

La nutrition azotée influence l'ingestion chez la vache laitière

L'alimentation azotée est un élément-clé du rationnement des vaches laitières car elle module à la fois les performances et l'impact environnemental de l'élevage. Mais elle affecte également l'appétit des vaches laitières et donc l'ensemble des apports nutritionnels, modifiant ainsi les bases du calcul des rations. Son influence spécifique sur l'ingestion a cependant été peu étudiée et aucun modèle de prévision ne la prend en compte. Cet article essaie de combler cette lacune et analyse les mécanismes impliqués afin de les intégrer dans les futurs modèles de prévision de l'ingestion.

L'importance de l'alimentation azotée dans le rationnement des vaches laitières n'est aujourd'hui plus à démontrer. Elle a fait l'objet de nombreuses recherches au cours de ces trente dernières années avec d'abord l'objectif d'améliorer la production et la qualité du

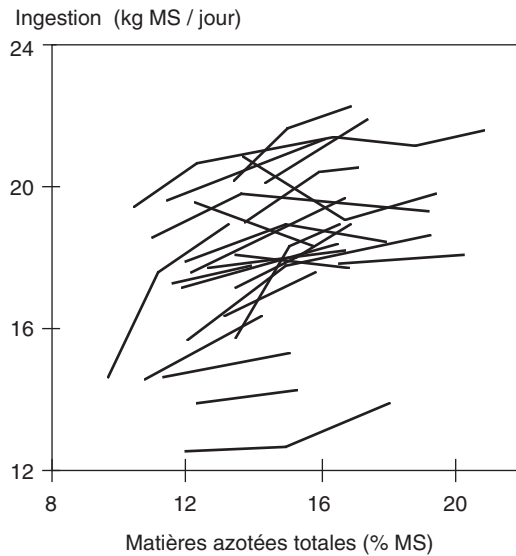
lait (Schingoethe 1996). Par la suite, les problèmes environnementaux associés à l'activité agricole sont devenus préoccupants et le souci de maîtriser les rejets d'azote a pris une part plus importante dans le calcul des rations (Vérité et Delaby 1998). Les vaches laitières constituent un cas particulier intéressant à la fois par l'originalité de la digestion chez les ruminants et par les besoins très élevés en protéines des plus fortes productrices.

Les nombreux travaux réalisés sur l'alimentation azotée des ruminants n'ont cependant accordé qu'une place mineure à ses effets sur l'ingestion. Peu de synthèses ont été consacrées à ce sujet, mais elles semblent montrer le plus souvent un effet positif et parfois important (figure 1) de l'augmentation des apports azotés sur l'ingestion (Journet *et al* 1983a, Roffler *et al* 1986, Allen 2000) et également une grande variabilité dans les réponses. La prévision de l'ingestion reste la clé de voûte du rationnement car la quantité de fourrages consommée est très difficile à mesurer. Actuellement aucun système de prévision des quantités ingérées ne prend en compte des effets induits par le rationnement azoté, ignorant ainsi les conséquences possibles sur les apports d'énergie.

Résumé

L'augmentation des teneurs en protéines des régimes est souvent associée à une augmentation de l'ingestion chez les vaches laitières, mais l'amplitude de ces réponses et les mécanismes sont encore mal connus. Cet article caractérise les effets des teneurs en azote et en protéines des régimes sur l'ingestion des aliments par les vaches laitières et discute les différentes hypothèses concernant les mécanismes. La fourniture en azote dégradable aux microbes du rumen et la disponibilité en protéines pour la synthèse du lait sont capables de stimuler l'ingestion. Ces effets peuvent être quantitativement importants et le plus souvent augmentent au cours du temps. Si le rôle de l'azote dégradable sur l'activité microbienne dans le rumen permet de bien comprendre l'augmentation des quantités ingérées, l'action des protéines sur la régulation de l'ingestion est moins facile à expliquer et pourrait être multifactorielle. Comme chez les monogastriques, les modifications possibles d'équilibre des acides aminés pourraient également modifier le contrôle de la prise alimentaire et expliquer des effets à court terme sur l'ingestion. Cependant, l'augmentation de l'effet des protéines sur l'ingestion au cours du temps milite plus pour une action indirecte, via la demande d'énergie ou la mobilisation des réserves par exemple, que pour une action directe des protéines sur le contrôle de la prise alimentaire. Ces hypothèses pourraient permettre d'intégrer les effets de l'alimentation protéique dans les modèles de prévision des quantités ingérées.

Figure 1. Effet de la teneur en matières azotées du régime sur l'ingestion de matière sèche : synthèse bibliographique (Journet et al 1983a).



La fermentation de la ration qui a lieu dans les pré-estomacs des ruminants conduit à un profond remaniement des nutriments. Cela complique l'estimation de leurs apports et cette particularité a conduit les chercheurs à proposer des systèmes d'alimentation azotée qui prennent en compte à la fois l'équilibre nutritionnel des microbes du réticulo-rumen et celui de l'animal entier. Pour que le fonctionnement métabolique d'un organisme soit optimal, il faut que les apports d'azote (pour les microbes) ou d'acides aminés (pour la vache) soient en équilibre avec la quantité d'énergie disponible pour réaliser les synthèses de protéines. Le système PDI mis au point par l'INRA (Vérité et Peyraud 1988) permet facilement de juger de l'équilibre nutritionnel des microbes du rumen par le ratio (PDIN-PDIE)/UFL qui représente le déficit (négatif) ou l'excès (positif) d'azote dégradable dans le rumen par rapport à l'énergie dégradable. De même, le rapport PDIE/UFL permet de juger de l'équilibre des nutriments acides aminés et énergie mis à disposition de la vache après digestion lorsque l'équilibre nutritionnel des microbes est satisfaisant. L'estimation des besoins par les systèmes INRA indique que ce rapport est voisin de 100 g de PDIE/UFL pour une vache en production. Les modifications d'alimentation azotée seront exprimées dans ce système pour comprendre leurs effets sur l'ingestion. Nous étudierons dans une première partie l'effet de la nutrition azotée des microbes sur l'ingestion, puis en détail les effets de l'alimentation protéique des vaches laitières en essayant de comprendre quels mécanismes peuvent les expliquer.

1 / Effet de la nutrition azotée des microbes du rumen sur l'ingestion

Les microorganismes du rumen interviennent massivement pour dégrader à différents
INRA Productions Animales, Février 2003

niveaux les particules alimentaires ingérées. L'efficacité de cette dégradation dépend de la nature de l'énergie disponible ainsi que de l'azote dégradable apportés par la ration (Vérité et Peyraud 1988). La dégradation d'une partie plus ou moins importante des matières azotées apportées dans la ration permet aux microorganismes de synthétiser leurs propres protéines en utilisant l'azote ammoniacal issu de cette protéolyse. Cette disponibilité en azote dégradable dans le rumen est essentielle pour la plupart des bactéries du rumen, notamment les bactéries cellulolytiques et amylolytiques. Donc, contrairement aux monogastriques, le ruminant est capable d'utiliser efficacement les sources d'azote non protéique (ANP) issues soit du processus de recyclage de l'azote endogène (urée plasmatique et salivaire), soit de l'incorporation de ces sources, urée ou ammoniacale, dans les rations (Satter et Roffler 1975).

1.1 / Le déficit en azote dégradable altère la digestion ruminale et diminue l'ingestion

La faible ingestion provoquée par un manque d'azote dégradable des régimes est connue depuis longtemps chez les ruminants et avait été particulièrement bien étudiée avec des fourrages pauvres en azote et peu digestibles. L'addition de sources d'azote non protéiques (ANP) à ces fourrages pauvres permet le plus souvent d'observer une augmentation des quantités ingérées (Benhamed et Dulphy 1986). La meilleure disponibilité de l'azote dégradable accroît l'activité cellulolytique et améliore souvent la digestibilité de la ration (Chenost et Dulphy 1987).

