

Editeurs :
R. Jarrige
Y. Ruckebusch
C. Demarquilly
M.-H. Farce
M. Journet

nutrition des ruminants domestiques

ingestion et digestion

MIEUX COMPRENDRE

 **INRA**
EDITIONS

**nutrition
des
ruminants
domestiques**
ingestion et digestion

nutrition
des
ruminants
domestiques
ingestion et digestion

Editeurs :

R. Jarrige, Y. Ruckebusch

C. Demarquilly, M.-H. Farce, M. Journet

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
147, rue de l'Université - 75338 Paris Cedex 07

MIEUX COMPRENDRE

Ouvrages parus dans la même collection :

Sols caillouteux et production végétale

Raymond GRAS

1994, 178 p.

Biologie de la lactation

Jack MARTINET, Louis-Marie HOUEBINE

1993, 587 p.

**Amélioration des espèces végétales
cultivées.**

Objectifs et critères de sélection

André GALLAIS, Hubert BANNEROT

1992, 768 p.

**La régression non linéaire :
méthodes et applications en biologie**

Sylvie HUET, Emmanuel JOLIVET,

Antoine MESSÉAN

1992, 250 p.

**L'épidémiologie en pathologie végétale :
mycoses aériennes**

Frantz RAPILLY

1991, 318 p.

**Principes d'amélioration génétique
des animaux domestiques**

Francis MINVIELLE

1990, 211 p.

Cytogénétique des mammifères d'élevage

Paul C. POPESCU

1989, 114 p.

Les oligo-éléments en agriculture et élevage

Yves Coïc, Marcel COPPENET

1989, 114 p.

Eléments de virologie végétale (épuisé)

Pierre CORNUET

1987, 208 p.

*Ouvrage rédigé avec le concours
du Ministère de la Recherche et de l'Espace (DIST)*

© INRA, Paris 1995

ISBN : 2-7380-0629-9

ISSN : 1144-7605

Le code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique. Toute reproduction, partielle ou totale, du présent ouvrage est interdite sans autorisation de l'éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 3, rue Hautefeuille, Paris 6^e.

Avant-Propos

Les herbivores, et plus spécialement les ruminants représentés par l'importante population des bovins, ovins et caprins, occupent une place prépondérante chez les animaux domestiques utilisés à des fins de production. Ils possèdent la particularité de transformer la biomasse végétale, non utilisable par le reste du règne animal, en produits animaux de grande valeur nutritionnelle pour l'homme, telles les protéines contenues dans la viande et le lait. Ils ne sont donc pas concurrents de l'homme ou d'autres animaux d'élevage comme les porcs et les volailles dans l'utilisation des aliments puisqu'ils peuvent valoriser les constituants celluloseux des aliments d'origine végétale. Ils doivent cette particularité à l'hébergement dans leur tube digestif d'une flore et d'une faune microbiennes capables d'utiliser l'azote non protéique pour élaborer leurs propres protéines et de fermenter et transformer les fractions ligno-celluloseux des parois végétales en nutriments métabolisables par l'animal hôte.

Chez les ruminants, ce sont dans les pré-estomacs et principalement dans le rumen, vaste cuve de fermentation, que se déroulent les processus biochimiques de la digestion microbienne facilitée par la réduction en fines particules du fourrage permise par la régurgitation et la mastication mérycique (ruminantion). La digestion microbienne produit des acides gras volatils qui sont absorbés essentiellement au niveau du rumen et constituent la principale source d'énergie du ruminant. Les microbes, très riches en protéines, et les fractions non dégradées des aliments sont ensuite digérées dans les sections postérieures de la caillette (estomac vrai) et de l'intestin grêle, avant que les résidus ne soient soumis à une dernière attaque microbienne dans le cæcum et le gros intestin.

Le rôle majeur de la digestion microbienne pour la valorisation par les ruminants de la biomasse végétale justifie la place qu'elle occupe dans cet ouvrage. Une grande importance est également accordée aux constituants de l'appareil végétatif des plantes fourragères, des céréales, des grains, des fruits et de leurs sous-produits et à l'aptitude des ruminants à ingérer les fourrages en grande quantité en sélectionnant lors du broutage les plantes ou les organes végétatifs les plus digestibles. Le comportement alimentaire des ruminants est caractérisé par l'alternance des périodes d'ingestion et de ruminantion. La fermentation microbienne dans le rumen associée à la mastication ingestive et mérycique contribue à réduire les aliments en fines particules qui peuvent alors être évacuées grâce à la motricité du complexe gastrique vers les compartiments digestifs postérieurs, ce qui réduit l'encombrement du rumen et déclenche une nouvelle prise alimentaire.

Outre le rôle de transformer les végétaux en produits animaux, les ruminants ont aussi celui d'entretenir l'espace rural par le pâturage ou par la récolte des excédents d'herbe utilisés pour leur alimentation hivernale. Ils permettent ainsi de lutter contre l'embroussaillage et les risques d'incendie. Les populations urbaines et rurales accordent de plus en plus d'importance à la qualité des paysages qui dépend tant de la végétation que de la présence des herbivores. Dans ce but, une place particulière est faite à l'aptitude comparée des différents types de ruminants à valoriser les aliments ligno-celluloseux. Le rôle des ruminants à entretenir l'espace rural est d'autant plus apprécié qu'ils polluent peu de par le faible nombre d'animaux entretenus à l'hectare, ce qui est le cas dans la majorité des régions d'élevage, comparativement aux porcs et aux volailles dont la production est de plus en plus concentrée en grandes unités hors sol.

Mais les ruminants continueront, avant tout, d'apporter une large contribution à l'alimentation humaine, d'autant plus que la population du globe va croissant, et que les autres espèces animales monogastriques domestiques deviendront des concurrents de l'Homme pour l'utilisation des aliments de nature glucidique tels que les céréales-grains, les racines et les tubercules et de ceux de nature protéique et lipidique tels que les graines de protéagineux et d'oléagineux.

