

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE MONTPELLIER SUPAGRO

En Sciences Agronomiques

École doctorale GAIA – Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement,
Terre, Eau

Portée par l'Université de Montpellier

Unité de recherche 112 – Systèmes d'Élevage Méditerranéens et Tropicaux

**Dynamiques des émissions de méthane entérique
et du métabolisme énergétique chez le Zébu Gobra
dans les systèmes pastoraux du Ferlo (Nord Sénégal)**

Présentée par Bérénice BOIS

Le 9 décembre 2019

Sous la direction de Eliel González-García

Devant le jury composé de

Eliel GONZALEZ-GARCIA, Chargé de Recherche, INRA
Laurence LAMOTHE, Directrice de Recherches, INRA
Harry ARCHIMEDE, Directeur de Recherches, INRA
Charles-Henri MOULIN, Professeur, Montpellier SupAgro
Sylvain PERRET, Directeur Département ES, CIRAD

Directeur de thèse
Rapporteur
Rapporteur
Président de jury
Invité



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

Montpellier
SupAgro

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE MONTPELLIER SUPAGRO

En Sciences Agronomiques

École doctorale GAIA – Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement,
Terre, Eau

Portée par l'Université de Montpellier

Unité de recherche 112 – Systèmes d'Élevage Méditerranéens et Tropicaux

**Dynamiques des émissions de méthane entérique
et du métabolisme énergétique chez le Zébu Gobra
dans les systèmes pastoraux du Ferlo (Nord Sénégal)**

Présentée par Bérénice BOIS

Le 9 décembre 2019

Sous la direction de Eliel González-García

Devant le jury composé de

Eliel GONZALEZ-GARCIA, Chargé de Recherche, INRA
Laurence LAMOTHE, Directrice de Recherches, INRA
Harry ARCHIMEDE, Directeur de Recherches, INRA
Charles-Henri MOULIN, Professeur, Montpellier SupAgro
Sylvain PERRET, Directeur Département ES, CIRAD

Directeur de thèse
Rapporteur
Rapporteur
Président de jury
Invité



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER



A mes parents,

« Dans la vie il n'y a pas de solution. Il y'a des forces en marche : il faut les créer, et les solutions suivent. »

Antoine de Saint-Exupéry

Résumé

L'élevage pastoral au Sahel est de prime intérêt pour la région, par son rôle dans la sécurité alimentaire, et par son implication dans les émissions de gaz à effet de serre. Ce projet de thèse a pour objectif de mesurer, au Nord du Sénégal, les effets concomitants des saisons sahéliennes et du système de production sur le métabolisme énergétique et les émissions de méthane entérique du Zébu Gobra.

Un cycle sahélien se compose de cinq saisons, une saison des pluies unique (3 mois) suivie par une période de transition avant la succession des 3 saisons sèches, pendant lesquelles les fourrages naturels se raréfient et perdent en valeur nutritive. Dans cet environnement, deux systèmes de production existent : i) le système traditionnel (**TRAD**) reposant sur les fourrages naturels et une faible complémentation, et ii) le système intensifié (**INT**) associé à une complémentation plus soutenue (durée et quantité). L'étude de 16 mois (2016-2017), couvrant un peu plus d'un cycle sahélien, s'est déroulée dans la région du Ferlo au Nord du Sénégal. Des vaches allaitantes (n=12 à 20 selon l'accès aux animaux), classées selon leur date de vêlage et équitablement réparties entre les systèmes de production, ont été suivies individuellement tous les deux mois. Des échantillons de leur régime alimentaire, fèces, jus de rumen et sang ont été collectés. La composition chimique des régimes et fèces a été déterminée par SPIR, la composition en Acide Gras Volatile (**AGV**) du jus de rumen par GC et le méthane entérique par fermentation *in vitro* des régimes. Les réserves corporelles ont été suivies via des mesures zootechniques (poids vifs PV et note d'état corporel **NEC**) et le dosage plasmatique de métabolites énergétiques : glucose, Acides Gras Non Estérifiés (**AGNE**), β -hydroxybutyrate et lactose.

La Matière Sèche Ingérée (**MSI**, kg/jour) et la Matière Organique Digestible Ingérée (**MODI**, kg/jour) ont diminué au fil de la saison sèche, indépendamment du système. Le potentiel méthanogène (production de méthane *in vitro* \times MSI) a suivi des tendances opposées entre systèmes, avec les valeurs les plus faibles pour les vaches TRAD (45,8 g/jour) et maximale pour les vaches INT (66 g/jour) pendant la saison sèche, résultant en partie de la consommation à cette période par les vaches TRAD d'espèces ligneuses contenant des composés secondaires anti-méthanogéniques. La concentration en AGV totaux du jus de rumen et le profil des AGV (proportions respectives des différents AGV) ont montré des valeurs constantes et homogènes exceptées pendant la période de transition. La concentration en AGV Totaux (TRAD: -7%; INT: -15%), tout comme le ratio acetate:propionate (TRAD: -12%, and INT:-21%), ont diminué au cours de la saison sèche dans les deux systèmes, en cohérence avec la production de méthane *in vitro*. Malgré la diminution de la MSI, les vaches n'ont pas beaucoup mobilisé leurs réserves corporelles à en juger par les concentrations d'AGNE plasmatique toujours inférieures à 0.50 mmol/L. Paradoxalement à la fin de la saison sèche, les vaches du système INT ont plus puisé dans leurs réserves, probablement dû aux déplacements que leur imposent les allers et retours pour recevoir leurs compléments alimentaires.

La forte variabilité inter-annuelle de la disponibilité fourragère, suggère d'interpréter avec précautions les résultats de l'étude, qui représentent un cycle sahélien moyen (précipitations annuelles moyennes). La stratégie de l'éleveur, varie d'une année à l'autre, en réponse à la variabilité environnementale et au contexte socio-économique. Sous l'effet de ces deux sources de variations, il est indispensable de poursuivre les recherches sur plusieurs cycles sahéliens afin de comprendre les véritables effets des saisons et des systèmes sur les émissions de méthane entérique et sur les adaptations métaboliques des Zébus Gobra.

Mots clefs: métabolisme énergétique, méthane entérique, pastoralisme, Sahel, Zébu Gobra.

Abstract

Sahelian pastoral livestock systems are of great interest according to their social and food security roles and their environmental footprint related to greenhouse gases emissions. The aim of this thesis project was to monitor, in Northern Senegal, the effect of seasons and production systems on the energetic metabolism and the enteric methane production of Gobra Zebu cows.

A whole Sahelian cycle gathers five seasons i.e. a single rainy season (3 months) followed by a transition period before 3 seasons of drought which lead the forages to decrease in nutritive value till the end of the cycle. In this environment, two production systems coexist i.e. i) traditional (**TRAD**), relying on natural pastures with low supplementation rates; and ii) the intensified (**INT**) system, with higher supplementation. The study was carried out during 16 months (2016-2017), covering a bit more than a Sahelian cycle. Lactating cows (n=12 to 20, depending on availability) grouped by their calving date and equally distributed between systems were studied. The cows were individually monitored every two months, and samples of their estimated ingested diets, faeces, rumen juice and blood were collected. Throughout seasons, the chemical composition of the diets was determined (by NIRS). The volatile fatty acids (**VFA**) was analysed from the collected rumen juice by GC. The methane production potential of the diets of the cows was measured by *in vitro* fermentation. The dynamics of the body reserves (**BR**) and the energy balance status was also monitored by combining zootechnical measures (bodyweight-**BW**-, body condition score -**BCS**-) and plasma metabolic profiles of glucose, non-esterified fatty acids -**NEFA**, β -hydroxybutyrate and lactose.

The dry matter (**DMI**, kg/day) and the dry organic matter (**DOMI**, kg/day) intakes decreased with the progression of the dry seasons, without systems' effects. The methanogen potential *in vitro* methane production \times DMI showed opposite trend between systems, with lowest values for TRAD cows (45.8 g/day), and maximal for INT animals (66 g/day) during the dry seasons. In TRAD diets, the presence of ligneous fodder and trees species in the diet, containing secondary compounds (saponin) seemed to mitigate the methane emissions compared to INT diets which contained more fermentable ingredients. The total VFA concentration and their profiles in the rumen juice collected, showed relative constant tendencies, with homogeneous proportion of the individual VFA, except for the Transition period. Total VFA (TRAD: -7%; INT: -15%) as well as the acetate:propionate ratio (TRAD: -12%, and INT:-21%) decreased from the early to late dry seasons in both systems, which was consistent with trends in the *in vitro* methane production. Despite the observed decrease of DMI during the dry seasons, the cows' energy balances was not at stake, as illustrated by NEFA concentration which were always lower than 0.50 mmol/L. Paradoxically, at the end of the dry season, the most supplemented INT cows showed higher BR mobilization than TRAD ones, which might be due to longer walks during the day motivated by the distribution of complements.

The high inter-annual variability of biomass availability makes every year a different situation, thus the results must be interpreted carefully, as they represent the condition in which they were taken, i.e. an average rainfall Sahelian cycle. The strategy of the livestock keeper, could differ through years, in response to this variability and the socio-economic context. Further research efforts are thus required to understand the complex mechanisms related to the metabolic adaptations of local Gobra Zebu cattle, and the enteric methane emissions in such fluctuating environment, in Northern Senegal.

Keywords: energetic metabolism, enteric methane emissions, pastoralism, Sahel, Gobra Zebu.

Institutions impliquées et Support Financier

Le présent projet de thèse a été réalisé grâce à la contribution et l'appui logistique et/ou financier de plusieurs institutions:

- Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (**CIRAD**, France)
- Institut National de la Recherche Agronomique (**INRA** Centre Occitanie Montpellier et Theix -Centre Auvergne-Rhône-Alpes, France)
- Institut National d'Etudes Supérieures Agronomiques de Montpellier (Montpellier-**SupAgro**)
- Institut Sénégalais de Recherche Agricole (**ISRA**, Sénégal)

Le financement de la thèse (cf. bourse) ainsi que le financement des activités et travaux du terrain ont été garantis par le CIRAD. Le financement des travaux de dosages en laboratoire a été financé en collaboration par le CIRAD et l'INRA. Ce travail fait suite au projet ANIMAL CHANGE qui réunissait déjà l'ISRA, le CIRAD et l'INRA les années précédentes, et dont les travaux sur les estimations de méthane entérique des bovins au Nord du Sénégal ont conduit à ce projet de thèse.

Productions scientifiques, articles et communications aux congrès, colloques et symposiums pendant la thèse :

- [1] Doreau M., Benhissi H., Thior Y. E., **Bois B.**, Leydet C., Genestoux L., Lecomte P., Morgavi D. P., and Ickowicz A. 2016. Methanogenic potential of forages consumed throughout the year by cattle in a Sahelian pastoral area. *Animal Production Science* 56, 613-618. doi:10.1071/AN15487.
- [2] **Bois B.**, Assouma, M. H., González-García E., Ickowicz, A., Morgavi, D., Guerin, H., Nabeneza, S., et Lecomte, P. 2017. Abroudir ou paître ? Les ligneux contribueraient-ils à réduire les émissions de méthane entérique ? *To graze or to browse? Could forage tree help to mitigate enteric methane emissions?* Colloque P2CG (Pastoralisme dans le courant des changements globaux : défis, enjeux et perspectives), Dakar, 20-24 novembre 2017.
- [3] **Bois B.**, Ickowicz A., Lecomte P., and González-García E. 2018. The dynamics of seasonal body conditions of Zebu gobra cows, related to pastoral practices in Northern Senegal. Proceedings of the 10th International Symposium on the Nutrition of Herbivores. Cambridge University Press. *Advances in Animal Biosciences*, 9(3). doi:10.1017/S2040470018000134.
- [4] **Bois B.**, Lecomte P., Tesnière A., Traoré EH., Ickowicz A., and González-García E. 2019. Seasonal dynamics of energy metabolism of Gobra Zebu cows in Northern Senegal. *Journal of Comparative Physiology B*. (to be Submitted).
- [5] **Bois B.**, Morgavi D. P., González-García E., Genestoux L., Lecomte P., Ickowicz A., and Doreau M. 2019. Indirect measures of methane emissions of Sahelian Zebu cattle in West Africa, role of environment and management. *Tropical Animal Health and Production* . under review

Remerciements

Tout dans ce projet, de sa conception à l'écrit final, n'aurait pu naître sans la participation et le soutien d'une formidable équipe de collaborateurs et de proches qui ont tous concouru aux avancées de ce travail. Il m'est en quelques lignes possibles de les en remercier modestement.

J'aimerais remercier les membres du Jury de thèse d'avoir accepté de lire et d'évaluer mon travail.

Je souhaiterais remercier Eliel González-García mon directeur de thèse, pour avoir accepté d'encadrer ce travail, de s'y être beaucoup investi malgré la distance géographique et surtout pour sa grande patience. Merci pour ton positivisme et merci pour ta confiance.

J'aimerais remercier Alexandre Ickowicz, pour avoir accompagné mes débuts dans le Ferlo en stage, merci pour ta ténacité sans laquelle ce projet de thèse n'aurait jamais vu le jour, et bien sûr merci pour ton aide pendant ces 4 ans.

Les bons souvenirs que je garde cette expérience, sont aussi liés à Philippe Lecomte qui m'a encadré patiemment avec sagesse et ingéniosité. Je me souviendrais toujours avec beaucoup d'enthousiasme avoir fabriqué certains accessoires de manip tel un forgeron sur le gaz de ta cuisine. Merci pour les frites, les encouragements, et les leçons humanistes.

Dans un climat plus montagneux et loin du Sahel, j'aimerais remercier Michel Doreau pour son investissement, pour sa grande disponibilité, et pour m'avoir si bien accueilli merci aussi à Isabelle. Merci pour tout.

Les fermentations *in vitro* et les analyses de terrain n'auraient jamais abouti sans Diego Morgavi, qui m'a coachée sur le terrain comme au labo, c'est grâce à ton aide que ce travail abouti enfin.

Merci à Christian Corniaux, qui bien qu'il « ne soit pas mon encadrant » a été d'une grande bienveillance, et d'un grand soutien pendant cette thèse. C'est toujours un plaisir de t'écouter parler du Sénégal, fort de ta connaissance érudite.

Merci au laboratoire de l'ISRA Hann et Bel air, pour leur accueil, pour leurs aides dans les étapes de terrain et de laboratoire, et l'intérêt que vous avez montré pour ce projet.

Entourée de l'équipe SELMET, à Montpellier et au-delà des frontières, je ne garde que des bons souvenirs des pauses café, des journées à thèmes, et juste de la bonne humeur que vous apportez tous.

Ce fut un plaisir de travailler avec l'équipe du PPZS sans qui les missions terrain n'aurait pas été possible. Un merci tout particulier pour Fatima.

Grâce à Vincent Michaud les analyses ont été possibles, merci de m'avoir permis de travailler en P3, et de m'y avoir accompagné et patienté des journées entières pour que je puisse manipuler. Je te suis très reconnaissante de ton aide. Je souhaiterais également remercier Denise Bastion, pour m'avoir guidé dans toutes les formalités relatives aux échantillons.

Merci à Jean-Michel Médoc, pour m'avoir confié son AMPTSII, et à Rocaya pour m'avoir aidé à mettre en place l'expérience *in vitro* à Dakar.

Merci à l'équipe de terrain, Moustapha la médaille d'or de la brousse, l'infaillible qui ne se perd jamais et qui prend soin des autres ! Amadou Sow pour son travail, son ingéniosité et sa gentillesse. Seck pour

nous avoir accompagnés dans toutes les missions, le vétérinaire sans faille qui réussit tous les prélèvements de sang même avec nos vaches fougueuses. Je remercie également Abou Diouf pour sa participation sur le terrain.

Quelques mots pour l'équipe DMEM, pour les remercier de leur convivialité et des discussions chaque midi, et puis surtout les encouragements sympas qui vous donnent envie de réussir.

Merci à Rocaya et à Corea, pour m'avoir laissé envahir le labo de chimie avec tous mes échantillons, pour le gigantesque coup de main que vous m'avez apporté, pour votre gentillesse et votre sympathie.

J'aimerais remercier tout particulièrement Lucette Genestoux, pour m'avoir formée à l'*in vitro*, et pour avoir analysé tous mes échantillons d'AGV.

Merci à Anne Tesnière, pour les conseils de labo et la formation dosage métabolique.

Amis dans la peine (des aléas du terrain) dans la joie (autour d'un bon tiep), Habibou et Myriam vous m'avez tellement apporté et j'espère avoir été à la hauteur pour vous en retour. Merci à vous ainsi qu'à Maram pour les bons moments, les étudiants du PPZS mais quelle équipe !!

Merci aux étudiants qui ont survécu après avoir partagé avec moi un bureau ou m'avoir accueilli quand je n'en n'avais plus, Arielle, Alioun, Lola, Jessica... Arielle étant bien courageuse car elle m'a supporté longtemps, avec toujours du bleu à l'horizon.

Merci à Mame Ndyaye et Mariam Sow pour leurs conseils de terrain, et pour leur bienveillance.

Il est évident que tout le mérite revient à mes parents, qui m'ont toujours soutenue dans ce projet, et qui m'ont donné l'envie d'apprendre et de persévérer, avec toute leur affection. « On a le droit de ne pas savoir mais pas celui de ne pas vouloir apprendre ».

Merci à mes amis, Dijon, Sénégal, Montpellier, Wageningen... pour être toujours là quand il faut.

Merci Tom, pour avoir réveillé ma « Aussie attitude », pour m'avoir supportée, pour m'avoir attendue, pour avoir corrigé my English imperfection, et pour tous tes encouragements.

Table des matières

Résumé.....	5
Abstract	6
Institutions impliquées et Support Financier.....	7
Productions scientifiques, articles et communications aux congrès, colloques et symposiums pendant la thèse :.....	8
Remerciements	9
Liste des Tableaux.....	14
Liste des Figures.....	15
Liste des Annexes.....	17
Liste des abréviations en français.....	18
Liste des abréviations en anglais	21
Introduction générale.....	23
Chapitre 1 : Revue bibliographique.....	27
1.1. Alimentation et fermentation entérique.....	27
1.1.1. Ecologie du rumen.....	27
1.1.2. Alimentation et émission de méthane entérique.....	39
1.2. Métabolisme des bovins	45
1.2.1. Assimilation des AGV et des lipides microbiens	45
1.2.2. Régulation de la lipolyse et de la lipogénèse.....	52
1.2.3. Adaptation aux climats tropicaux.....	60
Chapitre 2: Contexte et méthodologie générale dans la zone d'étude.....	64
2.1. Le Ferlo physique et climatique	64
2.1.1. Climat et pluviosité.....	64
2.2.2. Composante pédologique et végétation.....	65
2.2. Les peuls, une ethnie d'élevage.....	67
2.2.1. Histoire et structure sociale	67
2.2.2. Mode de vie actuel et conduite de troupeau	71
2.3. Périmètre de la zone d'étude et période de suivi.....	74
2.3.1. Contexte écologique	74
2.3.2. Description des systèmes de production et sélection des éleveurs pilotes	77
2.4. Procédure d'échantillonnage	82
2.4.1. Variables mesurées.....	82
2.4.2. Logistique et déroulement des protocoles de prélèvement.....	84

2.4.3. Contraintes méthodologiques et analytiques	96
Chapitre 3: Résultats	101
3.1. Indirect measures of methane emissions of Sahelian Zebu cattle in West Africa, role of environment and management.....	101
3.1.1. Abstract	101
3.1.2. Introduction	102
3.1.3. Materials and methods.....	102
3.1.4. Results	105
3.1.5. Discussion	111
3.2. Does seasonal feed quality of Gobra Zebu affect fermentation products of the rumen?.....	113
3.2.1. Abstract	113
3.2.2. Introduction	113
3.2.3. Materials and Methods	114
3.2.4. Results and Discussion	115
3.3. Seasonal dynamics of energy metabolism and body reserves of Gobra Zebu cows in Northern Senegal	118
3.3.1. Abstract	118
3.3.2. Introduction	118
3.3.3. Materials and Methods	119
3.3.4. Results	123
3.3.5. Discussion	127
3.3.6. Conclusions	129
Chapitre 4 : Discussion générale	131
4.1. Dynamique du métabolisme énergétique et des émissions de méthane entérique des Zébus gobra.....	131
4.1.1. Emissions de méthane entérique	131
4.1.2. Métabolisme énergétique.....	135
4.1.3. Dynamique conjointe des produits ruminiaux et du métabolisme énergétique	143
4.2. Exploiter et améliorer le protocole original.....	146
4.2.1. Etapes critiques du protocole sur le terrain	146
4.2.2. Amélioration du protocole original	147
4.2.3. Limites d'interprétation des résultats	149
4.3. Perspectives	150
4.3.1. Estimateurs de bilan carbone.....	150
4.3.2. Production et systèmes de production	152

4.3.3. Mesures <i>in vivo</i> des émissions de méthane dans le Ferlo.....	153
Conclusions	156
Bibliographie	157
Annexes	185

Liste des Tableaux

Tableau 2. 1. Présentation des vaches expérimentales et leurs caractéristiques.....	81
Tableau 2. 2 Présentation des troupeaux partenaires dont sont issues les vaches expérimentales.	82
Tableau 2. 3 Participation des vaches aux trois analyses réalisées pendant la thèse.....	98
Tableau 3. 1 Chemical composition and enzymatic digestibility of cow's diet (in % of Dry Matter), predicted by NIRS, according to the season (Season), the management system (System, traditional TRAD and intensified INT) and their interaction (Inter). Data presented are LSmeans.....	107
Tableau 3. 2 Total gas, methane and Volatile Fatty Acid (VFA) produced by <i>in vitro</i> fermentation of cow's diets according to the seasons (Season), the management system (System, traditional TRAD, intensified INT) ad their interaction (Inter). Data presented are LSmeans.	108
Tableau 3. 3 Estimated dry matter intake and chemical composition (all predicted by NIRS) of the diet of cows calving before the rains (first cohort), according to the Pulaar seasons (Season) and the production system (System: traditional, TRAD; intensified, INT).	115
Tableau 3. 4 Estimated dry matter intake and chemical composition (all predicted by NIRS) of the diet of cows calving before the rains (first cohort), according to the Pulaar seasons (Season) and the production system (System: traditional, TRAD; intensified, INT).	120
Tableau 3. 5 Dynamics of body condition and energy plasma metabolites concentration of the first cohort of Zebu gobra cows CH1 studied in the north of Senegal, according to Pulaar seasons (SS), production system (SP, traditional, TRAD and intensified, INT) and their interactions (Inter). Results presented are LSmeans \pm SE.	125
Tableau 3. 6 Dynamics of body condition and energy plasma metabolites concentration of the second cohort of Zebu gobra cows CH2 studied in the north of Senegal, according to Pulaar seasons, production system (traditional, TRAD and intensified, INT) and their interactions (Inter). Results presented are LSmeans \pm SE	126
Tableau 4. 1 Concentration plasmatique des métabolites énergétiques en fonction du statut énergétique et du stade de lactation de vaches taurines, zébus et croisées élevées dans différents milieux.	137

Liste des Figures

Figure 1. 1 Cycle reproductif des champignons monocentriques, A : endogène et B : exogène. Phases clefs du cycle : Enkystement, Germination, Division, de Sporulation et de spore libre. D’après Lowe et al., 1987a; Gruninger et al., 2014.	31
Figure 1. 2 Réseau Trophique.....	35
Figure 1. 3 Synthèse des AGV principaux (A), méthanogénèse (B) et acétogénèse (C)	38
Figure 1. 4 Mécanismes d’action non exhasutifs, des aliments et leurs constituants sur les émissions de méthane entérque.	44
Figure 1. 5 Métabolisme des AGV et des lipides issus du rumen, leur assimilation et leur utilisation par l’organisme hôte : le bovin.....	46
Figure 1. 6 Métabolisme des lipides chez les bovins synthétisés en étape.....	48
Figure 1. 7 Métabolisme du β -OHB synthétisé de novo par l’organisme, et utilisé dans le contexte d’un déficit énergétique.....	51
Figure 1. 8 Synthèse des mécanismes intracellulaires de lipogenèse (A) et lipolyse (B) et de leur régulation commune (C) dans l’adipocyte.	55
Figure 1. 9 Mécanismes cellulaires impliqués dans la lipolyse et leur régulation hormonale.....	56
Figure 1. 10 Profile métabolique et mécanismes physiologiques responsables, en réaction à 3 situations : A) basale (tarie, non gestante, alimentée) ; B) déficit énergétique ; C) lactation. (Chilliard et al. 1998 ; Drackley et al. 19999 ; Block et al. 2001)	59
Figure 2. 1 Situation géographique de la réserve sylvo-pastorale du Ferlo. (Touré et Arpaillage, 1986).	64
Figure 2. 2 Organisation de l’espace par les habitants du Diéri A) période avant B) après la construction des forages.....	69
Figure 2. 3 Illustration de quelques évènements de la vie quotidienne des éleveurs peuls.	72
Figure 2. 4 . Position géographique des campements et sites de conditionnement des prélèvements.....	75
Figure 2. 5 Précipitations annuelles et moyennes pour la période 1989-2016 (mm de pluie) de Richard Toll (blanc), d’Afo (gris clair), de Widou Thiengoli (gris foncé) et de Dahra (noir).....	75
Figure 2. 6 Précipitations annuelles (A, mm de pluie) et production moyenne de biomasse annuelle (B, kg/Ha) en 2014 (gris foncé), 2015 (blanc) et 2016 (gris clair) pour les villes de Richard Toll, Afo, Widou Thiengoli et Dahra.....	76
Figure 2. 7 Chronologie des prélèvements et du recrutement des troupeaux, relatif au calendrier peul et sa correspondance en mois.	80
Figure 2. 8 Synthèse des principales étapes de transformation et de mobilisation de l’énergie par la vache allaitante.....	84

Figure 2. 9 Echelle de notation de l'état corporel des zébus gobra, inspirée de l'échelle conçue par Edmonson et al. 1989.	90
Figure 2. 10 Paires de photos type, prise pour la détermination du NEC à une distance d'1m50.	93
Figure 2. 11 . Illustration du dispositif de prélèvement de terrain.....	95
Figure 2. 12 Etapes de collecte et d'analyses des échantillons et difficultés associées, selon les échantillons, le type d'analyse et le laboratoire concerné. En lettres rouges les étapes limitantes.	97
Figure 3. 1 Chronology of samplings and associated qualitative composition of the diets.....	104
Figure 3. 2 Dynamics of dry matter intake (DMI, 2.a), organic matter digestibility (OMD, 2.b) and digestible organic matter intake (DOMI, 2.c) of cow's diets, through the seasons according to management system (intensified, INT in grey and traditional, TRAD in white).	109
Figure 3. 3 Dynamics of the methanogenic potential ($\text{g}\cdot\text{day}^{-1}$) (3.a) and the predicted methane ($\text{g}\cdot\text{day}^{-1}$) (3.b), according to the management system (intensified, INT in grey, and traditional, TRAD in white) and the seasons.	110
Figure 3. 4 Profiles of the Volatile Fatty Acids through seasons and production system.	116
Figure 3. 5 Schedule of samplings according to months and local Pulaar calendar.....	121
Figure 4. 1 Dynamique de la concentration du propionate ruminal (mmol/L) et du glucose plasmatique (g/L) (A), de la concentration du butyrate ruminal (mmol/L) et du β -OHB plasmatique (B) en fonction des saisons et des troupeaux expérimentaux (TRAD1 : blanc, INT2 : gris clair, INT3 : gris foncé).....	144
Figure 4. 2 Production annuelle moyenne de méthane entérique (kg) par vache en fonction du système de production traditionnel (TRAD, à gauche) et intensifié (INT, à droite), et contribution respective des saisons. Ndungu : bleu, Kawlé : vert, Dabuundé : orange, Ceetel : orange foncé, Ceetel : rose.....	145

Liste des Annexes

Annexe 1. 1 Calendrier de présence des vaches expérimentales aux périodes de prélèvements	186
Annexe 1. 2 Dispositif de fermentation <i>in vitro</i>	187
Annexe 1. 3 Constitution du troupeau familial	188
Annexe 1. 4 Calendrier alimentaire des troupeaux	189
Annexe 1. 5 Proceedings of the 10 th International Symposium on the Nutrition of Herbivores, 2018, Clermont-Ferrand, France.	192
Annexe 1. 6 Colloque Pastoralisme dans le courant des changements globaux : défis, enjeux et perspectives 2017, Dakar, Sénégal	193
Annexe 1. 7 Photos du Ferlo.....	195

Liste des abréviations en français

Abréviations	Intitulés
Ad.	Adrénaline
ADN	Acide Désoxyribonucléique
AG	Acide Gras
AGNE	Acide Gras Non Estérifiés
AGV	Acide Gras volatile
AMPc	Adénosine Monophosphate cyclique
ADP	Adénosine Diphosphate
ATP	Adénosine Triphosphate
β-OHB	β-hydroxybutyrate
CH	Cohorte
CH₄	Méthane
CIRAD	Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement
C/N	Rapport carbone/azote
CO₂	Dioxyde de carbone
CSP	Centre de Service de Proximité
CSS	Compagnie Sucrière du Sénégal
GES	Gaz à effet de serre
GIEC	Groupe d'Expert Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat
GRET	ONG internationale de développement
G-3P	Glycérol 3 Phosphate
DG	Diglycéride

IVDN (NDIV en anglais)	Indice de Végétation par Différence Normalisée
INRA	Institut National de Recherche Agronomique
INT	Intensifié
ISRA	Institut Sénégalais de Recherche Agricole
PKA	Protéine Kinase A
PEP	Phosphoenol pyruvate
LDB	Laiterie du berger
LHS	Lipase Hormone Sensible
LP	Lipoprotéine Lipase
MG	Monoglycéride
MGL	Monoglycérol Lipase
MO	Matière Organique
MS	Matière Sèche
MSI	Matière Sèche Ingérée
MODI	Matière Organique Digestible Ingérée
NEC	Note d'Etat Corporel
NAd.	NorAdrénaline
OAA	Oxaloacétate
OMS	Organisation Mondiale de la Santé
P3	Pathogène niveau 3
PPZS	Pôle Pastoral Zone Sèche
PV	Poids vif
SELMET	Système d'Elevage Méditerranéen et Tropicaux
SPIR	Spectrométrie Proche Infra Rouge

TC	Tanin Condensé
TG	Triglycéride
TH	Tanin hydrolysable
TRAD	Traditionnel

Liste des abréviations en anglais

ADF	Acid Detergent Fibre
ADL	Acid Detergent Lignin
ATGL	Adipose Triglyceride Lipase
BCS	Body Condition Score
BR	Body Reserves
BW	Body Weight
CCAC	Climate Clean Air Coalition
CP	Crude Protein
DM	Dry Matter
DMI	Dry Matter Intake
DOMI	Digestible Organic Matter Intake
FAO	Food and Agriculture Organisation
GH	Growth Hormone
GnRH	Gonadotropin Releasing Hormone
IATA	International Aerial Transport Association
IGF1	Insulin Like Growth Factor 1
IPCC	Intergovernmental Panel on Climate Change
IVODM	In vitro Organic Digestible Matter
OMD	Organic Matter Digestibility
NDF	Neutral Detergent Fibre
NEFA	Non Esterified Fatty Acid
NPY	Neuro Peptide Y
SF6	Sulphur Hexafluoride

VFA	Volatile Fatty Acid
------------	---------------------

Introduction générale

La production de gaz à effet de serre (**GES**) par l'élevage représente 14,5% des émissions anthropiques actuelles (Gerber, 2013), avec pour principales sources le méthane entérique (**CH₄**) qui participe à hauteur de 39% (en équivalent CO₂) aux émissions du secteur agricole selon les estimations du modèle GLEAM conçu par la FAO (*Food et Agriculture Organisation*, Gerber, 2013). Le rôle des GES dans l'augmentation de la température globale et ses répercussions sur l'environnement, leur confèrent une attention particulière tant par la communauté scientifique que par les agences gouvernementales et internationales (Groupement d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat, GIEC ; *Climate Clean Air Coalition*, CCAC ; FAO). Les modèles climatiques prêtent un grand intérêt à la concentration atmosphérique en GES, dont l'évolution dépend, concernant l'élevage, de la croissance de la population des animaux et d'une évaluation de la quantité de GES émise. En amont pour concevoir ces modèles, des inventaires précis de la taille du cheptel ainsi que des quantifications expérimentales des niveaux d'émissions de GES sont nécessaires, par secteur, par pays et par région pour alimenter les modèles. Les régions et les systèmes de production ne peuvent pas tous offrir des résultats de précision, certaines zones telle que l'Afrique de l'Ouest n'ont procuré que très peu d'estimations réalisées selon les exigences du GIEC (IPCC, 2006).

L'élevage en Afrique de l'Ouest revêt plusieurs visages : fermes de modèles européens, fermes traditionnelles, élevage pastoral, système polyculture-élevage, élevage urbain ou rural. Le manque de données résulte d'une part d'une grande diversité des systèmes de production à inventorier, d'autre part des efforts techniques à déployer. Dans certaines zones d'élevage, comme le Sahel, les conditions s'avèrent difficiles pour implanter des protocoles expérimentaux de mesures et de suivis à la fois rigoureux et faisables. Des contraintes comme les distances parcourues par les troupeaux de ruminants, ou la distance aux infrastructures contribuent à l'adversité du milieu. Ces difficultés sont difficilement compatibles avec les outils actuels de mesures des émissions de méthane entérique sur parcours (Johnson et al., 1994; Pinares-Patiño et al., 2003; Hammond et al., 2016; Hill et al., 2016). Des méthodes indirectes existent pour combler cette absence de données, il s'agit d'équations développées par des instituts de recherche (Kebreab et al., 2008; Sauvart et al., 2011; Charmley et al., 2016) ou par le GIEC (IPCC, 2006). Par conséquent, quel est l'intérêt de produire des données locales si des estimations existent et permettent d'alimenter les modèles climatiques ?

En l'absence de données obtenues localement dans certains pays du Sud, les valeurs d'émissions de GES considérés par les modèles reposent sur des résultats issus de systèmes de production type ferme, et souvent tempéré (laitier, allaitant). Le système d'alimentation en milieu pastoral sahélien, se distingue des références standards, par la nature des fourrages (fourrages naturels tropicaux) et par les niveaux d'ingestion plus faibles (Assouma, 2016). La quantité de méthane entérique émise dépend du niveau d'ingestion mais surtout du microbiote du rumen (ensemble des microorganismes digérant les aliments chez les ruminants). Malgré les travaux exhaustifs d'Henderson et al. (2015), dont l'échantillonnage du microbiote des ruminants a couvert 35 pays répartis en Europe, Amérique (nord, central, sud), Asie, Océanie et Afrique, le cas de l'Afrique de l'Ouest est toujours mystérieux car non concerné par cette étude (a priori la seule à avoir analysé à si grande échelle les microorganismes du rumen).

Dans ce contexte, de nouvelles mesures sont donc nécessaires pour améliorer les valeurs de référence de la région sahélienne. La quantité de méthane entérique produite par animal est souvent rapportée à la quantité produite de lait et de viande. Ces calculs, considérés comme des indicateurs standards à l'échelle internationale, pénalisent l'élevage ouest africain par rapport à l'élevage en milieu tempéré. En effet, la productivité des races sahéliennes en Afrique de l'Ouest est moins élevée que pour les races tempérées, la sélection ayant été dirigée par d'autres forces : l'adaptation à la chaleur et à l'alimentation de faible valeur nutritive. Au Sahel l'élevage pastoral transhumant, pouvant faire face à l'absence de pluie les $\frac{3}{4}$ de l'année et aux fortes chaleur, est le seul à s'être établi en milieu subaride dans la région (Breman et al., 1978; Adriansen, 2006). Les troupeaux sont constitués de petits mais surtout de gros ruminants, notamment des bovins de race Zébu, très adaptés au milieu. Ces adaptations sont morphologiques avec des silhouettes et robes favorisant la dissipation de chaleur, et métaboliques avec des dépenses énergétiques plus faible par les tissus comparativement à d'autres races. Les races zébus d'Afrique de l'Ouest ont développé des adaptations physiologiques à la chaleur et au manque d'eau, très peu documentées ces adaptations extrêmes méritent pourtant une grande attention car elles sont spécifiques à l'élevage pastoral sahélien.

Le méthane entérique et le métabolisme énergétique sont biologiquement liés, car tous deux constituent des étapes de la transformation de l'aliment en énergie, et sont reliés de manière indirecte par les recommandations internationales de réduction des gaz à effet de serre. En effet, les mesures d'atténuation des émissions de méthane entérique, en dehors de la sélection génétique, concernent principalement l'alimentation des ruminants, et ne sont pas sans incidence sur le métabolisme énergétique des animaux. Parmi les stratégies avisées : i) l'utilisation d'additif alimentaire type ionophore, bromochlorométhane, composés secondaires, huiles essentielles (Denman et al., 2007; Beauchemin et al., 2008; Bellarby et al., 2013) ou ii) l'optimisation de la qualité des fourrages en privilégiant les légumineuses ou certains ensilages (maïs, riz, orge) (Beauchemin et al., 2008; Cao et al., 2012; Kumar et al., 2014). Des études combinées associant l'influence des mesures d'atténuation sur ces deux aspects confluents : les émissions de méthane entérique et métabolisme énergétique sont donc à privilégier.

Au Sénégal, des travaux sur le niveau des émissions de méthane par les bovins de type Zébu Gobra sont en cours depuis 2013 dans la zone sahélienne à l'extrême nord du pays (cf. projet Animal Change ; Doreau et al., 2016). Le Sénégal constitue un lieu d'expérimentation idéal par rapport aux autres pays sahéliens, car l'aire concernée est moins étendue que dans les pays voisins, et que cette zone est limitrophe du fleuve Sénégal dont les aménagements contribuent à modifier les pratiques des éleveurs pastoraux. Ces changements de pratiques s'appuient en partie sur l'alimentation des bovins et puisqu'il est question d'agir sur l'alimentation pour intervenir sur les émissions de méthane entérique et la productivité des animaux, la région sahélienne du Sénégal représente un cas d'étude très intéressant. Dans la réserve sylvo pastorale du Ferlo qui s'étend de la ville de Dahra Djoloff jusqu'aux berges du fleuve Sénégal (Touré et Arpaillage 1986), les éleveurs pastoraux nourrissent leurs animaux soit exclusivement avec les fourrages naturellement présents dans l'environnement (conduite traditionnelle ; Adriansen, 2006), soit en complétant le disponible fourrager naturel par d'autres ressources (agricoles ou agro-industrielles) disponibles dans la zone de la vallée du fleuve (conduite intensifiée). Dans un cas comme l'autre, la dépendance aux ressources naturelles saisonnières est primordiale. La dynamique

saisonnaire du métabolisme énergétique des bovins n'a jamais fait l'objet d'étude dans la zone, et la dynamique saisonnière des émissions de méthane entérique ne l'a été que sur des animaux élevés dans des conditions traditionnelles. L'effet des saisons et des systèmes d'élevage pourraient intervenir de manière décisive sur le métabolisme énergétique et sur le potentiel d'émission du méthane entérique. Une étude globale mesurant les effets des saisons et du choix de système de production, apporterait de nouvelles informations sur l'état de référence que constitue le système plus traditionnel (**TRAD**) et les potentielles modifications qu'engendre l'adoption d'un système alternatif, qualifié comme plus intensifié (**INT**) faisant appel à des niveaux plus importants d'intrants (ex. concentrés).

Dans ce contexte, la question de recherche majeure doit s'intéresser aux différences qui existent entre les troupeaux conduits dans des systèmes de production traditionnels et ceux qui ont recours à des modalités plus intensifiées. Les variations saisonnières et les systèmes de production modifient-ils à l'échelle du rumen, le microbiote et les émissions de méthane entérique, et à l'échelle de la vache leurs réserves corporelles et leur métabolisme énergétique ?

Le présent travail de thèse considère le système TRAD comme l'état de référence auquel est comparé le système INT. Les hypothèses de travail à tester, permettant d'appréhender cette problématique sont :

- Les cinq saisons que comprend un cycle sahélien selon les savoirs locaux sont contrastées, et cette différence est plus manifeste entre la saison des pluies et les autres périodes, imposant des variations quantitatives et qualitatives de l'alimentation disponible pour les troupeaux.
- Les variations saisonnières de l'alimentation des Zébus Gobra engendrent des modifications du microbiote ruminal, induisant des variations saisonnières des émissions de méthane entérique.
- Les variations saisonnières de l'alimentation qui s'accompagnent de modifications de la valeur énergétique du régime alimentaire induisent des variations saisonnières des processus de mobilisation-reconstitution des réserves corporelles et du métabolisme énergétique
- Le contraste entre systèmes de production induit des variations supplémentaires à celles générées par les saisons
- Au cours d'une année de production typique, des relations directes existent entre la dynamique du métabolisme énergétique des animaux élevés dans des systèmes pastoraux locaux et le potentiel d'émission de méthane entérique.

Chapitre 1



Chapitre 1 : Revue bibliographique

1.1. Alimentation et fermentation entérique

1.1.1. Ecologie du rumen

Le rumen et ses hôtes

Le système digestif des ruminants comprend la cavité buccale, l'œsophage, le rumen, le réticulum, l'omasum, l'abomasum et l'intestin (Mackie et al., 2001; Russel et Rychlik, 2001). Dans la cavité buccale la production de salive, qui varie en fonction des aliments ingérés (Beauchemin et al., 2008) dépasse les 100 kg par jour (Meyer et al., 1964), humidifie les aliments et agit en tant que tampon pour les compartiments suivants. Les aliments imprégnés de salive sont acheminés via l'œsophage jusqu'au rumen où ils seront fermentés par les microorganismes ruminiaux (Thivend et al., 1985). Le rumen constitue la première section de l'estomac, sa taille est proportionnée aux dimensions de l'animal, et s'étend en fonction de l'ingéré jusqu'à plus de 50 L (Reynolds et al., 2004). La voie gueule – rumen n'est pas unidirectionnelle, une fois dans le rumen les fourrages sont régurgités dans la cavité buccale où ils seront ruminés puis retourneront et fermenteront dans le rumen. Lorsque les aliments réduits en particules atteignent une certaine taille ils sont évacués vers l'omasum puis l'abomasum qui constitue la dernière section de l'estomac (Chai et al., 1984), et où sont libérés les acides et les enzymes qui finaliseront la digestion des protéines et des lipides. La digestion des aliments dépend principalement du rumen, une cavité dont la paroi s'avère peu innervée, et contrôlée par le système nerveux sympathique. Elle constitue l'outil principal de communication entre le bovin et les microorganismes qu'il héberge, la paroi étant perméable et permettant le passage des molécules produites par les microbes et la libération du côté hôte d'éléments du système immunitaire vers le rumen (Schären et al., 2018).

Le rumen peut être considéré comme un milieu ouvert hébergeant des microorganismes dégradant la matière organique (MO) et libérant des composés pouvant circuler d'un compartiment à l'autre (rumen, abomasum, circulation sanguine). En ce sens il est comparable à l'horizon superficiel d'un sol, et plus particulièrement aux poches anaérobique de celui-ci, où seuls des organismes adaptés à l'absence d'oxygène et au pH un peu acide (6-6.5) (Duffield et al., 2004) peuvent se développer. Des communautés de différents microorganismes cohabitent, assurant des fonctions spécifiques et redondantes dans la digestion de la matière organique. La particularité du rumen comparativement à un autre milieu résulte de la sélectivité restreinte des échanges qui existent avec l'extérieur, qui sont initiés par l'animal tant du point de vue des entrées (aliments, eau) que des sorties (éruptions, déjections, gaz). Les communautés de microorganismes prospèrent donc dans un milieu à la fois ouvert mais confiné dans lequel le choix du substrat est très limité puisqu'il dépend de l'ingestion de l'hôte. Les bovins et les microorganismes que leur rumen contient, ont évolué en symbiose (Zilber-Rosenberg et Rosenberg, 2008).

La dégradation de la matière organique des aliments ingérés par les bovins dépend de l'activité séquentielle et simultanée de différents microorganismes. Des procaryotes et des eucaryotes digèrent les aliments et appartiennent à 3 groupes principaux : les bactéries, les champignons et les protozoaires. A ces effecteurs de la digestion s'ajoutent les archées qui ne dégradent pas l'ingestat mais utilisent l'hydrogène issu de la digestion par les microorganismes cités en amont (Morgavi et al., 2013; Kumar et al., 2015), et enfin les bactériophages qui parasitent les bactéries. Les archées sont par ailleurs

Chapitre 1 : Revue bibliographique

dénommées méthanogènes car ils libèrent dans le rumen du méthane. Les échanges entre les microorganismes des communautés microbiennes sont déterminés par l'alimentation (Fernando et al., 2010), mais aussi par les interactions avec les autres individus du troupeau qui sont générés par des comportements sociaux de type léchage (Arave et Albright, 1981; von Keyserlingk et Weary, 2007). Chaque animal constitue un réservoir recevant des microorganismes par l'alimentation et redistribuant certains de ces derniers par la salive ou les fèces, ainsi tant l'échelle individuelle que celle du troupeau sont adaptées à l'étude des microorganismes du rumen. L'ensemencement séquentiel du rumen par les différents microorganismes n'est pas précisément connu, il dépend des interactions de l'animal avec son milieu. De ce fait il est important de considérer l'état des communautés microbiennes à un moment où il est possible de retracer l'historique de l'alimentation les semaines précédentes pour en comprendre la composition.

Les techniques d'études des microorganismes du rumen reposent désormais pour l'essentiel sur les outils moléculaires, qui permettent d'étudier la diversité spécifique et la prévalence des microorganismes. Grâce au développement de ces outils (notamment nouvelle génération de séquençage (Di Bella et al., 2013) et aux banques de gènes, l'identification des espèces est plus précise et permet de comparer le microbiote des ruminants, et d'étudier les relations phylogénétiques qui existent entre les microorganismes. L'identification des procaryotes et notamment des bactéries repose sur le séquençage de l'ADNr16S très conservé chez les procaryotes (Pitta et al., 2010; Nyonyo et al., 2014). Les archées disposent d'une enzyme observable uniquement chez les méthanogènes, codée par un gène qui bien que conservé offre des variations propres aux différents genres d'archées, et constitue donc un support privilégié d'identification (Luton et al., 2002; Denman et al., 2007; Wright et al., 2007; Zhou et al., 2009). Pour les eucaryotes protozoaires et champignons des séquences spécifiques de l'ADNr18S (Wright et al., 1997; Brookman et al., 2000), ont initialement été utilisées avant que d'autres séquences génomiques ne soient développées pour identifier les espèces en routine (Denman et al., 2008; Kittelmann et al., 2012; Kittelmann et al., 2013).

Les techniques de génétique moléculaire permettent de statuer sur la richesse des communautés microbiennes, l'abondance des différents microbes, leur association spécifique, autant d'indices qui renseignent sur l'état des communautés microbiennes et leur efficacité dans la digestion de l'alimentation de l'hôte (Kocherginskaya et al., 2001; Kong et al., 2010; Jami et Mizrahi, 2012). Une alimentation monotone conduit à un microbiote peu diversifié, plus vulnérable aux perturbations (changement dans la ration, apparition d'un pathogène, utilisation d'un médicament par voie orale). Le rumen est un écosystème composé de nombreuses niches écologiques liées à la digestion des aliments et occupées par les différents groupes de microorganismes évoqués ci-dessus. Chacun de ces groupes sera donc présenté rapidement, avant de s'intéresser plus spécifiquement à leur action communautaire sur la dégradation de la matière ingérée.

Les bactéries et bactériophages

Organismes procaryotes d'une grande diversité de type coques ou bacilles, les bactéries se multiplient par voie asexuée et scission binaire, et sont les microbes les plus nombreux dans le rumen ($10^{11}/L$, Morgavi et al., 2013). Plusieurs systèmes de classement ont été développés depuis leur première découverte en 1919 en fonction de la morphologie des bactéries, de leur position dans le rumen (Kong et al., 2010) ou de leur activité, et couramment désormais de leur phylogénie grâce aux outils moléculaires (Krause et Russel, 1996; Tajima et al., 1999; Li et al., 2012). En dehors de leur systématique, il est possible de grouper les bactéries de manière utilitariste selon leur état libre dans le rumen, associé aux particules alimentaires, attaché à l'épithélium ruminal ou lié à la surface des protozoaires. Ce classement par position (épithéliale, libre...) (Williams et Strachan, 1984), qui indique les affinités de substrats des bactéries, et la niche occupée, renseigne aussi sur le taux de renouvellement des populations bactériennes qui dépend du statut pélagique ou benthique.

Il est aussi possible de classer les bactéries selon leur activité et le substrat qu'elles dégradent : cellulolytique, hemicellulolytique, protéolytique, amilolytique, utilisatrice d'urée, d'acide (dont acide lactique), ou de lipides à longues chaînes. Mais les bactéries ne sont pas strictement spécialisées dans l'une de ces activités ou ressources (cellulose, amidon...), et associent plusieurs fonctions (Cai et al., 2010). Le classement par activité repose sur la part relative accordée à une fonction par rapport aux autres dont elle est capable, mesurée par l'intensité de l'expression de gènes codant pour des enzymes liées à ces activités (Suen et al., 2011). Ce classement rencontre certaines limites, parce qu'il est souvent nécessaire de cultiver les bactéries pour en déterminer l'activité, or toutes ne peuvent être élevées *in vitro* (Krause et Russel, 1996). Cependant ce biais s'amenuise avec les analyses quasi *in vivo* à partir de jus de rumen frais sans intermédiaire technique type culture.

Les bactéries se nourrissent par digestion externe, i.e. elles produisent à la surface des particules alimentaires des enzymes capables de digérer la cellulose, l'hémicellulose ou un autre substrat précédemment cités puis absorbent les produits de digestion au travers de leur paroi (Lamed et al., 1987; Hobson et Stewart, 1997). La digestion des substrats, la fermentation anaérobie dans le cas du rumen, se poursuit dans le cytoplasme bactérien pour procurer à celle-ci son énergie.

Les bactériophages, sont des virus parasites des bactéries du rumen qui participent à la régulation des populations de leurs hôtes (Klieve et Bauchop, 1988). Des études récentes révèlent que leur rôle ne se limiterait pas au contrôle des populations bactériennes mais qu'ils produiraient des enzymes qui faciliteraient la digestion de la cellulose (Anderson et al., 2017).

Les microorganismes fongiques

Les champignons du rumen sont considérés comme anaérobiques stricts, organismes eucaryotes ils se reproduisent par voie asexuée, sporulent comme dans les milieux terrestres, et se rangent parmi les champignons primitifs monocellulaires. Ils sont présents très précocement dans le rumen et ont été observés chez des veaux de quelques semaines. Tardivement découverts comparativement aux autres microorganismes du rumen, ils ont d'abord été confondus avec des protozoaires par Liebetanz lorsqu'il les observe en 1910 jusqu'à leur identifications morphologiques par Orpin, (1975). La génétique

moléculaire (Kittelman et al., 2012; Gruninger et al., 2014) a ensuite révélé qu'il s'agissait d'un groupe monophylétique comprenant 5 genres. Les cinq genres majoritaires identifiés sont *Néocallimatis*, *Pyromices*, *Caecomycetes*, *Orpinomyces* et *Anaeromyces* (Kittelman et al., 2012; Koetschan et al., 2014).

Les champignons anaérobiques du rumen montrent des statuts pélagiques et benthiques, et occupent donc les phases liquides et solides du jus de rumen (**Figure 1. 1**). Ils sont libres dans le rumen au stade zoospore et se meuvent grâce à leurs flagelles qui peuvent être unique ou multiple selon le genre du champignon. Il est constitué d'un « corps », le cyste, entouré d'une membrane de chitine qui héberge les organites, ainsi que le noyau protégé par le manteau nucléaire (Gordon et Philipps, 1998). Les zoospores colonisent les débris végétaux dont la surface est lésée en s'enkystant, puis s'ancrent au substrat en développant des rhizoïdes qui pénètrent les couches moins superficielles des végétaux (Baushop, 1979; Ho et al., 1988; Gruninger et al., 2014). Lorsque le rhizoïde s'avère anucléé le champignon est considéré comme monocentrique, lorsqu'il possède un ou plusieurs noyaux le champignon est dit polycentrique (Gordon et Philipps, 1998). Les champignons monocentriques sont les mieux appréhendés actuellement, et les séquences du cycle de développement décrites ici ne concernent donc que ces derniers (Lowe et al., 1987a; Gruninger et al., 2014) (**Figure 1. 1**). Les champignons monocentriques sont encore différenciés selon le mode de sporulation et la résidence du noyau dans le thalus (voie endogène ou exogène illustrée **Figure 1. 1**). Un cycle complet dure de 18 h à 32 h (Gordon et Philipps, 1998), et la colonisation des substrats dépend de leur temps de séjour dans le rumen.

Les champignons, comme les bactéries, digèrent les aliments en sécrétant des enzymes capables de solubiliser les fibres végétales (Akin et Benner, 1988; Gordon et Philipps, 1998). Le bouquet enzymatique des champignons du rumen montre la présence de cellulase et de xylanase (Lowe et al., 1987b; Mounfort et Asher, 1989), capable de solubiliser les lignines (voir section réseau trophique du même chapitre). Les molécules ainsi solubilisées sont internalisées dans le cytoplasme des champignons, et fermentées (Hobson et Stewart, 1997). Les champignons rentabilisent la formation d'énergie grâce à leurs hydrogénosomes, organites spécialisés qui concentrent les enzymes liées aux réactions d'oxydo-réduction qui conduisent à la production d'ATP (Hackstein et al., 1999; Voncken et al., 2002). L'hydrogénosome dériverait de la mitochondrie (avant passage à l'anaérobie) (Van der Giezen et al., 1997; Van der Giezen et al., 2002; Embley et al., 2003), les champignons du rumen auraient perdu les enzymes relatives aux réactions aérobiques et acquis les enzymes clefs telles que l'hydrogenase et la pyruvate ferredoxine oxydase (Hackstein et al., 1999; Van der Giezen et al., 2002; Voncken et al., 2002). Du point de vue du champignon, l'hydrogénosome est « une centrale énergétique », du point de vue des microorganismes voisins, cet organite produit de l'hydrogène et du formate pour le milieu ruminal, recyclables par d'autres microorganismes comme les archées (formation de méthane).

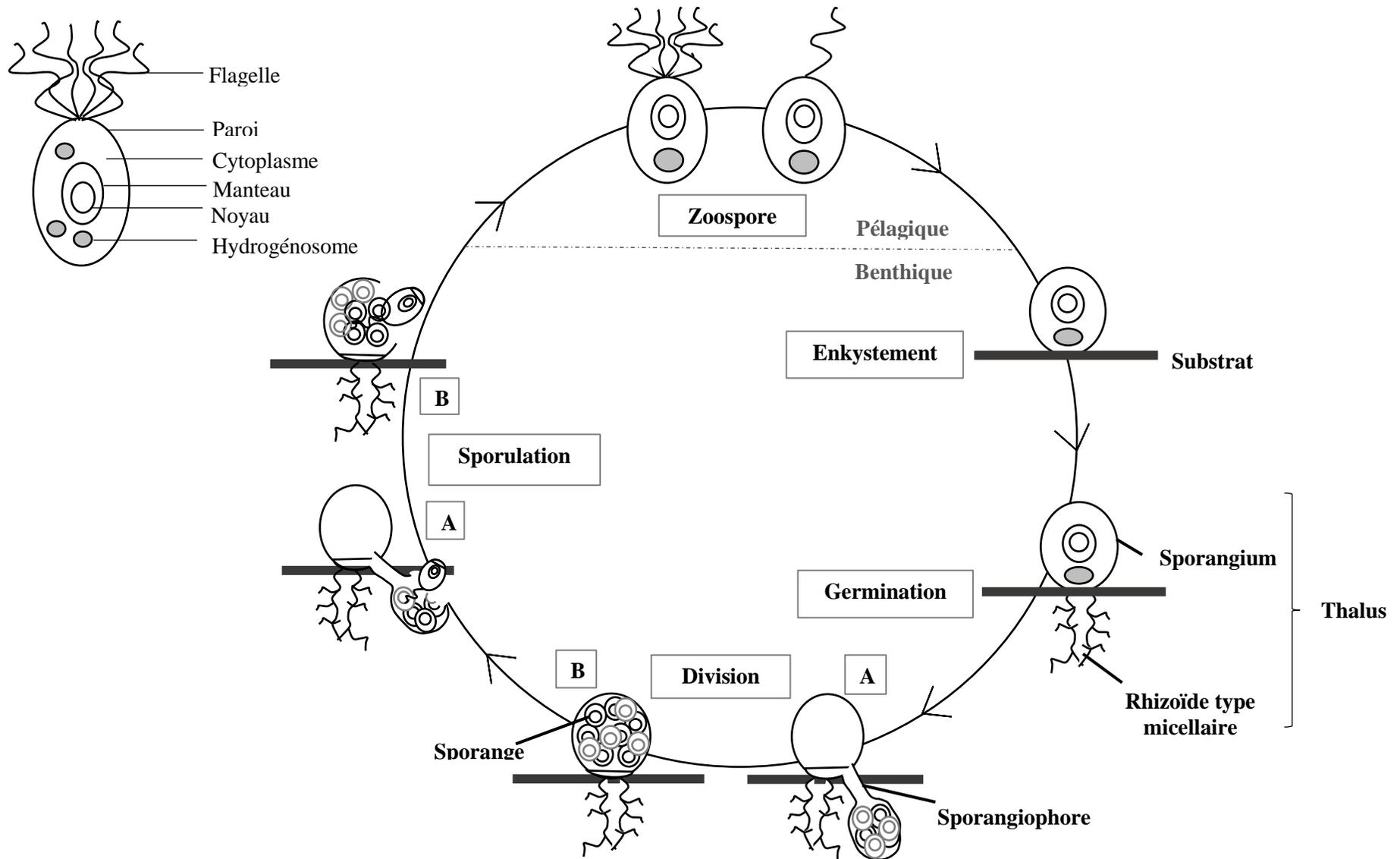


Figure 1.1 Cycle reproductif des champignons monocentriques, A : endogène et B : exogène. Phases clés du cycle : Enkystement, Germination, Division, de Sporulation et de spore libre. D’après Lowe et al., 1987a; Gruninger et al., 2014.

En haut à gauche prototype d’une zoospore de champignon monocentrique simplifié.

Les protozoaires

Les protozoaires représentent les plus grands organismes hébergés par le rumen, et les premiers à être identifiés en 1843). Il s'agit de protistes eucaryotes anaérobiques complexes avec la présence d'organelles spécialisées (vacuole contractile assurant le mouvement, vacuoles digestives, pore d'excrétion, nuclei, hydrogenosome). Ils sont libres dans le rumen et se meuvent via leurs cils ou leurs flagelles pour s'associer aux débris végétaux qu'ils dégradent avec les autres microorganismes.

La classification des protistes a subi de nombreux remaniements récents car il s'agit d'un groupe paraphylétique rassemblant des organismes dont les parentés sont encore débattues. Les protozoaires du rumen sont représentés par 2 classes, les flagellés et les ciliés, ces derniers représentant la majorité des protozoaires habitant le rumen (10^5 - 10^6 /ml) (Morgavi et al., 2013). Les flagellés sont de petites tailles (4-15 μ m) et ne sont représentés que par 4 genres et 5 espèces ; tandis que les ciliés aux dimensions plus importantes (200–600 μ m en moyenne) sont répartis en 19 genres (Ogimoto et Imai, 1981). La détermination des protozoaires est essentiellement fondée sur la morphométrie via des clefs d'identification très développées pour les ciliés et plus difficilement exploitables pour les flagellés dont la taille limite la fiabilité des résultats (Ogimoto et Imai, 1981). La méthode visuelle d'identification par clefs en observant sous microscope électronique des extraits de jus de rumen, est usuellement employée car elle permet de compter les individus et donc de connaître leur concentration respective. Des méthodes moléculaires sont également développées, et complètent l'étendue d'identification que permettent d'appréhender les clefs d'identification (Wright et al., 1997; Newbold et al., 2015).

Le rôle des protozoaires du rumen dans la digestion des végétaux ingérés est souvent mésestimé par rapport à celui des bactéries et des champignons (Takenaka et al., 2004) malgré la synthèse d'enzyme commune (Devillard et al., 1999), car les expériences de défaunation à court terme ne provoquent pas d'effet néfastes sur la rumination (Newbold et al., 2015). Les protistes en général, se nourrissent par phagocytose (Hobson et Stewart, 1997), et digèrent les aliments internalisés soit dans des vacuoles, soit dans l'endoplasme directement. Cette particularité leur permet de consommer des aliments de grandes tailles, des particules de végétaux ingérés par l'hôte mais aussi des bactéries, des champignons et d'autres protozoaires. Ils participent donc activement à la régulation des populations de microorganismes dans le rumen (Hobson et Stewart, 1997).

L'anaérobie s'est accompagnée d'adaptation notamment en termes de production d'énergie. Certains protozoaires renferment dans leur cytoplasme des vacuoles type hydrogénosomes (Yarlett et al., 1984; Van der Giezen et al., 1997), comme les champignons, cet organite s'avère donc une convergence évolutive chez ces 2 groupes d'eucaryotes. L'hydrogénosome ne semble pas indispensable pour la vie anaérobie, et les enzymes présentes dans cet organite existent chez les bactéries et chez certains protozoaires à l'état libre dans le cytoplasme. Le confinement de ces enzymes dans l'hydrogénosome permet cependant la production d'ATP supplémentaires et optimise la production d'énergie.

Les archées

Les archées (méthanogènes) n'appartiennent pas à l'embranchement des bactéries mais sont bien dissociées de ces dernières (Hug et al., 2016). Le concept d'archées date des années 70, avec la découverte des premiers organismes extrêmophiles dans les geysers et les puits océaniques à laquelle a fait suite l'identification dans des milieux moins surprenants comme les sols ou le rumen où leur pH de prédilection se situe entre 6 et 8. Comme les bactéries leur ADN est circulaire, mais elles possèdent des similarités avec les eucaryotes notamment pour les mécanismes de transcription (Keeling et al., 1994). En revanche l'ARNr a la même structure que chez les eubactéries. Les archées sont subdivisées en 3 classes : *Crenarcheota*, *Nanorcheota*, et *Euyarcheota*, ces dernières qui comprennent les méthanogènes (strictes et partiels) regroupent 5 ordres *les methanococcales*, *les methanobacterales*, *les methanomicrobiales*, *les methanosarcinales* et *les methanopyrales* (Liu et Whitman, 2008).

Chez les ruminants, les méthanogènes s'avèrent anaérobiques strictes, ils réduisent le CO₂ via l'H₂ libéré par les réactions de fermentations (voir section Processus de fermentation) et rejettent du méthane. La réduction du CO₂ en CH₄ dite méthanogenèse est la seule source d'énergie des archéobactéries méthanogènes du rumen. Les méthanogènes sont donc hydrogenotrophes et utilisent comme principal substrat le CO₂, contrairement aux méthanogènes issus d'autres milieux (méthylotrophes et acétotrophes) qui peuvent produire leur énergie à partir du groupement méthyl ou d'acétate. Ils représentent une proportion faible de la flore microbienne du rumen, mais leur présence est très précoce (Skillman et al., 2006) et colonisent le tube digestif comme leurs homologues bactériens par ensemencement maternel.

Dans le rumen, les archées peuvent se trouver libres, attachées aux aliments, fixées sur l'épithélium ruminal, associées à la surface des protozoaires, ou dans le cytoplasme des protozoaires avec lesquels elles entretiennent des relations endosymbiotiques (Janssen et Kirs, 2008; Fenchel et Finlay, 2010). Cette localisation dans le rumen pourrait être induite par la nécessité de se trouver à proximité d'une source d'hydrogène donc de microorganismes fermentant les aliments d'où cette répartition ciblée, mais l'abondance des méthanogènes libres ou associés aux protozoaires ne semble pas diverger (Belanche et al., 2014). Le tropisme pour les protozoaires n'a pas encore d'origine bien défini, les méthanogènes en surface ou à l'intérieur des protozoaires seraient des espèces différentes et certains auteurs avancent une spécificité d'hôtes (Ohene-Adjei et al., 2007). Dans le cas des méthanogènes endogènes, l'hypothèse d'une endosymbiose (et non une simple relation de commensalisme) est suggérée puisque l'hydrogénase indispensable pour la fermentation anaérobie des protozoaires est rétroinhibée par la quantité d'H₂, inhibition qui serait levée en présence des méthanogènes. La présence de l'hydrogénosome serait même selon certains auteurs indispensable pour établir l'endosymbiose (Wrede et al., 2012). L'action des méthanogènes pour la régulation de la teneur en H₂ est effective même lorsque ceux-ci ne sont pas endosymbiotiques car l'H₂ dissout est évacué par des microorganismes vers le milieu ruminal. Le rôle des archées dans le rumen s'avère très important puisqu'elles contrôlent la teneur en H₂ du milieu et donc un environnement favorable pour la fermentation anaérobie (voir processus de fermentation).

Réseau trophique

Digestion de la matière organique ingérée

L'alimentation des ruminants se compose de fibres végétales brutes (fourrages verts, foin ou ensilés) riches en polysaccharides (cellulose, hemicellulose...), de lipides (tourteaux, graines d'oléagineux...), de sources d'énergie très digestibles très concentrées en amidon, sucres simples et/ou matières azotées (concentrés), et fréquemment de compléments vitaminés et minéraux. Les minéraux sont absorbés partiellement par les microorganismes pour leur propre croissance (Broudiscou et al., 1999a; Broudiscou et al., 1999b), puis seront restitués à l'hôte lors du passage dans l'intestin des microbes fixés aux particules alimentaires (Mackie et al., 2001). Les fibres végétales sont dégradées par les microorganismes qui produisent des enzymes extracellulaires afin de solubiliser les fibres puis de les lyser pour en extraire les constituants qu'ils pourront fermenter dans leur cytoplasme. Les fibres végétales sont principalement constituées de cellulose, d'hémicellulose et de lignine qui sont respectivement solubilisées par des enzymes de la famille des glycosyl-hydrolase et xylanases (Krause et al., 2003). Les principales barrières à l'attaque microbienne sont la cuticule et l'épiderme des végétaux (Ribeiro et al., 2016), les liaisons qui unissent la cellulose à l'hémicellulose ainsi que la lignine et les parois végétales. La mastication lors de la prise alimentaire et la rumination endommagent l'épiderme et offrent des zones de fragilité qui facilitent la colonisation par les microorganismes et le développement de leur activité (Beauchemin et al., 1993; Kononoff et al., 2003). Les étapes de la colonisation microbienne du rumen sont i) l'adhésion aux particules alimentaires végétales, ii) la solubilisation des polymères de cellulose, hémicellulose et lignine, iii) la lyse des polymères en oligomères, l'internalisation des oligomères, leur fermentation (**Figure 1. 2**).

Certains microorganismes synthétisent des enzymes dont les substrats sont communs et leurs interventions lors de la dégradation des fibres végétales sont donc redondantes (Devillard et al., 1999). Ce qui implique qu'en cas de modifications de la structure des communautés microbiennes des mécanismes de compensation puissent palier aux changements relatifs des proportions de certains microorganismes. En fonction de leur synthèse enzymatique les microorganismes interviennent de manière séquentielle dans la dégradation des fibres végétales, les bactéries amylolytiques, protéolytiques ou lipolytiques ne pouvant profiter de leurs ressources qu'une fois les barrières inter- et intra-cellulaires des végétaux lysées après action des bactéries, champignons et protozoaires équipés de cellulases et de xylanases. Les bactéries fibrolytiques sont les premières colonisatrices des débris végétaux auxquelles elles s'attachent et sécrètent des exopolymères (glucose, xylose, mannose principalement ; (Weimer et al., 2006) qui constituent un biofilm qui stabilise leur ancrage et constitue un espace tampon avec la phase liquide du rumen (Cheng et al., 1981; Leng, 2014). La formation du biofilm, est progressive, et aux bactéries initiant la formation du biofilm se greffent d'autres colonies (fibrolytiques ou non fibrolytique) qui elles aussi sécrètent des polymères qui enrichissent la matrice du biofilm (Cheng et al., 1981).

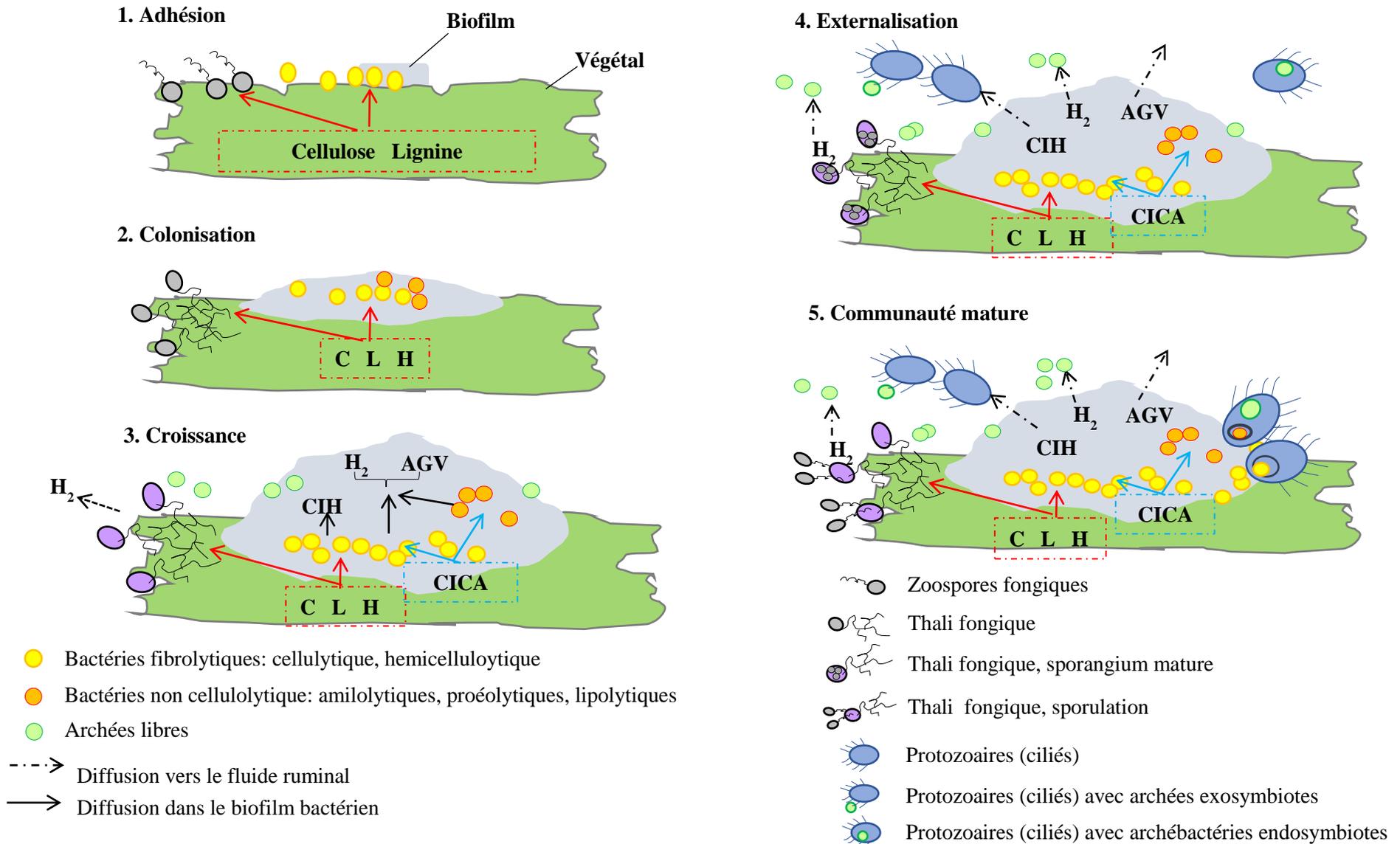


Figure 1. 2 Réseau Trophique.

