HAL open science

Métabolisme ruminal et digestion des acides gras longs chez le ruminant : le point des connaissances récentes

Michel M. Doreau, V. Fievez, Anabelle Troegeler, Frederic F. Glasser

To cite this version:

Michel M. Doreau, V. Fievez, Anabelle Troegeler, Frederic F. Glasser. Métabolisme ruminal et digestion des acides gras longs chez le ruminant : le point des connaissances récentes. INRA Productions Animales, 2012, 25 (4), pp.361-373. hal-02642567

HAL Id: hal-02642567

https://hal.inrae.fr/hal-02642567v1

Submitted on 28 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

INRA Prod. Anim.,
2012, 25 (4), 361-374

Métabolisme ruminal et digestion des acides gras longs chez le ruminant : le point des connaissances récentes

M. DOREAU[1,2], V. FIEVEZ[3], A. TROEGELER-MEYNADIER[4,5], F. GLASSER[1,2]
[1] INRA, UMR1213 Herbivores, F-63122 Saint-Genès-Champanelle, France
[2] Clermont Université, VetAgro Sup, UMR Herbivores, BP 10448, F-63000 Clermont-Ferrand, France
[3] Université de Gand, Laboratoire de Nutrition Animale et de Qualité des Produits Animaux, Proefhoevestraat 10, 9090 Melle, Belgique
[4] Université de Toulouse, INP, ENSAT, ENVT, UMR1289 Tandem, F-31076 Toulouse, France
[5] INRA, UMR1289 Tandem, F-31326 Castanet-Tolosan, France
Courriel : michel.doreau@clermont.inra.fr

Le métabolisme des acides gras longs dans le rumen est à l'origine d'importants remaniements des acides gras ingérés et de l'apparition de nombreux isomères. A ce titre, c'est l'un des déterminants majeurs de la composition en acides gras des produits animaux. Cet article synthétise les résultats récents sur ce métabolisme et ses facteurs de variation[1].

La supplémentation lipidique des rations des ruminants a d'abord été un moyen d'accroître la valeur énergétique du régime. Maintenant, elle est souvent un moyen d'améliorer la valeur nutritionnelle des lipides du lait et de la viande. Cette amélioration consiste en particulier à réduire la concentration en Acides Gras (AG) saturés et à augmenter celle des AG polyinsaturés (AGPI) de la série n-3, ou oméga 3 (voir encadré 1 pour les définitions). Le rôle de ces derniers est considéré comme positif pour la santé humaine, en particulier dans la prévention des maladies cardiovasculaires, mais les AGPI n-3 jouent également un rôle dans le développement de l'enfant et la prévention de maladies mentales (Riediger *et al* 2009). Ce changement dans la composition en AG du lait entraîne toutefois une modification du point de fusion des lipides, ce qui peut se traduire par des problèmes lors du traitement technologique du lait. De plus, les AGPI sont sujets à l'oxydation, induisant parfois des problèmes de qualité sensorielle des produits (Wood *et al* 2008, Gobert *et al* 2010).

Chez les monogastriques, les AG longs de la ration sont absorbés au niveau de l'intestin sans avoir été métabolisés et il y a donc une relation étroite entre la composition des AG ingérés et celle des AG absorbés. Au contraire, chez les ruminants, les AG insaturés sont très fortement hydrogénés et isomérisés dans le rumen. Il y a donc une grande différence entre la composition des AG ingérés et celle des AG absorbés, et les produits de ruminants contiennent une grande variété d'AG qui ne sont pas présents dans leur ration. Parmi eux, les acides linoléiques conjugués (Conjugated Linoleic Acids ou CLA) et les AG monoinsaturés *trans* ont été particulièrement étudiés en raison de leur rôle potentiel sur la santé humaine. L'acide ruménique, qui est l'isomère *c*9, *t*11-18:2 des CLA, joue un rôle préventif dans l'apparition de cancers sur des modèles animaux, mais son effet chez l'homme n'a pas été démontré, probablement parce que les quantités consommées sont trop faibles. Au contraire, les AG *trans* sont considérés comme ayant un effet négatif sur la santé humaine, bien qu'il y ait de plus en plus de preuves que l'acide vaccénique (*t*11-18:1), l'isomère monoinsaturé principal dans les produits de ruminants, n'a pas d'effet négatif sur la santé humaine (Shingfield *et al* 2008). Il pourrait même jouer un rôle positif par un effet hypocholestérolémiant mis en

Encadré 1. *Formule chimique et nomenclature des Acides Gras (AG) à chaîne longue.*

- La formule chimique des acides gras saturés est CH_3-$(CH_2)_n$-COOH.
- L'insaturation des AG (portant une ou plusieurs doubles liaisons) peut se situer sur différents carbones. Ainsi, on nomme 18:2 un AG qui possède 18 atomes de carbone et 2 doubles liaisons.
- L'hydrogénation de ces doubles liaisons conduit à des isomères *cis* et *trans*, notés *c* et *t* dans le texte.
- Omega 3 (ou n-3) signifie que le nombre de carbones entre l'extrémité méthyle CH_3 et le carbone le plus proche ayant une double liaison est de 3.
- La nomenclature officielle mentionne l'emplacement de tous les carbones qui portent une double liaison, à partir de l'extrémité carboxyle COOH. Par exemple, la formule de l'acide linoléique est CH_3 - $(CH_2)_4$ - CH = CH - CH_2 - CH = CH - $(CH_2)_7$ - COOH ; sa nomenclature officielle est *c*9*c*12-18:2 et c'est un AG en n-6, ou oméga 6.
- Une autre formulation officielle est l'utilisation de Δ pour indiquer la place des doubles liaisons à partir de l'extrémité carboxyle : l'acide linoléique est 18:2 Δ9, 12. En pratique, l'utilisation du symbole Δ est privilégiée pour indiquer une fonction : la Δ-9 désaturase est une enzyme qui désature une double liaison en position 9 à partir de l'extrémité carboxyle.

[1] Ce texte reprend de larges extraits de l'article : Doreau M., Glasser F., 2011. Ruminal biohydrogenation of fatty acids. In: Proc. 33. Simposio Internacional Avanços em Tecnicas de Pesquisa em Nutriçao de Ruminantes. F.P. Rennó, L.F. Prada e Silva (Eds.), Universidade de São Paulo, Pirassununga, Brazil, 46-62.

évidence chez le lapin hypercholestérolémique (Bauchart *et al* 2007). Ainsi, seuls les AG *trans* des produits partiellement hydrogénés de type margarine (principalement *t*9-18:1 et *t*10-18:1) réduiraient le «bon» cholestérol, qui est la fraction HDL (High-Density Lipoprotein) (Chardigny *et al* 2008).

Après leur biohydrogénation dans le rumen, leur absorption dans l'intestin et leur transport sanguin sous forme de lipoprotéines, les AG sont prélevés par la glande mammaire, les différents muscles et tissus adipeux et par le foie. Deux processus ont alors lieu (Doreau *et al* 2010) : une désaturation par une Δ-9 désaturase, conduisant en particulier à un accroissement du CLA *c*9, *t*11-18:2, produit à partir de l'acide vaccénique *t*11-18:1, et l'élongation de l'acide linolénique en AGPI n-3 à 20 et 22 carbones principalement par le foie (Cherfaoui *et al* 2012).