La prise en compte des besoins en azote dégradable concernait a priori assez peu les vaches laitières qui recevaient des fourrages de bonne qualité (herbe verte, foin ou regain de bonne qualité, ensilage d'herbe), généralement bien pourvus. Mais l'introduction massive de l'ensilage de maïs dans les rations hivernales allait reposer le problème. Ce fourrage est le seul fourrage de forte valeur énergétique à présenter un déficit (PDIN-PDIE)/UFL aussi important, environ -20 à -25 g/UFL. Quels que soient les besoins des ruminants, l'ensilage de maïs ne peut être utilisé seul car son ingestion est fortement pénalisée si son déficit en azote dégradable n'est pas comblé. L'addition d'une quantité appropriée d'urée (environ 15 g/kg de MS) permet de rétablir l'équilibre et de retrouver un niveau d'ingestion correct. L'essai de Journet *et al* (1983b) illustre bien cette réponse (tableau 1). En pratique, l'utilisation d'ANP est peu fréquente dans les élevages, car la couverture globale des besoins protéiques des vaches conduit à utiliser des tourteaux qui contribuent également à combler le déficit en azote dégradable. Le recours à des matières premières riches en protéines ayant subi des traitements technologiques visant à diminuer leur dégradabilité dans le rumen (tourteaux tannés ou toastés, gluten de maïs) permet de réduire leur taux d'incorporation dans les rations mais peut

Tableau 1. Effet de l'apport d'urée dans une ration d'ensilage de maïs offert à volonté sur l'ingestion et la production de vaches laitières en début de lactation (Journet et al 1983b).

	Sans urée	Avec urée
Ingestion (kg MS/jour)		
- Urée	0,0 ^a	0,21 ^b
- Ensilage de maïs	11,7 ^a	13,8 ^b
- Ration totale	15,7	18,0
Production		
- Lait 4% (kg/jour)	26,1 ^a	30,8 ^b
- Taux butyreux (g/kg)	42,4	44,4
- Taux protéique (g/kg)	33,3	33,7
Perte de poids vif vide maximale (kg)	65,6	51,8

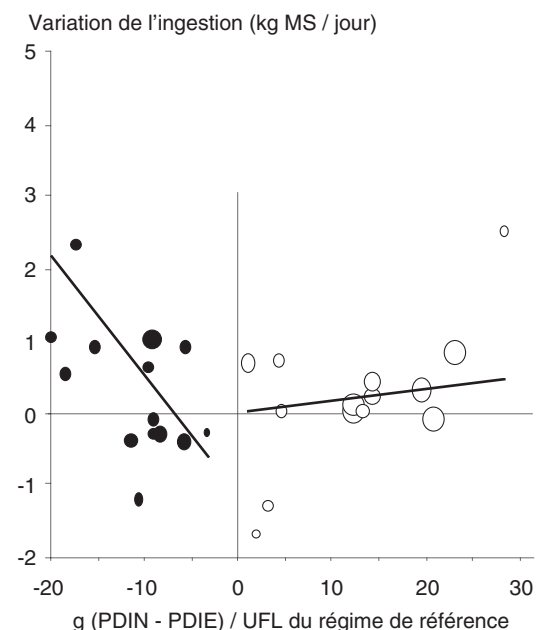
Les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil 5 %.

faire réapparaître des déficits en azote dégradable si des sources d'ANP ne sont pas apportées en complément.

1.2 / Les possibilités de recyclage d'urée peuvent compenser de légers déficits d'azote dégradable

Avec des rations en léger déficit, le recyclage de l'urée endogène (salive, échanges au travers de la paroi du rumen) peut participer efficacement à la couverture des besoins azotés de la population microbienne. Ceci est d'autant plus vrai que la teneur en urée du sang est élevée, celle-ci augmentant avec les quantités d'azote ingérées. La synthèse bibliographique de Rico-Gomez et Faverdin (2001)

Figure 2. Synthèse bibliographique des réponses de l'ingestion observées suite à une augmentation de l'apport d'azote dégradable dans le régime sans augmentation de l'apport protéique (Rico-Gomez et Faverdin 2001). Les ronds blancs correspondent à des régimes initialement excédentaires en azote dégradables et les ronds noirs à des régimes déficitaires. La taille des ronds est inversement proportionnelle à la variabilité statistique de la réponse.



a permis d'étudier les effets de la complémentation azotée sur l'ingestion à partir de la plupart des essais publiés ces 30 dernières années en recalculant tous les régimes à l'aide des systèmes INRA. Cette étude montre que lorsque le déficit (PDIN-PDIE)/UFL est supérieur à 8 g, la complémentation en azote dégradable augmente les quantités ingérées. Un léger déficit (de 0 à 8 g) ne semble pas nuire à l'ingestion car l'apport d'azote dégradable n'améliore en rien la situation (figure 2). Ceci est cohérent avec les possibilités de recyclage que Vérité *et al* (1997) avaient notées en observant les réponses sur la production laitière.

1.3 / L'excès d'azote dégradable dans le rumen n'est pas valorisé

Lorsque la nutrition azotée des microbes est assurée, tout apport supplémentaire d'azote soluble dans le rumen, de nature protéique ou non, n'aura aucun effet sur les quantités ingérées par le ruminant (Knight 1973, Polan *et al* 1976, Wohlt et Clark 1978, Redman *et al* 1980, Kertz *et al* 1982, Rooke *et al* 1987, Choung et Chamberlain 1995). Lorsque l'apport d'azote dégradable dans la ration est excessif, certains auteurs ont remarqué une production accrue d'ammoniac provoquant un arrêt de la motricité ruminale et une diminution importante de l'activité microbienne ainsi qu'une baisse significative de l'appétit (Kertz *et al* 1983, Choung *et al* 1990). Cette importance de l'équilibre en azote dégradable dans le rumen se traduit dans le comportement de choix des aliments. Ainsi, lorsque deux régimes à teneur faible ou élevée en protéines sont offerts à des vaches laitières, celles-ci préfèrent le régime à forte teneur en protéines (Tolkamp *et al* 1998). Si l'on ajoute une même quantité d'urée à chacun de ces deux régimes, la préférence s'inverse en quelques jours, les vaches réduisant ainsi la consommation du régime trop riche en azote dégradable.

En pratique, il est donc essentiel de vérifier que l'ingestion d'un régime ne risque pas d'être pénalisée par un déficit d'azote dégradable, ce que le système des PDI permet de faire simplement. Lorsque cela est possible, la recherche d'un équilibre PDIN = PDIE est donc également intéressant pour l'ingestion.

L'addition d'azote non protéique aux rations pauvres en azote dégradable améliore l'ingestion.

A l'opposé, apporter systématiquement un excès d'azote dégradable ne favorisera en rien l'ingestion tout en augmentant les rejets azotés urinaires (Faverdin et Vérité 1998).

2 / Effet de la nutrition protéique des vaches laitières sur l'ingestion

Si l'effet de la disponibilité en azote dégradable sur l'ingestion est connu depuis longtemps, les effets de la nutrition protéique des vaches laitières ont été plus étudiés sur la production laitière que sur l'ingestion. Après avoir montré l'existence d'un effet propre des protéines digestibles dans l'intestin sur l'ingestion, ce chapitre quantifiera les principaux facteurs de variation de la réponse d'ingestion à des apports croissants de compléments protéiques.

