories de compléments peuvent être considérés (selon TOPPS J.H.): une provision d'aliments sous forme de blocs ou liquides (mélasse-urée), l'introduction de légumineuses dans les pâturages naturels et l'établissement de cultures fourragères. Le but est d'améliorer la vitesse de dégradation dans le rumen de matériaux lignocellulosiques à l'aide de cette complémentation. D'autre part, l'utilisation des sous-produits de récolte est sensiblement améliorée en utilisant préférentiellement les pailles ayant les meilleures valeurs nutritives.

* La transformation de la qualité des fourrages lignifiés:
Au niveau de la sélection génétique des plantes cultivées, il serait possible d'envisager des comparaisons entre plusieurs variétés sur des critères ou index de valeur nutritive (Tableau 3.9) (ORSKOV E.R, FLINT H.J., 1991).

De nombreuses méthodes ont tenté d'améliorer l'accessibilité de la cellulose (énoncées en partie ci-dessus) . Il semble que seul le traitement aux alcalis ait réellement été adopté dans la pratique. Ainsi, l'urée peut être employé pour traiter les fourrages lignifiés en zones tropicales, car la libération d'ammoniaque à partir d'urée est facilitée par de fortes températures. La réponse en terme de performances animales est particulièrement nette quand ces fourrages traités à l'urée sont distribués à des vaches laitières.

Ce traitement des fourrages à l'urée nécessite toutefois un certain niveau de technicité (récolte des pailles et dosage de l'urée) de la part de l'utilisateur . Il est moins efficace que le traitement à l'ammoniaque gazeux à cause de la baisse de pH de la paille engendrée par la formation de carbonate d'ammonium. Dans une première étape, il apparait souvent plus simple et plus intéressant d'un point de vue zootechnique d'élaborer une complémentation (azote fermentescible, minéraux) plutôt que de préparer un ensilage de fourrages pauvres traités à l'urée.

D'autres produits chimiques pourraient être employés seuls ou combinés (peroxyde d'hydrogène, dioxyde de souffre, etc...). Toutefois, ces traitements chimiques sont encore au stade expérimental. Ils nécessiteraient d'être appliqués en conditions réelles, afin de tester leur capacité à améliorer la digestibilité des fourrages lignifiés.

A une échelle industrielle, seul le traitement à la vapeur sous de fortes pression est employé à condition que la source d'énergie soit bon marché. Actuellement, ce procédé est utilisé surtout par les industries sucrières pour le traitement de la bagasse .

3.3.2.Forme possible d'un aliment "énergétique" cellulosique:

D'après les procédés technologiques énnoncés ci-dessus, il serait possible d'améliorer la valeur nutritive des fourrages pauvres, mais les répercutions sur les productivités animales ne seraient pas toujours probantes .

Dans le but de valoriser la plus grande partie de la fraction potentiellement digestible des fourrages lignifiés, l'objectif premier consisterait à se débarasser des substances nuisibles à la digestion.
Il est dorénavant possible d'envisager d'utiliser des organismes capables de dégrader les toxines contenues dans les plantes.
La séparation des différentes parties de la plante devrait permettre aux animaux de disposer d'un produit de meilleur qualité (feuilles), alors que les tiges pourraient être destinées aux industries papetières.
Actuellement, il existe de nombreuses possibilités d'associer différents traitements afin d'obtenir un produit d'excellente qualité à partir des fourages lignifiés valorisable par les ruminants.
La technique la plus simple consiste à trouver un produit qui à une certaine dose entraine une destruction plus ou moins complète des lignines des parois. L'autre difficulté réside au niveau du degré de cristallinité de la cellulose. En dehors de certains oxydants, les produits chimiques n'entrainent pas de dépolymérisation des fibres cellulosiques ce qui limite en dernier lieu l'accessibilité de la fraction potentiellement digestible des parois.

La délignification des fourrages lignifiés commence à être maîtriser à petite échelle avec un rendement tout à fait acceptable (3.2.3.2). Cette technique est basée sur un fractionnement du complexe lignocellulosique très proche du principe employé par les industries papetières pour extraire la cellulose du bois.

