

Digestion chez les ruminants et digestibilité des fourrages

Roger Daccord, ant. Agroscope ALP, 1725 Posieux

En Suisse, les régions herbagères couvrent environ le tiers de la surface. L'importance environnementale et la variabilité qualitative et quantitative de ces herbages nécessitent de les gérer d'une manière adéquate, en particulier si des objectifs de durabilité sont pris en compte sérieusement. Cette gestion implique une certaine connaissance des aptitudes des animaux à utiliser cette herbe et des facteurs conditionnant sa qualité. Parmi les Herbivores, la vache joue dans notre pays un rôle majeur. Alors que l'intensité des systèmes de production qui l'utilisent a tendance à diverger (vache laitière ↔ vache allaitante), il est intéressant de préciser quels sont ses atouts et ses limites dans l'utilisation des fourrages. Parallèlement, les principaux facteurs déterminant la qualité des fourrages, en particulier leur digestibilité, sont passés en revue et quelques possibilités de l'améliorer sont abordées.

Bref aperçu d'une longue histoire

Au cours de l'évolution, le tube digestif des Herbivores ou « Fibrivores » (Jarrige et al., 1995) s'est développé pour pouvoir extraire les principaux constituants chimiques des fourrages, en particulier la cellulose et les hémicelluloses, grâce à la symbiose de certains micro-organismes. Ce développement s'est fait sur deux axes: d'une part, un élargissement du segment digestif postérieur, le gros-intestin (cæcum et côlon), d'autre part, un important évasement du segment digestif antérieur avec la mise en place avant l'estomac de compartiments comme le rumen qui est un volumineux fermenteur abritant des bactéries, des protozoaires et des champignons anaérobies. Ces deux types de physiologie digestive impliquent des stratégies alimentaires et des aptitudes d'utilisation différentes, encore modulées par le volume des fermenteurs par rapport au format de l'animal.

Appartenant au groupe ayant un fermenteur postérieur, le cheval réduit fortement par une mastication efficace le fourrage ingéré dont les particules traversent rapidement l'estomac relativement petit et subissent dans le gros intestin une fermentation microbienne. La durée de transit est d'environ 48 heures. Ce système digestif permet d'ingérer de grandes quantités de fourrage qui peut être très fibreux, mais en contre partie il empêche une extraction de ses

constituants aussi efficace que chez le ruminant (Daccord et al., 1999). La digestibilité de la matière organique des fourrages déterminée chez le cheval est inférieure en moyenne de 5 points (graminées) à 7 points (pailles) à celle déterminée avec le mouton (Dulphy et al., 1995).

Ayant son principal fermenteur situé dans le segment digestif antérieur, le ruminant ingère rapidement après un broyage superficiel les fourrages qui subissent dans le rumen (panse + réseau) une fermentation intensive. La dégradation des particules alimentaires persiste tant que leur taille n'est pas suffisamment réduite par la rumination ($< 2\text{mm}$) pour passer l'orifice réticulo-omasal. Produits de la fermentation, les acides gras volatils sont neutralisés par une sécrétion abondante de salive. La durée de transit à travers le tube digestif est chez la vache d'environ 60 heures. Parmi les ruminants domestiques, la capacité digestive est dans l'ordre bovins $>$ caprins $>$ ovins.

Les avantages de l'appareil digestif des ruminants sont une valorisation efficace des parois végétales, l'utilisation des protéines microbiennes synthétisées dans le rumen et, grâce aux micro-organismes du rumen, la capacité de détoxification des substances de défense des plantes comme les alcaloïdes et les tannins. Les inconvénients sont la faible efficacité énergétique des fermentations microbiennes, la dégradation importante des protéines alimentaires liée souvent à une perte d'azote sous forme de NH_3 , l'exigence d'une gluconéogenèse qui peut devenir cruciale, la nécessité d'augmenter la concentration énergétique de la ration pour couvrir des besoins élevés parce que le niveau d'ingestion ne peut s'accroître que faiblement à cause du limiteur de transit qu'est l'orifice réticulo-omasal. En fait, c'est un appareil remarquable pour valoriser des rations constituées par des fourrages riches en glucides pariétaux. Mais il devient problématique quand ces fourrages en sont pauvres et quand ils sont remplacés par une grande proportion d'aliments ayant de fortes teneurs en glucides non pariétaux comme l'amidon et les sucres, constituants que les bovins n'ont pas rencontrés en concentrations élevées dans la plus grande partie de leur évolution longue de plus de 10 millions d'années.