2.1 / L'apport de protéines dans l'intestin peut accroître l'ingestion

Pour éviter la dégradation et le remaniement des protéines dans le rumen, des essais d'infusion post-ruminale (caillette ou duodénum) de protéines ont été réalisés.

Dans les essais où les fourrages étaient offerts à volonté, la réponse de l'ingestion à la perfusion de protéines est généralement faible et non significative, mais tend à augmenter avec la quantité de protéines perfusée (figure 3). La durée moyenne de ces perfusions est très courte, 10 jours en moyenne. Dans ce cas, on n'observe aucune augmentation nette de l'ingestion (+0,14 kg MS/jour en moyenne). Dans deux essais où la durée a été supérieure à 4 semaines (Dhiman et Satter 1993), l'effet des perfusions protéiques sur l'ingestion a été plus important (> +1,2 kg MS/jour), mais les quantités de protéines perfusées, proches à elles seules des besoins, étaient très élevées. Seul Egan (1965a), avec des ovins, a observé une amélioration significative de l'ingestion avec des fourrages pauvres en utilisant des perfusions de caséines, mais les effets possibles de recyclage de l'azote au niveau ruminal ne pouvaient pas totalement être exclus.

Récemment, un essai de perfusion, dans le rumen ou dans le duodénum de vaches laitières, de protéines hydrolysées de soja a permis de démontrer clairement l'action des protéines digestibles dans l'intestin sur l'appétit (Faverdin *et al* 2003). Dans cet essai, les perfusions de protéines ont été comparées à des

perfusions témoins isoénergétiques de glucose afin de mettre en évidence un effet spécifique des protéines. La comparaison des perfusions dans le duodénum et dans le rumen permettait de savoir si l'effet éventuel des protéines perfusées pouvait s'expliquer par une action dans le rumen, via un recyclage de l'azote par exemple. Les vaches recevaient une ration complète offerte à volonté (60 % ensilage de maïs et 40 % aliments concentrés). La concentration protéique était faible (88 g PDIE/UFL), mais équilibrée en azote dégradable (+2 g (PDIN-PDIE)/UFL). Chaque traitement durait quatre semaines. L'ingestion a été significativement accrue de près de 2 kg MS/jour par les perfusions duodénales de protéines, alors que les autres perfusions n'ont pas significativement affecté les quantités ingérées (tableau 2). L'apport de protéines intestinales a également modifié le comportement alimentaire en augmentant la vitesse d'ingestion, ce qui traduit généralement un appétit accru, et en réduisant le nombre de repas. Cet essai analytique permet donc de conclure qu'un supplément de protéines au niveau intestinal peut stimuler l'ingestion chez la vache laitière. Comment se manifeste alors cet effet lorsque l'on modifie la complémentation protéique des rations ?

Figure 3. Effet de perfusions post-rumorales de protéines sur l'ingestion de fourrages par des vaches laitières : synthèse des résultats de la bibliographie (issu de la bibliographie de M'Hamed 2001). Les carrés vides correspondent à des traitements de durée courte (inférieure à deux semaines) et les carrés pleins à des traitements de durée supérieure à quatre semaines.

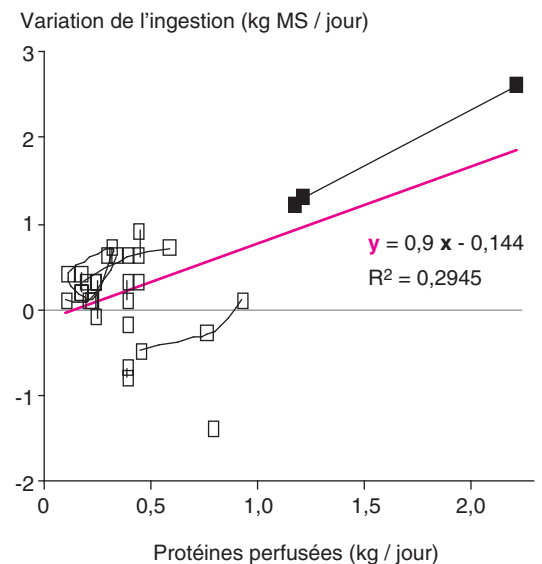


Tableau 2. Effets comparés de perfusions de glucose et de protéines dans le rumen ou dans le duodénum sur l'ingestion et le comportement alimentaire de vaches en lactation (Faverdin *et al* 2002).

Site de perfusion	Rumen		Duodénum	
	Glucose	Protéines	Glucose	Protéines
Ingestion (kg MS/jour)	19,5 ^a	19,9 ^a	19,4 ^a	21,3 ^b
Nombre de repas (/jour)	9,0 ^a	9,4 ^a	9,6 ^a	8,1 ^b
Vitesse d'ingestion (g MS/min)	58 ^a	57 ^a	58 ^a	67 ^b

Les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil 5 %.

2.2 / Les réponses de l'ingestion aux apports croissants de protéines varient en fonction des autres caractéristiques de la ration et au cours du temps

a / L'ingestion n'augmente que si la meilleure nutrition protéique de la vache ne handicape pas la nutrition azotée des microbes

Pour accroître les apports de protéines, la méthode la plus simple et la plus courante consiste à apporter des compléments protéiques, riches en PDIE, en plus grande quantité. Cette méthode permet d'apporter en général au moins autant d'azote dégradable, si ce n'est plus, qu'un régime à faible teneur en protéines. Il est également possible d'augmenter l'apport protéique aux ruminants en protégeant les protéines de la ration de la dégradation par les microbes du rumen grâce à différents procédés technologiques (tannage, chauffage...). Cette méthode augmente les apports PDIA, donc PDIE, mais en réduisant la disponibilité en azote dégradable dans le rumen (PDIMN) lorsqu'il n'y a pas augmentation de la teneur en matières azotées totales du régime.

La synthèse bibliographique de Rico-Gomez et Faverdin (2001) a montré que l'amélioration de la nutrition protéique (+14 g PDIE/UFL en moyenne) des vaches laitières s'accompagne d'une augmentation significative des quantités ingérées (en moyenne 1 kg MS/jour, 77 comparaisons), lorsqu'il n'y a pas simultanément une baisse importante de la

quantité d'azote dégradable dans le rumen. Pour les 23 comparaisons dans lesquelles la même augmentation moyenne de l'apport de PDIE est associée à une baisse de plus de 5 g du ratio (PDIN-PDIE)/UFL, la réponse d'ingestion n'est que de 0,1 kg MS/jour et n'est pas significative. La meilleure nutrition protéique des vaches n'améliore donc l'ingestion que si la nutrition azotée des microbes n'est pas dégradée, ce qui est cohérent compte tenu des effets de l'azote dégradable décrits précédemment.

b / L'écart d'ingestion entre les niveaux bas et haut en protéines s'accroît au cours du temps

La dynamique des réponses est rarement analysée dans les essais d'alimentation, peut-être à cause des difficultés statistiques. Ceci a sans doute contribué à masquer un élément important de la réponse à l'augmentation de la complémentation protéique. L'analyse quantitative de la bibliographie permet de confirmer sur un large ensemble de résultats cette augmentation de l'ingestion avec la durée du traitement (figure 4). Avec des essais d'une durée inférieure à un mois par traitement, la réponse est faible, de +0,6 à +0,7 kg MS/jour environ, et indépendante de la quantité de protéines apportées. Dans les essais de plus longue durée, la réponse est en moyenne deux fois plus importante et apparaît dose-dépendante ($P=0,02$). Ceci peut expliquer les réponses généralement faibles obtenues avec les essais de perfusion pour lesquels la durée est généralement très courte, deux semaines en moyenne.