Schéma synthétique de l'initiation puis de la maturation de la communauté microbienne sur un substrat alimentaire, incluant les étapes de colonisation en cascade, de conception du biofilm bactérien et de synthèse des composés organiques (CLH : Cellulose, Lignine, hemicellulose, CICA composé intracellulaire alimentaire : amidon, lipide, protéines, CIH : composé intermédiaire d'hydrolyse type ose (Cheng et al., 1981; Harrison et al., 2005; Leng, 2014).

Le biofilm, devient alors une zone d'échange (Cheng et al., 1981; Harrison et al., 2005) (**Figure 1. 2**), un consortium bactérien, où stagnent les produits de digestion et de fermentation des bactéries fibrolytiques et non fibrolytiques, avant de diffuser dans le liquide ruminal. Le temps de rétention des produits bactériens permet une optimisation de leur utilisation par les différentes bactéries. Les biofilms ne recouvrent pas la totalité des débris végétaux et n'empêchent pas la colonisation par les champignons qui s'amarrent et s'enracinent, permettant la digestion plus profonde des tissus végétaux. Les protozoaires n'internalisent pas le biofilm, ils dégradent la surface des débris végétaux mais sont aussi prédateurs des bactéries et des fungi. Les méthanogènes participent à la dynamique de la digestion de la cellulose de manière indirecte car l'excès d'hydrogène inhibe l'activité des autres microbes. En l'utilisant pour réduire le CO₂ ils permettent de maintenir un environnement favorable pour la digestion de la matière organique ingérée.

La présence du film bactérien peut être considérée comme un élément de facilitation favorable à l'ensemble des bactéries qui s'y trouvent qu'elles en soient à l'initiative ou qu'elles le rejoignent plus tardivement. A cette facilitation généraliste, s'ajoute des relations de facilitation spécifiques concernant l'action d'une espèce vis-à-vis d'une ou plusieurs autres comme l'action positive *S. bovis* qui favorise la croissance bactérienne de *R. albus* sous certaines conditions (Chen et Weimer, 2001). La facilitation s'applique à des espèces réalisant des activités différentes, tandis que la synergie qualifie l'augmentation d'une activité partagée par plusieurs organismes de groupes différents. Lee et al. (2000) a mis en évidence par exemple l'intensification de la dégradation de la cellulose et une augmentation de la carboxyméthyl-cellulase par les bactéries et les champignons lorsque ceux-ci sont en association plutôt qu'individuellement (l'intensité de l'effet synergétique dépend cependant du temps d'incubation). Ce phénomène est probablement induit par le fait que bactéries et champignons n'occupent pas exactement la même niche physique, les bactéries agissant en surface et les champignons accédant plus en profondeur grâce à leurs rhizoïdes. Des microbes établis préférentiellement sur la même zone des débris végétaux sont plus susceptibles d'entrer en compétition, comme révélé par les travaux de Chen et Weimer (2001) où la présence de *R. albus* réduit l'activité de *R. flavifasciens*, lorsqu'elles sont en co-culture avec *F. succinogenes*. Si *R. flavifasciens* n'avait pas de rôle significatif lors de cette expérience, Fondevila et Dehority (1996) ont souligné son action inhibitrice sur *F. succinogenes* dont la croissance est diminuée, lorsqu'elles sont cultivées en association.

Les relations entre microorganismes sont régies par une complexe communication chimique médiée par la production par les microbes de molécules nommées génériquement bactériocines (Leng, 2014), mais également par le simple fait que la complémentarité de leurs activités permet le maintien de concentrations en substrats et en produits de dégradation à des niveaux favorables. Dans ce contexte la place des protozoaires est particulière, puisque leur position au sommet de la chaîne trophique leur confère un rôle de contrôle des populations bactériennes et fongiques, et parce qu'ils établissent des exo, endo-symbioses avec certains méthanogènes et bactéries (Levy et Jami, 2018). La défaunation engendre une diminution de l'efficacité d'enzymes clés de la dégradation de la cellulose et de l'hémicellulose (cellulase, xylanase, α -D et β -D glucosidase, xylosidase) et une baisse de la production d'AGV (Eugène et al., 2004a). Dans sa revue de synthèse, Eugène et al. (2004b) montrent que la défaunation ne conduit cependant pas à une diminution de la digestibilité des fibres dans le rumen ni à une baisse de la conversion énergétique des aliments, en revanche l'absence de protozoaires induit une augmentation de

la croissance bactérienne et du volume du contenu ruminal (travaux menés sur ovin et bovin). La défaunation ne constitue donc pas une solution pour améliorer l'exploitation des fourrages, mais tend à réduire la production de méthane (McAllister et Newbold, 2008).

Processus de fermentation entérique

La digestion des fibres par les microorganismes du rumen libre, comme expliqué ci-dessus, des composés solubles et notamment des éléments de type oses (amidon, pentose, hexose) qui sont internalisés par les microbes. La digestion anaérobie des sucres, dite fermentation entérique, génère de l'énergie sous forme d'ATP et n'est pas complète, i.e. la dégradation du substrat n'est pas totale et laisse à la fin de la réaction de petites molécules terminales non fragmentables : les Acides Gras Volatiles (AGV). Les premières étapes de l'hydrolyse intra-cytoplasmique des sucres libèrent du pyruvate dont la dégradation peut suivre plusieurs voies de fermentation différentes. Ces voies sont désignées par le nom de la molécule terminale qu'elle produit à l'issue de la réaction enzymatique. La **Figure 1. 3** synthétise les différentes voies de fermentation du pyruvate en acétate, propionate et butyrate. D'autres AGV minoritaires sont produits via d'autres voies non présentées du fait de leur contribution marginale. Le NADH et le NAD⁺ sont considérés comme les échangeurs d'hydrogène des réactions de fermentation dans le rumen (Hegarty et Gerdes, 1999; Offner et Sauvant, 2006). Les voies de fermentation n'ont pas les mêmes bilans hydrogène, les AGV impaires tel que le propionate incorporent des atomes d'hydrogène lors de leur synthèse, tandis que les AGV paires (acétate, butyrate) libèrent des atomes d'hydrogènes lors de leur production. L'hydrogène constitue un facteur limitant très important pour les activités des microorganismes, une forte concentration en H₂ inhibant la ferredoxine-oxydoreductase à l'origine des réactions de fermentation du pyruvate (Hegarty et Gerdes, 1999). Dans le cytoplasme des microbes producteurs d'AGV, l'hydrogène peut intégrer d'autres activités cellulaires ou être expulsé dans le milieu ruminal. Les concentrations respectives moyennes des AGV : acétate 66 %, propionate 19%, butyrate 11% et mineur <5%, indiquent que la voie fermentaire privilégiée est celle de l'acétate avec des ajustement selon le type d'aliment (Sauvant et al., 2011). D'un point de vue énergétique en considérant la chaîne réactionnelle glycolyse-AGV en moyenne 4.25 moles d'ATP sont produites par mole de glucose (sous-entendu / mole d'ose simple) par la voie de l'acétate, 4 par celle du propionate et 3 par celle du butyrate. La production d'énergie sous forme d'ATP n'explique pas seule la stœchiométrie des AGV, et les lois de thermodynamiques modélisées pour les conditions ruminales offrent des résultats pertinents avec les données biochimiques trouvées *in vivo* et *in vitro* (Offner et Sauvant, 2006; Sejrsen et al., 2008). La formation des AGV à partir du pyruvate étant spontanée, les règles de thermodynamique et le bilan ADP/ATP déterminent la contribution relative des différentes voies de fermentation (Sejrsen et al., 2008). Cependant l'orientation vers l'une ou l'autre voie de fermentation est régulée par la concentration en produits de réaction, notamment la concentration en hydrogène du cytoplasme, une concentration élevée stimulant la synthèse de propionate et une concentration plus faible privilégiant les AGV à nombres paires de carbone (Popova et al., 2011). L'hydrogène libéré lors de la fermentation constitue un facteur limitant pour la cellule et son extraction vers le milieu extérieur s'effectue par diffusion sous différentes formes (Hegarty et Gerdes, 1999): H₂ libre car apolaire, H₂ lié à une molécule lipophile, H₂ lié à du formate, H⁺ évacué par la pompe à proton.

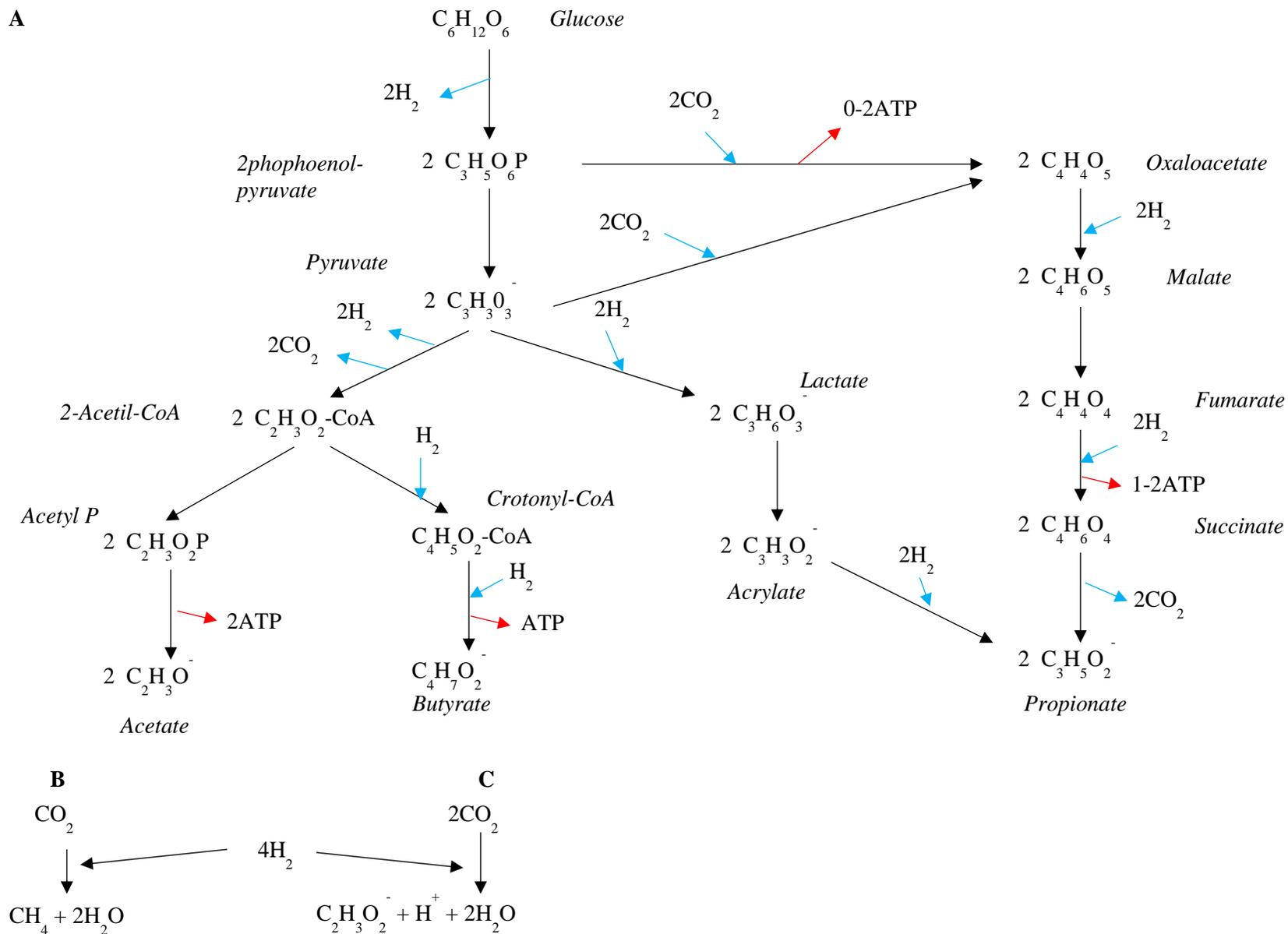


Figure 1. 3 Synthèse des AGV principaux (A), méthanogénèse (B) et acétogénèse (C) (Sejrsen et al., 2008)

Après réduction de l' H_2 (**Figure 1. 3**) par les archées, le CH_4 sera ensuite érucé et relâché dans l'atmosphère (Morgavi et al., 2010). L'hydrogène est recyclé par la méthanogenèse principalement, et en moindre proportion par l'acétogenèse, par la voie du fumarate, par association avec du soufre ou du nitrate. L'acétogenèse est moins thermodynamiquement favorable que la méthanogenèse, à l'inverse de la production de fumarate qui s'avère pourtant plus avantageuse d'un point de vue énergétique (Sejrsen et al., 2008). Ces puits alternatifs d' H_2 sont des mécanismes moins fréquents et ne sont développés que par un nombre limité d'espèces. Ils occupent des niches (milieu avec fortes pression partielle d' H_2 par exemple) et stagnent à un niveau faible qui peut être augmenté artificiellement (ajout de nitrate, d'acétate, composé anti méthanogène) mais restent toujours inférieurs à la méthanogenèse. L'intérêt porté à la production de méthane depuis les années 1950, a généré de nombreuses expériences *in vivo* et *in vitro* mesurant simultanément la composition chimique de l'alimentation, les concentrations d'AGV, les émissions de CH_4 , le potentiel redox, etc... et leurs variations avec l'alimentation. Cette accumulation de données, le plus souvent à l'échelle de l'animal, mais aussi plus récemment grâce aux progrès technique à l'échelle de l'exploitation ont permis la réalisation de modèles prédictifs (Lee et al., 2000; Ellis et al., 2008; Sauvant et al., 2011; Charmley et al., 2016). Les prédictions d'après la stœchiométrie des AGV, sont moins soutenues que celles à partir de l'alimentation (Robinson et al., 2010), en raison de la difficulté à déterminer la production précise des AGV, que leur concentration dans le jus ruminal ne traduit pas exactement.

Les émissions de méthane dépendent du comportement des communautés microbiennes, et de la transformation des substrats (alimentation) en AGV. Le méthane pourrait donc être prédit en fonction de la synthèse des AGV, cependant la production pure d'AGV pendant la fermentation est plus difficilement estimable en raison de la transformation d'un AGV vers un autre et du taux de diffusion des AGV au travers de la paroi du rumen vers l'organisme hôte. L'alimentation et ses effets sur les communautés microbiennes du rumen est encore, dans l'état actuel des connaissances, le plus simple moyen d'agir sur la production de méthane entérique.

La composition des communautés microbiennes du rumen est l'un des facteurs principaux qui déterminent la digestibilité des aliments et la production d'AGV, et donc la valorisation de la ration par les animaux sous forme d'énergie et de méthane. La description des acteurs et des activités du rumen, assis les mécanismes fondamentaux à l'origine des émissions de méthane et de l'énergie disponible pour les ruminants.

1.1.2. Alimentation et émission de méthane entérique

Fourrages tropicaux et fermentation entérique

Les microorganismes présentés précédemment ont pour principaux substrats les carbohydrates mais sont capables de dégrader d'autres composés. La nature et la présentation des aliments, agissent sur l'activité des microorganismes et la structure des communautés microbiennes du rumen.

La qualité des rations, i.e. leur valeur alimentaire est fonction de leur digestibilité et de la composition de leur Matière Organique. La digestibilité des composants intracellulaires s'avère totale, mais celle de la paroi végétale dépend de sa teneur en lignine et hemicellulose moins digestible que la

cellulose (Baumont et al., 2009). Les teneurs en fibres totales sont estimées par la technique *Neutral Detergent Fibre* (NDF), la teneur en hemicellulose déterminée par *Acid Detergent Fibre* (ADF) et la proportion de lignine par *Acid Detergent Lignin* (ADL) (Van Soest, 1967; Van Soest, 1968). Ces différentes fibres traduisent relativement bien le degré de digestibilité d'un fourrage, et sa tendance à stagner dans le rumen évaluée par l'unité d'encombrement (Jarrige, 1995). La taille de la paroi cellulaire et la teneur en lignine augmentent avec la croissance de la plante et son vieillissement (Vanholme et al., 2010), diminuant de ce fait sa digestibilité (Jung et Vogel, 1986; Jung et al., 1997). En conséquence, la maturité du fourrage influe directement sur sa valeur alimentaire, d'autant que les jeunes pousses sont plus concentrées en nutriments (Kilcher, 1981; Buxton, 1996). Plus un fourrage est digestible et plus le niveau de fermentation et donc de méthane produit sera important. Toutefois, la nature du fourrage agit de manière concomitante sur la digestibilité et la synthèse de méthane, les légumineuses ou certains ensilages améliorant la digestibilité ou favorisant la production de propionate (Archimède et al., 2011a). A l'échelle de l'animal un fourrage plus digestible est mieux valorisé (croissance, embonpoint, production de lait) et les émissions de méthane par unité de produits s'avèrent plus faibles.

A maturité égale, les parois des légumineuses contiennent moins de fibres que les graminées et plus de protéines, un fourrage préférentiellement constitué de légumineuses matures (post épiaison) sera donc qualitativement plus intéressant. Les fibres constitutives des légumineuses sont moins digestibles que celles des graminées mais en contrepartie la plante contient plus de carbohydrates solubles, et est plus ingestible (Buxton et Redfearn, 1997) (**Figure 1. 4**). L'activité microbienne est affectée par la nature des fourrages (espèce et conservation), quantitativement avec des effets directs sur leur capacité à dégrader la MO, et qualitativement avec une production préférentielle de certains AGV par rapport à d'autres (Doane et al., 1997; Foster et al., 2011). L'enrichissement en légumineuse des régimes s'accompagne d'une augmentation dans le rumen de la concentration en ammoniac (nécessaire à la synthèse de protéine microbienne), du niveau de fermentation (concentration en AGV totaux plus élevée dans le rumen) (Ndlovu et Buchanan-Smith, 1985) et souvent de la production de butyrate et de propionate. Ces modifications de la production d'AGV s'accompagnent d'une diminution de la production de méthane (Hess et al., 2003; Archimède et al., 2011b).

L'ajout dans la ration de compléments types grains ou concentrés très digestibles, jouent sur le niveau de fermentation. Les grains d'orge par exemple augmentent significativement la production d'AGV globale et plus particulièrement de propionate et de valérate, sans agir sur celle des autres AGV (Tajima et al., 2000; Hristov et al., 2001). L'incorporation d'aliments de forte digestibilité comme le grain, certains ensilages ou les concentrés engendre généralement une élévation de la concentration en propionate dans le liquide ruminal au détriment de celle d'acétate (Tajima et al., 1999; Benchaar et al., 2007). Cet effet sur l'activité microbienne peut s'accompagner d'une action directe sur les microorganismes avec une diminution du nombre de protozoaires, ou de certaines bactéries lipolytiques mais dépend de la proportion dans la ration et du fourrage de base (Franzolin et Dehority, 1996; Weimer et al., 1999; Hristov et al., 2001; Benchaar et al., 2007). En effet l'adjonction de concentré contribue à l'acidification du rumen, or les protozoaires sont très sensibles au pH et disparaissent sous l'effet de l'acidité. Les fourrages n'ont pas tous le même rendement en méthane (exprimé en mol ou g/g de MS). En milieu tropical, les végétaux appréciés étant souvent de type C4 qui seraient plus méthanogènes que celles du type C3 (Archimède et al., 2011b). A l'inverse, selon les mêmes auteurs, les légumineuses

tropicales conduisaient à une émission de méthane entérique plus faible que les légumineuses tempérées, les 2 étant plus méthanogènes que des fourrages C3 mais moins que des C4. Les fourrages des milieux chauds (riches par nature en espèces herbacées C4) pourraient donc conférer aux ruminants domestiques une tendance à émettre plus de méthane.

Lorsque la région tropicale concernée, dans le présent document la zone sahélienne au Nord du Sénégal, connaît de surcroît des variations saisonnières de la qualité des fourrages, cette tendance pourrait s'accroître. En région sahélienne et subhumide l'année se scinde en période pluvieuse et sèche, la saison des pluies coïncidant avec la germination et le développement des végétaux. La croissance des herbacés est donc synchrone, les espèces de graminées et de légumineuses sont donc constituées de jeunes pousses très riches en azote (15% d'azote, Guerrin et al. 1988) en saison des pluies, et terminent leur développement à l'aube de la saison sèche devenant pauvre en azote (5 à 6.5 %, Guerrin et al. 1988). Ce qui implique qu'en période pluvieuse les végétaux seront plus riches en fibre digestibles, induisant potentiellement une plus importante production de méthane par quantité de fourrage (par g MS) que le reste de l'année, et plus importante qu'en milieu tempéré. En saison sèche, les fourrages ont atteint leur stade de maturité maximale et sont donc très peu digestibles d'autant qu'ils sont desséchés, ce qui les rendrait faiblement méthanogènes. A ces hypothèses doit s'ajouter le fait que le microbiote des ruminants domestiques dans cette région n'a été jamais ni prélevé ni analysé. Les microorganismes en présence ont pu évoluer et améliorer leur capacité à digérer ce type de fourrage très ligneux, le bilan méthane ne peut donc être certain.

Composés secondaires et communautés microbiennes

Les microorganismes du rumen sont sensibles aux substrats de fermentation qui leur sont offerts, mais également aux composés non digestibles contenus dans les végétaux, surtout les ligneux, qui peuvent intervenir sur leur activité. Les feuilles, écorces ou fruits sauvages que consomment les ruminants dans les zones tropicales, sont riches en azote mais également en composés secondaires (molécules de type tannins, saponines...) et huiles essentielles (Guerin, 1994). Des doses toxiques ou létales sont rarement présentes en concentration suffisante dans le milieu naturel pour l'animal hôte et pour les microorganismes du rumen. Les saponines et les tannins sont deux familles de composés secondaires extrêmement diversifiées, dont les propriétés et les espèces cibles sont tout aussi variées. Les saponines sont des glycosides de haut poids moléculaires dérivant de triterpène, qui agissent principalement sur les populations de protozoaires dont elles perturbent la structure externe en se liant aux stérols contenus dans la membrane (Patra et Saxena, 2009; Patra et al., 2012). Les expériences de (Goel et al., 2008) révèlent une chute des populations de protozoaires, des archées et des champignons après administration d'extrait de *Sesbania sesban*, de *Carduus pynoccephalus* ou de *Knautia arvensis*, chaque plante comportant un type de saponine différente. La production de méthane en revanche n'était négativement affectée que par *S. sesban*, impliquant que l'action des saponines sur les protozoaires n'engendre pas nécessairement d'atténuation des émissions de CH₄, bien que par leur intervention sur les protozoaires, les saponines agissent indirectement sur les méthanogènes et les bactéries qu'elles libèrent de la prédation. Les saponines n'interfèrent pas avec l'ensemble des espèces de protozoaires, les effets sont contrastés d'une saponine et d'une espèce à l'autre. Leur rôle sur les méthanogènes, champignons et bactéries ne se limitent pas à l'action médiée par les protozoaires, les saponines

interagissant directement avec ces populations microbiennes (Belanche et al., 2015), mais les conséquences dépendent également du type de saponine et de l'espèce cible et ne sont pas exclusivement inhibitrices (Bodas et al., 2012).

Les tanins, composés polyphénoliques, sont répartis en deux classes : hydrolysables et condensés (Khanbabae et van Ree, 2001). Les tanins hydrolysables (TH) appartiennent aux gallotanins et ellagotanins qui correspondent à des composés glycosidiques comprenant dans leur chaîne latérale de l'acide gallique ou de l'acide ellagique. Leur action sur les microorganismes du rumen s'avère peu documentée mais leurs effets sont supposés minimes (dû à leur propension à être hydrolysés). En revanche les tanins condensés (TC) qui sont des polymères d'unité flavonol auxquelles sont branchés des groupes phénoliques (phénol hydroxyle) peuvent complexer avec les protéines du milieu de manière durable (Jones et Mangan, 1977; Martin et Martin, 1983). Les protéines libres autant que membranaires peuvent réagir avec les TC telle que la pectine par exemple (Taira et al., 1997). Les groupes phénol hydroxyle des TC établissent des liaisons hydrogènes avec les protéines des membranes des bactéries (surtout Gram négative, Smith et al. (2005)), champignons, et protozoaires, engendrant des modifications de la perméabilité des membranes ou du fonctionnement du microbe. Comportant plusieurs groupes phénoliques, les TC disposent de plusieurs zones de liaison ce qui, ajouté à la diversité des cibles, engendre un grand potentiel d'action. En complexant avec des protéines liées à la cellulose, l'hémicellulose ou la pectine, les tanins diminuent les substrats disponibles pour les microbes du rumen (Smith et al., 2005), néanmoins les tanins n'étant jamais en concentration excessive dans l'alimentation des animaux, les conséquences sur la digestibilité ne sont pas toujours significatives. L'addition de tanin dans la ration tend à diminuer les populations de protozoaires et de méthanogènes (Tan et al., 2011; Bhatta et al., 2015), d'où l'intérêt porté à certaines essences riches en tanin comme le Quebracho ou le thé vert qui contribue à diminuer les émissions de méthane, lorsqu'ils sont administrés dans des concentrations toutefois élevées. Les effets rapportés sur les champignons concernent plus précisément les spores dont l'appariement au substrat est moins efficace en présence de tanin (Patra et Saxena, 2009). La présence de tanins dans les ligneux ou les légumineuses est très courante, et leur corrélation avec une diminution des émissions de méthane dépend de la concentration et de la famille de tanin considérée (Jayanegara et al., 2012; Hristov et al., 2013; Soltan et al., 2013; Moate et al., 2014).

L'effet des composés secondaires est également observable au niveau de la synthèse et de la concentration des AGV dans le rumen. Les graminées tropicales semblent conduire à la production d'AGV en proportions comparables à celles des graminées tempérées (Albores-Moreno et al., 2017 ; Albores-Moreno et al. 2018). Meale et al. (2011) convergent vers la même conclusion lorsqu'il s'agit des légumineuses. Cependant avec l'addition de gousses et feuilles d'arbres riches en saponines (Albores-Moreno et al., 2017 ; Albores-Moreno et al., 2018), la proportion de propionate augmentait de manière importante (+ 3 à +10% selon la concentration et l'essence d'arbre), ce qui diminuerait la disponibilité en H₂ du rumen. Ce qui conforte l'action anti méthanogène des fourrages tropicaux lorsque ceux-ci contiennent des composés secondaires, en n'agissant sur les produits de fermentation.

La consommation d'arbres et arbustes susceptibles de contenir ces composés secondaires, est courante chez les ruminants dans les pays tropicaux, par manque de pâturage, par prophylaxie, par opportunité (Guerin, 1994; Ickowicz, 1995; Ouédraogo-Koné et al., 2008), ou dans les stratégies du

Chapitre 1 : Revue bibliographique

développement de systèmes agroforestiers et sylvopastoraux. En zone semi-aride, notamment en Afrique de l'Ouest, les bovins consomment des ligneux lors de la saison sèche faute de fourrage. Les fruits et feuilles de l'*Acacia nilotica* (Goel et al., 2015) ou du *Sclerocarya birrea* réputés appétés sont riches en tanins, et ceux du *Balanites aegyptiaca* ou de *Boscia senegalensis* concentrés en saponines (Farid et al., 2002; Chapagain et Wiesman, 2007). Ces arbres des forêts sahéliennes peuvent être abrouvés en grande quantité par les animaux notamment les bovins si les pâturages s'avèrent insuffisants, et peuvent constituer jusqu'à 50% de leur régime alimentaire (Guerin et al., 1988; Ickowicz, 1995). Ils pourraient tendre à diminuer les émissions de méthane entérique, et ainsi le rendement méthane exprimé à l'échelle du fourrage ou de l'animal. Les composés secondaires agissent de manière structurelle sur les communautés de microorganismes puisqu'ils ne touchent pas l'ensemble des microbes mais ont des effets ciblés sur certains (Patra et al., 2012). L'impact n'est probablement pas limité à un changement transitoire des proportions respectives des différentes espèces de microorganismes, mais pourrait avoir au cours du temps sélectionné des microbes particuliers notamment capables de mieux solubiliser les lignines ou résister à certains composés secondaires. Il s'agirait alors de phénomènes évolutifs conduisant à une divergence des communautés microbiennes par rapport à celles observées chez les ruminants dans d'autres systèmes de production.

Le rumen, constitue ainsi un formidable incubateur, où les aliments sont digérés par les microorganismes hôtes, mais également un espace d'échange entre les ruminants et les microbes qu'il héberge. Les effets de l'alimentation sur l'environnement ruminal et les échanges du milieu ruminal chez le bovin, seront détaillés ci-après du fait du rôle nutritif essentiel de ces transferts directs au travers de la paroi ruminale.

Les mécanismes à l'origine de la transformation des aliments par les microbes du rumen, sont communs à tous les ruminants et leurs hôtes. Cependant ils sont sensibles aux éléments non dégradables comme les composés secondaires et les éléments structuraux (lignines, pectine...). Selon les régions du monde, la teneur de ces éléments dans les fourrages varie, or toute variation de l'activité microbienne est susceptible de modifier le niveau d'émission de méthane entérique des animaux. Au Sahel ces éléments sont très présents dans les fourrages naturels.

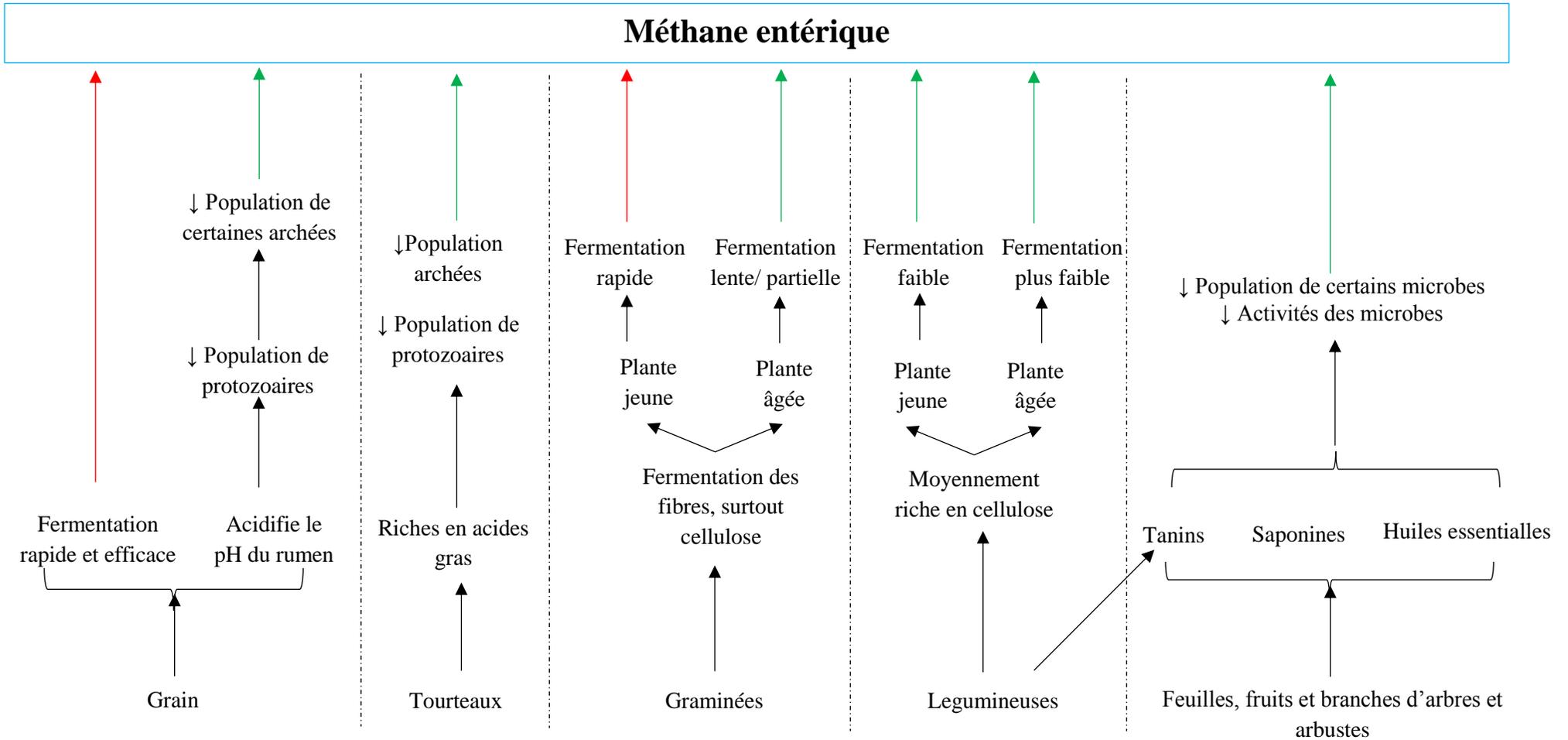


Figure 1. 4 Mécanismes d'action non exhaustifs, des aliments et leurs constituants sur les émissions de méthane entérique. Actions des compléments (grains, tourteaux) et des fourrages naturels (graminées, légumineuses, arbres et arbustes) sur la production finale de méthane entérique, en tenant compte de leurs propriétés chimiques principales mais pas du niveau d'ingestion. Les flèches rouges indiquent une action positive sur la fermentation entérique et donc une augmentation des émissions de méthane entérique ; les flèches vertes indiquent une inhibition de la fermentation et donc une diminution des émissions ; les flèches noires indiquent une cascade réactionnelle.

1.2. Métabolisme des bovins

1.2.1. Assimilation des AGV et des lipides microbiens

Les AGV principaux, issus de la fermentation entérique comme vu précédemment, sont l'acétate, le propionate et le butyrate. N'étant pas ou peu utilisés par les microorganismes ruminants, ils traversent la paroi du rumen (absorption) et rejoignent ensuite les vaisseaux sanguins irrigant le rumen puis la veine porte hépatique, puis sont captés partiellement (mais à des niveaux différents) par le foie avant de gagner la circulation générale et contribuer à la production d'énergie de l'hôte. En traversant la paroi du rumen, le butyrate est transformé en β -hydroxybutyrate (β -OHB) et devient un corps cétonique avant de gagner la circulation générale. Le propionate et l'acétate sont transférés sans modification de leur structure (**Figure 1. 5**).

Le cycle de vie, cf. la synthèse (anabolisme) et la dégradation (catabolisme) complète ou partielle des molécules produites par l'organisme (acides aminés, protéines, acides gras, cétones...) sont désignées sous le terme de métabolisme. Le nom de métabolisme s'applique en général à un groupe de molécules de même nature, se référant par exemple au métabolisme protéique ou lipidique. Cependant il peut aussi qualifier de manière plus générale la transformation par l'organisme de molécules de familles totalement différentes mais qui concourent à la même « utilité » pour les tissus. Le glucose, les cétones et les acides gras permettent tous de produire de l'énergie et sont communément regroupés sous le mécanisme de métabolisme énergétique, malgré leurs différences de structure et de famille chimique. Le métabolisme énergétique est lié aux réserves corporelles, qui correspondent aux tissus mobilisables pour la production d'énergie comme le tissu adipeux.

La Néoglucogenèse

La plupart des carbohydrates sont digérés par les microbes du rumen, il reste donc peu de sucre absorbable au niveau intestinal par les bovins et l'essentiel du glucose est synthétisé *de novo* par le foie à partir du propionate (Drackley et al., 2001). Dans les hépatocytes le propionate est transformé, dans la mitochondrie en succinyl CoA par une cascade de réactions, avant d'intégrer le cycle de Krebs pour devenir de l'Oxaloacétate (OAA) qui est détourné du cycle et devient du Phospho-Enol-Pyruvate (PEP) qui quitte la mitochondrie et sera le précurseur du glucose synthétisé *de novo*.

Une partie de ce glucose sera métabolisé directement par les hépatocytes pour leurs besoins énergétiques et le reste intègrera la circulation générale et sera utilisé par les tissus périphériques. Une faible partie initie la synthèse de glycogène dans le foie, réserve qui permet la libération rapide de glucose dans le sang lors d'une hypoglycémie.

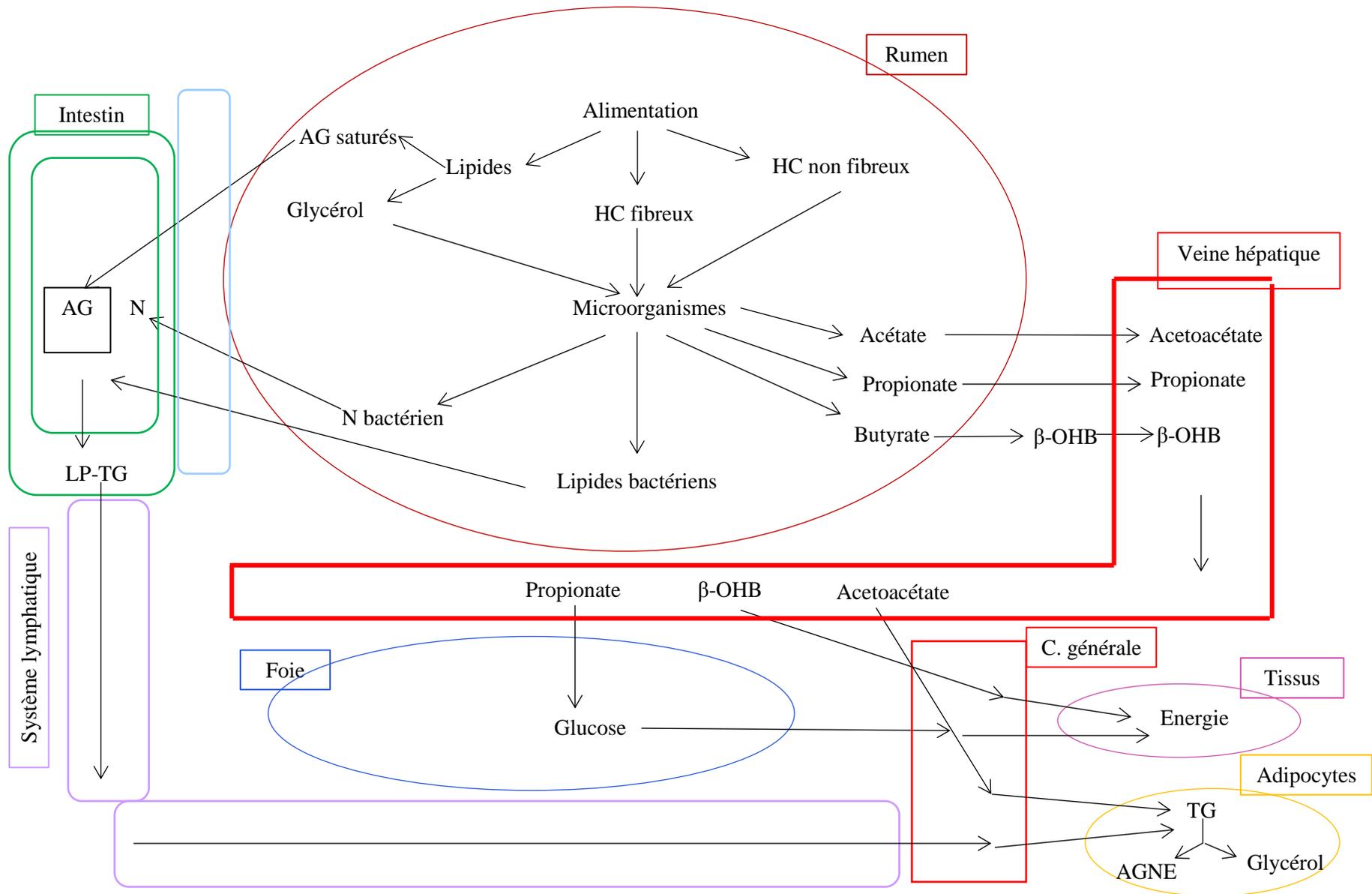


Figure 1. 5 Métabolisme des AGV et des lipides issus du rumen, leur assimilation et leur utilisation par l'organisme hôte : le bovin.

AG : acide gras ; AGNE : acide gras non estérifié ; β -OHB : beta-hydroxybutyrate ; HC : carbohydrates ; LP-TG : lipoprotéine Triglycéride ; TG : triglycérides (Bauchart, 1992; Drackley et al., 2001; Mackie et al., 2001).

La glycémie normale des bovins oscille entre 0.40–0.70 g/L de plasma, et varie selon le statut physiologique notamment en période peripartum (Barlet et al., 1971), mais aussi en fonction de l'alimentation des animaux (Sriketakumar et Johnson, 2004). Le glucose circulant pénètre les cellules par les transporteurs de la famille des GLUT (Abe et al., 1997; Hoquette et Abe, 2000) et est utilisé directement par la glycolyse puis le cycle de Krebs. Lors des étapes de la glycolyse, est générée la dihydroxyacétone-P molécule qui sera transformée en glycérol-3P (G-3P) ensuite incorporée dans la synthèse des triglycérides (molécule composée d'une molécule de glycérol et de 3 molécules d'acides gras (AG)) stockés dans les adipocytes intra musculaires et du tissu adipeux (Smith et Crouse, 1984). La disponibilité en glucose contribue donc immédiatement à la production d'énergie, et de manière différée en fournissant lors de la glycolyse un précurseur des triglycérides (TG).

La lipogenèse

La lipogenèse se réfère au stockage sous forme de graisse de l'énergie, dans les cellules spécialisées dites adipocytes. Ces cellules spécialisées forment le tissu adipeux, principalement sous-cutané, mais aussi localisé dans le muscle strié, dans le foie et la mamelle ou autour des viscères (intra abdominal) (Robelin et Casteilla, 1990; Hausman et al., 2009). Le tissu adipeux sous-cutané n'est pas réparti de manière homogène et est accumulé en plus grande proportion au niveau de la croupe ou le long des côtes (la répartition diffère un peu selon l'espèce et les races). Dans le muscle strié, les adipocytes s'intercalent entre les fibres musculaires (persillage), et dans la mamelle ils tapissent la paroi interne de l'épithélium. Au sein des adipocytes les TG sont concentrés dans une structure hydrophobe nommée la gouttelette lipidique, qui n'est présente que dans ces cellules spécifiques. Les TG sont issus de l'intervention successive de 4 enzymes qui lient une molécule de Glycérol-3P issu du glucose avec 3 AG, qui dérivent soit du recyclage d'une molécule de TG antérieure, soit de l'alimentation, soit néo-synthétisés.

Les AG alimentaires sont d'origines végétales (partie non digérée par les microorganismes) et microbiennes (Mackie et al., 2001). Les aliments dégradés après incubation dans le rumen, sont évacués vers l'omasum, l'abomasum puis l'intestin, emportant avec eux une fraction des microorganismes du jus de rumen. L'omasum produit de l'acide chlorhydrique, qui attaque les éléments structurels (paroi, membrane) alimentaires et microbiens et en libère les lipides. Ces derniers sont digérés par les enzymes sécrétées par les cellules épithéliales de l'intestin grêle et sont fractionnés en acides gras, qui sont émulsionnés sous forme de micelles. Les micelles pénètrent l'épithélium intestinal où ils se lient à du glycérol pour devenir des triglycérides (TG), qui seront associés à des lipoprotéines (LP) et formeront des LP-TG (Ferrerri et Elbein, 1982; Chapman et Forgez, 1985; Bauchart, 1992). Les LP-TG traversent la paroi de l'intestin et sont libérés dans les vaisseaux lymphatiques adjacents, puis gagnent la circulation générale au niveau de la jonction entre vaisseau sanguins et vaisseaux lymphatiques (sinus thoracique; **Figure 1. 6**; Bauchart et al., 1996).

Depuis la circulation générale les LP-TG sont assimilables et utilisables par les tissus périphériques (Bauchart et al., 1996), et notamment par les adipocytes (Tissu adipeux sous cutané, muscles squelettiques, hépatocytes) qui stockent les TG dans des vacuoles (Chilliard et Ollier, 1994).

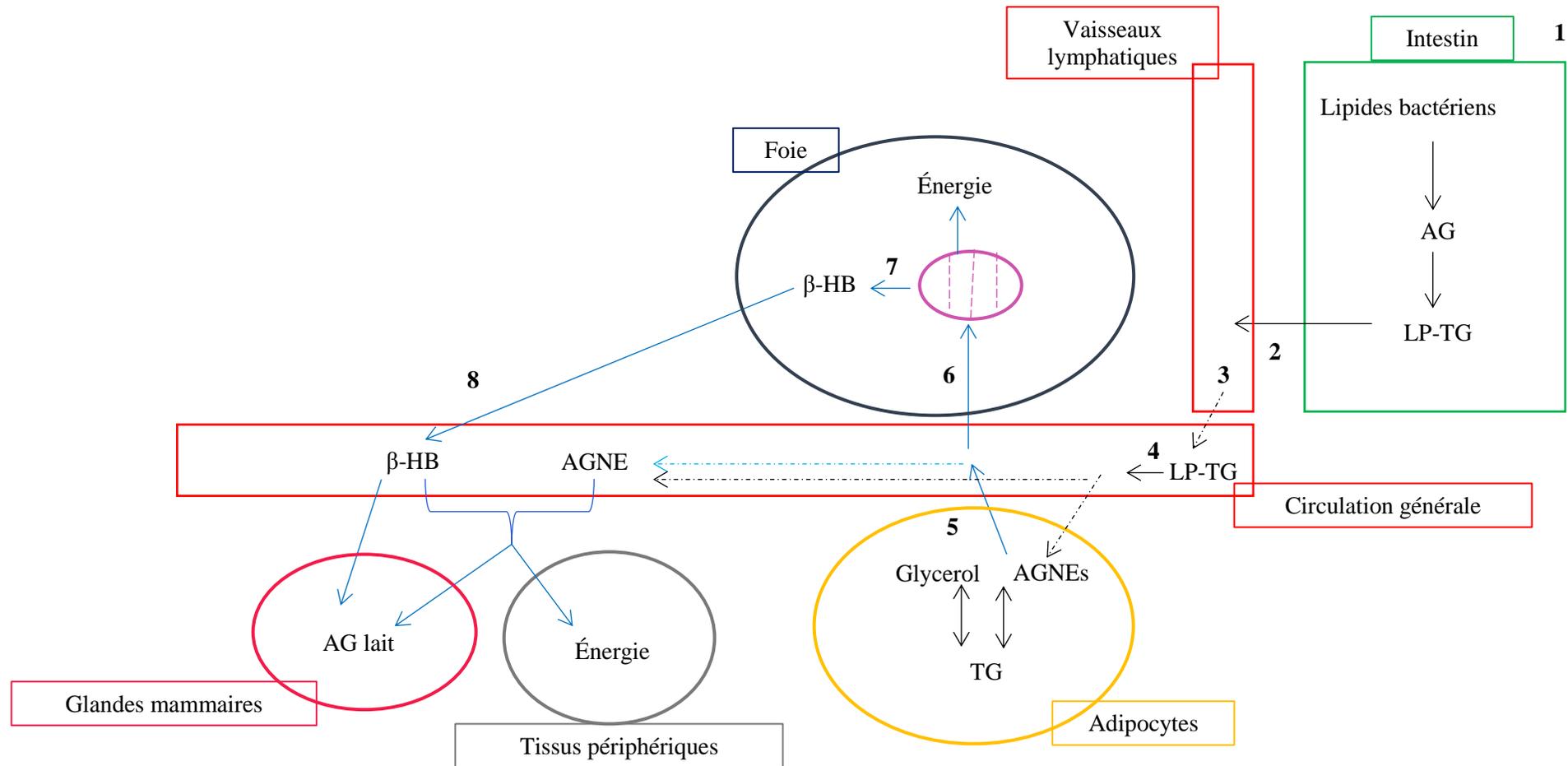


Figure 1. 6 Métabolisme des lipides chez les bovins synthétisés en étape.

1 : digestion des lipides bactériens et formation dans l'intestin des lipoprotéines-triglycérides (LP-TG); **2** : absorption des LP-TG par la paroi intestinal et transfert au système lymphatique; **3** : transfert à la circulation générale des LP-TG; **4** : action de la lipoprotéine lipase qui libère les Acides Gras sous forme d'Acides Gras Non Estérifiés (AGNE) qui seront disponibles pour les tissus périphériques, ou estérifiés en Triglycérides (TG) par les adipocytes; **5** : les TG sont lysés et libèrent des AGNE oxydés par les tissus périphériques; **7** : l'oxydation des AGNE est saturée dans le foie qui produit du β -OHB; **8** : le β -OHB gagne la circulation générale et sont utilisés comme substrats énergétiques par les tissus périphériques. Contrairement à d'autres mammifères les LP-TG, ne sont pas transformées par le foie et sont directement absorbées par les tissus périphériques. (Ferreri et Elbein, 1982; Chapman et Forgez, 1985; Bauchart, 1992; Bauchart et al., 1996).

La synthèse *de novo* des AG, nécessite de l'acétate, qui provient en grande partie du rumen, et qui est nécessaire pour les étapes d'initiation (synthèse de la molécule carbonée de base des AG) et d'élongation (ajout d'atome de carbone à la molécule de base) (Cuvelier et al., 2005). L'initiation et l'élongation des AG, requièrent l'intervention d'une enzyme, l'acétylCoa carboxylase qui permet l'ajout des atomes de carbones en début de synthèse ou sur une chaîne d'AG déjà existante. La synthèse des acides gras s'opère dans le cytoplasme, et peut être prolongée dans la mitochondrie pour les acides gras à longue chaîne, mais tout comme le glycérol les acides carboxyliques doivent être phosphorylés avant d'être utilisés dans la synthèse des TG (Granner, 2003). Les triglycérides sont formés dans le cytoplasme, avant d'être incorporés dans la gouttelette lipidique qui est entourée par une membrane comportant des phospholipides ainsi qu'une protéine particulière : la perilipine (Brasaemle et al., 2000; Jaworski et al., 2007; Koltes et Spurlock, 2011). Cette couche de lipides-protéines isole les TG du cytoplasme et les protège de la dégradation des enzymes les dénaturant (lipases), elle croît en fonction de la quantité de triglycérides qu'elle stocke et est responsable de l'accroissement de la taille de l'adipocyte (Jaworski et al., 2007). De nombreuses évidences expérimentales montrent que le nombre d'adipocytes varie peu après la maturité (la différenciation tardive à l'âge adulte existe cependant), la croissance du tissu adipeux résulte principalement de l'augmentation du volume des adipocytes et donc de la taille de la gouttelette lipidique (Cuvelier et al., 2005). Cette accumulation d'acide gras sous forme stable constitue une réserve énergétique importante, mobilisable par le mécanisme de lipolyse.

La lipolyse

Les TG constituent des réserves que l'organisme mobilise lors d'un déficit énergétique via le processus de lipolyse qui désigne le clivage successif d'une molécule de TG en 3 AG (non estérifiés) et 1 molécule de Glycérol. A l'échelle moléculaire les mécanismes responsables de la lipolyse ont été plus abondamment décrits chez les mammifères autres que ruminants, dont les recherches sont plus récentes. Trois enzymes interviennent lors de la lyse des TG : la lipase hormone-sensible (LHS), l'Adipose Triglyceride Lipase (ATGL) et la monoglycérol lipase (MGL) (Jaworski et al., 2007). La lyse des TG s'effectue en trois étapes successives, les acides gras étant libérés un par un, les deux premiers dans la gouttelette et le dernier dans le cytosol. La lyse du 1^{er} acide gras du TG est orchestrée par la LHS-phosphorylée (LHS-P) ou ATGL et donne 1 AG + 1 diglycéride (DG : 2 acides gras liés à un glycérol). La lyse du 2nd acide gras à partir du DG par la LHS génère 1 AG supplémentaire + 1 monoglycéride (MG : 1 acide gras lié à un glycérol) (Lampidonis et al., 2011; Koltes et al., 2017). La lyse du 3^{ème} AG par la MGL a lieu après transfert du MG dans le cytosol, et génère un dernier AG et un glycérol. La LHS-P et l'ATGL agissent dans la gouttelette lipidique, mais sont initialement présents dans le cytosol et doivent franchir la membrane de la gouttelette (Jaworski et al., 2007; Koltes et al., 2017). Le passage est possible si la membrane devient plus perméable au moins en certains sites, ce qui est le cas au niveau des périlipines lorsque celles-ci sont phosphorylées car sous cet état leurs liaisons avec les phospholipides ou protéines de la membrane sont moins cohésives et les lipases pénètrent dans la gouttelette (Chaves et al., 2011).

Les AG libérés par lipolyse dans le cytosol vont soit être directement réestérifiés en TG, soit être transmis à la circulation générale, dans laquelle ils circulent liés à une protéine de transport, l'albumine (Drackley, 1999). Ces Acides Gras Non-Estérifiés (**AGNE**) sont captés par les différents tissus (après

séparation du transporteur), et sont utilisés comme précurseurs énergétiques via la voie de β -oxydation (dans la mitochondrie et le peroxysome). Dans le foie lorsque la concentration en AGNE devient trop importante, le produit de l'oxydation (acétyl-CoA) sature le cycle de Krebs et est transformé en cétone tel que le β -OHB ou transformé en TG (Adewuyi et al., 2005). Les corps cétoniques sont exportables aux autres tissus par la circulation sanguine et pourront dans les cellules être convertis en acétoacétate puis en acétyl-CoA qui intègrera le cycle de Krebs (Adewuyi et al., 2005) (**Figure 1. 7**).

Les AGV du rumen constituent les principaux supports de l'énergie des ruminants, après transformation en glucose ou en intermédiaire de stockage. D'autres sources d'énergie prélevées dans l'alimentation sont utilisées par les bovins, comme les acides aminés cétoogènes ou glycoogènes. De même les protéines peuvent être mobilisées en cas de déficit énergétique, mais les réserves lipidiques (TG) constituent la principale garantie du statut énergétique de l'animal. Le niveau d'énergie épargnée sous forme de triglycéride fluctue en fonction du rapport entre l'énergie consommée et l'énergie utilisée par l'organisme. Les complexes moléculaires (enzyme, récepteur membranaire, protéine de transport etc...) intervenant dans la cascade de processus qui permettent soit la lipolyse soit la lipogénèse résultent d'une régulation (à court et long terme) adaptée qui théoriquement pourrait concerner toutes les étapes de la lipolyse et la lipogénèse, mais qui en l'état actuel des connaissances concerne certaines enzymes spécifiques.

Les enzymes dont l'activité ou l'expression est modifiée en contexte de lipogénèse ou lipolyse sont :

- L'acétylCoA carboxylase (synthèse *de novo* des AG)
- La lipase hormone sensible (dégradation des TG)
- L'adénylate cyclase (production d'AMPc qui constitue un co-facteur important pour de nombreuses activités enzymatiques incluses dans la lipogénèse et la lipolyse)
- La phosphodiesterase (inhibition de la lipolyse)

Les mécanismes de régulation des activités antagonistes que sont la lipogénèse et la lipolyse s'avèrent étroitement liés, chez les mammifères. Par exemple l'acétylCoA carboxylase ne semble active que sous forme non-phosphorylée, contrairement à la LHS qui elle ne peut intervenir sur les TG sans être phosphorylée (Koltès et al., 2017). Or une enzyme est capable de phosphoryler l'acétylCoA carboxylase et la LHS et ainsi d'inhiber la lipogénèse ou de favoriser la lipolyse, il s'agit de la Protéine Kinase A (PKA) (Chaves et al., 2011; Koltès et al., 2017). La phosphorylation de l'acétylCoA carboxylase et de la LHS est réversible et la phosphodiesterase peut rompre la liaison phosphate générée par la PKA, l'état actif-inactif des enzymes activées par la phosphorylation oscillant avec l'activité de la PKA et de la phosphodiesterase. La PKA intervient dans le cytosol des adipocytes, elle est qualifiée d'AMPc dépendante car inactive en l'absence de liaison avec l'AMPc (McNamara et al., 1992; Holm, 2003; Koltès et al., 2017). En amont l'enzyme responsable de la formation de l'AMPc à partir ATP, l'Adénylate cyclase est elle aussi soumise à régulation.

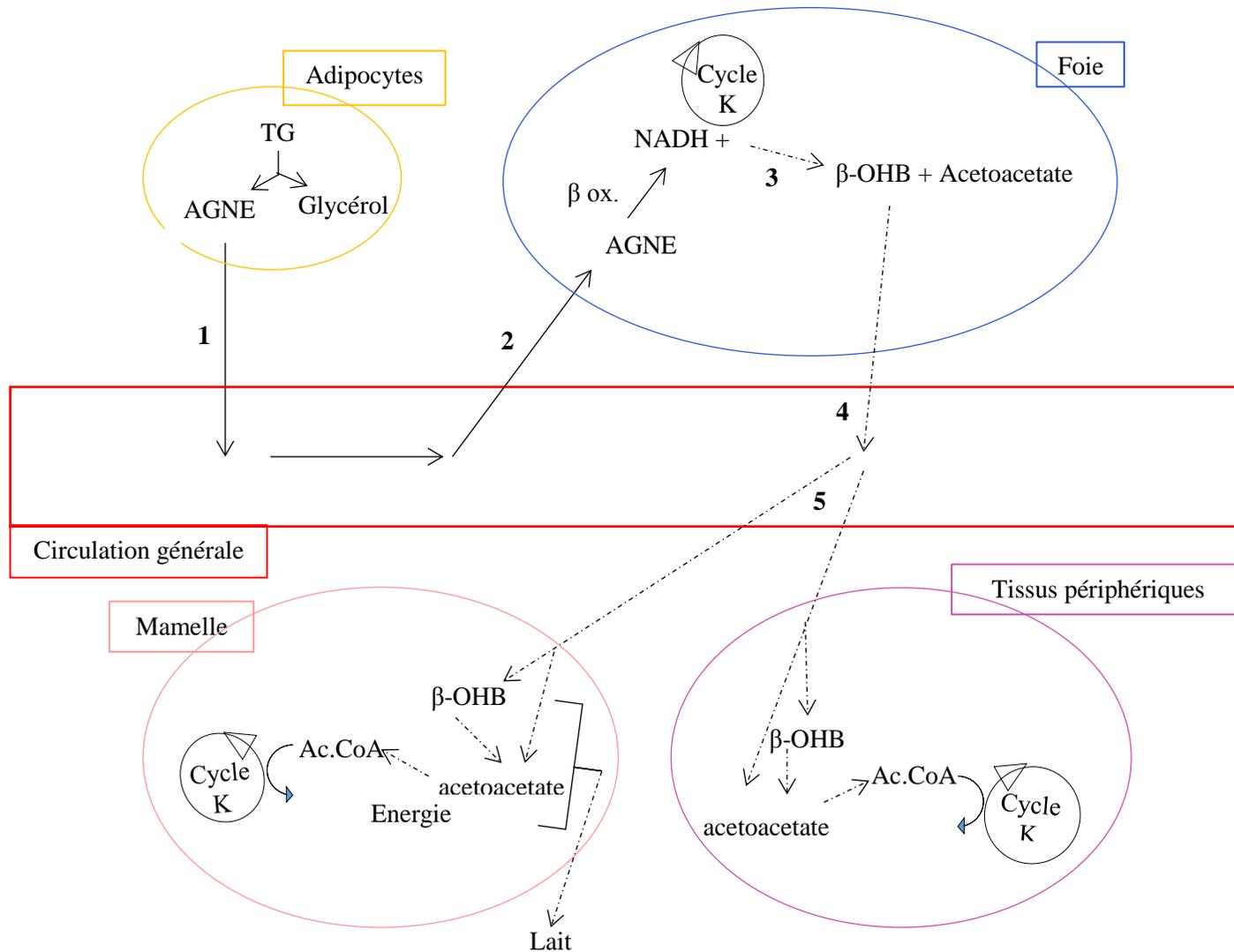


Figure 1. 7 Métabolisme du β -OHB synthétisé de novo par l'organisme, et utilisé dans le contexte d'un déficit énergétique.

1 : lyse des Triglycérides (TG) en Acides Gras Non Estérifiés (AGNE) qui gagnent la circulation générale. **2** : captage des AGNE par le foie et oxydation. **3** : saturation de l'oxydation et production de β -hydroxybutyrate (β -OHB). **4** : le β -OHB gagne la circulation générale. **5** : les tissus captent le β -OHB et l'utilisent comme précurseurs énergétiques (AcetylCoA, Ac.CoA) (Drackley, 1999;Adewuyi et al., 2005).

La **Figure 1. 8** illustre de manière simplifiée, sans considérer le lieu d'intervention des enzymes dans la cellule (mitochondrie, peroxyosome, gouttelette lipidique...), les hypothèses principales expliquant la mise en place de la lipogenèse et de la lipolyse qui sont présentées simultanément afin de mettre en évidence les régulateurs communs. Il s'agit du 1^{er} niveau de régulation, i.e. uniquement les réactions qui ont lieux dans l'adipocyte sans prendre en compte les régulateurs extérieurs. Le rôle central de la PKA-AMPC dépendante et les réactions en amont qui déterminent son statut apparaissent plus clairement. L'état de la PKA-AMPC ajuste le statut lipogénique ou lipolytique de l'adipocyte, et ces enzymes sont-elles mêmes sous le joug d'une régulation plus complexe et d'origine endocrine ou autocrine.

Les ressources énergétiques des bovins sont étroitement liées à l'activité du microbiote ruminal, via la production et la transformation des AGV. Les émissions de méthane entériques dépendent aussi de la production d'AGV, toutes modifications de l'alimentation ou du microbiote affectent les deux : émissions de méthane entérique et métabolisme énergétique.

1.2.2. Régulation de la lipolyse et de la lipogenèse

La lipogenèse et la lipolyse sont initiées en réponse à des *stimuli* générés selon le statut énergétique de l'animal. Ces signaux dont l'adipocyte est la cible peuvent diminuer ou augmenter l'activation des enzymes clés précédemment citées en intervenant sur leur conformation, ou sur l'expression des gènes impliqués dans la formation de ces enzymes. La régulation des fonctions de l'adipocyte a différentes origines : hormonales (endocrine ou autocrine), la disponibilité en substrats (substrat de l'enzyme), la concentration en produit (le produit de l'enzyme exerçant un rétrocontrôle). Dans de nombreux cas les substrats d'une enzyme ou d'une cascade enzymatique vont amplifier l'expression de cette/ces enzymes, de même que le produit de la cascade enzymatique peut provoquer une diminution de l'expression, évitant la saturation. La régulation hormonale fait intervenir un récepteur membranaire et un enchaînement de réactions dont l'action ultime est d'activer ou d'inhiber l'enzyme cible. Lorsque le tissu, en l'occurrence l'adipocyte, sécrète une hormone et que celle-ci agit sur lui-même il est question de régulation hormonale autocrine, à l'inverse lorsque l'hormone est sécrétée par un tissu distant et qu'elle doit voyager par la circulation générale pour atteindre le tissu cible la régulation est de type endocrine.

La régulation hormonale de la lipogenèse et de la lipolyse dépend non seulement des besoins énergétiques mais également de la nature des besoins (déficit alimentaire, gestation, lactation). Le cocktail hormonal agissant sur les adipocytes peut varier en fonction du statut physiologique de la vache. Par conséquent, la régulation endocrine sera expliquée ci-dessous au travers des différentes étapes du cycle reproductif en commençant par un animal non gestant et tari (non lactant), puis seront présentées les adaptations de la régulation en fonction de l'évolution aux différents stades de gestation et de lactation. Le mécanisme d'action d'une hormone implique la présence sur les cellules cibles de récepteurs spécifiques. Sur le tissu adipeux des récepteurs à l'insuline, au glucagon, l'hormone de croissance (GH), l'insuline like growth factor 1 (IGF1), aux œstrogènes, aux catécholamines (adrénaline et noradrénaline), ont été mis en évidence. Chacune de ces hormones est donc susceptible d'intervenir dans le fonctionnement de l'adipocyte seule ou en synergie avec un autre facteur. Les effets de chaque

hormone sur les 2 fonctions d'intérêt de ce chapitre (lipolyse et lipogénèse) seront expliqués de manière générale avant d'être détaillés en explicitant le mécanisme d'action moléculaire mis en jeu.

Hormones circulantes et adipocytes

La lipogénèse comme la lipolyse peuvent être directement activées lorsque les réactions enzymatiques qui les caractérisent sont stimulées suite à l'activation d'un récepteur hormonal, ou indirectement favorisées par l'inhibition d'une fonction antagoniste. Certaines hormones peuvent avoir des effets simultanés antagonistes comme les œstrogènes qui d'une part vont stimuler la lipolyse mais d'autre part augmenter la sensibilité à l'insuline (Barros et Gustafsson, 2011; Jia et al., 2015). L'insuline, sécrétée par le pancréas, semble au contraire spécifiquement associée à la lipogénèse, elle favorise la pénétration et l'utilisation du glucose dans la cellule ce qui collatéralement produit un précurseur des TG comme décrit ci-dessus (Brockman et Laarved, 1986). Le glucagon produit dans le pancréas inhibe les effets de l'insuline dans l'adipocyte et privilégie la lipolyse (Holtenius et Holtenius, 1996; Osman et al., 2010). La concentration plasmatique de l'insuline et du glucagon dépendent de la glycémie (Lefebvre, 1995), leur sécrétion est ajustée selon la disponibilité en énergie, et interviennent rapidement sur les activités de l'adipocyte. Les catécholamines (adrénaline, noradrénaline) produites par le système nerveux et la médullo-surrénale, ont aussi une sécrétion en flux tendu relative à la situation énergétique ou de stress de l'animal, et stimulent la lipolyse. La sécrétion de GH est sous le contrôle de la GRH et de la somatostatine, deux neurohormones produites dans l'hypothalamus et qui vont respectivement activer ou empêcher la sécrétion de GH par l'hypophyse (Etherton et Bauman, 1998; Kopchick et Andry, 2000; Kasuya, 2016). La GH est une hormone systémique, comprenant de nombreux tissus cibles et intervenant également par l'intermédiaire de l'IGF1 (Houseknecht et al., 2000), hormone produite majoritairement par le foie sous l'impulsion de la GH (Sharma et al., 1994). L'IGF1 est un facteur impliqué dans la croissance, agissant sur le muscle strié et les adipocytes (Hausman et al., 2009), ainsi que dans lactation, dont il contribue au maintien (Plath-Gabler et al., 2001). Malgré sa ressemblance structurale avec l'insuline son affinité avec les récepteurs de cette dernière est assez faible et il agit par liaison à des récepteurs propres. Le rôle de l'IGF1 sur les adipocytes matures n'est pas très clair, il pourrait amplifier l'action de l'insuline. En parallèle il a été observé *in vitro* et *in vivo* que l'adipocyte exprimait l'ARNm de l'IGF1. En effet l'IGF1 comme d'autres hormones possèdent un site de production principal majoritairement responsable de la concentration plasmatique de l'hormone, mais est aussi exprimé dans d'autres tissus en plus faible proportion. Cette production locale a essentiellement des effets autocrines sur l'adipocyte ou paracrines (tissu environnant) documentés. La GH agit sur l'organisme au travers de son influence sur l'IGF1, mais également directement sur de nombreux organes dont le tissu adipeux (Sharma et al., 1994; Curi et al., 2005). La GH stimule la lipolyse et inhibe la lipogénèse, sa sécrétion de base respecte les rythmes circadiens (niveau de sécrétion dépendant de l'âge) (Lefcourt et al., 1995), mais est ponctuellement augmentée lors de certaines situations stressantes telles que le jeûne (Etherton et Bauman, 1998). Une vache en repos reproductif (tarie, non lactante et non gestante), a un cycle menstruel de 21 jours régulé par des hormones dites gonadotropes : qui n'ont apparemment pas d'effet direct sur l'adipocyte, mais via les œstrogènes dont ces hormones contrôlent la sécrétion.

A la régulation endocrine très complexe du tissu adipeux (décrite ci-dessus) doit s'ajouter une régulation autocrine par le biais de la leptine, hormone produite par les adipocytes qui rétrocontrôle la lipogenèse (inhibition) (Houseknecht et al., 1998). La leptine a également pour cible certains neurones de l'hypothalamus et sa fixation à ces neurones induit la baisse de l'appétit et la sécrétion du neuropeptide Y (NPY) par les neurones (Barb et Kraeling, 2004; Brown et Clegg, 2010). Le neuropeptide Y serait l'un des inhibiteurs de la sécrétion des hormones gonadotropes, la leptine modulerait donc la synthèse de LH et à terme l'ovulation (Zieba et al., 2003). La libération de la LH, corrélée à la leptine induira selon le statut de l'animal, la venue de la puberté des génisses (Hossner, 1998; Garcia et al., 2002), une période d'œstrus (Houseknecht et al., 1998), ou la mobilisation des TG postpartum (Kadokawa et al., 2006). Son impact le plus important est d'engendrer une baisse de l'appétit ainsi qu'une augmentation du métabolisme, justifiant son rôle principal dans « l'adipostat » (Chilliard et al., 2005). L'adipostat (théorie définie par Kennedy, 1953), impliquait l'existence d'un indicateur permettant à l'organisme d'évaluer son niveau de réserve énergétique et d'adapter son fonctionnement. De par son incidence sur l'appétit, sur la reproduction, et de par sa synthèse par l'organe de réserve par excellence, l'adipocyte, la leptine a sa découverte a été identifiée comme l'acteur central de l'adipostat (Houseknecht et al., 1998; Williams et al., 2002). Cette hormone rétrocontrôle sa production mais les effets ne sont encore pas élucidés précisément, tout comme les autres facteurs propres à l'adipocyte (volume) qui régule la transcription de la leptine. L'insuline (Rensch et Chiesi, 1996) participe à la régulation de la leptine en la stimulant, tout comme les corticoïdes, tandis que les catécholamines réduiront sa synthèse.

La régulation hormonale expliquée ci-dessus concernait le cas d'une vache tarie, la gestation puis la lactation vont complexifier cette régulation par ajout d'une autre hormone : la prolactine (Lacasse et al., 2012). La prolactine augmente en fin de gestation et en début de lactation (Samuelson et al., 1996) et permet la différenciation et la stimulation, des cellules de la mamelle, dont les adipocytes qui sont présents sous l'épithélium mammaire (Akers, 2006). Pendant la lactation les tissus périphériques y compris le tissu adipeux deviennent résistants à l'insuline, absorbent moins de glucose et privilégient les AGNE ou les cétones circulant (Bell et Bauman, 1997). Le glucose devient alors très disponible pour la mamelle qui le transforme en lactose constitutif du lait. En dehors de la mamelle les récepteurs de la prolactine sont absents, indiquant que la baisse de sensibilité du tissu adipeux à l'insuline ne résulte pas de l'apparition de cette nouvelle hormone, tout comme la chute des œstrogènes qui seraient dus à la baisse de la leptinémie (Block et al., 2001). Comme rappelé plus haut les hormones impactent les tissus et leur fonctionnement suite à l'adhésion de ces hormones à des récepteurs membranaires qui engendrent une réaction en chaîne aboutissant à l'action sur un agent cellulaire (enzyme, cofacteur, peptide etc...) ou en intervenant sur l'expression génétique de la cellule. Certaines étapes des cascades réactionnelles sont communes à l'activation de récepteurs différents, notamment la régulation des enzymes clefs évoquées en amont. Les **Figure 1. 8** et **Figure 1. 9** présentent les réactions enzymatiques liées à la lipolyse et la lipogenèse, ainsi que les mécanismes régulateurs. La compréhension de ces mécanismes communs est très intéressante, elle met en lumière le fait que dans la pratique le dosage d'une hormone n'est le reflet que d'une faible proportion du mécanisme étudié. Dans la **Figure 1. 9**, les principaux mécanismes cellulaires activateurs et inhibiteurs de la lipolyse et leur induction hormonale sont synthétisés, à titre d'illustration, expliquant que le détail de l'intervention des dites hormones sur leur récepteur n'est pas mentionné.