Digestion

Environ 70 % de la matière organique digestible est fermentée dans le rumen (Sauvant et al., 1995). Cette valeur moyenne cache une grande variation selon les constituants et le niveau de consommation. La fraction digestible des constituants pariétaux est fermentée à environ 90 %. La matière azotée des fourrages est dégradée en majeure partie (60 à 70 %). Cette proportion varie plus largement dans les aliments concentrés selon leur nature et leur traitement technologique. Les

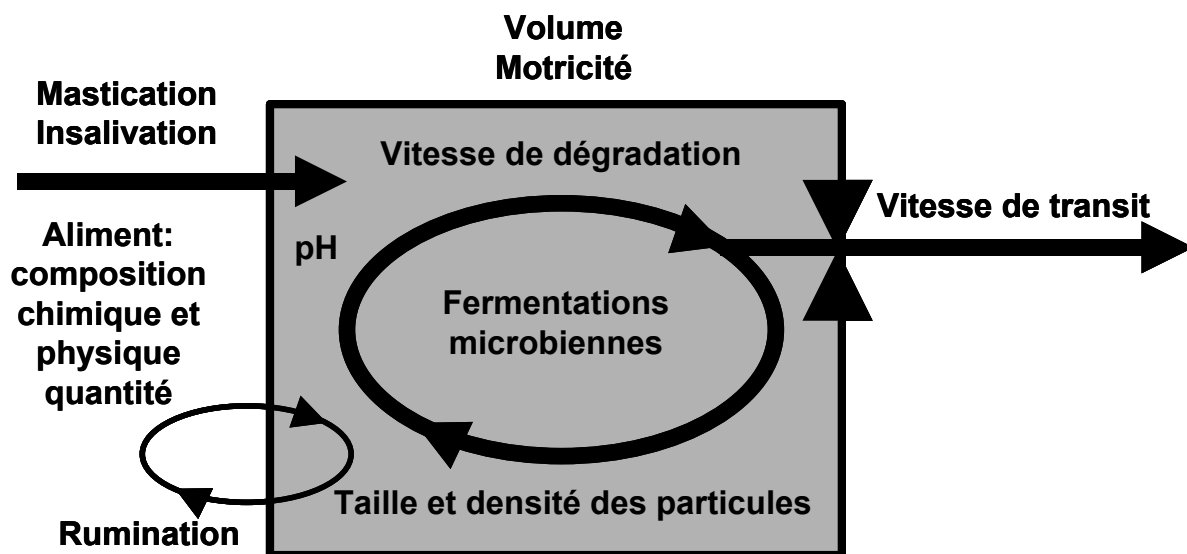
glucides solubles sont totalement dégradés, de même que l'amidon à dégradation rapide (triticale, blé, avoine, orge). Par contre, l'amidon à dégradation lente (maïs) n'est fermenté qu'en partie dans le rumen (30 à 80 %). Les lipides sont presque totalement hydrolysés et subissent une hydrogénation et une isomérisation. L'hydrolyse peut être en partie freinée par des traitements de protection.

Par rapport au rumen, le deuxième fermenteur constitué par le cæcum et le côlon (gros intestin) ne joue qu'un rôle secondaire. Son importance augmente toutefois avec des rations constituées par une part élevée de fourrages broyés ou d'aliments concentrés riches en amidon à dégradation lente, lorsque sa quantité dépasse celle qui peut être digérée dans l'intestin grêle. La contribution du gros intestin à la digestion totale de la matière organique varie ainsi de 5 à 25 % environ.

Facteurs de variation de la digestion et de la digestibilité

Parce que le rumen est un écosystème complexe, régi par de nombreux processus interactifs entre l'animal, l'aliment et l'environnement, il n'est possible de préciser les principaux facteurs faisant varier la digestion et la digestibilité qu'en les schématisant fortement (figure 1).

Figure 1 : représentation schématique des principaux facteurs influençant la digestion et la digestibilité dans le rumen.



