

Modélisation des relations entre l'activité masticatoire des ruminants, les caractéristiques du régime et sa digestion.

SAUVANT D. (1), GIGER-REVERDIN S. (1), ARCHIMEDE H. (2), BAUMONT R. (3)

(1) UMR INRA AgroParisTech physiologie de la nutrition et alimentation - 16 rue Claude Bernard - 75231 Paris Cedex 05

(2) INRA CRAG - Domaine de Duclos - Prise d'Eau - 97170 Petit Bourg - Guadeloupe

(3) URH - 63122 Saint-Genès-Champagnelle

RESUME - Les activités masticatoires occupent une part importante du budget temps et du comportement des ruminants. Ce sont principalement les fibres déterminées par voie chimique (NDF) et physique (particules isolées par un tamis à trous de 2 mm) qui influencent largement les durées de mastication. Ces dernières sont exprimées par jour ou par kg de matière sèche ingérée, on parle alors d'indice de mastication (IM, min / kg MSI). Le travail s'appuie sur des meta-analyses de bases de données rassemblant des résultats obtenus sur bovins, ovins et caprins et couvrant un large éventail de régimes.

La capacité masticatoire maximale est d'environ 1000 min / j, de ce fait, les aliments les plus grossiers (IM>50) saturent cette capacité et sont ingérés en plus faible quantité (encombrement). Pour un même régime, les durées de mastication sont comparables entre ovins et caprins, par contre les bovins passent plus de temps à ingérer et moins à ruminer que les ovins. Le comportement masticatoire est lié à la vitesse d'entrée des substrats dans le rumen, à la motricité ruminale, au transit et aux recyclages salivaires. En conséquence, le déroulement des fermentations ruminales est très lié aux activités masticatoires. Une mastication insuffisante du régime (IM<40 pour les bovins) est associée à des fermentations anormales et un pH<6 dans le rumen. Ces phénomènes sont en partie dus aux différences de dégradabilité des substrats. La situation d'acidose latente, liée principalement à l'insuffisance de fibre et de mastication, présente plusieurs inconvénients, en particulier sur le comportement et, peut-être, le bien-être des animaux. Toutes ces modifications digestives sont également associées à des variations importantes des niveaux d'ingestion et de performance (production laitière) ainsi que de la qualité des produits (TB du lait).

Modelling relationships between chewing activities in ruminants, dietary characteristics and digestion.

SUMMARY - Chewing activities represent a large part of the time schedule and behaviour of ruminants. Chemical (NDF) and physical (dietary particles retained by a 2 mm sieve) fibres largely control the daily chewing times. They are expressed in min per day or per kg of DMI, this last item is called Chewing Index (CI). The present work is based on meta analyses of data bases pooling data on cattle, sheep and goats and a large diversity of diets.

The maximum capacity of mastication is around 1000 min/d. Therefore rough forages (CI>50) saturate this threshold and are less ingested due to a fill effect. For a same diet, daily chewing times are similar between sheep and goats, in contrast cattle spend more time eating and less time ruminating than sheep. Chewing behaviour largely determines the entry rate of the substrate into the rumen, rumen motricity, transit and mainly saliva recyclings, particularly of buffers. Therefore, fermentation in the rumen is closely linked to chewing activities. An insufficient CI (CI<40 for cattle) is associated to abnormal fermentations and a mean pH<6 in the rumen. These phenomena are partly due to differences of substrate degradability. Sub-acute acidosis caused by a lack of chewing present several drawbacks on behaviour and, possibly, animal well-being. All the digestive alterations are also linked to major consequences on the level of intake and performances (milk yield) and product composition (milk fat content).

INTRODUCTION

Les activités masticatoires occupent une part importante du budget temps et du comportement du ruminant (Jarrige *et al.*, 1995). Elles sont très dépendantes de la nature du régime et contribuent au contrôle du déroulement de la digestion dans le rumen et de certaines orientations métaboliques. Des durées de mastication insuffisantes sont souvent associées à des déviations fermentaires dans le rumen et des problèmes liés à l'acidose latente (Sauvant *et al.*, 2006). Par contre, les régimes nécessitant un travail masticatoire très important sont très encombrants et présentent une ingestion limitée. Nous proposons ici de faire le point, pour les ruminants d'élevage, sur les relations quantitatives entre ces activités masticatoires et, d'une part, les caractéristiques du régime et, d'autre part, la digestion et les performances induites. Cette approche privilégie l'utilisation et l'interprétation de bases de données expérimentales publiées dans la littérature.