Cette forme d'aliment délignifié comprendrait essentiellement des celluloses et des hémicelluloses, dont la forte dégradabilité pourrait permettre d'atteindre un niveau de productivité intéressant en zone tropicale (à condition d'assurer une complémentation équilibrée).

CONCLUSIONS:

Les fourrages lignifiés représentent une biomasse considérable dans tous les pays non désertiques, mais ils sont difficilement valorisables par les ruminants domestiques.
Leur principale caractéristique est d'offrir un matériaux lignocellulosique complexe, résistant à la fois aux phénomènes de mastication de l'animal, mais aussi aux dégradations microbiennes dans le rumen. Le processus de ces dégradations n'est pas encore complètement élucidé.
Cependant, il semble que le déséquilibre nutritif des microorganismes du rumen soit admis, et qu'il nécessite une complémentation respectant l'équilibre de l'écosystème du rumen.
De même, tous les traitements visant à améliorer la digestibilité des fourrages lignifiés sont véritablement efficaces à la seule condition que les modifications qu'ils entrainent, soient favorables aux organismes cellulolytiques du rumen. Actuellement, les traitements aux alcalis se traduisent par une destruction partielle du complexe lignocellulosique des parois. La résistance aux dégradations est moindre, et la vitesse de transit des particules dans le rumen, ainsi que les quantités ingèrées sont nettement améliorées.
Les fourrages lignifiés traités aux alcalis (avec ou sans complémentation) autorisent des améliorations de productivité animale assez conséquentes dans les conditions d'élevage en zones tropicales.
Toutefois, il reste à savoir si d'autres traitements associés ou procédant en plusieurs étapes n'offriraient pas de nouvelles possibilités d'utiliser la presque totalité de la fraction potentiellement digestible des fourrages lignifiés par les ruminants. Ainsi, le principe du fractionnement des matériaux lignocellulosiques est d'autant plus intéressant qu'il est de mieux en mieux maitrisé techniquement, et qu'il répondrait aux principales difficultés rencontrées dans le domaine de l'alimentation des ruminants en zones tropicales.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES:

ADEBOWALE E.A., ORSKOV E.R., HOTTEN P.M. (1989). Rumen dégradation of straw. 8. Effect of alkaline hydrogen peroxide on degradation of straw using either sodium hydroxyde or gaseous ammonia as source of alkali. Anim. Prod., 48: 553-559.

AGOSIN E., TOLLIER M.T., BRILLOUET J.M., THIVEND P., ODIER E. (1986). Fungal pretreatment of wheat straw: effects on the biodegradability of cell walls, structural polysaccharides, lignin and phenolic acids by rumen microorganisms. J. Sci. Food Agric., 37: 97-106.

AKIN D.E., GORDON G.L.R., HOGAN J.P. (1983). Rumen bacterial and fungal degradation of Digitaria pentzii grown with or without sulfur. Appl. Environ. Microbiol., 46: 738-748.

AKIN D.E., RIGSBY L.L. (1985). Influence of phenolic acids on rumen fungi. Agron. J., 77: 145-155.

AKIN D.E. (1987). Use of chitinase to assess ruminal fungi associated with plant residue in vitro. Appl. Environ. Microbiol., 53: 1955-1958.

AKIN D.E.(1988). Biological structure of lignocellulose and its degradation in the rumen. Anim. Feed Sci. Techn., 21: 295-310.

ALVAREZ F.J., DIXON R.M., PRESTON T.R. (1983). Ammonia requirements for rumen fermentation. In: "Recent advances in animal nutrition in Australia" FARELL D.J., PRAN VOHRA Eds, University of New England, Armidale, Australia.

AMOS H.E., AKIN D.E. (1978). Rumen protozoal degradation of structurally intact forage tissues. Appl. Envir. Microbiol., 36(3): 513-522.