Ce traité de nutrition cherche à faire autant un point exhaustif qu'une analyse critique et ordonnée des connaissances acquises et des perspectives de recherche sur l'ingestion et la digestion chez les ruminants. Le plan en a été conçu par R. Jarrige (Département Elevage et Nutrition des Herbivores, INRA) qui avait presque achevé de rédiger les chapitres 2 et 4 lorsque qu'une crise cardiaque l'a terrassé le 12 décembre 1990. R. Jarrige avait aussi fait le plan d'un deuxième volume (28 chapitres) sur les métabolismes et les besoins. Il avait demandé au Pr Y. Ruckebusch de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse de l'aider à coordonner ces deux volumes. Malheureusement Y. Ruckebusch est lui-même décédé brutalement le 17 décembre 1989, après avoir écrit en partie le premier chapitre de ce traité.

En hommage à ces deux brillants chercheurs, respectés et aimés, il ne nous était pas possible de laisser en panne cette œuvre qui devait couronner leur carrière. Nous avons donc poursuivi ce qu'ils avaient commencé, du moins la partie ingestion et digestion pour laquelle nous avons quelques compétences. Nous sommes conscients que cet ouvrage aurait certainement été mieux écrit, mieux coordonné, si R. Jarrige et Y. Ruckebusch avaient pu le mener à son terme. Il n'en demeure pas moins que nous sommes convaincus de son utilité pour toute personne s'intéressant à la nutrition des ruminants.

C. DEMARQUILLY
M.-H. FARCE
M. JOURNET

Sommaire

1 - Les herbivores ruminants	7
R. Jarrige, Y. Ruckebusch, C. Demarquilly	
2 - Les constituants de l'appareil végétatif des plantes fourragères	25
R. Jarrige, E. Grenet, C. Demarquilly, J.-M. Besle	
3 - Constituants des céréales, des graines, des fruits et de leurs sous-produits	83
P. Colonna, A. Buléon, V. Leloup, J.-F. Thibault, C. Renard, M. Lahaye, G. Viroben	
4 - Activités d'ingestion et de rumination	123
R. Jarrige, J.-P. Dulphy, P. Faverdin, R. Baumont, C. Demarquilly	
5 - L'appareil digestif et ses adaptations	183
J. Sautet	
6 - Motricité du complexe gastrique	223
C.-H. Malbert, Y. Ruckebusch, L. Buéno, R. Baumont, V. Théodorou, P. Brikas	
7 - Le contenu du réticulo-rumen	253
B. Rémond, H. Brugère, C. Poncet, R. Baumont	
8 - L'écosystème microbien du réticulo-rumen	299
G. Fonty, J.-P. Jouany, E. Forano, Ph. Gouet	
9 - Métabolisme et nutrition de la population microbienne du rumen	349
J.-P. Jouany, L. Broudiscou, R.A. Prins, S. Komisarczuk-Bony	
10 - Dégradation chimique des aliments dans le réticulo-rumen : cinétique et importance	383
D. Sauvant, E. Grenet, M. Doreau	
11 - Le feuillet et ses fonctions	407
A.G. Deswysen, C. Dardillat, R. Baumont	
12 - Transit des digesta dans le tube digestif des ruminants	431
G.J. Faichney	

13 - Motricité et transit gastro-intestinal C.-H. Malbert, J. Fioramonti, L. Buéno, Y. Ruckebusch	465
14 - Les sécrétions digestives et leur régulation P. Guilloteau, I. Le Huërrou-Luron, C.-H. Malbert, R. Toullec	489
15 - Digestion dans la caillette et l'intestin grêle R. Toullec, J.-P. Lallès	527
16 - Digestion et absorption dans le gros intestin J.-L. Tisserand, C. Demarquilly	583
17 - Pertes fécales et digestibilité des aliments et des rations C. Demarquilly, M. Chenost, S. Giger	601
18 - Productions gazeuses et thermiques résultant des fermentations digestives M. Vermorel	649
19 - Le bilan des produits terminaux de la digestion M. Journet, G. Huntington, J.-L. Peyraud	671
20 - Ingestion et absorption des éléments minéraux majeurs F. Meschy, L. Guéguen	721
21 - Adaptation des espèces domestiques à la digestion des aliments lignocellulosiques J.-P. Dulphy, C.C. Balch, M. Doreau	759
22 - Physiopathologie du complexe gastrique J. Espinasse, R. Kuiper, F. Schelcher	805
23 - Conséquences nutritionnelles du parasitisme gastro-intestinal chez les ruminants A. Dakkak	853
24 - Ingestion et digestion chez les ruminants au pâturage J.-L. Corbett, M. Freer	871
Adresse des auteurs	901
Table des matières détaillée	905

CHAPITRE 1

Les herbivores ruminants

R. Jarrige †, Y. Ruckebusch †, C. Demarquilly

Les ruminants domestiques correspondent à quelques espèces seulement parmi les 165 identifiées dans le récent ouvrage de Church (1988) : les trois familles de ruminants vrais comprennent 2 espèces de *Girafidae*, 37 espèces de *Cervidae* et 126 espèces de *Bovidae*. Sont également capables de faire subir une seconde mastication aux aliments stockés dans la panse ou rumen, plusieurs espèces de la famille des *Tragulidae* et de la famille des *Camelidae*, parfois appelées pseudoruminants en raison de particularités anatomiques.

Les ruminants sont des mammifères ongulés qui se sont adaptés à la progressive extension des prairies durant l'époque tertiaire de notre ère. Dès le début de l'ère tertiaire (période éocène), les ongulés se différencient en deux ordres : les périssodactyles (reposant sur le sol par un nombre impair de doigts), qui sont les ancêtres des chevaux, tapirs et rhinocéros, et les artiodactyles (nombre pair de doigts). Vers le milieu de l'ère tertiaire (période miocène), les artiodactyles dont l'estomac est dilaté, ce qui leur permet de stocker une grande quantité de végétaux, évoluent à leur tour pour donner deux groupes. D'une part, les suidés, avec les porcs et les hippopotames, dont l'estomac unique (monogastriques) est capable de laisser séjourner végétaux et fruits succulents dans une véritable zone de fermentation. Le babiroussa dont l'estomac est subdivisé fonctionnellement (figure 1.1), a été récemment présenté comme un herbivore dont l'élevage serait à envisager en raison de sa prolificité ; sa durée de gestation, inférieure à 4 mois, est celle des suidés. D'autre part, les ruminants, dont l'estomac vrai ou sécrétoire est précédé de 2 ou 3 préestomacs (polygastriques), l'un d'entre eux étant développé en un énorme réservoir, le rumen (figure 1.2) et dont les caractéristiques fonctionnelles de la denture permettent la mastication minutieuse et méthodique du contenu ruminal après régurgitation. Le rumen est plus ou moins développé selon la "fibrosité" des aliments. D'après l'étude d'Hofmann et Stewart (1972) portant sur 45 espèces de ruminants sauvages du continent africain, le poids du contenu du rumen d'un buffle consommateur de végétaux lignifiés dépasse 16% du poids vif. Cette valeur est voisine de 7% chez les antilopes, qui étrillent les arbustes pour n'en consommer que les feuilles.