1. CARACTERISATION GLOBALE DES

ACTIVITES MASTICATOIRES

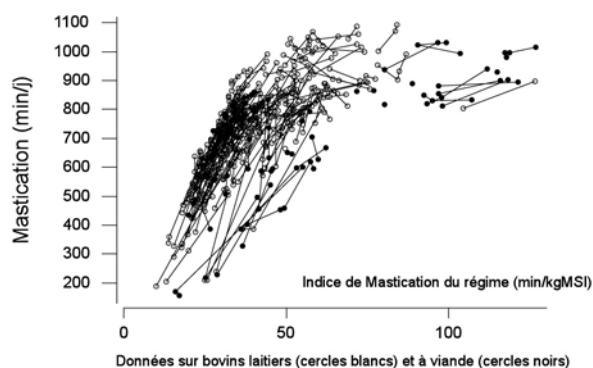
1.1. LES CARACTERISTIQUES GENERALES

La durée quotidienne de mastication (MAST, min / j) occupe la majeure partie du nyctémère des ruminants (environ 500 à 1000 min / j, 35 à 70 % du temps). Ces valeurs maximales ne sont jamais dépassées et peuvent être considérée comme le

maximum de capacité masticatoire. Les MAST sont souvent rapportées à la quantité d'aliment ingéré, on parle alors d'index de mastication (IM, min / kg MSI). La vitesse d'ingestion (VMSI, g / min) est un autre critère souvent mesuré. Ces différents critères sont liés, ainsi à partir des données bovines très diverses de la base BoviDig de l'UMR PNA, il apparaît, pour 572 traitements, une relation biphasique relativement étroite entre les MAST et les IM des rations offertes aux bovins (figure 1). Il apparaît une saturation de la MAST vers 950 min / j, à partir d'un niveau d'IM de l'ordre de 50 min / kg MSI. La pente de la figure 1 représente les quantités de MS ingérées. La relation suggère donc que le niveau de MSI est surtout diminué lorsque l'IM>environ 50 min / kg MSI, seuil de limite basse du phénomène d'encombrement. La relation induite entre MSI et l'IM>50 est curvilinéaire. Pour cette raison l'IM a été proposé comme système d'unités d'encombrement des aliments (De Brabander *et al.*, 1996). Cette approche a du sens, cependant l'additivité des IM reste discutable (Sauvant et Dulphy, 1995). Pour IM < environ 50, la capacité masticatoire n'est pas saturée et les variations intra-expérience d'IM ne modifient pas sensiblement l'ingestion de MSI (zone de contrôle métabolique). Dans ce cas, les différences des pentes entre expériences traduisent principalement celles du niveau des

performances et d'ingestion avec, pour ces données qui concernent des bovins laitiers, un maximum apparent de l'ordre de 27 kg MSI / j.

Figure 1 : influence de l'indice de mastication du régime sur la durée quotidienne de mastication



1.2. COMPARAISON ENTRE ESPECES DES ACTIVITES MASTICATOIRES

Giger-Reverdin *et al.* (np) ont rassemblé dix publications traitant du sujet (24 expériences, 48 traitements, soit 24 couples ovins-caprins). Avec le poids vif (PV) pris en covariable, il n'apparaît pas de différence significative entre ovins et caprins pour les durées de MAST (728 vs. 739 min), d'ingestion (246 vs. 256 min) et de rumination (493 vs. 472 min), de même pour les VMSI (4,06 vs. 3,72 g / min). Par contre, le PV présente une influence significative sur le comportement masticatoire : l'animal plus lourd mange plus vite et moins longtemps, par contre il semble devoir compenser par une rumination accrue.