Les processus de biohydrogénation et les conséquences sur les flux d'AG sortant du rumen ont été décrits dans ce journal par Sauvant et Bas (2001). Depuis, un saut qualitatif important a été réalisé. D'une part, les techniques d'analyse des AG par chromatographie en phase gazeuse ont très fortement progressé par l'équipement avec des colonnes polaires à haute résolution et la détection par spectrométrie de masse ; ainsi depuis près de 10 ans la description des profils d'AG des contenus digestifs s'est enrichie d'un grand nombre d'isomères géométriques et d'isomères de position des AG insaturés. D'autre part, la connaissance des microbes du rumen s'est rapidement développée et de nouveaux concepts sont apparus, suite au développement de techniques de biologie moléculaire. Ces progrès rapides ont été pris en compte dans des revues de synthèse publiées récemment en langue anglaise telles que celle de Glasser *et al* (2008b) sur les flux digestifs et celle de Lourenço *et al* (2010b) sur les microbes responsables du métabolisme des AG dans le rumen. Cet article synthétise les développements récents des connaissances sur le métabolisme ruminal et la digestibilité intestinale des AG.

1 / Les sources de lipides dans l'alimentation des ruminants

Dans les aliments consommés par les ruminants, les AG sont sous forme de triglycérides qui sont des lipides de stockage, de phospholipides localisés dans les membranes cellulaires et de glycolipides (galactolipides) stockés dans les parties vertes des fourrages. Les fourrages et les aliments concentrés classiques tels que les céréales, les tourteaux non gras et les sous-produits industriels, contiennent moins de 4% de lipides. Dans les céréales, la majorité des lipides est constituée d'AG, alors que ces derniers représentent souvent moins de la moitié des lipides des fourrages. Dans les pays tempérés, l'herbe peut contenir 3% d'AG au printemps et à l'automne, mais moins de 1% en été (Bauchart *et al* 1984). Le principal AG de l'herbe fraîche est l'acide linolénique (18:3 n-3 ou *c*9,*c*12,*c*15-18:3) qui représente environ 50% des AG totaux. L'acide palmitique (16:0) et l'acide linoléique (18:2 n-6 ou *c*9,*c*12-18:2) représentent en moyenne respectivement 20 et 15% des AG. Il y a moins de variation des teneurs en AG entre espèces végétales qu'entre stades de végétation ou modes de conservation pour une même espèce (Dewhurst *et al* 2001,Van Ranst *et al* 2009a). La teneur en AG totaux de l'herbe n'est pas modifiée par l'ensilage, mais est généralement réduite par le fanage, probablement en raison du processus d'oxydation et de la perte de feuilles qui sont plus riches en AG que les tiges. Le processus d'ensilage ne modifie pas non plus la composition en AG, mais le fanage réduit la proportion d'acide linolénique qui est souvent seulement de l'ordre de 30% dans les foins. Bien que le profil en AG ne soit pas modifié significativement par le mode de conservation par voie humide (ensilage), la proportion des classes de lipides est différente : du fait de la lipolyse, la majorité des AG présents dans les ensilages sont non estérifiés. L'ensilage de maïs contient environ 2% d'AG constitués en moyenne, respective-

Tableau 1. *Composition moyenne en acides gras (% des AG totaux) des principales sources de lipides consommées par les ruminants*[1].

	Acides gras					
	<16:0[2]	16:0	18:0	18:1n-9	18:2n-6	18:3n-3
Huile de coprah	80	8,5	2,5	7,5	1,5	-
Huile de palmiste	71	8,5	2,5	15	2,5	0.5
Huile de palme	1,7	46,5	4,4	36,1	8,7	0,2
Suif	3,5	25,4	17,2	39,9	4,4	0,4
Graine de colza	0,2	4,8	2,1	60,5	20,8	9,2
Graine de tournesol (linoléique)	0,1	5,1	4,3	21,6	66,8	0,3
Graine de tournesol (oléique)	-	3	5	83	9	-
Graine de coton	< 1	24	2	17	47	< 1
Graine de soja	0,1	11,3	4,1	22,4	53,5	7,2
Graine de lin	0,1	3,6	3,4	18,8	16,3	54,4

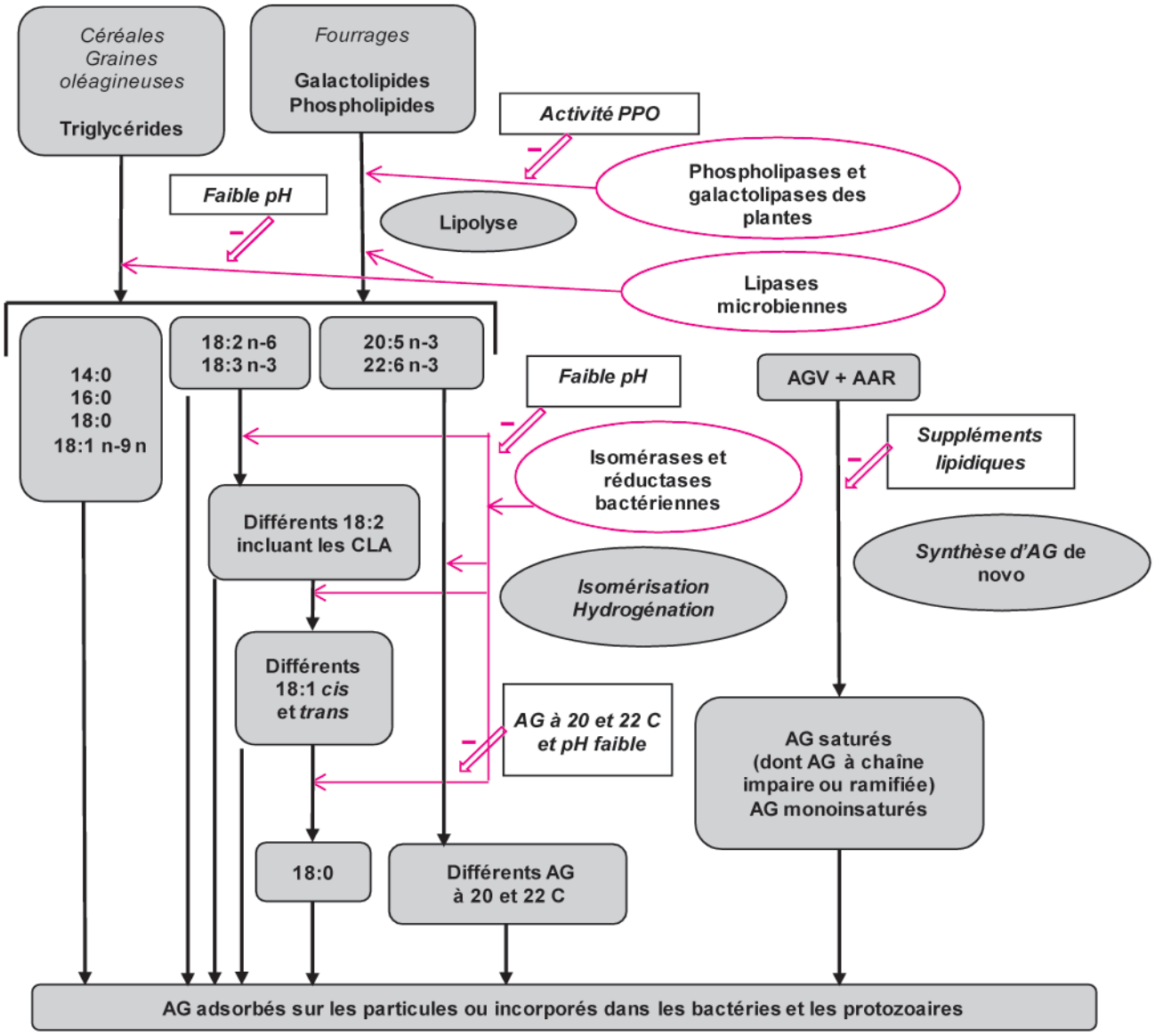
[1]Données issues d'une base de données des auteurs, sauf pour l'huile de coprah, la graine de coton et la graine de tournesol oléique (Karleskind 1992). Des valeurs plus détaillées ont été données par Morand-Fehr et Tran (2001) et Givens *et al* (2001).
[2]Acides gras saturés à 8, 10, 12 ou 14 carbones. Il s'agit de 14:0 pour toutes les sources sauf l'huile de coprah et l'huile de palmiste. Pour ces dernières, l'acide gras le plus important est le 12:0, en quantité au moins deux fois plus importante que le 14:0. Le 8:0 et le 10:0 représentent chacun moins de 5% (huile de coprah) ou moins de 10% (huile de palmiste) des AG totaux.