BARRY J.L., GUENEAU S., DAVID A., BONNET C., KOZLOWSKI F.(1988). Fermentescibilité des constituants pariétaux de divers produits lignocellulosiques. Reprod. Nutr. Dévelop., 28 Suppl. n°1: 91-92.

BARRY J.L., VIGNON M., GUENAU S., DAVID A. (1988). Traitements des coques de tournesol par vapocraquage: influence de la composition et la dégradation in sacco des polyosides pariétaux. Reprod. Nutr. Dévelop., 28 Suppl. n°1: 95-96.

BAUCHOP T. (1981). The anaerobic fungi in rumen fiber digestion. Agric. and Environm., 6: 339-348.

BAUCHOP T., MOUNTFORT D.O. (1981). Cellulose fermentation by a rumen anaerobic fungus in both the absence and the presence of rumen methanogens. Appl. Environ. Microbiol., 42: 1103-1110.

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

BESLE J.M., RAMIHONE B., GOCHARD O., JOUANY J.P., TOLLIER T., CHENOST M. (1988). Disparition des acides phénoliques de la paille de blé en fermenteur semi-continu, influence de l'acide p-coumarique sur la dégradation des glucides pariétaux. Reprod. Nutr. Develop., 28: 155-156.

BIRD S.H., LENG R.A. (1984). Further studies on the effect of the presence or abscence of protozoa in the rumen on liveweight gain and wool growth of sheep. Brit. J. Nutr., 52: 607-611.

BRIANT P.M. (1973). Federation proceedings, 32: 1809-1813.

CHAVES C.M., MOORE J.E., MOYE A.A., OCUMPAUGH W.R. (1982). Separation, identification and quantification of lignin saponification products extracted from digitgrass and their relation to forage quality. J. Anim. Sci., 54: 196-203.

CHENOST M. (1989). Intérêt comparé du traitement à l'ammoniac et d'une complémentation appropriée de pailles de blé (niveau et nature des compléments énergétiques et azotés) pour l'alimentation de génisses de race laitière de deux ans en croissance hivernale modérée. Ann. Zootech., 38: 29-47 .

CHENOST M., DULPHY J.P. (1987). Amélioration de la valeur alimentaire (composition, digestibilité, ingestibilité) des mauvais foins et des pailles par différents types de traitements. In: DEMARQUILLY C. "Les fourrages secs: récolte, traitement, utilisation" p.199-230, INRA, Paris.

CHESSON A. (1988). Lignin-polysaccharide complexes of plant cell wall and their effect on microbial degradation in the rumen. Anim. Feed Sci. Techn., 21: 219-228.

CHESSON A., STEWART C.S., WALLACE R.J. (1982). Influence of plant phenolic acids on growth and cellulolytic activity of rumen bacteria. Appl. Environ. Microbiol.,44: 597-603.

COSTERTON J.W., GEESY G.G., CHENG K.J. (1978). How bacteria stick?. Sci. Anim. 238: 86-95.

DELORT-LAVAL J., DULPHY J.P. (1978). Utilisation des matières premières cellulosiques, en particulier la paille en alimentation animale. INRA 185 p..

DEMARQUILLY C., JARRIGE R. (1981). Panorama des méthodes de prévision de la digestibilité et de la valeur énergétique des fourrages. In:" Prévision de la valeur nutritive des aliments des ruminants", INRA Publications, Versailles, 41-59.

DEMARQUILLY C., CHENOST M., RAMIHONE B. (1987). Intérêt zootechnique du traitement des pailles à l'ammoniac. Symposium International sur l'Alimentation des Ruminants en Milieu Tropical Humide. CRRAG, Guadeloupe, 2-6 Juin 1987.

DRYDEN G.M.L., LENG R.A. (1988). Effect of ammonia and sulfur dioxide gases on the composition and digestion of barley straw. Anim. Feed Sci. Technol., 19: 121-133.

DULPHY J.P., KOMAR A., ZWAENEPOEL P. (1984). Effets comparés des traitements à l'ammoniac et à la soude sur la valeur alimentaire des fourrages pauvres. Ann. Zootech. 33 (3): 321-342.