Une comparaison du même type a été effectuée (Giger-Reverdin *et al.*, np) entre les bovins et les ovins (3 publications, 15 expériences, 30 traitements, 15 couples). L'analyse statistique de ces données, avec MSI %PV en covariable, suggère que les bovins ingèrent plus longtemps (254 vs. 164 min, $p=0,009$), ruminent moins (404 vs. 442 min, $p=0,03$) et mastiquent globalement aussi longtemps (659 vs. 626 min, $p=0,36$). Les valeurs d'IM (94 vs. 644 min / kg MSI) et de VMSI (57,1 vs. 7,6 g / min) n'ont rien à voir entre les espèces, ce qui est logique en raison des différences de PV (521 vs. 70 kg). Les IM des ovins sont 6,8 fois plus élevés que ceux des bovins tandis que leur PV est 7,4 fois moindre, ce qui est cohérent.

Il est aussi possible de comparer, à partir de bases de données, des activités masticatoires entre espèces pour une même teneur en concentré ou en NDF

2. INFLUENCES DU REGIME SUR LES ACTIVITES MASTICATOIRES

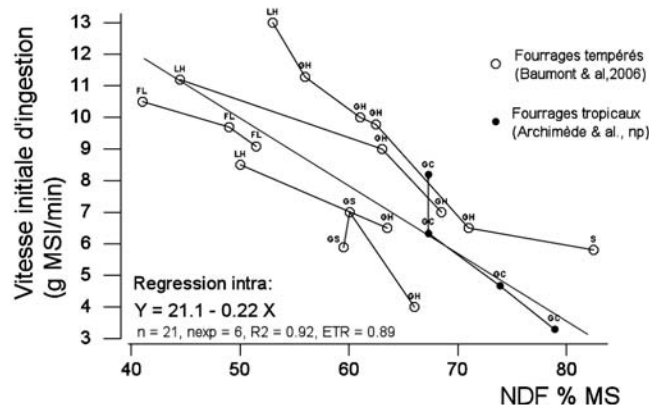
On distingue en général deux types de fibres alimentaires, la fibre chimique, caractérisée par la teneur en NDF des aliments, et la fibre physique, caractérisée par leur granulométrie (Sauvant, 2000). Celle ci peut s'apprécier notamment par la mesure, en % MSI, de particules retenues par un tamis ayant des trous de taille donnée (P2 mm, etc.).

2.1. INFLUENCE DE LA FIBRE CHIMIQUE DES FOURRAGES LONGS

Dans le cas des fourrages, la teneur en NDF est étroitement liée au stade (Baumont *et al.*, 2006). Le NDF influence peu la durée totale de mastication mais il modifie plus les ratios associant mastication et ingestion. Ainsi, la teneur en NDF,

très liée au stade mais aussi au type de fourrage, est négativement liée à la VMSI (VMSI, g MSI / min), elle-même très liée à la VMSI, chez les ovins (figure 2). Cette figure 2 montre que la même loi générale associant la VMSI et la teneur en NDF semble s'appliquer pour un fourrage tropical (*Panicum maximum* ou herbe de Guinée, Archimède *et al.*, np). La loi générale intra issue de ces données indique que la VMSI diminue de 0,22 g par % NDF, valeur un peu supérieure à 0,17 utilisée dans le modèle mécaniste d'ingestion-mastication-digestion du mouton de Sauvant *et al.* (1996).

Figure 2 : influence de la teneur en NDF du fourrage sur sa vitesse initiale d'ingestion par le mouton.



D'autre part, le regroupement de plusieurs séries d'expériences (31 traitements, Baumont *et al.*, 1989, 1997 et np) permet de montrer que les variations de la teneur en NDF des fourrages influencent nettement plus les durées de rumination (+ 10,7 min / kg MSI / +1 %NDF) que d'ingestion (+4,7 min / kg MSI / +1 %NDF) des ovins. Enfin, la figure 2 souligne aussi la variabilité non négligeable de la VMSI pour une même teneur en NDF. Des différences de palatabilité entre fourrages expliquent en partie cette variabilité.