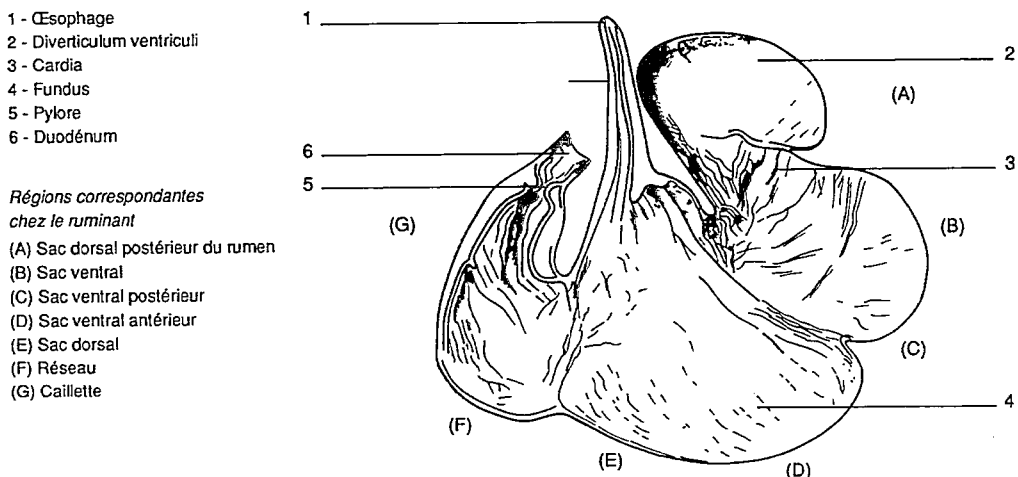


Figure 1.1. Estomac monoloculaire (section sagittale montrant cardia et pylore) du babirusa dont une partie des aliments ingérés est assimilée après leur dégradation sous la forme d'acides gras volatils. Cet omnivore est capable de "digérer" les fibres ligno-cellulosiques grâce à l'activité microbienne au cours de leur séjour prolongé dans une partie de l'estomac (d'après National Research Council 1983).

Enfin, la nature des micro-organismes du rumen responsables des fermentations varie elle-même avec la composition des aliments ingérés. Ce que l'on appelle le faciès microbien depuis Hungate (1966) sera, on le conçoit, très différent chez le renne qui vit de lichens dans les régions arctiques et chez le dromadaire des régions méditerranéennes ou le lama d'Amérique Centrale.

Nous envisageons ici de façon plus détaillée la stratégie herbivore ou plus exactement fibrivore, l'identification des caractères propres aux ruminants ainsi que leur diversité. La production intensive et enfin la nutrition des ruminants seront présentées de façon synthétique avant leur étude analytique dans les chapitres suivants.

La stratégie fibrivore des ongulés

Les traits dominants de la physiologie digestive du cheval sont une mastication poussée des fourrages consommés à raison de 25 g par minute ; les particules, de taille inférieure à 1,6 mm, traversent rapidement l'estomac pour subir dans le gros intestin une activité microbienne prolongée ; la durée totale du transit n'excède pas 48 heures. Chez la vache, l'ingestion est beaucoup plus rapide (supérieure à 50 g par minute), mais les fourrages séjourneront au moins 40 heures dans le seul rumen pour une durée totale de transit d'environ 60 heures. La dégradation des parois végétales sera de ce fait beaucoup plus complète.

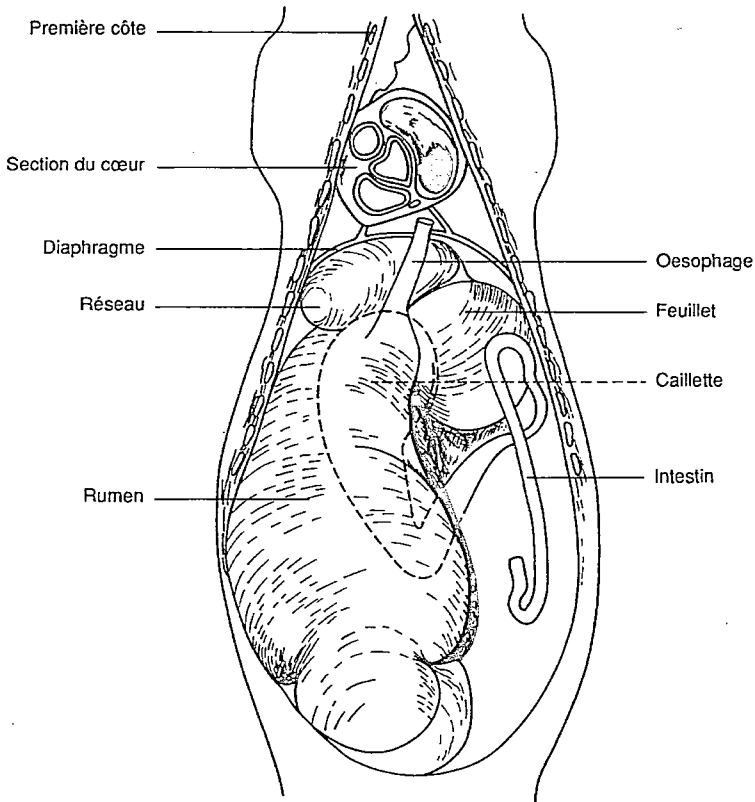


Figure 1.2. Estomac pluriloculaire (section transversale passant en dessous de la colonne vertébrale) de la vache avec d'avant en arrière: le réseau ou bonnet et le rumen ou panse. L'omasum ou feuillet occupe la zone sous-costale droite. L'estomac proprement dit : l'abomasum ou caillette, est indiqué en pointillé. Cet herbivore stocke les fibres lignocellulosiques dans l'énorme rumen d'où elles sont régurgitées pour être broyées afin de mieux être dégradées par les microorganismes (d'après Dyce *et al* 1987).