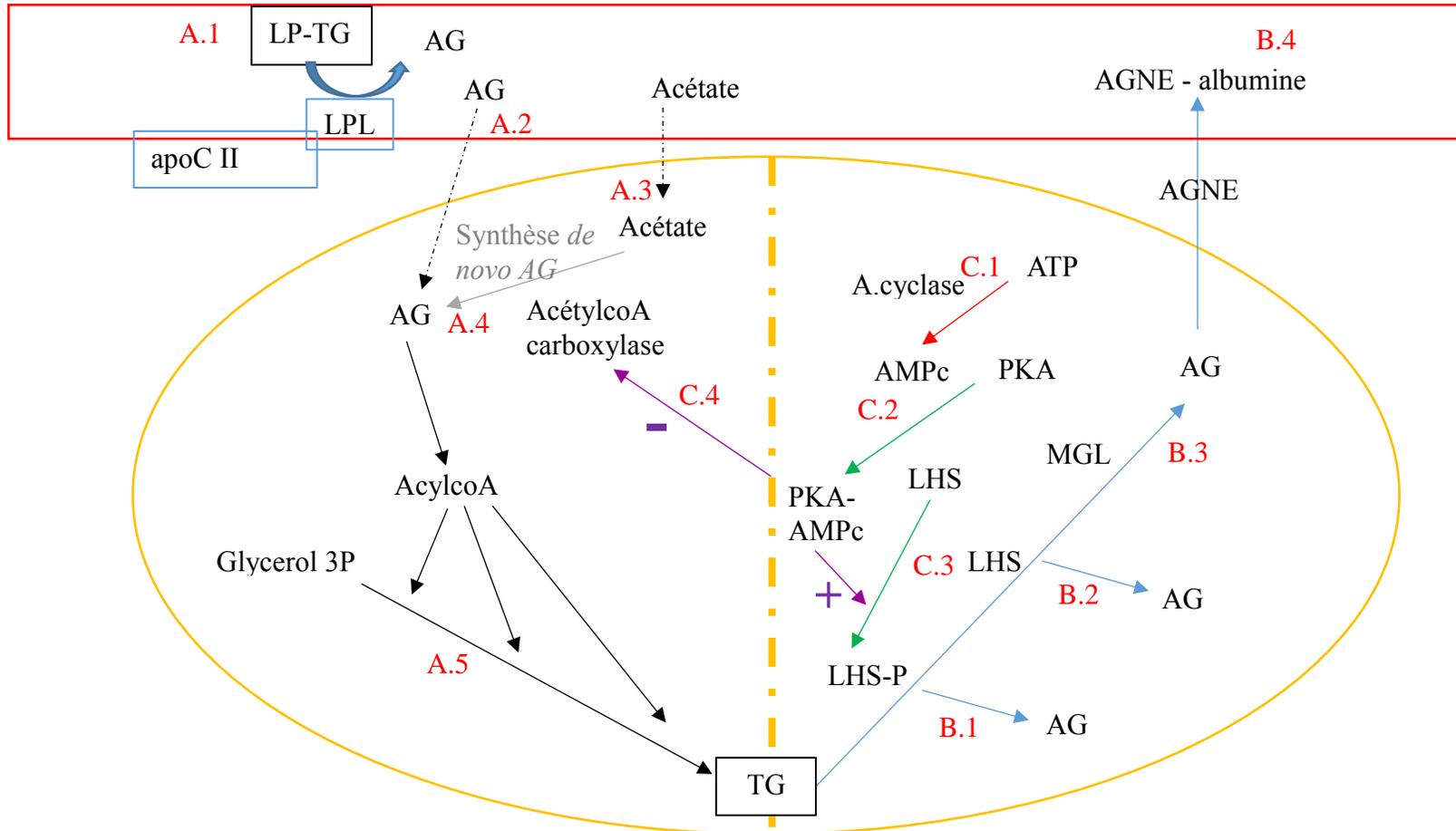


Figure 1. 8 Synthèse des mécanismes intracellulaires de lipogenèse (A) et lipolyse (B) et de leur régulation commune (C) dans l'adipocyte.

A1 : le complexe lipoprotéine-triglycéride (LP-TG) est recruté par la protéine endothéliale apoC qui permet à la lipoprotéine lipase (LPL) de lyser les LP-TG et de libérer les Acides Gras (AG). **A2 :** les AG et l'acétate pénètrent dans l'adipocyte. **A3 :** l'acétate participe à la synthèse des AG. **A4 :** les AG sont liés à un coenzymeA (acylCoA). **A5 :** synthèse des TG à partir des acylCoA. **B1 :** lyse de la 1^{ère} liaison ester des TG et libération d'un AG. **B2 :** libération d'un 2^{ème} AG. **B3 :** lyse du 3^{ème} AG et du Glycérol. **B4 :** l'AG est nommé Acide gras non estérifié à son passage dans le plasma (AGNE=AG). **C1 :** transformation de l'ATP en AMPc par l'Adénylate cyclase. **C2 :** activation de la PKA par l'AMPc. **C3 :** phosphorylation de la LHS par la PKA-AMPc active (Protéine Kinase A AMPc dépendante). **C4 :** inhibition de l'AcétylCoA carboxylase et donc de la synthèse d'AG par phosphorylation via la PKA-AMPc. (Jaworski et al., 2007; Koltes et al., 2017; Chaves et al., 2011).

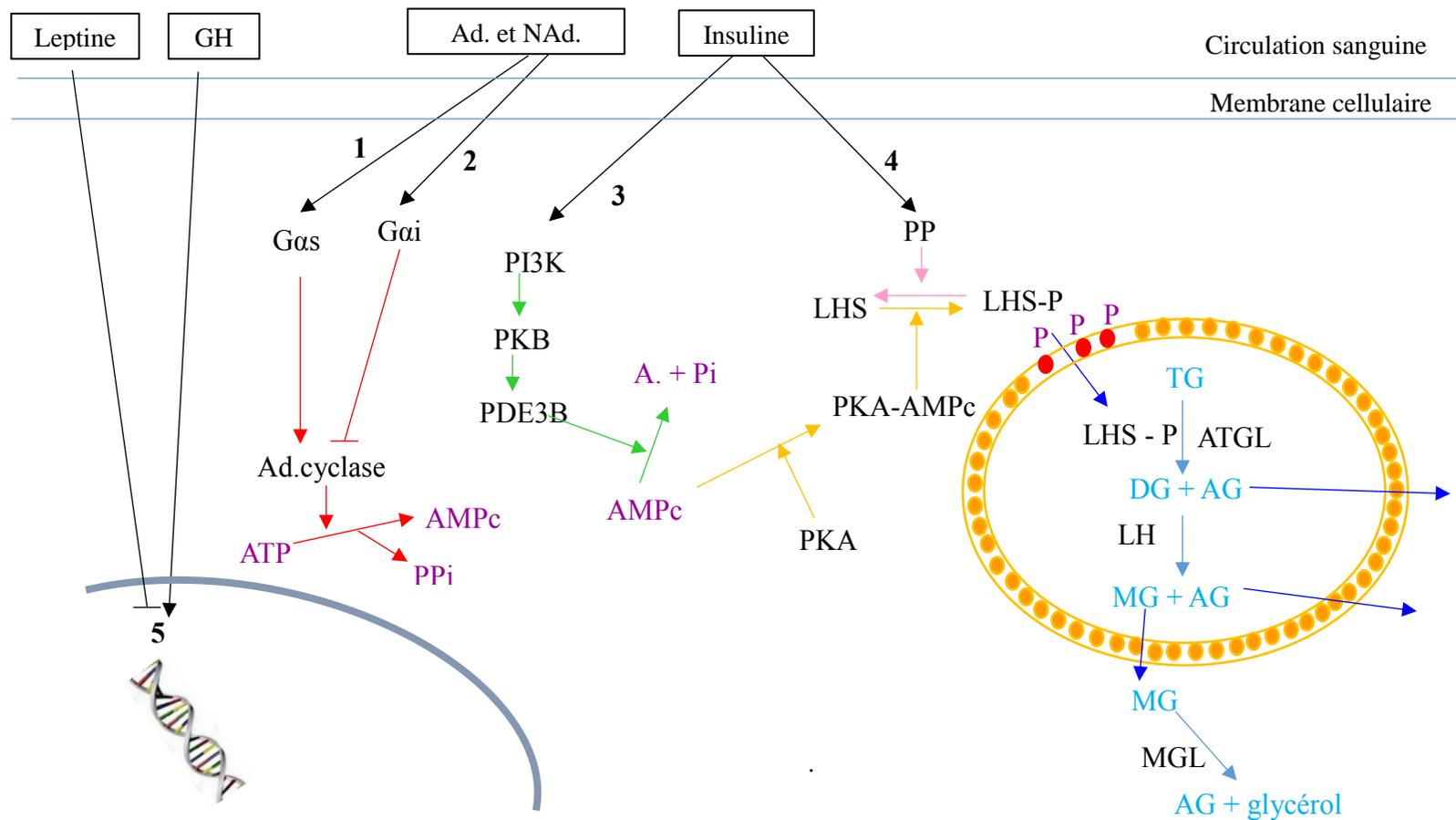


Figure 1. 9 Mécanismes cellulaires impliqués dans la lipolyse et leur régulation hormonale.

La régulation de la lipolyse, i.e. la dissociation des Triglycérides (TG) en 3 acides gras (AG) dépend de trois enzymes : l'hormone liposensible (LHS), l'Adipose Triglyceride Lipase (ATGL) et la Monoglycérol lipase (MGL). Ces trois enzymes doivent être actives : phosphorylée pour la LHS, non phosphorylées pour l'ATGL et la MGL. Elles doivent également se trouver au bon site pour agir : dans la gouttelette lipidique pour la LHS et l'ATGL et dans le cytoplasme pour la MGL. La perilipine de la membrane de la gouttelette doit être phosphorylée pour que la LHS y pénètre (sur la figure la périlipine est jaune non phosphorylée et rouge phosphorylée). La LHS et la périlipine sont phosphorylées par la protéine kinase A (PKA). La PKA est dépendante de l'AMPc (active si liée à l'AMPc). L'AMPc est formé à partir de l'ATP par l'Adénylate cyclase (Ad.cyclase). Cinq voies de régulations de la cascade réactionnelle décrite ci-avant ont été identifiée : **1**) l'activation de la protéine Gas qui active l' Ad.cyclase qui transforme l'ATP en AMPc + diphosphate (PPi) ; **2**) l'activation de la Gai qui inhibe l'Ad.cyclases ; **3**) la dissociation de l'AMPc (adénosine, A. et phosphate Pi) par l'enzyme PDE3B, après activation en cascade de l'enzyme PI3K puis de la PKB (kinase) ; **4**) la phosphodiesterase PP déphosphoryle la LHS-P ; **5**) l'activation de régulateur transcriptionnel. Ces mécanismes sont contrôlés par des hormones dont 4 sont représentées sur ce schéma (leptine, Growth hormone GH, adrénaline Ad. et Noradrénaline NAd., et l'insuline). Leurs actions sont médiées par la fixation à un récepteur membranaire, qui recrute les enzymes impliquées dans les 5 mécanismes illustrés par cette figure. Les flèches représentent les actions activatrices et les barres fermées les actions inhibitrices (Houseknecht et al., 1998; Herrinton et Carter-Su, 2001; Lucy et al., 2001; Jaworski et al., 2007).

Adaptation aux besoins énergétiques spécifiques

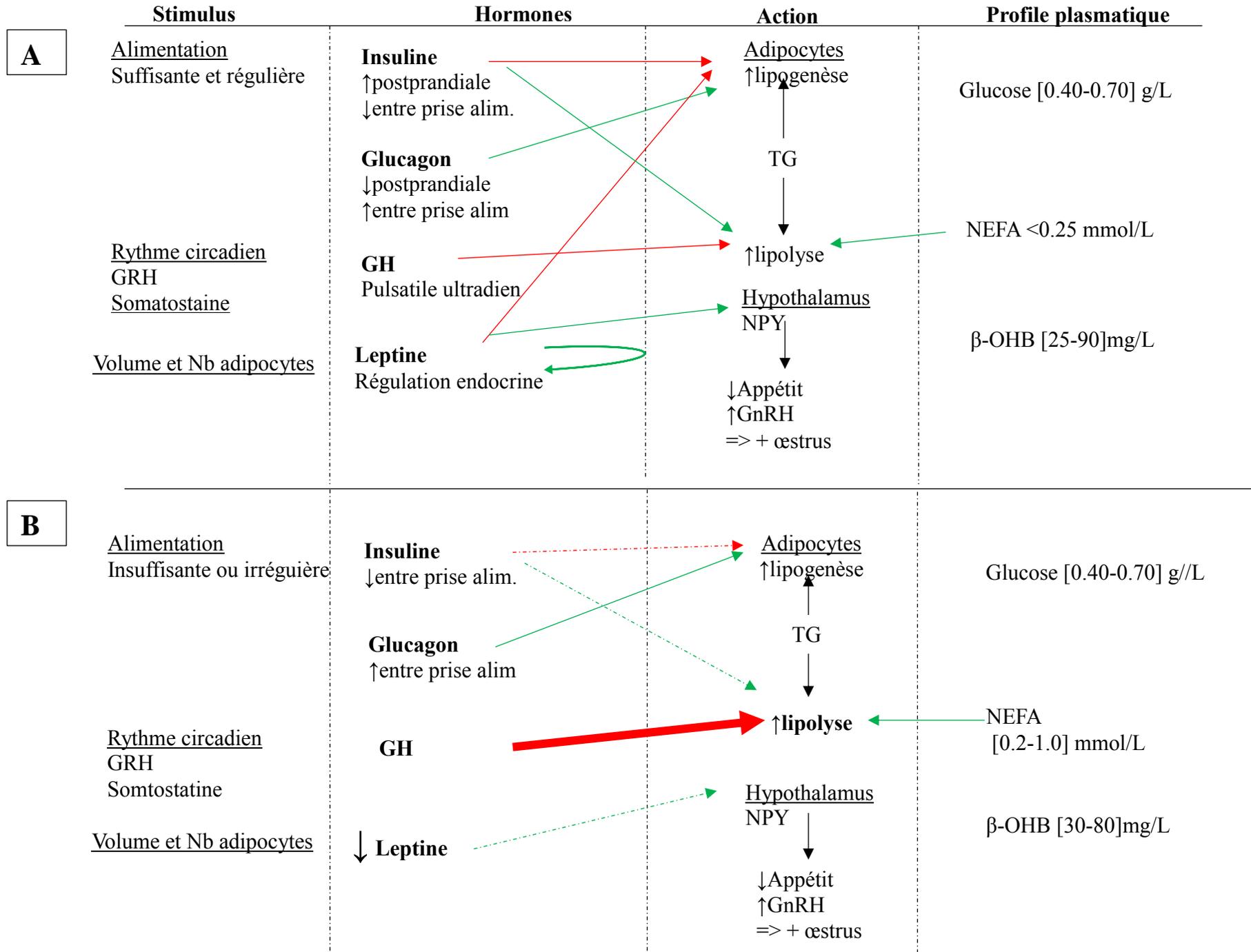
Les effets des hormones ne sont pas toujours strictement unilatéraux et en parallèle d'une fonction prédominante, ils stimulent parfois en moindre mesure des fonctions opposées. Par ailleurs les champs d'action de certaines hormones se chevauchent, leurs fluctuations concomitantes sont donc responsables de la condition métabolique de l'animal. Le niveau de sécrétion ou la sensibilité des tissus aux hormones résultent de nombreux facteurs tel que le statut énergétique (positif si l'animal a une alimentation d'entretien ou négatif s'il est en déficit) et de leur interaction avec le cycle de reproduction de l'animal.

De nombreux facteurs peuvent influencer le statut des réserves énergétiques, la **Figure 1. 10** illustre les principaux paramètres de l'activité d'un adipocyte mature type et ses conséquences sur le profil plasmatiques (quels métabolites et quelles concentrations). Une vache non-gestante, tarie alimentée suffisamment et régulièrement, représente pour ce schéma l'état basal de l'adipocyte (**Figure 1. 10**). L'insuline, le glucagon, la GH et le volume du tissu adipeux sont les paramètres qui agissent essentiellement sur l'adipocyte (considérant que l'animal ne subit pas de stress). L'insuline et le glucagon oscillent rythmés par les prises alimentaires, la sécrétion de la GH est motivée par le couple GRH-somatostatine dont la production est dépendante du rythme circadien (la mélanine supprimant la fabrication de GRH), et la leptine ajuste l'appétit et la sensibilité de l'adipocyte à ses régulateurs. Si l'alimentation est de bonne qualité, la glycémie est située entre 0.40 et 0.70 g/L, la lipogenèse et la lipolyse s'équilibrent sur la journée et le taux d'AGNE ou de cétones est faible.

Lorsque l'animal est sous-alimenté sur une longue durée déjà établie et manifestée par la perte de poids (sous-entendu de réserves adipeuses principalement), le même modèle illustre les déviations par rapport à l'état basal (**Figure 1. 10**). La concentration plasmatique de l'insuline diminue en raison de la plus faible glycémie, et celle de GH augmente pour la même raison (Block et al., 2003). Ces changements engendrent une intensification de la lipolyse, co-stimulant une diminution de la libération de leptine dans la circulation générale. Suite à la lipolyse la concentration plasmatique des AGNE s'élève (Y. Chilliard et al., 1998; Chilliard et al., 2000; Block et al., 2003), et peut générer une augmentation de la concentration en cétone, en revanche la glycémie même si elle chute (Y. Chilliard et al., 1998) a un système de régulation qui la maintient à des valeurs non dangereuses.

Une vache en fin de gestation ou en début de lactation requière un apport énergétique plus important qui est rarement compensé par l'ingestion, en raison du stress hormonal et d'une diminution d'appétit (**Figure 1. 10**). Le même schéma que pour le jeûne s'applique, à la différence que les adipocytes de la mamelle discrets chez une vache tarie sont bien développés en lactation sous l'effet de la GH, de la progestérone et de la prolactine avant vêlage (Sinowatz et al., 2000; Tucker, 2000). Les besoins excédant les apports, la GH devient forte (Chelikani et al., 2004) et la lipolyse augmente libérant une proportion importante de AGNE potentiellement transformé en β -OHB si les fonctions du foies sont saturées (Samuelson et al., 1996; Bell, 1995; Lucy et al., 2001; Leblanc, 2010). La glycémie est affectée (Gross et al., 2011) car bien que les tissus périphériques privilégient l'utilisation des AGNE (Chilliard, 1987), le glucose constitue le précurseur du lactose et du galactose produit dans la mamelle pour la production de lait.

Le statut énergétique d'une vache, qui se mesure par l'état de ces réserves corporelles (tissu adipeux) et par la concentration plasmatique des métabolites sanguins, est lié à son statut physiologique (gestant, allaitant, tarie). Cet aspect est essentiel pour tout suivi expérimental car le statut énergétique de l'animal n'est pas homogène pendant l'expérimentation.



C

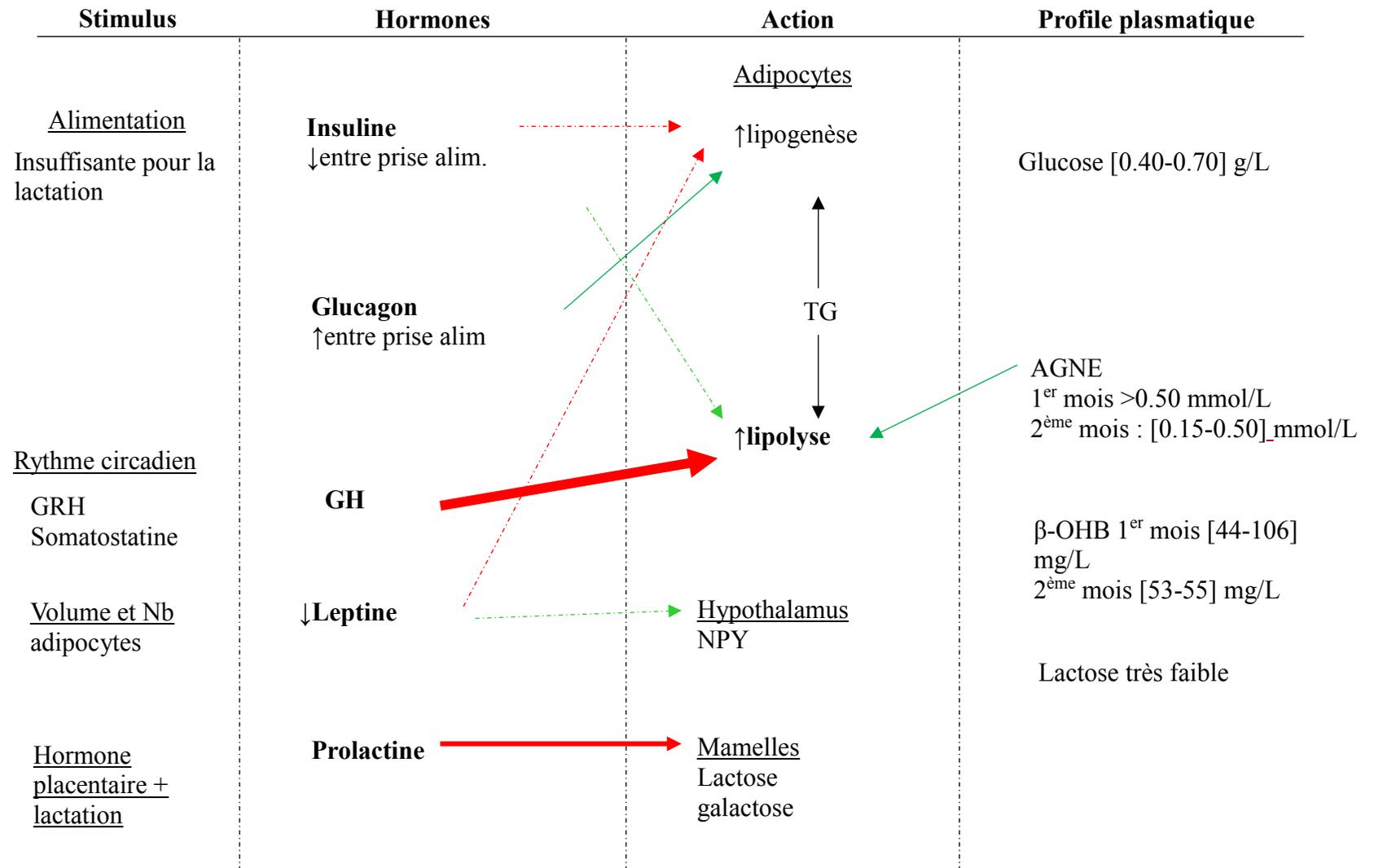


Figure 1. 10 Profilé métabolique et mécanismes physiologiques responsables, en réaction à 3 situations : A) basale (tarie, non gestante, alimentée) ; B) déficit énergétique ; C) lactation. (Chilliard et al. 1998 ; Drackley et al. 1999 ; Block et al. 2001)

Les flèches rouges indiquent une stimulation, les flèches vertes une inhibition. Les flèches en pointillées indiquent que l'intensité a diminuée par rapport au profil basal, les flèches épaisses qu'elle a augmentée.

1.2.3. Adaptation aux climats tropicaux

Les mécanismes liés au métabolisme énergétique des bovins et à sa régulation ont été essentiellement décrits grâce à des modèles expérimentaux de type tempérés. Certaines études, dont les travaux associés au déficit énergétique, ont principalement été menées sur des vaches laitières tempérées. Cependant les mécanismes concernant la dynamique des réserves corporelles, et leur contrôle, ont une base commune pour l'ensemble des bovins, comprenant des adaptations spécifiques selon les races, fruits d'épisodes sélectifs qu'ils soient liés à l'Homme ou à l'environnement.

Adaptation à la chaleur et à l'humidité

Dans les régions tropicales, les animaux résistent aux fortes chaleurs et aux fortes teneurs en humidité, qui sévissent tout ou partie de l'année. L'humidité provoque des gênes respiratoires et favorise l'apparition des pathogènes dans le milieu. Les conséquences de la chaleur sur des animaux non acclimatés ou non adaptés se manifestent par une diminution de la prise alimentaire ainsi qu'une diminution de l'absorption intestinale des lipides, des acides aminés et des nutriments plus généralement (Kekana et al., 2018). La quantité ingérée et l'efficacité de la digestion diminuant les animaux sont rapidement dans un état de déficit alimentaire (Baumgard et Rhoads, 2013). La glucogénèse et la lipogénèse décroissent du fait de la baisse d'apport, engendrant une concentration plasmatique un peu plus faible du glucose et des lipides totaux circulant. Paradoxalement la production de GH et d'IGF1 ainsi que d'adrénaline est réduite (Bernabucci et al., 2010), et la sécrétion d'insuline augmentée (O'Brien et al., 2010) ce qui n'empêche pas une diminution de l'utilisation du glucose par les tissus et notamment la glande mammaire expliquant la chute de la production de lait (Bernabucci et al., 2010). La diminution des hormones thyroïdiennes en revanche atténue la production de chaleur associée à un métabolisme élevé, mais participe à une réduction de la lipolyse. La lipolyse étant diminuée, la concentration en AGNE est faible, et les vaches dans ces conditions semblent tirer leur énergie en partie de la production de lactate.

Les animaux adaptés aux conditions tropicales, ont un métabolisme plus bas, caractérisé par un rythme cardiaque et respiratoire plus faible, produisant moins de chaleur et économisant l'énergie (Hammond et al., 1996). Les taurins africains dits Sanga résistent en conditions tropicales, mais les avantages phénotypiques liés à la résistance à la chaleur ou aux exo-parasites ont été d'avantage investigués chez les zébus, qui par ailleurs ont un métabolisme plus faible que les taurins (Cardenas-Medina et al., 2010). Le métabolisme de base plus faible des zébus résulterait de leur niveau d'ingestion qui à poids égal est moins élevé que chez les taurins ainsi que de la taille plus faible de leurs organes internes (Hansen, 2004). En période de lactation, la production de lait moins intensive chez les zébus, même hauts producteurs (Zébu Shival ou rouge Sidahi par exemple), augmente peu le métabolisme des zébus et par ce biais limite la formation de chaleur (Hansen, 2004). La dissipation de chaleur est également favorisée par la finesse de la peau des zébus (Hansen, 2004; Berman, 2011) ou au volume de leur glande sudoripare (Carvalho et al., 1995), leur conférant un réel avantage adaptatif aux climats chauds.

En dehors des considérations anatomiques et morphologiques qui expliquent partiellement le faible métabolisme des zébus, des adaptations spécifiques liées à l'utilisation des substrats énergétiques existent également. O'Kelly (1968a) a mené plusieurs expériences comparatives entre bovins tempérés et tropicaux (zébus), consacrées au métabolisme lipidique. Dans une première étude les profils plasmatiques du cholestérol, triglycérides, AGNE et phospholipides d'animaux de type Shorton x Hereford, Africander et Zébu Brahman ont été comparés dans les conditions australiennes tropicales. Les zébus révélaient une concentration en lipides plasmatiques (parmi ceux cités) plus élevée, à l'exception des AGNE. Ce résultat a par ailleurs été confirmé par une seconde étude d'O'Kelly (1968b) comparant des Zébus Brahman à des Herefords purs, soumis au même climat que précédemment. Dans cette étude les Zébus et les Hereford étaient confrontés à des quantités d'ingestion différentes (trois niveaux décroissants). Les fortes concentrations en lipides du plasma des Zébus Brahman semblent indiquer qu'ils ne souffrent pas de la sous-absorption intestinale que connaissent les races non adaptées. Les zébus quel que soit le niveau d'ingestion montrent des concentrations en lipides circulants (sauf AGNE) plus importantes que les bovins tempérés. Les faibles concentrations en AGNE résultent du fait que le métabolisme des zébus étant plus bas, le recours à la mobilisation des adipocytes n'est pas mis en place massivement lors d'un épisode de déficit alimentaire. Olbrich et al. (1971) ont voulu comparer deux extrêmes, en mesurant sur des Zébus Brahman et des Scotch Highland, des paramètres du métabolisme général (température, rythme cardiaque, respiration, poids) et du métabolisme énergétique (concentration plasmatique du glucose, des protéines, de l'urée, du cholestérol, de la créatinine) ainsi que trois enzymes clefs révélatrices d'un état de souffrance cellulaire (lactate déshydrogénase, phosphatase alcaline, glutamate transaminase). Il apparut que la concentration plasmatique de glucose, de cholestérol, d'urée et de créatinine était plus importante chez les zébus, tout comme les enzymes à l'origine de la déphosphorylation des protéines et de la synthèse de lactate. La glycémie et la lactatémie élevées sont cohérentes, le glucose est ainsi épargné pour les organes pour lesquels il est indispensable, les autres tissus pouvant exploiter le lactate. Les concentrations plasmatiques relativement importantes de la créatinine, de l'urée et de la phosphatase alcaline, révèlent que l'énergie est pour partie issue de la dégradation des protéines, sans que le tissu mobilisé ait été identifié. Ce qui rejoint les travaux d'O'Kelly, et suggère que la mobilisation des adipocytes n'est pas massive (faible concentration plasmatique d'AGNE) et que d'autres sources d'énergie sont utilisées.

Environnement Sahélien

Les races de zébus les plus documentées (adaptation, métabolisme énergétique, ou phylogénie...) sont originaires d'Asie ou d'Amérique latine (Maloiy et al., 2008). De nombreuses races de zébus africains existent et sont présentes dans des conditions climatiques extrêmes comme les zones subarides (bande sahélienne, Afrique australe), mais les adaptations liées à leur résistance dans ces milieux n'ont fait l'objet que de rares études. La dispersion des animaux, l'accès difficile aux pâturages et autres contraintes limitent la faisabilité des protocoles d'échantillonnages et de suivis fins des troupeaux dans ces zones. Au Sahel en particulier les pasteurs ne sont pas organisés en ferme et s'appuient essentiellement sur les disponibilités en fourrages naturels dans l'environnement pour nourrir leurs animaux (bovins, ovins, caprins). Les troupeaux de zébus au Sahel sont confrontés à la saisonnalité des ressources, et sont amenés selon la période de l'année à parcourir de grandes étendues pour s'alimenter (Bremner et al., 1978). Les zébus sahéliens sont donc confrontés aux contraintes climatiques, au déficit

alimentaire et à la mobilité, qui surviennent de concert pendant la saison sèche. Des adaptations du métabolisme énergétique permettant de faire face simultanément aux besoins énergétiques liés au déplacement, au manque de fourrage et aux fortes chaleurs, ont été sélectionnées mais le détail de ces adaptations est peu connu.

Les zébus sahéliens ont évolué sur le continent africain différemment de leurs homologues asiatiques (climat différent, organisation de l'élevage différent) et leurs adaptations au climat semi-aride présentent donc très certainement des adaptations locales spécifiques. Chaque race de zébu sahélien possède ses particularités, et l'on distingue plusieurs races de zébus dans la bande sahélienne. Le Zébu Gobra est spécifiquement élevé en Afrique de l'Ouest, et principalement au nord du Sénégal. Les zébus sahéliens, dont le Gobra, ont par ailleurs été croisés avec des taurins africains, les éloignant d'autant des zébus asiatiques. Les taurins auraient été les premiers bovins à être acheminés en Afrique entre -10000 et -8000 ans, par la voie du Nord Est (vestige dans la vallée du Nil, Soudan et Ethiopie) avant de disperser dans le reste du continent (Stock et Gifford-Gonzalez, 2013). Les zébus ont été importés plus tardivement, vers le 3^{ème} millénaire avant JC, par la corne de l'Afrique avant de gagner d'autres espaces (Hanotte, 2002). Selon des études récentes, la plupart des bovins africains comportent une fraction taurine et une fraction indicine (Bradley et al., 1998; Loftus et al., 1999; Stock et Gifford-Gonzalez, 2013). Bradley et al. (1998), illustrent cette hypothèse par la notion de continuum du génome zébu/taurin basé sur des analyses d'ADN mitochondrial et du chromosome Y. Sur ce diagramme figure le Zébu Gobra, majoritairement zébu mais plus proche, selon les auteurs et les outils moléculaires utilisés, du Kuri que des zébus indiens, au moins pour l'élément génétique utilisé.

Ces quelques éléments de phylogénie, ne font que souligner l'intérêt du Zébu Gobra, dont l'origine et l'évolution ont probablement mené à des adaptations physiologiques particulières. Sa capacité à reconstituer ses réserves corporelles, après des phases de perte de poids prolongées ont été documentées, de même que sa grande endurance (transhumance annuelle (Breman et al., 1978; Adriansen, 2006), sans les corrélés avec des adaptations physiologiques précises. Comprendre ces adaptations à différentes échelles : animale, physiologique, cellulaire, à court et long terme est un enjeu important qu'il est essentiel de ne pas séparer d'une adaptation d'un autre ordre, liée au comportement alimentaire et à la symbiose entre le zébu et son écosystème ruminal microbien. Afin de comprendre les adaptations évolutivement avantageuses au climat sahélien et aux conduites pastorales des vaches Zébus Gobra, l'analyse doit considérer aussi bien l'étude du métabolisme énergétique, de l'écosystème ruminal et des émissions de CH₄ en tant qu'indicateur de l'efficacité de rumination et de l'empreinte écologique des animaux.

Chapitre 2



Chapitre 2: Contexte et méthodologie générale dans la zone d'étude

2.1. Le Ferlo physique et climatique

2.1.1. Climat et pluviosité

Entre le Sahara au nord et l'Afrique tropicale au sud, le Sahel constitue la transition entre climat aride et soudanien qui s'étend des côtes Atlantique (Mauritanie, Sénégal) à la mer rouge (Ethiopie). Sec, dit semi-aride, le climat sahélien est influencé par la mousson africaine qui induit la division de l'année en un épisode de pluie et une période sèche (Kottek et al., 2006; FAO, 2012). Les précipitations annuelles progressent de 150 mm au nord à 600 mm au sud, enregistrant des variations interannuelles importantes. La fraction sénégalaise sahélienne se situe dans l'isohyète 150-300 mm de pluie par an (Ellis et Galvin, 1994; FAO, 2012). Une diminution des précipitations est observée depuis les années 30, accompagnée de périodes de sécheresses sévères et récurrentes des années 70 au début des années 2000, qui sévissent dans l'ensemble de la zone (Janicot et al., 1996; Dai et al., 2004). Les phénomènes de sécheresse signalés pour l'ensemble du Sahel s'expriment au Ferlo, région sahélienne au Nord du Sénégal (**Figure 2. 1**), par une diminution des précipitations de 30 à 37% entre 1970 et 1989 selon les travaux de Le Houérou (1989). Le Ferlo se subdivise en 2 zones, le Waalo tout au nord qui correspond à la vallée et au delta du fleuve Sénégal, et le Diéri au sud du Waalo sans eau de surface permanente (orthographe peule issue de Touré et Arpaillage, 1986). La sécheresse évoquée au Ferlo n'est pas permanente et les variations interannuelles des précipitations sont très importantes.

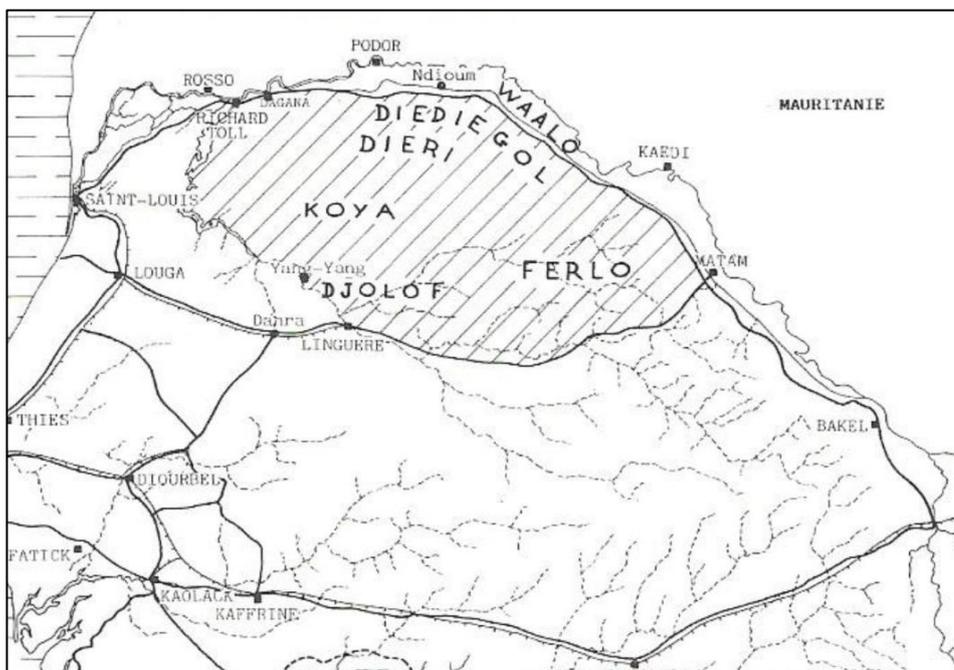


Figure 2. 1 Situation géographique de la réserve sylvo-pastorale du Ferlo. (Touré et Arpaillage, 1986).

La persistance d'une tendance à la baisse des précipitations est à craindre pour les prochaines décennies et est attribuée principalement à des phénomènes globaux, notamment l'augmentation de la température de surface des océans (Hulme et al., 2001; Hagos et Cook, 2008; Giannini, 2010), auquel il faudrait ajouter des facteurs locaux liées à l'utilisation des terres (Charney, 1975; Giannini, 2010). Ainsi la diminution du couvert végétal augmenterait l'effet albédo qui amplifierait les conséquences du réchauffement des océans sur les flux d'air, bien que le lien direct entre effet albédo et précipitations ne soit pas systématique (Govaerts et Lattanzio, 2008). Les variations à long terme des précipitations diffèrent selon le modèle et le scénario utilisé, les travaux de Hulme et al. (2001) tenant compte de 4 scénarios validés par l'GIEC (IPCC SRES B1, B2, A1 et A2), et sept modèles (développés par des centres de recherches universitaires indépendants) semblent majoritairement indiquer une baisse des précipitations pour le Sénégal. Cette tendance déjà enregistrée depuis les années 70, mais avec de fortes variations, n'empêche pas les outils satellites de noter un « reverdissement du Sahel » i.e. une augmentation du couvert végétal. Reverdissement qui ne serait pas homogène au sein de la région qui s'avère vaste, et qui aux échelles locales toucherait inégalement les espèces végétales arborées, arbustives ou herbacées. Le cas particulier du Ferlo, concernant notamment l'évolution de la végétation et l'occurrence d'un reverdissement est illustré ci-après.

2.2.2. Composante pédologique et végétation

La région pastorale du Ferlo s'étend sur des sols subarides, de nature sédimentaire avec des couches anciennes (aire Eocène à Mio-Pliocène) d'origine marine et des couches récentes d'origine lacustre (Maignien, 1959). Les couches les plus superficielles et accessibles à la végétation se composent des sédiments récents dont l'essence est variable suivant la zone (alluvion en bordure du fleuve Sénégal, sable rouge plus au sud...). Plusieurs types de sols subarides constituent le Ferlo, les sols bruns et les sols bruns-rouges. Les sols bruns considérés comme sableux (Barral et al., 1983), s'avèrent très riches en calcaire, et sont souvent observés dans des lieux à faible drainage, et sont aussi qualifiés d'hydromorphes. En surface ils concentrent peu d'argile et ont un pourcentage de MO non minéralisée ou minéralisée (humus) faible (5 à 10% MO), leur rapport C/N étant par conséquent également faible. Les sols bruns-rouges, aussi sableux, contiennent plus de fer et quasiment autant d'argiles. Leur pourcentage de MO est un peu plus faible que les sols bruns, mais leur teneur en humus beaucoup plus importante (17 à 20%) dû à un coefficient de minéralisation supérieur. Le rapport C/N de par la concentration en MO réduite est faible également. La saturation et la capacité d'échange ionique du complexe absorbant n'atteint pas des valeurs très élevées pour l'un comme l'autre type de sol (Maignien, 1959).

La proportion d'argile dans ces sols s'avère faible en surface (sableuse), et augmente avec la profondeur. La porosité s'accroît également avec la pénétration dans le sol, ainsi que la rétention de l'eau, tout comme les avantages liés au complexe absorbant, que compose l'argile, à l'origine des échanges cationiques. La teneur en MO et en humus, s'accroît également avec la profondeur, renforçant les contraintes climatiques qui agissent sur le développement de la végétation et notamment l'allongement du système racinaire. Les sols brun-rouges sont les plus fréquents dans le Ferlo, les sols bruns sont plus clairsemés et observables par exemple au niveau de sites mal drainés comme les mares,

et autre lieu en cuvette. Les sols bruns se répartissent donc en mosaïque, tout comme la végétation qui dépend cependant d'autres éléments topographiques que la nature du sol.

La végétation est décrite comme une forêt steppique, constituée d'espèces arbustives ou arborescentes spécifiquement sahéliennes, sahélo-saharienne ou sahélo-soudanienne (Lawesson, 1990). La fréquence des différentes espèces d'arbres varie de l'ouest à l'est et au sud, et en fonction du relief comme la présence de dépression. Dans le centre du Ferlo les espèces arborées et arbustives principales sont *Balanites aegyptiaca*, *Sclerocarya birrea*, *Boscia senegalensis* et *Calotropis procera*, et en moindre proportion *Acacia tortilis*, *Acacia seyal*, *Grewia bicolor* et *Salvadora persica* (Lawesson, 1990; Ndiaye et al., 2014). La strate herbacée compte majoritairement *Alysicarpus ovalifolius*, *Aristida mutabilis*, *Cenchrus biflorus*, *Chloris gayana*, *Eragostris tremula*, *Indigofera pilosa*, *Schoenfeldia gracilis*, *Tragus racemosus* et *Zornia latifolia* (Lawesson, 1990). La présence d'espèces arborées intensifie le recyclage de l'azote dans le sol superficiel en comparaison d'une végétation purement herbacée (Bernhard-Reversat et Poupon, 1980), ce qui contribue à intensifier la répartition hétérogène des nutriments et de la végétation. Les racines des arbres concentrent une communauté microbienne plus riche, parfois symbiotiques, et offrent des conditions plus propices pour la dégradation des litières (arbres ou herbacées) et la minéralisation de l'azote (Diakhaté et al., 2016).

Les sols mais aussi les variations interannuelles des pluies influencent la végétation, les précipitations en saison des pluies étant à l'origine de la germination rapide des herbacées et de la formation de l'humus qui s'opère principalement à cette période (Bernhard-Reversat et Poupon, 1980). En effet, les graines d'herbacées germent extrêmement rapidement et exclusivement durant la courte saison des précipitations (plus tardif s'il s'agit de légumineuse). A cette période le sol est aussi suffisamment humide pour favoriser l'humification de la MO, pour laquelle les conditions en période sèche ne sont pas réunies. La quantité de biomasse annuelle est positivement corrélée avec les précipitations, évaluée soit sur le terrain soit par mesure de l'indice de végétation par différence normalisée (IVDN) (Diouf et Lambin, 2001). La diminution des précipitations a mené à une dégradation de l'habitat mesurée par la perte de diversité floristique (Ndiaye et al., 2014). Les sécheresses importantes de 1973 et 1986 ont affecté le paysage entraînant une hausse de la mortalité des arbres, et une diminution provisoire de leur densité. L'étude au Ferlo de Vincke et al. (2010) reposant sur le suivi de la strate arborée et arbustive de 1975 à 1995 (période inter-sécheresse), dans une zone *a priori* indemne d'activité anthropique directe, a révélé globalement une augmentation des espèces arbustives et arborées mais une réduction de la richesse spécifique, résultats qui s'accordent avec l'éventuel reverdissement du Sahel. La condition d'une expansion des espèces arborées et arbustives semblant toutefois dépendante de la pression anthropique selon la même étude (Vincke et al., 2010). Cette étude constitue un exemple de l'hypothèse déjà admise que l'évolution du climat et les activités anthropiques ont conduit à la dégradation des parcours et des forêts sahéliennes, dégradation évaluée par la réduction de la richesse spécifique des ligneux et la densité du couvert herbacé (Miehe et al., 2010; Rishmawi et Prince, 2016). Pour lutter contre la réduction des forêts sahéliennes, onze pays sahéliens unis par l'initiative de la grande muraille verte (IGMV), procèdent à la replantation depuis 2011 d'espèces ligneuses (30 espèces sélectionnées) initialement présentes dans les régions concernées. Au Sénégal l'IGMV a doté le forage de Widou Thiengoli, situé au centre du Ferlo, d'une pépinière gérée par les habitants du forage, et d'où sont issus les jeunes arbres replantés localement

(<http://grandemurailleverte.org/index.php><http://grandemurailleverte.org/index.php>). Le climat sahélien comme la végétation évoluent et les éleveurs qui peuplent ces espaces sont contraints d'adapter leurs pratiques à ces changements auxquels ils participent également.

2.2. Les peuls, une ethnie d'élevage

2.2.1. Histoire et structure sociale

La première vague de peuplement dans la région du Ferlo, dont seraient issues les familles peules habitant actuellement la zone, daterait du XIII^{ème} siècle (Touré et Arpaillage, 1986). Les conditions climatiques à l'époque auraient contraints des familles de l'ancien royaume Ghana Wayadu à migrer vers des régions plus au sud (Touré et Arpaillage, 1986: 2; Kane, 2004). La zone du Waalo (**Figure 2. 1**) fut la 1^{ère} colonisée, elle offrait la possibilité de cultiver des cultures de décrues dans le delta et des aires d'abreuvement pour le bétail (lac de Guier et fleuve Sénégal). Les familles se sont progressivement dispersées dans le Waalo et le Diéri, avec l'adoption de pratiques divergentes selon la zone occupée et la séparation entre groupes Walwaalbé (habitant du Waalo) et Dierinkoobé (habitant du Dieri) (**Figure 2. 1**, Touré et Arpaillage, 1986). Le XVIII^{ème} siècle fut une aire d'insécurité pour les Peuls de la région qui subissaient les pillages et les razees (terme pular désignant les vols de bétail) des Maures, la situation s'apaisa après des soulèvements peuls et une réorganisation du pouvoir local. Le contexte s'est dégradé de nouveau avec l'arrivée des colons français au XIX^{ème} siècle, qui contraint les Peuls à de nouveaux mouvements de population pour échapper à l'administration française (Touré et Arpaillage, 1986; Kane, 2004). Les premières descriptions des sociétés peules datent du début XIX^{ème}, l'administration coloniale étant très intéressée par le potentiel agricole du delta et surtout de production animale pour acheminer les marchés des grandes villes du Sénégal. L'impact de la présence française fut limitée sur les peuples du centre du Ferlo, jusqu'à la campagne d'équipement hydraulique (1948-1957) qui modifia l'accès à l'eau et impacta les pratiques pastorales traditionnelles (Touré et Arpaillage, 1986).

Organisation de l'espace en période pré-forage

Le calendrier peul se subdivise en 5 saisons (Touré et Arpaillage, 1986; Bah et al., 2006) qui sont effectives aussi bien pour les zones occupées par les Wawaalbé que les Dierinkoobé, et qui se calque parfaitement avec les mouvements annuels des populations. Le calendrier peul comprend 5 saisons, c'est-à-dire, **Ndungu** (la saison de pluies, juillet-septembre), **Kawlé** (la saison aux pluies éparses qui lui succède, de mi-octobre à mi-novembre), puis **Dabuundé** (la saison sèche froide, de décembre à février), **Ceedu** (la saison sèche froide, de mars à mai) et **Ceetel** (la période dite de soudure, de mai à juin) avant les pluies toujours difficiles à délimiter dans le temps. Dans un système moins précis, la saison des pluies se limitent à Ndungu, et la saison sèche rassemble les 4 autres saisons dont la sévérité de la sécheresse contribuait et influence toujours les mouvements de populations. Avant l'ère des forages les peuls transhumaient, sur de courtes distances à l'exception des années sèches où ils voyageaient plutôt et plus au sud (Touré et Arpaillage, 1986). Les trajectoires empruntées et les zones d'installation des familles étaient motivées par les besoins du bétail, par les opportunités économiques et pour concilier les activités d'élevage et agricoles. Les sites d'installation saisonniers avaient tous la même « valeur », i.e. pas de campement « source » duquel rayonnait la famille, chaque campement étant

équivalant. Ces mouvements cycliques et non aléatoires d'une année à l'autre différaient entre les Peuls du Waalo et ceux du Diéri, les habitants du Waalo migrant plus au nord et ceux du Diéri plus vers le sud (Touré et Arpaillage, 1986; Kane, 2004).

Les Peuls du Waalo

Entre le Waalo et le Diéri a été délimité un espace le Diediegol, attenant à la vallée du fleuve et identique au Diéri d'un point de vue végétation, mais rattaché au Waalo dont il constitue une zone tampon pour les hommes et les bêtes (Touré et Arpaillage, 1986; Kane, 2004). En Ndungu les camps s'établissaient dans le Diediegol où les animaux pâturaient jusqu'au début de saison sèche et profitaient des mares temporaires (**Figure 2. 2**). Par la suite la famille se scindait pendant la période Kawlé, une partie s'occupant du bétail l'autre rejoignant la vallée du fleuve pour cultiver les cultures de décrues. Après la fin des récoltes les animaux étaient autorisés à consommer les résidus de culture puis les végétaux de la ripisylve au bord du fleuve ou du lac de Guier qui assurait également l'abreuvement. Cette organisation supposait un découpage foncier du territoire avec une attribution des champs de décrues aux familles (Touré et Arpaillage, 1986).

Les Peuls du Diéri

Pendant l'hivernage les familles peules dites dierinkoobés s'établissaient dans le Diéri, chaque famille comptait un campement regroupant plusieurs unités familiales : les parents âgés, leurs fils et leurs épouses ainsi que leurs propres enfants (les filles quittaient le campement pour rejoindre celui de l'époux, mais les fils mêmes mariés restaient souvent au campement bien que cette obligation concerna uniquement l'aîné). L'espace n'était pas d'accès libre, le foncier était moins stable que dans le Waalo mais chaque campement disposait d'un territoire propre pour la culture et d'une aire de pâturage (**Figure 2. 2**; Kane, 2004). Des cultures pluviales de mil ou de niébé étaient pratiquées, avec une gestion collective des champs des différentes unités familiales, sans transmission spécifique du foncier. Les animaux interdits de la surface cultivée avant récolte exploitaient les pâtures du campement jusqu'à la saison sèche chaude au cours de laquelle les bergers les conduisaient dans le Djoloff ou dans le Waalo (**Figure 2. 1**). Ces deux stratégies variaient en fonction des conditions d'accueil, et permettaient d'entretenir les liens entre Waalo et Diéri (Touré et Arpaillage, 1986). Les déplacements vers la vallée du fleuve en saison sèche permettaient au bétail de s'abreuver dans le fleuve un jour sur deux, les zones de pâturage étaient fonction des accords avec les Walwaalbés. Les déplacements en direction du Djolof (**Figure 2. 1**) favorisaient les rencontres et les échanges avec les Wolofs (ethnie commerçante du Sénégal), parfois aussi la participation aux travaux des champs pour les bergers qui restaient pendant l'hivernage. Avant le développement des forages, les sources d'eau étaient les mares temporaires et les puits traditionnels pour le Diéri, le fleuve et le lac de Guier pour le Waalo. La disponibilité en eau était alors plus limitante que la disponibilité en pâturages et constituait le facteur décisionnel pour la date de départ en transhumance et de la trajectoire empruntée.

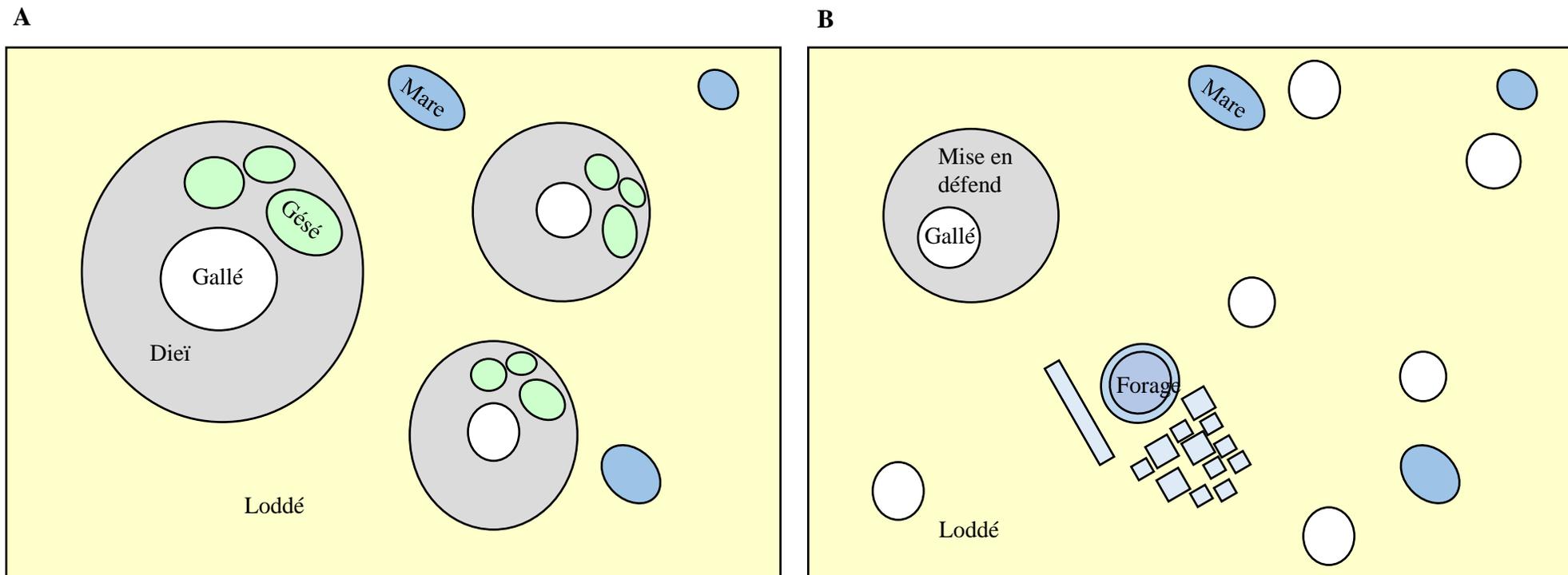


Figure 2. 2 Organisation de l'espace par les habitants du Diéri A) période avant B) après la construction des forages.

A : Gallé: unité familiale= campement rassemblant plusieurs cases (couples des vieux parents + couples des fils) ; Gésé: champs d'hivernage en général du mil et/ou du niébé ; Dieï: pâturage réservé du gallé ; Houroum: gallé + gésé + dieï ; Mare: libre pour tous ; Loddé: brousse de libre accès. **B :** simplification et multiplication du Houroum avec le départ des enfants du campement parental pour fonder leur foyer. Forages : puit mécanisée et village associé comprenant maison, boutique, école et autres services dont le marché hebdomadaire.

L'aire des forages

Dans le cadre de la campagne d'équipement hydraulique (1948-1957) des forages furent creusés d'abord au Sud du Sénégal, puis dans le Ferlo en partant du Djolof pour remonter dans le Diéri. Vingt-trois forages ont été mis en service, espacés les uns des autres en moyenne de 30 km et répartis de manière assez homogène sur toute la réserve sylvo-pastorale, puisant leur ressource dans la nappe du Maëstitchien (Barral et al., 1983; Touré et Arpaillage, 1986). La dépendance saisonnière aux ressources en eau pour les habitants et le bétail a par conséquent diminué, réduisant l'intérêt à transhumer. En parallèle la création d'un réseau de poste vétérinaire dans la zone, le développement de la vaccination et l'élimination des prédateurs a réduit la mortalité du bétail. Le croît du bétail et une meilleure valorisation marchande ont permis aux pasteurs de se spécialiser uniquement dans l'élevage, i.e. le campement d'hivernage est devenu le campement principal où sont apparus des constructions en dur et est occupé jusqu'en saison sèche (selon la saison des pluies précédente) (Touré et Arpaillage, 1986).

Touré (1986) avançait déjà un renversement des ressources limitantes suite à l'exploitation des forages, avec un passage de l'eau avant la construction des forages, au pâturage dont l'exploitation s'est intensifiée par l'augmentation de la charge mais aussi par la prolongation de la période de pâture. Toute la famille ne part pas en transhumance, seul une fraction (berger seul ou accompagné de leurs épouses) se déplace vers le Djoloff au sud avec les bovins et construit sur sa route des campements provisoires minimalistes.

En complément de ces aménagements, l'organisation des Peuls fut également modifiée par la transformation du Waalo, devenu l'un des espoirs de l'agriculture sénégalaise (Tourrand, 2000). Les berges du Waalo, inondées en saison des pluies permettaient les cultures de décrue (mil, riz et maraîchage) pour les surfaces cultivées et pâturage de décrue pour les surfaces vierges. Dès 1946, des travaux visant à développer les casiers rizicoles furent entrepris à Richard Toll afin de les maintenir inondés et accroître la durée de culture. La construction de la digue périphérique de 1961 à 1964, a permis la maîtrise de l'eau dans le delta en retenant l'eau après la crue et en empêchant l'eau salée de remonter. Le réseau routier se développa le long du fleuve, favorisant l'installation de villageois et donc de futurs exploitants agricoles. Deux barrages (Diam et Manantali) s'ajoutèrent à ces aménagements hydrauliques à la fin des années 80. Depuis les années 60 des stations de pompage ont été ajoutées aux barrages, achevant le contrôle de l'eau douce dans la vallée et son accessibilité toute l'année pour les cultures (Tourrand, 2000). L'utilisation des surfaces par les villageois s'est faite jusqu'à récemment sans titre foncier de la part des exploitants, l'organisation villageoise traditionnelle a régit les cultures et pâturages. L'achat par des privés dont la Compagnie Sucrière du Sénégal (CSS) en 1970 de 12000 ha de terres dans la zone de Richard Toll, puis l'installation de deux entreprises de concentré de tomates changea l'espace d'une manière plus drastique que l'augmentation des casiers. Du fait de la taille des parcelles, en monoculture, et la mise en place d'un chenal longeant les terres de la CSS, le paysage a changé plus radicalement. L'expansion agricole en générale a réduit les aires de pâturages, par la diminution des surfaces non cultivées et par la mise en place de collectif d'agriculteurs qui participent différemment aux réseaux de terres agricoles pâturables par les éleveurs. Les cultures ont progressivement empiété sur les aires de parcours et compromis le fonctionnement traditionnel des Wawaalbé et des Dierinkobés.

2.2.2. Mode de vie actuel et conduite de troupeau

Organisation des campements et des villages

Comme vu précédemment la construction des forages a engendré des adaptations du mode de vie des Peuls du Ferlo, malgré ces changements leurs pratiques sont encore souvent qualifiées de « traditionnelles », par le maintien des coutumes et de la transhumance. Chaque forage dans le Diéri, s'accompagne d'un petit village composé de cases en ciment habitées par des commerçants et des artisans (souvent de l'ethnie Wolof), de longs abreuvoirs pour les animaux, d'un réservoir, d'une école et d'un espace pour les marchés hebdomadaires (**Figure 2. 3**). Ces marchés comportent tout type de marchandises, dont l'aliment bétail vendu également dans la boutique ce qui ne garantit pas pour autant un approvisionnement permanent mais au moins assez régulier. Les compléments alimentaires pour bétail proposés au niveau des forages ne sont pas aussi diversifiés que dans les villes comme Dahra ou Richard Toll mais offrent la possibilité de se procurer du son de blé, du tourteau de coton et des granules, et ainsi de mieux entretenir les animaux qui ne sont pas partis en transhumance ou partent tardivement. La présence des marchés est essentielle, car spécialisée dans l'élevage et pratiquant moins la culture de mil, les familles d'éleveurs sont plus dépendantes de l'approvisionnement extérieur. Le mil est toujours très consommé, mélangé à du lait ou du lait caillé mais le riz dont la consommation s'est généralisée au Sénégal a également gagné du succès chez les Peuls. Les étales proposent également des légumes et du poisson séché mais leur intégration dans l'alimentation quotidienne est faible tout comme la viande en raison du prix et par habitude alimentaire (la viande accompagnant souvent les fêtes et les rites). La vente du lait, du beurre et des petits ruminants permet aux familles de régler les dépenses domestiques de base (Adriansen, 2006). Dans les écoles primaires situées dans les villages attenants aux forages les enfants sont scolarisés et peuvent poursuivre des études en ville selon les moyens et la volonté de leurs parents.

Les Peuls construisent à distance du forage des campements dont la structure s'est beaucoup diversifiée, du campement pluri-générationnel comprenant les parents et les frères d'une même fratrie ainsi que leurs épouses, au campement simple hébergeant un couple et ses enfants. Les fils qui restaient après leur mariage dans le camp de leur père, peuvent déménager désormais pour fonder leur foyer en emportant leurs propres animaux, les liens et les activités communes étant maintenus. Le campement de saison des pluies est devenu le campement principal, il est habité quasi toute l'année, jusqu'à ce que la disponibilité en fourrage soit trop rare et qu'il faille mener les animaux en transhumance. Tout ou partie de la famille se déplace vers le Djoloff, en suivant la route des forages et en implantant des campements sommaires (relativement au campement principal) (Touré et Arpaillage, 1986).

A



B



C



D



E



F



Figure 2. 3 Illustration de quelques évènements de la vie quotidienne des éleveurs peuls.

A : au campement, le gardiennage des jeunes moutons. **B** : campement provisoire lors de la transhumance. **C** : au forage le puisage de l'eau par les femmes. **D** : carriole pour le transport de l'eau au campement. **E** : file d'attente des carrioles au forage. **F** : abreuvement des animaux au forage.

Chaque éleveur paie une cotisation à la collectivité qui gère le forage, afin d'en obtenir l'accès pour abreuver ses animaux et approvisionner son ménage. L'éleveur ou son berger se rend au forage qui dispose de plusieurs abreuvoirs où se répartissent les bovins, les équidés, les ovins. Il veille à l'abreuvement équitable de tous les animaux qui boivent en moyenne tous les 2 jours pendant la période sèche dès que les mares ont disparues. Les femmes sont chargées des corvées d'eau qu'elles puisent dans le réservoir du forage et stock dans des chambres à air ou des bidons, et qu'elles transportent au campement par charrette attelée aux ânes. Les transhumants font halte à proximité des forages rencontrés sur leur trajet et paie une taxe pour leur usage de l'eau (**Figure 2. 3**).

Conduite de troupeau

Le cheptel bovins zébus revêt une très grande importance tant économique que sociale, cependant les vaches ne sont pas les seuls animaux à être élevés par les Peuls et à intervenir dans l'organisation du campement (Adriansen, 2006). Chaque campement gère collectivement (quelques soit la composition familiale du camp) le bétail, et possèdent en général quelques ânes et parfois un cheval pour la traction, un troupeau ovin et quelques chèvres mais surtout un troupeau bovin (zébu). Les caprins et les ovins sont utilisés pour l'autoconsommation ou la vente pour les achats de base (Adriansen, 2006). Les bovins représentent la richesse de l'éleveur, ils constituent le capital sur pied, les mâles sont vendus mais la vente des femelles est plus rare (Adriansen, 2006).

Les bovins ont une valeur honorifique mais aussi sociale et coutumière, car les animaux n'ont pas tous la même origine et pas tous la même destinée. Traditionnellement les animaux sont pour partie hérités, issus du croît du troupeau, de l'achat et peuvent être voués à la vente, à la dote et à la reproduction (Touré et Arpaillage, 1986). La taille de troupeau s'avère très variable en fonction des familles et compte un à deux taureaux reproducteurs, des vaches, des génisses, des veaux et des taurillons. Les animaux sont en divagation, la paternité des veaux n'est donc pas imputable avec certitude aux mâles du troupeau. Les femelles vèlent la 1^{ère} fois vers l'âge de quatre ans (Missohou et al., 1997), et les mises bas sont étalées de fin mai à début septembre avec une première vague importante entre mai et juillet (Diop et al., 2009), i.e. juste avant les pluies, mais des vêlages se produisent aussi en dehors de ces périodes principales et notamment à la fin ou après la période favorable des pluies (Denis et Thiongane, 1975; Missohou et al., 1997). Les veaux sont allaités en moyenne jusqu'à un an parfois plus, la part du lait dans l'alimentation du petit ayant fortement diminué avec son développement. La durée de la lactation dépend des conditions climatique et de gestation de la mère l'année suivante, mais il a été observé que les vaches produisaient en moyenne 2 veaux tous les 3 ans en station et un veau tous les deux ans dans les troupeaux pastoraux (Missohou et al., 1997). Le taux de reproduction de 53 à 55 % par an (Missohou et al., 1997), mais il dépend fortement du taux de fécondité qui lui résulte de la « qualité » des 2 dernières années, i.e. des ressources fourragères et du niveau d'alimentation de la mère.

En effet, le taux de mise bas une année dépend des conditions sanitaires et corporelles de la mère durant les mois qui ont précédés le vêlage, pour pouvoir supporter la gestation, mais également de l'année précédente car les conditions auront impacté la fertilité de la vache pendant la période de reproduction (neuf mois avant). Les conditions climatiques de l'année, impactent la disponibilité de fourrage naturel, et affecteront de manière significative les conditions corporelles des femelles et donc

les résultats des paramètres reproductifs (Ezanno et al., 2003). Lorsque survient une mauvaise année (faible pluie, faible biomasse), le taux de fertilité est faible car les vaches en mauvaises conditions physiques sont moins fécondables, par la suite le taux de fécondité est faible par augmentation du taux d'avortement. Ces conséquences se répercuteront alors également l'année suivante même si la saison des pluies est correcte. En effet, pendant cette année peu propice, les vaches ont dû puiser sévèrement dans leurs réserves corporelles (a fortiori si elles étaient en lactation ou gestante) jusqu' à l'aube de la saison de reproduction, et même si les vaches zébus récupèrent vite les baisses de poids, leur fertilité peut être affectée. Le croît du troupeau dépend donc principalement des conditions climatiques et de l'adaptation de l'éleveur à la variabilité interannuelle des ressources.

2.3. Périmètre de la zone d'étude et période de suivi

2.3.1. Contexte écologique

Pour ce travail de thèse, la zone d'étude s'étend de Dahra à Richard Toll, et comprend les campements fixes ou temporaires des éleveurs partenaires, les aires de forage auxquelles ils sont affiliés et les pâturages visités par les animaux, qu'il s'agisse de pâtures naturelles ou de cultures (superficie approximative de 6238 km², sans tenir compte des aires de divagation des animaux qui sont inconnues). Cinq troupeaux ont été suivis entre Widou Thiengolii, Afo et Richard Toll (**Figure 2. 4**), le détail des troupeaux sera expliqué ultérieurement dans la section consacrée aux pratiques d'élevage. La phase de suivi et prélèvements sur le terrain s'étalant de juillet 2016 à octobre 2017, de ce fait la qualité des parcours sur lesquels les animaux ont brouté dépendait notamment de la saison des pluies 2015 (pour les prélèvements effectués en juillet 2016), de la saison des pluies 2016 (pour les échantillons d'août 2016 à juillet 2017) et de la saison des pluies 2017 (pour les collectes d'août à octobre 2017). Les résultats de pluviométrie 2015 et 2016 associés à la biomasse produite sont synthétisés dans les **Figure 2. 5** et **Figure 2. 6**. Les précipitations sont quantifiées via le suivi réalisé par satellite et disponible sur le site internet TAMSAT (www.tamsat.org), avec une résolution de 10 km, i.e. la pluviométrie est la moyenne d'une zone de 10 km × 10 km autour des coordonnées des points, tout comme la biomasse mesurée par satellite (données calculées par Simon Taugourdeau à partir des informations du centre de suivi écologique, CSE) et estimée avec la même précision.

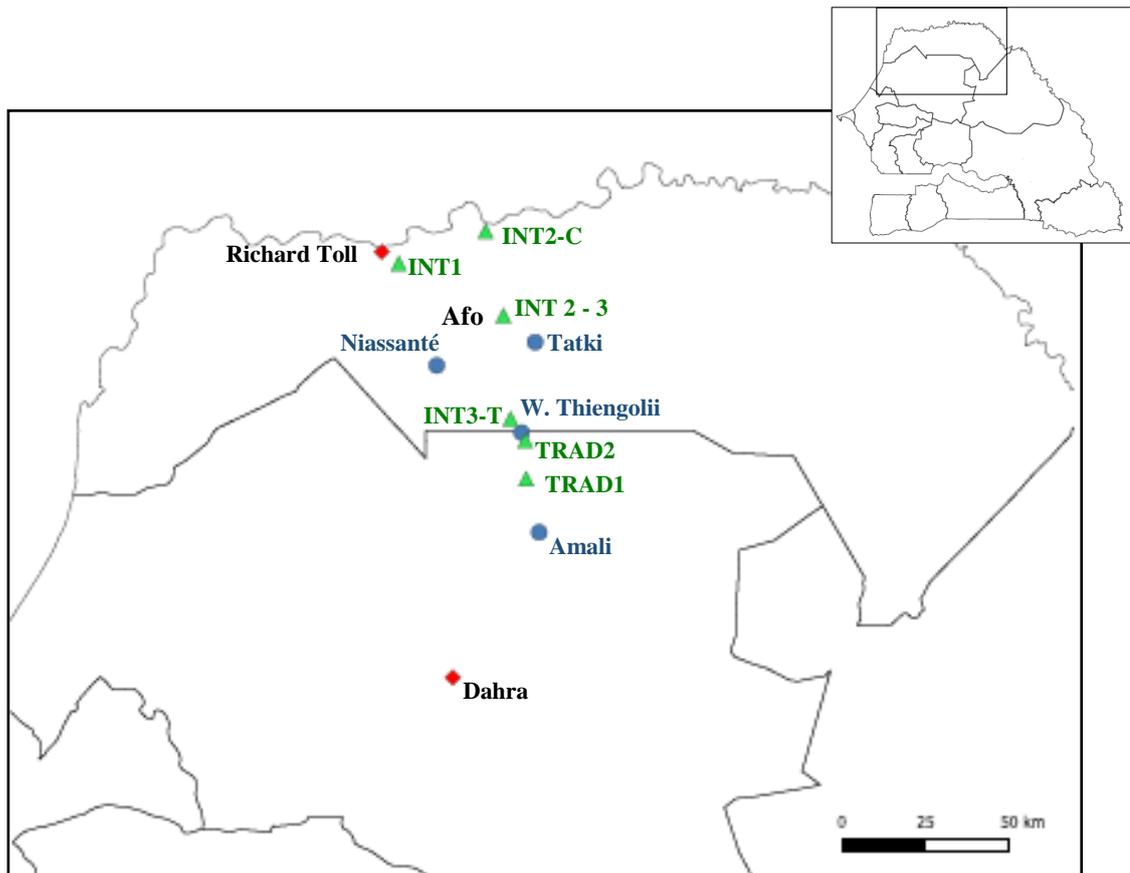


Figure 2. 4 . Position géographique des campements et sites de conditionnement des prélèvements. Positions acquises par GPS (GARMIN, 64s) cartographiée par QGis 3.4. En rouge les villes de Richard Toll et Dahra ; en vert les campements principaux (INT1, INT2 et INT3, TRAD1 et TRAD2) et secondaires lorsque les éleveurs INT 2 et INT3, originaires du village de Afo, se sont déplacés en saison sèche vers les champs (INT2-C), vers le Sud (INT3-T) ; en bleu les forages visités à proximité des campements.