2.2. CAS DES RATIONS MIXTES

A partir de la base BoviDig et de 106 expériences (263 traitements) dans lesquelles l'effet de la proportion de concentré du régime (% CO, % MSI), ou de NDF, étaient étudiés sur le comportement des bovins, l'IM a été linéairement très lié à ces critères qui sont eux-mêmes corrélés entre eux :

$$IM = 1,01 NDF + 7,4$$

(n = 263, nexp = 106, $R^2 = 0,97$, etr = 4,4)

$$IM = - 0,34 \%CO + 57,1$$

(n = 263, nexp = 106, $R^2 = 0,97$, etr = 4.4)

Selon ces équations, les seuils minimaux recommandés de NDF > 30 %, et de % CO < 50 %, correspondent approximativement à IM > 40 min / kg MSI. Lorsque l'on ajoute à ces données des rations ne comprenant que des fourrages grossiers ou de la paille, les relations précédentes deviennent curvilinéaires avec des rendements marginaux croissants, la tendance inverse s'observe avec la durée MAST, comme l'avaient rapporté Sauvant et Dulphy (1995). Ces réponses masticatoires ne sont qu'une des facettes des réponses multiples des animaux aux variations des teneurs en NDF, ou %CO, du régime. Sauvant (2003) a décrit ces réponses dans le cas de rations mixtes distribuées à différents types de bovins.

2.3. INFLUENCE DE LA FIBRE PHYSIQUE

Pour des expériences ne portant que sur l'effet de cette fibre, l'influence de la fraction P2 (%MSI) sur la durée de mastication est curvilinéaire :

$$\text{MAST} = 206 + 18,3 \text{ P2} - 0,14 \text{ P2}^2 \quad (n = 97, \text{ nexp} = 30, R^2 = 0,90, \text{ etr} = 62 \text{ min} / d)$$

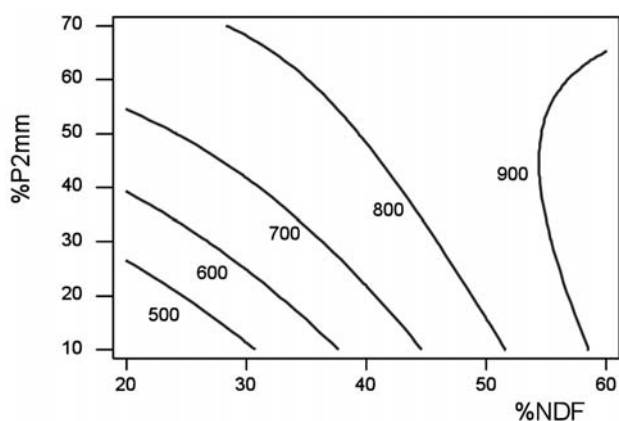
2.4. INTERACTIONS ENTRE LES DEUX TYPES DE FIBRE

En regroupant des expériences focalisées sur les fibres chimiques ou physiques, il est possible d'évaluer les interactions de leurs effets. Ainsi, à partir de la base BoviDig nous avons pu établir des régressions intra expérience associant le % de NDF et la fraction P2. Il apparaît une interaction significative entre ces critères vis-à-vis de la durée quotidienne de mastication :

$$\text{MAST} = -89,5 + 16,4 \text{ NDF} + 15,1 \text{ P2} - 0,05 \text{ P2}^2 - 0,20 \text{ NDF} * \text{P2} \quad (n = 268, \text{ nexp} = 109, R^2 = 0,92, \text{ etr} = 58,7)$$

La figure 3 montre ainsi que l'influence de la taille des particules est surtout marquée pour les régimes à faible teneur en NDF et, lorsque la capacité masticatoire n'est pas saturée, les deux paramètres présentent des effets quasi substituables.