L'ampleur des dégradations dans le rumen, en particulier celle des parois qui représentent 30 à 70 % de la matière sèche des fourrages, conditionne en grande partie la digestibilité totale du fourrage ayant traversé le tube digestif. Processus lent, la dégradation des parois résulte d'un compromis entre leur vitesse de dégradation et la vitesse de transit des particules qu'elles forment. Les variations en partie rétroactives de ces deux mécanismes expliquent en grande partie les différences de digestibilité entre aliments et les différences de digestion entre espèces ou individus.

La vitesse de dégradation est essentiellement dépendante de la composition chimique de l'aliment, chez les fourrages en particulier de leur teneur en parois et de leurs particularités chimiques comme la lignification ainsi que de leur forme physique (brins longs, courts ou broyés). Ces caractéristiques influencent une série de processus interdépendants comme le temps de mastication lors de l'ingestion et de la rumination, l'insalivation, la motricité du rumen et du segment digestif postérieur, la taille et la densité des particules, le pH ruminal et l'activité microbienne.

La vitesse de transit est fortement liée à l'animal, notamment à la spécificité de son tube digestif et à ses besoins. Ceux-ci influencent le niveau d'ingestion dont l'augmentation accroît la vitesse de transit, ce qui diminue la digestibilité. Le stade physiologique a aussi un effet. En fin de gestation, le transit s'accélère, le fœtus réduisant le volume du rumen. Une augmentation de la vitesse de transit s'observe aussi au début de la lactation, causée par l'augmentation du niveau d'ingestion. La baisse de digestibilité qui en résulte est encore amplifiée par une mastication moins efficace. La vitesse de transit peut être augmentée par des températures ambiantes froides et diminuée par des températures chaudes.

La vitesse de transit est également influencée par la taille et la densité des particules. Les grandes particules (> 4 mm) ne peuvent pas sortir du rumen parce que leur faible densité ne leur permet pas d'atteindre l'orifice réticulo-omasal. Leur réduction est essentiellement due à la rumination. De plus en plus denses à mesure que leurs constituants fermentescibles sont dégradés, les petites particules sédimentent dans le fond du rumen et gagnent le réseau où elles peuvent être évacuées par l'orifice réticulo-omasal.

Chaque facteur qui modifie la vitesse de dégradation et la vitesse de transit influence les processus de digestion de l'animal ainsi que l'ingestibilité et la digestibilité de l'aliment. Pour une vache à haute performance (vhp), dont la production est souvent limitée par une consommation insuffisante d'énergie, la vitesse de dégradation et la vitesse de transit de la ration devraient être élevées pour

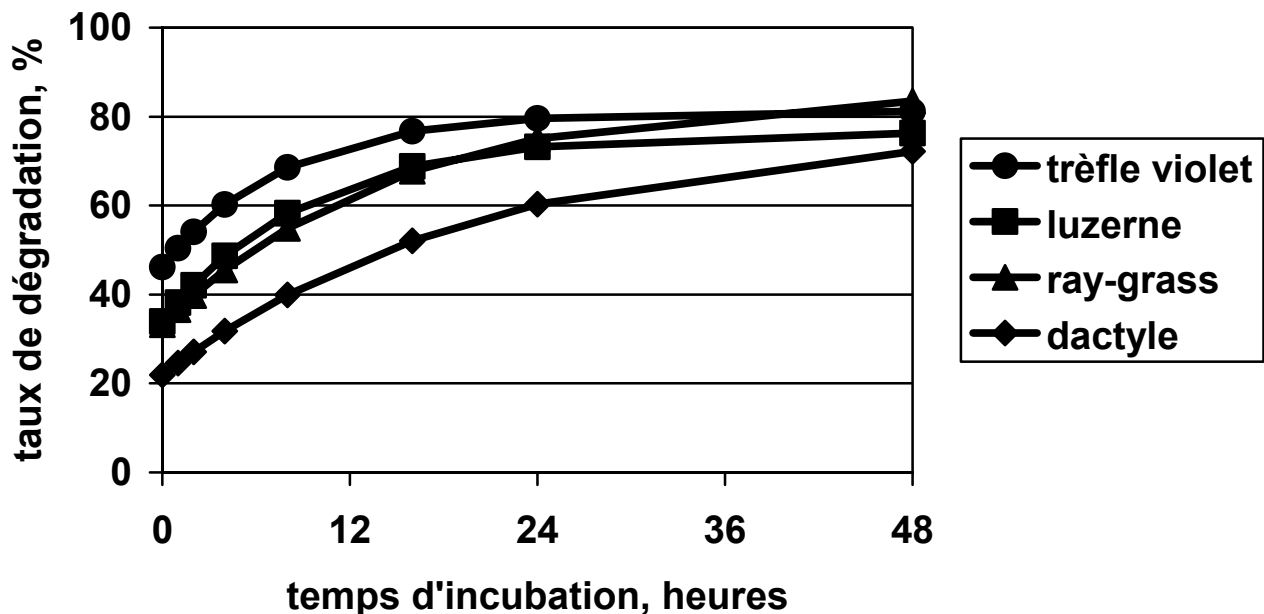
assurer un flux important de nutriments pour la production laitière. Actuellement, on ne peut pas véritablement optimiser ces deux critères dans son rationnement parce qu'ils restent difficiles à déterminer et à modéliser. Le danger qui menace la vhp au potentiel de production toujours plus élevé est que sa ration ait des vitesses de dégradation et de transit trop élevées, induisant une perturbation des processus digestifs et métaboliques comme l'acidose qui détériore sa santé et diminue sa production.