Cette augmentation de la réponse de l'ingestion au cours du temps a été décrite dans

Augmenter la quantité de protéines dans l'intestin accroît l'ingestion, si cela ne se fait pas au détriment de l'azote disponible pour les microbes du rumen.

Figure 4. Synthèse bibliographique des variations de l'ingestion observées suite à une augmentation de l'apport PDIE dans le régime sans diminution importante de l'apport d'azote dégradable (Rico-Gomez et Faverdin 2001). Les ronds rouges correspondent à des traitements d'une durée supérieure à un mois et les ronds noirs à une durée inférieure. La taille des ronds est inversement proportionnelle à la variabilité statistique de la réponse.

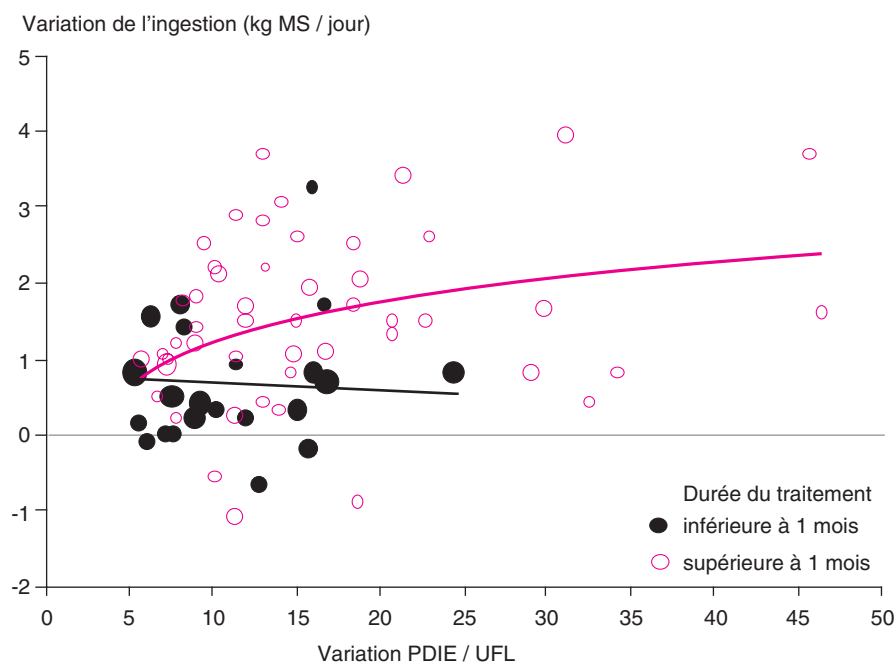
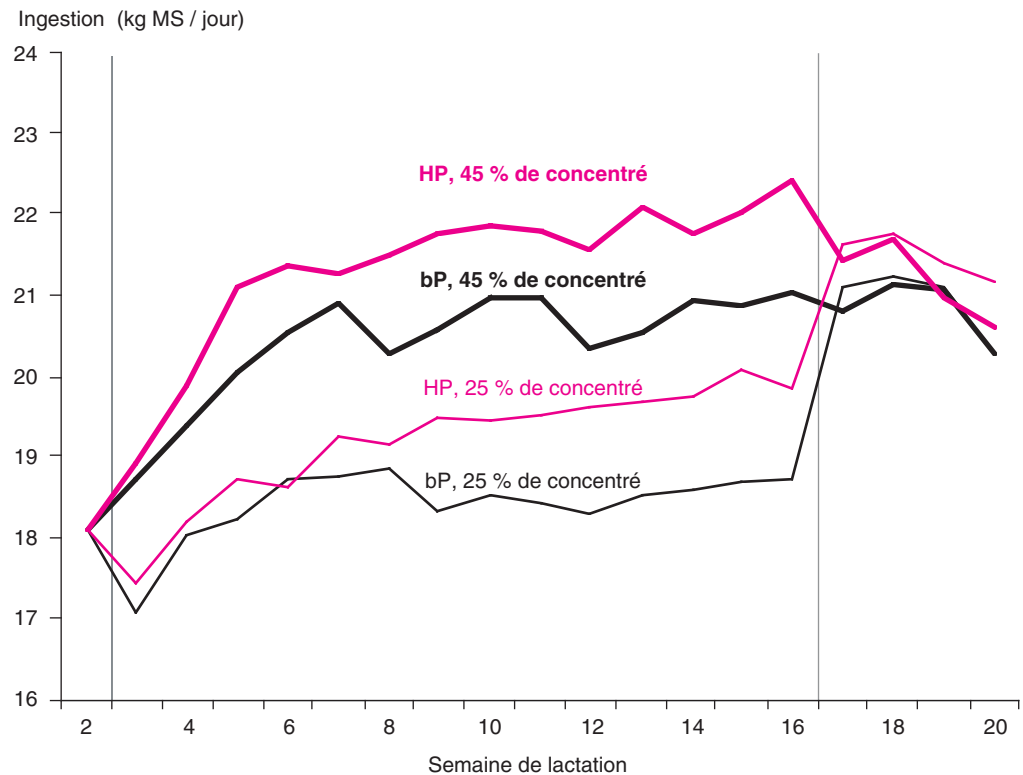


Figure 5. Effet de la teneur basse (bP=90 g PDIE/UFL) ou haute (HP=110 g PDIE/UFL) en protéines combinée à une proportion faible ou élevée d'aliments concentrés dans des rations complètes à base d'ensilage d'herbe et de foin chez des vaches en début de lactation (Faverdin et al 2002).



La réponse de l'ingestion à l'augmentation des apports protéiques s'accroît au cours du temps.

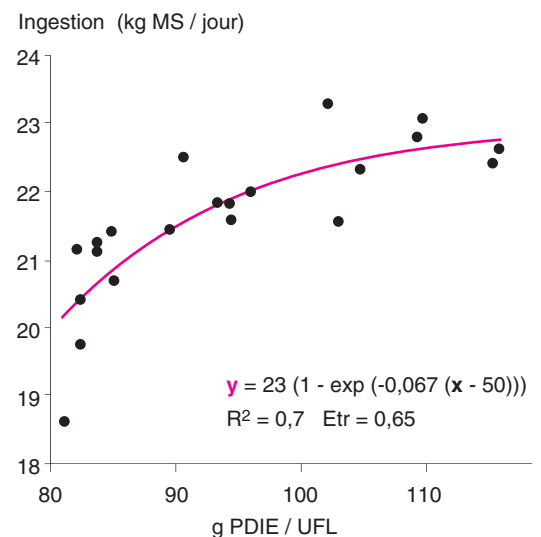
plusieurs expériences. Avec des régimes à base d'ensilage de maïs, Vérité et Delaby (1998) et Faverdin *et al* (1998) ont mis en évidence cette évolution en début et milieu de lactation. Un essai très récent avec des rations complètes à base d'ensilage d'herbe et de foin (Faverdin *et al* 2002) confirme cette dynamique de la réponse de l'ingestion, que la proportion d'aliments concentrés dans la ration soit faible (25 %) ou élevée (45 %) (figure 5).

c / L'augmentation de l'ingestion provoquée par l'apport supplémentaire de protéines est d'autant moins importante que les besoins protéiques sont couverts

L'ingestion augmente lorsque l'on accroît l'apport de protéines, mais cette augmentation suit la loi des rendements décroissants. Ainsi plus les besoins en protéines de l'animal sont couverts, moins l'effet est important. Une première synthèse des essais réalisés à l'INRA (Vérité et Delaby 1998) avait bien mis en évidence cette réponse curvilinéaire de l'ingestion d'ensilage de maïs offert à volonté face à un accroissement de la teneur en protéines de la ration (figure 6). A partir de 100 g de PDIE/UFL, la réponse sur l'ingestion est faible pour des vaches en milieu de lactation.