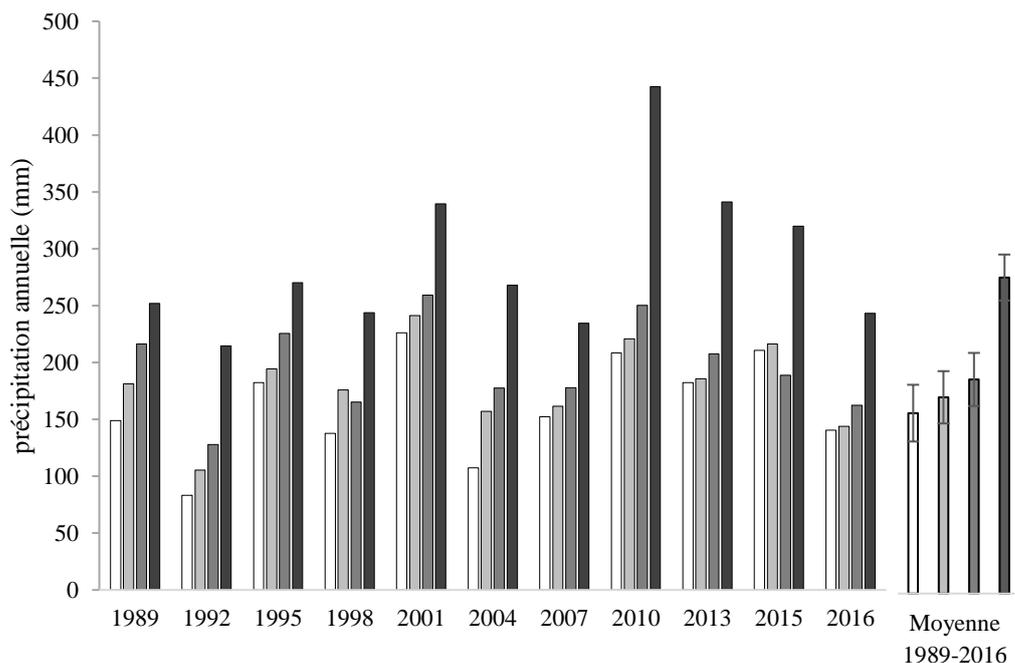


Figure 2. 5 Précipitations annuelles et moyennes pour la période 1989-2016 (mm de pluie) de Richard Toll (blanc), d'Afo (gris clair), de Widou Thiengolii (gris foncé) et de Dahra (noir).

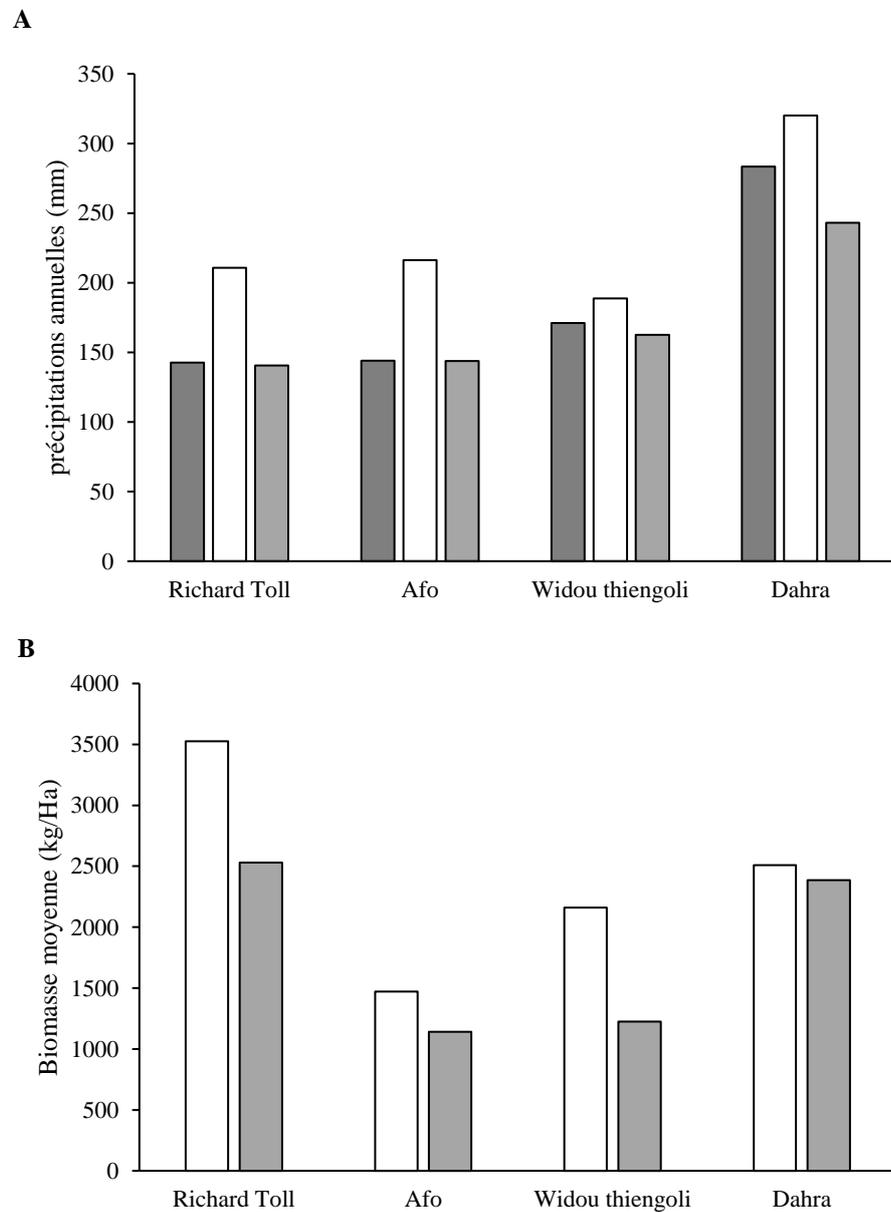


Figure 2. 6 Précipitations annuelles (A, mm de pluie) et production moyenne de biomasse annuelle (B, kg/Ha) en 2014 (gris foncé), 2015 (blanc) et 2016 (gris clair) pour les villes de Richard Toll, Afo, Widou Thiengoli et Dahra.

Comme décrit précédemment la végétation dans la zone du Ferlo est hétérogène notamment la strate herbacée dont les espèces divergent en fonction de la topographie et de la présence d'arbres, cependant le relief du secteur d'étude est assez homogène et la biomasse produite ces années-là également. Les principales espèces herbacées et ligneuses à disposition du cheptel étant (Guerin et al., 1988; Vincke et al., 2010) :

Espèces herbacées :

- *Aristida mutabilis*
- *Chloris priouri*
- *Schoenfeldia gracilis*
- *Dactylium aegyptium*

Espèces ligneuses :

- *Boscia senegalensis*
- *Balanites aegyptiaca*
- *Sclerocarya birrea*
- *Acacia nilotica*

2.3.2. Description des systèmes de production et sélection des éleveurs pilotes

Pour mener à bien ce projet d'étude, les différents acteurs locaux et notamment le GRET (Organisation non gouvernementale internationale de développement) ont été sollicités car leur connaissance de la zone et leur travail avec les éleveurs ont permis de faciliter l'identification des éleveurs potentiellement intéressés par les travaux de la thèse.

Le principal facteur agissant sur les émissions de méthane entérique et le métabolisme des bovins est l'alimentation (chapitre 1), or dans la zone d'étude les bovins pâturent librement, et le disponible fourrager est sensiblement équivalent dans tout le secteur. La consommation des animaux varie en fonction du comportement alimentaire individuel de chaque animal, des habitudes du troupeau et de la stratégie de l'éleveur. Le comportement alimentaire de la vache a été examiné au travers de ces choix mais compte parmi les éléments non contrôlés, contrairement à la conduite de l'éleveur sur lequel a reposé le choix des troupeaux expérimentaux et des animaux pilotes.

Traditionnellement les bovins sont libres sur les parcours, ils broutent autour du forage et s'abreuvent dans les mares naturelles formées pendant la saison des pluies jusque pendant la période de transition. Les fourrages sèchent rapidement dès que les précipitations se raréfient pendant la saison dite Kawlé, mais restent abondant, et les mares persistent au moins pendant cette saison. La densité de la végétation diminue au cours de la saison de Kawlé et lors des saisons sèches subséquentes (Dabuundé, Ceedu et Ceetel, jusqu'à 50% de la biomasse selon Gerin et al., 1988), en raison des conditions météorologiques mais aussi avec les prélèvements par les herbivores (notamment bovin). Avec la progression des saisons sans pluies les animaux s'éloignent donc de plus en plus, parcourant en moyenne 16 km par jour (Adiransen et Nielsen 2002), et les mares étant asséchées ils se rendent au forage tous

les 2 jours pour s'abreuver. Lorsque les fourrages herbacés deviennent vraiment limités malgré les déplacements des troupeaux pour trouver des sites moins pâturés ou plus au sud, les bovins consomment des ligneux (arbres et arbustes) dont ils prélèvent feuilles, fruits, branches et épines. Les femelles ayant encore des veaux de moins d'un an reviennent une fois par jour pour les allaiter, même si les petits sont déjà âgés et se nourrissent autrement, mais pendant la période précédant les pluies lorsque les distances parcourues par les animaux entre les pâturages et le campement sont trop importantes les femelles ne retournent pas au campement tous les jours et les veaux de presque un an partent avec le troupeau. Si certaines femelles ont mis bas pendant la saison sèche (Ceedu) elles peuvent être gardées au campement avec leur petit et être complémentées par l'éleveur. Les éleveurs du Ferlo complémentent les animaux (les femelles allaitantes et les faibles) en petite quantité (environ 1 kg/jour) en fin de saison sèche (période dite Ceetel de l'ordre de 2 mois). Le système traditionnel tel qu'il est décrit ci-dessus est ubiquiste dans le Diéri, modulé par les spécificités de pratiques propre à chaque éleveur. En résumé les animaux sont en divagation, très peu complémentés, se nourrissent des fourrages naturels et la reproduction est restée naturelle sans appariement contrôlé des mâles et des femelles. Leur mobilité quotidienne n'est pas toujours contrôlée par l'éleveur (cas des troupeaux sans berger), à l'inverse des grands déplacements.

Dans la vallée du fleuve Sénégal ou à proximité les pratiques diffèrent en réponse aux contraintes liées à l'aménagement de la vallée. Les transformations spatiales avec la réduction des aires de pâturages, et économiques avec l'implantation de la Laiterie du Berger (LDB) ainsi que la Compagnie Sucrière du Sénégal (CSS) ont transformé les habitudes des éleveurs. Ces changements concernent les éleveurs situés dans l'aire d'influence des compagnies et des institutions, aires qui se chevauchent de l'ordre de 30-35 km de rayon à partir de Richard Toll. Certains éleveurs ont diversifié leurs activités et ne se contentent plus de l'élevage en travaillant en parallèle à Richard Toll. L'ouverture d'un nouveau marché pour la vente du lait avec la LDB les a incités à vouloir augmenter la production et donc à améliorer l'alimentation, ce qui n'est possible que par l'introduction de nouveaux aliments puisque les pâturages sont déjà très exploités. La présence de l'ONG du GRET, dispense également des conseils zootechniques aux éleveurs au-delà des 35 km. L'amélioration de l'état des animaux contribue à renforcer la production de lait. La LDB et le GRET (dans le cadre du projet Astel) ont uni leurs efforts pour aider les éleveurs de la zone à se procurer des fourrages alternatifs pour compléter ceux naturels. Ces deux structures se sont associées pour créer des Centres de Services de Proximité (CSP), établis dans les villages dont la mission est d'assurer la livraison et le stockage de fourrages (canne à sucre verte, canne à sucre brûlée, fane de riz). La LDB et le GRET subventionnent ce service, rendant les sous-produits fourragers accessibles pour les éleveurs, tant logistiquement que financièrement. En 2016, au commencement de la thèse, seule 4 CSP était opérationnels, mais 17 devaient voir le jour, tous compris dans un périmètre de 35 km de rayon depuis Richard Toll qui définit la limite praticable pour la livraison. Pour appartenir au réseau de la LDB ou du GRET, les éleveurs bénéficiaires doivent respecter certaines recommandations de production et de qualité (degré d'acidité du lait par exemple), l'amélioration de l'alimentation est donc très importante. Plusieurs sources sont possibles : les fourrages subventionnés, les résidus de récoltes si les troupeaux peuvent se déplacer et les compléments vendus localement comme les sons de riz et de blé, les granules ou les tourteaux d'arachide et de coton. Ces intrants ont un coût, rentabilisé partiellement par la vente du lait. Ces facilitations aux services d'élevage et aux aliments de substitution, dans un contexte où le niveau d'intrant s'avère très faible, revêtent une

grande importance. La complémentation est plus longue que pour le système traditionnel et peut s'étaler sur six mois ou plus. Afin de différencier ces pratiques de celles observées dans le système traditionnel, ces pratiques seront identifiées dans ce manuscrit comme appartenant au système « intensifié » car ces nouvelles pratiques sont supposées associées à une augmentation de production sans toutefois atteindre les niveaux de production liés à un système intensif comme il est compris conventionnellement.

Dans un système traditionnel (**TRAD**) les animaux ne sont complémentés que pendant les 1 à 2 mois qui précèdent les pluies, avec des concentrés (de production locale et de nature très diversifiée) ou des tourteaux en quantité faible (environ <2 kg/vache). Dans un système intensifié (**INT**), les éleveurs complémentent leurs animaux avec des sous-produits végétaux et des compléments (souvent plus diversifiés qu'en brousse dans les boutiques des forages). Cette complémentation est plus importante (>2 kg) et s'étale sur une grande période de temps (>6 mois).

Concernant les troupeaux appartenant au système INT, le niveau d'ajustement des pratiques de complémentation est variable selon les moyens et l'engagement de l'éleveur à adopter les pratiques. Les campements et villages sont dispersés, et enquêter chaque éleveur pour connaître ses pratiques, était impossible. Des entretiens avec le personnel du GRET ont permis de cibler les éleveurs touchés par les démarches incitatrices (CSP ou autres) et pouvant recourir à des pratiques cohérentes avec le système INT. Les éleveurs présélectionnés sur leur recours à la complémentation ont été visités, et interrogés pour confirmer qu'ils complémentaient bien leurs animaux et leur présenter le protocole. Le paramètre essentiel a été l'acceptation de la pose de sonde œsophagienne (détaillée dans la section descriptive du protocole) et de pouvoir mettre à disposition au moins 3 vaches.

Les éleveurs TRAD se trouvent à l'extérieur du périmètre d'action de la LDB ou du GRET, le forage de Widou Thiengoli, est l'un des sites pilotes des projets de coopération CIRAD-ISRA. Aux éleveurs de ce forage a été présenté le protocole expérimental, et les éleveurs pilotes sélectionnés parmi ceux intéressés par le projet, après vérification orale que leur pratique corresponde bien à une faible complémentation (< 2 kg/jour et exclusivement en saison Ceetel).

Description des troupeaux et des vaches expérimentales

Deux phases de recrutement des éleveurs pilotes ont eu lieu, une première en juin 2016 puis une 2^{ème} en janvier 2017, car suite à la bonne mise en place du protocole sur le terrain, il a été envisagé d'augmenter le nombre de vaches expérimentales de préférence dans de nouveaux troupeaux. Les éleveurs de la 2^{ème} phase ont été recrutés dans l'entourage des premiers car au vue du bon déroulement des expérimentations ils se sont montrés confiants et se sont manifestés spontanément, et adoptaient des pratiques quasi identiques permettant d'impacter le moins possible le protocole d'origine.

Pendant la première phase de recrutement 3 éleveurs partenaires ont été recrutés : 2 intensifiés fournissant 3 vaches chacun et 1 éleveur traditionnel mettant à disposition 6 vaches, désignés dans ce manuscrit comme étant INT1 et INT2 (intensifiés) et TRAD1 (traditionnel). Pendant la deuxième phase de recrutement un éleveur intensifié et un éleveur traditionnel supplémentaire sont devenus partenaires et seront nommés INT3 et TRAD2 et ont mis à disposition chacun 4 vaches complémentaires. Le troupeau INT1 a cessé sa participation de manière imprévisible en janvier 2017 selon le souhait de

l'éleveur. L'éleveur INT2 a par ailleurs accepté de mettre à disposition 3 vaches supplémentaires pour l'expérience de l'alimentation. La **Figure 2. 7** illustre les périodes de participations des troupeaux en fonction des saisons. Les vaches expérimentales ont été choisies dans le même stade physiologique cf. post vêlage : i) entre 1 semaine et 1 mois pour les vaches recrutées pendant la 1^{ère} phase, et ii) dans les 4 mois après vêlage pour le 2^{ème} recrutement, iii) moins de 4 mois supplémentaires (3vaches supplémentaires).

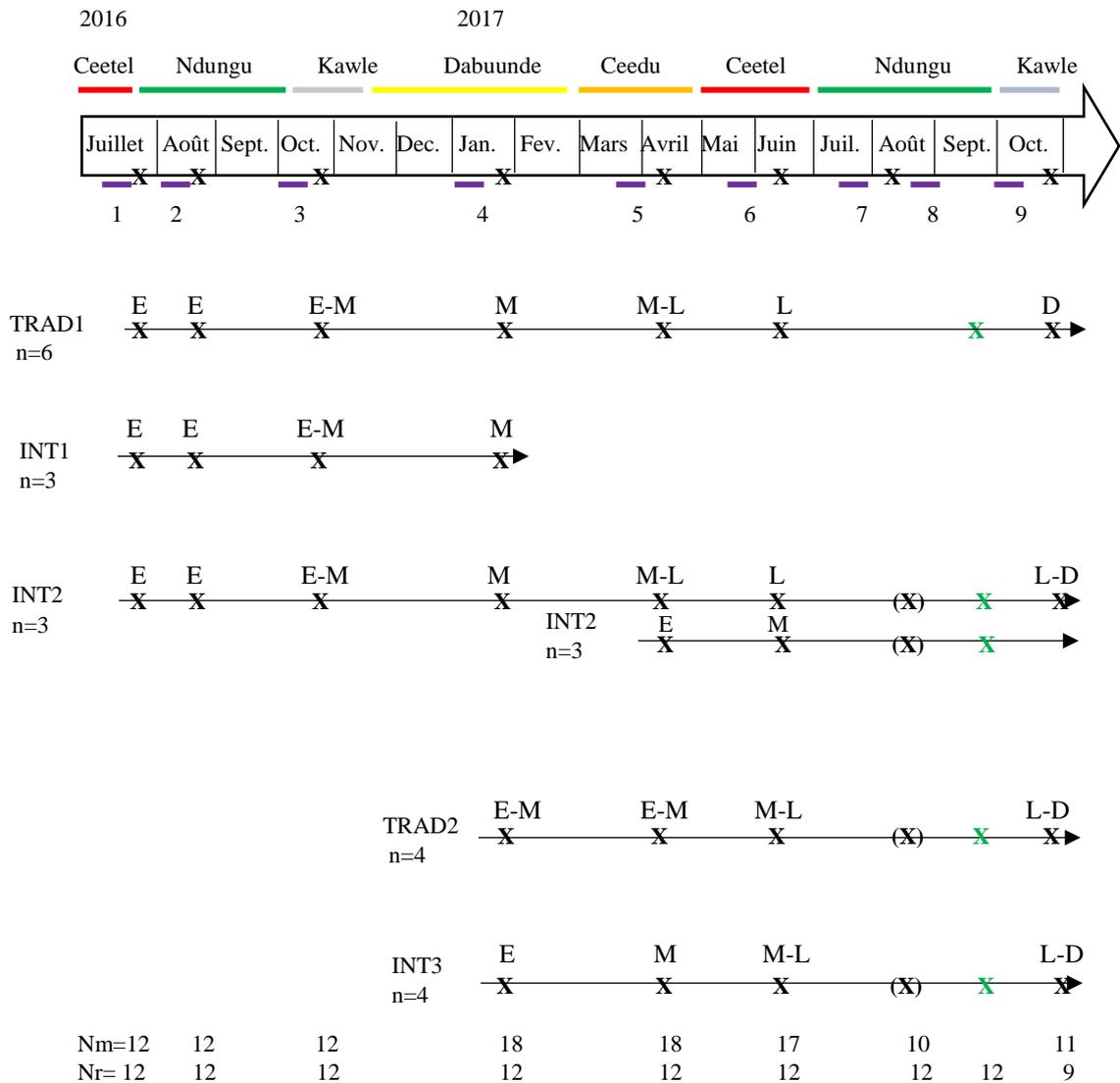


Figure 2. 7 Chronologie des prélèvements et du recrutement des troupeaux, relatif au calendrier peul et sa correspondance en mois.

Les lignes violettes correspondent à une période de 15 jours, pendant lesquels les échantillons de régime alimentaires ont été collectés. Un numéro est associé à chacun de ces prélèvements de régime et placé en-dessous. Les épisodes de prélèvements de sang et de jus de rumen sont symbolisés d'un X: noire si l'ensemble des prélèvements ont été effectués (régime alimentaire, jus de rumen, sang), entre parenthèse lorsqu'ils ont été effectués mais n'intègrent pas l'analyse statistique, vert si seule les régimes alimentaires ont été collectés. Les initiales Nm et Nr désignent respectivement le nombre d'animaux échantillonnés pour les prélèvements de sang et de régimes alimentaires.

Les caractéristiques des animaux sont présentées **Tableau 2. 1** et ceux de leur troupeau **Tableau 2. 2**. Les animaux ont été examinés avant le commencement de l'échantillonnage et ont été déclarés indemnes de maladie par le responsable des services d'hygiène vétérinaire du poste de Mboloré, ils étaient a priori tous sains en début d'expérience.

Tableau 2. 1 Présentation des vaches expérimentales et leurs caractéristiques.

Vache	Code	Troupeau	âge	parturition	date vêlage	Cohorte
<i>Baguel Sahel</i>	BS	INT1	5	1	début juillet 2016	CH1
<i>Jumel Mouctar</i>	JM	INT1	8	2	fin avril 2016	CH1
<i>Jo Ranere</i>	JR	INT1	8	2	mi-juin 2016	CH1
<i>Jodi Olé</i>	JO	INT2	8	3	mi-juin 2016	CH1
<i>Jodi Oulé</i>	JU	INT2	7	2	13 juillet	CH1
<i>Chuli</i>	CH	INT2	7	3	fin mai 2016	CH1
<i>Wourmé Choyé</i>	WC	INT2	7	2	Février 17	
<i>Wongue Soyene</i>	WS	INT2	6	1	Mars 17	
<i>Wongue Dourwal</i>	WD	INT2	7	2	Février 17	
<i>Guelel Si</i>	GS	TRAD1	5	1	début juillet 2016	CH1
<i>Guelel Ibe</i>	GI	TRAD1	5	1	début juillet 2016	CH1
<i>Cemon galakogne</i>	CG	TRAD1	5	1	début juillet 2016	CH1
<i>Juma</i>	JA	TRAD1	10	3	début juillet 2016	CH1
<i>Safrogne</i>	SA	TRAD1	7	2	début juin	CH1
<i>Soumangue</i>	SO	TRAD1	5	1	début juillet 2016	CH1
<i>Wongué</i>	WO	INT3	10	3	septembre	CH2
<i>Cheyel</i>	CY	INT3	9	2	septembre	CH2
<i>Wounangué</i>	WU	INT3	11	2	septembre	CH2
<i>Ndama</i>	ND	INT3	9	1	septembre	CH2
<i>Djaïl</i>	DJ	TRAD2	8	4	octobre	CH2
<i>Wigékao</i>	WK	TRAD2	6	1	début janvier 2017	CH2
<i>Wigésaje</i>	WA	TRAD2	6	1	septembre	CH2
<i>Magat</i>	MA	TRAD2	9	4	août	CH2

Caractéristiques identifiant (code, troupeau), zootechniques (âge, parturition, date de vêlage) et expérimentaux (cohorte).

Tableau 2. 2 Présentation des troupeaux partenaires dont sont issues les vaches expérimentales.

Troupeau	Système	Durée partenariat	Expérience
INT1	Intensifié, INT	Juillet 16-Janvier 17	Métabolisme
INT2	Intensifié, INT	Juillet 16-octobre 17	Métabolisme Rumen Alimentation
INT3	Intensifié, INT	Janvier 17-octobre17	Métabolisme Rumen
TRAD1	Traditionnel, TRAD	Juillet 16-octobre 17	Métabolisme Rumen Alimentation
TRAD2	Traditionnel, TRAD	Janvier 17-octobre17	Métabolisme

Le système de production, la durée du partenariat (i.e. date d'acceptation – résiliation) et les expériences auxquelles l'éleveur a accepté de participer sont résumés [Tableau 2. 2](#).

2.4. Procédure d'échantillonnage

2.4.1. Variables mesurées

La [Figure 2. 8](#) synthétise la cascade réactionnelle évoquée au chapitre 1, de l'alimentation aux produits ruminiaux et leur intégration par l'organisme hôte. Ce projet étant consacré à l'étude des émissions de méthane entérique et du métabolisme énergétique, il était nécessaire de rester à une échelle large (non focalisée sur le rumen ou le métabolisme mais intégrant les deux) et de concevoir un protocole qui prenne en compte le plus possible l'ensemble des étapes décrites dans la [Figure 2. 8](#).

Sur les 6 étapes, le processus de transfert et d'assimilation des AGV qui se produit à l'interface rumen-capillaire sanguins, a été éliminé car il n'aurait pas pu être justement appréhendé, à défaut de pouvoir procéder à des prélèvements adéquats. Les autres étapes ont été estimées au moyen des mesures suivantes :

- Ingestion : appréciée par l'estimation de la quantité ingérée et la composition chimique du régime alimentaire des animaux et de ses constituants (botaniques et compléments) à chaque saison. Méthodologie suivie: collecte des fourrages, des compléments alimentaires consommés et des fèces des animaux.

- Fermentation : étudiée *in vivo* par l'identification des microorganismes du rumen et par le dosage des AGV et du NH₃ du rumen. Méthodologie suivie : collecte de jus de rumen sur les vaches expérimentales.

- Emissions : estimée par la fermentation *in vitro* des régimes alimentaires et la production de méthane qui en résulte. Méthodologie suivie : fermentation *in vitro* des régimes alimentaires collectés.

Chapitre 2 : Contexte et méthodologie générale

- Mobilisation : mesurée par le niveau d'utilisation des réserves corporelles. Méthodologie suivie : dosage plasmatique du glucose, lactose, AGNE, β -OHB et urée à partir de prélèvements de sang, et mesures du périmètre thoracique et de la note d'état corporelle (**NEC**).

- Contrôle-Rétrocontrôle : mesuré par le dosage d'hormones impliquées dans la régulation du métabolisme énergétique. Méthodologie suivie dosage plasmatique de la leptine (prélèvement sanguin).

De ce fait 4 types d'échantillons sont prélevés sur le terrain, i) les fourrages broutés par les animaux pendant la pâture et les compléments distribués par leur éleveur, ii) les fèces, iii) du jus de rumen et iv) du plasma. Le jus de rumen correspond pour rappel à la fraction liquide, fruit d'un mélange d'eau, de fragments végétaux, de microorganismes et de produits de digestion microbienne. Le plasma correspond à la partie liquide du sang dans lequel baignent les cellules sanguines et les solutés transportés dans la circulation sanguine (protéines, acide aminés, corps lipidiques...). Le plasma est obtenu par centrifugation du sang frais et extraction de la phase surnageante.

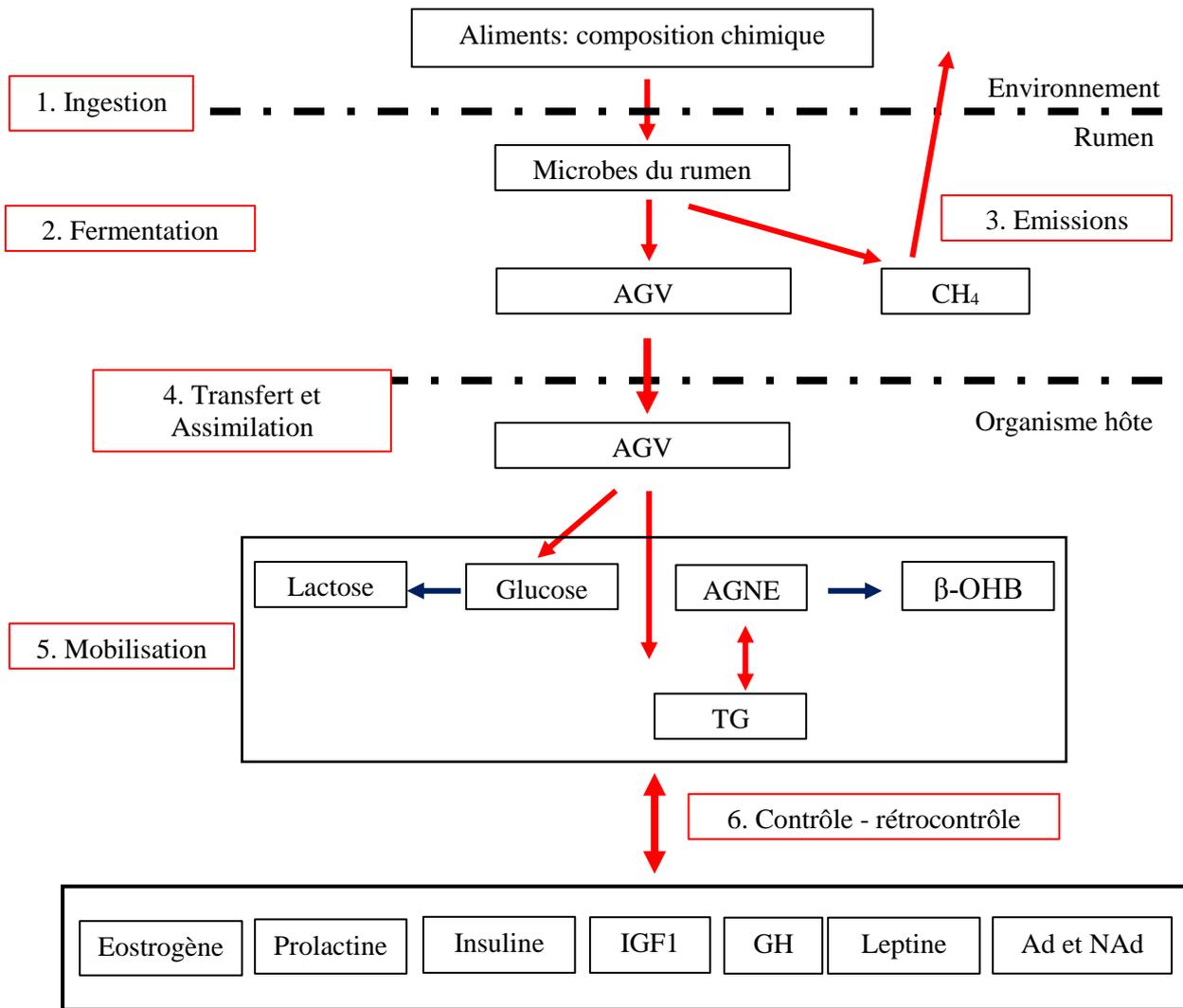


Figure 2. 8 Synthèse des principales étapes de transformation et de mobilisation de l'énergie par la vache allaitante.

2.4.2. Logistique et déroulement des protocoles de prélèvement

Pour que l'analyse globale des différentes variables soit cohérente, les prélèvements devaient être synchrones, surtout les échantillons de jus de rumen et de sang. Les échantillons de jus de rumen et de sang imposent des contraintes sur le terrain, notamment la nécessité d'un accès à l'électricité permanent. En effet, les réactifs indispensables au conditionnement des échantillons et les échantillons ont besoin d'être transportés réfrigérés immergés dans la glace entre le site de prélèvement et le site de conditionnement, certains doivent être centrifugés et enfin ils doivent être stockés congelés jusqu'au retour sur Dakar. Comme illustré par la [Figure 2. 6](#), les campements sont espacés, et les villes pourvues en électricité convenant potentiellement comme site de conditionnement-stockage, se situent aux extrêmes nord et sud de la zone d'étude. Les campements de type intensifiés étant plus proches de Richard Toll, et ceux traditionnels plus proches de Dahra Djoloff, deux sites de conditionnement-stockage ont donc été installés : A Richard Toll et à Dahra.

Afin d'étudier la dynamique des variables alimentaires, ruminales et métaboliques les prélèvements sont effectués régulièrement environ tous les 2 mois, ce qui permet de représenter toutes les saisons peules. La période de prélèvement a duré 16 mois (de juillet 2016 à octobre 2017), pour couvrir un cycle climatique complet et pour tenter de couvrir l'éventail des stades physiologiques que traverse la vache (cycle de lactation). Les variables ruminales et métaboliques dépendent de l'alimentation des dernières semaines et des derniers jours avant le prélèvement. La structure des communautés microbiennes dans le contenu ruminal, cf. les proportions relatives des différentes espèces, se modifient lentement avec les changements d'alimentation car le processus de sélection des populations de microorganismes est complexe (voir chapitre 1). Cependant, une modification peut également s'opérer rapidement si la pression de sélection est drastique, par exemple par l'ingestion d'un fourrage contenant une molécule toxique pour certains organismes du rumen. La réalisation des prélèvements du régime alimentaire des animaux rencontrait donc un véritable dilemme pour éviter de multiplier les chantiers sans affecter les résultats : quand les effectuer par rapport aux prélèvements de jus de rumen et de sang ? Fallait-il mesurer l'effet à long terme de l'alimentation sur les autres variables, i.e. collecter les régimes alimentaires durant un mois avant les prélèvements de sang et de jus de rumen ? Ou à court terme quelques jours avant ? Sachant qu'il n'était logiquement pas possible d'effectuer plus d'un prélèvement par animal, la solution à long terme n'était pas envisageable, celle à court terme non plus car une seule personne s'occupait de la collecte des régimes alimentaires. Les prélèvements de régimes alimentaires ont donc été effectués sur une période de quinze jours précédant les prélèvements de sang et de jus de rumen et complétés par une enquête auprès de l'éleveur pour mieux cerner l'alimentation des animaux. Le Tableau 2.1 précise pour chaque vache expérimentale les expérimentations auxquelles elle participe, et indique que le régime alimentaire n'a pas été mesuré pour tous les animaux. La raison principale étant la logistique car le suivi de douze animaux était déjà compliqué en quinze jours, les animaux supplémentaires ajoutés en janvier n'ont donc pas été suivis, à l'exception des animaux supplémentaires fournis par INT2. La **Figure 2. 7**, détaille la chronologie des prélèvements, à laquelle fait suite la synthèse des protocoles de terrain correspondant à chacun des prélèvements et aux conditionnements des échantillons.

Protocole lié au régime alimentaire

Chaque vache est suivie individuellement durant une journée complète i.e. de son départ du campement avec le troupeau à son retour le soir, ou jusqu'à 19h00 si les animaux ne rentrent pas chez l'éleveur. Une personne a été formée à la collecte du berger durant plusieurs jours lors du premier épisode de terrain en juillet 2016. La **collecte du berger** (Guerin et al., 1988; Wallis de Vries, 1995) consiste à suivre l'animal à une distance de 2 m, à observer en temps réel tout ce qu'il consomme et à prélever dans l'environnement la même chose. Cette technique sous-estime les quantités réellement broutées par l'animal mais permet d'approcher assez justement la proportion de chaque espèce dans le régime. Le biais quantitatif est considéré comme étant le même quelques soit l'espèce de végétal consommé. Les végétaux collectés pendant le suivi d'un animal sont conservés dans des sacs de riz ouverts pour qu'ils séchent et ne moisissent pas jusqu'à ce qu'ils soient amenés au laboratoire de l'ISRA Hann (de Dakar), où ils sont séchés (48 h à 55°C) puis broyés (1 mm) avant analyse par Spectrométrie Proche Infra-Rouge (SPIR) et par fermentation *in vitro*. Les prélèvements sanguins et de jus de rumen sont réalisés lors d'un passage sur le terrain immédiatement après la fin de la période de collecte des

régimes alimentaires. Lors de cet épisode de terrain, une entrevue avec l'éleveur est réalisée pour statuer avec lui de la quantité et la nature des compléments donnés depuis la dernière visite. Sur leurs indications les mêmes compléments sont collectés sur les marchés locaux (si possible 2 kg de chaque complément à chaque passage).

Protocole lié à l'analyse de la dynamique des réserves corporelles et du métabolisme énergétique des vaches Zébu Gobra

Mesures morphométriques

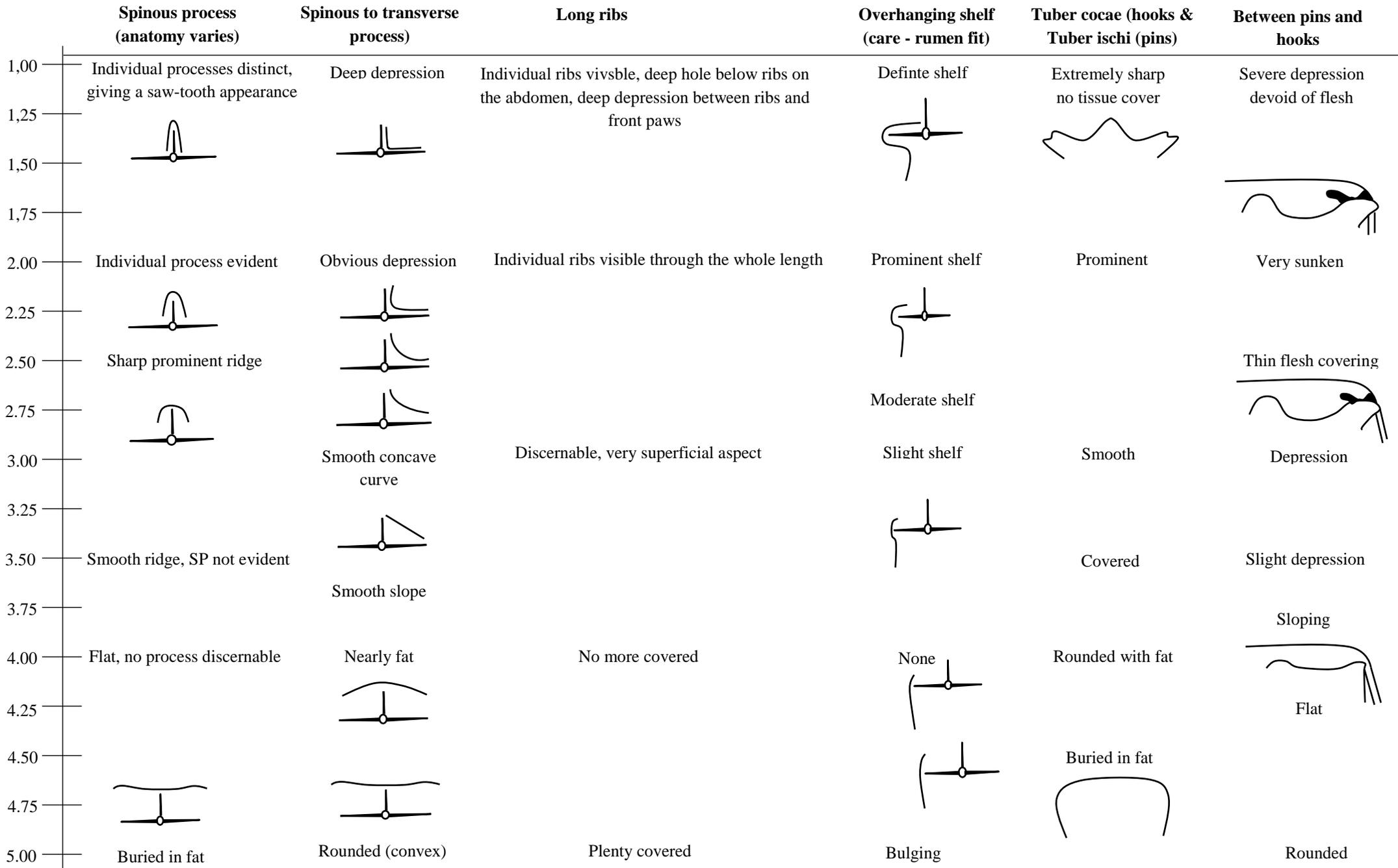
Les vaches de cinq troupeaux différents ont été échantillonnées, une matinée minimum est consacrée à chaque troupeau et tous les prélèvements sont réalisés au campement selon la volonté de l'éleveur. Les zébus reviennent au campement la veille au soir, pendant la nuit ou le matin même pour la traite, selon la saison. Les femelles procèdent à la traite puis les vaches sont attrapées une à une et contentionnées avec l'aide de l'éleveur, de l'assistant prescrit à la collecte du berger, ainsi que d'un autre membre du campement. Le périmètre thoracique (PT, qui servira à déterminer le poids vif **PV**) de la vache est mesuré derrière l'insertion de la pête arrière à l'aide d'un mètre flexible, puis la vache est photographiée de profil et de dos à une distance de 1.5 m. Les photos servent ensuite pour la note d'état corporelle (**NEC**), car les animaux étant quelques peu sauvages la contention devait être le plus rapide possible. Par conséquent une échelle de notation visuelle, sans manipulation, était nécessaire. Les expériences menées pendant la thèse étant vouées à continuer, il était indispensable de choisir une échelle qui permette de limiter les biais inter-observateur et intra-observateur, puisque des mesures tous les deux mois ne sont pas suffisamment régulières pour habituer l'expérimentateur. L'échelle d'Edmonson et al. (1989) a été choisie car lors de sa publication par les auteurs, celle-ci s'accompagnait d'une évaluation du biais inter et intra observateur, ainsi que d'une estimation de la subjectivité de l'expérimentateur (correspondant dans l'article à la corrélation animal-observateur). Les paramètres de l'échelle avaient été choisis suite à une enquête auprès d'experts, et ont été validés par les participants de l'étude (experts et novices). Ce travail a révélé les avantages de cette échelle : la contribution faible de l'effet observateur à la variance par rapport à la contribution de l'effet animal, et surtout l'effet négligeable du degré d'expertise de l'expérimentateur. Cette échelle, grâce à une description illustrée richement détaillée est également intuitive d'utilisation et est complète de 1 à 5, même si elle perd en précision en dessous d'un score à 2.5. En effet de nombreuses notations récentes tout aussi intéressantes n'auraient pas pu être sélectionnées, car bien que prévu pour tout type d'animaux (d'émacié à gras), les indications nécessaires pour évaluer les animaux maigres ne sont plus fournies. Les bovins dont l'état corporel s'avère inférieur à la moitié du barème sont considérés comme dangereusement maigres, et la section des échelles de notation qui les décrit n'est pas toujours accessible. Le principe de la notation du NEC selon l'échelle d'Edmonson et al. (1989) consiste à noter chaque zone anatomique, dont un exemple de la forme et l'épaisseur est illustrée dans l'échelle, selon un barème de 1 à 5. Le score final correspondant à la moyenne des notes données à chaque zone. Edmonson et al. (1989) dans leur article montrent qu'un point de notation suffit à décrire l'état global de l'animal, mais ici la moyenne a été préférée car 4 zones anatomiques ont été ajoutées. En effet l'échelle d'Edmonson et al. (1989), fut conçue pour des vaches de race Holstein, et bien que la plupart des points anatomiques et leur évolution en fonction de la mobilisation des réserves aient été considérés comme acceptable pour d'autres races,

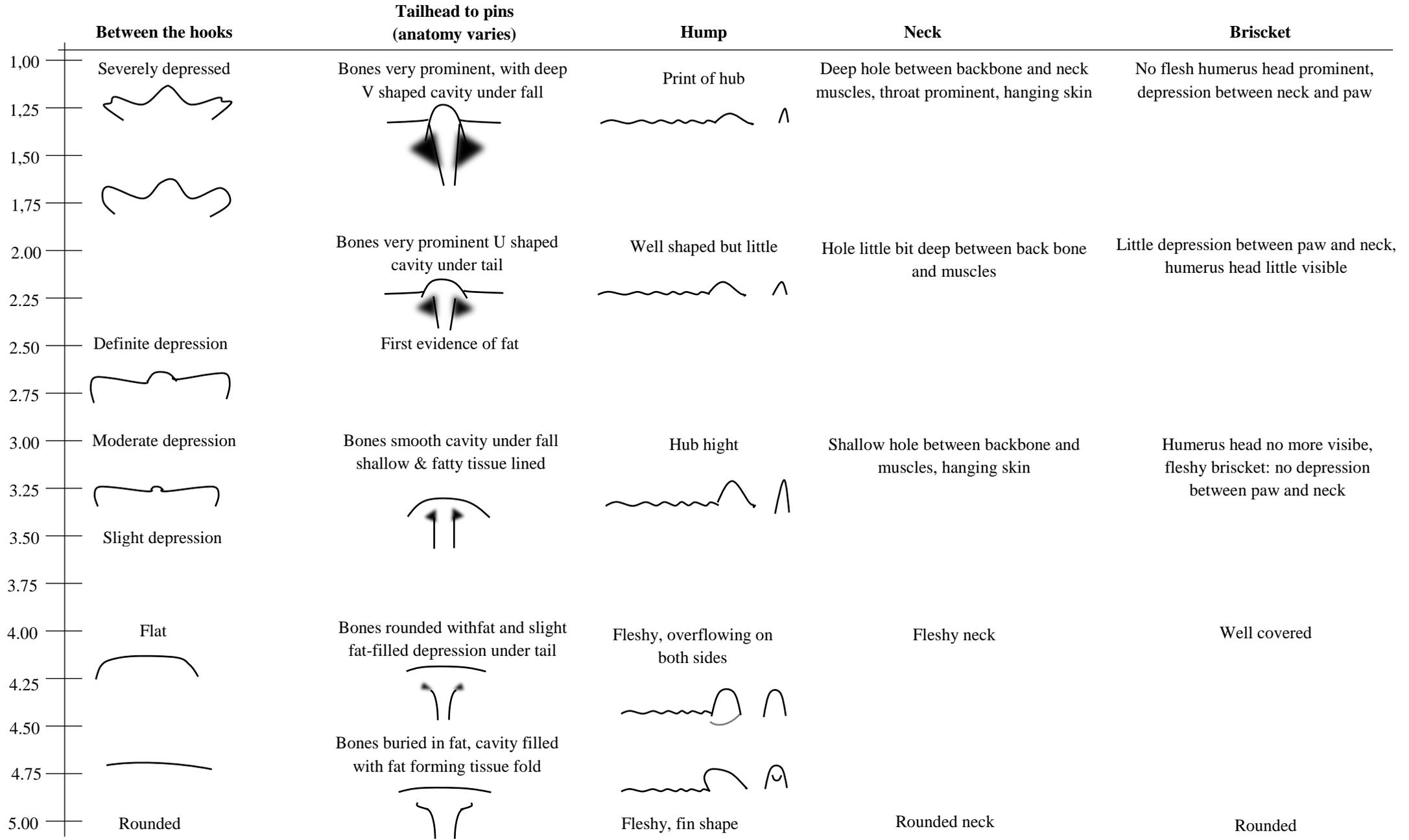
les vaches zébus stockent plus et en d'autres régions du corps. Une étude préliminaire sur le terrain a permis de statuer que les zones anatomiques dont l'épaisseur différaient de manière systématique et notable entre des animaux de NEC différents étaient : le cou, le garrot, les longues côtes et la bosse. Au cours de la mission précédent le début de l'expérimentation une échelle a donc été créée, avec pour base l'échelle d'Edmonson et al. (1989), de laquelle a été retiré le critère B3 « Transverse process », car trop difficile à évaluer par photographie ; et à laquelle ont été ajoutés les 4 critères évoquées ci-dessus. Bien que notée, la bosse a finalement été retranchée au score moyen, car elle évoluait trop peu pour des animaux entre 2 et 3.5, et est finalement un critère qui différencie mieux les mâles entre eux que les femelles. Il existe une différence de taille de bosse entre individu même chez les femelles mais cette différence inter individuelle pourrait être plus marquée que son évolution au fil du poids pour un même individu. L'échelle présentée **Figure 2. 9** a donc été utilisée pour l'ensemble des animaux photographiés de profil et de derrière comme sur la **Figure 2. 10**.

Prélèvements sanguins

Immédiatement après la prise de photographies, le technicien vétérinaire de Mbollore participant au protocole prélève sur l'animal toujours immobilisé, deux tubes héparinés de 5 mL et deux tubes EDTA de 5 mL (Vacutest PET, CML, Nemours, France) au moyen d'une aiguille 18G (38mm, CML, Nemours, France). Les tubes de sang prélevés sont immergés dans la glace apportée le matin, et sont ainsi préservés jusqu'au retour sur Dahra Djoloff ou Richard Toll selon le campement échantillonné. En ville les échantillons héparinés comme traités à l'EDTA sont centrifugés pendant 10 min à $2000 \times g$ (EBA 200S Hettich). Le plasma est prélevé à la micropipette P1000 et transféré dans un tube Eppendorf de 1.5 ml. Les échantillons de plasma sont ensuite le plus rapidement possible acheminés au congélateur où ils sont stockés jusqu'à la fin des prélèvements de terrain.

Chapitre 2 : Contexte et méthodologie générale





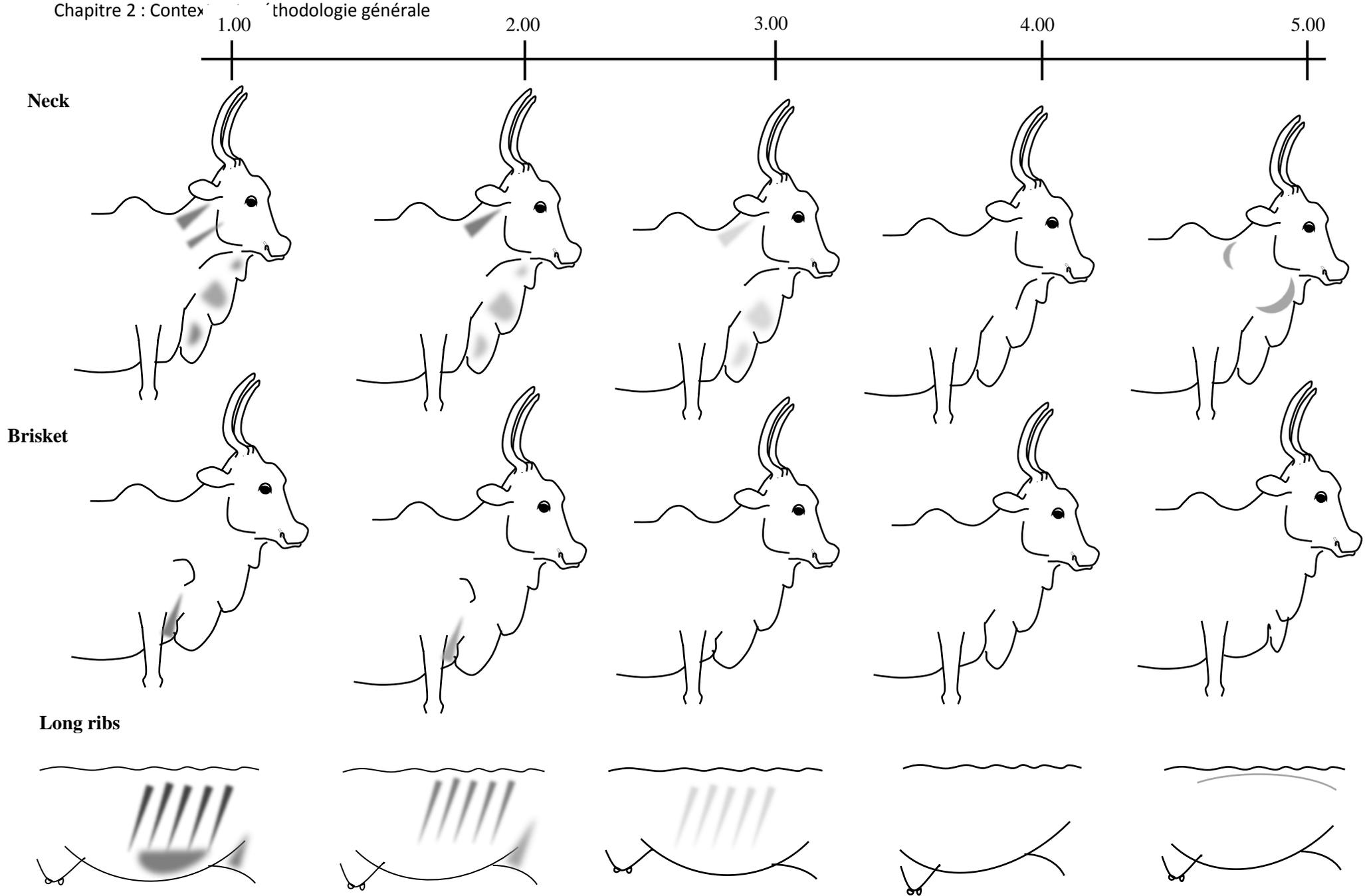


Figure 2. 9 Echelle de notation de l'état corporel des zébus gobra, inspirée de l'échelle conçue par Edmonson et al. 1989.



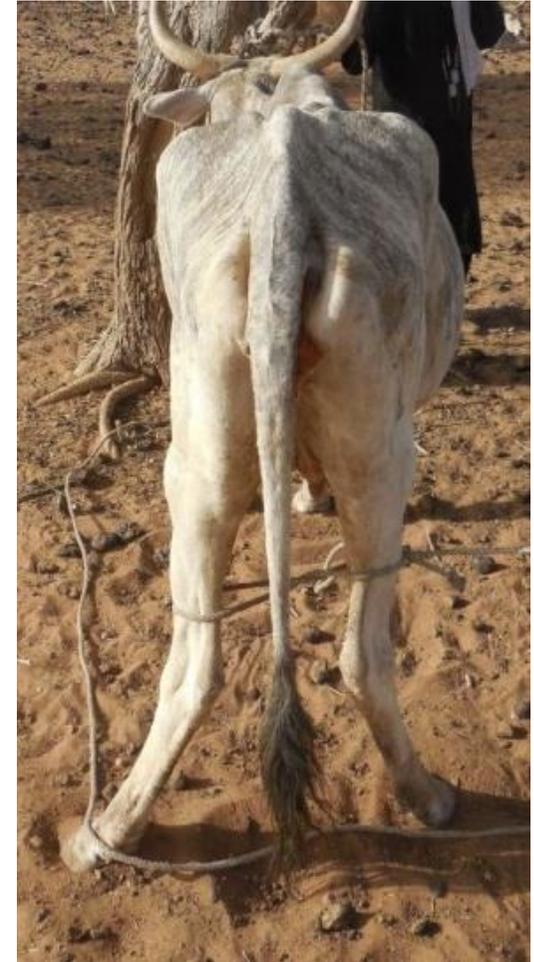




Figure 2. 10 Paires de photos type, prise pour la détermination du NEC à une distance d'1m50.

Exemple de la vache Chuli en période Kawlé 2016 (NEC=3.8), de la vache Guelel Si en Ceedu 2017 (NEC=3.5) et de la vache Jodi Olé en Ndungu 2017 (NEC=2.4). Pour les besoins du manuscrit les vaches ont été réduites par un rapport de 19 (de 2.9 Mo à 161 octet en moyenne), la qualité réelle des photos lors de la notation était d'autant augmentée.

Protocole lié aux prélèvements de jus de rumen

Lorsque les prélèvements sanguins sont terminés, la vache reste immobilisée quelques minutes pour les prélèvements de jus de rumen. Le jus de rumen est extrait grâce à une sonde œsophagienne raccordée à un pistolet drogueur (Hauptner Herberholz vacuum apparatus 34960 vacuum pump 34960.400, Genia entreprise Hilaire de Chaléon France). L'extrémité originelle de la sonde œsophagienne a été modifiée pour en réduire la taille à 2 cm de diamètre externe pour ne pas importuner l'animal. La sonde est insérée doucement dans l'œsophage jusqu'au rumen, la pompe du pistolet est alors actionnée manuellement et le jus de rumen est aspiré et récupéré dans un pot hermétique immédiatement refermé (**Figure 2. 11**). Lorsque tous les animaux ont été prélevés, sur place une glacière de 60 L désinfectée sert de « laboratoire » d'appoint, permettant d'isoler les échantillons du sable et du vent. Dans ce « laboratoire » chaque jus de rumen est filtré au moyen d'un filtre en nylon de 400 µm dans un bécher gradué en plastique permettant de mesurer le volume collecté. Le jus de rumen filtré est ensuite distribué pour les analyses d'AGV de NH₃, de génétique et d'identification des protozoaires.

Pour les analyses d'AGV, un volume de 0,8 mL de jus de rumen filtré est ajouté 0.5 mL d'une solution déprotéinisante (0,4% acide crotonique, 2% acide métaphosphorique et 97,6% HCl 0,5N) dans un tube Eppendorf de 1,5 mL placé dans la glace avec les tubes de sang.

Pour les analyses de NH₃ un volume de 1 mL de jus de rumen filtré est ajouté à 0,1 mL d'une solution aqueuse (5% acide métaphosphorique, 95% d'eau distillée) dans un tube de 1,5 mL placé immédiatement dans la glace avec les autres tubes.

Pour l'identification des microorganismes, le jus de rumen filtré est conditionné selon 3 modalités. Pour l'étude des bactéries, archées et champignon : transfert d'1 mL de jus de rumen dans un tube de 1.5 mL ; transfert de 10 mL de jus de rumen dans un tube de 15 mL. Pour l'étude des protozoaires : transfert de 5 mL de jus de rumen mélangé avec 5 mL de solution MFS (0,3 g de vert de méthyl, 4 g de NaCl, 50 ml de formaldéhyde 35%, 450 ml d'eau distillée) dans un tube de 15 mL. Les bactéries, archées, et champignons seront identifiées par génétique moléculaire ils sont donc conservés congelés sans additif (tube 1.5 et 15 mL), tandis que les protozoaires sont fixés par solution MFS pour préserver les noyaux et permettre une identification au microscope.

Tous les consommables ont été apportés stériles sur le terrain, la sonde nettoyée entre chaque prélèvement, et les autres éléments (réceptacles, bécher) nettoyés et rincés à l'eau distillée. Les réactifs préparés au laboratoire de chimie de l'ISRA Hann sont apportés sur le terrain et conservés au frais en approvisionnant régulièrement la glacière en glace (**Figure 2. 11**).



Figure 2. 11 . Illustration du dispositif de prélèvement de terrain. A : prélèvements sanguins dans la jugulaire. **B :** prélèvement de jus de rumen. **C :** laboratoire de terrain de conditionnement. **D :** centrifugation à Dahra Djoloff.

2.4.3. Contraintes méthodologiques et analytiques

Le bon déroulement des prélèvements et le conditionnement des échantillons ont principalement été contraints par la présence des vaches, l'accès à l'électricité dont le courant est instable surtout à Dahra Djoloff et la disponibilité en glace pour réfrigérer les échantillons et les réactifs. Afin d'anticiper ces difficultés, des animaux allaitants avaient été choisis et un stabilisateur de tension accompagnait toutes les expéditions sur le terrain. En effet les vaches allaitantes reviennent chaque jour pour leur veau et la traite par la même occasion (matin et/ou soir selon stade de lactation), de ce fait leur présence au campement le matin pour les prélèvements était attendue. Cependant des conditions particulières ponctuelles concernant le troupeau dans sa globalité ou des individus spécifiques ont détournés les animaux de leur rendez-vous matinal et ils n'ont donc pas pu être prélevés. Pour parer aux absences et donc aux données manquantes, trois jours par troupeau sont prévus sur le terrain à chaque passage avec l'aide de l'éleveur pour cerner les dates les plus propices.

Après chaque épisode de prélèvement sur le terrain, les échantillons ont été stockés au laboratoire de l'ISRA Hann, Dakar : le jus de rumen et le plasma dans un congélateur du LNERV, les jus de rumen fixés au MFS et les fourrages et compléments qui composaient les régimes alimentaires dans une pièce standard à température ambiante. Le laboratoire de l'ISRA Hann et celui de l'ISRA Bel air ont tous deux mis à disposition des locaux et prêtés du matériel pour la réalisation du projet et notamment pour que les analyses puissent être effectuées au Sénégal. Malheureusement des problèmes techniques sur place n'ont pas permis de réaliser les analyses de plasma, de jus de rumen, ou de fermentation *in vitro*. Ces contretemps ont justifié l'expansion de la thèse à 4 ans, et sont inhérents / caractéristiques des travaux de recherche dans le cadre de partenariat nord-sud. Ils sont donc synthétisés brièvement **Figure 2. 12**, et sont spécifiquement liés aux étapes clefs de terrain, de rapatriement, et d'analyse en laboratoire confiné pour les échantillons d'origine animale (sang et jus de rumen). En effet, les échantillons biologiques de jus de rumen et de plasma ont été selon l'OMS (Organisation Mondiale de la Santé), classés en catégorie B, par défaut en l'absence d'analyse pouvant certifier qu'ils sont exempts. Les échantillons de catégorie B sont soumis à des réglementations particulières pour leur transport, leur stockage, leur analyse et leur destruction. Ils ont donc été transportés sous carboglace en suivant les normes IATA (International Aerial Transport Association) relatives au transport aérien, puis analysés dans un laboratoire confiné à accès restreint de type Pathogène niveau 3 (P3). Un laboratoire P3, est isolé i.e. les échanges sont unidirectionnels de l'extérieur vers l'intérieur. Il est conçu pour qu'aucun déchet ni élément ayant séjourné dans le P3 n'en soit extrait sans être détruit au préalable par autoclave, ou traitement (javel et soude) s'il s'agit de liquide. Seul le gros matériel peut être extrait du P3 après décontamination au peroxyde d'azote, et le personnel après une douche décontaminante.

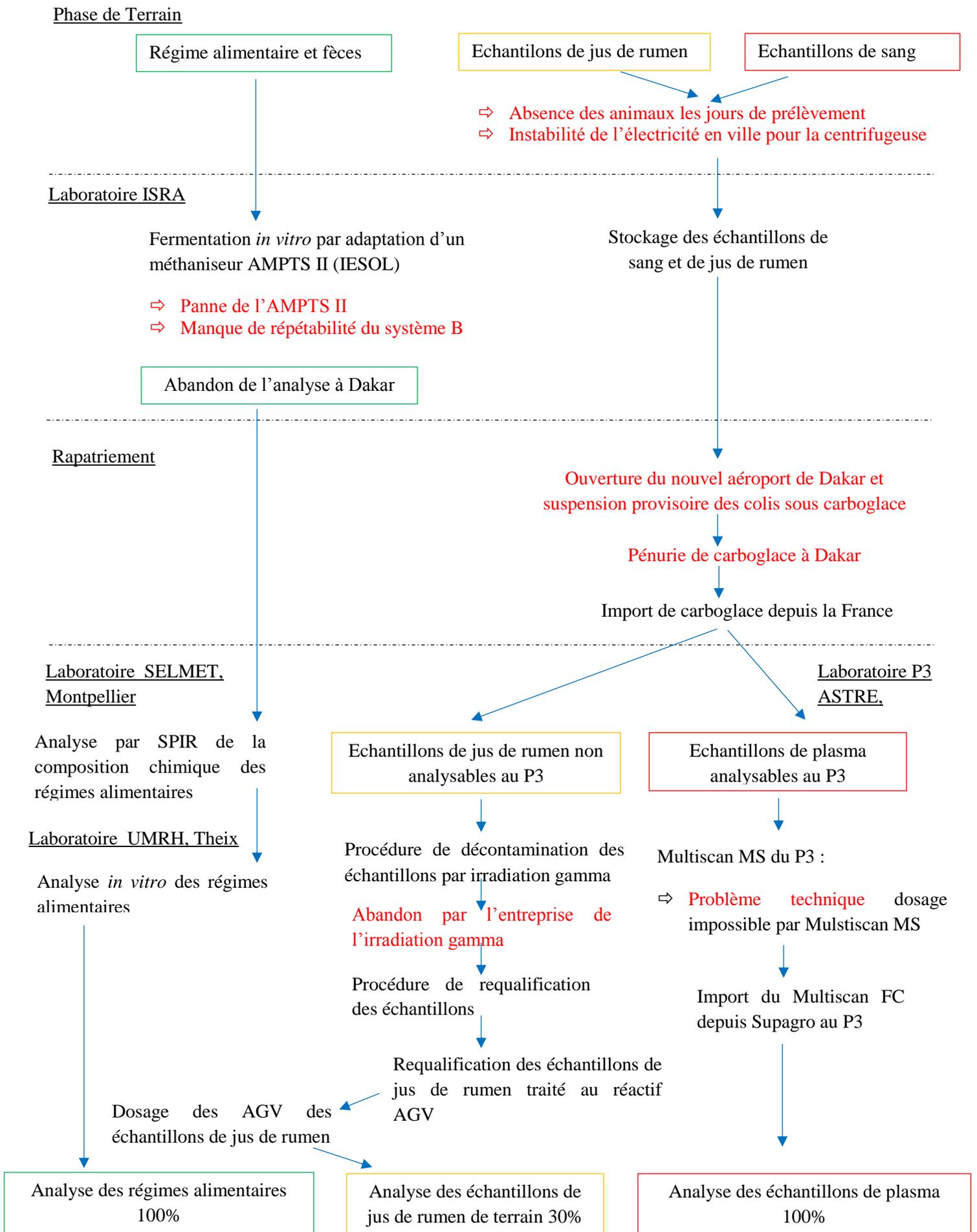


Figure 2. 12 Etapes de collecte et d'analyses des échantillons et difficultés associées, selon les échantillons, le type d'analyse et le laboratoire concerné. En lettres rouges les étapes limitantes.

Note méthodologique :

Idéalement toutes les vaches auraient dû participer, aux trois types de prélèvements, permettant une analyse corrélative entre tous les éléments mesurés. L'éleveur est parfois revenu sur sa décision et a refusé finalement que certains échantillons ne soient prélevés sur ses bêtes. De ce fait certains animaux qui ont été prélevés en début d'expérience n'ont pas été inclus dans l'une des trois analyses, car exclus plus tardivement du protocole. Les 3 analyses : Fermentation *in vitro*, analyse des AGV de terrain ou métabolisme énergétique. La participation des vaches à chacune de ces analyses est détaillée **Tableau 2. 3**.

Tableau 2. 3 Participation des vaches aux trois analyses réalisées pendant la thèse.

Troupeaux	Vaches	Ingestion-Emission (régime alimentaire)	Jus de rumen de terrain	Métabolisme énergétique (plasma)
TRAD1	JA	XX	XX	XX
	SA	XX	XX	XX
	SO	XX	XX	XX
	GS	XX	XX	XX
	GI	XX	XX	XX
	CG	XX	XX	XX
TRAD2	WK			XX
	WA			XX
	MG			XX
	DJ			XX
INT1	JM	X	X	XX
	BS	X	X	XX
	JR	X	X	XX
INT2	CH	XX	XX	X
	JO	XX	XX	X
	JU	XX	XX	X
	WC	XX	X	
	WS	XX	X	
	WD	XX		
INT3	CY		X	XX
	ND		X	XX
	WO		X	XX
	WU		X	XX

Une X indique que la vache a participé aux prélèvements d'échantillons, une marque XX indique que la vache a participé aux prélèvements et que les résultats ont été inclus dans l'analyse présentée dans la section résultat du chapitre 3.

Chapitre 3



Les résultats obtenus lors des travaux de terrain et de laboratoire, ont été divisés en 3 analyses principales qui sont présentées dans la section résultats qui suit :

- Analyse de la dynamique saisonnière des émissions potentielles de méthane entérique des régimes alimentaires des vaches expérimentales, en fonction de leur système de production. Présentée en section 3.1, cette étude analyse de concert la dynamique saisonnière de l'ingestion, de la composition chimique des régimes et du potentiel méthanogène de ces régimes. La dynamique saisonnière comprend la période de saison sèche froide (Dabuundé) 2016 à la période de Transition (Kawlé) 2017. L'analyse a été valorisée sous forme d'article et soumise au journal *Tropical Animal Health and Production* under review.
- Analyse des AGV présents dans le jus de rumen prélevé sur le terrain. Ce travail est expliqué dans la section 3.2 de ce chapitre, l'objectif était de comprendre l'effet des saisons et des systèmes de production, sur la fermentation entérique du microbiote des zébus. Les saisons et les systèmes de production modifient l'alimentation des animaux, dont les changements se répercutent sur le microbiote ruminal et les concentrations d'AGV. L'objectif est d'observer les tendances qui se dégagent au cours des saisons, en considérant un cycle sahélien complet de la saison des pluies (Ndungu) 2016 à la période de Transition 2017. L'analyse a été conçue comme une communication courte.
- Analyse de la dynamique saisonnière des réserves corporelles et du métabolisme énergétique des vaches Zébu Gobra en fonction des systèmes de production. Ces résultats sont synthétisés dans la section 3.3, et l'étude qui prend en compte toute la période de prélèvement sur le terrain : de la fin de saison sèche (Ceetel) 2016 à la période de Transition (Kawlé) 2017, met en perspective les résultats zootechniques (NEC et poids vifs) et métaboliques (concentration des métabolites énergétiques). Les effets des saisons et des systèmes de production sont appréhendés en fonction de la date de vêlage des animaux. L'analyse résumée en article sera soumise au *Journal of Comparative Physiology B*.

Le microbiote ruminal, et les variations du NH₃ n'ont pas été analysés pendant la thèse faute de temps, et ne sont pas disponibles dans cette étude. Les analyses du microbiote seront réalisées ultérieurement à la fin de la thèse. Les résultats des dosages de l'urée et de la leptine n'ont pas été inclus dans la section résultat, pour des raisons détaillées au chapitre 4 (4.2).

Comme présenté au **Tableau 2. 3** tous les animaux impliqués lors de ce travail ne participent pas aux mêmes expériences, expliquant des différences entre sections, notamment de composition chimique du régime alimentaire, car certains animaux considérés n'étaient pas communs aux 3 analyses.

Chapitre 3: Résultats

3.1. Indirect measures of methane emissions of Sahelian Zebu cattle in West Africa, role of environment and management

Berenice Bois, Diego P. Morgavi, Eliel González-García, Lucette Genestoux, Philippe Lecomte, Alexandre Ickowicz, Michel Doreau

Article under review in *Tropical Animal Health and Production*

3.1.1. Abstract

In Northern Senegal, traditional cattle management systems (TRAD) which depend on natural forages coexist with intensified systems (INT) which rely on periodic supplementation with crop residues and local concentrates. This study aims to estimate the effects of seasons and management systems on the methane emissions of Gobra Zebu, in relation to the diet's chemical composition and feed intake. Six Gobra Zebu cows per management system were individually monitored over 10 months, diet and faeces were sampled each season and their chemical composition and dry matter intake (DMI) were predicted by Near Infra-Red Spectroscopy. Each diet was fermented *in vitro* to assess methane production which was compared to methane emissions predicted by the model $\text{CH}_4/\text{DMI} (\text{g.kg}^{-1} \text{ Dry Matter}) = 7.14 + 0.22 \text{ DOMI} (\% \text{ DMI})$. The DMI and digestible organic matter intake (DOMI) decreased ($P < 0.0001$) during the dry seasons for both systems in the same range, but INT improved the crude protein of the diets ($P < 0.0001$). Enteric methane production ($\text{mmol.g}^{-1} \text{ dry matter}$) was lower for TRAD than INT, except during the rainy season when TRAD cows experienced a higher increase ($P = 0.002$). The methanogenic potential (methane production *in vitro* \times DMI) varied with the seasons in the same way as methane predicted by the model. Methanogenic potential was lower than the predicted methane, implying a slight underestimation of emissions but a true reflection of the effects of the seasons and management systems. The results highlight that enteric methane emissions vary with seasonal changes, and that intensifying the diet induces no mitigating effect.