Segment digestif postérieur

La stratégie alimentaire des équidés fait que, durant la fin de l'été, ils consomment plus volontiers les plantes riches en tiges que les bovins, pour augmenter la quantité de l'ingéré dont ils assurent le broyage à raison d'un kg toutes les 40 minutes. Selon Janis (1976), l'effi-

cacité de la digestion de la cellulose dans le gros intestin n'excède pas 70% de celle observée chez les bovins. Pour atteindre des valeurs supérieures, la réingestion des cæcotrophes (sortes de fèces formées à partir du contenu cæcal) est pratiquée chez le lapin. En revanche, chez le cheval, augmenter l'apport d'énergie équivaut à accroître la durée d'ingestion.

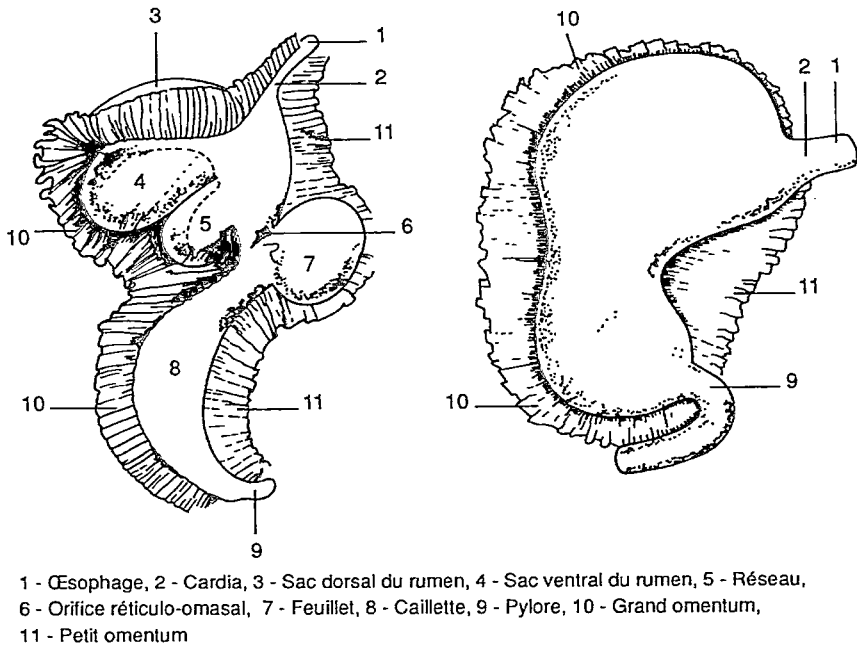


Figure 1.3. Développement des pré-estomacs à partir de l'estomac unique représenté avec son insertion omentale sur la petite et grande courbure.

Noter l'orifice réticulo-omasal qui retient les aliments non dégradés du rumen (d'après Dyce *et al* 1987).

Segment digestif antérieur

La stratégie suivie par les artiodactyles implique une activité fermentaire en amont des zones traditionnelles d'absorption. Chez les suidés, elle s'effectue dans une poche gastrique à partir de végétaux relativement pauvres en fibres. Chez les ruminants, la partie œsophagienne de l'estomac forme un réservoir, le réticulo-rumen, dont le contenu ne peut s'échapper que réduit à l'état de fines particules (taille inférieure à 2 mm) (figure 1.3). L'orifice de sortie du réticulo-rumen, situé entre le réseau et le feuillet (orifice réticulo-omasal), maintient les fourrages en fermentation anaérobie à l'intérieur du réticulo-rumen. La fermentation, accompagnée de production de gaz carbonique et de méthane, persiste tant que la réduction de la taille des particules par la mastication liée à la rumination (ou mastication mérycique) n'est

pas satisfaisante. Selon Kay *et al* (1980), chez un ruminant sauvage "mange-tout", le rumen est volumineux, sa musculature est épaisse et les piliers antérieurs sont très développés, d'où la possibilité de stockage d'une grande quantité de végétaux (16 % du poids vif) que les piliers empêchent, à la manière d'un barrage, de quitter trop rapidement le rumen. Par suite de la nature du régime ingéré, les fermentations sont de type cellulolytique et la proportion d'acide acétique dans les acides gras à courte chaîne produits est élevée (> 65%). Enfin, l'absorption *in situ* n'exige qu'un développement modéré des papilles de la muqueuse (tableau 1.1).

Chez les animaux très sélectifs vis-à-vis des végétaux ingérés comme le daim, le rumen est petit, la production et l'absorption concernent une grande quantité d'acides gras volatils neutralisés par une sécrétion abon-

dante de salive. En particulier, le poids des glandes salivaires rapporté au poids corporel est environ six fois plus important chez le daim que chez le buffle. Enfin, la vitesse de fermentation, indiquée par la production horaire de gaz par gramme de matière sèche, est nettement plus élevée.

Pour les matières azotées, les dispositifs complexes de recyclage salivaire de l'urée, d'uréogénèse hépatique et de protéosynthèse microbienne laissent néanmoins le ruminant en position d'infériorité pour la satisfaction de ses besoins azotés par rapport au cheval (voir Jarrige et Martin-Rosset 1984). Aussi le ruminant consommera-t-il plus volontiers que le cheval les plantes herbacées ou les feuilles.

Enfin, sous l'angle de la co-évolution des plantes et des herbivores, il est admis que le rumen est le siège d'une importante détoxification vis-à-vis des alcaloïdes formés par la plante et auxquels sont aussi résistants la plupart des insectes phytophages. Les tanins et

les lignines représentent pour les végétaux deux systèmes de défense très efficaces vis-à-vis des prédateurs herbivores, en réduisant la digestibilité de la cellulose et des protéines végétales (Rosenthal et Hanzen 1979).