DUPUY P. (1980). Chemical hydrolysis of lignocellulosic products. A review. Proc. OECD Cooperative research project on food production and preservation. Workshop 2: Conversion of lignocellulosic materials to simple carbohydrates. Oct. 8-10, Amersfoort, The Netherlands.

DURAND M. (1978). Effets des autres constituants de la ration sur la digestion des matières cellulosiques au niveau du rumen, p.105-120. In: DELORT J., DULPHY J.P." Utilisation des matières premières cellulosiques en particulier la paille en alimentaion animale", INRA, 1978.

FAIX O., MOZUCK M.D., KIRK K. (1985). Dégradation of gymnosperme (syringyl/guaicyl) lignins by Phanerochaete chrysosporium. Holzforschung, 39: 203-208.

FLANDROY L. (1991). Industrie papetière: une page à tourner. Biofutur, Juin 1991: 21-35.

FLANDROY L. (1991). De la forêt au kénaf. Biofutur, Juillet/Août 1991: 20-27.

FONTY G., FORANO E., GAUDET G., KOMISARCZUCK S., GOUET P. (1988). Données nouvelles sur les bactéries cellulolytiques du rumen. Reprod. Nutr. Dévelop., 28 Suppl. n°1: 19-32.

FONTY G., GRENET E., FEVRE M., BRETON A., GOUET P. (1988). Ecologie et fonctions des champignons anaérobies du rumen. Reprod. Nutr. Dévelop., 28 Suppl. n°1: 1-18.

FREER M., CAMPLING R.C., BALCH C.C. (1962). Factors affecting the voluntary intake of food by cows. 4. The behaviour and reticular motility of cow receiving diet of hay, oat straw and oat straw with urea. British J. of Nutr., 16: 279-295.

FRY S.C.(1979). Phenolic components of the primary cell wall and their possible role in the hormonal regulation of growth. Planta, 146: 343-351.

GILL J., CAMPLING R.C., WESTGARTH D.R. (1966). A study of chewing during eating in the cow. Brit. J. Nutr., 20:26-30.

GOULD J.M. (1985). Studies on the mecanism of alkaline peroxyde delignification of agricultural residues. Biotechn. and Bioeng., 27: 225-231.

GORDON G.L.R., GULATI S.K., ASHER J.R. (1983).Influence of low sulfur straw on anaerobic fungal numbers in a sheep rumen. Proc. Nutr. Soc. Aust., 8: 188.

GRAHAM H., AMAN P., MAGUIRE M.F. (1985). Influence of anhydrous ammonia treatment on the composition and degradation of components of barley straw. Irl. Agric. Reser., 24: 33-37.

GRENET N., CHEVALIER C., ROUDIER J., LANGLOIS J.P., PAYE M., BINET J.P., GAUTIER M., PIERRART M., LATRON J.P.(1985). Pailles traitées à l'ammoniac. Valorisation par des génisses et des vaches allaitantes, ITEB n°85031.

HAMADA T. (1989). A new supplementary molasses block feed for the ruminant to improve the production; Efficiency under poor feeding condition. Jarq 23, 1: 59-64.

HARORA H.L., SLEVAN P.V.P., DE PAULA H.C.B., CARIOCA J.O.B., KENNEDY J.F.(1990). Efficient fractionation reactor development for lignocellulosic residues processing. In:" Cellulose sources and exploitation", Ellis Horwood series, England, 507 p..

HARRIS P.J., HARTLEY R.D. (1976). Detection of bound ferulic acid in cell walls of Gramineae by ultraviolet fluorescence microscopy. Nature, London,259: 508-510.

HARTLEY R.D., JONES E.C., FENLON J.S. (1974). Prediction of the digestibility of forages by treatment of their cell walls with cellulolytic enzymes. J. Sci. Food Agric., 25: 947-954.