ment de 15, 20, 45 et 5% d'acides palmitique, oléique (18:1 n-9 ou *c*9-18:1), linoléique et linolénique. Les céréales contiennent 2 à 3% d'AG, dont environ 50% d'acide linoléique.

Les ruminants peuvent être alimentés avec des graines oléagineuses riches en lipides, brutes ou traitées thermiquement. La composition en AG des principales graines disponibles en France (et donc de leurs huiles) est donnée dans le tableau 1. Les traitements thermiques comme l'extrusion ne modifient pas la cette composition. Les huiles et graines oléagineuses peuvent être traitées au formol pour assurer une protection contre l'hydrogénation ruminale (voir § 5.2). Les déchets d'abattoir, suifs et saindoux, ont été utilisés et sont riches en 16:0, 18:0 et 18:1.

Les produits d'origine marine, huiles de poisson et algues, sont susceptibles, en fonction de la règlementation, d'être distribués aux ruminants. Leurs lipides sont riches en AG à 20 et 22 carbones, en particulier l'acide eicosapentaénoïque (EPA, 20:5 n-3) et l'acide docosahexaénoïque (DHA, 22:6 n-3), mais leur teneur en ces AG est extrêmement variable, de 5 à 20% pour chacun d'entre eux. Selon l'espèce de poisson, l'AG principal est soit l'EPA soit le DHA, parfois même certaines espèces sont pauvres à la fois en EPA et en DHA ; elles sont toutes pauvres en 18:3n-3 et contiennent divers AG saturés et monoinsaturés à 16 et 18 carbones (Givens *et al* 2001, Médale 2009). La même variabilité existe pour différentes espèces d'algues (Givens *et al* 2001). En revanche, les micro-algues[2], pour lesquelles il y a peu de références, semblent contenir des proportions variables d'EPA (0 à

Figure 1. *Principales étapes du métabolisme des AG dans le rumen : représentation simplifiée des principaux mécanismes de transformation (flèches noires) et de l'action des principales enzymes et facteurs d'inhibition (flèches rouges), (adaptée de Doreau* et al *2010).*
14:0 : acide myristique ; 16:0 : acide palmitique ; 18:0 : acide stéarique ; 18:1 n-9 : acide oléique ; 18:2 n-6 : acide linoléique ; 18:3 n-3 : acide linolénique ; 20:5 n-3 : acide eicosapentaénoïque ; 22:6 n-3 : acide docosahexaénoïque ; AGV : acides gras volatils ; AAR : acides aminés ramifiés ; CLA : acides linoléiques conjugués ; PPO : polyphénol oxydase.



[2] Les micro-algues sont des algues microscopiques cultivées en bioréacteurs.

30%) mais très peu de DHA ; les autres AG sont également en proportions très variables : 0 à 40% de 18:3n-3, teneurs parfois importantes en 16:0 et *c*9-16:1 (Zhukova et Aizdaicher 1995).

Certains traitements technologiques de sources lipidiques fournissent des aliments industriels qui sont distribués aux ruminants sous forme de poudre. Les savons de calcium d'AG sont généralement produits à partir d'huile de palme ou de ses dérivés, mais sont parfois produits à partir d'autres huiles végétales. Les matières grasses cristallisées proviennent de sources lipidiques natives ou hydrogénées et sont composées d'AG saturés ou monoinsaturés.

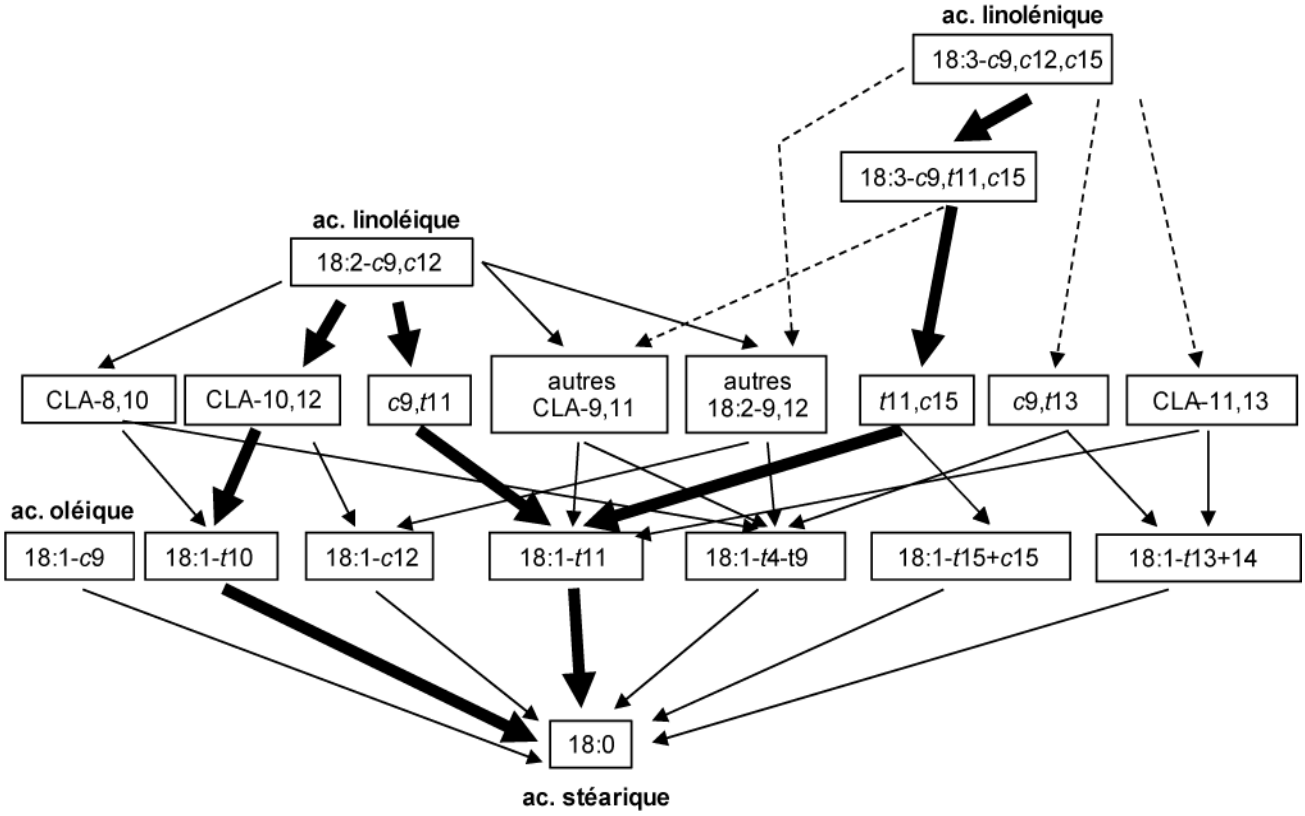
2 / Les mécanismes de lipolyse et de biohydrogénation ruminales