Les caractères communs aux ruminants

L'édentation labiale de la mâchoire supérieure, le développement de poches contractiles en avant de l'estomac sécrétoire et la présence chez le jeune d'un dispositif permettant le passage direct du lait dégluti vers la caillette sont trois caractères communs à toutes les familles des ruminants (*tragulidae*, *camelidae*, *girafidae*, *cervidae*, *bovidae*).

Les incisives ou dents labiales de la mâchoire supérieure sont progressivement remplacées par un bourrelet et l'implantation des incisives dans la mâchoire inférieure (ou mandibule) tend à être horizontale. L'occlu-

Tableau 1.1. Caractéristiques anatomo-fonctionnelles du réticulo-rumen d'un ruminant « mangetout » type brouteur comparé à celui d'un ruminant type collecteur. Chez le buffle, le rumen est développé et le poids de son contenu égal à 16,3 % du poids vif. Chez le daim, son contenu n'excède pas 7,2 % du poids vif mais les fermentations sont très rapides, d'où une sécrétion salivaire alcaline très développée (3,6 g/kg) pour neutraliser les acides formés (d'après Kay *et al* 1980).

	Buffle	Daim
<i>Développement anatomique</i>		
Rumen	+	-
Piliers	++	-
Omasum	+++	-
Muqueuse	-	+++
Muscleuse	+++	-
<i>Caractéristiques fermentaires</i>		
Temps de séjour	prolongé : 46 h	réduit : 10-12 h
Acides gras volatils (C3)	120 mEq/l	196 mEq/l
Gaz (mmole/g MS/h)	10 %	23 %
Bactéries cellulolytiques	2,15	2,85
	+++	+

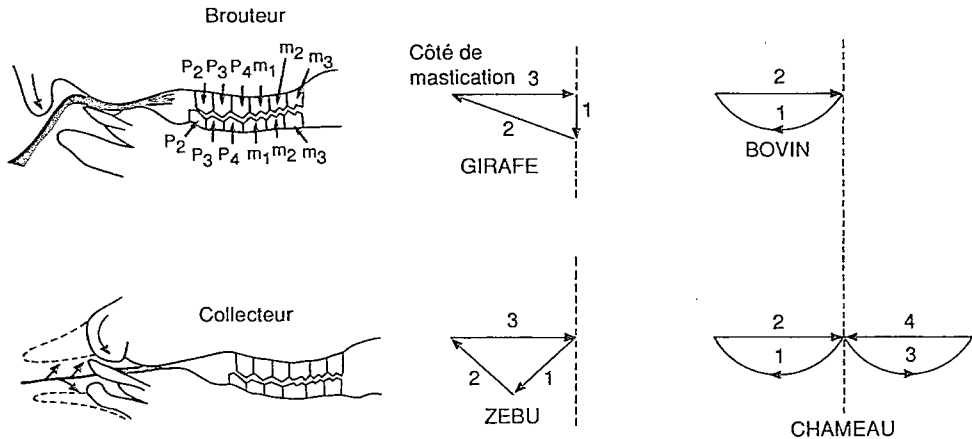


Figure 1.4. Préhension des aliments et mouvements de la mandibule chez les herbivores ruminants (représentation schématique). L'occlusion labiale chez un brouteur aboutit à la section des tiges végétales à leur base ; chez le collecteur, l'extrémité des tiges est effeuillée en passant à travers les espaces situés entre les incisives. Ordre de succession et sens des 1 à 3 ou 1 à 4 mouvements de la mandibule au cours de la rumination chez la girafe, le zébu, le bovin ou le chameau (modifié d'après Hendrichs 1965).

sion buccale est ainsi amortie par un coussin rétro-incisif d'autant plus que la symphyse (ou jonction) entre les deux hémi-mandibules est souple. L'articulation temporo-mandibulaire également très lâche, permet, en l'absence d'incisives supérieures, de très amples mouvements latéraux dits de diduction au cours de la mastication mérycique. Le mécanisme de broyage des aliments n'est pas celui d'une simple occlusion des tables molaires. En effet, l'écartement des tables supérieures (ou maxillaires) dépasse celui des tables inférieures (ou mandibulaires) étroites, mais mobiles. L'occlusion se fait donc nécessairement d'un seul côté à la fois par mise en jeu successive de deux groupes de muscles : le masséter qui écarte latéralement la mandibule et les muscles ptérygoïdiens latéral et médial qui la ramènent à sa position initiale. Ces mouvements de diduction se poursuivent toujours du même côté pour l'ensemble des mouvements nécessaires à la trituration d'un, voire de plusieurs bols méryciques : la mastication est dite unilatérale

(figure 1.4). Les camélidés, pour lesquels les mouvements mandibulaires concernent successivement l'une puis l'autre table dentaire, font exception à la règle : cette mastication alternée paraît d'autant plus disgracieuse que chacun des mouvements s'accompagne de la contraction nécessaire des muscles de la joue pour maintenir le bol alimentaire entre les tables molaires. Quant à la pression développée au moment du contact des tables molaires, elle est relativement faible en raison d'une efficacité liée à un effet de croisement plutôt que d'écrasement (Ringler et Mlinsek 1968). Un point virtuel situé au niveau du menton décrit soit un triangle comme chez la girafe, soit un rectangle comme chez le mouflon, soit un demi-cercle comme chez la vache (figure 1.4). Au demeurant, deux raisons majeures interdisent tout travail en force : l'articulation maxillaire dont les condyles sont ovoïdes et non en charnière et le faible développement des muscles responsables du rapprochement vertical de la mandibule (Hendrichs 1965).

Chez les bovins, les cervidés et certaines grandes antilopes, la préhension de type broyeur est adaptée à une récolte rapide, "à pleine bouche", de plantes herbacées de qualité généralement variable. L'appareil sécateur formé par les incisives est comparable à une faux dont tout le plat de la lame s'appliquerait contre le bourrelet supérieur pour "pincer" les tiges végétales. Le nez et la lèvre supérieure forment le mufle dont la surface est glabre et qui ne participe pas directement à la préhension. Le type collecteur concerne le chameau, la girafe et les antilopes de faible stature qui sont en majorité sylvicoles. Les végétaux, surtout des feuilles, sont prélevés "du bout des lèvres" et la récolte est comparable à un étréillage des feuilles à l'aide des diastèmes ou espaces situés entre les dents. Ces deux modes de préhension, l'un prévalant sur l'autre selon la niche écologique concernée, sont juxtaposés chez les petits ruminants domestiques (ovins et caprins). La variété du biotope des régions montagneuses chez les antilopes de stature moyenne (chamois, isard) favorise tantôt le broutage de l'herbe, tantôt la collecte dans les taillis.