HARTLEY R.D., JONES E.C., KING N.J., SMITH G.A. (1974). Modified wood waste and straw as potentiel components of animal feeds. J. Sci. Food Agric., 25: 433-437.

HIGHMAN R.A. (1968). A hand book of papermaking; The technology of pulp, paper and board manufacture. London Business Books limited, Oxford, England, 156 p.

HOOVER W.H.,KINCAID C.R, VARGA G.A., THAYNES M.V., JUNKINSL.L. (1984). Effects of solids and liquids flows on fermentation in continuous cultures IV. pH and dilution rate. J. Anim. Sci., 58: 471-478.

HORTON G.M.J. (1978). The intake and digestibility of ammonia cereal straws by cattle. Can. J. Anim. Sci. , 58: 471-478

HOUPT T.R. (1970). Transfer of urea and ammonia to the rumen. In: Physiology of digestion and metabolism in the ruminant. (PLILLIPSON A.T., Ed.) Oriel Press, Nexcastle-upon-Tyne, 119-131.

HUNGATE R.E. (1950). The anaerobic mesophilic cellulolytic bacteria. Bacteria Rev., 14: 1-47.

JARRIGE R. (1980). Chemical methods for predicting the energy and protein value of forages. Ann. Zootech., 29, HS, 299-323.

JARRIGE R. (1988). Alimentation des bovins, ovins et caprins. INRA, Paris, 689 p..

JASTER E.H., MURPHY M.R. (1983). Effect of varying particule size of forage on digestion and chewing behaviour of dairy heifers. J. Dairy Sci., 66: 802-810.

JONES R.J., MEGARRITY R.G. (1986). Successful transfer of DHP-degrading bacteria from Hawwaïan goats to Australian ruminants to overcome the toxicity of leucaena. Austr. Vet. J., 63(8): 259-262.

JOURNET M. (1988). Optimisation des rations p. 121-133. In: "Alimentation des bovins, Ovins et Caprins", Ed. JARRIGE R., INRA, Paris,.

KAY R.N.B., ENGELHART W., WHITE R.G. (1980). The digestive physiology of wild ruminants . In: RUCKEBUSH Y., THIVEND P "Digestive physiology and metabolism in ruminants", Proceedings of the 5th International Symposium on Ruminant Physiology, Clermont-Ferrand, 743-762.

KENNEDY P.M., MILLIGAN L.P. (1980). The degradation and utilization of endogenous urea in the gastrointestinal tract of ruminants. Can. J. Anim. Sci., 60: 205-221.

KENNEDY P.M. (1985). Effect of rumination on reduction of particle size of rumen digesta by cattle. Austr. J. Agric. Research, 36: 819-828.

KHAN A.K.M.N., DAVIS C.H. (1981). Effect of treating paddy straw with amonia on the performance of local and crossbred lactating cattle. In: JACKSON M.G., DOLBERG C.H., DAVIS C.H., HAQUE M., SAADULLAH M. Eds "Maximum livestock production from minimum land", Bangladesh Agricultural University, Mymensingh, 168-180.

KREBS H.A., LENG R.A. (1984). The effect of supplementation with molasses-urea blocks on ruminal digestion. Proceed. Austr. Soc. Anim. Prod., 15: 704.

McLEOD M.N., SMITH B.R. (1989). Eating and ruminating behaviour in cattle given forages differing in fibre content. Anim. Prod., 48: 503-511.

LENG R.A., NOLAN J.V. (1984). Nitrogen metabolism in the rumen. J. Dairy Sci.,67: 1072-1089.

LEWIS S.M., KERLEY M.S., FAHEY G.C., BERGER L.L., GOULD J.M. (1987). Use of alkaline hydrogen peroxyde-treated wheat straw as a energy source for the growing ruminant. Nutr. Rep. Internat., 35: 1463-1469.

MELCION J.P. (1978). Mise en oeuvre des traitements physico-chimiques des pailles, p. 135-168. In: DELORT-LAVAL J., DULPHY J.P." Utilisation des matières premières cellulosiques, en particulier la paille, en alimentation animale",INRA, 1978.