Figure 3 : réponses de la durée de mastication des bovins (min / j) aux variations des teneurs en NDF et en particules > 2 mm



2.5. COMPARAISON DES REponses ENTRE ESPECES

Une première comparaison a porté sur des durées de mastication enregistrées sur des bovins ou des ovins ingérant des fourrages tempérés ou tropicaux (Assoumaya *et al.*, 2007). Lorsque l'IM des ovins est divisé par dix, il n'apparaît pas de différence entre ces deux espèces qui s'alignent alors au sein d'une même régression « bovine » en réponse aux variations du NDF :

$$\text{IM} = 1,13 \text{ NDF} + 40,1 \quad (n = 160, R^2 = 0,35, \text{ etr} = 29,8)$$

Seuls les régimes à base de paille s'écartent de cette relation. Ceci est lié au fait que la paille demande, à NDF comparable, de l'ordre d'une demi-heure de plus de travail masticatoire.

D'autre part, la comparaison de deux bases de données vaches laitières (VL : 95 exp., 232 tr) et chèvres laitières (CH : 11 exp., 30 tr.) indique que les réponses intra expérience de la durée de mastication (MAST, min / j) aux variations de la proportion de concentré (% CO) au sein de rations mixtes ne sont pas différentes entre les deux espèces (Sauvant et Giger-Reverdin, 2008) :

$$\text{MAST VL} = 904 - 3,4 \% \text{CO} \quad (R^2 = 0,95, \text{ etr} = 58)$$

$$\text{MAST CH} = 985 - 5,8 \% \text{CO} \quad (R^2 = 0,93, \text{ etr} = 50)$$

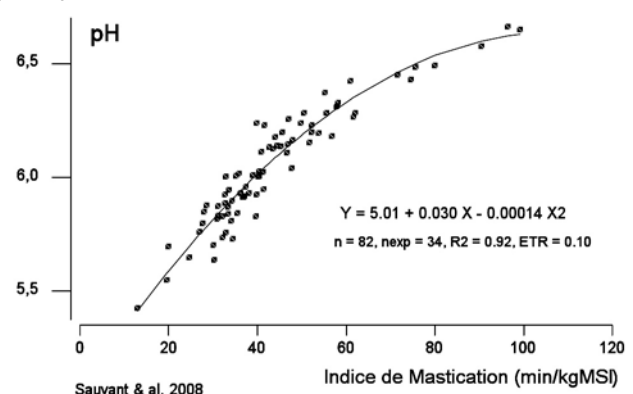
La même comparaison, effectuée en fonction de la teneur en NDF des régimes, aboutit à une conclusion identique. Par contre, il n'en est pas de même lorsque la comparaison est effectuée sur la base de l'IM. En effet, pour % CO = 50 %, il apparaît que l'IM et sa réponse au % de concentré sont de l'ordre de neuf à dix fois plus importants chez la chèvre laitière que chez la vache laitière.

3. RELATIONS ENTRE LES ACTIVITES MASTICATOIRES ET LA DIGESTION

Il existe des relations assez étroites entre le comportement alimentaire et la digestion dans le rumen. Celles-ci résultent très largement de l'effet des fibres évoqué ci-dessus qui se traduit par :

- des situations d'excès ou de carence en énergie des micro-organismes de la panse qui contribuent aux modifications du profil des fermentations.
- des réponses du recyclage salivaire induisant celles des tampons ou de P. En conséquence, avec la base BoviDig, il existe une relation intra expérience étroite entre l'IM et le pH du rumen, lorsque l'on considère des expérimentations où le facteur étudié était la proportion de concentré, ou la teneur en NDF, du régime (figure 4). La relation obtenue est curvilinéaire et le pH passe sous le seuil de 6 lorsque IM < 40 min / kg MSI :

Figure 4 : influence de l'indice de mastication des bovins sur le pH du jus de rumen



- des modifications du volume ruminal qui dépend largement de la quantité de NDF (NDFru) qui s'y trouve (Sauvant et Mertens, 2006), or celle-ci dépend essentiellement de la quantité de NDFing.

$$\text{NDFru} \% \text{PV} = 0,55 + 0,39 \text{ NDFing} \% \text{PV} \quad (n = 175, R^2 = 0,95, \text{ etr} = 0,07 \% \text{PV})$$

et, de ce fait, est très liée à MAST

$$\text{NDFru} \% \text{PV} = 0,26 + 0,0010 \text{ MAST} \quad (n = 91, \text{ nexp} = 38, R^2 = 0,88, \text{ etr} = 0,07 \% \text{PV})$$