Le métabolisme ruminal des lipides associe plusieurs mécanismes complexes réalisés grâce aux micro-organismes présents dans le rumen et résumés dans la figure 1. La première étape est la lipolyse qui hydrolyse les esters d'AG. Une fois les AG libérés, leurs doubles liaisons peuvent subir des modifications de leur configuration (*trans* isomérisation) et/ou de leur position (incluant la formation de formes conjuguées) le long de la chaîne hydrocarbonée, suivies de leur hydrogénation partielle ou totale par les enzymes microbiennes. La biohydrogénation est un ensemble de réactions biochimiques se déroulant dans le rumen et transformant les AG insaturés ingérés en AG plus saturés (figure 2). Ces réactions sont des isomérisations et des hydrogénations des doubles liaisons, qui interviennent uniquement sur les AG dont la fonction carboxylique est libre. Pour les aliments contenant principalement des esters d'AG, une lipolyse préalable est donc nécessaire pour que la biohydrogénation puisse avoir lieu. Le terme de biohydrogénation est également employé pour désigner la disparition des AG insaturés dans le rumen (en général exprimée en pourcentage des AG ingérés). Par ailleurs, un certain nombre d'AG (principalement saturés et monoinsaturés ; Bauchart *et al* 1990) sont assimilés par les micro-organismes qui synthétisent leurs propres AG. Plus d'une décennie après la très complète revue de Harfoot et Hazlewood (1997), les nombreux travaux de recherche ont permis de compléter les connaissances à ce sujet. Lourenço *et al* (2010b) ont ainsi récemment publié une synthèse scientifique actualisée des processus microbiens du métabolisme ruminal des lipides.

2.1 / La lipolyse des esters lipidiques d'origine alimentaire

La lipolyse est réalisée par des bactéries. L'espèce la plus connue est *Anaerovibrio lipolytica*, dont l'action, depuis longtemps démontrée, repose sur l'action d'une lipase (Henderson 1971). Toutefois, si cette enzyme est active sur les triglycérides, elle n'hydrolyse ni les galactolipides ni les phospholipides. D'autres bactéries, appartenant au genre *Butyrivibrio*, possèdent une activité estérase (Hazlewood et Dawson 1979), et peuvent lyser les phospholipides et les galactolipides afin d'obtenir des AG libres. L'avancée des connaissances sur le métagénome microbien ruminal devrait permettre d'identifier dans un avenir proche d'autres espèces bactériennes capables de produire des estérases, dont des lipases. Une activité lipolytique a été détectée chez les protozoaires ruminaux (Harfoot et Hazlewood 1997), mais l'importance de cette activité au cours de la digestion ruminale

Figure 2. *Principales voies possibles de biohydrogénation des acides linoléique et linolénique (adaptée de Chilliard* et al *2007).* Quand les configurations *cis (c)* ou *trans (t)* ne sont pas mentionnées, les configurations *cis-cis*, *cis-trans* et *trans-trans* sont considérées. Les flèches épaisses indiquent les voies majeures (Harfoot et Hazlewood 1997) ; les flèches fines indiquent les autres voies possibles, suggérées par des accroissements des isomères produits lors d'incubations *in vitro* ; les flèches pointillées indiquent de possibles voies indirectes de biohydrogénation. Tous les AG ne sont pas mentionnés, et les nombreuses interconversions entre isomères monoinsaturés (Laverroux *et al* 2011b) ne sont pas représentées.



des lipides est inconnue. Les protozoaires contiennent une grande quantité d'AG de nature variée (Devillard *et al* 2006), mais ces AG résulteraient plutôt d'une prédation des bactéries que d'une synthèse intrinsèque. Enfin, les lipases végétales contribuent également à l'hydrolyse des galactolipides et des phospholipides des fourrages. Bien que l'ampleur de ce phénomène ait longtemps été considérée comme négligeable, récemment, des études *in vitro* ont démontré que les lipases végétales participaient significativement à l'hydrolyse des lipides des graminées et des légumineuses herbacées (Lee *et al* 2004, Van Ranst *et al* 2009b). Néanmoins, la part respective des activités des bactéries et des lipases végétales dans la lipolyse ruminale des lipides des fourrages est encore inconnue. La lipolyse ruminale ne produit pas d'intermédiaires tels que des mono- ou des di-glycérides et de ce fait, les AG libres sont la fraction lipidique majoritaire dans le rumen et le duodénum, même lorsque les animaux reçoivent de grandes quantités de matières grasses dans leur alimentation.

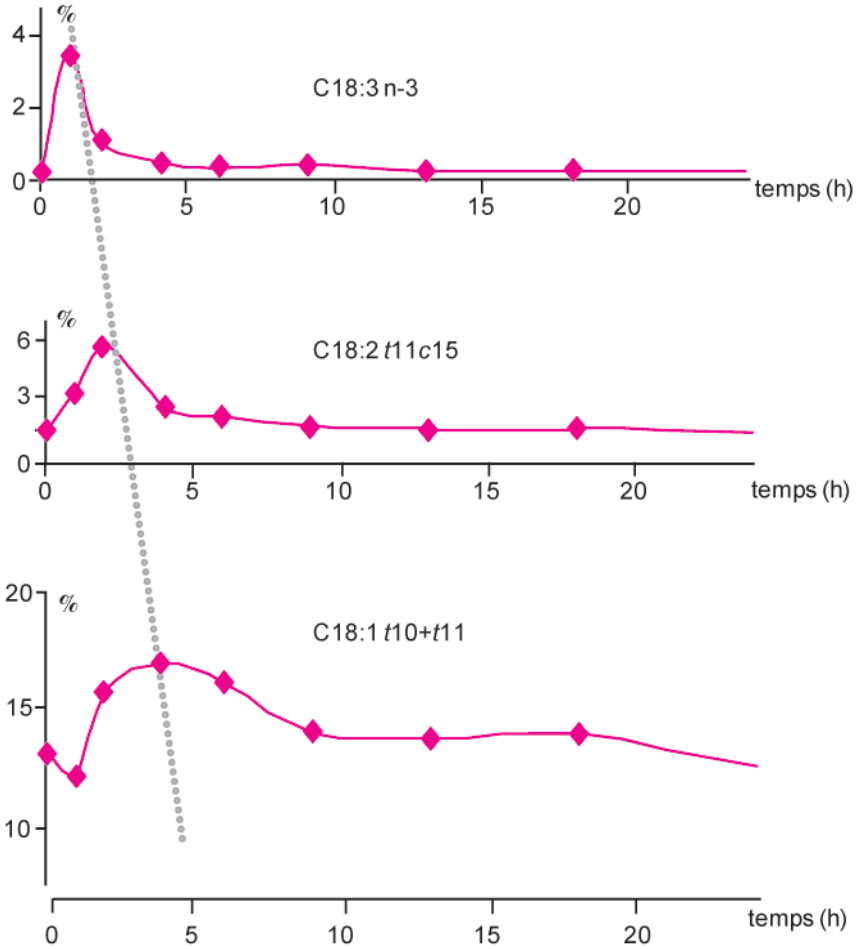
2.2 / Les différentes voies de la biohydrogénation ruminale des acides gras insaturés à 18 carbones