MORAN J., SATOTO K.B., DAWSON J.E. (1983). The utilisation of the rice straw to Zebu cattle and swamp buffalo as influenced by alkali treatment and Leucaena supplementation. Austr. J. of Agric. Research, 34: 73-84.

MORISSON I.M. (1983). The effect of physical and chemical treatments on the degradation of wheat and barley straw by rumen pepsin-cellulase system. J. Sci. Food Agric., 34: 1323-1329.

MOULD F.L., SAADULLAH M., HAQUE M., DAVIS D., DOLBERG F., ORSKOV E.R. (1982). Investigation of some of the physiological factors influencing intake and digestion of rice straw by native cattle in Bangladesh.Trop. Anim. Prod., 7: 174-181.

NAGASHIMA Y., ORSKOV E.R. (1990). Rumen degradadtion of straw. 9. Effect of cellulase and ammonia treatment on different varieties of rice straw and theirs botanical fractions. Animal Production, 50: 309-317.

NEILSON M.J., RICHARD G.N. (1978). The fate of the soluble lignin-carbohydrate complex produced in the bovine rumen. J. Sci. Food Agric., 29:513-519.

NICHOLSON J.W.G. (1984). Digestibility, nutritive value and feed intake. In Straw and other Fibrous By-Products as Feed. (SUDSTOL F. and OWEN E.C. Eds) Elsevier, Amsterdam, 340-372.

NOLAN J.V., STACHIW S. (1979). Fermentation and nitrogen dynamics in Merino sheep given a low-quality roughage diet. British J. of Nutr., 42: 63-80;

NORTON B.N., MURRAY R.M., ENTWISTLE K.N., NOLAN J.V., BALL F.M., LENG R.A. (1978). Nitrogen metabolism of sheep consuming Flinders grass, Mitchell grass and mixed native pasture. Austr. J. Agric. Research, 29: 595-603.

ORPIN C.G. (1981). Degradation of cell wall material. Agric. Sci. Semin., 34-36.

ORSKOV E.R., GRUBB D.A. (1978). Validation of new system for protein evaluation ruminants by testing the effect of urea supplementation on intake and digestibility of straw with or without sodium hydrixyde treatment. J. Agric. Sci. Camb., 91: 499-503.

ORSKOV E.R., OJJWANG I., REID G.W. (1988). A study on consistency of differences between cows in rumen outflow rate of fibrous particles and other substrates and consequences for digestibility and intake of roughages. Anim. Prod., 47: 45-51.

ORSKOW E.R., FLINT H.J. (1991). Manipulation of rumen microbes or feed ressources as method of improving feed utilization. In: "Animal production, nutrition and physiology".

OWEN E, MAHED R.A. (1984). The effect of amount offered on selection and intake of barley straw by goats. In: IBRAHIM M.N.M., SCHIERE J.B. Eds " Rice straw and related feed in ruminants rations, Agricultural University, Wageningen, 312-315.

PALO R.T. (1985). Chemical defense in birch: inhibition of digestibility in ruminants by phenolic extract. Oecologia, Berlin, 68: 10-14.

PERDOCK H.B., LENG R.A. (1987). Hyperexcitability in cattle fed ammoniated roughages. Anim. Feed Sci. Technol., 17: 121-143.

PRESTON T.R., LENG R.A.(1986). Matching ruminant production systems with available ressources in the tropics and sub-tropics. International colour productions, Stanthorpe, Australia, 247 p..

RAMIHONE B. (1987). Facteurs limitant la fermentation dans le rumen des pailles de céréales (à petits grains) traitées à l'ammoniac anhydre. Thèse de Doctorat. Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 106 p..

ROLAND J.C. (1980). Ultrastructure et texture des polysaccharides dans la paroi des cellules végétales. In: "Les polymères végétaux" MONTIES B., GAUTHIER-VILLARS Ed., Paris, 46-65.

SAADULLAH M. (1984). Studies on utilization of rice strax by cattle. PhD Thesis, Royal Veterinary University, Copenhagen.