L'analyse plus large de la bibliographie (Rico-Gomez et Faverdin 2001) montre que les réponses de l'ingestion sont significativement supérieures (+0,4 kg MS/jour) lorsque le bilan protéique calculé sur le régime à faible niveau d'apport protéique est négatif. De plus,

Figure 6. Effet du rapport entre protéines et énergie disponible dans le régime sur l'ingestion de matière sèche : synthèse de plusieurs essais INRA corrigés des différentes de production par covariance (Vérité et Delaby 1998).



les réponses maximales de l'ingestion sont atteintes pour des augmentations de 15 g de PDIE/UFL (cf figure 4), mais qu'au-delà, les besoins étant généralement largement couverts, les réponses de l'ingestion sont faibles. Cependant, la forte variabilité de la réponse ne permet pas de mettre en évidence une évolution curvilinéaire significative.

d / La réponse à une amélioration de la nutrition protéique dépend des caractéristiques du régime et de la nature du supplément protéique

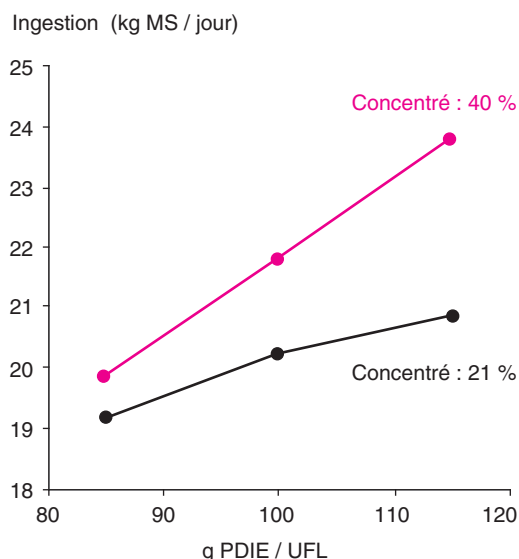
La réponse de l'ingestion à des suppléments protéiques ne dépend pas que de la nutrition protéique de la vache. Elle dépend aussi dans une large mesure des autres caractéristiques de la ration. Le fait d'offrir à volonté le fourrage et les aliments concentrés mélangés (Rico-Gomez et Favardin 2001) permettrait aux vaches d'accroître plus facilement leur ingestion qu'avec le fourrage seul à volonté et la réponse pourrait augmenter en relation avec la proportion d'aliments concentrés dans la ration. C'est le cas par exemple observé avec une ration complète à base d'ensilage de maïs (Favardin *et al* 1998). Avec la ration à faible teneur en aliments concentrés (21 %), la réponse est voisine de celle décrite auparavant (figure 7). Au contraire, avec la ration à forte teneur en aliments concentrés (40 %), l'ingestion continue de s'accroître linéairement. L'ingestion serait donc d'autant plus facilement accrue que le régime serait ingestible.

La réponse de l'ingestion à des apports de protéines est significativement plus élevée dans les rations non additionnées de substances tampons (Rico-Gomez et Favardin 2001), d'environ 0,8 kg MS/jour. Enfin certaines matières premières ne permettent pas d'obtenir les réponses escomptées, malgré des augmentations importantes d'apports de protéines. Le gluten de maïs, riche en protéines peu dégradables, est la matière première riche en protéines qui se distingue le plus par son effet négatif sur l'ingestion (Rico-Gomez et Favardin 2001). Son incorporation tend à faire significativement baisser l'ingestion. La baisse simultanée d'apport d'azote dégradable dans le rumen, les caractéristiques très acidifiantes de ce produit et son déséquilibre en acides aminés peuvent concourir à cet effet. Lorsque l'on étudie les effets d'une complémentation en protéines sur l'ingestion, il importe donc de prendre en compte tous les effets possibles d'une matière première, et pas uniquement sa valeur protéique.

3 / Mécanismes d'action des apports protéiques sur la régulation des quantités ingérées

Plusieurs mécanismes peuvent être envisagés pour expliquer l'effet des protéines sur l'ingestion. L'équilibre des acides aminés a souvent été proposé chez les monogastriques comme un élément-clé de cette régulation et peut également intervenir chez les ruminants. Cependant, la demande importante d'énergie nécessaire pour réaliser les synthèses protéiques constitue une hypothèse peut-être plus vraisemblable pour les vaches laitières. Enfin, d'autres modifications, ne concernant pas directement le métabolisme des acides aminés mais souvent associées aux caracté-

Figure 7. Variation de l'ingestion en fonction des teneurs en protéines et en aliments concentrés de rations complètes à base d'ensilage de maïs (Favardin *et al* 1998).



ristiques des aliments riches en protéines, peuvent également intervenir dans les mécanismes de régulation de l'ingestion. Nous développerons successivement ces trois voies complémentaires.

3.1 / La régulation de l'ingestion par l'équilibre des acides aminés

Les mécanismes pouvant expliquer les effets des protéines sur l'ingestion ont été beaucoup moins étudiés chez les ruminants que chez les monogastriques. Contrairement aux effets décrits ci-dessus chez les vaches laitières, les travaux effectués avec des rats ou des porcs indiquent plutôt un effet de satiété des régimes les plus riches en protéines. Plusieurs théories de la régulation de l'ingestion par les acides aminés ont été proposées chez les monogastriques pour expliquer les effets importants de ces nutriments sur la prise alimentaire.

Certains acides aminés sont des précurseurs de neuropeptides impliqués dans le contrôle de la prise alimentaire. Ainsi, la synthèse de sérotonine ou 5-hydroxytryptamine (5-HT) est initiée par l'hydroxylation du tryptophane, un des acides aminés essentiels. Or la sérotonine semble réguler la quantité de calories ingérées et, dans certains cas, la proportion entre protéines et glucides (Wurtman 1986). La disponibilité en tryptophane pour synthétiser la sérotonine est donc un mécanisme potentiel de régulation de l'ingestion. De plus cette disponibilité du tryptophane ne dépend pas que de sa concentration, mais également de celle des autres acides aminés utilisant le même système de transport. Chez les ruminants, le rapport dans le sang entre le tryptophane et les acides aminés utilisant le même système de transport varie peu avec les modifications d'apports protéiques (Rae *et al* 1983, Choung et Chamberlain 1993), même

lorsque les réponses de l'ingestion sont importantes (Faverdin *et al* 2002).

Il est également possible que les acides aminés informent directement le cerveau des déséquilibres en acides aminés et provoquent des modifications de prise alimentaire (Gietzen 1993). Ce mécanisme n'a pas pu être démontré spécifiquement chez les ruminants. Les particularités digestives des ruminants permettent de penser qu'ils sont moins sensibles que les monogastriques à cette situation. En effet l'absorption des acides aminés par le tube digestif est relativement constante au cours de la journée. De plus, les proportions des acides aminés absorbés sont beaucoup moins dépendantes de la nature des protéines ingérées que chez les monogastriques, en partie à cause de la part importante des protéines microbiennes dans les protéines digestibles. Chez la vache laitière, les apports complémentaires de lysine et méthionine ont fait l'objet de nombreux essais. Ces deux acides aminés sont en effet de nature à limiter la synthèse des protéines. Alors que les perfusions de méthionine seule n'augmentent jamais les quantités ingérées, les perfusions de lysine (Rulquin et Delaby 2001) ou les apports de lysine et méthionine protégées (Robinson *et al* 1995) augmentent rapidement l'ingestion de 0,5 à 1 kg MS/jour lorsque le régime témoin est plutôt carencé en lysine (moins de 6,9 % de lysine dans les PDIE), mais également au-delà (Rulquin et Delaby 2001). Des faibles teneurs en lysine peuvent être obtenues lorsque l'on apporte une part importante des protéines de la ration sous forme de

protéines de maïs. Les baisses de l'ingestion observées avec les apports de gluten de maïs (Rico-Gomez et Faverdin 2001) pourraient en partie s'expliquer par l'apparition de carences en lysine. Les travaux sur les autres acides aminés essentiels sont encore peu nombreux chez la vache laitière, mais ils permettront peut-être à l'avenir de mieux comprendre le rôle de l'équilibre des acides aminés sur l'ingestion chez les ruminants.