La biohydrogénation ruminale des AG libres correspond à une succession de réactions de saturation des doubles liaisons CH=CH, nécessitant une isomérisation préalable des doubles liaisons des AGPI. Des voies de biohydrogénation simplifiées ont été proposées pour les acides linoléique et linolénique (Harfoot et Hazlewood 1997). L'acide linolénique est tout d'abord isomérisé en *c*9,*t*11,*c*15-18:3 (isomère majoritaire des acides linoléniques conjugués), puis trois étapes d'hydrogénation produisent successivement et principalement le *t*11,*c*15-18:2 puis le *t*11-18:1 (acide vaccénique) et au final le 18:0 (acide stéarique) produit terminal de la biohydrogénation des AGPI. La biohydrogénation de l'acide linoléique se déroule de manière identique mais ne comporte que deux réactions d'hydrogénation : la première étape produit du *c*9, *t*11-18:2 (acide ruménique, isomère majoritaire des CLA), suivie de deux étapes d'hydrogénation donnant principalement du *t*11-18:1 et du C18:0. Si cette voie est généralement majoritaire, dans certaines conditions d'alimentation elle peut être remplacée par la voie du *t*10, produisant alors majoritairement des AG insaturés intermédiaires, *t*10,*c*12-18:2 et *t*10-18:1 (cf. ci-après). La biohydrogénation de l'acide oléique n'est constituée que d'une seule étape d'hydrogénation mais peut produire des composés mineurs tels que l'acide hydroxystéarique (issu de l'hydratation de l'acide oléique et comportant un groupement OH sur le carbone 10 de la chaîne hydrocarbonée) et l'acide kétostéarique, issu de l'oxydation du précédent (Jenkins *et al* 2008).

Le métabolisme ruminal des AG insaturés n'est pas limité aux quelques voies décrites précédemment et sa complexité a été soulignée dans la synthèse de Jenkins et Bridges (2007). En effet, les progrès réalisés dans l'analyse des AG ont permis de mettre en évidence de nombreux isomères des 18:1, 18:2 et 18:3, produits au cours de la biohydrogénation, présents dans les contenus du rumen et du duodénum. Toutes les voies biochimiques impliquées ne sont donc pas connues. Certes, différents isomères *cis* et *trans* 18:1 et différents isomères de CLA ont été identifiés depuis longtemps (Keeney 1970), mais l'amélioration des techniques d'analyse a permis depuis une décennie la mise en évidence d'un grand nombre d'isomères. Ainsi, Loor *et al* (2005) ont identifiés dans des contenus duodénaux de nombreux isomères résultant du métabolisme ruminal : 7 correspondaient à des isomères non conjugués du 18:2, 9 à des isomères CLA et 16 à des isomères *cis* et *trans* du 18:1. Parmi ces AG, certains peuvent être associés spécifiquement à la biohydrogénation d'un AGPI : ainsi, l'acide linolénique produirait spécifiquement les *c*9,*t*11,*c*15-18:3, *t*11,*c*15-18:2, *c*15-18:1 et les *t*13-18:1 à *t*16-18:1, mais peu de CLA et uniquement des isomères en position 11,13 ; l'acide linoléique produirait spécifiquement les *c*9,*t*11-18:2, *t*10,*c*12-18:2 et *t*10-18:2. Ces résultats ont été obtenus *in vivo* avec des rations enrichies en matières grasses de lin ou de tournesol (Loor *et al* 2005, Akraim *et al* 2006) et *in vitro* avec des AG purs (Jouany *et al* 2007, Zened *et al* 2011).

Par ailleurs, une partie de ces isomères, en particulier ceux du 18:1, provient de phénomènes d'isomérisation. Mosley *et al* (2002) et Proell *et al* (2002) ont démontré en utilisant de l'acide oléique (*c*9-18:1) et de l'acide élaïdique (*t*9-18:1) marqués, que ces AG étaient convertis en de nombreux autres isomères du 18:1. Plus récemment, Laverroux *et al* (2011b), à l'aide de *t*11-18:1 marqué, ont observé que bien qu'une grande partie soit saturée en 18:0, cet AG était également isomérisé en d'autres isomères 18:1. Ces études soulignent l'importance de l'activité des isomérases sur de nombreux AG dans le rumen.

Figure 3. *Hydrogénation* in vivo *de l'acide linolénique d'huile de lin infusée dans le rumen : variations des concentrations (en % des AG totaux) dans le liquide du rumen dans les heures qui suivent l'infusion (d'après Glasser* et al *2006).*



La lipolyse et la biohydrogénation sont des réactions rapides : par exemple, l'acide linolénique de l'huile de lin est hydrogéné *in vivo* en environ 2 h (figure 3). Les acides linoléiques et linoléniques conjugués sont éphémères dans le milieu ruminal car ils sont rapidement réduits, en particulier le *c*9,*t*11-18:2 (Wallace *et al* 2007). En revanche, le *t*11,*c*15-18:2 et les isomères *trans* du 18:1 s'accumulent surtout lorsque l'alimentation est riche en AGPI. La dernière étape de réduction conduisant à la formation du 18:0 est plus lente, notamment en raison du faible nombre de bactéries capables de la réaliser.

2.3 / La biohydrogénation des acides gras très insaturés à 20 et 22 carbones

Les AGPI à 20 et 22 carbones comme l'EPA et le DHA, apportés par les rations, sont également largement biohydrogénés (AbuGhazaleh et Jenkins 2004) et produisent un grand nombre d'AG insaturés comportant de 1 à 5 doubles liaisons. La saturation finale de ces AG en 20:0 ou 22:0 semble négligeable (Toral *et al* 2010, Kairenius *et al* 2011, Toral *et al* 2012), malgré l'enrichissement considérable en acide docosanoïque (C22:0) lors d'incubations *in vitro* avec du DHA marqué au ^{13}C (Klein et Jenkins 2011). Bien que ces auteurs démontrent la possibilité de former du 22:0 à partir du DHA, cette production semble en réalité faible, voire négligeable. En effet, l'augmentation du 22:0 après 48 h d'incubation représentait 1,4% du DHA disparu. De plus, avec une teneur accrue en DHA (2 et 3% du substrat, comparé à 1%), l'enrichissement du 22:0 a décru voire disparu et l'augmentation de la production de 22:0 ne dépasserait pas 0,8% du DHA disparu. Plusieurs intermédiaires de biohydrogénation ont été suggérés pour l'EPA et le DHA (figures 4 et 5), mais l'identification de leur origine métabolique est complexe du fait de l'augmentation simultanée (au niveau du rumen ou du duodénum) de très nombreux isomères mono- ou polyinsaturés à 20 et 22 atomes de carbone en réponse à une supplémentation des rations en huile de poisson ou en microalgues (Toral *et al* 2010, Kairenius *et al* 2011, Toral *et al* 2012). De plus, la composition de ces suppléments est elle-même complexe, ce qui empêche de rattacher avec certitude tel ou tel isomère aux voies de biohydrogénation de l'EPA ou du DHA. Le métabolisme ruminal de l'EPA et du DHA comprendrait une réduction de la double liaison Δ5 pendant la première ou la seconde étape de biohydrogénation, se traduisant par l'accumulation de 20:3n-3, 20:2n-3 et 22:4n-3 (Kairenius *et al* 2011). Ceci pourrait également expliquer le plus faible taux d'hydrogénation du 20:4n-3 et du 22:5n-3 par rapport aux 20:5n-3 et 22:6n-3, respectivement (Kairenius *et al* 2011). Aucun isomère conjugué n'a été identifié dans les trois études citées précédemment, mais en revanche de nombreux isomères mono- ou polyinsaturés avec des liaisons *trans* ont été observés, indiquant que la biohydrogénation de l'EPA et du DHA comprend des isomérisations des doubles liaisons de forme *cis* en forme *trans*. Toutefois, la configuration *cis* ou *trans* de certains intermédiaires suggérés (figures 4 et 5) n'est pas confirmée car les techniques d'analyse (chromatographie sur couche mince sur silice imprégnée en nitrate d'argent suivie d'une analyse par chromatographie en phase gazeuse couplée à un spectromètre de masse) ne permettent