Keywords: cattle management, enteric methane, feed intake, Sahel

3.1.2. Introduction

Biomass production in the Sahel is limited by the region 's low precipitation which is spread unequally throughout the year (Tappan et al., 2004). Cattle has adapted to periods of undernutrition and heat stress, and livestock owners use transhumance as a strategy to adapt to the climatic constraints (Bremner et al., 1978). Livestock has a critical role in the region as it guarantees food security for the local population, it is the main if not the only economic activity, and it plays an essential role for social cohesion (Touré and Arpaillange, 1986). The lack of forages due to cyclical drought leads to low productivity per animal, which in turn generates a high carbon footprint, mainly due to enteric methane emission (Gerber et al., 2013). With the emergence of the milk market, a trend towards intensification using concentrates is emerging and is expected to decrease this contribution of methane to greenhouse gas (GHG) emission. To date, enteric methane emissions cited in literature have been derived from model predictions (Kouazounde et al., 2016; Ndao et al., 2019), without confirmation from direct measures in the field. Protocols for direct measures are difficult to implement in the areas where the cattle graze, due to the mobility of the herds, the climatic conditions and the absence of facilities to carry out experiments (absence of infrastructure or roads). To our knowledge, no *in vivo* measurement of enteric methane emission by cattle has ever been performed in the pastoral areas of West Africa, due to the lack of a suitable methodology. Only a few *in vitro* methane measurements on natural pastures have been performed (Doreau et al., 2016). The main objective of this study was to provide information on factors of variation of methane emissions by cattle in Northern Senegal. Methane production was measured *in vitro* for one year throughout the changing seasons and for two management systems, a traditional one and an intensified one. A secondary objective was to evaluate the reliability of an estimate of methanogenic potential of forages, by comparing it to a prediction of methane emission from *in vivo* estimations of digestible organic matter intake, previously published.

3.1.3. Materials and methods

Environment of the study area

The study was carried out in the Ferlo area, Northern Senegal, which is a large pastoral zone with a Sahelian climate that has average annual temperatures between 28 and 30 °C and annual rainfall between 200 and 400 mm (FAO, 2012). Tree density is low, with *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis*, and *Sclerocarya birrea* as the predominant species (Vincke et al., 2010). The herbaceous stratus is mostly represented by *Aristida mutabilis*, *Schoenefeldia gracilis*, *Dactyloctenium aegyptium* and *Zornia glochidiata*. In the Ferlo, the predominant cattle rearing system is pastoral, which is implemented by livestock owners from the Pulaar ethnicity, who divide the year into 5 seasons (Touré and Arpaillange, 1986; Bah et al., 2006), which have been previously described (Chapter 2). The estimated average rainfall in 2015 and 2016 were respectively 240 ± 70 mm and 182 ± 54 mm in our study area (estimated at 3 points on a transect from the North to South in the area, by TAMSAT; <https://www.tamsat.org.uk/>).

Pastoral management in the study area

Two main production systems coexist in the Ferlo, traditional management (**TRAD**) and an emerging intensified management (**INT**) in areas which are closer to the cities and the roads. In TRAD management livestock owners live in camps, and their herd of Gobra Zebu cattle graze freely on natural pastures, close to the camp during the Rainy season then progressively further away as the dry seasons advance. The animals take water every two days from a borehole during the dry seasons. Adult females weigh on average 200-350 kg, start to calve at four years, reproduce every two years and calves are weaned after one year. During the driest periods animals compensate the lack of grass by feeding on trees and bushes (leaves, branches, fruits) and owners distribute small amounts of supplements (less than 2 kg of cotton oil cake per day for 2 months). INT management is similar to TRAD in that the owners live in camps and the animals depend on boreholes, but the feeding system is different. The INT herders have access to crop residues (rice field, market gardening) and give the productive animals a more diversified supplementation (rice or wheat bran, groundnut or cotton oil cake and commercial pellets) through a longer period and in higher amounts than TRAD herders (2-4 kg/d >6 months).

In field study: cow diet estimation

Twelve lactating Gobra Zebu cows, belonging to two herds, one TRAD and one INT (six cows each), were monitored during 10 consecutive months (i.e. from January to October 2017). Their average age and weight at the beginning of the experiment were 6 years and 328 ± 60 kg for TRAD cows and 7 years and 287 ± 34 kg for INT cows. Most of the cows calved from May to mid-July, and their feeding behaviour was studied for a total of five periods of sampling corresponding to each season (**Figure 3. 1**). One day per period was dedicated to each cow during which a sample of the forages consumed during the day was collected for each cow by using the hand-plucking technique (Wallis de Vries, 1995). The morning following the forage sampling, one sample of faeces was collected (one spot-sampling). The quantity and nature of supplements offered to each cow was evaluated at the camp with the herder and a sample was collected. All samples were oven-dried at 55 °C for 48 h and ground with a 1-mm sieve. Total dry matter intake (DMI, $\text{kg}\cdot\text{d}^{-1}$), *in vivo* diet organic matter digestibility (OMD, % of organic matter) and digestible organic matter intake (DOMI, $\text{kg}\cdot\text{d}^{-1}$) were predicted by NIRS upon the spectrum of faeces. The spectral reference library used in the Local prediction procedure WINISI III, FOSS Tecator Infracsoft International LCC, Hillerød, Denmark, described by Shenk et al., 1997) is the one initiated and described by Decruyenaere et al. (2009, 2012). The library contains a large spectral dataset related to ruminant diet intake and digestibility collected in several temperate and tropical contexts to constitute a final reference set of 4633 spectra. A 100-g representative sample of the diets (forage + supplements) was made for each cow and each period of sampling by calculating the proportions of natural forages and supplements from the DMI and the amount of supplements distributed. The forage fraction was reconstituted by mixing the different forages collected (herbaceous, trees, bushes) in the proportions estimated with the plucking technique. The chemical composition of representative diets was estimated by Near Infra-Red Spectrometry (NIRS; NIRS 6500, FOSS NIRsystem, Laurel, MD, USA) at CIRAD laboratory (Montpellier, France). The calibrations used for prediction had R^2 and errors (SECV: standard error of cross-validation) of respectively 0.84 and 1.84% Dry Matter (DM) for Organic Matter (OM), 0.94 and 1.06% DM for Crude Protein (CP), 0.91 and 3.93% DM for Neutral Detergent

Fibre (NDF), 0.90 and 3.17% DM for Acid Detergent Fibre (ADF), 0.93 and 1.97% DM for Acid Detergent Lignin (ADL).

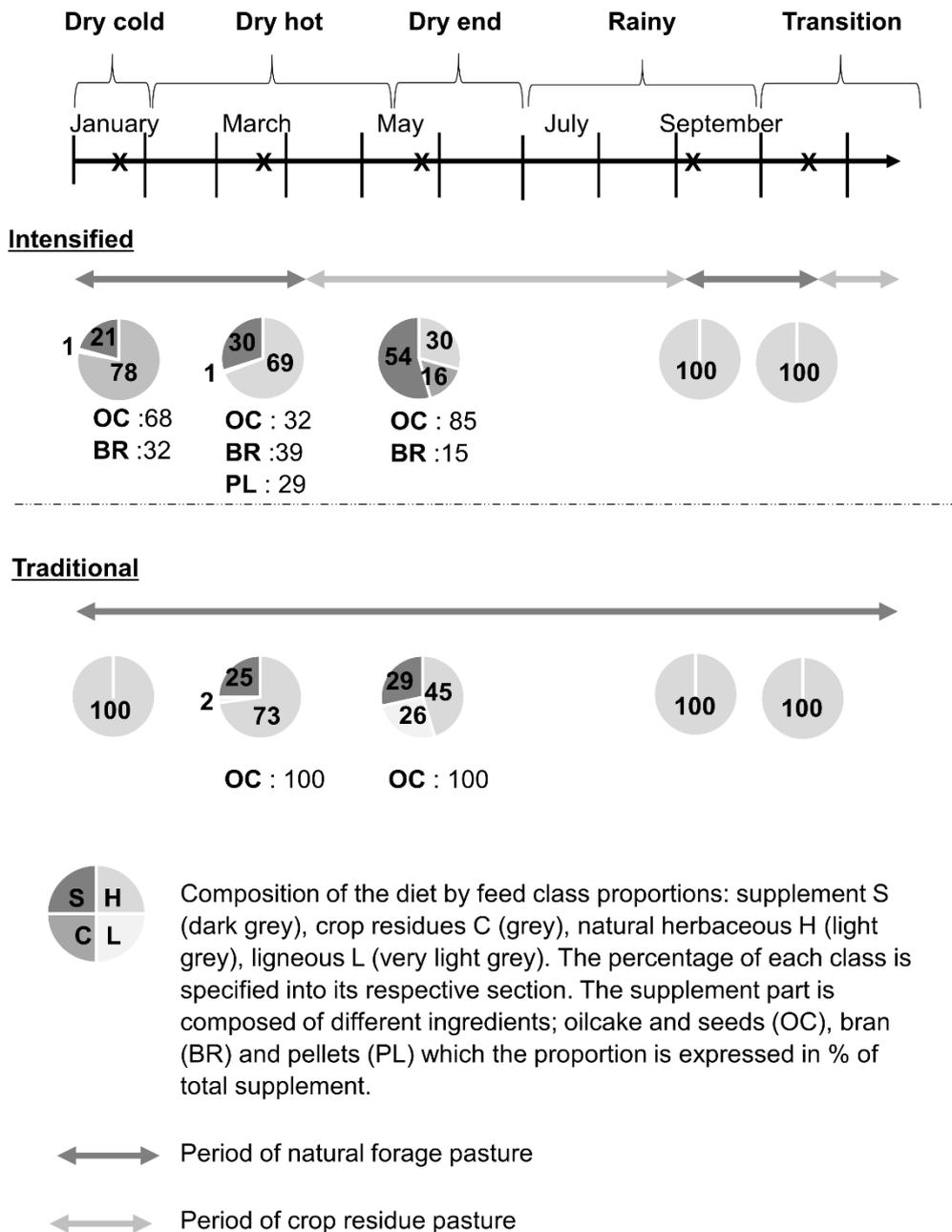


Figure 3. 1 Chronology of samplings and associated qualitative composition of the diets.

The black arrow represents time expressed in months according to the Pulaar calendar. Each sampling period is indicated by a black cross. The grey arrows indicate the type of pasture being grazed by the animals during certain periods: natural forages (dark grey) or crop residues (light grey). The pie charts represent the composition of the diet by feed class proportions (supplements, crop residues, herbaceous and ligneous). Beneath each pie chart are indicated the percentages of oilcakes OC (cotton oilcake or seeds and groundnut oilcake), bran BR (rice and wheat) and pellets PL within the supplement. Pellets are local company products

***In vitro* fermentation**

In vitro fermentation of diet was performed as described by Rira et al. (2015). Three cannulated Texel wethers, weighing 70 kg on average, were used as donors of rumen fluid. Each diet (12 animals and 5 seasons) was incubated (400 mg) with rumen fluid (15 mL) and buffer (25 mL), three times for 24 h in separate runs using for each run the rumen fluid from a different sheep. At the end of the incubation, gas production for 24 h was determined by the difference of ambient pressure and gas pressure inside the vial. Then, 5 mL gas were collected in a syringe and analysed for gas composition, by gas chromatography (Micro GC 3000A, Agilent Technologies, Les Ulis, France). The content of the vial was centrifuged for 10 min at 4000 x g and 0.8 mL of the supernatant was mixed with 0.5 mL of an acid reagent, stored at -20 °C until analysis for VFA by liquid chromatography (Perkin-Elmer Clarus 580 GC, Perkin Elmer, Courtaboeuf, France) with crotonic acid as internal standard (Morgavi et al., 2013).

Calculations of daily methanogenic potential and predicted methane emission

Two different calculations were made: First, daily methanogenic potential, which is a theoretical value, was calculated by multiplying the amount of methane produced *in vitro* (g.kg⁻¹ DM) by the DMI (kg) of cows estimated by NIRS. Secondly, predicted methane emission was calculated according to the equation CH₄/DMI (g.kg⁻¹ DM) = 7.14 + 0.22 DOMI (% DMI) (Sauvant et al., 2011); The daily predicted methane was calculated by multiplying this predicted methane by DMI (kg). This equation has been determined from a large range of experimental data, and DOMI has been used as the key point of a new Tier 3 method for estimating enteric methane emission (Eugène et al., 2019).

Statistical Analysis

Data were analysed by using the PROC MIXED procedure of SAS (vs 9.4, SAS Inst. Inc., Cary, NC, USA.) with repeated measurements. The fixed effects considered in the mixed model were the system and the season whereas cows were considered as a random effect.

$$Y_{ijk} = \mu + cow_i + Seas_j + Syst_k + Seas_j \times Syst_k + \varepsilon_{ijk}$$

Where Y_{ijk} is the response, μ the mean of the population, cow_i the random effect, $Seas_i$ the seasons corresponding to successive samplings (one per season), $Syst_j$ the system (TRAD or INT), $Seas_j \times Syst_k$ the interaction between the seasons and the system effects, and ε_{ijk} is the random experimental error.

3.1.4. Results

The chemical composition of forages varied with season (MO, $P=0.011$; CP, NDF, ADF $P<0.001$), with higher proportions of CP obtained for the Rainy season and a progressive increase in fibre (NDF, ADF) and lignin through the dry seasons (**Tableau 3. 1**). The CP and OM were higher for the INT than for the TRAD system ($P=0.02$, $P=0.0002$ respectively). The greatest differences between TRAD and INT systems were observed in the Dry end period.

The system management did not affect DMI, OMD and DOMI, the main driver of variation for these parameters was the season with the highest values found during the Rainy season ($P<0.0001$; **Tableau 3. 1**). The variations of DMI and DOMI throughout the year showed different trends for TRAD and INT animals. In TRAD, variations were more accentuated, particularly a higher ingestion peak appears in the Rainy season (**Figure 3. 2**, season \times system, $P<0.0001$).

In vitro fermentation of diets was influenced by the production system, INT diets generally producing more gas and being more methanogenic than the TRAD ones ($P=0.03$; **Tableau 3. 2**). The production of total gas and methane was not affected by the season and depended mostly on the interactions between seasons and systems ($P=0.0004$ and $P=0.0002$, respectively). For TRAD cows, total gas production and methane were constant in the Dry seasons (cold, hot and end) and the Transition period but increased in the Rainy season. In contrast, the level of total gas and methane for INT diets were lower during the Rainy period compared to other seasons.

The variations of total VFA showed large amplitude between seasons with a maximum during the Rainy season ($P=0.08$; **Tableau 3. 2**). The dynamics of Total VFA concentration were lagged between TRAD and INT, the increase for INT diets being delayed and starting in Dry hot instead of Dry cold season. The changes of acetate and propionate were opposite with low level during the dry seasons and higher ones during the Rain and Transition periods for acetate and the reverse trends for propionate.

Estimations of methane emissions were higher for predicted methane (up to 1.5 times) than methanogenic potential (**Figure 3. 3**), and depended on seasons ($P<0.0001$ and $P<0.0001$, respectively) and on season \times system interaction ($P<0.0001$ and $P<0.0001$). Both methanogenic potential and predicted methane, did not differ for TRAD system and were constant except during the Rainy season during which it increased. Conversely for the INT system, the methane estimation numerically decreased throughout the dry seasons, and did not increase further, for the two methods. Methanogenic potential of TRAD diets were less methanogenic than INT ones, except during the rainy period.

Tableau 3. 1 Chemical composition and enzymatic digestibility of cow's diet (in % of Dry Matter), predicted by NIRS, according to the season (Season), the management system (System, traditional TRAD and intensified INT) and their interaction (Inter). Data presented are LSmeans.

Season	Dry cold		Dry hot		Dry end		Rainy		Transition		<i>P</i> value			
	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	SEM	System	Season	Inter
OM	93.5 ^a	94.6 ^a	94.9 ^a	93.0 ^{ab}	94.0 ^a	90.0 ^c	87.1 ^d	84.1 ^e	92.0 ^b	89.4 ^{cd}	0.74	0.02	<0.0001	0.011
CP	5.1 ^d	6.8 ^{de}	6.9 ^d	8.4 ^d	8.4 ^d	19.0 ^a	15.2 ^b	13.4 ^c	6.9 ^d	5.1 ^e	0.71	0.0002	<0.0001	<0.0001
NDF	69.5 ^{ab}	68.4 ^{abc}	72.0 ^a	62.5 ^d	65.6 ^{cd}	50.3 ^e	51.6 ^e	52.9 ^e	66.2 ^{bc}	65.8 ^{bcd}	1.54	0.0095	<0.0001	<0.0001
ADF	41.2 ^{bc}	38.8 ^{cd}	44.3 ^a	35.9 ^e	42.3 ^{ab}	29.7 ^f	28.1 ^f	28.5 ^f	38.3 ^d	38.4 ^{cd}	0.91	0.0005	<0.0001	<0.0001
ADL	4.9	3.8	6.4	5.5	9.3	10.4	1.8	2.3	3.8	4.3	0.61	0.92	<0.0001	0.13

^{abcdef} Means with different superscripts in a same row significantly differ ($P < 0.05$). Organic Matter (OM), Crude Protein (CP), Neutral Detergent Fibre (NDF), Acid Detergent Fibre (ADF), Acid Detergent Lignin (ADL)

Tableau 3. 2 Total gas, methane and Volatile Fatty Acid (VFA) produced by *in vitro* fermentation of cow's diets according to the seasons (Season), the management system (System, traditional TRAD, intensified INT) ad their interaction (Inter). Data presented are LSmeans.

Season	Dry cold		Dry hot		Dry end		Rainy		Transition		<i>P</i> value			
System	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	SEM	System	Season	Inter
Total gas (mmol.g DM ⁻¹)	5.91 ^{bc}	5.86 ^{bac}	5.52 ^c	6.08 ^{ba}	5.50 ^c	5.90 ^{bc}	6.32 ^b	5.69 ^{bc}	5.82 ^{bc}	5.63 ^{bc}	0.192	0.69	0.37	0.0004
Methane (mmol.g DM ⁻¹)	0.65 ^{cd}	0.71 ^{ba}	0.64 ^{cd}	0.73 ^a	0.62 ^{cd}	0.74 ^a	0.70 ^{ba}	0.62 ^d	0.67 ^{bc}	0.65 ^{bcd}	0.025	0.03	0.44	0.0002
Total VFA, mmol.L ⁻¹	95.0 ^b	106 ^a	95.3 ^a	100 ^{ab}	100 ^{ab}	102 ^a	106 ^a	102 ^a	102 ^a	99.8 ^{ab}	2.83	0.16	0.08	0.03
VFA proportion in rumen liquid														
Acetate	70.1	68.5	67.5	66.5	69.2	66.4	69.5	69.7	70.4	70.8	0.78	0.005	<0.0001	0.06
Propionate	17.5	18.1	18.4	18.2	17.5	17.5	17.8	17.8	17.1	16.2	0.31	0.56	<0.0001	0.11
Butyrate	6.2	7.0	7.0	8.4	6.6	8.0	6.1	6.2	6.3	6.6	0.35	0.0002	<0.0001	0.07
Branched-chain VFA	4.0 ^c	4.0 ^{cb}	4.6 ^b	4.2 ^{cb}	4.2 ^{cb}	5.2 ^a	4.0 ^{cb}	4.1 ^{cb}	3.8 ^c	3.9 ^c	0.24	0.15	0.0002	0.02
¹ Minor VFA	6.2	6.3	7.1	6.9	6.8	8.2	6.7	6.4	6.2	6.2	0.40	0.23	0.0008	0.06
Acetate: Propionate	4.0 ^{bac}	3.8 ^{dc}	3.7 ^d	3.7 ^d	4.0 ^{bc}	3.8 ^{dc}	3.9 ^{bc}	3.9 ^{bc}	4.1 ^{ba}	4.4 ^a	0.10	0.53	<0.0001	0.03

^{abcdef} Means with different superscripts in a same row significantly differ ($P < 0.05$). ¹Minor VFA are sum of isobutyrate, valerate, isovalerate and caproate

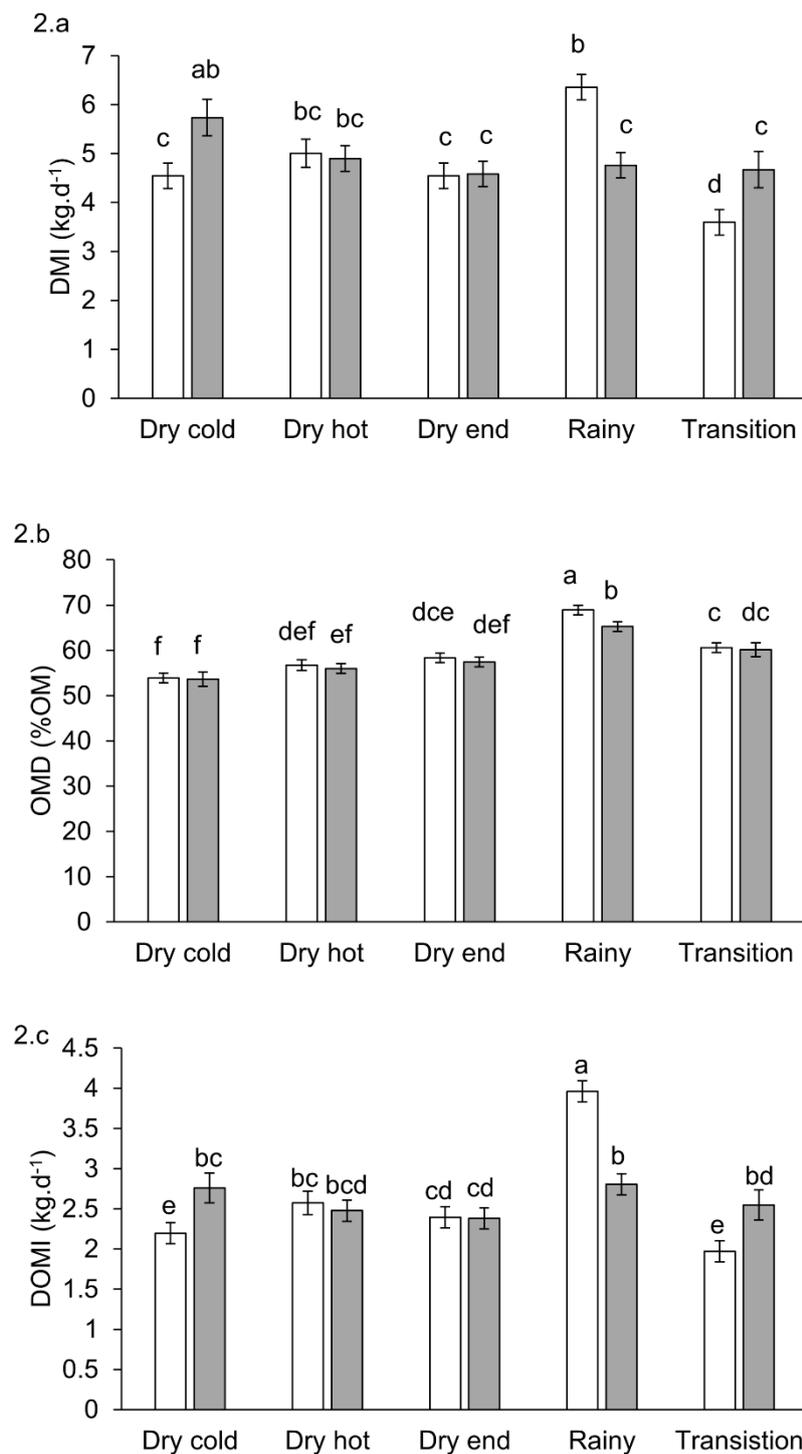


Figure 3. 2 Dynamics of dry matter intake (DMI, 2.a), organic matter digestibility (OMD, 2.b) and digestible organic matter intake (DOMI, 2.c) of cow's diets, through the seasons according to management system (intensified, INT in grey and traditional, TRAD in white).

Results are expressed in LSmeans \pm SE, respective SEM for DMI, OMD and DOMI and 0.37, 1.51 and 0.39. Means with different superscripts significantly differ ($P < 0.05$).

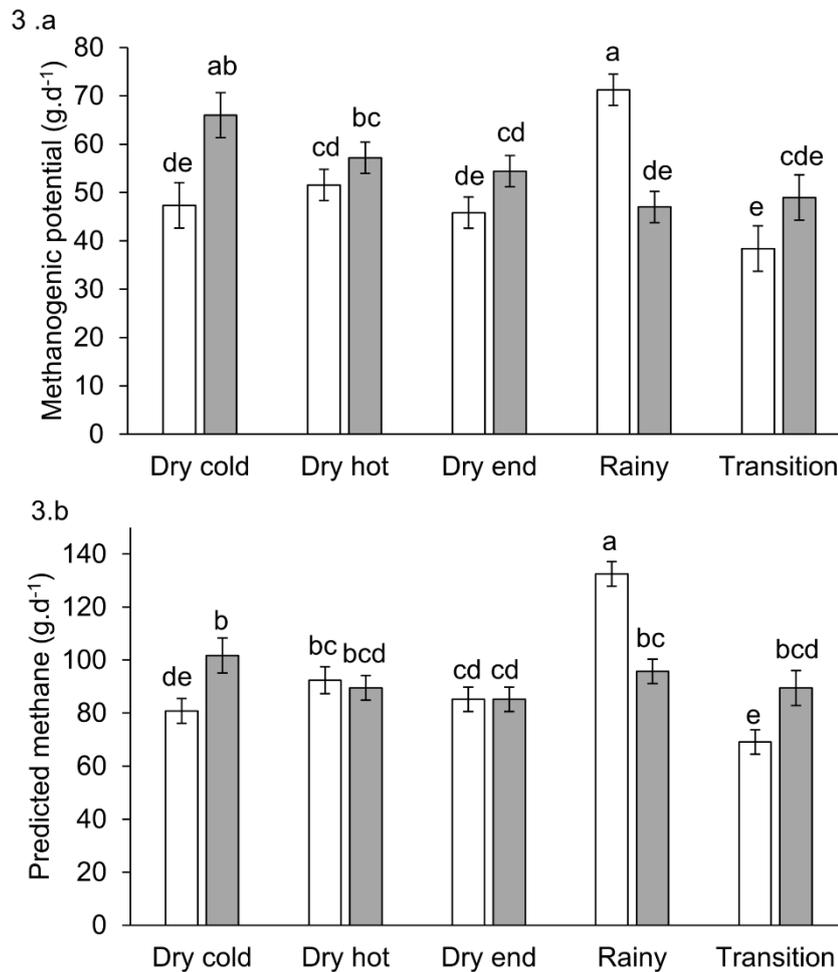


Figure 3.3 Dynamics of the methanogenic potential (g.day⁻¹) (3.a) and the predicted methane (g.day⁻¹) (3.b), according to the management system (intensified, INT in grey, and traditional, TRAD in white) and the seasons. Results presented are LSmeans ±SE, for methanogenic potential SEM = 4.26, for predicted methane SEM = 6.56. Means with different superscripts significantly differ (P < 0.05). Methanogenic potential was calculated from the methane production of the diet measured *in vitro* and from the dry matter intake measured by NIRS from faecal samples. Predicted methane was calculated using an equation based on digestible organic matter intake measured by NIRS from faecal samples.

3.1.5. Discussion

In this study, the TRAD system was the reference to which the INT one was compared. The diet of the TRAD cows showed variations in agreement with the seasonal dynamics of biomass, i.e. a qualitatively and quantitatively greater offer of forages during Rainy or Transition seasons. Indeed, cows consumed a greater amount of more digestible and protein-rich diets during the Rainy season than during the dry seasons, and their diet also increased in fibre and lignin content from Transition to Dry end period. In semi-arid climates, intake varies with seasons with a strong contrast between rainy and dry seasons (Schlecht et al., 1999; Chirat et al., 2014). Our results confirm this trend for both TRAD and INT systems. Supplemental feed is offered in small amounts to TRAD cows, and their total feed intake decreases to a low extent, suggesting that animals are efficient in foraging when biomass is scarce. On the contrary, INT cows, whose total DMI was not different from TRAD cows, were supplemented in greater proportions. This suggests that the grazing efficiency in INT systems was lower, probably because animals come back to the camp every evening, in order to eat the concentrates, and thus have less time for foraging. The supplementation also included grazing on crop residues in Dry end season, which corresponded to the period when CP content was higher and fibre content was lower for INT than for TRAD, because crop residues are available immediately after harvesting (Tourrand, 2000).

The OMD was maximal during the Rainy period, due to a lower amount of fibre and of lignin in the diet, resulting in a higher DOMI in the diet, and thus an increase in gas and VFA production. In forage-based diets, differences in methane yield are not easy to predict, because methane is positively related both to fibre content and to fibre digestibility, that generally do not vary in the same way (Archimède et al., 2011a). In Gameda and Hassen (2014) and Doreau et al. (2016), methane yields were positively correlated to NDF, ADF and acetate: propionate ratio, which differ from the results in this study. In these two articles, only natural forages were tested whereas in the present work complete diets including processed supplements are integrated which could explain the difference with the literature. In addition, CP and OMD were higher in the rainy season in this study than in (Doreau et al., 2016), these two elements could intensify the fermentation process and lead to higher methane production despite a lower NDF proportion than in dry seasons. The acetate: propionate ratio is supposed to reflect the hydrogen availability in the rumen, as acetate is a source and propionate a sink of hydrogen. However, the acetate: propionate ratio varied to a low extent with season, probably because in an *in vitro* study there is no change in the rumen microbiota.

Methane yield depends on hydrogen production and on hydrogen use by the ruminal microbiota including protozoa, bacteria and archaea methanogens (Morgavi et al., 2010) which are sensitive to secondary compounds contained in plants (Bodas et al., 2012). The enrichment of the diet with tree branches, leaves and fruits could result in higher concentration of tannins and saponins in the diet. The role of saponins on protozoa and of tannins on methanogens has been demonstrated (Morgavi et al., 2010) and tannins are recognised as able to mitigate methane production (Jayanegara et al., 2012). In this study the most consumed trees and shrubs were *B. aegyptiaca* and *B. senegalensis* (data not shown) which are known to contain saponins (Farid et al., 2002; Chapagain and Wiesman, 2007). These components have been studied for their negative action on the activity and proliferation of the microbes (Iorizzi et al., 2002). In addition to the inhibitory effects of secondary compounds contained in the

vegetation consumed during the dry seasons, the use of cotton oil cake and seeds by the TRAD herders could contribute to low methane yields. Indeed lipids are known to reduce enteric methane (Martin et al., 2008; Grainger and Beauchemin, 2011).

This study noted that the intensification of the diets did not lead to an increase in VFA, but increased methane production with a marked effect in dry seasons (significant interaction between system and season). This increase can be due to two factors: first, INT cows consumed very low amount of trees and shrubs, and were thus not affected by their inhibitory effect; secondly, INT animals consume crop residues, bran and commercial pellets which are more rapidly fermentable than forages. Methane production is increased by the consumption of non-fibre carbohydrates (Ramin and Huhtanen, 2013). Results of this study show that the emerging trend of intensification occurring in the North of Senegal results in greater enteric methane production per day than the traditional system.

Extrapolating *in vitro* results to *in vivo* conditions is delicate, considering that fermentation and methane production *in vitro* depend on the relative amounts of feed, rumen liquid and buffer, on the rumen liquid properties, and on the composition of the buffer used in the protocol (Yañez-Ruiz et al., 2016). Calculating a methanogenic potential at the scale of a day from *in vitro* production per g and predicted DMI is an original method which can enable the screening of the variation factors of emissions, but does not aim to quantify emissions. Surprisingly, the order of magnitude of methanogenic potential was not very different from that of the predicted methane emissions calculated only from *in vivo* estimate of DOMI. These two methods of assessing the methane emissions of the diets showed the same trends of seasonal variations, except during the Dry hot and Dry end seasons. A possible explanation of this difference is that the equation using DOMI does not take into account the specific effects of natural inhibitors such as secondary compounds or lipids present in forages or oilcakes.

Under Sahelian climatic conditions, the intensified system did not show a reduction in enteric methane production per day and per cow; however, it would be necessary to evaluate the effect of system on methane emission per kg of produced meat. As each Sahelian cycle of seasons is different from one year to another, it remains important to take into account that these results are representative of the conditions encountered during the study. In the absence of direct estimation of enteric methane for the Sahel until now, the indirect *in vitro* method used is the most representative of the reality in the field.

Acknowledgements

The authors want to thank Denis Bastianelli, Laurent Bonnal from the CIRAD and Amadou Sow for their contribution to this research work.

Compliance with ethical standards

Management of experimental animals followed the guidelines for animal research of the French Ministry of Agriculture and guidelines for animal experimentation in the European Union (European Commission, 2010). Approval number for ethical evaluation APAFIS#8218-2016121517182412 v1.

3.2. Does seasonal feed quality of Gobra Zebu affect fermentation products of the rumen?

Berenice. Bois., Diego. P. Morgavi, Michel. Doreau, Lucette. Genestoux, Alexandre. Ickowicz, Philippe. Lecomte, Eliel. González-García

3.2.1. Abstract

The aim of this study was to characterize the variations of enteric Volatile Fatty Acid (VFA) concentration and profiles of local Gobra Zebu cattle reared in the conditions of Ferlo (Nord Senegal), as affected by the seasons and their pastoral system. Through an entire typical year, the rumen juice of Gobra Zebu cows (n= 7) were monitored every two months, covering the different climatic seasons. The cows belonged to two local herds corresponding to the two production systems studied in this work, with different feeding regimes: traditional (TRAD) and intensified (INT). After collection in the field, samples were frozen and stored until their transport to a laboratory in France (INRA Theix) for further analyses. Total VFA concentration, individual concentration of each VFA as well as their proportions (focusing on acetate to propionate ratio) were analysed. Total VFA concentration were low and constant (65.9 to 77.7 mmol/L in average) except during the Transition period when values raised for both system (83.2 to 88.6 mmol/L). The individual VFA profiles varied with the season but not by the production system, with a proportion of the different VFA stable through the year except during the rainfalls period. At the year level, the acetate:propionate ratio did not differ between systems. Specific VFA profiles resulting from seasons or production system could not be supported by statistical elements in this study, but provided first original and general information of the enteric fermentation variations through seasons in Sahelian livestock.

Keywords: volatile fatty acid, Gobra Zebu, Sahelian seasons, livestock production systems

3.2.2. Introduction

Enteric fermentation products, as volatile fatty acids (VFA), are of great interest since they give some cues about the available energetic source for the host ruminant, and the related potential enteric methane (CH₄) emissions (Hegarty and Gerdes, 1999). Relationships between VFA concentrations and enteric CH₄ are not sufficient to model and predict the expected methane emissions from the VFA concentration in the rumen juice. However, these parameters are still cues providing information about the GHG potential emissions of an individual diet, considering that VFA are source of sink of hydrogen (H) which in turn is the main substrate for the formation of CH₄ by methanogens (Sejrsen et al., 2008). Furthermore, in some regions where it is not possible to make direct enteric methane measures (e.g. local ruminants in remote tropical conditions such as Africa), using the information provided by VFA concentrations in fresh rumen juices, becomes important in order to confront and make more realistic assertions from indirect measurements or predictions. Analysis of enteric VFA from local domestic ruminants in Sub-Saharan Africa have not been processed since the report from (Hoppe et al., 1977)

thus a huge lack of information on this subject still remains in this region. Therefore, the aim of this study was to contribute to fill this information gap in order to get new insights related to how the choice of production system would impact the total VFA concentration and the VFA profiles of a local Gobra Zebu cow throughout different climatic seasons.

3.2.3. Materials and Methods

The work described in this article has been carried out in accordance with the code of ethics of the EU Directive 2010/63/EU for animal experiments. It adhered to the local rules and approvals for animal welfare and experimentation conferred to the ISRA (*Institut Sénégalais de Recherche Agricole*), the main local institutional partner for this project in Senegal. This research work is part of a cooperative project supported by the PPZS (*Pôle Pastoral Zone Sèche*), ISRA, CIRAD (*Centre International de Coopération en Recherche Agronomique pour le Développement*) and INRA (*Institut National de Recherche Agronomique*).

Two herds (TRAD and INT) of local Gobra Zebu cows, reared under free grazing conditions in the North sylvopastoral area of Senegal, were monitored with the objective to determine the chemical composition of their rumen juice. The region is characterized by a Sahelian climate, which is shared in five seasons as described by the Pulaar calendar i.e.: Ndungu: Rainy season, Kawlé: Transition (scarce rains), Dabuundé: Dry cold season, Ceedu Dry hot season and Ceetel End of the dry season (Touré and Arpaillage, 1986). The description of the seasons and of the TRAD and INT managements were described accurately in chapter 2. Cows belonging to a TRAD herd (n=4) and to INT herd (n=3) were chosen for this experiment, which lasted 1 typical year. Cows were monitored every two months (i.e. at each Pulaar season) directly on the field of the herd' owner household. A sample of rumen juice was taken from each cow early in the morning (between 8:00 to 10:00 before their leave for grazing in the extensive pastureland. One by one the cows were gently immobilised, and rumen juice samples were taken by making the animal swallow an oesophagus probe relied to a vacuum system. For data analyses and interpretation issues, one to two weeks before the rumen juice sampling date, a representative sample of their feeding diet was taken and further analysed by using the NIRS methods of the Feed composition analyses laboratory of CIRAD (Montpellier). A summary of chemical composition and nutritive value of the ingredients and feedstuffs composed in the assessed diets of the local cows is presented in **Tableau 3. 3**. Immediately after extraction, the rumen juice was filtered through a 400 µm mesh and fixed with a standard crotonic acid solution as described by Morgavi et al. (2013). Samples were then frozen until their analyses for VFA concentrations at INRA Theix laboratory, France (micro-argilent GC, Perkin-Elmer Clarus 580 GC, Perkin Elmer, Courtaboeuf, France). The total concentration of VFA in the rumen juice, as well as the individual concentration of the mains (acetate, propionate, butyrate) and minor (iso-butyrate, valerate, iso valerate and caproate) VFA were determined. For data processing and statistical analyses, as recommended by Davis (2002), in this kind of experimental design with a low number of animals and the risk of missing values, it was preferable to use as statistical units the median values of each cow for the whole period of monitoring. On these median values a non-parametric Wilcoxon-Man and Whitney was applied so as to compare the two systems, as a global comparison which did not take each seasons peculiarities.

Tableau 3. 3 Chemical composition (all predicted by NIRS) of the diet of cows calving before the rains (first cohort), according to the Pulaar seasons (Season) and the production system (System: traditional, TRAD; intensified, INT).

	Rainy		Dry hot		Dry cold		End of dry		Transition	
	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT
Comp.	0	0	0	21	22	31	29	56	0	0
OM	83.3	83.1	93.2	94.0	94.8	93.0	93.8	89.3	91.6	88.8
CP	15.0	15.6	5.2	6.8	6.6	8.5	9.1	19.8	7.1	5.5
NDF	53.6	50.7	69.2	67.7	72.1	62.2	63.6	48.1	66.4	64.6
ADF	27.2	27.3	41.0	38.1	44.3	35.8	41.7	28.1	38.3	37.9
ADL	3.8	4.0	5.0	3.8	6.4	5.6	10.3	10.3	3.5	4.3
IVODM	50.9	56.9	32.5	38.7	32.2	45.5	38.8	65.5	37.7	35.9

Comp.: percentage of complements in the diet, OM: Organic Matter, CP: Crude Protein, NDF: Neutral Detergent Fiber, ADF: Acid Detergent Fiber, ADL: Acid Detergent Lignin, IVODM: InVitro Organic Digestible Matter. Complements (oilcake, bran or pellet) is expressed in percentage in the whole diet (kg/kg) and chemical compositions are expressed in percentage of DM, except IVODM expressed in percentage of OM.

3.2.4. Results and Discussion

Cows were free grazing and some time did not come back to their owner place, which was the case in the sampling dates corresponding to the Transition 2016 and Rainy 2017 periods for the TRAD herd. This fact made impossible to sample these animals at these seasons, which lead to remove these sampling periods from the analysis. The Figure 1 show the variations of the Total VFA concentration according to seasons and systems, with the lower VFA values been observed in the driest periods (Dry hot and End of dry). The respective proportions of each VFA in the rumen juice seemed to vary at this period, with acetate being more represented at the detriment of other minor VFA (**Figure 3. 4**). The butyrate seemed to be in higher proportions during the Rainy period, which coincide with the time vegetation was blooming, and with the presence of more diversified grasses and legumes in the environment. The acetate:propionate ratio did not differ between systems at the year level ($P= 0.86$), and seemed higher during the Dry hot and End of periods.

This experiment was the first effort of sampling rumen juice directly from the field in cattle reared under the real conditions of West Africa, and the first in sub-Saharan Africa since (Hoppe et al., 1977). It was also conducted to determine the feasibility of carrying out this delicate experiment in the region. The study allowed to know if the collected rumen products, directly sampled in the field, brought more

information than the indirect methane production experiments already done in the same zone and published by Doreau et al. (2016). All the samples of rumen juice were analysable at the lab, thus the predictable difficulties figured out from the absence of technical facilities on the field, were mainly anticipated and solved as the quality of the samples were warranted. Other constraints were put in light as the reluctance from the herders to join the protocol due to personal doubts toward the probe and social barriers. The main difficulty was the fact that during the driest period, Dry hot and End of dry, the animals only drink once every two days, and drink while they were not at the owner place, i.e. the day prior to sampling. The rumen fluid was then more viscous and it was not possible to sample some animals. Initially, 12 cows were monitored during the field phase, but the rumen juice analysis of 6 of them was removed from the analysis, because their presence at sampling was not regular. The discontinuity of the sampling for these animals resulted, as evocated main difficulty to sample the rumen juice at some period and from the fact that the animals are free grazing and sometimes split from the rest of the herd and were not present at the sampling period.

With the conditions of the driest seasons, Dry hot and End of dry, the concentration of Total VFA decrease slightly which, was not that intuitive due to the fact that with less drinkable water at these seasons the VFA could be more concentrated. This diminution could reveal a lower fermentation rate because of a lower rate of digestibility. Hoppe et al. (1977) found higher concentrations of Total VFA in local Kenyan cattle (120 mmol/L) and wild ruminants (139 mmol/L), sampled during the dry season. This difference likely results mainly from the technique used, as Hoppe et al. (1977) used the whole rumen after evisceration whereas here only the liquid phase of the rumen juice was reachable by the oesophagus probe. Rira et al. (2015) found comparable values (between 71.5 to 110.8 mmol/L) using ligneous plants containing tannins. The relative proportion of the VFA did not vary that much, and seemed to be quite homogeneous during the Transition and Dry seasons but more different in Rainy with a higher proportion of butyrate. The diversity of the herbaceous strata during the rainy season is in agreement with the little rise of the concentration of butyrate due to the different ability of species of forages to influence butyrate production (Meale et al., 2011).

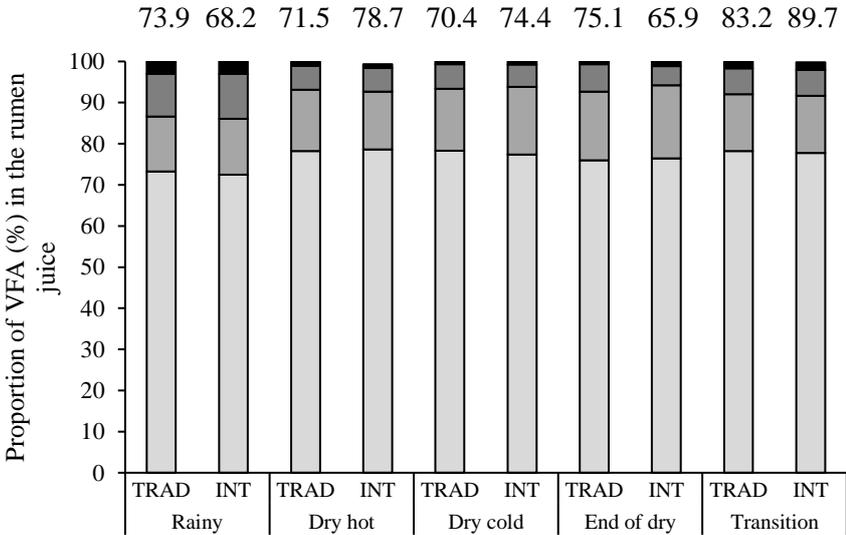


Figure 3. 4 Profiles of the Volatile Fatty Acids through seasons and production system.

The VFA analysed were presented in proportion of Total VFA, which concentration (mmol/L) is presented upon each bar corresponding to one season and one production system.

The acetate:propionate ratio was not different between the two systems, even considering the demonstrated differences in chemical composition and nutritive value between both feeding systems. During the rainy period (2016) the ratio was in average of 5.4 and 5.5, for INT and TRAD systems respectively. The ratio then decreased to 4.3 and 4.6 for INT and TRAD systems till the end of dry season (2017), before to raise in the transition period (2017) up to 5.5 and 5.7 for INT and TRAD respectively. The acetate:propionate ratio was higher than the values obtained by Doreau et al. (2016) *in vitro*, who found that this ratio was lower during Rainy than the dry seasons. In the present study the highest values occurred during the Rainy and Transition seasons. This information could be further relied with a potential higher methane production. Indeed, acetate production compared to propionate leads to higher production of H₂, but to be reduced in CH₄, H₂ needs to be effectively used by the population of methanogenic microorganisms (Sejrsen et al., 2008), a point which was still not elucidated in this work. In the region of study, enteric fermentation products such as methane would depend from the voluntary consumption of bushes and trees by the free grazing cattle. These feedstuffs strongly present in the large rangeland grazed by the animals contain secondary compounds (e.g. tannins, saponins, etc.) likely to reduce the enteric methane production (Bodas et al., 2012). Furthermore, results of these parameters are largely affected by the year variability and the particular management with which livestock keepers manage their herds feeding or supplementation.

This work constituted a first effort of the adaptation of the delicate protocol linked to the analysis of VFA, in an area where the lack of material facilities could spoil the samples of rumen juice. The real difficulties are more relied to the availability of the cows for sampling during the dry seasons of the Sahelian seasonal cycle, and to their drinking habit which could lead the sampling to fail. Without a sufficient number of animals, it is impossible to statute neither on the seasons nor on the production system real impact. However, as the indirect measurements of methane emissions and VFA concentration of typical West Africa forages, it is still interesting to confront it to some VFA determination of fresh rumen juice on the field.

3.3. Seasonal dynamics of energy metabolism and body reserves of Gobra Zebu cows in Northern Senegal

Berenice. Bois, Philippe. Lecomte, Anne. Tesnière, El Hadji. Traoré, Alexandre. Ickowicz, and Eliel. González-García

Article to be submitted to the *Journal of Comparative Physiology B*

3.3.1. Abstract

To better understand the metabolic adaptations of Gobra Zebu cows to Sahelian climate and local production system, a long monitoring study (16 months) was carried in the livestock conditions of Northern Senegal. The study covered an entire Sahelian cycle (five seasons) and focused on 20 cows belonging to the two main local production systems (traditional, TRAD and intensified, INT). The experiment also covers the two main periods of reproduction starting with a first cohort of 12 cows which calved before the rainy season (CH1) and a second cohort of 8 cows which calved after the rains (CH2). The individual monitoring included taking regular measures at each season, of body condition score (BCS), body weight (BW) and energy metabolism (plasma glucose, non-esterified fatty acid: NEFA, β -hydroxybutyrate: BHBA and lactose). For each cohort and variable, the independent effects of seasons and systems and their interaction were estimated. For both cohorts, Gobra Zebu cows presented low plasma NEFA profiles even during the dry periods. These profiles were also affected by the interaction between season and system, (CH1 $P=0.0002$, CH2 $P=0.04$). Animals from the CH1 group were more affected by the progression of the seasons in terms of BCS ($P<0.0001$), glycaemia ($P=0.03$) than cows from the CH2 group, reflecting a possible role of early calving. Mitigated response of plasma metabolites to harsh seasons illustrate the adaptive abilities of Gobra Zebu to the Sahel, which seasonal effects were modulated by calving period and in a less extend by the production system in this study.

Keywords: Gobra Zebu, Body reserve, Pastoralism, Sahel

3.3.2. Introduction

An improved understanding of factors affecting livestock production and adaptivity is of great interest for regional food security in West Africa and for the research community. However, the current available literature on the adaptive physiology of local cattle in this region remains very scarce, which is likely due to the difficult nature of implementing sound protocols because of the mobility of the herds and the absence of standard conditions for sampling and analysis. In northern Senegal, livestock faces frequent fluctuating environmental and seasonal challenges that include long periods of drought, high temperatures and low forage resources (Breman and de Wit, 1983). These climatic peculiarities have led to animal adaptation such as seasonal calving around the rainy season and the capacity to endure big losses of weight and rapid recovery (Breman et al., 1978). Human strategies such as transhumance also contribute to the capacity of local livestock systems to cope with these environmental variations (Adriansen, 2008). However, economic transition and subsequent changes in rural areas (Adriansen,

2006) have motivated livestock keepers to intensify livestock production. In a region where the availability of feed resources in terms of forages and inputs are limited, a better understanding of the metabolism of local cattle is required to improve feed efficiency and optimise use of local resources. In this context, this study brings updated reference data, while no published results are available, with an original protocol for the area. The objective was to characterise, through a long term (a typical production year) and individual monitoring protocol, the seasonal dynamics of body reserves (BR) in Gobra Zebu cows (i.e. BW, BCS and related energy metabolites) reared in Northern Senegal considering the local production systems and the natural calving periods. The adaptations of the cows should imply specific physiological abilities to cope with the seasonal negative energy balance which are important to quantify, especially regarding the calving period effects and the impact of the production system.

3.3.3. Materials and Methods

Animal care

Similarly to the previous experiments, the work described in this article resulted from the collaboration between ISRA, CIRAD and INRA and the support of PPZ. It has also been carried out in accordance with the code of ethics of the EU Directive 2010/63/EU for animal experiments and the local rules and approvals for animal welfare and experimentation conferred to the ISRA.

Experimental site and livestock management

The experiment was carried out over 16 months in the *Ferlo* sylvopastoral zone, in northern Senegal. The soils are ferruginous tropical and sub-arid red-brown soils, which have poor concentrations of OM (Maignien, 1959). Because of the soil characteristics only steppe vegetation grows, with herbaceous dominated by *Aristida mutabilis*, *Schoenfeldia gracilis*, *Dactylium aegyptium* and trees *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis*, *Sclerocarya birrea* (Vincke et al., 2010). The Sahelian climate is characterised by average temperatures ranging between 28 and 30°C and a precipitation regime of 200 to 400 mm per year mainly distributed through three consecutive months (from July to September) followed by nine months of drought (from October to June (FAO, 2012)). The year is locally classified into five climatic seasons according to the Pulaar calendar (Bah et al., 2006) which was accurately described in Chapter 2, such as the consequences of the seasons on the natural forages available for the cows. The average rainfall in the study zone in 2015 and 2016 was respectively around 240 ± 70.3 mm and 182 ± 54.0 mm.

In this environment cattle breeding (Gobra Zebu) is the exclusivity of the pastoral Pulaar farmer, which the management is familial. In the studied area two production systems exist, TRAD and the INT, the TRAD livestock owners as well as the INT ones differ from their strategies of feeding the cattle. The description of their strategies was already described and is available in Chapter 2. In both systems, cows are from the Gobra Zebu breed, with an average live weight of 250-350 kg, reproductively mature at four years old. The calving rate was around one every two years. As an adaptation to the strong lack of biomass during drought, most of the cows calve before the rains (mostly between May and July) but a part calved after the rains too (mostly from September to November), which has consequences on the adequacy between forage availability and early lactation needs.

In this study, Gobra Zebu cows were considered as two different cohorts according to their calving period: CH1 the first cohort of cows calving before, and CH2 the second cohort calving after the rains. In order to take into account the two main factors which can act on the BR dynamics of the lactating cow through the seasons: the system (TRAD vs. INT) and the cohort (CH1 vs. CH2), four groups of cows were studied: CH1 reared under TRAD system (CH1-TRAD, n=6), CH1 reared under INT system (CH1-INT, n=6), CH2 in TRAD system (CH2-TRAD, n=4) and CH2 in INT system (CH2-INT, n=4) (Figure 3. 5). The chemical composition of the daily diet (natural forages and supplements) offered to the cows involved in this study is presented in Table 3.3.1. Natural forages composition was estimated on the field by using the hand plugging technic (Guerin et al., 1988), and the amount of supplements distributed was directly measured with the livestock keeper. Near Infra-Red Spectroscopy (NIRS) was used to predict total dry matter intake from faeces infra-red spectrum (Decruyenaere et al., 2009; Decruyenaere et al., 2012). The NIRS technology was also used to predict the chemical composition of the daily diets from the diets infra-red spectrum (CIRAD laboratory Montpellier, France). The diet chemical composition (Tableau 3. 4) is representative of cows from CH1-TRAD and CH1-INT. The CH1-TRAD group received in average 1 kg of cotton oilcake for two months and a half (Ceetel season), and the CH1-INT group received in average 2 kg of supplements (mixed of rice bran, cotton oilcake and groundnut oilcake) for 9 months (from Dabuunde to Ceetel) and graze on crop residues (rice and market gardening) for four months (from Ceedu to Ceetel).

Tableau 3. 4 Estimated dry matter intake and chemical composition (all predicted by NIRS) of the diet of cows calving before the rains (first cohort), according to the Pulaar seasons (Season) and the production system (System: traditional, TRAD; intensified, INT).

Year	2016				2017							
	Ndungu		Kawle		Dabuunde		Ceedu		Ceetel		Kawle	
System	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT
DMI	6.50	6.30	5.50	4.10	4.50	5.70	5.10	4.90	4.50	4.50	3.60	4.70
OM	83.3	83.2	90.8	90.6	93.6	94.0	94.9	93.0	94.1	89.3	92.0	88.8
CP	50.1	56.9	42.4	34.8	32.4	38.7	32.5	45.6	37.1	65.5	37.8	35.9
NDF	54.3	50.7	60.8	69.0	69.5	67.7	72.2	62.2	65.9	48.1	66.2	64.6
ADF	27.7	27.3	37.1	37.7	41.2	38.1	44.3	35.8	42.4	28.1	38.3	37.9
ADL	3.80	4.00	5.50	2.90	4.90	3.80	6.40	5.60	9.30	10.30	3.80	4.30
IVODM	50.1	56.9	42.4	34.8	32.4	38.7	32.5	45.6	37.1	65.5	37.8	35.9

DMI is impressed in (kg/d), IVODM in percentage of MO, and other chemical constituents in percentage of DM

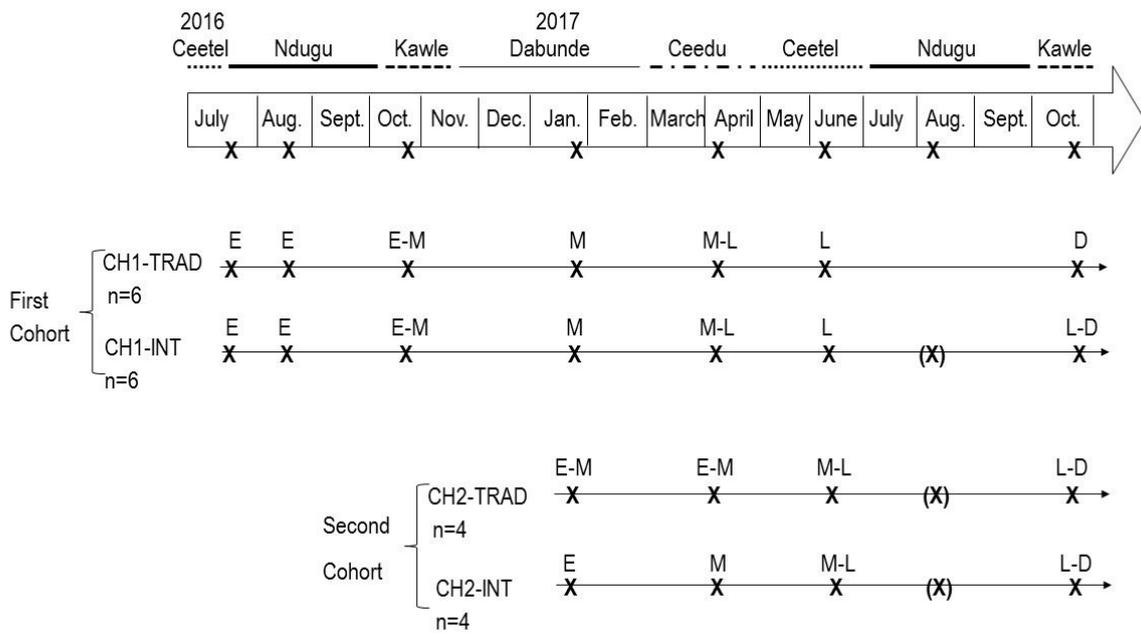


Figure 3. 5 Schedule of samplings according to months and local Pulaar calendar

For each group of cows studied (CH1-TRAD, CH1-INT, CH2-TRAD and CH2-INT), the period of participation to the experiment (arrows), the group size (n) and the samples occurrence are represented. Each sample event is symbolized by a X, which when is between brackets (X) indicates that the sampling was made but not used in the analysis. Groups are gathered by cohort, with cows calving before (between May and July) and after (from September to October) the rains, belonging to First cohort and Second cohort, respectively. The lactation stage of the group of cows is specified upon the corresponding arrow i.e., E: early lactation, M: middle lactation, L: late lactation, D: dry

Experimental design: animals, treatments and measurements

The experiment started in Ceetel 2016 and finished in Kawle 2017 which means from mid-July 2016 to end- October 2017 and samples were taken every two months (height periods of sampling) (Figure 3.5). At the beginning of the experiment, only cows from CH1 were milking, so the experiment started with groups CH1-TRAD and CH1-INT. The two other groups (CH2-TRAD and CH2-INT) were integrated into the study during Dabuunde 2017. The protocol was designed to adapt to the experimental difficulties on the field (no access to electricity and no roads). Distance between groups of the same production system is less than 10 km, and between production systems around 50-60 km. The monitored parameters included the individual BW, BCS and plasma profiles of key energy metabolites in a total of 20 local Gobra Zebu cows.

Body weight and body condition score estimations

At each measurement date early in the morning (8:00 to 10:00 AM), BW and BCS were estimated and a blood sample was taken from each cow. The thoracic perimeter (TP) was measured with a flexible meter just under the front paws insertion. Due to the unavailability of a scale for weighing the animals in the localities of the experiment, this measured TP was thus used to estimate the individual BW by using the equation proposed by Dodo et al. (2001) as follows:

$$BW = 0.0281 \times TP^2 - 3.294 \times TP + 125.217$$

where BW is the estimated BW (in kg) and TP is the measured thoracic perimeter (in cm). This equation conceived for cows of the Azawak Zebu type, is the closest estimation of Gobra breed's BW (3% overestimating error in average).

At the same time, the BCS was estimated according to the BCS scale proposed by Edmonson et al. (Edmonson et al., 1989), based on direct visual notation and adapted for Zebus by adding two anatomic points of notation: the neck and the brisket considering that Gobra Zebu cows store an appreciable proportion of body lipids in those anatomical regions which are mobilised later than others. The parameters, according to the scale (Edmonson et al., 1989), were further noted from 1 to 5 points by allowing a precision of 0.25 units at each estimation. Each cow was photographed (Canon, COOLPIX S6400) twice in a standard manner: one image was taken of the cow profile and the other of the back, at a fixed distance of 1.5 m. Due to the practical constraints regarding the handling of difficult animals, the BCS of each cow was thus estimated from that pair of photos.

Analytical procedures: blood sampling and plasma assays

Blood sampling was always carried out by the technician of the veterinary office of *Mbolokhe*, under the authority of the regional Livestock Directory and the National laboratory for Livestock and Veterinary Research (LNERV). Blood samples were drawn from the jugular vein of the cow (needle 18G, 38mm, CML, Nemours, France) and filled four vacutainers of 5mL per cow (2 of Lithium Heparin and 2 of EDTAK3, Vacutest PET, CML, Nemours, France). Samples were centrifuged at $2000 \times g$ for 10 min in an unrefrigerated centrifuge (EBA 20S Hettich, Bäch, Switzerland). Plasma aliquots were conserved in 1.5 mL sterile tubes which were frozen at 20 °C minus zero in the closest town to the sampling point. Further, such tubes were transported frozen to Dakar and then transferred by plane with carbo-ice to Montpellier (France) for further analyses. In France, plasma samples were analysed in a confined and restricted quarantine laboratory (CIRAD, France), using a multiscan (MS ThermoScientific, Vantaa, Finland) and according to the methods described by González-García et al. (González-García et al., 2015). Individual plasma profiles for the metabolites NEFA, β -OHB, glucose and lactose were then monitored.

Plasma NEFA concentrations were analysed in duplicate (with EDTAK3 plasma) with the commercially available Wako NEFA-HR(2) kit (Laboratoire Sobodia SAS, Montbonnot, Saint Martin, France), using 96 wells microplate. Intra and inter assay variations averaged 5.84 and 5.06, respectively. The plasmatic concentration of β -OHB was assessed in triplicate by using an enzymatic method adapted

from Williamson and Mellanby (1974) for 96 wells microplates. Intra and inter assay variations averaged 4.29 and 5.31, respectively.

Plasma glucose was analysed in triplicate by using the Glucose GOD-PAP kit (Biolabo, France), adapted to 96 wells microplates. Intra and inter assay variations averaged 3.4 and 1.58, respectively. Plasma lactose concentration was measured in triplicate using the Enzytec Lactose/D-Galactose kit (Biopharm, Darmstad, Germany) adapted to 96 wells microplate. Intra and inter assay variations averaged 7.54 and 7.73, respectively.

Statistical analysis

Because cows are free grazing, a few animals could missed punctually a sampling period justifying the use of a mixed model (Davis, 2002). However, during the rainy season of 2017 (Ndungu 2017) the rains were interrupted which broke the cycle of vegetation and obliged the CH1-TRAD group to move to far from the studied zone. Therefore, sampling was not possible for these cows and this period was removed from the analysis for all groups (Figure 1).

Data were analysed by using the PROC MIXED procedure of SAS (vs 9.4, SAS Inst. Inc., Cary, NC, USA.) with repeated measurements. The fixed effects considered in the mixed model were the system, the random effect was the cow, and as one sampling period was performed per season the repeated statement is the progression of the seasons. Two identical models were conceived, one per cohort:

$$\text{Model 1 (for cows from cohort 1): } Y_{(CH1)ijk} = \mu + Syst_j + Seas_k + Cow_i + Syst_j \times Seas_k + \varepsilon_{ijk}$$

$$\text{Model 2 (for cows from cohort 2): } Y_{(CH2)ijk} = \mu + Syst_j + Seas_k + Cow_i + Syst_j \times Seas_k + \varepsilon_{ijk}$$

Where $Y_{(CH1)ijk}$ or $Y_{(CH2)ijk}$ are the overall observation for a given cow i belonging to the first and second cohorts respectively, μ the mean of the population, $Syst_j$ the system (TRAD or INT), $Seas_k$ the season effect, Cow_i the animal random effect, $Syst_j \times Seas_k$ the interaction between the system and the season, and ε_{ijk} is the random experimental error.

3.3.4. Results

Body reserves dynamics in the first cohort of cows (CH1)

The cows from the first cohort were highly uniform in terms of BW and BCS at the beginning of the experiment (**Tableau 3.5**). The seasons had a strong effect on BCS ($P < 0.0001$) with an initial rise during Ndungu 2016, then a slow decline from Dabuunde to Ceetel 2017 which was partly compensated by a subsequent increase in Kawle 2017. This trend was similar for cows being reared in TRAD and INT (no interaction between season and system), even if most of the time it was higher for the TRAD cows. The plasma glucose concentration fluctuated with seasons ($P = 0.03$) with higher values observed in the favourable periods (Ndungu 2016, Kawle 2016 and Kawle 2017), whereas the lower ones were in the dry seasons (Dabuunde, Ceedu and Ceetel). The dynamics of plasma glucose profiles generally

followed the same trend for both systems (decreasing glycaemia from Dabuunde to Ceetel 2017), despite 2 extremely high values in Ndungu 2016 (INT) and 2017 (TRAD) due to an interaction between system and season effects ($P=0.04$). The progression of seasons affected the NEFA profile ($P<0.0001$) as the interaction system \times season ($P=0.0002$). The NEFA levels of INT and TRAD cows differed with a constant low level for TRAD cows (excepted during Ceetel 2016) and a sudden high NEFA concentration for INT cows during Ceetel 2017. The β -OHB plasma concentration presented strong variability through the seasons regardless of the system, the model showed significant interaction between season and system, which is likely linked to some extreme values obtained for one of the systems (low values for TRAD during Ceetel 17 and INT during Ceetel 17) at a specific time.

Body reserves dynamics in the second cohort of cows (CH2)

The body conditions (BW and BCS) and glucose profile of the cows raised under both the TRAD and the INT systems were not affected by the season or the production system (**Tableau 3. 6**). On the other hand plasma NEFA concentrations in TRAD cows showed large variations through the period of sampling, which was consistent with seasonal biomass availability i.e., an increase with the progression of the drought and a shut down after the rains. The dynamics of the plasma NEFA concentration was mainly affected by the system ($P<0.0001$) and the season \times system interaction ($P=0.04$). The system ($P=0.04$) and its interaction with season ($P=0.007$) affected the levels of lactosemia which showed important values through the whole time.

Tableau 3. 5 Dynamics of body condition and energy plasma metabolites concentration of the first cohort of Zebu Gobra cows CH1 studied in the north of Senegal, according to Pulaar seasons (SS), production system (SP, traditional, TRAD and intensified, INT) and their interactions (Inter). Results presented are LSmeans \pm SE.

Season	2016								2017						<i>P</i> -values		
	Ceetel		Ndungu		Kawle		Dabuunde		Ceedu		Ceetel		Kawle				
System	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	SP	SS	Inter								
BW (kg)	320 \pm 21	318 \pm 18	320 \pm 20	322 \pm 18	329 \pm 19	305 \pm 19	322 \pm 19	285 \pm 21	292 \pm 20	291 \pm 23	288 \pm 23	293 \pm 23	314 \pm 26	291 \pm 23	0.61	0.33	0.48
BCS (1-5)	3.0 \pm 0.12	3.1 \pm 0.10	3.6 \pm 0.12	3.6 \pm 0.10	3.6 \pm 0.11	3.4 \pm 0.11	3.1 \pm 0.11	3.2 \pm 0.13	3.2 \pm 0.12	3.0 \pm 0.14	2.8 \pm 0.15	3.0 \pm 0.14	3.4 \pm 0.17	2.9 \pm 0.14	0.56	<0.001	0.12
Glucose (g/l)	0.63 ^{ac} \pm 0.03	0.64 ^{ac} \pm 0.03	0.63 ^{ac} \pm 0.03	0.73 ^b \pm 0.02	0.58 ^c \pm 0.03	0.66 ^{ab} \pm 0.03	0.61 ^{ac} \pm 0.03	0.67 ^{ab} \pm 0.03	0.60 ^{ac} \pm 0.03	0.66 ^{abc} \pm 0.04	0.57 ^c \pm 0.04	0.59 ^{ac} \pm 0.04	0.70 ^b \pm 0.04	0.56 ^c \pm 0.04	0.20	0.03	0.04
NEFA (mmol/L)	0.42 ^a \pm 0.03	0.26 ^b \pm 0.04	0.05 ^c \pm 0.03	0.07 ^c \pm 0.03	0.11 ^c \pm 0.03	0.13 ^c \pm 0.03	0.07 ^c \pm 0.03	0.12 ^c \pm 0.03	0.08 ^c \pm 0.03	0.08 ^c \pm 0.05	0.06 ^c \pm 0.04	0.28 ^b \pm 0.04	0.09 ^c \pm 0.05	0.14 ^c \pm 0.04	0.27	<0.001	0.002
β -OHB (mg/L)	39.5 ^{bc} \pm 4.8	28.8 ^{ac} \pm 6.1	45.9 ^b \pm 4.8	34.9 ^{abc} \pm 4.0	39.6 ^{abc} \pm 4.3	35.5 ^{abc} \pm 4.3	33.6 ^{abc} \pm 4.3	42.0 ^{ab} \pm 5.3	25.0 ^c \pm 4.8	34.7 ^{abc} \pm 6.1	49.3 ^{abc} \pm 6.2	24.8 ^c \pm 6.1	32.5 ^{abc} \pm 7.5	48.2 ^b \pm 6.1	0.75	0.37	0.04
Lactose (mg/L)	40.7 \pm 4.5	35.1 \pm 5.9	29.1 \pm 4.5	30.9 \pm 3.8	26.7 \pm 4.1	30.4 \pm 4.1	25.7 \pm 4.1	22.9 \pm 6.0	29.0 \pm 4.5	27.8 \pm 5.8	36.9 \pm 5.9	24.1 \pm 5.8	26.7 \pm 7.1	27.2 \pm 5.8	0.52	0.23	0.74

BW: body weight, BCS: body condition score, NEFA: non-esterified fatty acid, β -OHB: β -hydroxybutyrate. ^{abc} means in a row with different letters are different at $P < 0.05$.

Tableau 3. 6 Dynamics of body condition and energy plasma metabolites concentration of the second cohort of Zebu Gobra cows CH2 studied in the north of Senegal, according to Pulaar seasons, production system (traditional, TRAD and intensified, INT) and their interactions (Inter). Results presented are LSmeans \pm SE

2017											
Season	Dabuunde		Ceedu		Ceetel		Kawle		<i>P</i> - values		
System	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	TRAD	INT	System	Season	Inter
BW (kg)	323 \pm 15	284 \pm 15	328 \pm 15	294 \pm 15	297 \pm 15	294 \pm 15	311 \pm 18	289 \pm 18	0.10	0.75	0.66
BCS (1-5)	3.0 \pm 0.18	3.1 \pm 0.18	3.0 \pm 0.18	2.9 \pm 0.18	3.0 \pm 0.18	2.8 \pm 0.18	3.3 \pm 0.21	3.1 \pm 0.21	0.66	0.44	0.72
Glucose (g/l)	0.53 \pm 0.03	0.53 \pm 0.02	0.52 \pm 0.02	0.54 \pm 0.02	0.52 \pm 0.02	0.53 \pm 0.02	0.57 \pm 0.03	0.60 \pm 0.03	0.46	0.13	0.94
NEFA (mmol/l)	0.15 ^{ad} \pm 0.03	0.08 ^{bd} \pm 0.03	0.24 ^c \pm 0.03	0.07 ^{bd} \pm 0.03	0.18 ^{ac} \pm 0.03	0.05 ^b \pm 0.03	0.08 ^{bd} \pm 0.03	0.08 ^{bd} \pm 0.03	<0.001	0.09	0.04
β -OHB (mg/l)	28.0 \pm 4.9	33.5 \pm 4.9	27.0 \pm 4.9	37.8 \pm 4.9	29.9 \pm 5.7	49.9 \pm 4.9	45.0 \pm 5.7	45.9 \pm 5.7	0.06	0.08	0.29
Lactose (mg/l)	17.6 ^c \pm 2.3	24.5 ^{abc} \pm 2.3	25.8 ^{ab} \pm 2.3	23.4 ^{abc} \pm 2.3	18.5 ^{ac} \pm 2.8	28.9 ^b \pm 2.4	18.1 ^c \pm 2.4	28.2 ^b \pm 2.4	0.04	0.31	0.007

BW: body weight, BCS: body condition score, NEFA: non-esterified fatty acid, β -OHB: β -hydroxybutyrate. ^{abcd} means in a row with different letters are different at $P < 0.05$.

3.3.5. Discussion

The semi-arid climate of the study area is described by a calendar year that comprises five contrasting seasons, including one rainy period (Ndungu) followed by a transition period (Kawle) and three seasons of drought (Dabuunde, Ceedu and Ceetel) (Touré & Arpaillange, 1986; Bah et al., 2006). The calving mainly occurred before the rains during the Ceetel driest season, but also after the rains. These natural effects (season and calving), can be disturbed by the production systems existing in the zone (TRAD and INT).