Le développement de réservoirs gastriques en avant de l'estomac glandulaire est nécessaire au stockage de la grande quantité d'aliments, de valeur nutritive souvent faible, indispensable à la fourniture de l'énergie à l'organisme qui lui permet de maintenir la température interne à 38 degrés environ. Ce développement existe aussi chez des herbivores non ruminants. L'augmentation de la capacité digestive en amont de l'estomac proprement dit s'observe chez certains kangourous où de vastes chambres de type tubulaire ou sacculaire ont une capacité égale à 60-76% de la capacité digestive totale. L'estomac des suidés présente soit un diverticule gastrique au sommet de la grosse tubérosité de l'estomac comme chez le porc, soit deux poches comme chez l'hippopotame, soit enfin des poches pré-glandulaires dont le volume global est égal à 85% de la totalité de celui de l'estomac chez le pécari à collier. Celui-ci se

nourrit de cactus à feuilles couvertes de piquants dont la dégradation par des bactéries produit des acides acétique, propionique et butyrique en grande quantité. Cependant, c'est chez les ruminants que les poches gastriques atteignent leur capacité maximale (70% du tractus digestif) et une grande complexité (voir chapitre 5). Le rumen forme avec le réseau une large cavité qui communique vers la caillette par un orifice typiquement sphinctérien (l'orifice réticulo-omasal) et un organe, le feuillet, contenant de multiples lames qui sépare les phases solide et liquide des ingesta.

L'ablation du seul rumen chez un mouton adulte, qui réduit la capacité digestive de 17 à 5 litres, est incompatible avec la survie car la quantité de fourrages consommée est alors réduite de moitié. En revanche, l'apport d'énergie sous forme d'une perfusion d'acides gras volatils de manière à atteindre un total de 450 kilojoules par kg de poids métabolique permet l'apport de l'énergie nécessaire à l'entretien (Orskov *et al* 1984).

La "voie lactée" est le terme choisi par les naturalistes au XVIII^e siècle pour désigner le passage direct du lait vers l'estomac glandulaire où il coagule instantanément. Cette voie directe est la condition indispensable de la digestion du lait chez un nouveau-né "poly-gastrique". A cet effet, l'œsophage communique de façon directe vers l'aval par la forte saillie de deux lèvres formant une gouttière (figure 1.5).

Selon le degré de rapprochement de ces lèvres, les aliments liquides gagnent directement le feuillet et la caillette ou bien ils s'échappent dans le réticulo-rumen. Le lait ne peut séjourner sans s'altérer dans le réticulo-rumen qui est dépourvu de toute activité enzymatique et dont le volume est déjà égal à 38% du volume total de l'estomac chez un veau. Dès le premier contact du lait ou de toute solution protéique salée avec les papilles gustatives de la langue, les lèvres de la gouttière œsophagienne se contractent pour acheminer directement le lait ou tout liquide de rempla-

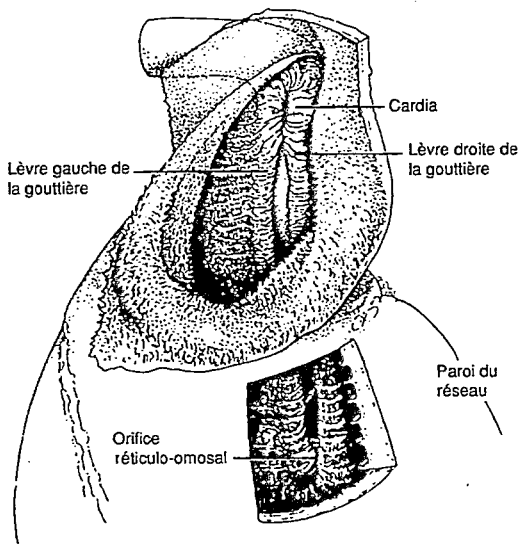


Figure 1.5. La voie lactée (vue à partir du réseau) correspond à une gouttière allant du cardia à l'orifice réticulo-omasal. Sa fermeture en canal est obtenue par la contraction des lèvres. La gouttière qui prolonge l'œsophage se ferme par voie réflexe à partir de récepteurs de la cavité buccale.

cement vers la caillette. Ce réflexe de fermeture de la gouttière œsophagienne disparaîtra au fur et à mesure de l'ingestion d'aliments solides, pour lesquels il devient sans objet. Le passage du futur ruminant du stade de l'alimentation lactée à celui de la digestion bactérienne constitue le sevrage, dont on conçoit toute la complexité.

La grande diversité des ruminants

Rien n'est plus simple apparemment que de ruminer (ou *ringer*, dans de nombreux patois locaux) ; surtout si le hasard vous conduit à observer non pas une vache, mais une girafe ou un dromadaire. Toutes les 40 à 50 secondes, l'arrêt de toute activité masticatrice précède la pagination dans la région cervi-

cale gauche, de haut en bas, d'une onde contractile, ce qui traduit la déglutition d'un bol alimentaire. Un léger redressement de la tête accompagne alors un mouvement bien visible de soulèvement du flanc gauche, et une onde contractile va parcourir la région cervicale de bas en haut. Cette onde rétrograde est aussitôt suivie d'une ou deux ondes directes de déglutition ; elle correspond à la remontée d'une fraction du contenu ruminal dans la bouche et la déglutition de l'excès de liquide. Dès lors, s'installe la mastication durant 30 à 45 secondes par autant de mouvements latéraux de la mandibule. Cette mastication s'accompagne d'une intense salivation formant une "écume labiale" et souvent d'un état de somnolence qui évoque un état de bien-être. L'absence de rumination chez l'animal "fiévreux" a fait considérer la rumination comme le "thermomètre de la santé".