- des variations des activités motrices digestives. La fréquence quotidienne des contractions ruminales (CONTRUMj = 2100 ± 546), déterminantes pour assurer le transit, s'explique principalement par la durée de mastication (MAST, min / j) chez les bovins :

$$\text{CONTRUMj} = 1700 + 0,68 \text{ MAST} \quad (n = 63, \text{ nexp} = 26, R^2 = 0,98, \text{ etr} = 105)$$

Dans un même domaine, il a été montré sur les données de fourrages avec ovins évoquées plus haut (Baumont *et al.*, 2006), que l'IM augmente en moyenne de 21,2 min / kg MSI lorsque le temps de rétention (TRU, h) du fourrage dans le rumen s'accroît de 1 h. TRU est un critère synthétique caractérisant la digestion et l'effet d'encombrement des fourrages. Sur des fourrages tropicaux Archimède *et al.* (np) observent une relation comparable mais de pente moins marquée (+ 7,6 min / kg MSI / + 1h TRU). Ces données confirment et généralisent la relation encombrement-mastication évoquée plus haut.

La conséquence de ces effets, et des relations associées, est que les caractéristiques de fibrosité du régime influencent les paramètres de la digestion dans le rumen. Pour la fibre chimique les principaux résultats ont été présentés par Sauvans (2003). Pour la fibre physique on obtient les relations suivantes pour le pH et le rapport Acétate / Propionate (A / P) :

$$\text{pH} = 6,16 - 0,29 \text{ P2} + 0,0006 \text{ P2}^2$$

$$(n = 46, \text{ nexp} = 19, R^2 = 0,92, \text{ etr} = 0,12)$$

$$\text{A / P} = 1,30 + 0,039 \text{ P2}$$

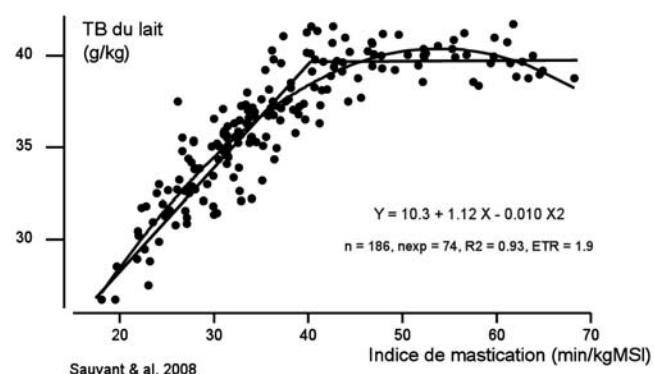
$$(n = 71, \text{ nexp} = 28, R^2 = 0,86, \text{ etr} = 0,30)$$

Ces relations indiquent que, lorsque P2 < 50 %, pH et A / P passent approximativement sous les seuils recommandés de 6,0 et 3,0.

4. CONSEQUENCES SUR LES PERFORMANCES ANIMALES

Les critères MAST et IM, influencent la production et la composition du lait. La production de lait diminue lorsque MAST et IM augmentent en raison du phénomène d'encombrement et de la baisse d'ingestion associée. La tendance inverse apparaît pour le TB du lait. Ainsi, chez la vache laitière, le regroupement de résultats de 74 essais (186 Tr.) étudiant l'apport de concentré montre que, pour IM < 40 min / kg MSI, le TB chute d'environ 0,62 g par baisse d'1 min de l'IM. Pour IM > 40 min / kg MSI le TB reste en moyenne à 40 g / kg (figure 5). Ces données peuvent aussi être ajustées par un modèle curvilinéaire.

Figure 5 : influence de l'indice de mastication du régime sur le TB du lait.