Digestibilité des fourrages

La digestibilité (apparente) d'un constituant chimique exprime sa proportion disparue entre sa consommation et son excrétion dans les fèces. La digestibilité de la matière organique (dMO) des fourrages est une base essentielle pour estimer leur valeur énergétique et leur valeur azotée. Elle est le facteur de variation le plus important de la valeur énergétique parce que les pertes fécales sont les principales pertes (20 à 60 % de la matière organique ingérée) lors de la transformation des fourrages en produits animaux.

Valeur intégrant les processus de digestion dans les divers compartiments digestifs, la dMO ne peut préciser chacun de ces processus, en particulier la vitesse de dégradation des principaux constituants chimiques des fourrages. Pas importante dans les systèmes de production de viande peu intensifs basés sur la vache allaitante, dont l'objectif du rationnement est principalement économique, l'information sur la vitesse de dégradation devient intéressante pour optimiser les rations dans les systèmes de production de lait dont l'objectif du rationnement est d'abord physiologique puis économique. Des fourrages avec une dMO semblable peuvent avoir des vitesses de dégradation différentes (figure 2), induisant des effets différents sur les fermentations ruminales et sur les interactions avec les autres constituants de la ration.

Figure 2 : cinétique de dégradation de la matière sèche de différentes espèces fourragères (d'après Gosselink, 2004)



	Digestibilité de la matière organique %
trèfle violet	69.8
luzerne	62.7
ray-grass	70.7
dactyle	62.8

Prévision de la dMO des fourrages

A cause de la complexité des structures chimiques et physiques des parois, il n'est pas facile de prédire la dMO en se basant sur des méthodes simples, rapides et peu coûteuses. La prévision reposant sur un paramètre chimique comme la cellulose brute (CB) n'a une prévision satisfaisante que si les équations sont spécifiques aux espèces fourragères ou aux types de prairie et au mode de conservation. Le remplacement de la CB par la lignocellulose (ADF) permet souvent une prévision un peu plus précise (tableau 1). La prise en compte des parois (NDF) entraîne une prévision moins précise que celle obtenue avec la CB. La précision est améliorée quand la teneur en matière azotée est associée à celle en constituants pariétaux.

Tableau 1 : relations entre les teneurs en constituants pariétaux et la digestibilité de la matière organique * (Daccord, 2002)

	Coefficients de détermination (R^2)	Précision (écart-type résiduel)
Cellulose brute	0.639	5.7
Parois (NDF)	0.487	6.6
Lignocellulose (ADF)	0.706	5.2

* déterminée avec la méthode microbiologique de Tilley et Terry, étalonnée avec la méthode *in vivo* ; n > 500.

Il est évident que les méthodes microbiologiques permettent de prévoir la dMO des fourrages de manière plus précise parce qu'elles utilisent les micro-organismes du rumen et permettent d'isoler un résidu pariétal indigestible. Les méthodes *in situ* (suspension de sachets dans le rumen) donnent des résultats un peu plus exacts que les méthodes *in vitro* (Gosselink, 2004). Ces méthodes ont l'inconvénient de nécessiter du jus de rumen, mais elles ont le grand avantage de permettre de calculer des cinétiques de dégradation donnant des informations précieuses sur la dynamique des fermentations dans le rumen. Les méthodes enzymatiques donnent des résultats moins précis que les méthodes microbiologiques (Schubiger et al., 2001), mais elles sont plus faciles à mettre en œuvre parce qu'elles ne nécessitent pas de jus de rumen.