SAWAI A., KONDO T., ARA S. (1983). Inhibitory effects of phenolic acid esters on degradability of forage fibers. J. Jpn. Grass. Sci., 29: 175-179.

SAUVANT D., DULPHY J.P., MICHALET-DOREAU B. (1990). Le concept d'indice de fibrosité des aliments des ruminants. INRA Prod. Anim., 3(5): 309-318.

SHIMBAYASHI K., OBARA Y. (1988). Some aspects of urea feeding in ruminants. Jarq 21, 4: 291-298.

STEVANI J., BEAUMATIN P., DUMAY C., HANNEQUART G., DURAND M. (1988). Etude en fermenteur semi-continu de l'influence de l'addition de sulfate sur la dégradation des constituants pariétaux d'une paille non traitée et traitée à la soude. Reprod. Nutr. Dévelop., 28 Suppl. n°1: 93-94.

SUDANA I.B., LENG R.A. (1986). Effect of supplementing a wheat straw diet with urea or a urea-molasses block and/or cottonseed meal on intake and liveweight change of lambs. Anim. Feed Sci. Techn., 16: 25-35.

SUNDSTOL F., COXWORTH E. M., MOWAT D.N. (1978). Amélioration de la valeur nutritive de la paille par le traitement à l'ammoniac. Revue Mondiale de Zootechnie, , FAO.

SUNDSTOL F., COXWORTH E.M. (1984). Ammonia treatment, p. 196-247. in SUNDSTOL F., OWEN E.C. (Eds.):"Straw and other fibrous by-products as feed" .Elsevier, Amsterdam.

THEANDER O. (1988). Possibilities for multiporpose fractionation and alternative uses of plant biomass. Anim.Feed Sci.Technol., 21: 267-277.

THEANDER O., AMAN P. (1984). Anatomical and chemical caracteristics. In: "Straw and other fibrous by-products as feed". Ed. SUNDSTOL F., OWEN E., Elsevier, Amsterdam, 45-78.

THEANDER O., UDEN P., AMAN P. (1981). Acetyl and phenolic acid substituents in timothy of different maturity and after digestion with rumen microorganisms or a commercial cellulase. Agric. Environm., 6: 127-133.

THIAGO L.R.L., KELLAWAY R.C., LEIBHOLZ J. (1979). Kinetics of forage digestion in the rumen. Ann. Rech. Vet., 10 (2/3): 329-331.

TOPPS J.H. (1991). Improving the nutrition of livestock- The low technology approach. In: "Animal production, nutrition and physiology".

TUAH A.K., LUFADEJU E., ORSKOV E.R. (1986). Rumen degradation of straw. 1. Untreated an ammonia- treated barley, oat and wheat straw variety and triticale straw. Anim. Prod., 43: 261-269.

ULYATT M.J. (1982). Plant fibre and regulation of digestion in the ruminant. In: Fibre in Human and Animal Nutrition. Royal Society of New Zealand, Bulletin 20: 103-107.

VAN HOUTERT M., LENG R.A. (1987). Fat prills and protein meal as supplements to lambs fed ammoniated straw. In Recent advances in Animal Nutrition (D. J. Farell, Ed.) University of New England, Armidale, australia, p. 3A.

VAN SOEST P.J. (1982). Nutritionnal ecology of the ruminant. BOOKS O. and B., Corvallis, or., USA, 374 p..

WALDO D.R., SMITH L.W., COX E.L. (1972). Model of cellulose disappearance from the rumen . J. Dairy Sci., 55: 125-129.

WILLIAMS A.G., STRACHAN N.H. (1984). The distribution of polysaccharide-degrading enzymes in the bovine rumen digesta ecosystem. Curr. Microbiol., 10: 215-220.

WILLIAMS A.G., ORPIN C.G. (1987). Polysaccharide-degrading enzymes formed by three species of anaerobic fungi grown on a range of carbohydrate substrates. Can. J. Microbiol., 33: 418-425.