When calving occurs early before the rains, for the cohort CH1, production system did not affect the BR dynamics of the cows. However seasons did impact the BCS, NEFA and glucose profiles. The BCS and glucose dynamic followed the same trend with higher values observed during Ndungu and Kawle, followed by a progressive decrease throughout the dry seasons and a post-dry season BCS recovery. On the contrary NEFA plasma concentration was higher during Ceetel, especially in 2016. These seasonal profiles were coherent with results obtained with Nguni cattle reared under the semi-arid climate in South Africa (Mapiye et al., 2010), and are logical as during the dry season the animals have difficulties in finding pastures. The combined drop of BCS and glucose and the increase of NEFA during the drought, were evidences of the Negative Energy Balance (NEB) which the cows were entering at this point (Adewuyi et al., 2005). Indeed, when the energy requirements cannot be maintained, the triacylglycerol stocked in the adipocytes are lysed and released as NEFA in the blood, to be further used by the tissues (Chilliard et al., 1998; Blanc et al., 2006). When this lipolytic pathway is activated, both triacylglycerol hydrolysis and oxidation of fatty acids are enhanced whilst glycolysis, or glucose penetration diminishes in the peripheral tissues (Bell & Bauman, 1997). The NEFA concentration was quite low and stable for TRAD cows except during Ceetel 2016 which coincided with early lactation and the classical increase in energy requirements at this specific physiological stage (Baumgard et al., 2017). In Ceetel 2017, a surprisingly high increase of plasma NEFA for INT cows was observed as animals were in late lactation. A possible explanation of this difference in BR mobilisation to the detriment of the INT cows, could be that the supplement distribution occurred every evening at the camp, thus requiring INT cows to cover long distances to return (from natural pasture or crops to the camp). In contrast, TRAD cows mostly stayed in the pasturelands without expending additional energy to return to the camp whilst also maintaining more time to intake pasture.

The increase in energy requirements and the high BR mobilisation mechanisms, should conduct the animal towards a stress limiting situation with production of ketone bodies (β -OHB) in the liver. Indeed the plasma NEFA are oxidized by the different tissues to produce energy, and when the oxidation of NEFA is saturated in the liver, then the biological mechanism shifts to β -OHB production. The ketone body β -OHB is released in the blood and could be oxidised by other tissues (Drackley, 1999). Thus the plasma β -OHB concentration was expected to increase when the NEFA level was high. It was found however that the dynamics of plasma concentrations of NEFA and β -OHB were not symmetric. This could be due to the breed as these kind of results have already been found for other *Bos indicus* breeds (Klinhom et al., 2006), or it could also be induced by diet. Indeed, plasma β -OHB depends on the characteristics of feeds and rumen fermentation, as some alimentary fatty acid compounds, in particular saturated fatty acids which act on lipolysis and ketones levels (Qin et al., 2018). During Ceedu and Ceetel, the supplements used by herders were mostly composed of cotton oil cake, cotton seeds and

peanut oil cake which are quite rich in unsaturated linoleic acid, which could play a role in the level of β -OHB, depending on the isoform (cis,trans) (Qin et al., 2018).

Milk yield is typically supposed to decrease from calving to the dry-off (Diop et al., 2009), and so is the lactose plasma concentration. However, the findings showed a high variability of lactosemia, making lactose profile difficult to interpret. The relatively high plasma lactose concentration, even in cows in late lactation (Ceedu, Ceetel and Kawle 2017), could be a consequence of nutritional issues or to the maintenance of cows at milking (even with a low milk yield level) (Stumpf et al., 2013).

These findings for the first cohort were not systematic to the second one. System impacted NEFA, β -OHB and lactose profile, with higher levels of NEFA and lower levels of β -OHB and lactose for TRAD cows. The level of NEFA plasma concentration was globally low, but varied with the season, particularly for TRAD cows. The dynamics of NEFA for TRAD animals showed an increase during Ceedu and Ceetel before falling during Kawle, while a constant low NEFA concentration was observed for INT cows. Higher NEFA level showed a higher mobilisation of fatty reserves for TRAD cows than INT ones. This showed that the NEB was more accentuated for TRAD animals (Drackley, 1999), however this should be interpreted whilst taking into account that the other parameters assessed (BCS, BW, glucose) did not show conclusive results on this matter. Like for CH1, the β -OHB followed an opposite trend to that of NEFA, attributable again to the breed. The variations in plasma lactose were a slightly high for animals during middle and late lactation but more elements and research are required in order to arrive to a sound interpretation.

Differences in the dynamics of BR observed between the two cohorts, especially the opposite effects of system on NEFA profiles described previously, are complex to interpret and could exceed the effect of the calving period and feed. Firstly, because the production system implies other peculiarities than animal feeding (mobility of the herd for instance) and secondly because the body condition of a cow depends on its physiological and energy history over the past years (in particular its recovery during the rainy season). In this research work it is important to highlight that plasma NEFA concentrations during the BR mobilisation phases only reached a maximum of 0.42 mmol/L in early lactation and 0.28 mmol/L in late lactation, which are not considered as extreme values, risking animal health. Experiments in other breeds of Zebus showed that *Bos indicus* have a lower metabolic rate when compared to *Bos Taurus* (Cardenas-Medina et al., 2010; Berman, 2011), which is confirmed in this study, with the small levels of plasma NEFA and the limited BW losses reflecting an adaptation of the animals during the dry seasons.

In the Sahelian zone studied in this work, experimental difficulties arise as the animals are free grazing and as there is no electricity or specific facilities for sampling tasks or sample conservation in the field. This emphasises the valuable nature of the data and the information obtained in this study despite the relatively small sample size and the influences of complex environmental conditions.

3.3.6. Conclusions

In Northern Senegal, Gobra Zebu cows have to face the difficult Sahelian conditions, characterised by cyclic high temperature and lack of forages. The traditional rearing system depending exclusively on natural resources, coexist with an emerging intensified one relying on supplementation. The main driver of the dynamics of body reserves was the seasons as it induced negative energy balance. The effect of the production system is less important, and its action differ from calving periods. These results carried first reference data concerning the seasonal dynamics of body reserves of Gobra Zebu cows and their adaptation to undernutrition by low energy metabolism. It highlights the needs to conduct more investigations on the impacts of calving periods and of production system as livestock has to cope with a changing environment.

Chapitre 4



Chapitre 4 : Discussion générale

La petite taille de population de vaches zébu expérimentales disponibles pour cette étude ainsi que la présence de quelques mesures manquantes, malgré la rigueur avec laquelle a été conduit le projet, bornent la portée des résultats. Les résultats sont discutés dans ce chapitre à la lumière de ces limites. La démarche étant comme tout au long de ce manuscrit de comparer au travers des différentes analyses les systèmes TRAD et INT au cours des saisons.

4.1. Dynamique du métabolisme énergétique et des émissions de méthane entérique des Zébus Gobra

4.1.1. Emissions de méthane entérique

Alimentation sur parcours. Méthode collecte du berger et estimation des régimes

La composition botanique et chimique des régimes alimentaires collectés lors de cette étude, est assez cohérente avec les travaux précédents menés dans la même zone collecte (Guerin et al., 1988; Assouma, 2016), les variations entre études résultent principalement d'effets très localisés de l'environnement et de la stratégie alimentaire de l'éleveur (complémentation ou non). La collecte du berger, utilisée lors des présents travaux et par Guerin et al. (1988) ou Assouma (2016) souffre peu de l'effet inter-observateur, et reflète assez fidèlement la consommation des bovins au moins d'un point de vue qualitatif (Guerin et al., 1988; Wallis de Vries, 1995). La végétation a évolué en trente ans (Vincke et al., 2010), mais les catégories de végétaux considérés (herbacées, ligneux, fruits...) sont assez généralistes et s'avèrent moins sensibles aux variations de la richesse spécifique du couvert végétal, n'altérant pas la pertinence de la comparaison avec des travaux plus anciens. Lors de ses travaux Guerin et al. (1988) avait observé un rapport herbacées/ligneux (en %) de : 89/10 pour la saison Ndungu, 90/10 pour Kawlé, 94/7 pour Dabuundé, 90/10 pour Ceedu et 79/21 pour Ceetel, résultats comparables à ceux présentés au Chapitre 3 qui montraient aux mêmes périodes, une absence des ligneux des régimes pendant la saison Ndungu, qui augmentait progressivement pour atteindre 26% du régime en Ceetel (régime complet comprenant les compléments).

Dans les conditions de l'étude, la quantité ingérée n'est pas estimable par mesure directe, les animaux n'étant pas confinés, et la prédiction par SPIR de la matière sèche ingérée volontairement était donc la méthode la plus pratique à utiliser sur le terrain. Les quantités ingérées obtenues sont comparables à celles d'Assouma (2016), en saisons des pluies car à cette période les fourrages ne sont pas limités et atteignent un peu plus de 6 kg de MSI par jour et par animal. Cependant, en saison sèche les résultats diffèrent et les valeurs sont supérieures à celles obtenues par Assouma (2016) en 2014 et 2015, ce qui s'explique par la différence de précipitations entre les périodes couvertes par les deux études. Les précipitations annuelles moyennes de la zone d'étude (estimées ici en utilisant les données des forages de Widou Thiengoli, Amali et Tatki) étaient correctes en 2013 (210 mm) mais plus faibles en 2014 (165 mm) que les 2 années suivantes (203 et 172 mm en 2015 et 2016 respectivement). Les pluies plus faibles en 2014, correspondent au cycle de végétation 2014-2015, et expliqueraient des quantités ingérées un peu plus faible à cette période. Cependant au-delà du volume total de

précipitations, d'autres facteurs liés à la répartition des pluies, et notamment à la continuité des précipitations, qui si elles sont interrompues peuvent perturber le cycle de la végétation, ont pu affecter la quantité de biomasse entre les deux études.

La MSI varie au cours des saisons, mais les vaches des deux systèmes ont des niveaux d'ingestion assez comparables, les divergences entre les régimes alimentaires sont essentiellement qualitatives (botanique et complémentation), car les vaches TRAD consomment plus de ligneux en période sèche que celles du système INT. Les animaux des troupeaux TRAD rencontrent plus d'occasions d'abrouter dans les pâturages naturels que ceux élevés dans des conditions INT, qui sont conduits aux champs. Cependant même avant la période de pâtures sur résidus de cultures les animaux INT ne mangeaient pas beaucoup de ligneux. Cette différence de comportement alimentaire n'est peut-être pas uniquement circonstancielle, car les animaux n'étant répartis que dans deux troupeaux, cette sélectivité des ligneux pourrait également être un comportement inhérent à la structure sociale du troupeau (Roath and Krueger, 1982). Les mouvements et les activités du troupeau étant conditionnés par l'animal leader, et par les relations au sein du troupeau (Sowell et al., 2000).

Mesure de la production de méthane *in vitro*

Les régimes alimentaires des vaches Zébu Gobra suivies ont montré des compositions botaniques qui varient au cours des saisons, ce qui a affecté la production de méthane, qui oscille entre 0.62 et 0.74 mmol/ g MS selon la saison. Dans la littérature, la production de méthane *in vitro* varie beaucoup inter études avec des valeurs de l'ordre de 0.4 à 2 mmol/gMS tout fourrage confondus (graminées, légumineuses..., Hu et al., 2005; Bodas et al., 2008; Lee et al., 2011; Williams et al., 2011; Banik et al., 2013; Patra and Yu, 2013; Ramírez-Restrepo et al., 2016), et entre 0.03 à 0.98 mmol/g MS pour des fourrages tropicaux rencontrés en Afrique de l'Ouest (Meale et al., 2011). Les fourrages n'ont pas été fermentés individuellement, mais les régimes étaient composés principalement de fourrages naturels tropicaux (45 à 100% du régime) et sont donc proches des travaux de (Meale et al., 2011). Les plantes consommées par les zébus dans le Ferlo, varient en fonction des saisons et avec elle la digestibilité et la teneur en protéine : les graminées étant plus riches en azote pendant la saison Ndungu, les légumineuses riches en protéine présentes en Kawlé, et les ligneux moins digestibles plus appréciés en saison sèche (Guerin et al., 1988). Selon les présents travaux, les saisons Ndungu et Kawlé correspondent à la période la plus méthanogène pour les vaches TRAD. Ce résultat n'est a priori pas très intuitif car communément, les légumineuses sont considérées comme moins méthanogènes que les graminées (Bodas et al. 2008, (Archimède et al., 2011b; Banik et al., 2013). Mais la composition botanique s'accompagne à cette période d'une plus forte digestibilité qui en comparaison des saisons suivantes favorise la fermentation pour les animaux TRAD. Comme évoquée précédemment (chapitre 3), la présence des ligneux en saison sèche dans les régimes constitue probablement une source anti-méthanogénique. La production de méthane entérique par fermentation des ligneux s'avère plus faible, du fait de leur moindre digestibilité et de par la présence de composés secondaires anti-méthanogènes (tanins, saponines) dans certaines plantes ligneuses (ce qui est également le cas pour certaines légumineuses) (Williams et al., 2011; Patra and Yu, 2013). En saison sèche les vaches ont consommé les parties les plus lignifiées (branches et épines) ou taniques (feuilles) des espèces *B. aegyptiaca* et *B. senegalensis* contenant des saponines (Hristov et al., 2013) qui ont pu participer à la diminution de la production de méthane *in vitro* (en

mmol/gMS). Les effets des saponines comme composés anti-méthanogéniques sont connus (Hu et al., 2005; Patra and Yu, 2013) mais les effets directs des saponines de ces deux espèces d'arbres sur la méthanogenèse n'ont pas été investigués, du fait de leur consommation anecdotique à l'échelle de l'élevage des ruminants, de ce fait la relation entre leur concentration dans ces deux plantes et la baisse du potentiel méthanogène dans les résultats de cette thèse n'a pas directement été établie.

Les régimes alimentaires des vaches INT sont selon les saisons plus ou moins riches en fourrages de brousse, en résidus de récolte et en compléments (tourteaux, sons et granules). Le ratio fourrages : compléments diminue au cours de la saison sèche et coïncide avec l'augmentation observée du potentiel méthanogène. La complémentation est souvent synonyme dans la littérature de diminution des émissions de méthane entérique (rapportée au kg de MSI) (Beauchemin et al., 2008). Les compléments sont souvent offerts sous forme de mix (grain, son, granule) et diminuent d'autant les émissions de CH₄ qu'ils sont concentrés dans la ration (Aguerre et al., 2011; Jiao et al., 2014). Les additifs lipidiques tendent également à diminuer le méthane produit par unité d'aliments, et les tourteaux ou les huiles atténuent les émissions de méthane *in vivo* et *in vitro* (Kumar et al., 2014). Lors des travaux de thèse il apparaît que les régimes alimentaires des vaches INT lorsqu'ils contiennent le plus de compléments sont plus méthanogènes (à l'échelle de la journée), à l'inverse de l'expérience de Kumar et al. (2014) qui utilisait pourtant des ingrédients communs avec les éleveurs INT (tourteau d'arachide et son de riz). L'effet des compléments est cependant étudié dans la littérature, mélangé avec des fourrages de bonne qualité (fourrage vert le plus souvent). Or il est plus évident de diminuer les émissions de méthane lorsqu'elles sont plus élevées que lorsqu'elles sont déjà faibles. Dans le cas des régimes des vaches zébus expérimentales, les fourrages de bases sont moins fermentescibles (fourrages secs post épiaison) et l'adjonction de compléments plus digestibles a pu stimuler la fermentation.

En considérant que l'alimentation était stable durant les 2 semaines précédant les prélèvements de jus de rumen, il est possible de comparer les concentrations des AGV obtenues *in vivo* sur le terrain et *in vitro*. Cette comparaison doit toutefois tenir compte du fait que les moutons donneurs d'inoculum sont abreuvés tous les jours tandis que les vaches Zébus Gobra ne boivent que tous les deux jours, ce qui peut impacter la concentration des AGV *in vivo*. L'objectif n'était cependant pas de comparer les valeurs *stricto sensu*, mais de comparer les dynamiques des concentrations des AGV obtenues par les deux méthodes. Les concentrations en AGV de jus de rumen de terrain étaient plus faibles que celles d'*in vitro*, ce qui résulte probablement du fait que sur parcours les animaux sont censés être à jeun depuis plusieurs heures et que i) l'activité du microbiote a diminué depuis la dernière prise alimentaire et ii) que des AGV ont déjà traversé la paroi du rumen. A l'inverse, dans les fermenteurs les AGV s'accumulent au cours des 24 h d'incubation. Les concentrations des AGV du jus de rumen de terrain montrent une grande variabilité intra-saison et intra-système due à l'irrégularité des effectifs à chaque période de prélèvement. Il est difficile de statuer sur une dynamique qui soit corrélée aux variations saisonnières du régime, mais il semblerait que les concentrations en AGV totaux soient plus faibles pendant les trois saisons sèches que pendant la période de transition. Pour les concentrations d'AGV totaux, issus des fermentations *in vitro*, cette différence entre saisons sèche et saison de transition s'avère moins marquée, mais le contraste entre saisons sèches (surtout fin de saison sèche) et saison des pluies est plus accentuée. Cette différence *in vitro in vivo* est principalement due au fait que la période de saison des pluies 2017 est absente du jeu de données de terrain. En considérant que la cinétique de

transfert de la paroi du rumen n'est que modérément plus élevée pour le propionate que pour l'acétate (Perrier et al., 1994), le ratio acétate:propionate est très intéressant même *in vivo*. Le ratio acétate:propionate est quasi systématiquement supérieur dans le jus de rumen des vaches zébus sur le terrain, à celui du jus des fermenteurs *in vitro*. La chaîne réactionnelle conduisant à l'acétate étant source d'hydrogène et celle du propionate puits d'hydrogène, ce ratio indique que les expériences *in vitro* ont peut-être sous-estimé les émissions de méthane entérique.

Elargissement des résultats *in vitro*

Le potentiel méthanogène (en g/j), diminue avec la période sèche du fait de la réduction de la matière organique digestible dans les régimes et de la baisse de la quantité ingérée. En saison plus propice (Ndungu et Kawlé), le potentiel augmente, pour les animaux TRAD. L'inverse se produit pour les animaux INT pour les raisons évoquées ci-dessus, en saison sèche. Cependant en saison des pluies la végétation n'étant pas limitée, il semblerait logique que le potentiel méthanogène à cette période soit similaire entre les deux systèmes, puisque le fourrage est supposé abondant. Pourtant le potentiel méthanogène des vaches TRAD est plus élevé car elles ont un niveau d'ingestion plus fort, qui est certainement dû à la disponibilité en fourrages du milieu.

Afin d'évaluer le possible biais d'estimation du potentiel méthanogène calculé (g/j), les résultats ont été comparés avec un autre estimateur, en l'occurrence le modèle développé par Sauvant et al. (2011), basé sur la matière organique digestible du régime. De nombreux modèles ont été développés, tous créés à partir de données acquises *in vivo* (Kebreab et al., 2008; Moraes et al., 2014; Charmley et al., 2016). L'avantage de celui de Sauvant et al. (2011) est qu'il a été établi avec des fourrages tempérés et tropicaux, et des données issues de deux espèces : ovins et bovins. Le modèle est généraliste, mais adapté à des données obtenues par SPIR. Le rapport entre potentiel méthanogène et méthane prédit par l'équation de Sauvant et al. (2011) est de l'ordre de 1.5. Cette sous-estimation apparente du méthane entérique par l'*in vitro* a déjà été documentée et résulte des différences entre les conditions du rumen et celles des fermenteurs et souvent de l'absence d'acclimatation entre le jus de rumen du donneur et les substrats utilisés dans des conditions *in vitro* (Anderson et al., 2016; Yañez-Ruiz et al., 2016; Derakhshani et al., 2017). Toutefois un écart beaucoup plus grand entre les estimations des deux méthodes était attendu, au vu de la large gamme de variation d'un essai *in vitro* à l'autre. Comparées au potentiel méthanogène, les prédictions du modèle réduisent l'écart entre les émissions de méthane des zébus TRAD et INT, probablement parce que le modèle n'intègre pas dans son calcul les effets des composés secondaires plus présents dans les régimes TRAD qui ont tendance à diminuer les émissions. Le rapport de 1.5, rappelle que le potentiel méthanogène sous-estime les émissions réelles, mais ne remet pas en cause la dynamique saisonnière des émissions et la baisse des émissions pendant la période sèche (Dabuundé, Ceedu, Ceetel).

4.1.2. Métabolisme énergétique

Statut énergétique et statut physiologique

Le statut énergétique des vaches Zébus Gobra dans le Ferlo, i.e. le bilan : énergie ingérée - dépenses énergétiques, dépend du statut physiologique des animaux (ex. stade de lactation), ainsi que des contraintes climatiques (indice température-humidité) et physiques rencontrées (distance entre campement et pâture, etc.). Dans cette étude, les aspects climatiques et les stades de lactation sont confondus avec le facteur saison, car le début de lactation chevauche la fin d'un cycle saisonnier et le début d'un nouveau, et que la production de lait s'épuise progressivement tout au long du cycle sahélien. L'aspect alimentation, bien qu'étant conditionné par les saisons, est chapeauté par le facteur système. L'intensité de l'activité physique, la marche, résulte de l'association des deux facteurs combinés : saisons et système. En effet, en saisons sèches les vaches sont contraintes de se déplacer sur des distances de plus en plus importantes pour rencontrer des pâturages en système traditionnel (jusqu'à 5000 km/an selon Adriansen et Nielsen 2002), ou pour faire l'aller et retour entre le campement et les champs pour recevoir les compléments en système intensifié. L'étendue des distances quotidiennement parcourues par les animaux est inconnue, aucun n'ayant été appareillé d'un collier GPS, cependant, l'hypothèse est corroborée par les éleveurs et par le fait que les animaux TRAD qui passent la nuit en brousse ont moins mobilisé leurs réserves corporelles que les animaux aux champs qui effectuent 2 fois les trajets champs-campements.

Les conditions d'élevage et d'expérience lors des travaux de thèse étant spécifiques de la zone d'étude, et comportant de nombreux facteurs environnementaux non contrôlés, les résultats sont difficilement comparables à d'autres expérimentations. Cependant en ne considérant pas les facteurs en fonction de leurs natures, mais en ne considérant que leurs conséquences sur le statut énergétique des bovins, il est possible de comparer les animaux expérimentaux issus du terrain ou de la littérature entre eux. Pour ce faire, le **Tableau 4. 1.** a été réalisé, en classant les animaux étudiés dans la littérature et sur le terrain en fonction de leur statut énergétique et leur statut physiologique, les variables métaboliques analysées deviennent alors comparables entre les Zébus suivis sur le terrain et d'autres bovins. Pour plus de précision les animaux ont également été classés en fonction de leur race (Taurins tempérés, Sanga, Zébu et croisés Taurins tempéré × Zébus tropicaux), et du climat où ils sont élevés. Ce tableau subdivise en trois classes l'état énergétique (Statut énergétique de l'animal, SEA) des vaches en fonction de leur ration : i) ad libitum ou suffisant à l'énergie nécessaire au maintien, SEA= positif ; ii) déficit énergétique <10%, SEA= négatif faible ; iii) déficit énergétique >30%, SEA= négatif modéré à fort. Ces trois classes correspondent pour les animaux expérimentaux de la thèse, aux conditions rencontrées en Ndungu (positif), en Kawlé (négatif faible) et en période sèche Dabuundé, Ceedu et Ceetel (négatif modéré à fort). Concernant les stades physiologiques, ils ont été sélectionnés selon les stades physiologiques rencontrés lors de l'étude : i) tarie, ii) 1^{er} mois de lactation, iii) 2^{ème} mois de lactation, iv) fin de début de lactation (4^{ers} mois), v) mi-lactation (4^{ème} – 8^{ème} mois de lactation), vi) fin de lactation (au-delà de 8 mois). La phase peripartum, malgré son rôle crucial n'a pas été intégrée au **Tableau 4. 1** car absente du suivi sur le terrain. Des bovins au-delà de 200 jours de lactation ont rarement été utilisés dans la littérature, par conséquent pour les catégories « milieu de lactation » et « fin de lactation », seuls les travaux de thèses sont présentés faute d'études comparables dans la littérature. Cette démarche essaie

de faciliter la comparaison entre expériences (littérature et terrain), et de dissocier les effets du stade de lactation des autres facteurs intervenant sur le statut énergétique des bovins. La section suivante présentera donc les résultats de terrain en fonction de ceux issus de la littérature exposée dans le **Tableau 4.1**.

Quel que soit le statut énergétique, la race et le stade de lactation des vaches, la glycémie est comprise entre 0.50 et 0.70 g/L (Fisher et al., 1975; Njoya et al., 1995; Grum et al., 1996; Grimaud et al., 1999; Ponter et al., 2000; Block et al., 2001; Delavaud et al., 2002; Douglas et al., 2004; Cavestany et al., 2005; Klinhom et al., 2006; Bradford and Allen, 2007; Dampney et al., 2014; Piantoni et al., 2015; Kumar et al., 2016; Obese et al., 2018). Lorsque les animaux souffrent d'un déficit énergétique la concentration plasmatique du glucose se rapproche d'avantage des valeurs basses de cet intervalle (Fisher et al., 1975; Grimaud et al., 1999; Ponter et al., 2000; Delavaud et al., 2002; Douglas et al., 2004; Klinhom et al., 2006; Dampney et al., 2014; Kumar et al., 2016; Njoya et al. 1995). Les variations sont faibles du fait de l'ajustement rapide de la glycémie grâce à la libération prompt de l'insuline et du glucagon. Lors du suivi sur le terrain, la mobilité des animaux pouvait laisser douter que les vaches soient systématiquement à jeun et n'aient pas brouté avant le prélèvement, mais dans ce cas la glycémie qui aurait été plus élevée, les aurait trahies. La glycémie étant au travers des prélèvements toujours dans les normes basses, cela semble indiquer que les vaches étaient dans les conditions espérées pour le protocole (à jeun depuis quelques heures).

Chapitre 4 : Discussion générale

Tableau 4. 1 Concentration plasmatique des métabolites énergétiques en fonction du statut énergétique et du stade de lactation de vaches taurines, zébus et croisées élevées dans différents milieux.

Milieu	Race	S.E.A	Tarie			1 ^{er} mois			2 ^{ème} mois			Fin début de lactation			milieu de lactation			fin de lactation		
			Glucose (g/L)	AGNE (mmol/L)	β-OHB (mg/L)	Glucose (g/L)	AGNE (mmol/L)	β-OHB (mg/L)	Glucose (g/L)	AGNE (mmol/L)	β-OHB (mg/L)	Glucose (g/L)	AGNE (mmol/L)	β-OHB (mg/L)	Glucose (g/L)	AGNE (mmol/L)	β-OHB (mg/L)	Glucose (g/L)	AGNE (mmol/L)	β-OHB (mg/L)
Temp ¹	Temp. laitière	P	0.59-0.69	0.03-0.22	25	0.34-0.66	0.22-0.88	15-118	0.64-0.73	0.15-0.43		0.53-0.73	0.12-0.43	61-124						
		NF	0.65-0.68	0.21-0.58	23		0.42-0.52			0.4-0.54		0.47-0.49	0.22-0.31	50-68						
Chaud	Trop x Temp ²	P	0.58-0.75	0.13-0.17	18-29															
		NF	0.48	0.35	36															
	Zébu ³	P	0.59-0.63	0.15-0.26	26-86.9							0.6	0.27							
		NF	0.55-0.65	0.37-0.48	48.4-64.9															
Sanga ³	P	0.58-0.61	0.11-0.15	20.9-72.6	0.8	0.17	45.1													
	NF	0.53-0.58	0.24-0.31	40.7-51.7																
Terr.	Zébu Gobra CH1	P							0.61-0.7	0.05-0.06	32.8-55.1	0.74	0.05	41.7						
		N	0.7	0.02-0.17	32.9-37.1							0.56-0.6	0.06-0.15	27.7-47.2	0.61	0.15				
	TRAD	NF				0.56-0.72	0.15-0.63	22.5	0.75	0.18	25.8				0.49-0.66	0.02-0.11	22.3-44.9	0.5-0.62	0.06	10.2-69
		P							0.75-0.82	0.06-0.07	29.5-43.3	0.69-0.72	0.05-0.11	24.9-36.9						
	Gobra CH1 INT	N	0.52-0.58	0.12-0.17	35.5-54.7							0.59-0.69	0.09-0.14	35.9-57	0.65-0.69	0.09-0.20				
		NF				0.56	0.28-0.32	17.5	0.61		41.6				0.57-0.87	0.05-0.18	23.7-47.3	0.48-0.6	0.16-0.35	17.1-33.8
Zébu Gobra CH2	P																0.54-0.62	0.06-0.12	43.3-47.4	
	NF				0.56	0.23	24.6				0.5	0.05	25-29.5	0.49-0.56	0.10-0.24	23.8-32.5	0.42	0.26		
Zébu Gobra CH2 INT	P																			
	NF										0.48-0.56	0.05-0.11	24.3-48.9	0.49-0.59	0.04-0.09	26.5-68.6				

Les valeurs présentées correspondent à l'intervalle minimum-maximum des valeurs rencontrées. SEA : Statut énergétique de l'animal. P : positif, NF : négatif modéré à fort, N : négatif faible. Temp. : tempéré. Terr : résultats de terrain. ¹ (Fisher et al., 1975; Grum et al., 1996; Ponter et al., 2000; Block et al., 2001; Douglas et al., 2004; Cavestany et al., 2005; Bradford and Allen, 2007; Piantoni et al., 2015) ; ² (Klinhom et al., 2006; Kumar et al., 2016) ; ³ (Njoya et al., 1995; Grimaud et al., 1999; Chimonyo et al., 2002; Klinhom et al., 2006; Dampthey et al., 2014; Kumar et al., 2016)

Dans le Ferlo lorsque les animaux avaient un statut énergétique positif (Ndungu 2016) leur concentration plasmatique d'AGNE était inférieure à 10 mmol/L, valeur un peu plus faible que les autres races de zébu, taurins ou croisés également en SEA positif pour lesquels le niveau d'AGNE est de l'ordre de 0.10-0.20 mmol/L (**Tableau 4. 1**, (Grum et al., 1996; Block et al., 2001; Cavestany et al., 2005; Klinhom et al., 2006; Bradford and Allen, 2007; Piantoni et al., 2015; Kumar et al., 2016; Obese et al., 2018). Lorsque les vaches Zébus Gobra expérimentales se trouvaient dans une situation énergétique faiblement négative ou négative plus forte, la concentration d'AGNE se situait entre 0.02 et 0.20 mmol/L quel que soit le statut physiologique, exception faite des vaches en 1^{er} mois de lactation dont les valeurs pouvaient atteindre 0.40 mmol/L. Dans la littérature, la sous-nutrition est principalement documentée pour des vaches taries (**Tableau 4. 1**), et la concentration d'AGNE augmente tout en restant inférieur à 0.50 mmol/L, considéré comme une limite avant apparition de signes pathologiques chez la vache (Van Saun, 2016). Pendant le reste de la période de lactation, les AGNE circulants ne sont pas plus élevés que lorsque les animaux sont taris, les intervalles de valeurs se chevauchent nettement. Les résultats acquis pendant la thèse, révèlent des valeurs bien inférieures à celles de la littérature à statut énergétique comparable, même lorsque les vaches cumulent les dépenses énergétiques liées au début de lactation (1^{er} mois) et au manque de fourrages. La concentration en AGNE s'avère de manière constante assez faible pour les vaches Zébus Gobra de l'étude, même en fin de saison sèche et de déficit énergétique. Le début de lactation correspond au pic d'AGNE qui double la concentration de base, mais reste en deçà des valeurs répertoriées dans la littérature.

Les concentrations plasmatiques de β -OHB obtenues sur le terrain varient dans la gamme de celles des références de la littérature, tout en n'étant jamais très élevées et n'atteignent jamais de valeurs au-delà de 57 mg/L **Tableau 4. 1**, (Fisher et al., 1975; Grum et al., 1996; Grimaud et al., 1999; Douglas et al., 2004; Cavestany et al., 2005; Klinhom et al., 2006; Bradford and Allen, 2007; Piantoni et al., 2015; Kumar et al., 2016). Les variations du β -OHB des Zébus Gobra n'étaient pas spécifiquement associées à certaines périodes, alors que le régime alimentaire des animaux est qualitativement très différent entre les saisons Ndungu ou Kawlé et les saisons sèches. La concentration plasmatique de β -OHB, devrait en principe augmenter si celles des AGNE atteignent des valeurs très élevées, ce qui n'est pas systématique dans l'étude. Une tendance inverse est observée dans d'autres expériences, notamment celles concernant les zébus. La dynamique suit une tendance logique (augmentation en début de lactation et fin de saison sèche s périodes de mobilisation supposée), mais les valeurs sont assez faibles en comparaison d'autres races de bovins. Les concentrations faibles en β -OHB ne sont pas aberrantes car le NEC a faiblement diminué au cours du suivi, confortant l'hypothèse d'une mobilisation des réserves corporelles modérée conduisant à une production de β -OHB par le foie modérée également. Les variations inter et intra études sont assez importantes (**Tableau 4. 1**). Le β -OHB, considéré seul sans autres métabolites énergétiques, ne semble ainsi pas constituer un indicateur très pertinent pour étudier les variations du statut énergétique des bovins en dehors d'une situation réellement pathologique.

Statut énergétique et date de vêlage

Selon le **Tableau 4. 1**, les animaux des cohortes 1 et 2, à stade de lactation et statut énergétique comparable, ne présentent pas de concentrations en AGNE différentes. La mobilisation des réserves de la fin du début de lactation jusqu'à la fin de lactation ne serait pas plus importante si ce critère seul était

considéré. Cependant, la phase la plus cruciale, durant le 1^{er} mois de lactation, n'a pas été mesurée pour les animaux de la cohorte 2, puisque leur suivi a commencé en janvier et que les vêlages se sont produits entre septembre et novembre. Selon les résultats présentés au chapitre 3, la NEC moyenne des vaches de la cohorte 2 à la période Dabuundé (période d'introduction de cette seconde cohorte dans le dispositif expérimental) est similaire à celui de cohorte 1. Les concentrations en AGNE sont légèrement plus élevées pour les animaux TRAD de la cohorte 2 que pour les autres, tout au long du suivi, mais sans conséquence aux termes de la saison sèche, puisqu'au cycle suivant (prélèvements Kawlé 2017) la NEC et les AGNE ont retrouvé des valeurs comparables à celles des vaches des autres cohortes et autres systèmes.

La faible différence entre les animaux des deux cohortes est surprenante, car lorsque les vêlages se produisent dans le mois qui précède la saison des pluies, les dépenses énergétiques liées au premier mois de lactation sont compensées par la disponibilité d'aliments (fourrages) avant d'avancer dans la lactation. Le risque d'un vêlage tardif est de ne pas pouvoir reconstituer les réserves corporelles avant de poursuivre la lactation et d'affronter la saison sèche dans des conditions de besoins énergétiques très significatifs compte tenu du stade. De ce fait les animaux de la deuxième cohorte auraient pu mobiliser plus leurs réserves que ceux de la première cohorte, ce qui n'était pas le cas. La période de suivi des vaches expérimentales s'est déroulée pendant des cycles sahéliens de précipitations et biomasses moyennes, durant lesquelles les pâturages étaient assez denses et donc le déficit alimentaire et/ou énergétique moins prononcé pendant la saison sèche. Des analyses sur plusieurs cycles sont donc indispensables pour appréhender la variabilité interannuelle des fourrages naturels disponibles et pour vérifier que la date de vêlage n'ait réellement aucune incidence.

Acclimatation-adaptation du métabolisme énergétique

Les variations inter-étude des expériences présentées dans le **Tableau 4. 1**, émergent en partie des différences méthodologiques. Ces biais génèrent une partie de la variation inter-étude, en termes de valeurs brutes mais ne devraient en principe pas impacter la dynamique au travers du temps ou du statut physiologique.

Les vaches Zébu Gobra ont mobilisé modérément leurs réserves car le déficit alimentaire n'était pas drastique (chapitre 3). Cependant d'autres bovins dans les mêmes conditions auraient d'avantage utilisé leurs réserves et les concentrations de certains métabolites comme les AGNE auraient été plus importantes. La faible concentration d'AGNE sur le terrain, en comparaison d'autres cas d'étude, pourrait avoir plusieurs origines : i) expositions récurrentes ou précoces des animaux à ce facteur, ii) la race sélectionnée ou non sélectionnée pour ce facteur.

Exposition à la sous-nutrition

La durée de la sous-nutrition, qui s'avère relativement courte pour les travaux présentés dans le **Tableau 4. 1** est en revanche très longue pour les travaux de thèse. Les résultats relatés dans le **Tableau 4. 1** font état d'expérience où les vaches ont été restreintes sur des périodes de quelques semaines à deux mois maximum, et sans transition entre régime alimentaire de maintien et restreint (une phase d'acclimatation mais pas de réduction progressive). Pour les vaches non adaptées, une période de déficit

alimentaire entraîne la mise en place rapide du complexe hormonal régulateur de la lipolyse. La glycémie baisse et le ratio insuline/glucagon favorise le glucagon, l'absence de nourriture enclenche une situation de stress qui augmente la libération de la GH, et des catécholamines par la médullo-surrénale. La libération d'AGNE augmente, et leur concentration plasmatique peut si elle atteint une valeur trop importante engendrer la production de cétones. Si le déficit persiste, la sensibilité des récepteurs hormonaux à la surface de l'adipocyte peut diminuer et le signal cellulaire inducteur de lipolyse aussi. En parallèle, la quantité de triglycérides réduisant dans l'adipocyte, la libération d'AGNE décroît faute de substrats. Cette situation si elle se poursuit à long terme serait délétère pour le bovin, qui utilisera ses réserves protéiques et les acides aminés céto-gènes et glycogènes.

Les différences observées entre les résultats de notre travail pour la race Zébu Gobra et d'autres races de zébus pourraient avoir pour origine l'expérience de l'animal vis-à-vis du déficit alimentaire. Les vaches zébus gobra expérimentales avaient entre 5 et 10 ans au début du travail de thèse, et ont vécues autant de périodes de sous-nutrition, plus ou moins sévères selon les années. La faible concentration en AGNE pendant la période de suivi, par rapport aux autres races de zébus présentées (**Tableau 4. 1**), constitue probablement une réponse adaptée à un manque de fourrages « habituel » et déjà expérimenté. Une prédisposition innée à résister à certaines contraintes telles que la chaleur ou la sous-nutrition, nécessite pour se développer d'être confrontée à la contrainte, et parfois précocement (mais cela n'est pas indispensable selon le phénotype). Un phénotype adapté à certaines conditions doit pour se révéler être soumis à cet environnement, la réponse à une seconde exposition au facteur peut être réduite par rapport à la première exposition. Ce phénomène s'applique à de nombreuses adaptations, concernant le déficit alimentaire cela mérite d'être vérifié chez le bovin. Les animaux expérimentaux présentés dans le **Tableau 4. 1**, n'ayant a priori pas connu de situation de déficit alimentaire antérieurement, ils auront une expression plus importante. L'influence du statut naïf ou expérimenté des animaux vis-à-vis du déficit alimentaire, peut conduire à des réponses très fortes les premières semaines où les animaux sont soumis à un déficit énergétique.

L'effet race

Pour des individus d'une race non adaptée aux conditions de déficit alimentaire, la réponse métabolique est intense, et peut conduire à des situations pathologiques type cétose, foie trop gras, décharnement (van Knegsel et al., 2005; Van Saun, 2016). Pour des races adaptées comme les zébus, le niveau d'adaptation est fonction de la pression de sélection qui a été imposée au cours du temps. Dans l'étude de (Kumar et al., 2016), les vaches sont des Sahiwal et des croisés, suivis en station. La région d'origine des Zébus Sahiwal est de type subaride, les animaux sont habitués à la chaleur, leur mode d'élevage actuel n'implique pas nécessairement des périodes longues de sous-alimentation. Il s'agit d'une race laitière, impliquant que même si une sélection a été conduite pour obtenir des animaux résistants aux conditions nutritionnelles défavorables, les avantages phénotypiques sélectionnés pour la chaleur ou l'alimentation sont compromis par la sélection pour obtenir des rendements laitiers plus importants. Les résultats présentés lors de l'étude de Kumar et al. (2016), utilisent donc une race zébu, implicitement résistante aux conditions de forte chaleur ou d'alimentation de mauvaise qualité, mais qui n'est pas sélectionnée pour des extrêmes rencontrés dans d'autres régions d'élevage comme le Sahel,

car le pastoralisme implique des déplacements et une résistance plus importante. Dans l'expérience de Grimaud et al. (1999) les animaux utilisés sont des zébus africains, l'étude se rapproche donc beaucoup des conditions de terrain. La station expérimentale où se sont déroulés les travaux, se trouve en zone subhumide, où la période de déficit fourrager est plus courte et moins sévère que celles des zones sahéniennes plus au nord. Ceci pourrait expliquer que la mobilisation chez ces zébus ait été plus importante que pour les vaches expérimentales du Ferlo, car les animaux étaient moins familiers du déficit énergétique qui leur a été imposé pendant l'expérience.

Les vaches adaptées, telles que les vaches zébus, ont initialement un niveau métabolique plus faible (O'Kelly, 1968a; Berman, 2011), le niveau de ressources alimentaires nécessaire pour déplacer le complexe de régulation de l'adipocyte en faveur de la lipolyse est plus bas. Le déficit alimentaire dans les régions où ces vaches sont élevées s'installe souvent progressivement, la mobilisation des triglycérides ne devrait logiquement pas être massive dès le début du déficit alimentaire, les besoins étant toujours en partie assurée par le niveau d'ingestion des animaux. Face à un déficit à long terme, les réserves de triglycérides vont réduire de ce fait pour les zébus comme pour les races non adaptées, la concentration en AGNE plasmatique pourrait diminuer faute de triglycérides à lyser. Cependant, un simple décalage du seuil d'initiation de la mobilisation des réserves adipeuses ne semble pas le seul mécanisme mis en place. En effet des expériences précédentes ont révélé que le taux de lipides circulant et l'absorption intestinale des lipides chez les zébus était plus importante que pour d'autres races. Chez certaines espèces de ruminants domestiques comme la chèvre bédouine, l'activité intestinale augmente sous l'effet du manque de nourriture et d'eau (Choshniak et al., 1995). En parallèle, le temps de séjour dans le tube digestif s'accroît favorisant l'absorption. Cette adaptation n'est a priori pas connue pour les vaches zébus, qui connaissent par ailleurs des conditions climatiques plus clémentes que les chèvres bédouines, mais mériteraient une attention particulière. La plupart des animaux sauvages et domestiques vivant en condition aride (Ostrowski et al., 2006), recycle mieux les nutriments que leurs homologues tempérés, cette hypothèse pour le zébu serait également à vérifier.

D'autres éléments liés aux adaptations spécifiques des bovins au milieu aride comme le Sahel, pourraient avoir une incidence sur le taux d'AGNE circulant. Le métabolisme des zébus, est considéré comme plus bas de base, mais s'ajuste-t-il en fonction de l'activité des animaux ? La chèvre bédouine ou l'oryx d'Arabie (bovidés), possèdent la particularité de réduire le métabolisme de leurs tissus musculaires en phase de repos et peuvent le rétablir lors de l'exercice (Choshniak et al., 1995; Ostrowski et al., 2006). Cette convergence évolutive est courante chez les animaux en situations désertiques, toutefois le climat sahélien n'impose pas de contraintes alimentaires et hydriques si importantes et ce type d'adaptation n'a pas été investigué chez les zébus, mais suggère que le potentiel d'adaptation même chez des animaux domestique est élevé (exemple de la chèvre bédouine). Les études (O'Kelly, 1968a) et (Olbrich et al., 1971) révélaient un catabolisme protéique plus important chez les zébus tropicaux que les taurins tempérés. Cette mobilisation des protéines peut s'expliquer par le fait que la masse et le volume du tissu adipeux est tout de même un facteur limitant, car il est en opposition avec le ratio masse musculaire / masse adipeuse qui doit rester dans une certaine limite. Toute l'énergie ne peut être stockée sous la forme du tissu adipeux et les protéines en cas de besoin peuvent suppléer l'animal en acides aminés cétogènes ou glycogènes. L'utilisation majoritaire des triglycérides des adipocytes, complétée par celles des protéines, revêt l'avantage de ne pas épuiser la ressource principale (tissu adipeux) et de

permettre la production d'un autre support énergétique : le glucose. L'utilisation des réserves non lipidiques chez les zébus pourraient être un atout.

Statut énergétique et facteurs locaux

Le statut physiologique semble impacter les vaches Zébus Gobra sur le terrain, plus fortement pendant le premier mois de lactation, qui coïncide avec une saison caractérisée par le déficit alimentaire et les déplacements, de ce fait il est difficile de réellement déterminer la part relative de ces deux facteurs. L'influence relative des facteurs, saison et stade physiologique, connaît d'une année à l'autre une importance différente en fonction de l'intensité des contraintes environnementales pendant la saison sèche (si le déficit alimentaire est fort, peu importe le stade physiologique l'animal sera très affecté). Le suivi a chevauché trois cycles de saisons : la fin du cycle de saison 2015-2016 (prélèvements juillet 2016) dont les pluies étaient abondantes, le cycle complet 2016-2017 (prélèvements d'août 2016 à juin 2017) dont les pluies étaient un peu moins abondantes, et le début du cycle 2017-2018 (prélèvements d'août à octobre 2017) dont les pluies ont été interrompues. De ce fait excepté, la période août 2017- fin octobre 2017, les précipitations lors de l'étude étaient favorables à la végétation, et la saison sèche bien que néfaste pour les animaux, n'a pas constitué une contrainte excessive. Si la saison sèche avait été plus sévère, les variations inter-saisonnières auraient pu être plus marquées.

Grâce à deux saisons des pluies correctes successives, le NEC des animaux a diminué, au fil des saisons de Kawlé à Ceetel, mais faiblement. La quantité de précipitation en début de cycle saisonnier, joue sur la quantité de biomasse produite et donc disponible pour les animaux mais ne compense pas la dégradation qualitative des fourrages. L'adaptation majeure, déjà évoquée, qui permet aux vaches zébus de maintenir leur état corporel, réside dans leur comportement alimentaire. En milieu semi-aride, l'exploitation du milieu constitue un atout fondamental, qui précède les adaptations physiologiques. Les animaux broutent le jour et une partie de la nuit, la moindre tige ou feuille au sol est happée, les bovins n'hésitent pas consommer les branches des arbres y compris leurs épines (cas de *B. aegyptiaca*) (Guerin et al., 1988). L'absence de berger dans les troupeaux de bovins, révèlent la reconnaissance des éleveurs envers la capacité de leurs animaux à discriminer et trouver les fourrages dans le milieu.

Lorsque les vaches en système intensifié broutent les résidus de récolte, l'exploitation du fourrage disponible diffère de celui sur pâtures naturelles en brousse, car les animaux sont encadrés par des bergers, qui rentabilisent leur investissement en laissant les animaux sur champs jusqu'à épuisement des résidus. Si le début d'exploitation des parcelles est favorable aux bovins du troupeau, la fin de leur séjour se traduit par des quantités d'ingérés plus faibles qui pourraient s'avérer moins importantes que celles des animaux en brousse plus au sud. Cette qualité des Zébus Gobra à maximiser l'exploitation du milieu est optimisée en brousse, sur les grands espaces du Ferlo où les territoires ne sont pas disputés entre différentes activités économiques. Au nord du Ferlo dans les alentours des villes de la vallée du fleuve Sénégal ou à proximité, les aires de pâtures sont plus rapidement dégradées par les troupeaux, et malgré de bonnes dispositions les animaux sont limités dans leur extraction des ressources.

Dans l'étude les vaches appartenant aux troupeaux intensifiés, de la cohorte 1 se rendent sur champs, et ont un statut énergétique plus négatif que les vaches traditionnelles de la même cohorte, selon les concentrations en AGNE et leur NEC. La première hypothèse expliquant cette différence contre intuitive, était de présumer que les animaux INT parcourent de plus grandes distances. La zone agricole

étant assez éloignée du village d'origine, l'éleveur s'est installé dans un campement provisoire, un peu plus proche des parcelles, mais déjà pâturée par les troupeaux de la zone. Les locations des parcelles sont discontinues et entrecoupées de courtes périodes où les bovins doivent se nourrir dans les pâturages environnant le campement provisoire. Les trajets effectués quotidiennement par les animaux concernent donc les aller et retour entre les champs ou le pâturage et le campement temporaire, car les animaux reviennent chaque soir pour leur complément. Cette première explication est plausible mais ne doit pas dissimuler le fait que l'alimentation sur champ n'étant pas homogène (début – fin d'exploitation de la parcelle) et ponctuée de période de broutage en brousse, le prélèvement unique effectué pour illustrer toute une saison a pu ne refléter qu'une situation particulière.

Les vaches intensifiées de la deuxième cohorte, ont moins mobilisé leurs réserves énergétiques, leur propriétaire ayant adopté une autre stratégie cette année-là. Il s'est déplacé plus au sud à partir du mois de mai et a maintenu la complémentation entamée en février jusqu'à son retour au village d'Afo. Par la suite il a décidé de louer également des parcelles agricoles mais seulement pour le nouveau cycle de saison (en octobre 2017). Les vaches pendant la fin de la saison sèche étaient donc mieux alimentées que des bovins traditionnels, puisque complémentées, et a priori avaient des déplacements de l'ordre des troupeaux traditionnels.

4.1.3. Dynamique conjointe des produits ruminiaux et du métabolisme énergétique

Concentration en AGV et métabolites sanguins

La production d'AGV dans le rumen n'a pas été mesurée, mais uniquement leur concentration, l'interprétation des variations d'AGV n'est donc pas quantitative mais comparative entre saisons. Les concentrations d'AGV totaux du rumen et celles d'AGNE devraient évoluer en sens inverse, car plus la concentration des AGV dans le rumen est faible, quel que soit le métabolite induit, et plus la mobilisation sera importante. Dans l'étude les concentrations en AGV totaux en période sèche (Dabuundé, Ceedu, Ceetel) étaient effectivement plus faibles, quel que soit le système TRAD ou INT, mais la concentration d'AGNE plasmatique n'augmente pas à ces périodes (chapitre 3). Les variations de propionate et de glucose ont des variations symétriques (**Figure 4. 1**), leur corrélation n'a pas été testée mais ce résultat est cohérent avec la littérature (Sutton et al., 1986; Miettinen et Huhtanen, 1996), et avec les sujets expérimentaux car le NEC des vaches expérimentales n'ayant pas beaucoup chuté, les réserves corporelles sont peu utilisées car la source d'énergie était le glucose issu du propionate (moindre mobilisation des acides aminés supposée). Concernant le β -OHB, les phases de forte ou faible concentration de butyrate ruminal ne coïncident pas avec celles de β -OHB plasmatique, selon cette analyse comparative minimale (**Figure 4. 1**). Expérimentalement, avec de fortes concentrations en butyrate, une relation symétrique est mise en évidence (Miettinen et Huhtanen, 1996), mais avec les concentrations ruminales à jeun ce lien n'est pas observable dans les travaux de thèse. Ce qui n'exclut pas le rôle de l'alimentation dans les concentrations de β -OHB plasmatique fluctuantes, car la concentration plasmatique du β -OHB dépendant aussi du taux d'AGNE, elle est compliquée à interpréter. L'explication alimentaire des variations du β -OHB plasmatique semblait une explication intuitive mais l'expérience de terrain ne permet pas de conclure à ce sujet.

Les prélèvements de jus de rumen et de sang sont très espacés (tous les 2 mois) ce qui ne facilite pas la compréhension de la dynamique des produits ruminiaux et des métabolites plasmatiques. La cinétique de production des AGV et leur assimilation-transformation par l'hôte n'est pas linéaire, et les produits métaboliques n'ont pas pour unique origine les AGV du rumen. Cependant les animaux étant tout de même prélevés dans des conditions (distance au repas) aussi constante que possible, comparer les couples AGV du jus de rumen – métabolites plasmatiques prélevés sur le terrain : AGV totaux – AGNE, propionate – glucose, butyrate - β -OHB, restait pertinent. L'interprétation aurait été plus facile si les AGV avaient été mesurés deux fois (avant et après le prélèvement sanguin).

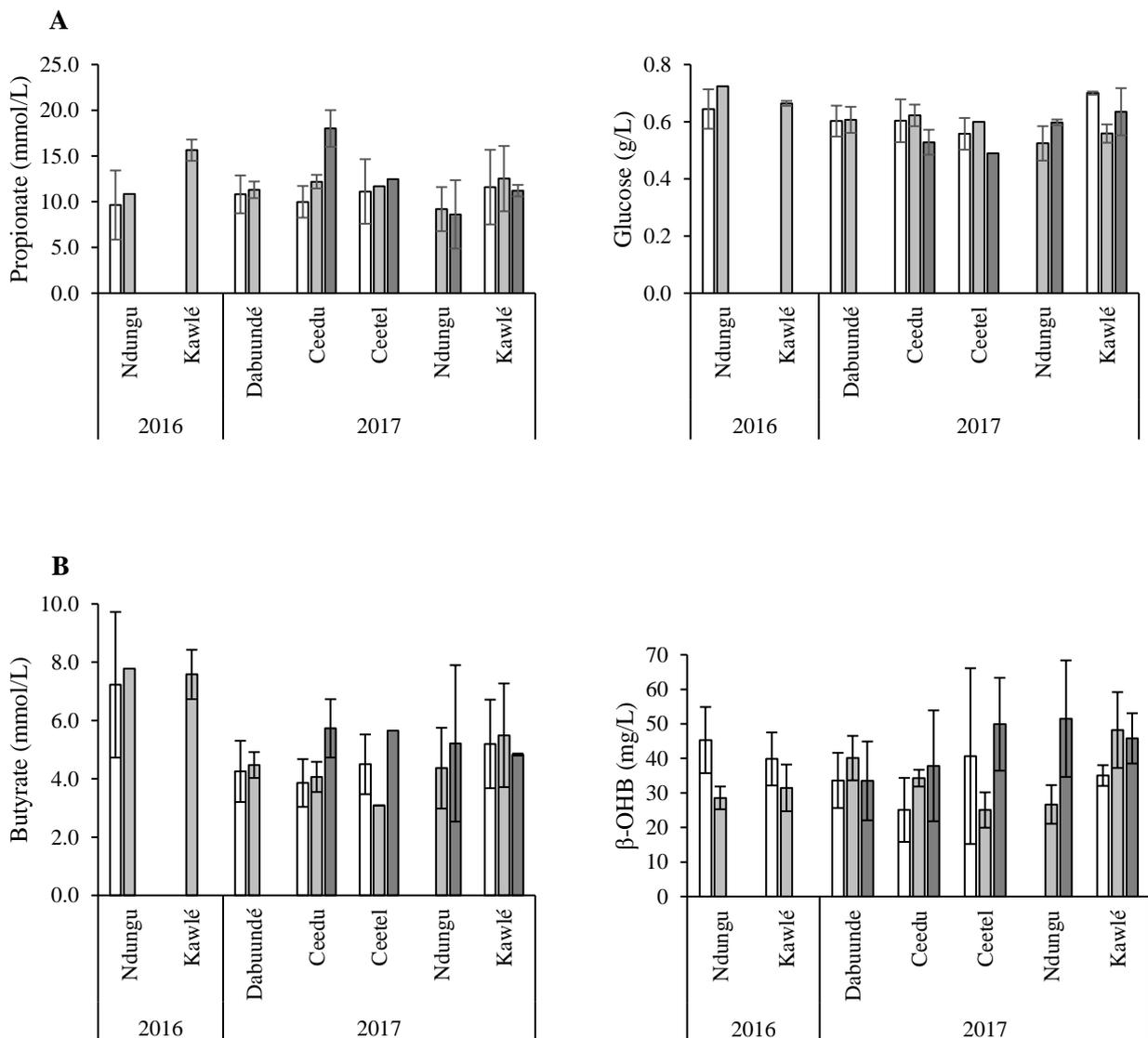


Figure 4. 1 Dynamique de la concentration du propionate ruminal (mmol/L) et du glucose plasmatique (g/L) (A), de la concentration du butyrate ruminal (mmol/L) et du β -OHB plasmatique (B) en fonction des saisons et des troupeaux expérimentaux (TRAD1 : blanc, INT2 : gris clair, INT3 : gris foncé).

Seules les valeurs des animaux ayant réussi les prélèvements de jus de rumen et de plasma sont intégrées dans le calcul des moyennes.

Méthane entérique et estimateurs des émissions de méthane entérique

Le potentiel méthanogène rapporté à la quantité de viande aurait été un indicateur plus précis que le potentiel méthanogène par tête pour calculer le bilan méthane des animaux. Le poids vif des animaux est estimé dans ce travail, et pourrait servir à défaut, pour comparer en parallèle les dynamiques du potentiel méthanogène et du poids vif. Pendant la saison sèche les vaches zébus perdent du poids, et leur bilan méthane dépendra des variations du potentiel méthanogène pendant cette période. L'analyse du PV (chapitre 3.3) ne montrait pas de variations significatives du poids des vaches entre les saisons, et la diminution de poids en période sèche par rapport à la saison des pluies n'était pas très élevée. En revanche l'étude du potentiel méthanogène indiquait une diminution pour les vaches TRAD du potentiel méthanogène en saison sèche et une augmentation à cette période pour les vaches INT (variation exprimée par rapport à la saison des pluies). La **Figure 4. 2** extrapole le potentiel méthanogène estimé par jour (chapitre 3.1) à l'année, en pondérant le potentiel méthanogène moyen obtenu par saison par la durée de la saison. Selon cette approche purement exploratoire, qui n'a d'intérêt que pour comparer les deux systèmes (les quantités de méthane étant sous-estimées par le potentiel méthanogène obtenu *in vitro*), la quantité estimée de méthane annuelle par tête s'avère très légèrement plus importante pour le système INT. La différence est très marginale entre les systèmes (1kg/an), tout comme la différence de poids vifs, de ce fait le bilan des émissions de méthane par cette approche purement qualitative, serait quasi équivalent pour les 2 systèmes avec une légère supériorité du système INT, dans les conditions de l'étude.

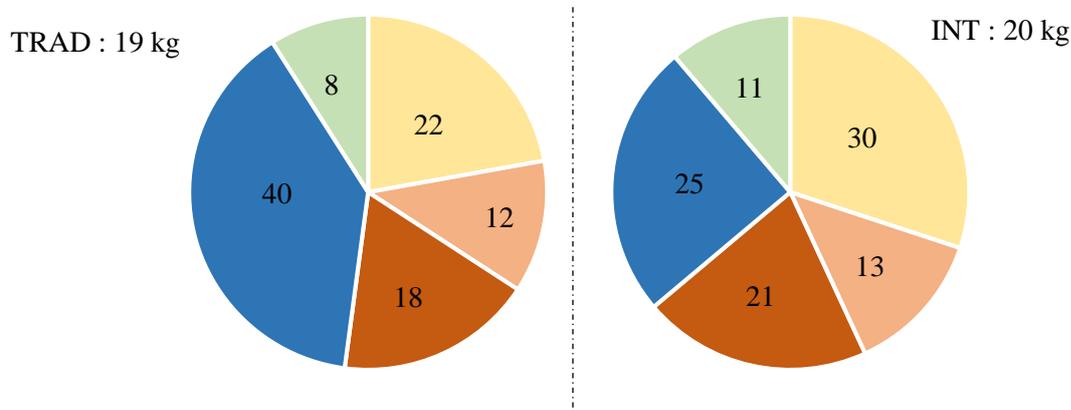


Figure 4. 2 Production annuelle moyenne de méthane entérique (kg) par vache en fonction du système de production traditionnel (TRAD, à gauche) et intensifié (INT, à droite), et contribution respective des saisons. Ndungu : bleu, Kawlé : vert, Dabuundé : jaune, Ceedu : orange foncé, Ceetel : rose.

4.2. Exploiter et améliorer le protocole original

4.2.1. Etapes critiques du protocole sur le terrain

Les expérimentations entreprises sur le terrain durant ce projet de thèse, permettent de mesurer les variables d'intérêt sur les animaux en limitant les contraintes artificielles, qui perturbent les effets de l'environnement. Le défaut de contrôle sur les paramètres environnementaux, crée un « bruit » (effet de la température, de la distance au pâturage, de la durée de repos...) dont il est difficile d'extraire et différencier les effets des paramètres étudiés. Dans un tel contexte, il est également plus délicat de réaliser des prélèvements en conditions rigoureusement identiques, et aux moments prévus par le protocole (date, horaire...). La répétabilité et la spécificité des mesures (indemnes du chaos environnemental), constituent un enjeu majeur qui implique certaines précautions afin de maximiser les chances d'obtenir suffisamment d'échantillons dans les conditions attendues.

Par souci de représentativité du système d'élevage étudié il est indispensable de maximiser le nombre d'animaux prélevés, et de disperser équitablement ces animaux dans le maximum de troupeaux. Il est également de rigueur d'effectuer plusieurs prélèvements par date sur le même animal pour diminuer le poids des événements circonstanciels qui auraient pu altérer son statut (épisode de stress ponctuel). Les éléments environnementaux étant peu contrôlables en dehors de l'intervalle horaire de prélèvements, il est judicieux de mesurer le plus de facteurs environnementaux possibles (température, humidité, distances parcourues, prévalence des tiques). Ce protocole idéal, réalisé dans la limite de la faisabilité de l'expérimentateur et du terrain, est nécessairement entaché de biais qui seront décrits ci-après et dont les améliorations seront proposées à la suite.

Plusieurs étapes critiques nuisant au protocole expérimental ont été identifiées, elles concernent premièrement l'accès aux animaux. La présence aléatoire des animaux au campement rend difficile les prélèvements. Les vaches allaitent leur veau jusqu'à un an, et rentrent au campement si l'éleveur a maintenu les veaux sur place. Cependant, si les veaux sont assez âgés pendant la fin de saison sèche, les mères ne reviennent pas pour leur progéniture. En période de déficit fourrager, la présence des animaux au campement est donc difficilement prédictible, surtout lorsqu'il s'agit des troupeaux traditionnels qui n'ont plus aucune motivation pour détourner leur trajet des pâtures. La plupart des éleveurs ne tolèrent pas d'échantillonnage en dehors de leur campement, si les animaux ne viennent pas d'eux même, leurs propriétaires partent à leur recherche pour les conduire au campement à la date du prélèvement. Cette tentative n'est pas toujours fructueuse comme ce fut le cas en août 2017, le troupeau TRAD1 s'est déplacé trop loin et l'éleveur n'a pas pu localiser les vaches à temps pour le prélèvement. A ces mouvements de troupeau, s'ajoutent les déplacements individuels des vaches, parfois un animal expérimental peut faire défaut car il s'est attardé seul en brousse, ou parce qu'il a (comme l'individu CH du troupeau INT2) choisi de partir avec le troupeau d'un proche de son propriétaire pendant la fin de saison sèche 2017. Les prélèvements dépendent donc totalement de la présence des vaches pendant la période d'échantillonnage, et de la liberté de mouvements que l'élevage au Ferlo leur autorise.

Les petits déplacements qui gênent le déroulement des prélèvements, peuvent aussi perturber la fidélité au protocole. Selon la saison les animaux dorment au campement, ou en brousse et reviennent pour la traite. En saison des pluies les animaux passent la nuit au campement, que l'herbe foisonnante à cette période entoure. En saison de transition ou sèche les animaux dorment au pâturage et se déplacent

le matin au campement. Dans les 2 situations, les animaux ont potentiellement accès à des fourrages et pourraient brouter avant la traite, et en conséquence avant le prélèvement. La concentration plasmatique de glucose ne semblait pas indiquer cela mais il s'agit d'un risque qui pourrait se produire.

Les déplacements n'ont pas été mesurés, les animaux n'étant pas équipé de collier GPS. Or les distances parcourues par les bovins diffèrent beaucoup d'une saison à l'autre, selon Adriansen et Nielsen (2002) les troupeaux du Ferlo peuvent parcourir 5000 km par an. Dans cette étude cet élément est masqué sous l'effet saison, les comportements des animaux faisant partie de la réponse aux modifications saisonnières de leur environnement. La dépense énergétique liée à la marche n'est pas ignorée mais n'étant pas évaluée, son rôle dans l'équilibre énergétique de l'animal n'est pas pris en compte à sa juste valeur. Sous-estimer cette dépense énergétique, risque de sous-estimer le rapport besoin/apport et donc de surestimer le degré de mobilisation des réserves corporelles et de ne pas refléter assez justement l'adéquation entre les mécanismes de mobilisation des réserves et les besoins de l'animal.

Les systèmes d'élevage décrits et évalués ici (TRAD ou INT) sont vulnérables, car les animaux peuvent être aisément victime d'accident ou de maladie en brousse (par exemple, deux vaches sont décédées pendant le suivi). Dans la région d'étude, le bétail représente une épargne sur pied, l'éleveur peut vendre une vache expérimentale s'il a besoin de financer un projet personnel, comme l'éleveur INT1 qui projetait de vendre une vache expérimentale pour faire face aux dépenses liées aux dégâts matériels dans son campement après une tempête. Les éleveurs ne sont pas familiers des expériences biologiques qui nécessitent des prélèvements directement sur l'animal, surtout les prélèvements de jus de rumen. Ils sont sensibles à l'opinion de leur entourage et des réserves ont persistées longtemps chez certains malgré le soutien du technicien vétérinaire de l'ISRA et malgré le bon déroulement des prélèvements. Il est donc toujours à craindre qu'un éleveur pilote décide de se retirer du protocole et que les vaches expérimentales soient perdues. Idéalement il faudrait disperser le risque en choisissant des animaux dans des troupeaux différents, seulement pour des raisons logistiques (distance entre campement, temps de séjour sur le terrain limité) cette solution était difficilement applicable.

4.2.2. Amélioration du protocole original

Les prises de sang sont acceptées chez les éleveurs, plus facilement que ne l'est la collecte de jus de rumen qui du fait de la sonde est plus impressionnante. Il est donc préférable de découpler les deux types de prélèvements, de privilégier l'expérience de métabolisme énergétique et d'échantillonner le maximum de vaches, et de ne réaliser ceux de jus de rumen que sur les animaux dont les propriétaires sont confiants dans l'utilisation de la sonde.

Le meilleur lieu pour aller à la rencontre des éleveurs, leur exposer le protocole et le matériel, ainsi que pour concentrer le maximum d'animaux est le forage. Au forage se réunissent animaux et éleveurs, la fréquentation de chaque troupeau étant d'un jour sur deux. Installer le matériel de prélèvement quelques jours au niveau du forage permettraient de travailler avec plusieurs troupeaux et de prélever plusieurs fois le même troupeau avec un intervalle de temps réduit. Cependant, chaque jour le nombre d'animaux au forage est très important (plusieurs centaines de têtes), l'attente est longue, d'autant que les éleveurs font boire leurs animaux en plusieurs fois. Les vaches patientent au forage

toute la matinée et une partie de l'après-midi. Les alentours du forage étant sur-pâturés et vide de végétation dès le début de la saison sèche, les bovins ne peuvent pas s'alimenter une grande partie de la journée le jour de l'abreuvement. De ce fait leur stratégie d'alimentation est différente les jours de présence ou d'absence au forage, ce qui pourrait avoir une incidence sur les métabolites énergétiques dosés.

Conception du protocole amélioré

Une expérience préliminaire, comparant les résultats d'analyses de prélèvements effectués au forage et au campement, devrait être mise en place. Le rapatriement des échantillons ainsi que le travail en P3 ont été contraignant, coûteux, et il est difficile de trouver un P3 qui comporte tous les appareils de mesures correspondant aux analyses. Il serait nécessaire d'installer un spectromètre au laboratoire ISRA de Dakar, qui serait calibré à l'occasion de la phase préliminaire et les méthodes de dosage de la leptine et de l'insuline pourraient être testées (plusieurs kits existant). Ces deux hormones sont dosées par RIA (Radio Immuno Assay) au laboratoire SELMET INRA de Montpellier, technique trop coûteuse à Dakar si elle n'est pas déléguée à un laboratoire extérieur. Au P3 de Montpellier, cette technologie n'a pas été installée, la leptine a donc été dosée par ELISA. Les kits ELISA ont ajouté un coût supplémentaire à la RIA initialement prévue, de sorte qu'un seul kit a été utilisé ne permettant de doser qu'une quarantaine échantillons sur la centaine à analyser. Les résultats n'ont donc pas été présentés car ne concernent pas la totalité des animaux ou des périodes.

La solution la plus pratique est, comme évoqué précédemment, de se positionner à un forage et d'établir un poste de prélèvement. Si l'expérience préliminaire, révèle des différences significatives entre les dosages symétriques au forage et au campement, il sera nécessaire de maintenir prioritairement les prélèvements au forage et d'effectuer des contrôles aux campements chez les éleveurs dont les animaux reviennent quotidiennement.

Le suivi doit correspondre à un peu plus d'un cycle sahélien et commencer en fin de saison sèche juste avant le début du cycle, en se postant aux forages pendant plusieurs jours munis d'une balance de contention mobile (cage de pesée démontable sans toit). A chaque période d'échantillonnage, trois prélèvements (1 jour sur 2, lors du passage de la vache au forage) seront réalisés sur chaque vache, et la valeur représentative de chaque période correspondra à la moyenne des 3 valeurs. Un effectif minimum de 40 vaches type traditionnel à raison de dix troupeaux et quatre vaches par troupeau serait convenable. A la saison suivante les prélèvements de sang seront réalisés dans chacun des campements, en consacrant une matinée par campement, car les animaux s'abreuveront dans les mares et auront déserté les forages. Dès que les mares seront asséchées et que les bêtes fréquenteront de nouveau les forages les prélèvements recommenceront à cet emplacement. Pour les éleveurs partenaires intéressés par le protocole de jus de rumen, les prélèvements auront lieu au campement pour éviter l'influence de collègues moins confiant dans l'expérience. Les procédures décrites aux chapitres 2 et 3 seront appliquées, sans modification *a priori* excepté l'utilisation de la cage de pesée.

Dans la mesure du possible un collier GPS serait placé sur deux vaches de chaque troupeau, l'éleveur serait sollicité uniquement pour vérifier quotidiennement la présence du GPS sur l'animal et éventuellement changer les piles. A raison d'une série de 15 acquisitions (une acquisition / 2 secondes)

toutes les 3 heures, l'autonomie du GPS pourrait être de deux à trois mois, avec si possible transmission à l'expérimentateur et stockage. Sans expérience parallèle de l'énergie dépensée par km parcouru dans les conditions de terrain, cette mesure sera une aide pour estimer les augmentations des besoins énergétiques comparativement d'une saison à l'autre.

Les métabolites et hormones pourraient surtout être diversifiés, pour compléter certains indicateurs dosés pendant la thèse. Les dosages de l'urée n'ont pas été présentés car la concentration plasmatique de l'urée avait une variabilité importante inter et intra saison. Le dosage de l'urée pourrait donc être associé à celui de la créatinine pour obtenir plus d'information sur le métabolisme protéique. Le déficit énergétique générant entre autres des variations de la concentration de GH chez des vaches tempérées, il serait intéressant de vérifier cette réponse chez le Zébu Gobra. Enfin l'une des méthodes pour s'assurer que le métabolisme des zébus, déjà faible ne diminue pas pendant la saison sèche serait de doser les hormones thyroïdiennes (T3, T4).