La méthode basée sur la mesure du spectre de réflectance dans le proche infra-rouge (SPIR ou NIRS) a le grand avantage de permettre des mesures très rapides. Mais comme elle est complètement empirique, elle exige un étalonnage rigoureux se fondant sur un grand nombre d'échantillons (> 150) de digestibilité connue. Comme les échantillons provenant d'essais de digestibilité *in vivo* sont rares, des échantillons analysés avec des méthodes *in vitro* peu ou pas étalonnées sont souvent utilisés, ce qui implique fréquemment une précision insuffisante même pour la pratique.

Fibrosité

Dans les systèmes de production de lait basés sur une forte utilisation des fourrages, les rations sont souvent constituées par de l'herbe ou ses conserves ayant une dMO élevée et par une proportion importante (> 30 % de la matière sèche ingérée) d'aliments concentrés en énergie. Leur fibrosité

peut être insuffisante, provoquant une perturbation des processus physiologiques et digestifs, caractérisée par la séquence bien connue: réduction de la durée de mastication (ingestion et surtout rumination) → diminution de la production salivaire → chute du pH ruminal → réduction de l'activité cellulolytique → baisse de la digestibilité → diminution de la consommation et de la production. Des rations basées sur de l'ensilage de maïs coupé trop finement (majorité des particules < 7 mm), par souci d'une mauvaise conservation et dans l'espoir vain d'une meilleure valorisation des grains, et encore lacéré lors du désilage, peuvent aussi présenter une fibrosité insuffisante.

La notion de fibrosité est difficile à définir précisément et elle n'est pas identique lorsqu'elle concerne les fourrages ou les aliments concentrés. Certains effets de la fibrosité sont mesurables sur l'animal comme les variations du pH ruminal, du temps de mastication par kg de matière sèche ingérée ou du taux de matière grasse du lait. Mais ces effets deviennent flous lorsqu'ils sont mesurés sur des vaches laitières en lactation, ayant des niveaux d'ingestion et des processus physiologiques et digestifs variables (Graf et al., 2005). Il est ainsi difficile de préciser la réponse de l'animal à des variations de la fibrosité de la ration. Seule la modélisation des effets de la granulométrie des fourrages et des aliments concentrés peut définir des seuils de sécurité et déboucher sur des recommandations pour le rationnement de la vhp (Sauvant et al., 1999).

Seuils pour limiter les risques de diminution de la digestion et de la digestibilité

Sans disposer de valeurs précises sur la fibrosité et la vitesse de dégradation des constituants de la ration, il est possible de préciser certains seuils au-delà desquels augmentent les risques de pathologies digestives et métaboliques, entraînant une transformation inefficace de la ration (tableau 2).

Tableau 2 : seuils indicatifs à partir desquels augmentent les risques de perturbations métaboliques (d'après Daccord, 2004).

Critères	Seuils (exprimés dans la matière sèche de la ration)
Energie	max. 7.0 MJ NEL / kg, plus la ration est concentrée en énergie, en particulier en énergie rapidement fermentescible, plus elle doit être distribuée en portions fractionnées.
Matière azotée	min. 12 %, si possible PAIN = PAIE, déficit PAIN – PAIE : max. 1g / MJ NEL.
Constituants pariétaux	• min. 27 % de PAR dont environ 60 % doivent provenir du fourrage, • min. 14 % de CB dont environ 70 % doivent provenir du fourrage, • 30 % du fourrage doivent avoir des brins intacts de plus de 1 cm.
Amidon	max. 25 %.
Sucres	max. 20 %.
Matière grasse	max. 6 %.
Proportion d'aliment concentré	max. 40 %.

PAR: parois = NDF

CB: cellulose brute

Si la teneur en parois (NDF) définit mieux, mais toujours de manière empirique, la teneur en parois végétales de la ration que la teneur en CB, celle-ci peut être utilisée à défaut de valeur NDF. Par contre aussi bien $100 - (\text{NDF} + \text{MA})$ que l'ENA (Van Soest, 1994) sont des critères inutilisables pour caractériser les glucides non pariétaux. Dans le rationnement de la vhp, il est profitable de prendre en compte les teneurs en sucres et en amidon, ce dernier devant être différencié en amidon à dégradation rapide et à dégradation lente.