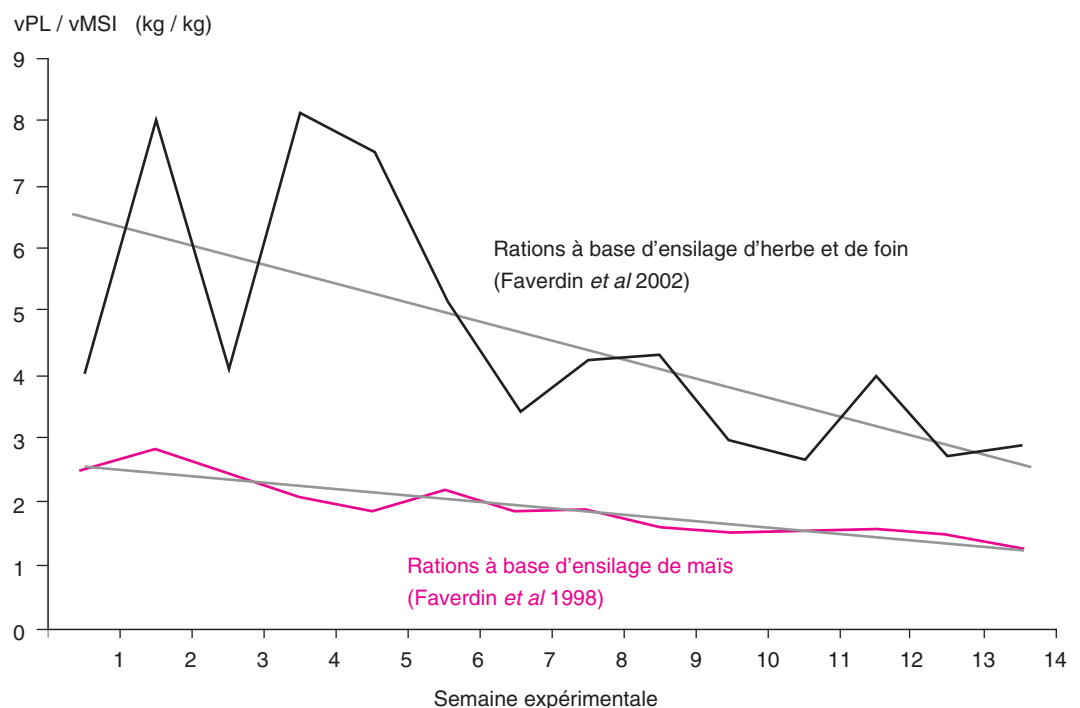
3.2 / Le métabolisme énergétique est accru par le métabolisme protéique

Les synthèses protéiques de la glande mammaire sont très importantes et requièrent beaucoup d'énergie. L'augmentation des quantités d'acides aminés disponibles pour ces synthèses peut donc conduire à un taux d'utilisation accru des autres métabolites présents dans le sang. Ainsi chez le mouton, la consommation de régimes plus riches en protéines a permis d'observer un taux d'utilisation accru de l'acétate et du propionate (Egan 1965b). La captation accrue des métabolites devrait en retour stimuler l'ingestion et réduire les intervalles entre repas ou accroître la vitesse d'ingestion. Cette hypothèse souvent évoquée (Oldham 1984, Allen 2000) n'a cependant pas trouvé de démonstration évidente dans les essais de perfusion de protéines, malgré une tentative récente essayant de découpler l'effet des protéines sur l'ingestion de l'effet d'augmentation de la production de lait (M'Hamed *et al* 2000).

Plusieurs mécanismes peuvent expliquer que l'ingestion augmente quand on augmente les apports azotés, notamment un effet positif sur la production qui conduit à une augmentation des besoins.

Figure 8. Evolution pendant la durée de l'essai du rapport vPL/vMSI entre les variations de production de lait (PL) et d'ingestion (MSI) obtenues entre des rations complètes de concentrations protéiques élevée (H) et faible (b) : $vPL/vMSI = (PL(H)-PL(b))/(MSI(H)-MSI(b))$.

Lors d'une augmentation de la teneur du régime en protéines, l'augmentation de production laitière se fait plus rapidement que l'augmentation d'ingestion. Au début, l'augmentation de lait produit peut s'effectuer au détriment des réserves corporelles, mais l'ingestion est progressivement accrue pour retrouver puis compenser l'augmentation de production.



L'ensemble des résultats précédents montre que l'effet du métabolisme protéique sur l'ingestion est peu important à court terme. Mais comme il tend à augmenter au fur et à mesure que le traitement se poursuit, on peut supposer que le prélèvement accru de métabolites énergétiques peut se faire également à partir des réserves corporelles avant de stimuler de façon importante l'ingestion. Cette mobilisation accrue des réserves corporelles pourrait accroître l'appétit des vaches et progressivement les quantités ingérées. Avec des régimes peu ingestibles, la réponse pour faire face à la demande d'énergie induite par l'apport de protéines se ferait d'abord au détriment des réserves avant de stimuler plus fortement l'appétit, alors qu'avec des régimes très ingestibles, cette réponse pourrait être beaucoup plus rapide et solliciterait peu les réserves (figure 8). Pour confirmer ces hypothèses, il serait donc particulièrement important de tester l'effet des protéines avec ou sans demande d'énergie supplémentaire par la mamelle comme dans le travail de M'Hamed *et al* (2000) mais dans des essais de longue durée.

3.3 / Actions indirectes des aliments protéiques sur l'ingestion

Le choix des matières premières utilisées pour augmenter l'apport de protéines digestibles peut conduire à d'autres modifications du régime que simplement l'apport d'acides aminés. L'incorporation de matières premières riches en protéines se fait généralement au détriment d'autres matières premières, le plus souvent énergétiques. Ces modifications conduisent généralement à diminuer la proportion de glucides rapidement dégradables dans le rumen, pouvant ainsi diminuer la production de certains produits terminaux de la digestion particulière-