4.2.3. Limites d'interprétation des résultats

Les variations de la composition botanique des régimes alimentaires, ses conséquences sur les AGV du rumen et l'impact sur le métabolisme énergétique promettaient une analyse globale très intéressante, d'autant que ces variations étaient générées par l'intrication entre les saisons sahéliennes et l'intensification des pratiques pastorales. Cependant, les contrariétés survenues pendant l'échantillonnage ont perturbé le protocole, les dosages de l'urée et de la leptine n'ont pas été satisfaisants et certaines vaches n'ont pas pu être prélevées en jus de rumen. La taille de population trop petite et les données manquantes, empêchent d'effectuer une analyse corrélative entre les paramètres alimentaires – ruminiaux – métaboliques, comme initialement prévu. Cependant les faibles effectifs (animaux et troupeaux) sont la conséquence du travail en milieu naturel, où le nombre de troupeaux étudiés dépend de la distance entre les campements et avec la ville-laboratoire. Les pratiques traditionnelles et intensifiées s'avèrent assez diversifiées, et dans la présente étude l'écart entre les pratiques de certains troupeaux traditionnels et intensifiés s'est révélé moins divergent que prévu. Le troupeau TRAD 1 a un peu plus complété que les deux derniers mois de saisons sèches par exemple. Les limites de la période Ceetel étant très floue, l'anticipation de l'éleveur d'une année à l'autre peut varier en fonction de son appréciation personnelle, cela n'est pas surprenant. Le troupeau INT3 a décidé d'adopter une pratique un peu hybride en complétant sur une longue période mais en se déplaçant au sud avec son troupeau avant de rejoindre INT2 dans les champs. Les pratiques d'intensification des éleveurs pilotes ont été autant que possible décrites, mais n'ont pas été comparées à celles des autres éleveurs. Il serait pourtant très important de pouvoir positionner les stratégies étudiées par rapport aux stratégies qui existent dans la zone : correspondent-elles à un niveau faible ou élevé d'intensification pour le secteur de l'élevage dans la région ? Une enquête exhaustive dans la zone d'étude sur le niveau d'intensification des éleveurs, suivie d'une analyse typologique seraient indispensables pour atteindre cet objectif. Les éleveurs pilotes INT partagent néanmoins un paramètre important avec l'ensemble de leurs collègues INT qui utilisent les résidus de culture : la dépendance au calendrier cultural, car même si potentiellement de nombreuses combinaisons culture-fourrages naturels-compléments sont possibles, les périodes d'accès au champ sont réduites.

Une autre faiblesse de l'étude réside dans le recours aux méthodes indirectes pour réaliser certaines analyses. La production de méthane (mmol/gMS) obtenue *in vitro*, est un outil performant pour classer les fourrages ou les régimes entre eux, mais s'éloigne de la réalité selon plusieurs facteurs : la race de l'animal donneur de l'inoculum utilisé pour la fermentation, la nature de la solution tampon et les conditions matérielles (agitation, espace de tête...) (Yañez-Ruiz et al., 2016). Les solutions tampon quelle que soit leur composition précise, dérivent de l'étude de (McDougall, 1948), et ceux sont affinés en ajoutant vitamines, stabilisateurs de pH ou source d'azote, elles constituent une source importante de divergence entre expérimentations *in vitro*, mais ne représente pas le principal biais avec la réalité *in vivo* (le principe étant de ressembler aux conditions réelles). L'effet race existe, mais est principalement lié à l'alimentation offertes aux animaux donneurs d'inoculum, car le substrat agit sur les communautés microbiennes (Bueno et al., 2015). L'alimentation précédant les prélèvements d'inoculum doit être le plus proche possible des substrats qui seront fermentés (Yañez-Ruiz et al., 2016). Dans la présente étude les animaux donneurs d'inoculum étaient des moutons texels, qui n'ont pas été acclimatés les semaines précédant les prélèvements à des fourrages ligneux avec lesquels leur jus de rumen a été fermenté. L'efficacité dans la digestion des fourrages, par un microbiote qui n'y est pas adapté est certainement moindre que celle d'un microbiote qui y est progressivement habitué comme cela s'avère le cas pour les vaches zébus expérimentales. La fermentation *in vitro* a donc certainement conduit à une sous-estimation des émissions de méthane entérique.

La seconde méthode indirecte utilisée pour prédire la composition chimique et la quantité de MSI, la SPIR présente également des limites. Les laboratoires d'analyses en charge des prédictions des échantillons collectés pendant la thèse, comportent dans leur protocole la calibration des échantillons de fourrages tempérés et tropicaux, ce qui assure leur expertise. Les particularités d'un régime ou plus généralement d'un mélange et sa complexité peuvent être moins bien retranscrites que des fourrages simples avec lesquels les calibrations sont réalisées. De plus si les Zébus Gobra dans leur milieu ont des aptitudes à mieux digérer les aliments ligneux, que les sujets utilisés pour la calibration cet effet a pu être un peu minimisé comme pour la fermentation *in vitro*.

4.3. Perspectives

L'étude des émissions de méthane entérique ou du métabolisme énergétique est importante localement, en proposant des données où elles étaient absentes, et pour comprendre si des pratiques différentes peuvent influencer ces deux paramètres. Les résultats, au vue de la durée de l'expérience et de leur représentativité limitée à la zone d'étude, n'ont pas l'ambition d'être élargis à plus grande échelle. Ils peuvent toutefois permettre de mettre en évidence des éléments qui n'étaient pas pris en compte par d'autres analyses, ce qui sera détaillé ci-dessous.

4.3.1. Estimateurs de bilan carbone

Le GIEC a mis à disposition dans son rapport de 2006, trois méthodes de calculs des émissions des GES et notamment du méthane entérique, dite Tier 1, 2 et 3 (IPCC, 2006). Chacune de ces méthodes correspond à une équation tenant compte, de la taille du cheptel et d'un facteur d'émission (EF(T)) qui s'affine selon le degré du Tier. Le coefficient de conversion est strictement établi selon les résultats

d'études menées en chambre respiratoire ou avec la technique du SF₆ tracer (Sulphur hexofluoride). Les coefficients sont adaptés, concernant les bovins, à la race, au système de production (race laitière ou à viande), à la région (continents). Dans l'équation développée pour le Tier 1, le coefficient de conversion est fixe quelle que soit l'alimentation des animaux. Dans celle du Tier 2 le coefficient est fonction de l'énergie brute de l'alimentation des animaux. Dans les deux cas, le coefficient de conversion est calculé pour une alimentation couvrant l'entretien et la production des bovins. Les équations du GIEC quelles qu'elles soient, homogénéisent les tendances saisonnières et régionales (le coefficient du Tier 1 est commun à l'Afrique et au Moyen Orient). Les résultats obtenus dans le présent travail étant acquis *in vitro*, et les équations du GIEC déterminées *in vivo*, la comparaison n'apporterait pas beaucoup d'informations. Cependant, la **Figure 4. 2**, présentée précédemment a mis en évidence l'importance des saisons, qui ne participent pas toutes équitablement à la production de méthane entérique annuelle. La figure souligne que la saison des pluies, qui correspond à l'idéal des équations du GIEC, i.e. la période pendant laquelle les animaux ont un apport énergétique suffisant pour l'entretien et la production, ne représente que 40% et 25% des émissions de méthane entérique annuelle pour les systèmes TRAD et INT respectivement. Le modèle GLEAM créé par la FAO ne fait pas état non plus de cette variabilité saisonnière, qui revêt d'autant plus d'importance si la saison faste (comme ici la saison des pluies) n'a pas la même importance selon le système. Par exemple pour le système TRAD elle correspondait au régime alimentaire le plus méthanogène, mais l'inverse se produisait pour le système INT.

En dehors des modèles et des inventaires nationaux, les émissions de méthane entérique sont souvent pondérées par la production de lait ou de viande. Concernant le lait la production totale par lactation est nécessaire pour procéder à ce calcul. Les vaches Zébus Gobra allaitent leur petit, et seules 2 mamelles sur 4 sont traitées, la production de lait estimée ne correspond donc pas à la quantité de lait totale, la pondération du méthane par le lait ne semble pas adéquate. La race Zébu Gobra transformant essentiellement l'énergie en réserves corporelles, rapporter les émissions de méthane entérique au poids (vif ou carcasse) est plus intéressant. Cependant les animaux n'ont pas tous la même espérance de vie dans le troupeau, et possèdent donc un niveau d'émission jusqu'à l'abattage très variable. Les mâles zébus sont conservés comme reproducteur et persistent longtemps dans le troupeau, contrairement aux taurillons vendus sur les marchés pour leur viande, mais l'âge des taureaux et des taurillons à l'abattage est très fluctuant. Les femelles vivent âgées dans les troupeaux (jusqu'à plus de 10 ans, Corniaux et al. 2012), et leur gain de poids varie d'une année à l'autre. De ce fait même calculé sur l'étendue de la carrière du bovin, de 1 ans à la mort de l'animal (avant un an les émissions sont négligeables), le rapport émissions de méthane entérique / poids (ou kg de viande) sera très variable en fonction du rôle de l'animal dans le troupeau.

Dans l'élevage sahélien, les bovins et surtout la taille du troupeau jouent un rôle crucial d'un point de vue économique mais aussi social (les bovins sont offerts pour la dote par exemple), et les vaches participent longtemps au croît du troupeau. Leur carrière est donc allongée par rapport à d'autres systèmes de production. Le nombre de veaux produits a donc beaucoup d'importance, et rapporter les émissions de méthane entérique au nombre de veaux produits, pour comparer les animaux mais aussi les systèmes entre eux prend beaucoup de sens. Dans le paragraphe qui suit, ce calcul est mis en œuvre : $ET(T) \times \text{durée de carrière} / \text{nombre de veaux produits pendant la carrière}$, et compare les émissions de méthane / veau de 3 systèmes de production : allaitant, laitier et extensif. Les vaches bouchères de réformes atteignent en moyenne un âge de 8 ans en France, avec un premier vêlage à 2 ans, une mise

bas par an, et ont un coefficient d'émission (EF(T)) de méthane entérique annuel de 57 kg CH₄ / tête / an (IPCC, 2006, Tier 1, coefficient Europe de l'ouest). A l'abattage une vache allaitante aura alors un bilan de 70.7 kg CH₄ / veau. Pour une vache laitière de 8 ans de carrière, un veau par an et un coefficient de 117 kg CH₄ / tête / an (IPCC, 2006, Tier 1), le bilan est de 156 kg CH₄ / veau. Pour une vache Zébu Gobra du Sénégal, mature vers 4 ans, vêlant tous les 2 ans (Denis, 1971) et ayant une espérance de vie de 11 ans (elles peuvent vieillir plus longtemps mais la proportion de femelles de plus de 11 ans est faible dans les troupeaux, Corniaux et al., 2012), le bilan sera de 108 kg CH₄ / veau (avec un coefficient d'émission = 46 kg CH₄ / tête / an, IPCC, 2006). Ces bilans ont été calculés selon le modèle Tier 1, pour que le calcul soit homogène entre les animaux tempérés et sahéliens. En considérant l'émission par veau, les vaches sahéliennes ont une émission importante comparée à des races bouchères tempérées mais qui reste inférieure à celles des laitières. La conclusion de cette comparaison, n'est donc pas que les vaches zébus émettent moins, mais cela n'était pas l'objectif. En effet à ce niveau (assez grossier), le résultat dessert mal l'élevage bovin pastoral d'Afrique de l'Ouest, mais aborde le problème des émissions en intégrant une des particularités principales des vaches locales : la participation longue au croît du troupeau.

4.3.2. Production et systèmes de production

L'amélioration de l'alimentation des ruminants constitue l'une des stratégies principales d'atténuation des émissions de méthane entérique (Beauchemin et al. 2008, Hristov et al. 2001). La notion d'amélioration de la ration, est assez généraliste et englobe aussi bien des augmentations quantitatives qu'un enrichissement en urée, protéine, matière organique digestible... Ces mesures devraient s'accompagner d'une élévation par vache de la quantité de méthane produite (due à une meilleure digestibilité des aliments), compensée par une augmentation des conditions corporelles (production de viande) et de la production de lait.

Dans le présent travail, les pratiques INT en compensant le déficit alimentaire de saison sèche par la complémentation, se rapprochent des recommandations internationales (à leur niveau). Les émissions de méthane des systèmes TRAD et INT ont des dynamiques différentes au cours des saisons, en période de complémentation mais aussi en saison de pluies. Cette différence en termes d'alimentation et d'émissions, n'a pas été mise en évidence au niveau de l'état corporel des vaches, l'impact sur la production n'est donc pas aussi intuitif que celui sur le méthane. Toutefois le niveau d'intensification des éleveurs pilotes INT dans l'étude, n'était pas extrêmement élevé. Par conséquent, un niveau d'intensification plus important augmenterait-il la production des vaches zébus gobra ?

La production laitière des animaux n'est pas très élevée, car génétiquement sélectionné pour accumuler des réserves en période fastes, l'énergie sera priorisée pour le stockage (lipidique et protéique), avec un investissement minoritaire dans la production laitière (Berman, 2011). A l'échelle de l'animal, l'amélioration aura sans doute un impact positif sur la production de lait, mais modéré. La quantité de lait trait en revanche peut être accrue à l'échelle du troupeau, en augmentant le taux de mise bas annuel, car le maintien de l'alimentation toute l'année augmenterait la fertilité des vaches. Un travail sur l'effet des pratiques sur les indicateurs reproductifs serait intéressant, en mesurant l'intervalle inter-vêlage, le taux d'avortement, et la mortalité des veaux (la mortalité avant 2 ans est très forte dans le Ferlo, Corniaux et al., 2012). Chez le Zébu Gobra Denis (1971), avait mis en évidence la saisonnalité

de la reproduction, car le rapport jour/nuit joue sur l'oestrus, mais également la possibilité de raccourcir la durée inter-vêlage par l'alimentation. Les expériences de Denis (1971) ayant eu lieu en station, cela est encore à vérifier sur le terrain. L'intervalle inter vêlage dépend également de la date de sevrage et de la tétée du veau, qui a tendance à retarder le retour des chaleurs. De ce fait, augmenter la production de lait à l'échelle du troupeau, peut être envisagé en associant alimentation et modification de certaines pratiques.

Concernant les réserves corporelles, une meilleure alimentation et surtout un stress énergétique moins important en saison sèche serait sans conteste bénéfique pour les animaux, qui en meilleur état auront une valeur marchande plus importante et qui seront plus résistants aux autres contraintes du milieu (maladie par exemple). Les zébus sont déjà utilisés en embouche au Sud du Sénégal, cette valorisation exploite bien les capacités des bovins, à l'échelle de l'animal et du troupeau. Du point de vue de l'éleveur, il est surtout important que ces améliorations soient économiquement bénéfiques pour lui et s'accordent avec ses aspirations.

4.3.3. Mesures *in vivo* des émissions de méthane dans le Ferlo

Les calculs présentés ci-avant, concernant les différentes méthodes d'estimation des émissions de méthane (brute annuelle, pondérée), n'auront du sens que lorsque la production de méthane entérique sera justement quantifiée. La section précédente concernant l'amélioration du protocole, concernait principalement les mesures dédiées au métabolisme énergétique et au prélèvement de jus de rumen. La nature des échantillons à prélever dans le protocole amélioré ne changeait pas par rapport à ce qui a pu être entrepris sur le terrain. Les techniques mises en place nécessitaient simplement un perfectionnement pour atteindre une représentativité correcte du modèle biologique. Concernant les émissions de méthane entérique, les mesures indirectes même si elles constituent de bons indicateurs ne sont pas suffisantes pour mériter d'être incluses dans les inventaires nationaux, qui viennent d'être évoqués. Seules des mesures directes (l'intégralité du méthane entérique journalier est mesuré *in vivo*) ou semi-directes (une fraction du méthane entérique journalier est mesurée *in vivo*) pourraient procurer des résultats quantitativement satisfaisants. L'adaptation de techniques *in vivo* constituerait une grande avancée, mais devra faire face à des contraintes encore plus sévères que celles rencontrées lors de la présente étude. Les techniques adaptables sur parcours sont peu nombreuses : le SF₆ tracer (Johnson et al., 1994; Pinares-Patiño et al., 2003), le Greenfeed (Huhtanen et al., 2015) et le laser portatif dit handheld laser (Lassen et al., 2012; Chagunda et al., 2013). Le SF₆ tracer est intrusif, et nécessite la pose d'un bolus dans le rumen et le port par les animaux d'une bombonne reliée au museau pour capter les gaz érucés (dont le SF₆ ce qui permet de calculer la concentration et le débit de méthane entérique relâché dans l'atmosphère (Johnson et al., 1994). Il requiert également un chromatographe en phase gazeuse adéquate pour l'estimation des concentrations de CO₂, de SF₆ et de CH₄ à partir des gaz récupérés dans la bombonne. Le Greenfeed, est possible si les bovins ne sont pas laissés en libre pâture, et sont confinés dans une parcelle où placer l'appareil pour qu'il soit régulièrement visité. Le dispositif mesure le méthane érucé par les bovins qui se rendent à l'appareil, appâtés par un complément qui s'y trouve. Le dispositif mesure la concentration des gaz CO₂ et CH₄ par infra-rouge, ainsi que le débit par un anémomètre. La machine doit être alimentée par un générateur silencieux et disposer d'un accès à internet. Le système handheld laser repose sur la même technologie que le Greenfeed, i.e. la

détermination par spectrométrie infra-rouge de la concentration en CO₂ et CH₄ (Lassen et al., 2012; Sorg et al., 2018). Un observateur suit les animaux sur parcours à une distance fixe (2 m) et pointe le laser sur le museau de l'animal, la concentration des deux gaz est déterminée après plusieurs prises. Cependant contrairement au Greenfeed qui est équipé d'un anémomètre et peut déterminer le débit de méthane, le laser ne permet que de renseigner la concentration du méthane parmi les autres gaz, et la quantité de méthane émise est déduite du ratio CO₂ :CH₄. De telles technologies dans les aires pastorales sont très difficiles à mettre en place, l'électricité étant le facteur limitant. En reconstituant les conditions que connaissent les zébus sur parcours (surtout condition d'alimentation) dans des stations proches du terrain, les émissions de méthane seraient possibles. L'obtention de données *in vivo* permettrait de quantifier précisément le niveau d'émission des bovins, dans le Ferlo comme d'autres zones sahéliennes. Cela associé avec les analyses de la composition des microorganismes du rumen compléterait les analyses qui sont entreprises depuis le projet Animal Change.

Conclusions



Conclusions

Le niveau d'ingestion des animaux pendant la période de suivi a varié au cours des saisons, mais n'a pas creusé un écart très important entre les deux systèmes de production étudiés. Leurs compositions botanique et chimique en revanche ont différencié plus nettement induisant des profils d'émissions différents pour les deux systèmes. Dans le système intensifié, la complémentation des vaches pendant la période sèche augmente le potentiel méthanogène des animaux (en g/jour, $MSI \times CH_4$ produit *in vitro*), mais cette tendance s'inverse pendant la saison des pluies car les bovins traditionnels émettent plus que ceux en système intensifié, car à cette période ils ont un niveau d'ingestion plus élevé. En parallèle les mesures *in vivo* des concentrations en AGV, à partir du jus de rumen des vaches Zébus Gobra, confortent cette dynamique avec un ratio acétate:propionate (indicateur de l'hydrogène disponible dans le rumen pour être transformé en méthane) qui a tendance à être plus faible en saison sèche. Cependant ce ratio s'avère moins élevé que celui obtenu à partir de la fermentation *in vitro* des régimes alimentaires de ces zébus, confirmant que le potentiel méthanogène mesuré *in vitro* sous-estime les émissions de méthane entérique.

En parallèle le métabolisme énergétique des animaux (illustrant la mobilisation des réserves corporelles) n'a pas été affecté très sévèrement par les saisons au cours de la période d'étude, à l'exception de la période de début de lactation. Le niveau d'ingestion comme expliqué antérieurement a diminué au cours des saisons, mais modérément. Les animaux ont subi un déficit énergétique, mais au vu de leur propension naturelle à pouvoir endurer de longue période de sous-nutrition celle-ci n'était pas suffisante pour engendrer une mobilisation massive des réserves corporelles, quelle que soit la date de vêlage ou le système de production, comme l'attestent les concentrations plasmatiques d'acides gras non estérifiés et de β -hydroxybutyrate. Les vaches appartenant au système intensifié ont cependant utilisé plus leur réserve lors de la saison sèche, ce qui pourrait résulter des trajets qu'elles doivent effectuer chaque jour pour recevoir leur complémentation au campement.

Dans les conditions du suivi expérimental, les saisons influençaient les émissions de méthane entérique, et la dynamique de ces émissions différaient entre systèmes. Le métabolisme énergétique a aussi été affecté par les saisons, et les variations saisonnières des métabolites énergétiques ou des réserves corporelles n'ont pas beaucoup divergé entre systèmes. Cependant l'étude n'ayant pas couvert beaucoup plus qu'un cycle sahélien, et les variations en termes de précipitations et de biomasses (donc de disponibilité fourragères) étant très importantes d'un cycle à l'autre, ce travail ne représente donc que les cycles comparables à celui du suivi. De plus les stratégies des éleveurs en système traditionnel comme intensifié sont très variées, diversité que les résultats inclus dans ce travail n'ont pas pu illustrer. De nouvelles recherches intégrant ces deux aspects seraient d'un grand intérêt en multipliant les cycles sahéliens observés et les stratégies des éleveurs suivis.

Ce projet a permis de mettre en place un protocole original, l'étude comporte de nombreux éléments à améliorer du fait de son statut exploratoire, mais a pour la première fois dans la région, collecté des informations sur les émissions potentielles de méthane entérique et les adaptations métaboliques des vaches Zébu Gobra au Sénégal.

Bibliographie

- Abe, H., M. Morimatsu, H. Nikami, T. Miyashige, and M. Saito. 1997. Molecular cloning and mRNA expression of the bovine Ins-responsive glucose transporter (GLUT4). *J. Anim. Sci.* 75:182–188.
- Adewuyi, A. A., E. Gruys, and F. J. C. M. van Eerdenburg. 2005. Non esterified fatty acids (NEFA) in dairy cattle. A review. *Vet. Q.* 27:117–126. doi:10.1080/01652176.2005.9695192.
- Adriansen, H.K. and Nielsen, T.T. 2002. Going where the grass is greener: on the study of pastoral mobility in Ferlo, Senegal. *Hum. Ecol.* 30: 215-226.
- Adriansen, H. K. 2006. Continuity and Change in Pastoral Livelihoods of Senegalese Fulani. *Agric. Hum. Values.* 23:215–229. doi:10.1007/s10460-005-6108-3.
- Adriansen, H. K. 2008. Understanding pastoral mobility: the case of Senegalese Fulani. *Geogr. J.* 174:207–222.
- Aguerre, M. J., M. A. Wattiaux, J. M. Powell, G. A. Broderick, and C. Arndt. 2011. Effect of forage-to-concentrate ratio in dairy cow diets on emission of methane, carbon dioxide, and ammonia, lactation performance, and manure excretion. *J. Dairy Sci.* 94:3081–3093. doi:10.3168/jds.2010-4011.
- Akers, R. M. 2006. Major advances associated with hormone and growth factor regulation of mammary growth and lactation in dairy cows. *J. Dairy Sci.* 89:1222–1234.
- Akin, D. E., and R. Benner. 1988. Degradation of polysaccharides and lignin by ruminal bacteria and fungi. *Appl. Environ. Microbiol.* 54:117–1125.
- Albores-Moreno, S., Alayón-Gamboa, J.A., Ayala-Burgos, A., J., Solorio-Sánchez, F., J., Aguilar-Pérez, C.F., L. Olivera-Castillo, and J.C. Ku-Vera. 2017. Effects of feeding ground pods of *Enterolobium cyclocarpum* Jacq. Griseb on dry matter intake, rumen fermentation, and enteric methane production by Pelibuey sheep fed tropical grass. *Top. Anim. Health and Prod.* DOI: 10.1007/s11250-017-1275-y.
- Albores-Moreno, S., Alayón-Gamboa, J.A., Miranda-Romero, L.A., Alarcón-Zúñiga, B., Jiménez-Ferrer, G., J.C. Ku-Vera, and A.T. Piñeiro-Vázquez. 2018. Effect of foliage supplementation of tropical grass diet on in vitro digestibility and fermentation, microbial biomass synthesis and enteric methane production in ruminants. *Trop. Anim. Health Prod.* DOI : 10.1007/s11250-018-1772-7.
- Anderson, C. L., C. J. Schneider, G. E. Erickson, J. C. MacDonald, and S. C. Fernando. 2016. Rumen bacterial communities can be acclimated faster to high concentrate diets than currently implemented feedlot programs. *J. Appl. Microbiol.* 120:588–599. doi:10.1111/jam.13039.
- Anderson, C. L., M. B. Sullivan, and S. C. Fernando. 2017. Dietary energy drives the dynamic response of bovine rumen viral communities. *Microbiome.* 5: 155-173. doi:10.1186/s40168-017-0374-3.

Bibliographie

- Arave, C. W., and J. L. Albright. 1981. Cattle behavior. *J. Dairy Sci.* 64:1318–1329.
- Archimède, H., D. Bastianelli, M. Boval, G. Tran, and D. Sauvant. 2011a. Ressources tropicales : disponibilité et valeur alimentaire. *Inra Prod. Anim.* 24:23–40.
- Archimède, H., M. Eugène, C. Marie Magdeleine, M. Boval, C. Martin, D. P. Morgavi, P. Lecomte, and M. Doreau. 2011b. Comparison of methane production between C3 and C4 grasses and legumes. *Anim. Feed Sci. Technol.* 166–167:59–64. doi:10.1016/j.anifeedsci.2011.04.003.
- Assouma, M. H. 2016. Approche écosystémique du bilan des gaz à effet de serre d'un territoire sylvo-pastoral sahélien: contribution de l'élevage. Thèse de doctorat. AgroParisTech, Montpellier.
- Bah, A., I. Touré, C. Le Page, A. Ickowicz, and A. T. Diop. 2006. An agent-based model to understand the multiple uses of land and resources around drillings in Sahel. *Math. Comput. Model.* 44:513–534. doi:10.1016/j.mcm.2005.02.014.
- Banik, B. K., Z. Durmic, W. Erskine, K. Ghamkhar, and C. Revell. 2013. In vitro ruminal fermentation characteristics and methane production differ in selected key pasture species in Australia. *Crop Pasture Sci.* 64:935–942. doi:10.1071/CP13149.
- Barb, C. R., and R. R. Kraeling. 2004. Role of leptin in the regulation of gonadotropin secretion in farm animals. *Anim. Reprod. Sci.* 82–83:155–167. doi:10.1016/j.anireprosci.2004.04.032.
- Barlet, J.-P., M.-C. Michel, P. Larvor, and M. Thériez. 1971. Calcémie, phosphatémie, magnésémie et glycémie comparées de la mère et du nouveau-né chez les ruminants domestiques (vache, chèvre, brebis). *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.* 11:415–426.
- Barral, H., E. Benefice, G. Boudet, J. P. Denis, G. De Wispelaere, G. Diaite, O. T. Diaw, K. Dieye, M. P. Doutre, J. F. Meyer, J. Noel, G. Parent, J. Piot, D. Planchenault, C. Santoir, C. Valentin, J. Valenza, and G. Vassiliades. 1983. Systèmes de production d'élevage au Sénégal dans la région du Ferlo : synthèse de fin d'études d'une équipe de recherches pluridisciplinaires. Paris : ORSTOM, 172 p. ISBN 2-85985-080-5.
- Barros, R. P. A., and J.-Å. Gustafsson. 2011. Estrogen Receptors and the Metabolic Network. *Cell Metab.* 14:289–299. doi:10.1016/j.cmet.2011.08.005.
- Bauchart, D. 1992. Lipid absorption and transport in ruminants. *J. Dairy Sci.* 76:3864–3881.
- Bauchart, D., D. Gruffat, and D. Durand. 1996. Lipid absorption and hepatic metabolism in ruminants. *Proc. Nutr. Soc.* 55:39–47.
- Baumgard, L. H., and R. P. Rhoads. 2013. Effects of Heat Stress on Postabsorptive Metabolism and Energetics. *Annu. Rev. Anim. Biosci.* 1:311–337. doi:10.1146/annurev-animal-031412-103644.
- Baumgard, L. H., R. J. Collier, and D. E. Bauman. 2017. A 100-Year Review: Regulation of nutrient partitioning to support lactation. *J. Dairy Sci.* 100:10353–10366. doi:10.3168/jds.2017-13242.

Bibliographie

- Baumont, B., J. Aufrère, and F. Meschy. 2009. La valeur alimentaire des fourrages: rôle des pratiques de culture, de récolte et de conservation. *Fourrages*. 198:153–173.
- Baushop, T. 1979. Rumen anaerobic fungi cattle and sheep. *Appl. Environ. Microbiol.* 38:148–158.
- Beauchemin, K. A., T. A. McAllister, Y. Dong, B. I. Farr, and K. J. Cheng. 1993. Effects of mastication on digestion of whole cereal grains by cattle. *J. Anim. Sci.* 72:236–246.
- Beauchemin, K. A., M. Kreuzer, F. O'Mara, and T. A. McAllister. 2008. Nutritional management for enteric methane abatement: a review. *Aust. J. Exp. Agric.* 48:21–27. doi:10.1071/EA07199.
- Belanche, A., G. de la Fuente, and C. J. Newbold. 2014. Study of methanogen communities associated with different rumen protozoal populations. *FEMS Microbiol. Ecol.* 90:663–677. doi:10.1111/1574-6941.12423.
- Belanche, A., E. Pinloche, D. Preskett, and C. J. Newbold. 2015. Effects and mode of action of chitosan and ivy fruit saponins on the microbiome, fermentation and methanogenesis in the rumen simulation technique. *FEMS Microbiol. Ecol.* 91: 1-10. doi:10.1093/femsec/fiv160.
- Bell, A. W. 1995. Regulation of organic nutrient metabolism during transition from late pregnancy to early lactation. *J. Anim. Sci.* 73:2804–2819. doi:10.2527/1995.7392804x.
- Bell, A. W., and D. E. Bauman. 1997. Adaptations of Glucose Metabolism During Pregnancy and Lactation. *J. Mammary Gland Biol. Neoplasia.* 2:262–278.
- Bellarby, J., R. Tirado, A. Leip, F. Weiss, J. P. Lesschen, and P. Smith. 2013. Livestock greenhouse gas emissions and mitigation potential in Europe. *Glob. Change Biol.* 19:3–18. doi:10.1111/j.1365-2486.2012.02786.x.
- Benchaar, C., H. V. Petit, D. R. Ouellet, J. Chiquette, and P. Y. Chouinard. 2007. Effects of essential oils digestion, ruminal fermentation, rumen microbial populations, milk production, and milk composition in dairy cows fed alfalfa silage or corn silage. *J. Dairy Sci.* 90:886–897.
- Berman, A. 2011. Invited review: Are adaptations present to support dairy cattle productivity in warm climates? *J. Dairy Sci.* 94:2147–2158. doi:10.3168/jds.2010-3962.
- Bernabucci, U., N. Lacetera, L. H. Baumgard, R. P. Rhoads, B. Ronchi, and A. Nardone. 2010. Metabolic and hormonal acclimation to heat stress in domesticated ruminants. *Animal.* 4:1167–1183. doi:10.1017/S175173111000090X.
- Bernhard-Reversat, F., and H. Poupon. 1980. Nitrogen cycling in a soil-tree system in a sahelian savanna. Example of *Acacia Senegal*. Proceedings of a workshop arranged by the SCOPE/UNEP International Nitrogen Unit in collaboration with AMB (Unesco) and IITA.

Bibliographie

- Bhatta, R., M. Saravanan, L. Baruah, and C. S. Prasad. 2015. Effects of graded levels of tannin-containing tropical tree leaves on in vitro rumen fermentation, total protozoa and methane production. *J. Appl. Microbiol.* 118:557–564. doi:10.1111/jam.12723.
- Blanc, F., F. Bocquier, J. Agabriel, P. D'hour, and Y. Chilliard. 2006. Adaptive abilities of the females and sustainability of ruminant livestock systems. A review. *Anim. Res.* 55:489–510. doi:10.1051/animres:2006040.
- Block, S. S., W. R. Butler, R. A. Ehrhardt, A. W. Bell, M. E. Van Amburgh, and Y. R. Boisclair. 2001. Decreased concentration of plasma leptin in periparturient dairy cows is caused by negative energy balance. *J. Endocrinol.* 171:339–348.
- Block, S. S., R. P. Rhoads, D. E. Bauman, R. A. Ehrhardt, M. A. McGuire, B. A. Crooker, J. M. Griinari, T. R. Mackle, W. J. Weber, M. E. Van Amburgh, and Y. R. Boisclair. 2003. Demonstration of a role for insulin in the regulation of leptin in lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 86:3508–3515.
- Bodas, R., S. López, M. Fernández, R. García-González, A. B. Rodríguez, R. J. Wallace, and J. S. González. 2008. In vitro screening of the potential of numerous plant species as antimethanogenic feed additives for ruminants. *Anim. Feed Sci. Technol.* 145:245–258. doi:10.1016/j.anifeedsci.2007.04.015.
- Bodas, R., N. Prieto, R. Garcia-González, S. Andrès, F. J. Giràldes, and S. Lopez. 2012. Manipulation of rumen fermentation and methane production with plant secondary metabolites. *Anim. Feed Sci. Technol.* 176:78–93.
- Bradford, B. J., and M. S. Allen. 2007. Phlorizin Induces Lipolysis and Alters Meal Patterns in Both Early-and Late-Lactation Dairy Cows. *J. Dairy Sci.* 90:1810–1815. doi:10.3168/jds.2006-631.
- Bradley, D. G., R. T. Loftus, P. Cunningham, and D. E. Machugh. 1998. Genetics and domestic cattle origins. *Evol. Anthropol.* 6:79–86.
- Brasaemle, D. L., B. Rubin, I. A. Harten, J. Gruia-Gray, A. R. Kimmel, and C. Londos. 2000. Perilipin A Increases Triacylglycerol Storage by Decreasing the Rate of Triacylglycerol Hydrolysis. *J. Biol. Chem.* 275:38486–38493. doi:10.1074/jbc.M007322200.
- Breman, H., A. Diallo, G. Traoré, and M. M. Djiteye. 1978. The ecology of the Annual Migrations of Cattle in the Sahel. *Proc. First Int. Rangeland Congr.* 592–595.
- Breman, H., and C. T. de Wit. 1983. Rangeland Productivity and exploitation in the Sahel. *Science.* 221:1341–1347.
- Brockman, R., and B. Laarved. 1986. Hormonal regulation of metabolism in ruminants; a review. *Livestock Prod. Sci.* 14:313–334.
- Brookman, J. L., G. Mennim, A. P. J. Trinci, M. K. Theodorou, and D. S. Tuckwell. 2000. Identification and characterization of anaerobic gut fungi using molecular methodologies based on ribosomal ITS1 and 18s RNA. *Microbiology.* 146:393–403.

Bibliographie

- Broudiscou, L.-P., Y. Papon, and A. F. Broudiscou. 1999a. Effects of minerals on feed degradation and protein synthesis by rumen micro-organisms in a dual effluent fermenter. *Reprod. Nutr. Dev.* 39:255–268.
- Broudiscou, L.-P., Y. Papon, and A. F. Broudiscou. 1999b. Optimal mineral composition of artificial saliva for fermentation and methanogenesis in continuous culture of rumen microorganisms. *Anim. Feed Sci. Technol.* 79:43–55.
- Brown, L. M., and D. J. Clegg. 2010. Central effects of estradiol in the regulation of food intake, body weight, and adiposity. *J. Steroid Biochem. Mol. Biol.* 122:65–73. doi:10.1016/j.jsbmb.2009.12.005.
- Bueno, I. C. S., R. A. Brandi, R. Franzolin, G. Benetel, G. M. Fagundes, A. L. Abdalla, H. Louvandini, and J. P. Muir. 2015. In vitro methane production and tolerance to condensed tannins in five ruminant species. *Anim. Feed Sci. Technol.* 205:1–9. doi:10.1016/j.anifeedsci.2015.03.008.
- Buxton, D. R. 1996. Quality-related characteristics of forages as influenced by plant environment and agronomic factors. *Anim. Feed Sci. Technol.* 59:36–49.
- Buxton, J. P., and D. D. Redfearn. 1997. Plant limitations to fiber digestion and utilization. *J. Nutr.* 127:814–818.
- Cai, S., J. Li, F. Z. Hu, K. Zhang, Y. Luo, B. Janto, R. Boissy, G. Ehrlich, and X. Dong. 2010. *Cellulosilyticum ruminicola*, a newly described rumen bacterium that possesses redundant fibrolytic-protein-encoding genes and degrades lignocellulose with multiple carbohydrate-borne fibrolytic enzymes. *Appl. Environ. Microbiol.* 76:3818–3824. doi:10.1128/AEM.03124-09.
- Cao, Y., T. Takahashi, K. Horiguchi, N. Yoshida, and D. Zhou. 2012. In vitro ruminal dry matter digestibility and methane production of fermented total mixed ration containing whole-crop rice and rice bran. *Grassl. Sci.* 58:133–139. doi:10.1111/j.1744-697X.2012.00254.x.
- Cardenas-Medina, J. V., J. C. Ku-Vera, and J. G. Magana-Monforte. 2010. Estimation of metabolizable energy requirements for maintenance and energy efficiency of weigh gain in *Bos taurus* and *Bos indicus* cows in tropical Mexico. *J. Anim. Vet. Adv.* 9:421–428.
- Carvalho, F. A., M. A. Lammoglia, M. J. Simoes, and R. D. Randel. 1995. Breed affects thermoregulation and epithelial morphology in imported and native cattle subjected to heat stress. *J. Anim. Sci.* 73:3570-3573. doi:10.2527/1995.73123570x.
- Cavestany, D., J. E. Blanc, M. Kulcsar, G. Uriarte, P. Chilibroste, A. Meikle, H. Febel, A. Ferrarus, and E. Krall. 2005. Studies of the transtion cow under a pasture-based milk production system: metabolic profiles. *J. Vet. Med.* 52:1–7.
- Chagunda, M. G. G., D. Ross, J. Rooke, T. Yan, J.-L. Douglas, L. Poret, N. R. McEwan, P. Teeranavattanakul, and D. J. Roberts. 2013. Measurement of enteric methane from ruminants using a

Bibliographie

hand-held laser methane detector. *Acta Agric. Scand. Sect. - Anim. Sci.* 63:68–75. doi:10.1080/09064702.2013.797487.

Chai, K., P. M. Kennedy, and L. P. Milligan. 1984. Reduction in particle size during rumination in cattle. *Can. J. Anim. Sci.* 64:339–340.

Chapagain, B. P., and Z. Wiesman. 2007. Determination of Saponins in the Kernel Cake of *Balanites aegyptiaca* by HPLC-ESI/MS. *Phytochim. Anal.* 18:354–362.

Chapman, M. J., and P. Forgez. 1985. Lipid transport systems: some recent aspects in swine, cattle and trout during development. *Reprod. Nutr. Dev.* 25:217–226.

Charmley, E., S. R. O. Williams, P. J. Moate, R. S. Hegarty, R. M. Herd, V. H. Oddy, P. Reyenga, K. M. Staunton, A. Anderson, and M. C. Hannah. 2016. A universal equation to predict methane production of forage-fed cattle in Australia. *Anim. Prod. Sci.* doi:10.1071/AN15365.

Charney, J. G. 1975. Dynamics of desserts and drought in the Sahel. *Q. J. R. Meteorol. Soc.* 101:193–202.

Chaves, V. E., D. Frasson, and N. H. Kawashita. 2011. Several agents and pathways regulate lipolysis in adipocytes. *Biochimie.* 93:1631–1640. doi:10.1016/j.biochi.2011.05.018.

Chelikani, P. K., J. D. Ambrose, D. H. Keisler, and J. J. Kennelly. 2004. Effect of short-term fasting on plasma concentrations of leptin and other hormones and metabolites in dairy cattle. *Domest. Anim. Endocrinol.* 26:33–48. doi:10.1016/j.domaniend.2003.08.003.

Chen, J., and P. J. Weimer. 2001. Competition among three predominant ruminal cellulolytic bacteria in the absence or presence of non-cellulolytic bacteria. *Microbiology.* 147:21–30.

Cheng, K. J., J. P. Fay, R. N. Coleman, L. P. Milligan, and J. W. Costerton. 1981. Formation of bacterial microcolonies on feed particles in the rumen. *Appl. Environ. Microbiol.* 41:298–305.

Chilliard. 1987. Revue bibliographique: Variations quantitatives et métabolisme des lipides dans les tissus adipeux et le foie au cours du cycle gestation-lactation. 2e partie(1): chez la brebis et la vache. *Reprod. Nutr. Dev.* 27:327–398.

Chilliard, Y., and A. Ollier. 1994. Alimentation lipidique et métabolisme du tissu adipeux chez les ruminants, Comparaison avec le porc et le rongeur. *Inra Prod. Anim.* 7:293–308.

Chilliard, Y., F. Bocquier, and M. Doreau. 1998. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to undernutrition, and consequences on reproduction. *Reprod. Nutr. Dev.* 38:131–152.

Chilliard, Y., A. Ferlay, Y. Faulconnier, M. Bonnet, J. Rouel, and F. Bocquier. 2000. Adipose tissue metabolism and its role in adaptations to undernutrition in ruminants. *Proc. Nutr. Soc.* 59:127–134. doi:10.1017/S002966510000015X.

Bibliographie

- Chilliard, Y., C. Delavaud, and M. Bonnet. 2005. Leptin expression in ruminants: Nutritional and physiological regulations in relation with energy metabolism. *Domest. Anim. Endocrinol.* 29:3–22. doi:10.1016/j.domaniend.2005.02.026.
- Chimonyo, M., N. T. Kusina, H. Hamudikuwanda, and I. Ncube. 2002. Changes in stress-related plasma metabolite concentrations in working Mashona cows on dietary supplementation. *Livest. Prod. Sci.* 73:165–173.
- Chirat, G., J. C. J. Groot, S. Messad, F. Bocquier, and A. Ickowicz. 2014. Instantaneous intake rate of free-grazing cattle as affected by herbage characteristics in heterogeneous tropical agro-pastoral landscapes. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 157:48–60.
- Choshniak, I., N. Ben-Kohav, C. R. Taylor, D. Robertshaw, R. J. Barnes, A. Dobson, V. Belkin, and A. Shkolnik. 1995. Metabolic adaptations for desert survival in the Bedouin goat. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* 268:R1101–R1110. doi:10.1152/ajpregu.1995.268.5.R1101.
- Corniaux, C., M. Lesnoff, A. Ickowicz, P. Hiernaux, M. O. Diawara, A. Sounon, M. Aguilhon, A. Dawalak, C. Manoli, B. Assani, T. Jorat, and F. Chardonnet. 2012. Dynamique des cheptels de ruminants dans les communes de Tessékéré (Sénégal), Hombori (Mali), Dantiandou (Niger) et Djougou (Bénin). ANR ECLIS. Rapport interne CIRAD.
- Curi, R. A., H. N. Oliveira, A. C. Silveira, and C. R. Lopes. 2005. Effects of polymorphic microsatellites in the regulatory region of IGF1 and GHR on growth and carcass traits in beef cattle. *Anim. Genet.* 36:58–62. doi:10.1111/j.1365-2052.2004.01226.x.
- Cuvelier, C., J.-F. Cabaraux, I. Dufrasne, L. Istasse, and J.-L. Hornick. 2005. Acide gras et métabolisme énergétique des muscles squelettiques chez le bovin. *Ann. Médecine Vét.* 149:188–201.
- Dai, A., P. J. Lamb, K. E. Trenberth, M. Hulme, P. D. Jones, and P. Xie. 2004. The recent Sahel drought is real. *Int. J. Climatol.* 24:1323–1331. doi:10.1002/joc.1083.
- Dampfey, J., F. Obese, G. Aboagye, M. Ayim-Akonor, and R. Ayizanga. 2014. Blood metabolite concentrations and postpartum resumption of ovarian cyclicity in Sanga cows. *South Afr. J. Anim. Sci.* 44:10–17. doi:10.4314/sajas.v44i1.2.
- Davis, C. S. 2002. *Statistical methods for the analysis of repeated measurements*. Springer, New York.
- Decruyenaere, V., A. Duldgen, and D. Stilmant. 2009. Factors affecting intake by grazing ruminants and related quantification methods: a review. *Biotechnol. Agron. Société Environ.* 13:559–576.
- Decruyenaere, V., E. Froidmont, N. Bartiaux-Thill, A. Duldgen, and D. Stilmant. 2012. Faecal near-infrared reflectance spectroscopy (NIRS) compared with other techniques for estimating the *in vivo* digestibility and dry matter intake of lactating grazing dairy cows. *Anim. Feed Sci. Technol.* 173:220–234. doi:10.1016/j.anifeedsci.2012.02.005.

Bibliographie

- Delavaud, C., A. Ferlay, Y. Faulconnier, F. Bocquier, G. Kann, and Y. Chilliard. 2002. Plasma leptin concentration in adult cattle: effects of breed, adiposity, feeding level, and meal intake. *J. Anim. Sci.* 80:1317–1328. doi:10.2527/2002.8051317x.
- Denis, J. P. 1971. L'intervalle entre les vêlages chez le zébu Gobra (Peulh sénégalais). *Rev. Elev. Med. Veterinaire Pays Trop.* 24:635–647.
- Denis, J. P., and A. I. Thiongane. 1975. Note sur les facteurs conduisant au choix d'une saison de monte au CRZ de Dara (Sénégal). *Rev. Elev. Med. Veterinaire Pays Trop.* 28:491–497.
- Denman, S. E., N. W. Tomkins, and C. S. McSweeney. 2007. Quantitation and diversity analysis of ruminal methanogenic populations in response to the antimethanogenic compound bromochloromethane: Monitoring of rumen methanogenic Archaea. *FEMS Microbiol. Ecol.* 62:313–322. doi:10.1111/j.1574-6941.2007.00394.x.
- Denman, S. E., M. J. Nicholson, J. L. Brookman, M. K. Theodorou, and C. S. McSweeney. 2008. Detection and monitoring of anaerobic rumen fungi using an ARISA method. *Lett. Appl. Microbiol.* 47:492–499. doi:10.1111/j.1472-765X.2008.02449.x.
- Derakhshani, H., H. M. Tun, F. C. Cardoso, J. C. Plaizier, E. Khafipour, and J. J. Looor. 2017. Linking Peripartur Dynamics of Ruminal Microbiota to Dietary Changes and Production Parameters. *Front. Microbiol.* 7: 1-13. doi:10.3389/fmicb.2016.02143.
- Devillard, E., C. J. Newbold, K. P. Scott, E. Forano, R. J. Wallace, J.-P. Jouany, and H. J. Flint. 1999. A xylanase produced by the rumen anaerobic protozoan *Polyplastron mytilveiculatum* shows close sequence similarity to family 11 xylanases from Gram-positive bacteria. *FEMS Microbiology Lett.* 181:145–152.
- Di Bella, J. M., Y. Bao, G. B. Gloor, J. P. Burton, and G. Reid. 2013. High throughput sequencing methods and analysis for microbiome research. *J. Microbiol. Methods.* 95:401–414.
- Diakhaté, S., M. Gueye, T. Chevallier, N. H. Diallo, K. Assigbetse, J. Abadie, M. Diouf, D. Masse, M. Sembène, Y. B. Ndour, R. P. Dick, and L. Chapuis-Lardy. 2016. Soil microbial functional capacity and diversity in a millet-shrub intercropping system of semi-arid Senegal. *J. Arid Environ.* 129:71–79. doi:10.1016/j.jaridenv.2016.01.010.
- Diop, A. T., A. Ickowicz, N. Diene, and J. C. Nzimulinda. 2009. Production laitière dans la zone sylvopastorale du Sénégal : étude des facteurs de variation et modes de gestion par les populations locales. *Rev. Elev. Med. Veterinaire Pays Trop.* 62:39–47.
- Diouf, A., and E. F. Lambin. 2001. Monitoring land-cover changes in semi-arid regions: remote sensing data and field observations in the Ferlo, Senegal. *J. Arid Environ.* 48:129–148. doi:10.1006/jare.2000.0744.

Bibliographie

- Doane, P. H., P. Schofield, and A. N. Pell. 1997. Neutral detergent fiber disappearance and gas and volatile fatty acid production during the *In vitro* fermentation of six forages. *J. Anim. Sci.* 75:3342–3352.
- Dodo, K., V. S. Pandey, and M. S. Illiassou. 2001. Utilisation de la barymétrie pour l'estimation du poids chez le zébu Azawak au Niger. *Rev. Elev. Med. Veterinaire Pays Trop.* 54:63–68.
- Doreau, M., H. Benhissi, Y. E. Thior, B. Bois, C. Leydet, L. Genestoux, P. Lecomte, D. P. Morgavi, and A. Ickowicz. 2016. Methanogenic potential of forages consumed throughout the year by cattle in a Sahelian pastoral area. *Anim. Prod. Sci.* 56:613-618. doi:10.1071/AN15487.
- Douglas, G. N., T. R. Overton, H. G. Bateman, and J. K. Drackley. 2004. Periparturient Metabolism and Production of Holstein Cows Fed Diets Supplemented with Fat During the Dry Period. *J. Dairy Sci.* 87:4210–4220. doi:10.3168/jds.S0022-0302(04)73566-3.
- Drackley, J. K. 1999. Biology of dairy cows during the transition period: the final frontier ? *J. Dairy Sci.* 82:2259–2273.
- Drackley, J. K., T. R. Overton, and G. N. Douglas. 2001. Adaptations of glucose and long-chain fatty acid metabolism in liver of dairy cows during the periparturient period. *J. Dairy Sci.* 84:E100–E112.
- Duffield, T., J. C. Plaizier, A. Fairfield, R. Bagg, G. Vessie, P. Dick, J. Wilson, J. Arami, and B. McBride. 2004. Comparison of techniques for measurement of rumen pH in lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 87:59–66.
- Edmonson, A. J., I. J. Lean, L. D. Weaver, T. Farver, and G. Webser. 1989. A Body Condition Scoring Chart for Holstein Dairy Cows. *J. Dairy Sci.* 72:68–78.
- Ellis, J., and K. A. Galvin. 1994. Climate Patterns and Land-use Practices in the Dry Zones of Africa. *BioScience.* 44:340–348.
- Ellis, J. L., J. Dijkstra, E. Kebreab, A. Bannink, N. E. Odongo, B. W. McBride, and J. France. 2008. Aspects of rumen microbiology central to mechanistic modelling of methane production in cattle. *J. Agric. Sci.* 146:213–233. doi:10.1017/S0021859608007752.
- Embley, T. M., M. van der Giezen, D. Horner, P. Dyal, S. Bell, and P. Foster. 2003. Hydrogenosomes, Mitochondria and Early Eukaryotic Evolution. *IUBMB Life.* 55:387–395. doi:10.1080/15216540310001592834.
- Etherton, T. D., and D. E. Bauman. 1998. Biology of Somatotropin in Growth and Lactation of Domestic Animals. *Physiol. Rev.* 78:745–761. doi:10.1152/physrev.1998.78.3.745.
- Eugène, M., H. Archimède, and D. Sauvant. 2004a. Quantitative meta-analysis on the effects of defaunation of the rumen on growth, intake and digestion in ruminants. *Livest. Prod. Sci.* 85:81–97. doi:10.1016/S0301-6226(03)00117-9.

Bibliographie

- Eugène, M., H. Archimède, B. Michalet-Doreau†, and G. Fonty. 2004b. Effects of defaunation on microbial activities in the rumen of rams consuming a mixed diet (fresh *Digitaria decumbens* grass and concentrate). *Anim. Res.* 53:187–200. doi:10.1051/animres:2004008.
- Eugène, M., D. Sauvant, P. Nozière, D. Viallard, K. Oueslati, M. Lherm, E. Mathias, and M. Doreau. 2019. A new Tier 3 method to calculate methane emission inventory for ruminants. *J. Environ. Manage.* 231:982–988. doi:10.1016/j.jenvman.2018.10.086.
- Ezanno, P., A. Ickowicz, and F. Bocquier. 2003. Factors affecting the body condition score of N'Dama cows under extensive range management in Southern Senegal. *Anim. Res.* 52:37–48. doi:10.1051/animres:2003002.
- FAO. 2012. Système d'information sur le pastoralisme au Sahel: Atlas des évolutions des systèmes pastoraux au Sahel 1970-2012. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Farid, H., E. Haslinger, O. Kunert, C. Wegner, and M. Hamburger. 2002. New Steroidal Glycosides from *Balanites aegyptiaca*. *Helv. Chim. Acta.* 85:1019–1026.
- Fenchel, T., and B. J. Finlay. 2010. Free-Living Protozoa with Endosymbiotic Methanogens. In: J. H. P. Hackstein, editor. (Endo)symbiotic Methanogenic Archaea. 19: 1-11. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-13615-3_1
- Fernando, S. C., H. T. Purvis, F. Z. Najar, L. O. Sukharnikov, C. R. Krehbiel, T. G. Nagaraja, B. A. Roe, and U. DeSilva. 2010. Rumen Microbial Population Dynamics during Adaptation to a High-Grain Diet. *Appl. Environ. Microbiol.* 76:7482–7490. doi:10.1128/AEM.00388-10.
- Ferreri, L. F., and R. C. Elbein. 1982. Fractionation of plasma tricycleride-rich lipoproteins of the dairy cow: evidence of chylomicron-size particles. *J. Dairy Sci.* 65:1913–1923.
- Fisher, L. J., P. E. Donnelly, J. B. Hutton, and D. M. Duganzich. 1975. Relationships between levels of feeding and certain blood metabolites in dairy cows in mid lactation. *J. Agric. Sci.* 84:29–37. doi:10.1017/S0021859600071847.
- Fondevila, M., and B. A. Dehority. 1996. Interactions between *Fibrobacter succinogenes*, *Prevotella ruminicola*, and *Ruminococcus flavefaciens* in the digestion of cellulose from forages. *J. Anim. Sci.* 74:678–684.
- Foster, J. L., J. N. Carter, L. E. Sollenberger, A. R. Blount, R. O. Myer, M. K. Maddox, S. C. Phatak, and A. T. Adesogan. 2011. Nutritive value, fermentation characteristics, and in situ disappearance kinetics of ensiled warm-season legumes and bahiagrass. *J. Dairy Sci.* 94:2042–2050. doi:10.3168/jds.2010-3800.
- Franzolin, R., and B. A. Dehority. 1996. Effect of pronlonged high-concentrate feeding on ruminal protozoa concentrations. *J. Anim. Sci.* 74:2803–2809.

Bibliographie

- Garcia, M. R., M. Amstalden, S. W. Williams, R. L. Stanko, C. D. Morrison, D. H. Keisler, S. E. Nizielski, and G. L. Williams. 2002. Serum leptin and its adipose gene expression during pubertal development, the estrous cycle, and different seasons in cattle. *J. Anim. Sci.* 80:2158-2167.
- Gemeda, B. S., and A. Hassen. 2014. Effect of tannin and species variation on in vitro digestibility, gas, and methane production of tropical browse plants. *Crop Pasture Sci.* 28:188–189. doi:10.1071/CP13450.
- Gerber, P. J., and Food and Agriculture Organization of the United Nations, eds. 2013. Tackling climate change through livestock: a global assessment of emissions and mitigation opportunities. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Giannini, A. 2010. Mechanisms of Climate Change in the Semiarid African Sahel: The Local View. *J. Clim.* 23:743–756. doi:10.1175/2009JCLI3123.1.
- Goel, G., H. P. S. Makkar, and K. Becker. 2008. Changes in microbial community structure, methanogenesis and rumen fermentation in response to saponin-rich fractions from different plant materials. *J. Appl. Microbiol.* 105:770–777. doi:10.1111/j.1365-2672.2008.03818.x.
- Goel, G., M. Raghav, V. Beniwal, and A. K. Puniya. 2015. Anaerobic degradation of tannins in *Acacia nilotica* pods by *Enterococcus faecalis* in co-culture with ruminal microbiota. *J. Gen. Appl. Microbiol.* 61:31–33. doi:10.2323/jgam.61.31.
- González-García, E., A. Tesniere, S. Camous, F. Bocquier, F. Barillet, and P. Hassoun. 2015. The effects of parity, litter size, physiological state, and milking frequency on the metabolic profile of Lacaune dairy ewes. *Domest. Anim. Endocrinol.* 50:32–44. doi:10.1016/j.domaniend.2014.07.001.
- Gordon, G. L. R., and W. Philipps. 1998. The role of anaerobic gut fungi in ruminants. *Nutr. Researc Rev.* 11:133–168.
- Govaerts, Y., and A. Lattanzio. 2008. Estimation of surface albedo increase during the eighties Sahel drought from Meteosat observations. *Glob. Planet. Change.* 64:139–145. doi:10.1016/j.gloplacha.2008.04.004.
- Grainger, C., and K. A. Beauchemin. 2011. Can enteric methane emissions from ruminants be lowered without lowering their production? *Anim. Feed Sci. Technol.* 166–167:308–320. doi:10.1016/j.anifeedsci.2011.04.021.
- Granner, D. K. 2003. *Biochimie de Harper*. De Boeck.
- Grimaud, P., D. Richard, M. P. Vergeron, J. R. Guilleret, and M. Doreau. 1999. Effect of drastic undernutrition on digestion in Zebu cattle receiving a diet based on rice straw. *J. Dairy Sci.* 82:974–981.
- Gross, J., H. A. van Dorland, R. M. Bruckmaier, and F. J. Schwarz. 2011. Performance and metabolic profile of dairy cows during a lactational and deliberately induced negative energy balance with subsequent realimentation. *J. Dairy Sci.* 94:1820–1830. doi:10.3168/jds.2010-3707.

Bibliographie

- Grum, D. E., J. K. Drackley, R. S. Younker, D. W. LaCount, and J. J. Veenhuizen. 1996. Nutrition During the Dry Period and Hepatic Lipid Metabolism of Periparturient Dairy Cows. *J. Dairy Sci.* 79:1850–1864. doi:10.3168/jds.S0022-0302(96)76553-0.
- Gruninger, R. J., A. K. Puniya, T. M. Callaghan, J. E. Edwards, N. Youssef, S. S. Dagar, K. Fliegerova, G. W. Griffith, R. Forster, A. Tsang, T. McAllister, and M. S. Elshahed. 2014. Anaerobic fungi (phylum Neocallimastigomycota): advances in understanding their taxonomy, life cycle, ecology, role and biotechnological potential. *FEMS Microbiol. Ecol.* 90:1–17. doi:10.1111/1574-6941.12383.
- Guerin, H., D. Friot, N. Mbaye, D. Richard, and A. Dieng. 1988. Régime alimentaire de ruminants domestiques (bovins, ovins, caprins) exploitant des parcours naturels sahéliens et soudano-sahéliens. II. Essai de description du régime par l'étude du comportement alimentaire. Facteurs de variation des choix alimentaires et conséquences nutritionnelles. *Rev. Elev. Med. Veterinaire Pays Trop.* 41:427–440.
- Guerin, H. 1994. Valeur alimentaire des fourrages ligneux consommés par les ruminants en Afrique centrale et occidentale. Deuxième programme science et technique au service du développement. Sous-programme : agriculture tropicale et subtropicale : projets de recherche 1987-1991. Risopoulos S. (ed.). CTA. Wageningen : CTA, 187-190. ISBN 92-9081-151-X.
- Hackstein, J. H. P., A. Akhmanova, B. Boxma, H. R. Harhangi, and F. Voncken. 1999. Hydrogenosomes: eukaryotic adaptations to anaerobic environments. *Trends Microbiol.* 7:441–446.
- Hagos, S. M., and K. H. Cook. 2008. Ocean Warming and Late-Twentieth-Century Sahel Drought and Recovery. *J. Clim.* 21:3797–3814. doi:10.1175/2008JCLI2055.1.
- Hammond, A. C., T. A. Olson, C. C. Chase, E. J. Bowers, R. D. Randel, C. N. Murphy, D. W. Vogt, and A. Tewolde. 1996. Heat tolerance in two tropically adapted *Bos taurus* breeds, Senepol and Romosinuano, compared with Brahman, Angus, and Hereford cattle in Florida. *J. Anim. Sci.* 74:295–303.
- Hammond, K. J., L. A. Crompton, A. Bannink, J. Dijkstra, D. R. Yáñez-Ruiz, P. O'Kiely, E. Kebreab, M. A. Eugène, Z. Yu, K. J. Shingfield, A. Schwarm, A. N. Hristov, and C. K. Reynolds. 2016. Review of current in vivo measurement techniques for quantifying enteric methane emission from ruminants. *Anim. Feed Sci. Technol.* 219:13–30. doi:10.1016/j.anifeedsci.2016.05.018.
- Hanotte, O. 2002. African Pastoralism: Genetic Imprints of Origins and Migrations. *Science.* 296:336–339. doi:10.1126/science.1069878.
- Hansen, P. J. 2004. Physiological and cellular adaptations of zebu cattle to thermal stress. *Anim. Reprod. Sci.* 82–83:349–360. doi:10.1016/j.anireprosci.2004.04.011.
- Harrison, J., R. Turner, L. Marques, and H. Ceri. 2005. Biofilms. *Am. Sci.* 93:508–515. doi:10.1511/2005.56.977.

Bibliographie

- Hausman, G. J., M. V. Dodson, K. Ajuwon, M. Azain, K. M. Barnes, L. L. Guan, Z. Jiang, S. P. Poulos, R. D. Sainz, S. Smith, M. Spurlock, J. Novakofski, M. E. Fernyhough, and W. G. Bergen. 2009. Board-Invited Review: The biology and regulation of preadipocytes and adipocytes in meat animals^{1,2}. *J. Anim. Sci.* 87:1218–1246. doi:10.2527/jas.2008-1427.
- Hegarty, R. S., and R. Gerdes. 1999. Hydrogen production and transfer in the rumen. *Recent Adv. Anim. Nutr. Aust.* 12:37–44.
- Henderson, G., F. Cox, S. Ganesh, A. Jonker, W. Young, and P. H. Janssen. 2015. Rumen microbial community composition varies with diet and host, but a core microbiome is found across a wide geographical range. *Sci. Rep.* 5:1–13. doi:10.1038/srep14567.
- Herrinton, J., and C. Carter-Su. 2001. Signaling pathways activated by the growth hormone receptor. *TRENDS Endocrinol. Metab.* 12:252–257.
- Hess, H. D., L. M. Monsalve, C. E. Lascano, J. E. Carulla, T. E. Díaz, and M. Kreuzer. 2003. Supplementation of a tropical grass diet with forage legumes and *Sapindus saponaria* fruits: effects on in vitro ruminal nitrogen turnover and methanogenesis. *Aust. J. Agric. Res.* 54:703-713. doi:10.1071/AR02241.
- Hill, J., C. McSweeney, A.-D. G. Wright, G. Bishop-Hurley, and K. Kalantar-zadeh. 2016. Measuring Methane Production from Ruminants. *Trends Biotechnol.* 34:26–35. doi:10.1016/j.tibtech.2015.10.004.
- Ho, Y. W., N. Abdullah, and S. Jalaludin. 1988. Penetrating structures of anaerobic rumen fungi in cattle and swamp buffalo. *J. Gen. Microbiol.* 134:177–181.
- Hobson, P. N., and C. S. Stewart. 1997. *The Rumen Microbial Ecosystem*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Holm, C. 2003. Molecular mechanisms regulating hormone-sensitive lipase and lipolysis. *Biochem. Soc. Trans.* 31:1120–1225.
- Holtenius, P., and K. Holtenius. 1996. New Aspects of Ketone Bodies in Energy Metabolism of Dairy Cows: A Review. *J. Vet. Med.* 43:579–587.
- Hoppe, P. P., S. A. Qvortrup, and M. H. Woodford. 1977. Rumen fermentation and food selection in East African Zebu cattle, wildebeest, Coke's hartebeest and topi. *J. Zool.* 181:1–9. doi:10.1111/j.1469-7998.1977.tb04566.x.
- Hoquette, J.-F., and H. Abe. 2000. Facilitative glucose transporters in livestock species. *Reprod. Nutr. Dev.* 40:515–533.
- Hossner, K. L. 1998. Cellular, molecular and physiological aspects of leptin: Potential application in animal production. *Can. J. Anim. Sci.* 78:463–472.

Bibliographie

- Houseknecht, K. L., C. A. Baile, R. L. Matteri, and M. E. Spurlock. 1998. The biology of leptine: a review. *J. Anim. Sci.* 76:1405–1420.
- Houseknecht, K. L., C. P. Portocarrero, S. Ji, R. Lemenager, and M. E. Spurlock. 2000. Growth Hormone regulates leptin gene expression in bovine adipose tissue: correlation with adipose IGF-1 expression. *J. Endocrinol.* 164:51–57.
- Hristov, A. N., M. Ivan, L. M. Rode, and T. A. cAllister. 2001. Fermentation characteristics and ruminal ciliate protozoal populations in cattle fed medium- or high-concentrate barley-based diets. *J. Anim. Sci.* 79:515–524.
- Hristov, A. N., J. Oh, J. L. Firkins, J. Dijkstra, E. Kebreab, G. Waghorn, H. P. S. Makkar, A. T. Adesogan, W. Yang, C. Lee, P. J. Gerber, B. Henderson, and J. M. Tricarico. 2013. SPECIAL TOPICS—Mitigation of methane and nitrous oxide emissions from animal operations: I. A review of enteric methane mitigation options1. *J. Anim. Sci.* 91:5045–5069.
- Hu, W.-L., J.-X. Liu, J.-A. Ye, Y.-M. Wu, and Y.-Q. Guo. 2005. Effect of tea saponin on rumen fermentation in vitro. *Anim. Feed Sci. Technol.* 120:333–339. doi:10.1016/j.anifeedsci.2005.02.029.
- Hug, L. A., B. J. Baker, K. Anantharaman, C. T. Brown, A. J. Probst, C. J. Castelle, C. N. Butterfield, A. W. HERNSDORF, Y. Amano, K. Ise, Y. Suzuki, N. Dudek, D. A. Relman, K. M. Finstad, R. Amundson, B. C. Thomas, and J. F. Banfield. 2016. A new view of the tree of life. *Nat. Microbiol.* 1: 1-6. doi:10.1038/nmicrobiol.2016.48.
- Huhtanen, P., E. H. Cabezas-Garcia, S. Utsumi, and S. Zimmerman. 2015. Comparison of methods to determine methane emissions from dairy cows in farm conditions. *J. Dairy Sci.* 98:3394–3409. doi:10.3168/jds.2014-9118.
- Hulme, M., R. Doherty, T. Ngara, M. New, and D. Lister. 2001. African climate change: 1900–2100. *Clim. Res.* 17:145–168.
- Ickowicz, A. 1995. Approche dynamique du bilan fourrager appliquée à des formations pastorales du Sahel tchadien. Thèse de doctorat. Université Paris-val-de-Marne.
- Iorizzi, M., V. Lanzotti, G. Ranalli, S. De Marino, and F. Zollo. 2002. Antimicrobial Furostanol Saponins from the Seeds of *Capsicum annum* L. Var. *acuminatum*. *J. Agric. Food Chem.* 50:4310–4316. doi:10.1021/jf0116911.
- IPCC. 2006. Guidelines for National Greenhouse Gas inventories: Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme. Report IPCC.
- Jami, E., and I. Mizrahi. 2012. Composition and Similarity of Bovine Rumen Microbiota across Individual Animals. P. López-García, editor. *PLoS ONE.* 7:1–8. doi:10.1371/journal.pone.0033306.
- Janicot, S., V. Moron, and B. Fontaine. 1996. Sahel droughts and ENSO dynamics. *Geophys. Res. Lett.* 23:515–518.

Bibliographie

- Janssen, P. H., and M. Kirs. 2008. Structure of the Archaeal Community of the Rumen. *Appl. Environ. Microbiol.* 74:3619–3625. doi:10.1128/AEM.02812-07.
- Jarrige, R. 1995. *Nutrition des ruminants domestiques: ingestion et digestion*. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris.
- Jaworski, K., E. Sarkadi-Nagy, R. E. Duncan, M. Ahmadian, and H. S. Sul. 2007. Regulation of Triglyceride Metabolism.IV. Hormonal regulation of lipolysis in adipose tissue. *Am. J. Physiol.-Gastrointest. Liver Physiol.* 293:G1–G4. doi:10.1152/ajpgi.00554.2006.
- Jayanegara, A., F. Leiber, and M. Kreuzer. 2012. Meta-analysis of the relationship between dietary tannin level and methane formation in ruminants from in vivo and in vitro experiments: Meta-analysis on dietary tannins and ruminal methane. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.* 96:365–375. doi:10.1111/j.1439-0396.2011.01172.x.
- Jia, M., K. Dahlman-Wright, and J.-Å. Gustafsson. 2015. Estrogen receptor alpha and beta in health and disease. *Best Pract. Res. Clin. Endocrinol. Metab.* 29:557–568. doi:10.1016/j.beem.2015.04.008.
- Jiao, H. P., A. J. Dale, A. F. Carson, S. Murray, A. W. Gordon, and C. P. Ferris. 2014. Effect of concentrate feed level on methane emissions from grazing dairy cows. *J. Dairy Sci.* 97:7043–7053. doi:10.3168/jds.2014-7979.
- Johnson, Kristen., Mark. Huyler, Hal. Westberg, Brian. Lamb, and Pat. Zimmerman. 1994. Measurement of methane emissions from ruminant livestock using a sulfur hexafluoride tracer technique. *Environ. Sci. Technol.* 28:359–362. doi:10.1021/es00051a025.
- Jones, W. T., and J. L. Mangan. 1977. Complexes of condensed Tannins of sainfoin (*Onobrychis viciifolia* Scop.) with fraction 1 leaf protein and submasillary mucoprotein, and reversal by polyethylene glycol and pH. *J. Sci. Food Agric.* 28:126–136.
- Jung, H. G., and K. P. Vogel. 1986. Influence of lignin on digestibility of forage cell wall material. *J. Anim. Sci.* 62:1703–1712.
- Jung, H. G., D. R. Mertens, and A. J. Payne. 1997. Correlation of Acid Detergent Lignin and Klason Lignin Digestibility of Forage Dry Matter and Neutral Detergent Fiber. *J. Dairy Sci.* 80:1622–1628.
- Kadokawa, H., D. Blache, and G. B. Martin. 2006. Plasma leptin concentrations correlate with luteinizing hormone secretion in early postpartum Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 89:3020–3027.
- Kane, O. 2004. *La première hégémonie peule: le Fuuta Tooro de Koli Tenella à Almaami Abdul*. Karthala ; Presses universitaires de Dakar, Paris : Dakar-Fann.
- Kasuya, E. 2016. Secretory pattern and regulatory mechanism of growth hormone in cattle. *Anim. Sci. J.* 87:178–182. doi:10.1111/asj.12418.