Possibilités d'améliorer la digestion

Si la variabilité de la capacité d'ingestion entre les vaches laitières est importante, la variabilité de leur capacité de digestion est faible. Dans un lot d'animaux comparables, le coefficient de variation de la dMO était inférieur à 2 % (Dulphy et al., 1995). Cette faible variation et la difficulté de mesurer la capacité de digestion sur un grand nombre d'animaux empêchent pratiquement de sélectionner les vaches sur ce critère. Par contre sélectionner un plus grand format allant de pair avec un rumen plus volumineux peut avoir pour effet de diminuer la vitesse de transit et ainsi

d'accroître l'efficacité digestive. La pression de sélection exercée en Amérique du Nord pour augmenter continuellement le potentiel de production des vaches pourrait insidieusement favoriser des animaux dont l'orifice réticulo-omasal laisse passer de plus grandes particules, permettant d'accélérer la vitesse de transit et ainsi d'augmenter le niveau de consommation. A l'aise avec des rations constituées principalement par des aliments concentrés, ces vaches pourraient avoir une faible efficacité digestive avec des rations basées essentiellement sur des fourrages.

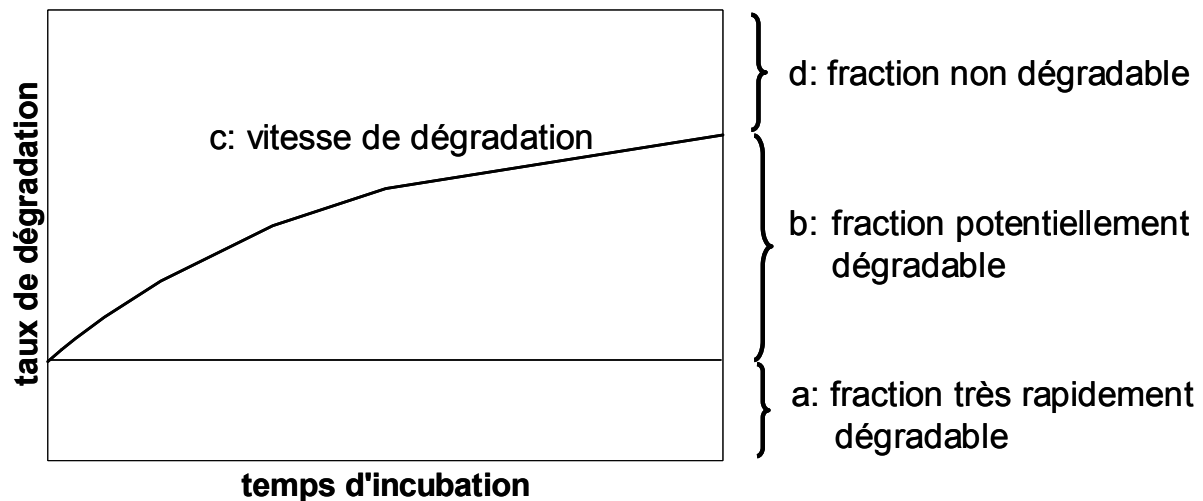
Durant la plus grande partie de sa lactation, le premier objectif du rationnement de la vhp est de maximiser son ingestion, ce qui donne de l'importance à la vitesse de transit au détriment de la digestion. De ce fait, le deuxième objectif est moins d'améliorer la digestion que d'éviter sa diminution. Si l'augmentation de la vitesse de transit due à l'augmentation du niveau d'ingestion ne peut pas être empêchée, il faut essayer de minimiser les phénomènes d'interaction digestive, caractérisés par l'effet dépressif des glucides non structuraux facilement dégradables sur la digestibilité ruminale des glucides pariétaux. Les moyens pour diminuer ces effets négatifs visent à régulariser le pH ruminal en substituant une partie de l'amidon facilement dégradable par de l'amidon lentement dégradable (maïs), en évitant une mouture trop fine des céréales qui favorise une attaque microbienne excessivement rapide, en augmentant la fréquence des repas.