A la réflexion, la rumination ou mérycisme soulève cependant de nombreuses questions. Le mécanisme de la réjection des aliments, un temps essentiel de la rumination, n'a rien à voir à l'évidence avec le vomissement. Par ailleurs, quel peut être l'intérêt de cette stratégie comportementale par rapport à celle des autres herbivores comme les équidés ?

L'existence de nombreux ruminants sauvages est en faveur d'une théorie dite écologique de la rumination. Celle-ci s'appuie sur le fait que les herbivores sont vulnérables et visibles au cours de la prise de nourriture ; la stratégie d'une collecte rapide des végétaux en état d'hypervigilance puis leur mastication méthodique à l'abri des prédateurs, en état de repos psychosensoriel, est un avantage considérable lorsqu'il est impossible de s'échapper autrement que par la course. La rapidité de la collecte des végétaux chez les ruminants est indiscutable : un zèbre met 4 à 5 fois plus de temps qu'une antilope pour trouver les végétaux nécessaires à son entretien. Il est certain également que la rumination s'accompagne d'une perte de vigilance analogue à celle du sommeil. Au demeurant, la monotonie de la

mastication mérycique aidant, le ruminant est capable de s'endormir profondément à la fin d'une période de rumination. Un enregistrement des mouvements de la mandibule montre souvent, dès la fin d'une période de rumination chez l'animal couché, l'appui total de la tête sur le sol, c'est-à-dire une phase de sommeil profond avec suppression du tonus musculaire (figure 1.6). Le rumen "garde-manger" et la rumination rendent donc bien compte d'une stratégie efficace pour échapper aux prédateurs durant le jour.

L'existence de ruminants de petit format (3-5 kg) met en exergue une autre signification possible de la rumination : la valorisation maximale d'une ration de faible valeur énergétique. En effet, l'énergie par kg de poids vif nécessaire au maintien de la fixité à 38°C de la tempéra-

ture centrale d'un homéotherme est d'autant plus élevée que son format est petit en raison d'une surface cutanée de rayonnement rapportée au poids plus grande. L'énergie dont dispose un herbivore est celle issue des produits de fermentation microbienne, en particulier les acides acétique et propionique dont l'extrachaleur est élevée. La théorie dite énergétique de la rumination se base sur le fait que les ruminants favorisent les fermentations du rumen par un broyage méthodique des différents végétaux, ce qui augmente d'autant la surface d'attaque par les micro-organismes du rumen. Par ailleurs, le coût énergétique du broyage de fourrages ou d'herbes sèches détrempées dans le rumen est 20 fois moins élevé que celui d'une mastication au cours de l'ingestion. La mastication mérycique représenterait donc le meilleur moyen de valoriser des végétaux de faible valeur énergéti-

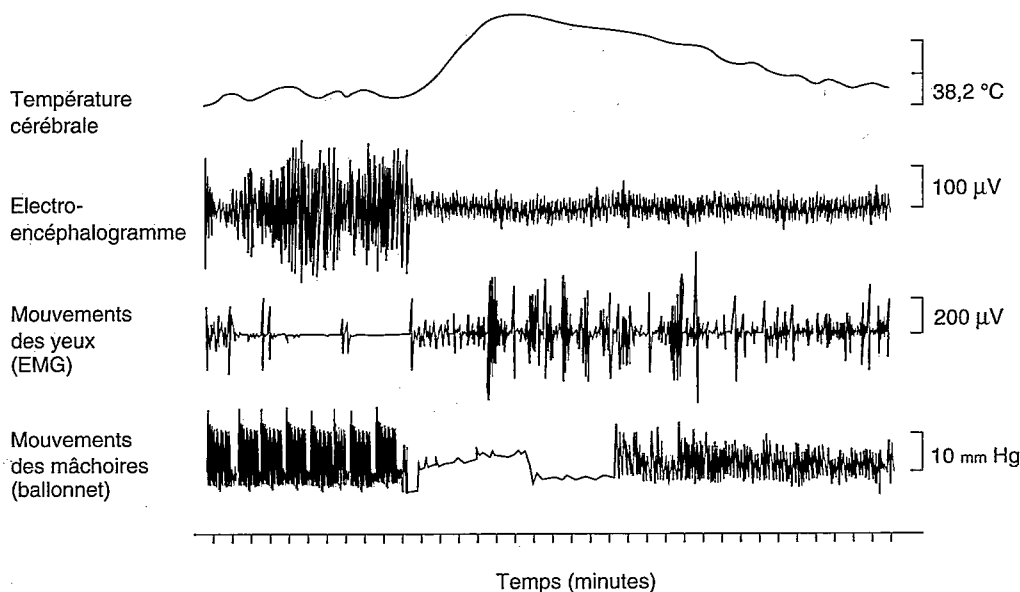


Figure 1.6. Phase de sommeil profond (6 minutes) survenant dès l'arrêt de la rumination, indiquée par les cycles de mastication mérycique chez la vache couchée et endormie.

Noter l'augmentation de la température cérébrale durant le sommeil profond qui est une période d'activité du système nerveux central aussi intense que l'état d'éveil nécessaire à la prise de nourriture : l'activité électrique cérébrale est du reste identique dans les deux cas (d'après Ruckebusch 1975).

que, au point de permettre la croissance de sujets de petits formats. D'autant que ces derniers sélectionnent les parties les plus digestibles des plantes beaucoup mieux que les animaux de gros format.

La diversité des ruminants est aussi celle de leurs comportements. La rumination apparaît très tôt après la naissance (de 0 à 20 jours chez le veau) en tant que comportement inné, mais elle ne devient effective que lorsque l'animal ingère des aliments solides (fibreuse). Elle est retardée dans le cas contraire : muselière chez le veau de lait. La rumination a donc pour objet le broyage d'aliments préalablement ramollis par leur séjour dans le milieu liquide du réticulo-rumen. A cet égard, il est important de constater que le développement de l'épithélium stratifié du rumen et le développement du feuillet, permettant l'absorption des acides gras volatils et de l'ammoniac, vont de pair avec une importante activité cellulolytique que permet une durée de rumination élevée.