Figure 4. *Intermédiaires de biohydrogénation possibles du 20:5 n-3, sur la base des contenus ruminaux après 3 à 7 jours de supplémentation en huile de poisson (Toral* et al *2010) et/ou des flux abomasaux (d'après Kairenius* et al *2011).*
Les flèches indiquent des voies prédominantes possibles suggérées par Kairenius *et al* (2011). Les AG entourés en pointillés ne sont pas trouvés dans les contenus ruminaux ou abomasaux, mais sont des intermédiaires possibles (Kairenius *et al* 2011). Lorsque l'analyse des AG laisse subsister un doute sur leur configuration géométrique, soit les mentions *c* et *t* sont entre parenthèses, soit la position des doubles liaisons est indiquée par Δ. Les AG monoinsaturés *cis* dont on observe l'augmentation dans les contenus ruminaux ou abomasaux (en grisé), pourraient résulter de la biohydrogénation du 20:5 n-3 et du 22:5 n-3 et/ou provenir directement de l'huile de poisson (Kairenius *et al* 2011).

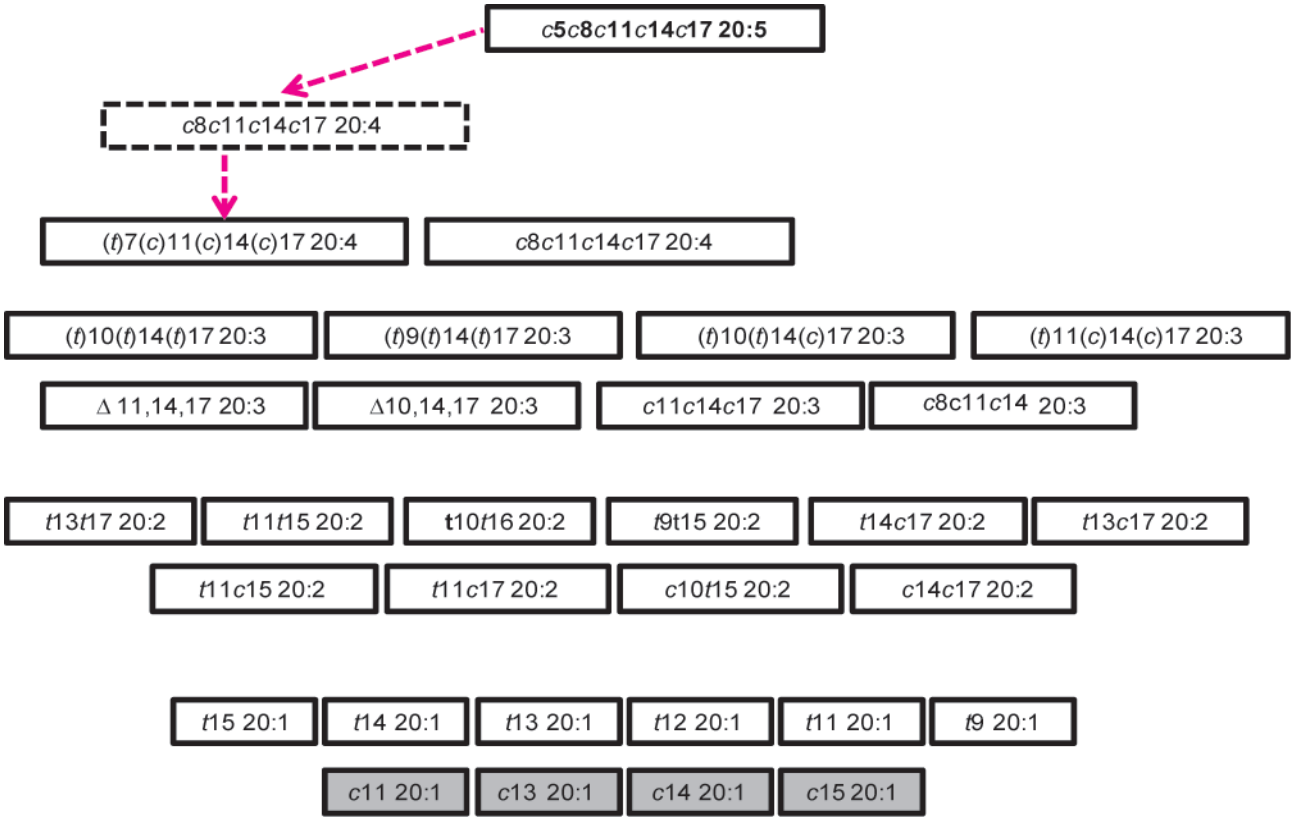
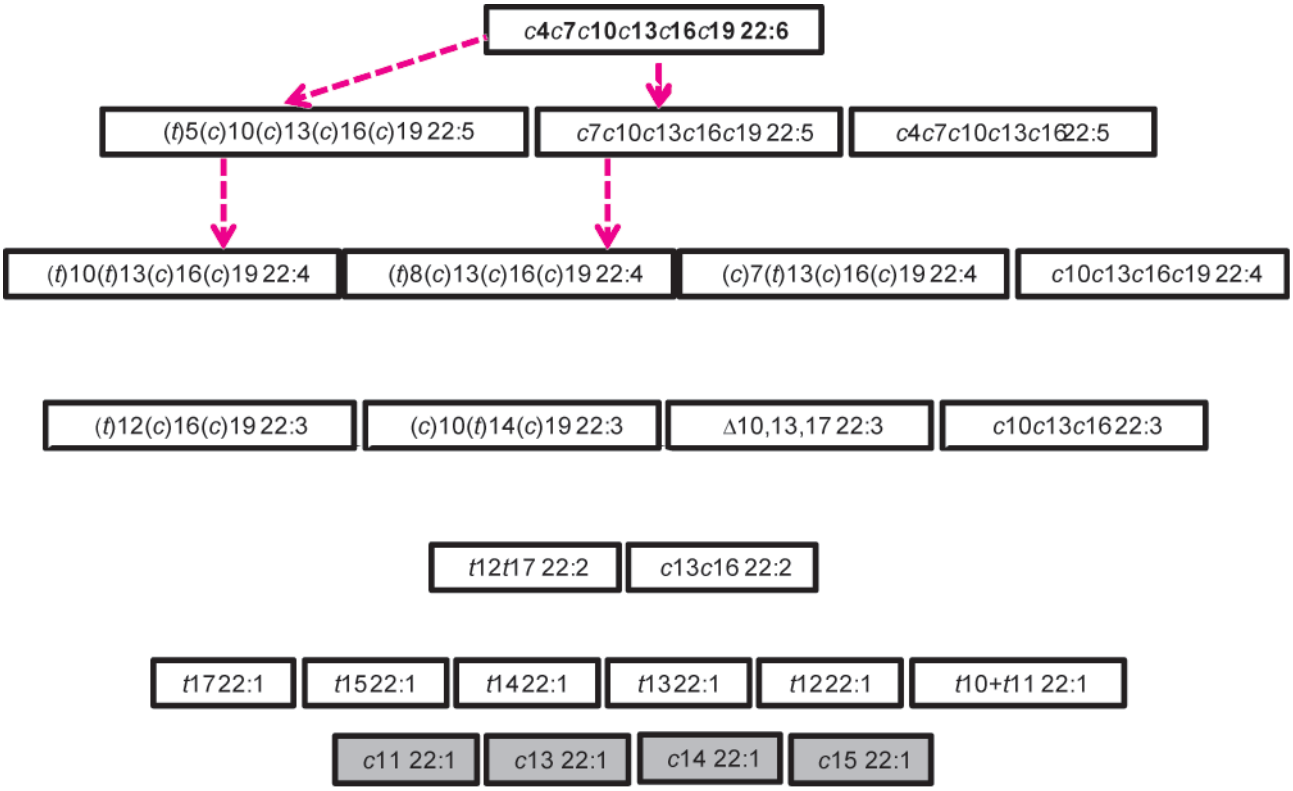