Chez la chèvre laitière Sauvans et Giger-Reverdin (2008) ont montré, à partir d'une base de données (12 exp. 32 Tr.), que le TB du lait chute linéairement lorsque l'IM diminue :

$$\text{TB} = 28,6 + 0,027 \text{ IM}$$

$$(n = 32, \text{ nexp} = 12, R^2 = 0,98, \text{ etr} = 1,8)$$

Avec l'échelle de 1 à 10 des valeurs d'IM évoquée plus haut entre les bovins et les petits ruminants, pour IM = 400, TB = 39,4 ce qui est très comparable à la valeur des vaches (figure 5). Par contre, pour une baisse de l'IM la chute du TB apparaît nettement plus faible en chèvre qu'en vache (0,27 / 10min vs. 0,62 / min).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le présent travail s'est limité aux valeurs moyennes quotidiennes. Or le *pattern* quotidien du comportement alimentaire est très variable et sa considération, ainsi que celle des variations individuelles, permet d'aller plus loin dans l'explication des phénomènes moyens observés à l'échelle de la journée (Desnoyers *et al.*, 2008). A cette échelle, la modélisation de la réponse des ruminants d'élevage aux régimes et pratiques alimentaires ne peut ignorer l'ensemble des relations étroites 'régime-mastication-ingestion-digestion-performances' dont une partie a été présentée ici.

Les durées MAST / j et leurs réponses à la fibrosité sont comparables entre bovins, ovins et caprins.

Le critère associant le mieux activités masticatoires, niveau d'ingestion, conséquences physiologiques et zootechniques semble être l'IM dont les valeurs diffèrent de près d'un facteur de 10 entre bovins et petits ruminants. Dans le cas de régimes pauvres en fibres (NDF < 30 % MS ou P2 < 50 % MS) et peu mastiqués (IM < 40min / kg MSI pour les bovins), l'animal tend à s'écarter des conditions physiologiques normales, il importe alors de bien connaître la limite entre états physiologique et pathologique (acidose, ...), voire de s'interroger sur le statut de bien-être de ces animaux. Lorsque IM > 50, les phénomènes d'encombrement deviennent les plus importants, dans ce cas il serait intéressant de comparer plus précisément les systèmes IM et UE (INRA, 2007).

Assoumaya C., Sauvans D., Archimède H., 2007. INRA Prod. anim. 20, 383-392

Baumont R., Doreau M., Ingrand S., Veissier I., 2006. In *Feeding in domestic vertebrates: A comprehensive approach from structure to behaviour* (V.L. Bels, Ed.) CAB International, 241-262

Baumont R., Brun J.P. and Dulphy J.P., 1989. In: *Jarrige R. (Ed.), Proc. of XVIth International Grassland Congress*. Versailles, pp. 787-788

Baumont R., Dulphy J.P. and Jailler M., 1997. *Annales de Zootechnie*. 46, 231-244

De Brabander DL, De Boever J.L., De Smet A.M., Vanaker J.M., Boucqué C.V., 1996. *Structuurwaardering in de Melkveevoeding*, 120p, Melle Gontrode, Belgique

Desnoyers M., Giger-reverdin S., Duvaux-Ponter C., Lebarbier E., Sauvans D., 2008. 16^e rencontres 3R. (accepté)

Jarrige R., Dulphy J.P., Faverdin P., Baumont R., Demarquilly C., 1995. In *Nutrition des ruminants domestiques* (Jarrige *et al.*, Ed). INRA Editions, 123-181

Sauvans D. et Dulphy J.P., 1995. 2^{èmes} Rencontres 3R, Institut de l'Elevage. 465-468

Sauvans D., Baumont R. et Faverdin P., 1996. *Journal of Animal Science*, 74, 2785-2802

Sauvans D., 2000. INRA Productions Animales, 13 (2), 99-108

Sauvans D., 2003. 10^{èmes} Rencontres 3R, Institut de l'Elevage. 151-158

Sauvans D., Giger-Reverdin S., Meschy F., 2006. INRA Prod. Anim., 19, 69-78

Sauvans D., Mertens D., 2006. *ADSA-ASAS Annual Meeting*, Abstr. n°261

Sauvans D., Giger-Reverdin S., 2008. *JAS 86 Suppl.1, JDS 91, Suppl. 1. Abstr. n° 812*