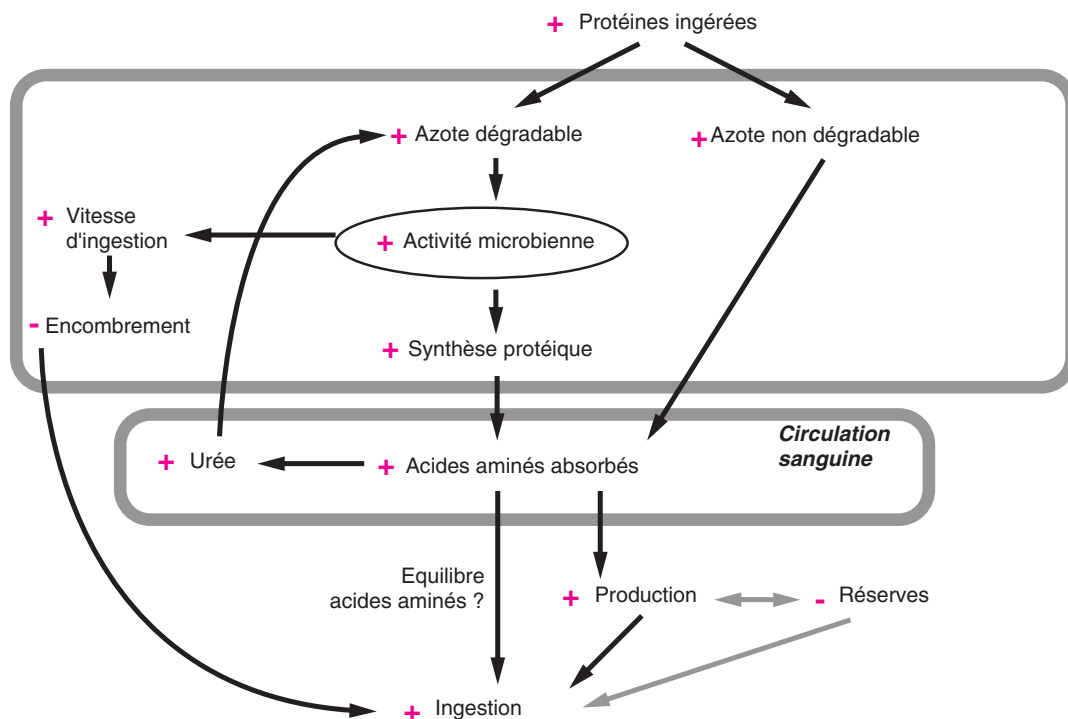
ment rassasiants. Ce mécanisme serait particulièrement sensible avec des rations riches en aliments concentrés et pourrait expliquer les interactions protéines x concentrés décrites précédemment. Il n'a cependant jamais été démontré expérimentalement.

Enfin, en dernière hypothèse, les protéines pourraient agir dans la régulation du pH dans le rumen, mais également dans le sang. Les matières premières utilisées pour accroître l'apport de protéines, généralement des tourteaux, sont souvent également caractérisées par une balance anions-cations très positive ce qui, avec des régimes riches en concentrés, peut considérablement modifier l'ingestion chez la vache, en particulier en début de lactation (Delaquis et Block 1995). Les protéines peuvent également jouer un rôle de tampon dans le sang, ou dans le rumen par l'ammoniac, mais ces effets sont sans doute assez faibles. Cette action sur la régulation du pH pourrait également expliquer en partie les interactions protéines x concentrés décrites précédemment et la plus faible réponse de l'ingestion lorsque les régimes contiennent des substances tampons. Ces mécanismes d'action indirecte des protéines sont rarement cités et peu étudiés, cependant leur rôle, à notre avis, ne doit pas être sous-estimé.

Conclusion

Les réponses de l'ingestion observées suite à des changements des caractéristiques protéiques du régime sont donc très variables, le plus souvent comprises entre 0 et 2 kg MS/jour. Les variations d'ingestion observées peuvent être résumées par l'équation suivante issue d'une synthèse bibliographique : $MSI (kg/jour) = 5,77 + 0,23 (PDIE/UFL) - 0,00094 (PDIE/UFL)^2 + 0,033 ((PDIN-PDIE)/UFL) - 0,00042 ((PDIN-PDIE)/UFL)^2$ avec $R^2 = 0,32$ et

Figure 9. Mécanismes d'action des protéines dans la régulation de l'ingestion.



Syx = 0,78 (M'Hamed 2001). Les modes d'action possibles des protéines de la ration sur l'ingestion sont résumés dans la figure 9. Lorsque le bilan ruminal (PDIN-PDIE)/UFL est négatif, ce qui ne permet pas d'assurer une digestion microbienne satisfaisante, l'augmentation de la teneur en matières azotées dégradables de la ration accroît l'ingestion rapidement. L'apport d'un supplément de protéines digestibles n'augmente l'ingestion que si les besoins protéiques de production ne sont pas couverts ou lorsqu'il corrige un déséquilibre en acides aminés. Cet effet tend à augmenter au cours du temps et devient important après un à deux mois. Enfin, dans certains cas, les sources protéiques utilisées peuvent agir sur l'ingestion indépendamment des protéines, en modifiant d'autres caractéristiques de la ration (minéraux, sites de digestion). La meilleure connaissance actuelle de ces effets de l'alimentation azotée doit permettre de faire évoluer les modèles de pré-

vision de l'ingestion afin de prendre en compte cet élément dans le rationnement des vaches laitières.

En pratique, pour maximiser l'ingestion de la ration, il est donc important de veiller à ce qu'elle soit bien équilibrée en azote dégradable (PDIN voisin de PDIE) et à ce que la densité protéiques soit voisine de 100 à 105 g PDIE/UFL pour des vaches en pleine lactation (M'Hamed 2001) et un peu plus élevée en début de lactation (110 à 115 g/UFL) pour prendre en compte l'énergie corporelle mobilisée. Réduire la teneur en protéines des régimes par rapport à cet optimum permet de réduire transitoirement la mobilisation des réserves en diminuant sensiblement la production laitière. Cependant cet effet d'épargne des réserves ne dure que pendant une courte période lorsque la ration est offerte à volonté car l'ingestion est également abaissée.