Figure 5. *Intermédiaires de biohydrogénation possibles du 22:6 n-3, sur la base des contenus ruminaux après 3 à 7 jours de supplémentation en huile de poisson (Toral* et al *2010) et/ou des flux abomasaux (d'après Kairenius* et al *2011).*
Les flèches indiquent des voies prédominantes possibles suggérées par Kairenius *et al* (2011). Lorsque l'analyse des AG laisse subsister un doute sur leur configuration géométrique, soit les mentions *c* et *t* sont entre parenthèses, soit la position des doubles liaisons est indiquée par Δ. Les AG monoinsaturés *cis* dont on observe l'augmentation dans les contenus ruminaux ou abomasaux (en grisé), pourraient résulter de la biohydrogénation du 22:6 n-3 et/ou provenir directement de l'huile de poisson (Kairenius *et al* 2011).



pas de discriminer complètement les configurations des doubles liaisons. L'EPA et le DHA inhibent tous deux l'hydrogénation finale des AG en C18:0, conduisant à une accumulation de 18:1 *trans* (AbuGhazaleh et Jenkins 2004, Chow *et al* 2004).

2.4 / Les micro-organismes ruminaux réalisant la biohydrogénation

La biohydrogénation des AG à 18 carbones est un phénomène complexe. Ses différentes voies sont la conséquence de l'action de plusieurs enzymes synthétisées par les bactéries (Wallace *et al* 2007). Harfoot et Hazlewood (1997) ont répertorié les différentes espèces de bactéries capables de biohydrogéner les AG insaturés et ont proposé de les diviser en deux groupes, nommés groupes A et B, en fonction de leur capacité et de leurs spécificités d'hydrogénation et d'isomérisation des doubles liaisons. Le groupe A, comprenant *Butyrivibrio fibrisolvens*, réalise en grande partie les premières étapes de biohydrogénation et est donc nécessaire à leur bon déroulement, mais se révèle incapable de réaliser la dernière étape (saturation des 18:1 en 18:0). Seul le groupe B, principalement représenté par une espèce bactérienne identifiée dans un premier temps comme *Fusocillus sp*., hydrogénerait le *t*11-18:1 en 18:0. Cette interprétation est actuellement remise en question. Lourenço *et al* (2010b) ont récemment publié une synthèse incluant les données obtenues ces dernières années concernant les bactéries capables de biohydrogéner, suite aux avancées permises par l'utilisation de nouvelles techniques de biologie moléculaire. En particulier, les bactéries précédemment identifiées comme appartenant au genre *Fusocillus* sont désormais dénommées *Butyrivibrio hungatei* et *Butyrivibrio proteoclasticus* (Maia *et al* 2007). Ces deux espèces sont très sensibles à l'effet toxique des AG insaturés sur les bactéries. L'isomérisation en Δ9, à l'origine des isomères *t*10, pourrait être réalisée par des espèces bactériennes telles que *Megasphaera elsdenii* (Kim *et al* 2002) et *Propionibacterium acnes* (Wallace *et al* 2007). Toutefois, leur implication réelle est encore très discutée, puisque la production de *t*10 par *M. elsdenii* n'a pas été observée dans l'étude de Wallace *et al* (2007) et que *P. acnes* serait une bactérie très mineure dans le rumen (Verhulst *et al* 1987). Zened (2011) impute cette isomérisation à des bactéries impliquées dans le métabolisme ruminal du lactate et appartenant aux genres *Eubacterium*, *Olsenella*, *Dialister* et *Desulfovibrio*. Quant aux protozoaires présents dans le rumen, ils n'interviendraient pas dans les voies de biohydrogénation, même si leur nombre diminue quand l'intensité de biohydrogénation ruminale diminue (Boeckaert *et al* 2007). En fait, ils n'agiraient pas directement mais comme prédateurs/régulateurs des populations bactériennes (Jenkins *et al* 2008).

3 / Ampleur de la biohydrogénation et effet des facteurs alimentaires

La biohydrogénation des AG insaturés (disparition des AG insaturés ingérés, mesurée par la différence entre la quantité ingérée et le flux au niveau du duodénum proximal) est très importante quand les lipides ne sont pas protégés. Doreau et Ferlay (1994) ont rapporté des pourcentages de biohydrogénation moyens de 93 et 85% pour les acides linolénique et linoléique respectivement. Dans une revue plus récente avec un plus grand nombre de données, les valeurs moyennes correspondantes étaient de 87 et 86% (Glasser *et al* 2008b). Il y a moins de données disponibles sur la biohydrogénation de l'acide oléique,

parce que sa mesure dépend d'une bonne séparation des isomères du 18:1 dans le contenu duodénal. En compilant les résultats de 4 expériences représentant 13 régimes (Doreau *et al* 2003, Loor *et al* 2004, 2005, Doreau *et al* 2009), ce pourcentage de biohydrogénation varie de 57 à 85% et est souvent plus élevé avec des régimes riches en lipides. Ces valeurs sont peut-être sous-estimées du fait qu'une partie de l'acide oléique présent dans le contenu duodénal pourrait provenir de la biohydrogénation ou de l'isomérisation (Laverroux *et al* 2011b) d'autres AG insaturés. Bien que cela fasse encore débat, l'étape limitante de la disparition des AG insaturés n'est sans doute pas la lipolyse (sauf en cas de protection des lipides), car *in vivo*, la lipolyse est quasi-complète (il n'y a quasiment plus d'AG estérifiés au niveau du duodénum) avec la plupart des rations, quelles que soient les conditions physico-chimiques du rumen. Une exception probable est l'alimentation avec du trèfle violet qui contient de la polyphénol-oxydase, une enzyme inhibitrice de l'activité lipolytique (Lee *et al* 2004, Van Ranst *et al* 2009b) ; ceci reste toutefois à confirmer *in vivo*.