Jusqu'à aujourd'hui, l'utilisation souvent empirique d'additifs, comme les substances tampons, les probiotiques, les huiles essentielles, n'a pas réussi à augmenter de manière marquante et durable l'efficacité digestive de la vache laitière. Une meilleure utilisation des fourrages ou une optimisation de la ration peuvent avoir des effets nettement plus positifs sur la digestibilité. Les essais de modifier les micro-organismes du rumen afin d'augmenter la vitesse et l'amplitude de dégradation des constituants pariétaux n'ont pas été fructueux jusqu'à présent. Les difficultés rencontrées démontrent la complexité de l'écosystème ruminal qui a bénéficié de millions d'année pour se perfectionner.

Possibilités d'améliorer la digestibilité

Comme la digestibilité des fourrages est fortement dépendante de la vitesse et de l'étendue de leur dégradation dans le rumen, on peut se baser sur leur cinétique de dégradation standard pour faire quelques propositions d'amélioration de leur digestibilité (figure 3).

Figure 3 : cinétique de dégradation des différentes fractions d'un aliment
(d'après Ørskov et al., 1979)



Fractions	Principaux constituants
a	sucres
b	cellulose hémicelluloses protéines amidon matière grasse
d	lignine

Dans les graminées comme dans les légumineuses, une augmentation de la fraction soluble a, c'est-à-dire de leur teneur en sucres, est intéressante (Miller et al., 2001). Ceux-ci fournissent une énergie rapidement fermentescible qui permet une activité microbienne intense (synthèse protéique et captation de l'azote soluble accrues). Cette augmentation a cependant une limite qui pourrait se situer aux environs de 200 g/kg de MS pour que l'apport de cette énergie n'induisse pas des fermentations explosives.

Principalement chez les graminées, une augmentation de la fraction potentiellement dégradabile b, constituée par la cellulose et les hémicelluloses, et de la vitesse de leur dégradation (c) en diminuant leur lignification a des effets positifs sur leur dMO. Il faudrait surtout freiner la baisse de cette dMO avec l'âge de la plante. Chez le maïs, le principal problème de sa sélection est l'antagonisme entre la digestibilité des parois et leur résistance à la verse. Ce dernier critère est souvent favorisé (Barrière et al., 2000). Une teneur en grains de 45 % dans la MS, correspondant à une teneur en

amidon de 30 %, et une dMO se situant vers 75 % caractérisent une plante qui peut être un constituant très intéressant de la ration de la vhp (Daccord et al., 1995).

On peut mentionner les recherches réalisées pour augmenter la teneur en matière grasse des fourrages (Dewhurst et al., 2003). Le but n'est pas d'accroître la dMO, mais la teneur en acides polyinsaturés pour influencer celle des produits.

Conclusion

Résultat d'une longue évolution, l'appareil digestif du bovin lui permet de transformer l'herbe avec des possibilités intéressantes de plus-value. Mais le haut potentiel de production d'une grande partie de nos vaches laitières a tendance à diminuer l'importance de l'herbe et ses conserves dans leurs rations. On peut concentrer les efforts de recherche et de développement sur les moyens à mettre en œuvre pour permettre à la vache à haute performance (vhp) de produire toujours plus de lait avec une ration très concentrée en énergie, dans laquelle l'herbe et ses conserves jouent essentiellement un rôle de ballast. A cet objectif qui fait des micro-organismes du rumen de plus en plus des importuns, on peut opposer un objectif difficile à atteindre, mais qui cadre mieux avec une agriculture durable. C'est celui de faire de la vhp une championne de la transformation des fourrages avec un potentiel plafonnant à 10'000 kg de lait par lactation. Il faut ainsi optimiser l'utilisation des fourrages et des aliments concentrés dans sa ration. Pour réussir ce défi, il ne suffit pas de substituer l'analyse de la cellulose brute par les analyses des parois (NDF) et de la lignocellulose (ADF). Il faut aller au-delà du mode statique (addition de constantes) et profiter du mode dynamique basé sur les cinétiques, principalement de dégradation et de transit dans le tube digestif. Seule la modélisation arrive à intégrer ces phénomènes complexes pour aboutir à des recommandations de rationnement. Malheureusement, peu de chercheurs travaillent dans ce domaine, aucun en Suisse ! Cette recherche a le grand avantage d'exiger une collaboration interdisciplinaire dans laquelle sont engagés entre autre les spécialistes de la production fourragère et ceux de l'alimentation de la vache laitière, collaboration qui a tendance actuellement à se rétrécir de plus en plus.