Références

- Allen S.M., 2000. Effects of diet on short-term regulation of feed intake by lactating dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, 83, 1598-1624.
- Benhamed H., Dulphy J.P., 1986. Influence du traitement des foin à l'ammoniac sur leur valeur azotée appréciée par la méthode des bilans azotés. *Ann. Zootech.*, 35, 387-400.
- Chenost M., Dulphy J.P., 1987. Amélioration de la valeur alimentaire (composition, digestibilité, ingestibilité) des mauvais foin et des pailles par les différents types de traitement. In: Demarquilly C. (ed), *Les fourrages secs : récolte traitement, utilisation*, 199-230. Editions INRA, Paris.
- Choung J.J., Chamberlain D.G., 1993. The effects of abomasal infusions of casein or soya-bean-protein isolate on the milk production of dairy cows in mid-lactation. *Br. J. Nutr.*, 69, 103-115.
- Choung J.J., Chamberlain D.G., 1995. Effects of intraruminal infusion of propionate on the concentrations of ammonia and insulin in peripheral blood of cows receiving an intraruminal infusion of urea. *J. Dairy Res.*, 62, 549-557.
- Choung J.J., Chamberlain D.G., Thomas P.C., Bradbury I., 1990. The effects of intraruminal infusions of urea on the voluntary intake and milk production of cows receiving grass silage diets. *J. Dairy Res.*, 57, 455-464.
- Delaquais A.M., Block E., 1995. Dietary cation-anion difference, acid-base status, mineral metabolism, renal function, and milk production of lactating cows. *J. Dairy Sci.*, 78, 2259-2284.
- Dhiman T.R., Satter L.D., 1993. Protein as the first limiting nutrient for lactating dairy cows fed high proportions of good alfalfa silage. *J. Dairy Sci.*, 76, 1960-1971.
- Egan A.R., 1965a. The fate and effects of duodenally infused casein and urea nitrogen in sheep fed on a low-protein roughage. *Aust. J. Agric. Res.*, 16, 169-177.
- Egan A.R., 1965b. Nutritional status and intake regulation in sheep. IV. The influence of protein supplements upon acetate and propionate tolerance of sheep fed on low quality chaffed oat hay. *Aust. J. Agric. Res.*, 16, 473-483.
- Faverdin P., Vérité R., 1998. Utilisation de la teneur en urée du lait comme indicateur de la nutrition protéique et des rejets azotés chez la vache laitière. *Renc. Rech. Ruminants*, 5, 209-212.
- Faverdin P., Delaby L., Vérité R., Marquis B., 1998. Effet de la teneur en protéines et en aliments concentrés d'une ration complète à base d'ensilage de maïs sur l'ingestion et la production laitière de vaches laitières en début de lactation. *Renc. Rech. Ruminants*, 5, 263.
- Faverdin P., Thénard V., Marcant O., Trommenschlager J.M., 2002. Equilibre énergétique et protéique de rations complètes à base d'herbe conservée pour des vaches laitières en début de lactation. *Renc. Rech. Ruminants*, 9, 291-294.
- Faverdin P., M'Hamed D., Vérité R., 2003. Effect of metabolizable protein on intake and milk production of dairy cows independent of effects on ruminal digestion. *Anim. Sci.*, 76, 137-146.
- Gietzen W.D., 1993. Neural mechanisms in the responses to amino acid deficiency. *J. Nutr.*, 123, 610-625.
- Journet M., Champredon C., Pion R., Vérité R., 1983a. Physiological basis of the protein nutrition of high producing cows. Critical analysis of the allowances. IVth Int. Symp. Protein metabolism and nutrition, 433-448. Editions INRA, Paris.
- Journet M., Faverdin P., Rémond B., Vérité R., 1983b. Niveau et qualité des apports azotés en début de lactation. *Bull. Tech. CRZV Theix, INRA*, 51, 7-17.
- Kertz A.F., Koepke M.K., Davidson L.E., Betz N.L., Norris J.R., Skoch L.V., Cords B.R., Hopkins D.T., 1982. Factors influencing intake of high urea-containing rations by lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 65, 587-604.
- Kertz A.F., Davidson L.E., Cords B.R., Puch H.C., 1983. Ruminal infusion of ammonium chloride in lactating cows to determine effect of pH on ammonia trapping. *J. Dairy Sci.*, 66, 2597-2601.
- Knight W.M., 1973. Interval urea infusion for lambs. *J. Anim. Sci.* 36, 145-149.
- M'Hamed D., 2001. Le rôle de l'ingestion protéique dans la régulation de l'ingestion des vaches laitières. Thèse de docteur de l'ENSAR, Rennes, 91 p.
- M'Hamed D., Faverdin P., Vérité R., 2000. Effect of duodenal perfusion of protein on the intake of dairy cows with or without incomplete milking. *Ann. Zootech.*, 49, 487-496.
- Oldham J.D., 1984. Protein-energy interrelationships in dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 67, 1090-1114.
- Polan C.E., Miller C.N., McGilliard M.L., 1976. Variable dietary protein and urea for intake and production in Holstein cows. *J. Dairy Sci.*, 59, 1910-1914.
- Rae R.C., Ingalls J.R., McKirdy J.A., 1983. Response of dairy cows to formaldehyde-treated canola meal during early lactation. *Can. J. Anim. Sci.*, 63, 905-915.
- Redman R.G., Kellaway R.C., Leibholz J., 1980. Utilization of low quality roughages: effects of urea and protein supplements of differing solubility on digesta flows, intake and growth rate of cattle eating oat chaff. *Br. J. Nutr.*, 44, 343-354.
- Rico-Gomez M., Faverdin P., 2001. La nutrition protéique modifie l'ingestion des vaches laitières : analyse bibliographique. *Renc. Rech. Ruminants*, 8, 285-288.
- Robinson P.H., Fredeen A.H., Chalupa W., Julien W.E., Sato H., Fujieda T., Suzuki H., 1995. Ruminally protected lysine and methionine for lactating dairy cows fed designed to meet requirements for microbial and post-ruminal protein. *J. Dairy Sci.*, 78, 582-594.

Roffler R.E., Wray J.E., Satter L.D., 1986. Production responses in early lactation to additions of soyabean meal to diets containing predominantly corn silage. *J. Dairy Sci.*, 69, 1055-1062.

Rooke J.A., Lee N.H., Armstrong D.G., 1987. The effects of intraruminal infusions of urea, casein, glucose syrup and a mixture of casein and glucose syrup on nitrogen digestion in the rumen of cattle receiving grass-silage diets. *Br. J. Nutr.*, 57, 89-98.

Rulquin H., Delaby L., 2001. Les niveaux de LysDI couramment rencontrés en France ne modifient pas la réponse à une augmentation des teneurs en MetDI de la ration des vaches laitières. *Renc. Rech. Ruminants*, 8, 301.

Satter L.D., Roffler R.E., 1975. Nitrogen requirement and utilization in dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, 58, 1219-1237.

Schingoethe D.J., 1996. Dietary influence on protein level in milk and milk yield in dairy cows. *Anim. Feed. Sci. Technol.*, 60, 181-190.

Tolkamp B.J., Kyriazakis I., Oldham J.D., Lewis M., Dewhurst R.J., Newbold J.R., 1998. Diet choice by dairy

cows. 2. Selection for metabolizable protein or for ruminally degradable protein? *J. Dairy Sci.*, 81, 2670-2680.

Vérité R., Peyraud J.L., 1988. Nutrition azotée. In : Jarrige R. (ed), *Alimentation des bovins, ovins et caprins*, 75-93. Editions INRA, Paris.

Vérité R., Delaby L., 1998. Conduite alimentaire et rejets azotés chez la vache laitière. Interrelations avec les performances. *Renc. Rech. Ruminants*, 5, 185-192.

Vérité R., Faverdin P., Agabriel J., Wiseman J., Garnsworthy P.C., 1997. Developments in the INRA feeding systems for dairy cows. In : Wiseman J. et Garnsworthy P.C. (eds), *Recent advances in animal nutrition*, 153-166. Nottingham University Press, Nottingham.

Wohlt J.E., Clark J.H., 1978. Nutritional value of urea versus performed protein for ruminants. I. Lactation of dairy cows fed corn based diets containing supplemental nitrogen from urea and/or soybean meal. *J. Dairy Sci.*, 61, 902-915.

Wurtman J.R., 1986. Ways that foods can affect the brain. *Nutr. Rev.*, 44 (suppl), 2-6.

Abstract

Protein nutrition affects feed intake in dairy cows.

An increase in protein content of dairy cow diets is often associated with an increased feed intake, however the magnitude of these answers and the mechanisms involved are still not well understood. This review characterizes the effects of nitrogen and protein content of the diet on feed intake in dairy cows and discusses the various hypotheses concerning their mechanisms. The supply of degradable nitrogen to the microbial population and the availability of protein for milk synthesis affects dry matter intake. These effects can be quantitatively important and generally increase with time. If the role of degradable nitrogen on microbial activity explains largely the feed intake increase, the action of proteins on the regulation of intake is less easily explai-

ned and could be multi-factorial. Similar to monogastric animals, possible modifications of the amino acid balance could also modify the control of feeding behaviour and explain the short-term intake effects. However, the increase in time of the feed intake responses to proteins militates more for indirect action via, for example the energy demand or the mobilization of the reserves, than for direct protein action on feed intake control. The response law to protein content and a better understanding of the mechanisms involved could be helpful in incorporating the effects of protein nutrition into the models of feed intake prediction.

FAVERDIN P., M'HAMED D., RICO-GÓMEZ M., VERITE R., 2003. La nutrition azotée influence l'ingestion chez la vache laitière. *INRA Prod. Anim.*, 16, 27-37.