Au total, la rumination peut être considérée comme une mastication différée dans le temps, bien plus efficace qu'une mastication immédiate. Elle représente donc une évolution tout à fait intéressante des herbivores en ce sens qu'elle est peu onéreuse puisqu'elle correspond à l'enchaînement de réflexes automatiquement mis en jeu selon la fibrosité des ingesta. Des contractions particulières assurant le brassage permanent du contenu ruminal et l'élimination des gaz de fermentation font du réticulo-rumen un fermenteur dont les performances sont exceptionnelles.

La répartition ubiquitaire

Le caractère ubiquitaire des ruminants domestiques est sans doute lié à leur adaptation au milieu physique.

Le dromadaire (une bosse), remarquablement adapté à l'environnement hostile des

régions arides, est comme le chameau (deux bosses) un "vaisseau" du désert grâce à l'élargissement de la sole plantaire. Les phénomènes les mieux connus sont relatifs à sa résistance à la déshydratation (Mahmud *et al* 1984) et à sa frugalité.

Le lama (*L. glama*) de la Cordillère des Andes est également utilisé pour le transport en altitude. L'alpaga (*L. pacos*) fournit une laine d'une grande finesse. Tous deux présentent des cycles moteurs particuliers du complexe gastrique, considérés comme la forme originelle d'un contrôle central de la motricité.

Le renne ou caribou a joué un rôle considérable dans la préhistoire : sa dépouille fournissait des vêtements ou un abri ; les os étaient façonnés en armes ou en objets utilitaires ; les tendons devenaient des cordes pour les arcs ; la chair représentait un apport important de protéines et la graisse, mise en réserve, était utilisée par les humains comme source d'énergie pour lutter contre le froid.

Ce ruminant à andouillers avec crinière pendante possède une fourrure drue et serrée de 7 cm d'épaisseur, adaptée aux conditions de vie dans le Grand Nord. Le renne se nourrit exclusivement de lichens pendant l'hiver et de végétaux divers l'été, dans toutes les régions arctiques (Sibérie, Finlande et Alaska). Ce sont les Lapons de la Finlande qui ont le mieux réussi la domestication du renne. Deux rennes attelés font 400 km en 8 jours avec une charge utile de 200 kg, alors que 6 chiens font les mêmes 400 km en 20 jours avec 100 kg de charge utile et les 100 kg de nourriture nécessaires à leur alimentation.

Le bœuf (*Bos taurus*) et le zébu (*Bos indicus*) sont exploités depuis des milliers d'années. Les peuples de l'Antiquité, comme les Babyloniens, les Assyriens, les Romains, en pratiquaient l'élevage pour leurs productions de lait, de viande, de peau et leur fourniture de travail. Le facteur limitant de l'extension des troupeaux était, pendant le Moyen-Age, l'absence de foin pour la période

de stabulation hivernale. Aussi sacrifiait-on les animaux superflus durant le mois de novembre, à l'exception des bœufs nécessaires à la traction et des vaches fournissant le lait consommé sous forme de fromage. La peau de veau donnait des vélin qui ont permis de transmettre une partie considérable des connaissances humaines jusqu'à l'invention de l'imprimerie sur papier.

A une époque plus récente, les multiples races bovines créées par l'homme se différencient par la taille, le cornage, la productivité (lait, viande ou les deux). Enfin, nombre de croisements ont eu pour objet des finalités très précises :

- meilleure résistance des croisés zébus x taurins à une température ambiante élevée,
- couverture en graisse de la carcasse des Hereford pour faciliter leur conservation au cours du transport ferroviaire, etc.

La production

Le tableau 1.2 montre l'estimation faite par la FAO du nombre d'animaux domestiques d'élevage et de la production de viande, de lait, de laine et de cuirs et peaux dans le monde en 1990, et sa répartition entre pays développés et pays en développement.

Avec un effectif de 3187 millions, les ruminants représentent 77% des animaux d'élevage (hors volailles et lapins) et sont pour 40% des bovins. Ils sont plus nombreux dans les pays en développement que dans les pays développés tant en nombre total (répartition respective 68,8% contre 31,2%) qu'en nombre par hectare de surface disponible (0,29 contre 0,18) mais non en nombre par habitant (0,54 contre 0,80).

Ils ont produit, en 1990, 62,2 millions de tonnes de viande soit 35,5% (29,2% pour les seuls bovins) de la viande totale mondiale. Cette production est très inégalement répartie et n'est pas proportionnelle à l'effectif d'ani-

maux : les pays développés en produisent beaucoup plus (62%) que les pays en développement où les animaux sont moins productifs car disposant de fourrages en quantité et de qualité très variables selon les saisons, les différences étant encore accentuées si la production de viande est exprimée par hectare de surface disponible (6,7 contre 3,1 kg) ou par habitant (30,9 contre 5,8 kg).

En plus de la viande, les ruminants ont fourni, en 1990, 531 millions de tonnes de lait, 2,1 millions de tonnes de laine et 8,8 millions de tonnes de cuirs et peaux. Comme pour la production de viande, la production laitière est très inégalement répartie : 72,3% dans les pays développés contre 27,7% dans les pays en développement d'où des disponibilités par habitant très différentes, respectivement 308 kg contre 36 kg, fournis essentiellement par des vaches (98,5%) dans les pays développés et dans une proportion beaucoup moindre (66%) dans les pays en développement qui utilisent beaucoup plus de lait de bufflonnes, de chèvres, de brebis et, dans certains pays, de chamelles.

En Europe jusqu'au début du XIX^e siècle, la production agricole était essentiellement axée sur la production de céréales pour la consommation humaine. Les animaux étaient d'abord utilisés pour la fourniture de travail (bovins et chevaux), de laine et de fumier pour la production des céréales. Les animaux les plus nombreux étaient les moutons et les chèvres. Ils pâturaient les terres non cultivables (landes, forêts, marais) et les jachères. Les fourrages conservés pour l'hiver étaient rares. Dans des pays de l'Europe du sud, bordant la Méditerranée, aux étés secs, les brebis et les chèvres fournissaient un peu de lait, en plus de celui tété par leurs jeunes, lait qui était transformé en fromage. Le beurre n'était pas utilisé ; l'huile d'olive servait à la cuisine. Dans les pays de l'Europe du Nord Ouest, aux étés plus humides, les vaches, utilisées d'abord pour la traction, produisaient un peu de lait qui était consommé frais par les fer-