Le grand problème de la vhp est constitué par les freins à son ingestion. La rapide baisse de digestibilité de l'herbe avec l'augmentation de son âge en est un. Des efforts d'intégrer la digestibilité dans la sélection des principales graminées devraient être faits comme le font des

sélectionneurs de maïs. Contrairement à ce que pensent certains spécialistes en production fourragère, l'herbe ne doit pas seulement être pérenne !

Mais aujourd'hui déjà, des progrès importants peuvent être faits dans le rationnement de la vhp en appliquant les connaissances disponibles dans le domaine de la gestion des prairies, de l'utilisation de l'herbe et de son alimentation.

Bibliographie

- Barrière Y. et Emile J. C. (2000): Le maïs fourrage. III - Evaluation et perspectives de progrès génétique sur les caractères de valeur alimentaire. *Fourrage*, 163, 221–238.
- Daccord R., Arrigo Y. und Vogel R. (1995): Nährwert von Maissilage. *Agrarforschung*, 2, 397-400 und *Revue suisse Agric.*, 28, 17-21.
- Daccord R. et Chen Jie (1999): Comparaison entre l'utilisation digestive de la paille par le bovin, le mouton, la chèvre et le cheval. Band 19. Schriftenreihe aus dem Institut für Nutztierwissenschaften, Ernährung-Produkte-Umwelt, ETH Zürich, 139-140.
- Daccord R. (2002): L'analyse de la cellulose brute est-elle dépassée ? Journée RAP-SRVA, Posieux.
- Daccord R. (2004): Fütterung der Milchkuh. 1. Die Energiequellen. Merkblatt für die Praxis. ALP aktuell Nr. 13.
- Dewhurst R. J., Scollan N. D., Lee M. R. F., Ougham H. J. and Humphreys M. O. (2003): Forage breeding and management to increase the beneficial fatty acid content of ruminant products. *Proceedings of the Nutrition Society*, 62, 329–336.
- Dulphy J. P., Martin-Rosset W. et Jouany J. P. (1995): Ingestion et digestion comparées des fourrages chez différentes espèces d'herbivores. *INRA Prod. Anim.*, 8, 293-307.
- Gosselink J. M. J. (2004): Alternatives for forage evaluation in ruminants. PhD Thesis, Wageningen University, Institute of Animal Sciences, Wageningen.
- Graf C. M., Kreuzer M. and Dohme F. (2005): Effects of supplemental hay and corn silage versus full-time grazing on ruminal pH and chewing activity of dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 88, 711-725.
- Jarrige R., Ruckebusch Y. et Demarquilly C. (1995): Les herbivores ruminants. In : *Nutrition des ruminants domestiques. Ingestion et digestion* (Jarrige et al., eds). INRA, Paris, 7-24.
- Miller L. A., Moorby J. M., Davies D. R., Humphreys M. O., Scollan N. D., MacRae J. C. and Theodorou M. K. (2001): Increased concentration of water-soluble carbohydrate in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.): milk production from late-lactation dairy cows. *Grass and Forage Science*, 56, 383-394.

- Ørskov E. R. and McDonald I. (1979): The estimation of protein degradability in the rumen from incubation measurements weighted according to rate of passage. *J. Agric. Sci. (Camb.)* 92, 499-503.
- Sauvant D., Grenet E. et Doreau M. (1995): Dégradation chimique des aliments dans le réticulo-rumen: cinétique et importance. In : *Nutrition des ruminants domestiques. Ingestion et digestion* (Jarrige et al., eds). INRA, Paris, 383-406.
- Sauvant D., Meschy F. et Mertens D. (1999): Les composantes de l'acidose ruminale et les effets acidogènes des rations. *INRA Prod. Anim.*, 12, 49-60.
- Schubiger F. X, Lehmann J., Daccord R., Arrigo Y., Jeangros B. et Scehovic J. (2001): Die Bestimmung der Verdaulichkeit von Futterpflanzen. *Agrarforschung*, 8, 360-363 et *Revue suisse Agric.* 2002, 34, 13-16.
- Van Soest P. J. (1994): *Nutritional ecology of the ruminant*. 2nd ed. Cornell University Press, 476 p.