Bibliographie

- Kebreab, E., K. A. Johnson, S. L. Archibeque, D. Pape, and T. Wirth. 2008a. Model for estimating enteric methane emissions from United States dairy and feedlot cattle. *J. Anim. Sci.* 86:2738–2748. doi:10.2527/jas.2008-0960.
- Keeling, P. J., R. L. Charlebois, and W. F. Doolittle. 1994. Archaeobacterial genomes: eubacterial form and eukaryotic content. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 4:816–822.
- Kekana, T. W., F. V. Nherera-Chokuda, M. C. Muya, K. M. Manyama, and K. C. Lehloenya. 2018. Milk production and blood metabolites of dairy cattle as influenced by thermal-humidity index. *Trop. Anim. Health Prod.* 50:921–924. doi:10.1007/s11250-018-1513-y.
- Kennedy, G. C. 1953. The role of depot fat in hypothalamic control of food intake in the rat. *Proc. R. Soc.* 140:578–592.
- von Keyserlingk, M. A. G., and D. M. Weary. 2007. Maternal behavior in cattle. *Horm. Behav.* 52:106–113. doi:10.1016/j.yhbeh.2007.03.015.
- Khanbabaee, K., and T. van Ree. 2001. Tannins: classification and definition. *Nat. Prod. Rep.* 18:641–649.
- Kilcher, M. R. 1981. Plant development, stage of maturity and nutrient composition. *J. Range Manag.* 34:363–364.
- Kittelmann, S., G. E. Naylor, J. P. Koolaard, and P. H. Janssen. 2012. A Proposed Taxonomy of Anaerobic Fungi (Class Neocallimastigomycetes) Suitable for Large-Scale Sequence-Based Community Structure Analysis. K. Nielsen, editor. *PLoS ONE.* 7:1–13. doi:10.1371/journal.pone.0036866.
- Kittelmann, S., H. Seedorf, W. A. Walters, J. C. Clemente, R. Knight, J. I. Gordon, and P. H. Janssen. 2013. Simultaneous Amplicon Sequencing to Explore Co-Occurrence Patterns of Bacterial, Archaeal and Eukaryotic Microorganisms in Rumen Microbial Communities. B. A. White, editor. *PLoS ONE.* 8:1–11. doi:10.1371/journal.pone.0047879.
- Klieve, A. V., and T. Bauchop. 1988. Morphological diversity of ruminal bacteriophages from sheep and cattle. *Appl. Environ. Microbiol.* 54:1637–1641.
- Klinhom, P., K. Markvichitr, P. Vijchulata, S. Tumwasorn, C. Bunchasak, and A. Choothesa. 2006. Effect of restricted feeding on metabolic adaptations of Kamphaengsaen and crossbred Brahman heifers. *Anim. Sci. J.* 77:399–406. doi:10.1111/j.1740-0929.2006.00365.x.
- van Knegsel, A. T. M., H. van den Brand, J. Dijkstra, S. Tamminga, and B. Kemp. 2005. Effect of dietary energy source on energy balance, production, metabolic disorders and reproduction in lactating dairy cattle. *Reprod. Nutr. Dev.* 45:665–688. doi:10.1051/rnd:2005059.

- Kocherginskaya, S. A., R. I. Aminov, and B. A. White. 2001. Analysis of the Rumen Bacterial Diversity under two Different Diet Conditions using Denaturing Gradient Gel Electrophoresis, Random Sequencing, and Statistical Ecology Approaches. *Anaerobe*. 7:119–134. doi:10.1006/anae.2001.0378.
- Koetschan, C., S. Kittelmann, J. Lu, D. Al-Halbouni, G. N. Jarvis, T. Müller, M. Wolf, and P. H. Janssen. 2014. Internal Transcribed Spacer 1 Secondary Structure Analysis Reveals a Common Core throughout the Anaerobic Fungi (Neocallimastigomycota). K. Karbstein, editor. *PLoS ONE*. 9:e91928. doi:10.1371/journal.pone.0091928.
- Koltes, D. A., and D. M. Spurlock. 2011. Coordination of lipid droplet-associated proteins during the transition period of Holstein dairy cows. *J. Dairy Sci.* 94:1839–1848. doi:10.3168/jds.2010-3769.
- Koltes, D. A., M. E. Spurlock, and D. M. Spurlock. 2017. Adipose triglyceride lipase protein abundance and translocation to the lipid droplet increase during leptin-induced lipolysis in bovine adipocytes. *Domest. Anim. Endocrinol.* 61:62–76. doi:10.1016/j.domaniend.2017.06.001.
- Kong, Y., R. Teather, and R. Forster. 2010. Composition, spatial distribution, and diversity of the bacterial communities in the rumen of cows fed different forages: Effect of diet on the rumen microbial composition. *FEMS Microbiol. Ecol.* 74:612–622. doi:10.1111/j.1574-6941.2010.00977.x.
- Kononoff, P. J., A. J. Heinrichs, and H. A. Lehman. 2003. The effect of corn silage particule size on eating behavior, chewing activities, and rumen fermentation in lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 86:3343–3353.
- Kopchick, J. J., and J. M. Andry. 2000. Growth Hormone (GH), GH Receptor, and Signal Transduction. *Mol. Genet. Metab.* 71:293–314. doi:10.1006/mgme.2000.3068.
- Kottek, M., J. Grieser, C. Beck, B. Rudolf, and F. Rubel. 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Z.* 15:259–263. doi:10.1127/0941-2948/2006/0130.
- Kouazounde, J., J. Long, A. M. Tim, and D. G. Joachim. 2016. In vitro screening of selected essential oils from medicinal plants acclimated to Benin for their effects on methane production from rumen microbial fermentation. *Afr. J. Biotechnol.* 15:442–450. doi:10.5897/AJB2015.14615.
- Krause, D. O., and J. B. Russel. 1996. How many ruminal bacteria are there ? *J. Dairy Sci.* 79:1467–1475.
- Krause, D. O., S. E. Denman, R. I. Mackie, M. Morrison, A. L. Rae, G. T. Attwood, and C. S. McSweeney. 2003. Opportunities to improve fiber degradation in the rumen: microbiology, ecology, and genomics. *FEMS Microbiol. Rev.* 27:663–693. doi:10.1016/S0168-6445(03)00072-X.
- Kumar, S., P. K. Choudhury, M. D. Carro, G. W. Griffith, S. S. Dagar, M. Puniya, S. Calabro, S. R. Ravella, T. Dhewa, R. C. Upadhyay, S. K. Sirohi, S. S. Kundu, M. Wanapat, and A. K. Puniya. 2014. New aspects and strategies for methane mitigation from ruminants. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 98:31–44. doi:10.1007/s00253-013-5365-0.

Bibliographie

- Kumar, S., N. Indugu, B. Vecchiarelli, and D. W. Pitta. 2015. Associative patterns among anaerobic fungi, methanogenic archaea, and bacterial communities in response to changes in diet and age in the rumen of dairy cows. *Front. Microbiol.* 6: 1-10. doi:10.3389/fmicb.2015.00781.
- Kumar, S., S. V. Singh, P. Pandey, S. A. Lone, and R. C. Upadhyay. 2016. Effect of Molasses Feeding on Biochemical and Hormonal Parameters in Sahiwal and Karan Fries Heifers. *J. Anim. Res.* 6:995–999. doi:10.5958/2277-940X.2016.00143.1.
- Lacasse, P., V. Lollivier, F. Dessauge, R. M. Bruckmaier, S. Ollier, and M. Boutinaud. 2012. New developments on the galactopoietic role of prolactin in dairy ruminants. *Domest. Anim. Endocrinol.* 43:154–160. doi:10.1016/j.domaniend.2011.12.007.
- Lamed, R., J. Naimark, E. Morgenstern, and E. Bauer. 1987. Specialized Cell surface structures in cellulolytic bacteria. *J. Bacteriol.* 169:3792–3800.
- Lampidonis, A. D., E. Rogdakis, G. E. Voutsinas, and D. J. Stravopodis. 2011. The resurgence of Hormone-Sensitive Lipase (HSL) in mammalian lipolysis. *Gene.* 477:1–11. doi:10.1016/j.gene.2011.01.007.
- Lassen, J., P. Løvendahl, and J. Madsen. 2012. Accuracy of non invasive breath methane measurements using Fourier transform infrared methods on individual cows. *J. Dairy Sci.* 95:890–898. doi:10.3168/jds.2011-4544.
- Lawesson, J. E. 1990. Sahelian woody vegetation in Sénégal. *Vegetatio.* 86:161–174.
- Le Houérou, H. N. 1989. Monitoring: A Case Study, the Ferlo Region of Northern Senegal. In: *The Grazing Land Ecosystems of the African Sahel*. Vol. 75. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. p. 157–236.
- Leblanc, S. 2010. Evaluation of Body Condition Score Measured Throughout Lactation as an Indicator of Fertility in Dairy Cattle. *J. Reprod. Dev.* 56:529–535.
- Lee, S. S., J. K. Ha, and K.-J. Cheng. 2000. Relative Contributions of Bacteria, Protozoa, and Fungi to In Vitro Degradation of Orchard Grass Cell Walls and Their Interactions. *Appl. Environ. Microbiol.* 66:3807–3813. doi:10.1128/AEM.66.9.3807-3813.2000.
- Lee, S.-Y., S.-M. Lee, Y.-B. Cho, D.-K. Kam, S.-C. Lee, C.-H. Kim, and S. Seo. 2011. Glycerol as a feed supplement for ruminants: In vitro fermentation characteristics and methane production. *Anim. Feed Sci. Technol.* 166–167:269–274. doi:10.1016/j.anifeedsci.2011.04.070.
- Lefcourt, A. M., J. Bitman, D. L. Wood, and R. M. Akers. 1995. Circadian and ultradian rhythms of peripheral growth hormone concentrations in lactating dairy cows. *Domest. Anim. Endocrinol.* 12:247–256.
- Lefèbvre, P.-J. 1995. Glucagon and its family revisited. *Diabetes Care.* 18:715–730.

Bibliographie

- Leng, R. A. 2014. Interactions between microbial consortia in biofilms: a paradigm shift in rumen microbial ecology and enteric methane mitigation. *Anim. Prod. Sci.* 54:519-543. doi:10.1071/AN13381.
- Levy, B., and E. Jami. 2018. Exploring the Prokaryotic Community Associated With the Rumen Ciliate Protozoa Population. *Front. Microbiol.* 9:1–13. doi:10.3389/fmicb.2018.02526.
- Li, M., M. Zhou, E. Adamowicz, J. A. Basarab, and L. L. Guan. 2012. Characterization of bovine ruminal epithelial bacterial communities using 16S rRNA sequencing, PCR-DGGE, and qRT-PCR analysis. *Vet. Microbiol.* 155:72–80. doi:10.1016/j.vetmic.2011.08.007.
- Liu, Y., and W. B. Whitman. 2008. Metabolic, Phylogenetic, and Ecological Diversity of the Methanogenic Archaea. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1125:171–189. doi:10.1196/annals.1419.019.
- Loftus, R. T., O. Ertugrul, A. H. Harba, M. A. A. El-Barody, D. E. Machugh, S. D. E. Park, and D. G. Bradley. 1999. A microsatellite survey of cattle from a centre of origin: the Near East. *Mol. Ecol.* 8:2015–2022.
- Lowe, S. E., G. G. Griffith, A. Milne, M. K. Theodorou, and A. P. J. Tinci. 1987a. The life cycle and growth kinetics of an anaerobic rumen fungus. *J. Gen. Microbiol.* 133:1815–1827.
- Lowe, S. E., M. K. Theodorou, and A. P. J. Trinci. 1987b. Cellulase and xynase of an anaerobic rumen fungus grown on wheat strax, wheat straw holocellulose, cellulose and xylan. *Appl. Environ. Microbiol.* 53:1216–1223.
- Lucy, M. C., H. Jiang, and Y. Kobayashi. 2001. Changes in the Somatotrophic Axis Associated with the Initiation of Lactation. *J. Dairy Sci.* 84:E113–E119. doi:10.3168/jds.S0022-0302(01)70205-6.
- Luton, P. E., J. M. Wayne, R. J. Sharp, and P. W. Riley. 2002. The *mcrA* gene as an alternative to 16s rRNA in the phylogenetic analysis of methanogen populations in landfill. *Microbiology.* 148:3521–3530.
- Mackie, R., C. McSweeney, and R. I. Aminov. 2001. Rumen. *Encycl. Life Sci.* 1–11.
- Maignien, R. 1959. Les sols subarides au Sénégal. *Agron. Trop.* 15:535–571.
- Maloiy, G. M. O., T. I. Kanui, P. K. Towett, S. N. Wambugu, J. O. Miaron, and M. M. Wanyoike. 2008. Effects of dehydration and heat stress on food intake and dry matter digestibility in East African ruminants. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 151:185–190. doi:10.1016/j.cbpa.2008.06.019.
- Mapiye, C., M. Chimonyo, K. Dzama, and M. C. Marufu. 2010. Seasonal Changes in Energy-related Blood Metabolites and Mineral Profiles of Nguni and Crossbred Cattle on Communal Rangelands in the Eastern Cape, South Africa. *Asian-Aust. J. Anim. Sci.* 23:708–718.

Bibliographie

- Martin, C., J. Rouel, J. P. Jouany, M. Doreau, and Y. Chilliard. 2008. Methane output and diet digestibility in response to feeding dairy cows crude linseed, extruded linseed, or linseed oil. *J. Anim. Sci.* 86:2642–2650. doi:10.2527/jas.2007-0774.
- Martin, J. S., and M. M. Martin. 1983. Tannin assays in ecological studies. *J. Chem. Ecol.* 9:285–294.
- McAllister, T. A., and C. J. Newbold. 2008. Redirecting rumen fermentation to reduce methanogenesis. *Aust. J. Exp. Agric.* 48:7-13. doi:10.1071/EA07218.
- McDougall, E. I. 1948. Studies on ruminant saliva. 1. The composition and output of sheep's saliva. *Biochem. J.* 43:99–109.
- McNamara, J. P., B. Becker-Khaleel, and K. L. Parmley. 1992. Quantitative relationships between cyclic adenosine-3',5'- monophosphate and lipolysis in adipose tissue during the peripartum period. *J. Dairy Sci.* 75:1901–1913.
- Meale, S. J., A. V. Chaves, J. Baah, and T. A. McAllister. 2011. Methane Production of Different Forages In vitro Ruminal Fermentation. *Asian-Australas. J. Anim. Sci.* 25:86–91. doi:10.5713/ajas.2011.11249.
- Meyer, R. M., E. E. Bartley, J. L. Morrill, and W. E. Stewart. 1964. Salivation in cattle. I. Feed and animal factors affecting salivation and its relation to bloat. *J. Dairy Sci.* 47:1139–1345.
- Miehe, S., J. Kluge, H. Von Wehrden, and V. Retzer. 2010. Long-term degradation of Sahelian rangeland detected by 27 years of field study in Senegal: Long-term rangeland monitoring in the Sahel. *J. Appl. Ecol.* 47:692–700. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01815.x.
- Miettinen, H., and P. Huhtanen. 1996. Effects of the Ratio of Ruminal Propionate to Butyrate on Milk Yield and Blood Metabolites in Dairy Cows. *J. Dairy Sci.* 79:851–861. doi:10.3168/jds.S0022-0302(96)76434-2.
- Missohou, A., A. A. Bankole, A. T. Niang, G. Ragounandea, E. Talaki, and I. Bitar. 1997. Le zébu gobra: caractères ethniques et performances zootechniques. *Anim. Genet. Resour. Inf.* 22:53–60.
- Moate, P. J., S. R. O. Williams, V. A. Torok, M. C. Hannah, B. E. Ribaux, M. H. Tavendale, R. J. Eckard, J. L. Jacobs, M. J. Auldist, and W. J. Wales. 2014. Grape marc reduces methane emissions when fed to dairy cows. *J. Dairy Sci.* 97:5073–5087. doi:10.3168/jds.2013-7588.
- Moraes, L. E., A. B. Strathe, J. G. Fadel, D. P. Casper, and E. Kebreab. 2014. Prediction of enteric methane emissions from cattle. *Glob. Change Biol.* 20:2140–2148. doi:10.1111/gcb.12471.
- Morgavi, D. P., E. Forano, C. Martin, and C. J. Newbold. 2010. Microbial ecosystem and methanogenesis in ruminants. *animal.* 4:1024–1036. doi:10.1017/S1751731110000546.
- Morgavi, D. P., W. J. Kelly, P. H. Janssen, and G. T. Attwood. 2013. Rumen microbial (meta)genomics and its application to ruminant production. *animal.* 7:184–201. doi:10.1017/S1751731112000419.

Bibliographie

- Mounfort, D. O., and R. A. Asher. 1989. Production of xylanase by ruminal anaerobic fungus *Neocallimastix frontalis*. *Appl. Environ. Microbiol.* 55:1016--1022.
- Ndao, S., C.-H. Moulin, E. H. Traoré, M. Diop, and F. Bocquier. 2019. Contextualized re-calculation of enteric methane emission factors for small ruminants in sub-humid Western Africa is far lower than previous estimates. *Trop. Anim. Health Prod.* 51:919–928. doi:10.1007/s11250-018-1775-4.
- Ndiaye, O., A. Diallo, S. A. Wood, and A. Guisse. 2014. Structural Diversity of Woody Species in the Senegalese Semi-Arid Zone—Ferlo. *Am. J. Plant Sci.* 05:416–426. doi:10.4236/ajps.2014.53055.
- Ndlovu, L. R., and J. G. Buchanan-Smith. 1985. Utilization of poor quality roughages by sheep: effects of alfafa supplementation on ruminal parameters, fiber digestion and rate of passage from the rumen. *Can. J. Anim. Sci.* 65:693–703.
- Newbold, C. J., G. de la Fuente, A. Belanche, E. Ramos-Morales, and N. R. McEwan. 2015. The Role of Ciliate Protozoa in the Rumen. *Front. Microbiol.* 6:1-14. doi:10.3389/fmicb.2015.01313.
- Njoya, A., X. Lacmene, and R. Njwe. 1995. Response to supplementary feeding by lactating Zebu cows in northern Cameroon. *Ann. Zootech.* 44:375–375.
- Nyonyo, T., T. Shinkai, and M. Mitsumori. 2014. Improved culturability of cellulolytic rumen bacteria and phylogenetic diversity of culturable cellulolytic and xylanolytic bacteria newly isolated from the bovine rumen. *FEMS Microbiol. Ecol.* 88:528–537. doi:10.1111/1574-6941.12318.
- Obese, F. Y., K. Dwumah, L. K. Adjorlolo, and R. A. Ayizanga. 2018. Effects of feed supplementation on growth, blood parameters and reproductive performance in Sanga and Friesian-Sanga cows grazing natural pasture. *Trop. Anim. Health Prod.* 50:1739–1746. doi:10.1007/s11250-018-1614-7.
- O'Brien, M. D., R. P. Rhoads, S. R. Sanders, G. C. Duff, and L. H. Baumgard. 2010. Metabolic adaptations to heat stress in growing cattle. *Domest. Anim. Endocrinol.* 38:86–94. doi:10.1016/j.domaniend.2009.08.005.
- Offner, A., and D. Sauvant. 2006. Thermodynamic modeling of ruminal fermentations. *Anim. Res.* 55:343–365. doi:10.1051/animres:2006021.
- Ogimoto, K., and S. Imai. 1981. Atlas of Rumen Microbiology. In: Atlas of Rumen Microbiology. Japan Society Press. Tokyo, Japan.
- Ohene-Adjei, S., R. M. Teather, M. Ivan, and R. J. Forster. 2007. Postinoculation Protozoan Establishment and Association Patterns of Methanogenic Archaea in the Ovine Rumen. *Appl. Environ. Microbiol.* 73:4609–4618. doi:10.1128/AEM.02687-06.
- O'Kelly, J. C. 1968a. Comparative studies of lipid metabolism in Zebu and British cattle in a tropical environment. I. Plasma lipid levels of grazing cattle. *Aust. J. Biol. Sci.* 21:1013–1024.

Bibliographie

- O'Kelly, J. C. 1968b. Comparative studies of lipi metabolism in Zebu and British cattle in a tropical environment. II. Blood lipid levels of cattle on different diets. *Aust. J. Biol. Sci.* 21:1025–1032.
- Olbrich, S. E., F. A. Martz, M. E. Tumbleson, H. D. Johnson, and E. S. Hilderbrand. 1971. Serum biochemical and hematological measurements of heat tolerant (Zebu) and cold tolerant (Scotch Highland) heifers. *J. Anim. Sci.* 33:655–658.
- Orpin, C. G. 1975. Studies on the rumen flagellate *neocallimastix frontalis*. *J. Gen. Microbiol.* 91:249–262.
- Osman, M. A., P. S. Allen, G. Bobe, J. F. Coetzee, A. Abuzaid, K. Koehler, and D. C. Beitz. 2010. Chronic metabolic responses of postpartal dairy cows to subcutaneous glucagon injections, oral glycerol, or both. *J. Dairy Sci.* 93:3505–3512. doi:10.3168/jds.2009-2712.
- Ostrowski, S., J. B. Williams, P. Mésochina, and H. Sauerwein. 2006. Physiological acclimation of a desert antelope, Arabian oryx (*Oryx leucoryx*), to long-term food and water restriction. *J. Comp. Physiol. B.* 176:191–201. doi:10.1007/s00360-005-0040-0.
- Ouédraogo-Koné, S., C. Y. Kaboré-Zoungrana, and I. Ledin. 2008. Intake and digestibility in sheep and chemical composition during different seasons of some West African browse species. *Trop. Anim. Health Prod.* 40:155–164. doi:10.1007/s11250-007-9075-4.
- Patra, A. K., and J. Saxena. 2009. The effect and mode of action of saponins on the microbial populations and fermentation in the rumen and ruminant production. *Nutr. Res. Rev.* 22:204–219. doi:10.1017/S0954422409990163.
- Patra, A. K., J. Stiverson, and Z. Yu. 2012. Effects of quillaja and yucca saponins on communities and select populations of rumen bacteria and archaea, and fermentation in vitro. *J. Appl. Microbiol.* 113:1329–1340. doi:10.1111/j.1365-2672.2012.05440.x.
- Patra, A. K., and Z. Yu. 2013. Effective reduction of enteric methane production by a combination of nitrate and saponin without adverse effect on feed degradability, fermentation, or bacterial and archaeal communities of the rumen. *Bioresour. Technol.* 148:352–360. doi:10.1016/j.biortech.2013.08.140.
- Perrier, R., Ferchal, E., C. Durier, and M. Doreau. 1994. Effect of undernutrition on the ability of the sheep rumen to absorb volatile fatty acids. *Reprod. Nutr. Dev.* 34: 341-347.
- Piantoni, P., C. M. Ylloja, and M. S. Allen. 2015. Feed intake is related to changes in plasma nonesterified fatty acid concentration and hepatic acetyl CoA content following feeding in lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 98:6839–6847. doi:10.3168/jds.2014-9085.
- Pinares-Patiño, C. S., R. Baumont, and C. Martin. 2003. Methane emissions by Charolais cows grazing a monospecific pasture of timothy at four stages of maturity. *Can. J. Anim. Sci.* 83:769–777. doi:10.4141/A03-034.

Bibliographie

- Pitta, D. W., W. E. Pinchak, S. E. Dowd, J. Osterstock, V. Gontcharova, E. Youn, K. Dorton, I. Yoon, B. R. Min, J. D. Fulford, T. A. Wickersham, and D. P. Malinowski. 2010. Rumen Bacterial Diversity Dynamics Associated with Changing from Bermudagrass Hay to Grazed Winter Wheat Diets. *Microb. Ecol.* 59:511–522. doi:10.1007/s00248-009-9609-6.
- Plath-Gabler, A., C. Gabler, F. Sinowatz, B. Berisha, and D. Schams. 2001. The expression of IGF-1 family and GH receptor in the bovine mammary gland. *J. Endocrinol.* 168:39–48.
- Ponter, A. A., C. Douar, J.-P. Mialot, H. Benoit-Valiergue, and B. Grimard. 2000. Effect of underfeeding post-partum Charolais beef cows on composition of plasma non-esterified fatty acids. *Anim. Sci.* 71:243–252. doi:10.1017/S1357729800055077.
- Popova, M., D. P. Morgavi, Doreau, and C. Martin. 2011. Production de méthane et interactions microbiennes dans le rumen. *Inra Prod. Anim.* 24:447–460.
- Qin, N., A. R. Bayat, E. Trevisi, A. Minuti, p. Kairenius, S. Viitala, M. Mutikainen, H. Leskinen, K. Elo, T. Kokkonen, and J. Vikki. 2018. Dietary supplement of conjugated linoleic acids or polyunsaturated fatty acids suppressed the mobilization of body fat reserves in dairy cows at early lactation through different pathways. *J. Dairy Sci.* 101:7954–7970.
- Ramin, M., and P. Huhtanen. 2013. Development of equations for predicting methane emissions from ruminants. *J. Dairy Sci.* 96:2476–2493. doi:10.3168/jds.2012-6095.
- Ramírez-Restrepo, C. A., C. Tan, C. J. O'Neill, N. López-Villalobos, J. Padmanabha, J. Wang, and C. S. McSweeney. 2016. Methane production, fermentation characteristics, and microbial profiles in the rumen of tropical cattle fed tea seed saponin supplementation. *Anim. Feed Sci. Technol.* 216:58–67. doi:10.1016/j.anifeedsci.2016.03.005.
- Rensch, J., and M. Chiesi. 1996. Regulation of ob gene mRNA levels in cultured adipocytes. *FEBS Lett.* 379:55–59.
- Reynolds, C. K., B. Dürst, B. Lupoli, D. J. Humphries, and D. E. Beaver. 2004. Visceral tissue mass and rumen volume in dairy cows during the transition from late gestation to early lactation. *J. Dairy Sci.* 87:961–971.
- Ribeiro, G. O., R. J. Gruninger, A. Badhan, and T. A. McAllister. 2016. Mining the rumen for fibrolytic feed enzymes. *Anim. Front.* 6:20–26. doi:10.2527/af.2016-0019.
- Rira, M., Morgavi, D.P., Archimède, H., Marie-Magdeleine, C., Popova, M., Bousseboua, H., and DO+oreaau, M. 2015. Potential of tannin-rich plants for modulating ruminal microbes and ruminal fermentation in sheep. *J. Anim. Sci.* 334-347.
- Rishmawi, K., and S. Prince. 2016. Environmental and Anthropogenic Degradation of Vegetation in the Sahel from 1982 to 2006. *Remote Sens.* 8 (948): 1-27. doi:10.3390/rs8110948.

Bibliographie

Roath, L. R., and W. C. Krueger. 1982. Cattle Grazing and Behavior on a Forested Range. *J. Range Manag.* 35 (3):332-338. doi:10.2307/3898312.

Robelin, J., and L. Casteilla. 1990. Différenciation croissance et développement du tissu adipeux. *Inra Prod. Anim.* 3:243-252.

Robinson, D.L., Goopy, J., Hegarty, R.S. 2010. Can rumen methane production be predicted from volatile fatty acid concentrations ? *Anim. Prod. Sci.* 50: 630-636.

Russel, J. B., and J. L. Rychlik. 2001. Factors that alter rumen microbial ecology. *Science.* 292:1119-1122.

Samuelson, B., K. Uvnäs-Moberg, R. C. Gorewit, and K. Svennersten-Sjaunja. 1996. Profiles of the hormones somatostatin, gastrin, CCK, prolactin, growth hormone, oxytocin and cortisol. II. In dairy cows that are milked during food deprivation. *Livest. Prod. Sci.* 46:57-64.

Sauvant, D., S. Giger-Reverdini, A. Serment, and L. Broudiscou. 2011. Influences des régimes et de leur fermentation dans le rumen sur la production de méthane par les ruminants. *Inra Prod. Anim.* 24:433-446.

Schären, M., J. Frahm, S. Kersten, U. Meyer, J. Hummel, G. Breves, and S. Dänicke. 2018. Interrelations between the rumen microbiota and production, behavioral, rumen fermentation, metabolic, and immunological attributes of dairy cows. *J. Dairy Sci.* 101:4615-4637. doi:10.3168/jds.2017-13736.

Schlecht, E., M. Blümmel, and K. Becker. 1999. The Influence of the Environment on Feed Intake of Cattle in Semi-Arid Africa. 19:167-185.

Sejrsen, K., T. Hvelplund, M. O. Nielsen, and International Symposium on Ruminant Physiology, eds. 2008. Ruminant physiology: digestion, metabolism and impact of nutrition on gene expression, immunology and stress. Reprint. Academic Publ, Wageningen.

Sharma, B. K., M. J. Vandehaar, and N. K. Ames. 1994. Expression of Insulin-like Growth Factor-1 in cows at different stages of lactation and in late lactation cows treated with somatotropin. *J. Dairy Sci.* 77:2232-2241.

Sinowatz, F., D. Schams, S. Kölle, A. Plath, and D. Lincoln. 2000. Cellular localisation of GH receptor in the bovine mammary gland during mammogenesis, lactation and involution. *J. Endocrinol.* 166:503-510.

Skillman, L. C., A. F. Toovey, A. J. Williams, and A.-D. G. Wright. 2006. Development and Validation of a Real-Time PCR Method To Quantify Rumen Protozoa and Examination of Variability between Entodinium Populations in Sheep Offered a Hay-Based Diet. *Appl. Environ. Microbiol.* 72:200-206. doi:10.1128/AEM.72.1.200-206.2006.

Smith, A. H., E. Zoetendal, and R. I. Mackie. 2005. Bacterial Mechanisms to Overcome Inhibitory Effects of Dietary Tannins. *Microb. Ecol.* 50:197-205. doi:10.1007/s00248-004-0180-x.

Bibliographie

- Smith, S. B., and J. D. Crouse. 1984. Relative contributions of acetate, lactate and glucose to lipogenesis in bovine intramuscular and subcutaneous adipose tissue. *J. Nutr.* 114:792–800.
- Soltan, Y. A., A. S. Morsy, S. M. A. Sallam, R. C. Lucas, H. Louvandini, M. Kreuzer, and A. L. Abdalla. 2013. Contribution of condensed tannins and mimosine to the methane mitigation caused by feeding *Leucaena leucocephala*. *Arch. Anim. Nutr.* 67:169–184. doi:10.1080/1745039X.2013.801139.
- Sorg, D., G. F. Difford, S. Mühlbach, B. Kuhla, H. H. Swalve, J. Lassen, T. Strabel, and M. Pszczola. 2018. Comparison of a laser methane detector with the GreenFeed and two breath analysers for on-farm measurements of methane emissions from dairy cows. *Comput. Electron. Agric.* 153:285–294. doi:10.1016/j.compag.2018.08.024.
- Sowell, B. F., J. C. Mosley, and J. G. P. Bowman. 2000. Social behavior of grazing beef cattle: Implications for management. *J. Anim. Sci.* 77:1. doi:10.2527/jas2000.00218812007700ES0021x.
- Srikandakumar, A., and E. H. Johnson. 2004. Effect of Heat Stress on Milk Production, Rectal Temperature, Respiratory Rate and Blood Chemistry in Holstein, Jersey and Australian Milking Zebu Cows. *Trop. Anim. Health Prod.* 36:685–692. doi:10.1023/B:TROP.0000042868.76914.a9.
- Stock, F., and D. Gifford-Gonzalez. 2013. Genetics and African Cattle Domestication. *Afr. Archaeol. Rev.* 30:51–72. doi:10.1007/s10437-013-9131-6.
- Stumpf, M. T., V. Fischer, C. M. McManus, G. J. Kolling, M. B. Zanela, C. S. Santos, A. S. Abreu, and P. Montagner. 2013. Severe feed restriction increases permeability of mammary gland cell tight junctions and reduces ethanol stability of milk. *animal.* 7:1137–1142. doi:10.1017/S1751731113000128.
- Suen, G., P. J. Weimer, D. M. Stevenson, F. O. Aylward, J. Boyum, J. Deneke, C. Drinkwater, N. N. Ivanova, N. Mikhailova, O. Chertkov, L. A. Goodwin, C. R. Currie, D. Mead, and P. J. Brumm. 2011. The Complete Genome Sequence of *Fibrobacter succinogenes* S85 Reveals a Cellulolytic and Metabolic Specialist. W. Li, editor. *PLoS ONE.* 6:1–14. doi:10.1371/journal.pone.0018814.
- Sutton, J. D., I. C. Hart, W. H. Brosters, R. J. Elliott, and E. Schuller. 1986. Feeding frequency for lactating cows: effects on rumen fermentation and blood metabolites and hormones. *Br. J. Nutr.* 56:181–192. doi:10.1079/BJN19860098.
- Taira, S., M. Ono, and N. Matsumoto. 1997. Reduction of persimmon astringency by complex formation between pectin and tannins. *Postharvest Biol. Technol.* 12:265–271.
- Tajima, K., R. I. Aminov, T. Nagamine, K. Ogata, M. Nakamura, H. Matsui, and Y. Benno. 1999. Rumen bacterial diversity as determined by sequence analyses of 16S rDNA libraries. *FEMS Microbiol. Ecol.* 29:156–169.

Bibliographie

- Tajima, K., S. Arai, O. Koretsugu, T. Nagamine, H. Matsui, M. Nakamura, R. I. Aminov, and Y. Benno. 2000. Rumen bacterial community transition during adaptation to high-grain diet. *Environ. Microbiol.* 1–12.
- Takenaka, A., K. Tajima, M. Mitsumori, and H. Kajikawa. 2004. Fiber digestion by rumen ciliate protozoa. *Microbes Environ.* 19:203–210.
- Tan, H. Y., C. C. Sieo, N. Abdullah, J. B. Liang, X. D. Huang, and Y. W. Ho. 2011. Effects of condensed tannins from *Leucaena* on methane production, rumen fermentation and populations of methanogens and protozoa in vitro. *Anim. Feed Sci. Technol.* 169:185–193. doi:10.1016/j.anifeedsci.2011.07.004.
- Tappan, G. G., M. Sall, E. C. Wood, and M. Cushing. 2004. Ecoregions and land cover trends in Senegal. *J. Arid Environ.* 59:427–462. doi:10.1016/j.jaridenv.2004.03.018.
- Thivend, P., G. Fonty, J. P. Jouany, M. Durand, and P. Gouet. 1985. Le fermenteur rumen. *Reprod. Nutr. Dev.* 25:729–753.
- Touré, O., and J. Arpaillange. 1986. *Peul du Ferlo*. L'Harmattan. PARIS.
- Tourrand, J.-F. 2000. *L'élevage dans la révolution agricole au Waalo, delta du fleuve Sénégal*. CIRAD.
- Tucker, H. A. 2000. Symposium: hormonal regulation of milk synthesis. *J. Dairy Sci.* 83:874–884.
- Van der Giezen, M., B. Rechinger, I. Svendsen, R. Durand, R. P. Hirt, M. Fèvre, T. M. Embley, and R. A. Pins. 1997. A mitochondrial-like targeting signal on the hydrogenosomal malic enzyme from the anaerobic fungus *Neocallimastix frontalis*: support for the hypothesis that hydrogenosomes are modified mitochondria. *Mol. Microbiol.* 23:11–21.
- Van der Giezen, M., D. J. Slotboom, D. S. Horner, P. L. Dyal, M. Harding, G.-P. XuE, T. M. Embley, and E. R. S. Kunji. 2002. Conserved properties of hydrogenosomal and mitochondrial ADP/ATP carriers: a common origin for both organelles. *EMBO J.* 21:572–579.
- Van Saun, R. J. 2016. Indikatoren für Risiken bei Kühen in der Transitphase – eine Übersicht zu metabolischen Profilen. *Tierärztl. Prax. Ausg. G Großtiere Nutztiere.* 44:118–126. doi:10.15653/TPG-150947.
- Van Soest, P. J. 1967. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. IV. Determination of plant cell-wall constituents. *J. Assoc. Off. Anal. Chemistry.* 50:50–55.
- Van Soest, P. J. 1968. The determination of lignin and cellulose in acid-detergent fibre with permanganate. *J. Assoc. Off. Anal. Chemistry.* 51:780–785.
- Vanholme, R., B. Demedts, K. Morreel, J. Ralph, and W. Boerjan. 2010. Lignin Biosynthesis and Structure. *Plant Physiol.* 153:895–905. doi:10.1104/pp.110.155119.

Bibliographie

- Vincke, C., I. Diédhiou, and M. Grouzis. 2010. Long term dynamics and structure of woody vegetation in the Ferlo (Senegal). *J. Arid Environ.* 74:268–276. doi:10.1016/j.jaridenv.2009.08.006.
- Voncken, F., B. Boxma, J. Tjaden, A. Akhmanova, M. Huynen, F. Verbeek, A. G. M. Tielens, I. Haferkamp, H. E. Neuhaus, G. Vogels, M. Veenhuis, and J. H. P. Hackstein. 2002. Multiple origins of hydrogenosomes: functional and phylogenetic evidence from the ADP/ATP carrier of the anaerobic chytrid *Neocallimastix* sp. *Mol. Microbiol.* 44:1441–1454.
- Wallis de Vries, M. F. 1995. Estimating forage intake and quality in grazing cattle: a reconsideration of the hand-plucking method. *J. Range Manag.* 48:370–375.
- Weimer, P. J., G. C. Waghorn, C. L. Odt, and D. R. Mertens. 1999. Effect of diet on populations of three species of ruminal cellulolytic bacteria in lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 82:122–134.
- Weimer, P. J., N. P. J. Price, O. Kroukamp, L.-M. Joubert, G. M. Wolfaardt, and W. H. Van Zyl. 2006. Studies of the Extracellular Glycocalyx of the Anaerobic Cellulolytic Bacterium *Ruminococcus albus* 7. *Appl. Environ. Microbiol.* 72:7559–7566. doi:10.1128/AEM.01632-06.
- Williams, A. G., and N. H. Strachan. 1984. Polysaccharide degrading enzymes in microbial populations from the liquid and solid fractions of bovine rumen digesta. *Can. J. Anim. Sci.* 64:58–59.
- Williams, C. M., J.-S. Eun, J. W. MacAdam, A. J. Young, V. Fellner, and B. R. Min. 2011. Effects of forage legumes containing condensed tannins on methane and ammonia production in continuous cultures of mixed ruminal microorganisms. *Anim. Feed Sci. Technol.* 166–167:364–372. doi:10.1016/j.anifeedsci.2011.04.025.
- Williams, G. L., M. Amstalden, M. R. Garcia, R. L. Stanko, S. E. Nizielski, C. D. Morrison, and D. H. Keisler. 2002. Leptin and its role in the central regulation of reproduction in cattle. *Domest. Anim. Endocrinol.* 23:339–349.
- Williamson, D. H., and J. D. Mellanby. 1974. Hydroxybutyrate. In: Bergmeyer HB, editor. *Methods of enzymatic analysis*. New York Academic Press. p. 1836–9.
- Wrede, C., A. Dreier, S. Kokoschka, and M. Hoppert. 2012. Archaea in Symbioses. *Archaea.* 2012:1–11. doi:10.1155/2012/596846.
- Wright, A.-D. G., B. A. Dehority, and D. H. Lynn. 1997. Phylogeny of the rumen ciliates *Endotidinium*, *Epidinium* and *Polysplastron* (Litostomatea: Entodiniomorpha) inferred from small subunit ribosomal RNA sequences. *J. Eukaryote Microbiol.* 44:61–67.
- Wright, A.-D. G., C. H. Auckland, and D. H. Lynn. 2007. Molecular Diversity of Methanogens in Feedlot Cattle from Ontario and Prince Edward Island, Canada. *Appl. Environ. Microbiol.* 73:4206–4210. doi:10.1128/AEM.00103-07.
- Yañez-Ruiz, D. R., A. Bannink, J. Djikstra, E. Kebreab, D. P. Morgavi, P. O’Kiely, C. K. Reynolds, A. Schwarm, K. J. Shingfield, Z. Yu, and A. N. Hristiv. 2016. Design, implementation and interpretation

Bibliographie

of in vitro batch culture experiments to assess enteric methane mitigation in ruminants—a review. *Anim. Feed Sci. Technol.* 216:1–18.

Yarlett, N., G. S. Coleman, A. G. Williams, and D. Lloyd. 1984. Hydrogenosomes in known species of rumen entodiniomorphid protozoa. *FEMS Microbiology Lett.* 21:15–19.

Zhou, M., E. Hernandez-Sanabria, and L. L. Guan. 2009. Assessment of the Microbial Ecology of Ruminal Methanogens in Cattle with Different Feed Efficiencies. *Appl. Environ. Microbiol.* 75:6524–6533. doi:10.1128/AEM.02815-08.

Zieba, D. A., M. Amstalden, M. N. Maciel, D. H. Keisler, N. Raver, A. Gertler, and G. L. Williams. 2003. Divergent Effects of Leptin on Luteinizing Hormone and Insulin Secretion are Dose Dependent. *Exp. Biol. Med.* 228:325–330. doi:10.1177/153537020322800312.

Zilber-Rosenberg, I., and E. Rosenberg. 2008. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution. *FEMS Microbiol. Rev.* 32:723–735. doi:10.1111/j.1574-6976.2008.00123.x.

Annexes

Annexe 1. 1 Calendrier de présence des vaches expérimentales aux périodes de prélèvements

		Période de prélèvements plasma et jus de rumen							
		216			2017				
Troupeau	Vache	mi-juillet	Fin-août	Fin-octobre	Fin-janvier	Début-avril	Début-juin	Début-août	Fin-octobre
INT 1	JM	X	X	X	X				
	BS	X	X	X					
	JR	X	X	X					
INT 2	CH	X	X	X	X	X	X		X
	JO	X	X	X	X	X	X	X	X
	JU	X	X	X	X	X	X	X	X
	WC					X	X	X	
	WS					X	X	X	
TRAD 1	JA	X	X	X	X	X	X		
	SA	X	X	X	X	X			
	SO	X	X	X	X	X			
	GS	X	X	X	X	X	X		X
	CG	X	X	X					
	GI	X	X	X	X	X	X		X
INT 3	WO				X	X	X	X	X
	CY				X	X	X	X	X
	WU				X	X	X	X	X
	ND				X	X	X		
TRAD 2	WK				X	X	X	X	X
	WS				X	X	X	X	X
	MG				X	X	X	X	X
	DJ				X	X	X		

Dispositifs de fermentation *in vitro*

Principe de la fermentation *in vitro*

Reproduction dans un rumen artificiel de la fermentation entérique dans des conditions physico chimiques les plus représentatives de la fermentation *in vivo*.

Réalisation standard de la fermentation *in vitro*

- Fermenteur (flacon hermétique)
- Substrat homogène (séché-broyé)
- Inoculum: jus de rumen débarrassé des résidus végétaux du rumen (filtrage)
- Tampon, mimétique de la salive du ruminant
- Solution minérale et vitaminée

Le substrat (végétal, concentré, mixte) est réhumidifié dans la solution tampon en condition anaérobie (sous flux de CO₂). Les solutions tampons dérivent de la salive artificielle conçue par MacDougal, dont la composition a peu changée et à laquelle a été ajouté des éléments limitants (zinc, biotine, Phosphore, Dehoerty and Jonson 1961, Senshu 1980, Theodorou 1995).

Toute fermentation *in vitro* est opérée en anaérobie à 39°C sur quelques jours, et les gaz produits mesurés par chromatographie. Selon les protocoles il peut s'agir de fermentation stationnaire, en flux continu ou semi-continu, dont le recueil des gaz de fermentation s'effectue manuellement ou de manière automatisée (Rusitec).

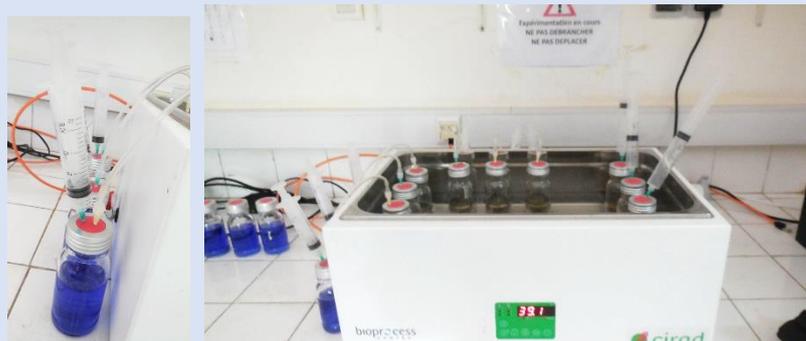
AMPTS II

Appareil permettant la fermentation anaérobie lente (plusieurs semaines) d'un substrat par un inoculum microbien non ruminal (méthanisation). L'estimation de la quantité de CH₄ produit et obtenue par élimination des autres gaz produits lors de la fermentation. Le dispositif se compose de 3 unités en séries: 1) fermentation – 2) piégeage de gaz hors méthane – 3) mesure du méthane. L'unité de fermentation (flacon au bain marie) est hermétique et les gaz produits (CO₂ + CH₄) au fur et à mesure sont dirigés vers l'unité de piégeage du CO₂ (flacons remplis de soude à 3M), de laquelle seul le méthane va s'échapper jusqu'à l'unité de mesure par un tube flexible. L'unité de mesure transforme le CH₄ en bulle de volume calibré qu'une bascule compte et enregistre sur la carte mémoire de l'appareil. Volume total de CH₄ produit = Nb bulles x volume standardisé.

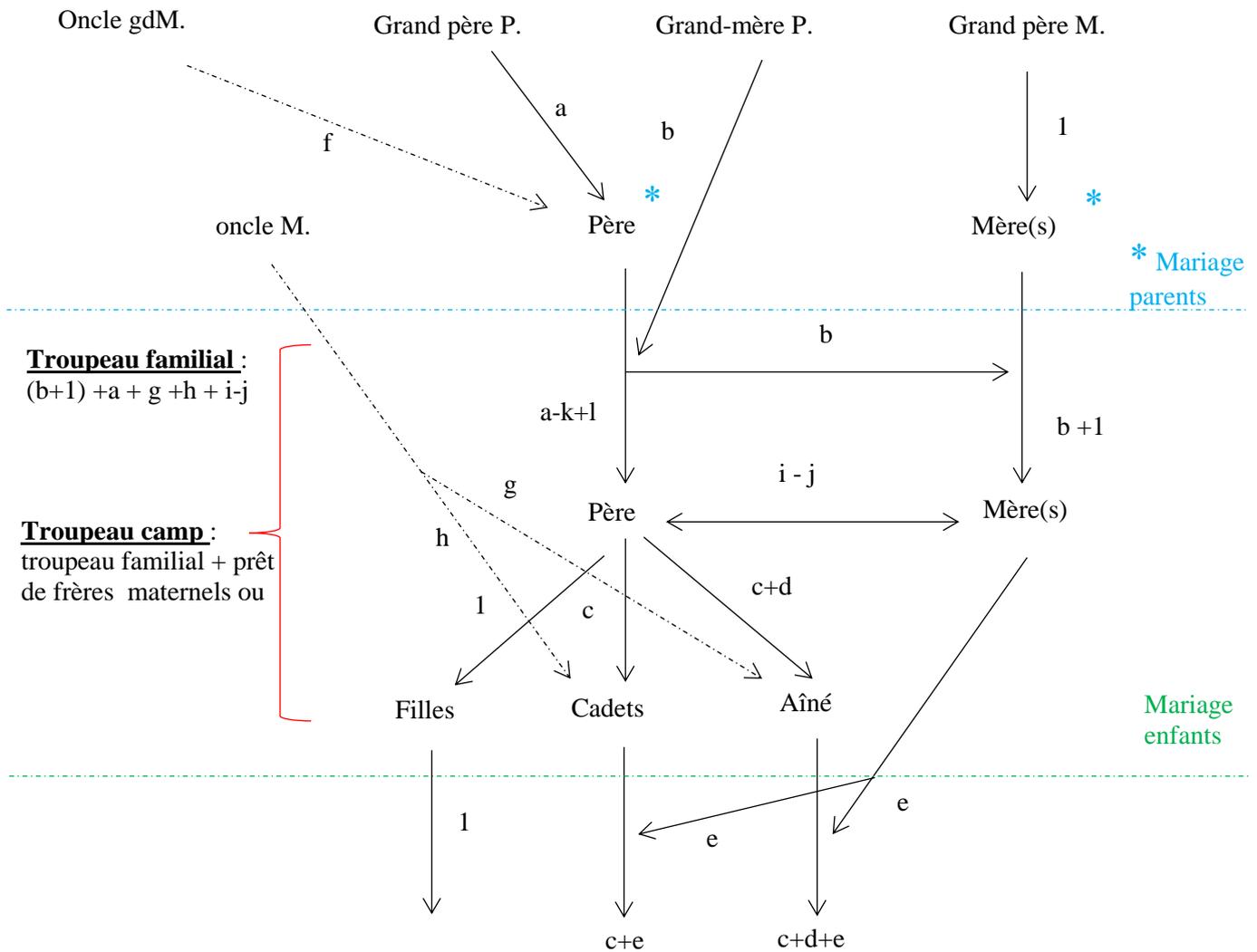


Dispositif alternatif

Dispositif simplifié des 3 unités en série de l'AMPTSII, comprenant des flacons de fermentation reliés par un tube flexible à l'unité de piégeage (flacon contenant de la soude 3M) dans laquelle est fichée une seringue qui recueille le CH₄ et dont le volume est par hypothèse uniquement du méthane.

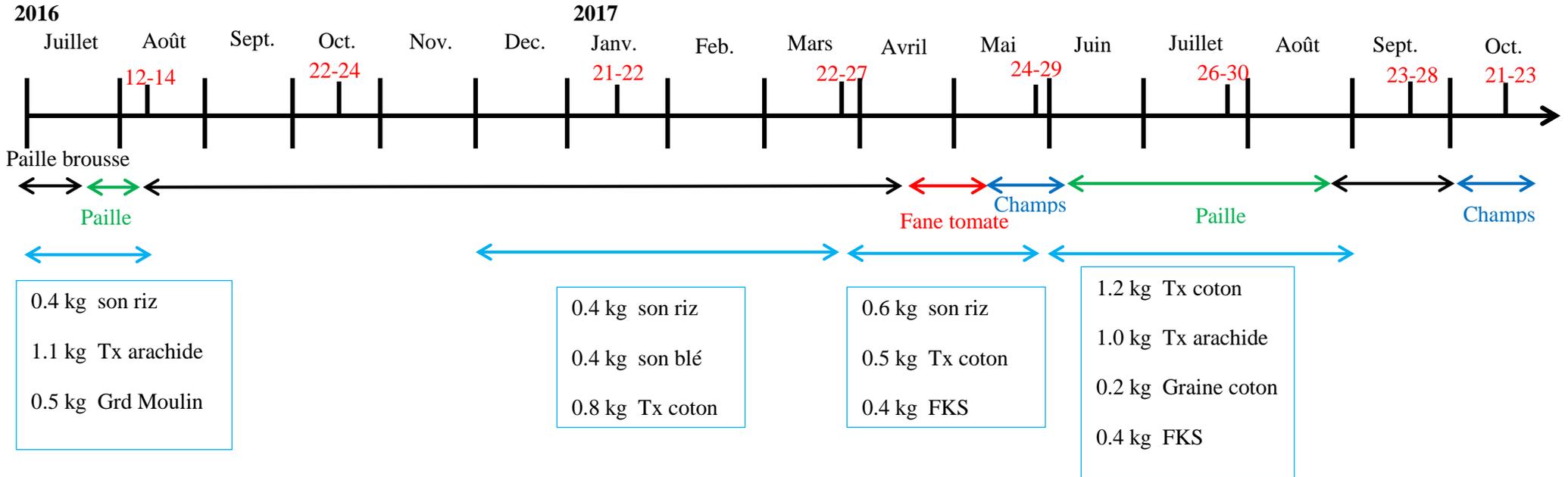


Annexe 1. 3 Constitution du troupeau familial

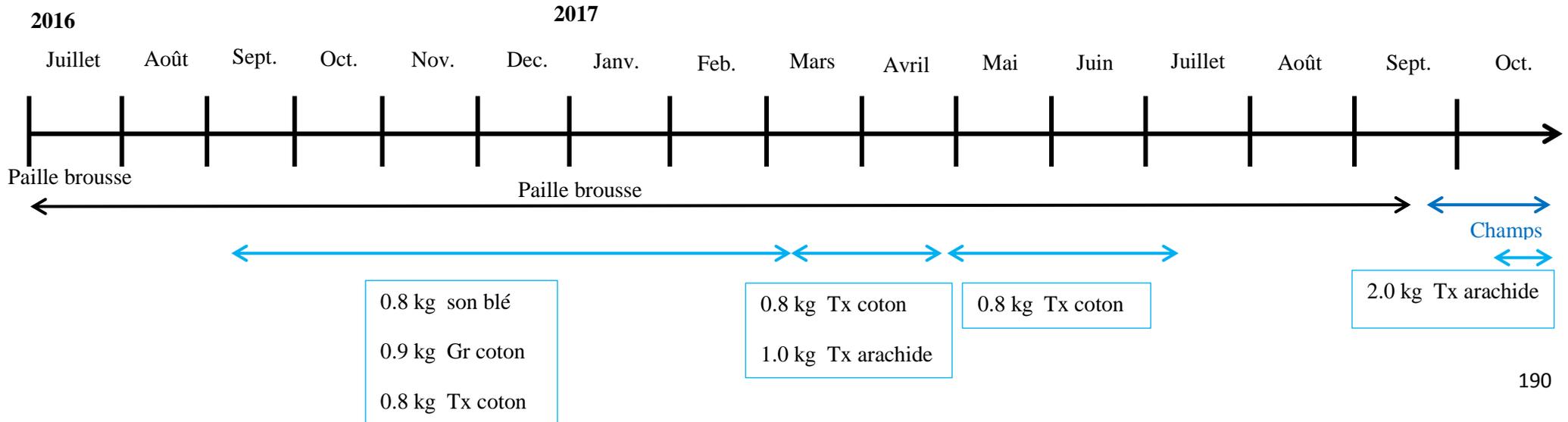


P : paternel, M :maternel, gdM : grand maternel; **a**: don du grand père à son fils; **b**: don de la mère pour la dote à la ou les épouses; **f**: don des oncles (facultatif); **1**: 1 vache est donnée à la fille rarement plus; **i-j**: le troupeau commun aux époux comprenant les animaux nés dans le troupeau et les ventes de ces naissances; **k**: vente des animaux propres au père; **l**: achat d'animaux devenant la propriété du père; **c**: cadeau du père à ses fils puinés; **c+d**: cadeau du père au fils aîné avantagé par rapport aux cadets; **e**: don pour la dote de la mère à ses fils; **g et h**: cadeau des oncles maternels à leurs neveux (facultatif). Parfois $c + (c+d)+1 \neq (a+l-k)$ car tout n'est pas cédé du vivant du père et ce qui reste conformément à l'islam revient à celui qui reprend le camp. D'après (Touré and Arpaillage, 1986).

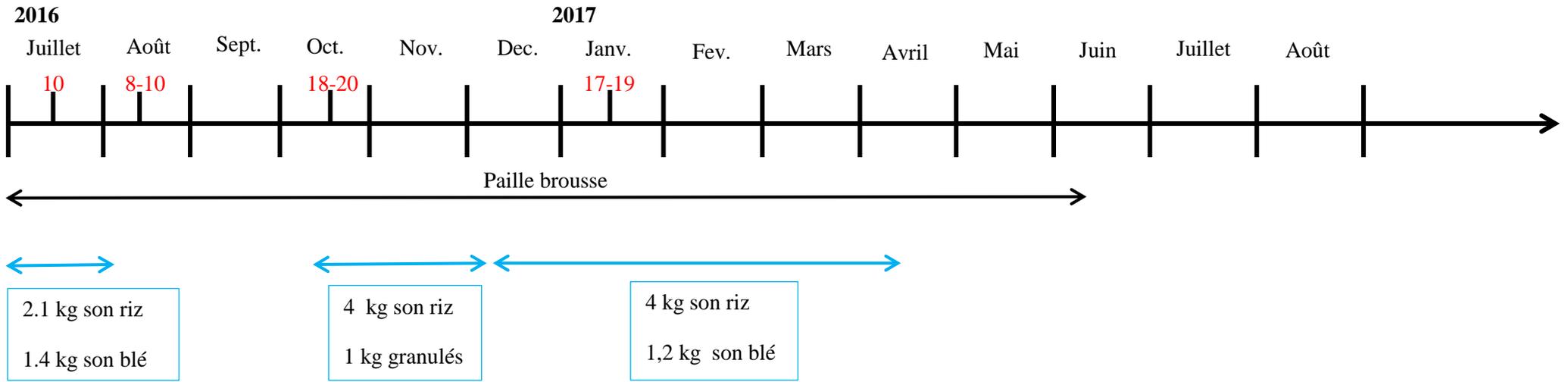
Troupeau INT2



Troupeau INT3



Troupeau INT1



The dynamics of seasonal body conditions of Zebu gobra cows, related to pastoral practices in Northern Senegal.

Take home In the Sahel, the body condition of the Zebu Gobra is mainly influenced by the seasons, but is also modulated by a set of other management, grazing or feeding practices adopted by the livestock keepers.

Introduction Rearing cattle in Senegal mainly relies on extensively managed natural pasturelands which impose seasonal feed shortages caused by fluctuating biomass availability and quality. *Pular* livestock keepers are specialised in livestock husbandry, whose practices are adapted to seasonal availability of natural forages. The *Pular* calendar comprises 5 seasons: *Ndugu* (July to September), *Kawlé* (October-November), *Dabundé* (December-February), *Ceedu* (March-May), *Ceetel* (May-June), which respectively correspond to: green abundant herbaceous forages, dry abundant herbaceous, dry herbaceous, dry scarce herbaceous, very scarce herbaceous and ligneous forages. In the local traditional transhumant (**TRA**) system, cows lose a lot of weight during the harshest periods. A first objective of this work was to get new insights into the progression of the body condition of cows over several consecutive seasons. A second objective was to evaluate the effects of incorporating alternative management and feeding practices on their liveweight (**LW**) and body condition score (**BCS**).

Material and methods Regular monitoring of Zebu Gobra cows ($n = \text{approx. } 10$ cows per system) was carried out in two contrasted systems (i.e. TRA and intensified; **INT**) – each implying different management and feeding practices. The TRA is based on extensive grazing of natural grasses and ligneous forages, controlled access to drinking water and negligible feed supplementation (< 1 kg of cotton oilcake during the worst BCS periods of the cows). In contrast, the INT herders rent fields after harvests and buy some brans and cereals (rice and wheat) during *Ceedu* and *Ceetel*. One field visit every 2 months was carried out during 15 months (i.e. from mid-July 2016 to late-October 2017). Measurements of individual LW and BCS were undertaken after hand milking early morning in cows equally distributed in 2 exploitations per system. The LW was estimated from replicated thoracic perimeter measures each time (Dodo et al., 2001). The BCS was estimated by visual assessment adapted from the scale proposed by Edmonson et al. (1989). The R software was used for data processing.

Results & Discussion

High intra-system variability between the cows monitored was observed for both parameters regardless of the herd or the system (Figure 1). Therefore, no statistical differences were detected throughout the whole experiment or within periods. The exception was a higher BCS of TRA cows ($P < 0.005$) in October (*Kawlé*). However, as expected an overall tendency of decreasing cows' LW and BCS was observed during *Ceedu* and *Ceetel*, with an odd situation in August 2017 due to an interruption of early rains in June, leading to a break in the normal vegetation cycle and consequently a lack of forages (Figure 1). Globally, and contrarily to our initial hypothesis, a visual superiority of LW was observed in TRA cows. We speculate that rather than the feeding system *per se*, this was likely due to other factors such as particularities linked to the handling or management of the livestock. However, it must be taken into account that the dry seasons of 2016 and 2017 were not representative of harsh drought, thus we could speculate that in a more severe scenario, different results could be found.

Conclusions

The body condition of cows extensively reared under the conditions of the Northern Senegal is affected by typical factors such as seasons, and transitions through physiological status and their inherent energy balances. In addition, our results also suggest that livestock keeper skills and management of basal natural pastures and additional feed resources are key factors affecting the condition of the animals (verified by high variability between individuals).

Acknowledgments This Research was supported by CIRAD, INRA-SELMET Montpellier SupAgro (France) and the ISRA of Dakar (Senegal).

References

- Edmonson A.J., et al. 1989. A body condition chart for Holstein Dairy cow. *Journal of Dairy Science*. 72-78.
Dodo K., et al. 2001. Utilisation de la barymétrie pour l'estimation du poids chez le zebu Azawak au Niger. *Revue Elevage Med. Vet. Pays Trop.* 54 :63-68.

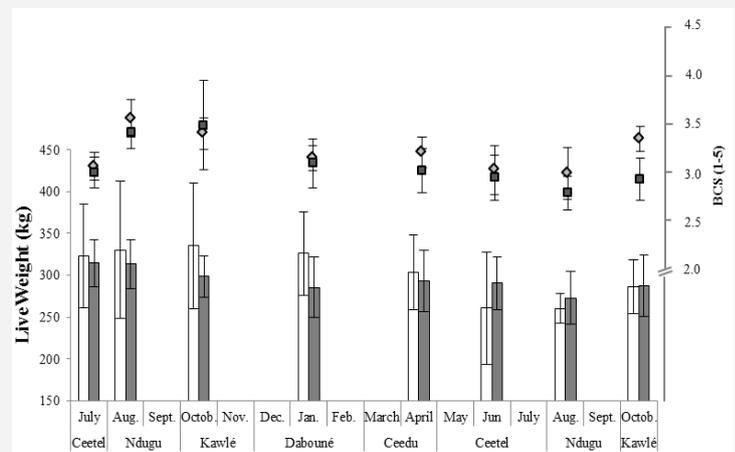


Figure 1: Seasonal dynamics of LW (bars) and BCS (dots) as affected by practices (TRA: white bars and diamond dots; INT: grey bars and square dots).

Annexe 1. 6 Colloque Pastoralisme dans le courant des changements globaux : défis, enjeux et perspectives 2017, Dakar, Sénégal

Abrotir ou paître? Les ligneux contribueraient-ils à réduire les émissions de méthane entérique?

BOIS B., ASSOUMA MH., GONZALEZ-GARCIA E., ICKOWICZ A., MORGAVI D., GUERRIN H., NABENEZA S., LECOMTE P.

Présentés au colloque P2CG : le Pastoralisme dans le Courant des Changements Globaux, Dakar, Sénégal.

Le méthane entérique, représente une source importante de Gaz à effet de serre générés par l'élevage. En Afrique de l'Ouest les systèmes pastoraux traditionnels utilisent essentiellement les ressources herbacées naturelles, et périodiquement les fourrages ligneux, pour lesquels les niveaux d'émissions de méthane sont peu connus. Dans une approche prospective l'étude capitalise une importante base de données de fourrages ligneux et herbacés, dont la composition chimique a été prédite par SPIR et le potentiel méthanogène calculé selon les modèles de Sauvante et al. (2011) et Jayanegara et al. (2012). Les résultats révèlent que les fourrages ligneux et les graminées tropicales ont tendances à émettre en moyenne plus de CH₄, que les graminées tempérées (+ 10.3 et + 7.0 %). Toutefois lorsqu'elle est prise en compte leur teneur en tanins contribuerait à réduire la production potentielle de CH₄ (16.8% et 2.3 % respectivement) nuancant les émissions potentielles de méthane.

To graze or to browse? Could forage tree help to mitigate enteric methane emissions?

BOIS B., ASSOUMA MH., GONZALEZ GARCIA E., ICKOWICZ A., MORGAVI D., GUERRIN H., NABENEZA S., LECOMTE P.

Enteric methane is one of the main sources of Green House Gaz produced by ruminant livestock. Traditional pastoral systems use local natural grassland resources for livestock feeding, including a wide diversity of ligneous forages browsed by ruminants in West Africa. However few studies assessed the methane emissions of such forages. This study analyzed a large collection of ligneous and herbaceous forages, looking for estimating their methanogenic potential by using their biochemical composition predicted by NIRS and two models available in the literature (Sauvante et al. 2011, Jayanegara et al. 2012). Results showed a higher CH₄ production in ligneous forages and tropical grasses when compared to tempered grasses (+10.3 vs+7.0 % respectively). However, ligneous forages contain some tannins at higher concentrations, which according to the models would tend to decrease the methanogenic potential (-16.8% and -2.3%), thus nuancing the first methane emissions results.

INTRODUCTION

L'alimentation des bovins en région sahélienne, varie au cours des saisons avec un apport important en feuilles, branches et gousses d'arbres et arbustes, pour compenser la pénurie d'herbacée en période sèche et de soudure. Les rations composées de graminées sèches et de ligneux sont considérées comme peu nutritives et susceptibles d'accroître les émissions de méthane entérique (méthane produit lors de la digestion des aliments dans le rumen) (Gerber et al. 2011). Cependant les ligneux produisent des composés secondaires (huiles essentielles, saponines ou tanins) qui agissent sur les microorganismes du rumen, contribuant à diminuer la production de méthane entérique. L'objectif de la présente analyse est donc d'évaluer le potentiel méthanogène d'un ensemble de fourrage ligneux et le possible impact des composés secondaires qu'ils concentrent sur ce potentiel.

Tableau1 Composition moyenne des fourrages en pourcentage de matière sèche (MS). MO : matière organique ; MOD : matière organique digestible ; FDN : fibre détergent neutre ; FDA : fibre détergent acide; ADL : Lignine sulfurique.

Constituants (%MS)	Herbacées (284)		Fourrages ligneux (724)	
	Tempérée (132)	Tropicale (152)	Feuilles (609)	Gousses (115)
MO	90.25 ± 2.057	90.41 ± 3.37	89.53 ± 5.88	92.26 ± 5.75
MOD	63.13 ± 6.39	52.51 ± 5.70	49.93 ± 9.59	55.08 ± 10.16
Cellulose Brute	26.30 ± 5.39	32.25 ± 4.42	23.44 ± 8.09	25.92 ± 9.35
Protéine	16.44 ± 5.56	10.83 ± 4.76	14.23 ± 5.3	14.31 ± 6.52
FDN	53.62 ± 10.10	67.35 ± 6.78	43.32 ± 11.60	44.15 ± 13.04
FAD	29.69 ± 5.92	36.72 ± 5.21	32.97 ± 10.10	33.28 ± 10.76
ADL	3.86 ± 1.67	5.47 ± 2.59	13.63 ± 5.82	11.17 ± 4.48
Tanins condensés TC	2.5 ± 1.17	2.7 ± 1.19	8.37 ± 4.42	7.24 ± 5.29

Annexes

1.2. EVALUATION DU POTENTIEL METHANOGENE

Le potentiel méthanogène P_{CH_4} d'un fourrage correspond à la quantité de méthane produite lorsque ce fourrage est fermenté avec du jus de rumen frais dans un rumen artificiel. Cette technique dite *in-vitro* fournit la quantité de méthane produit par unité (g ou kg) de MS ou de MOD pour un temps fixe. Le P_{CH_4} des échantillons a été calculé grâce aux modèles de Sauvant et al. (2011), prenant en compte la MOD seule, et de Jayanegara et al. (2012) lequel intègre les teneurs en tanins. Les tanins sont des polyphénols synthétisés par la plante et présents essentiellement dans les feuilles et dans les gousses. Dans le rumen les molécules de tanins complexent avec les protéines contenues dans les aliments mais également avec celles des membranes microbiennes, modifiant la digestion et la production de méthane entérique associée.

Sauvant et al. (2011), ont publié une méta-analyse, résultat de 167 publications (INRA) et 1031 traitements (régimes alimentaires), dont est extrait le modèle retenu :

$$(1)P_{CH_4} (CH_4g / MODkg) = 0.22 + [7.14/ MOD(\%MS)]$$

$$R^2=0.81, n=170, RMSE= 2.7$$

Le modèle de Jayanegara et al.(2012), résulte d'une méta-analyse de 30 expériences totalisant 171 traitements différents (essences végétales et teneur en tanins).

$$(2)P_{CH_4} (CH_4ml / MODg) = 55.7-0.172 T + 0.0004 T^2$$

$R^2=0.659, n=91, RMSE= 4.27$ avec T la concentration en tanin (g/kg MS), le P_{CH_4} est converti ici en g/kg de MOD

2. FAITS MARQUANTS

La Figure 1. présente les prédictions de P_{CH_4} selon les 2 modèles, et dénote une variabilité importante selon les fourrages. Les herbacées tempérées sont moins émettrices que les graminées tropicales dû aux différences biologiques entre plantes de type C3 et C4 (Archimède et al. 2013). Les feuilles de ligneux montrent le P_{CH_4} le plus important, mais bien que les P_{CH_4} des différentes catégories de fourrages soient significativement différents (Anova, $F=66.02, ddl=3, p>0.001$), la différence moyenne entre les P_{CH_4} de feuille de ligneux et de graminées ne dépassant pas 6.3%. Les gousses ont un niveau d'émission intermédiaire comparable aux graminées tropicales, due à leur forte teneur en MOD. La prise en compte des tanins montre un effet significatif mais hétérogène entre les fourrages (Anova répétées, effet modèle : $ddl=1, F=722.2, p<0.001$; effet type de fourrage : $ddl=3, F= 44.55, p<0.001$). Les prédictions prenant en compte la teneur en tanins des fourrages révèlent une diminution du P_{CH_4} des fourrages tropicaux, avec une réduction moyenne de 16.8% pour les feuilles, de 10.5% pour les gousses et de 2.3% pour les graminées (avec l'incertitude de conversion masse/volume). Inversement ce modèle montre un P_{CH_4} plus élevé pour les graminées tempérées (+4.9%).

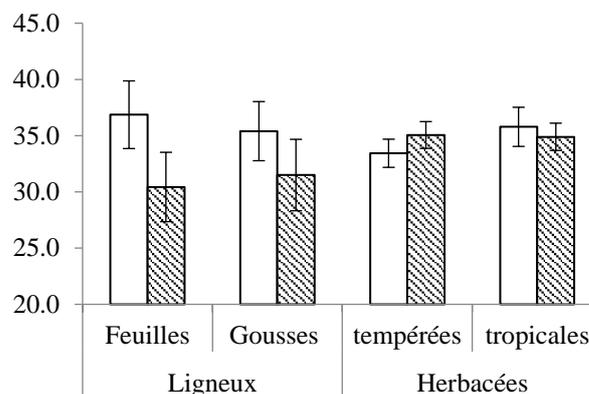


Figure 1. Estimation du potentiel méthanogène moyen des différents fourrages, selon le modèle 1 (blanc), et selon le modèle 2 en fonction de la teneur en tanin (hachuré).

3. COMMENTAIRES

Les différents constituants végétaux ne sont pas métabolisés par les mêmes voies de fermentation, et génèrent donc des quantités variables de CH_4 . Pour les fourrages peu taniques tel que les herbacées, les 2 modèles prédisent des valeurs comparables montrant que les 2 méta-analyses sont cohérentes. Les émissions potentielles des fourrages ligneux sont en revanche très divergentes selon le modèle considéré. La teneur en tanin diminue fortement le P_{CH_4} des fourrages type feuille ou gousse. Les estimations reposant uniquement sur la teneur en MOD pourraient donc surestimer la production de P_{CH_4} des fourrages ligneux. Toutefois ces deux modèles reposent sur des expériences *in vitro*, où n'intervient pas la neutralisation des tanins par les protéines salivaires *in vivo* qui pourraient réduire l'effet des tanins sur P_{CH_4} .

CONCLUSION

L'incorporation des ligneux dans les régimes alimentaires des ruminant suscite depuis une dizaine d'années un grand intérêt, car elle est supposée réduire les émissions de méthane. Cette pratique est récurrente dans les systèmes pastoraux ouest africains pour répondre à des exigences climatiques (saisons). La prédiction des émissions potentielles de méthane des fourrages ligneux de ces régions, en relation avec l'impact de leurs particularités biochimiques (tanins), aide à mieux reconsidérer l'ampleur des émissions possibles des troupeaux. Il serait intéressant de mieux l'impact des ligneux dans une ration journalière, et de mesurer les interactions avec d'autres fourrages.

- Decruyenaere, V., Lecomte, P., Demarquilly, C., et al. 2009.** Ani. Feed. Sc. Tech. 148, 138-156
- Archimède, H., Eugene, M., Magdeleine C.M., Boval, M., Martin, C., Morgavi, D.P., Lecomte, P., Doreau, M. 2011.** Ani. Feed. Sc. Tech. 166, 56-64.
- Gerber, P., Vellinga, T., Opio, C., Steinfeld, H. 2011.** Liv. Sc. 139, 100-108.
- Sauvant, D., Giger-Rverdin, S., Serment, A., Broudicou, L. 2011.** INRA prod. Ani. 24, 433-446
- Jayanegara, A., Leiber, F., Kreuzer, M. 2012.** Ani. Phy. Ani. Nutr. 92, 365-375.

Annexe 1. 7 Photos du Ferlo



Les veaux au campement



Famille peule dans son campement



Veau avec sa mère



La traite



Marché de brousse



Marché de Dahra Djoloff