L'ampleur de la biohydrogénation dépend assez peu de la quantité ou de la nature des AG des lipides alimentaires, sauf dans le cas d'une protection des lipides alimentaires contre les attaques des microbes par des moyens chimiques ou par l'apport de lipides sous forme de graines oléagineuses entières par exemple (cf. § 5). Le principal facteur de variation de la biohydrogénation est le pourcentage d'aliments concentrés dans la ration. Selon Doreau *et al* (1997), les rations contenant plus de 70% d'aliments concentrés diminuent fortement la biohydrogénation, qui est alors comprise entre 50 et 80% pour l'acide linolénique et entre 35 et 60% pour l'acide linoléique. Cela est probablement lié au faible pH ruminal, dont l'effet inhibiteur de la lipolyse (quand il est inférieur à 6) a été démontré *in vitro* (Van Nevel et Demeyer 1996). Un pH faible diminue également les taux de biohydrogénation des AG insaturés et augmente le ratio *t*10/*t*11 des 18:1 et des CLA (Troegeler-Meynadier *et al* 2003, Zened *et al* 2011) par la production de *t*10*c*12-18:2 et surtout de *t*10-18:1. Ce processus entraîne entre autres une diminution sévère du taux butyreux du lait (Shingfield *et al* 2010).

La déviation de la voie *t*11 vers la voie *t*10 est la conséquence d'une modification de la communauté bactérienne du rumen (Weimer *et al* 2010, Zened 2011). Ainsi, la conversion de l'acide linolénique en *t*10*c*12-18:2, un CLA précurseur du *t*10-18:1, par certaines souches de *Megasphaera elsdenii* (Kim *et al* 2002) et de *Propionibacterium acnes* (Maia *et al* 2007) a été démontrée *in vitro*. Toutefois, l'action réelle *in vivo* de ces bactéries reste à démontrer. De plus, Troegeler-Meynadier *et al* (2006) ont montré qu'un faible pH diminue le taux d'isomérisation de l'acide linoléique en CLA de type *c*9,*t*11-18:2 et diminue également la saturation finale des 18:1 *trans* en acide stéarique, provoquant l'accumulation des 18:1 *trans*.

L'apport d'amidon seul ne suffit pas à provoquer une déviation majeure de la biohydrogénation de l'acide linoléique de la voie *t*11 vers la voie *t*10, la voie *t*11 étant maintenue. Pour que la voie *t*10 devienne majoritaire, il faut apporter, outre de l'amidon, une quantité significative d'acide linoléique. La quantité d'acide linoléique à partir de laquelle se produit cette déviation n'est pas encore connue ; elle aurait toutefois deux types d'action sur la biohydrogénation des AG insaturés, un effet substrat et un effet sur le microbiote ruminal. En fait, si l'acide linoléique seul n'a pas d'effet *in vivo* sur le microbiote ruminal, associé à l'amidon il provoque une modification du microbiote différente de celle induite par l'amidon seul (Zened 2011).

Par ailleurs, une méta-analyse indique que les niveaux d'ingestion élevés augmenteraient la biohydrogénation (Glasser *et al* 2008b). Ce résultat est surprenant, car on pourrait penser qu'une diminution du temps de séjour dans le rumen diminuerait l'activité microbienne, mais cela est toutefois cohérent avec des données obtenues *in vitro* en incubateurs à flux continus (Qiu *et al* 2004). Les divers paramètres environnementaux du rumen (pH, taux de passage, composition de la ration…) doivent interagir et modifier les populations bactériennes et/ou leur activité, ce qui influence en retour le métabolisme ruminal des AG.

4 / Flux et composition des AG à la sortie du rumen

Les flux d'AG sortant du rumen sont du même ordre de grandeur que les flux entrants (AG ingérés) (Lock *et al* 2006), mais tendent à être supérieurs pour des régimes pauvres en lipides (synthèse nette d'AG) et inférieurs pour des régimes riches en lipides (disparition d'AG) (Doreau et Ferlay 1994, Schmidely *et al* 2008). Les mécanismes à l'origine de cette disparition sont encore inconnus. Selon Schmidely *et al* (2008) un bilan ruminal positif (synthèse) est observé quand l'efficacité de la synthèse microbienne est faible.

Les proportions des AG à chaîne moyenne et de l'acide palmitique sont globalement similaires entre les AG ingérés et ceux des flux duodénaux. Les AG arrivant au duodénum résultant de rations enrichies en huile de coprah ou de palmiste sont donc principalement l'acide myristique (14:0) et l'acide laurique (12:0) ; les rations enrichies en huile de palme ou en savons de palme entraînent une forte concentration en acide palmitique (16:0). Du fait de la biohydrogénation, les rations riches en acides linoléique et linolénique ne donnent que des flux faibles de ces AG au niveau du duodénum. Par exemple, dans 10 rations riches en graines de lin distribuées à des bovins, l'acide linolénique représentait plus de 30% des AG ingérés, mais moins de 3% des AG duodénaux, quels que soient la forme de présentation ou le traitement appliqué au lin (graines aplaties, micronisées, extrudées ou huile) (Scollan *et al* 2001, Gonthier *et al* 2004, Loor *et al* 2004, 2005, Doreau *et al* 2009). De la même façon, des régimes riches en acide linoléique, provenant de céréales ou de tournesol (60% des AG ingérés) ne fournissent que 5% d'acide linoléique dans les AG duodénaux (Loor *et al* 2005). Le 18:0 représente en moyenne près de 70% des AG duodénaux à 18 atomes de carbone, proportion qui chute à 34% dans le cas de régimes supplémentés en huiles de poisson, avec une augmentation simultanée des 18:1 *trans* (Glasser *et al* 2008b).

Parmi tous les AG intermédiaires de la biohydrogénation ruminale des AG alimentaires, certains sont absents au niveau du duodénum, ou seulement présents à l'état de traces, car ils sont très rapidement métabolisés en d'autres AG. C'est le cas du *c*9,*t*11,*c*15-18:3 (acide linolénique conjugué). Les acides linoléiques conjugués sont présents en très faibles quantités (moins de 5% des AG duodénaux), du fait d'une vitesse de biohydrogénation très élevée. L'acide ruménique (*c*9,*t*11-18:2) représente moins de la moitié des CLA totaux dans le flux duodénal et en général moins de 10% des isomères de 18:2 excluant l'acide linoléique (*c*9,*c*12-18:2). L'isomère *t*10, *c*12-18:2 est soit non détectable, soit présent en quantité très minime (flux inférieurs à 0,5 g/j dans la grande majorité des cas) (Loor *et al* 2004). Parmi les 18:2 non conjugués, le *t*11,*c*15-18:2 est présent en quantités significatives, en moyenne 0,5% des AG duodénaux, mais il peut atteindre jusqu'à 6% avec des régimes riches en graines de lin et en aliments concentrés (Loor *et al* 2004, 2005). En moyenne, cet AG représente 20% des isomères totaux de 18:2, soit un tiers des quantités de *c*9,*c*12-18:2 de régimes non supplémentés en lipides (Glasser *et al* 2008b), ou des quantités du même ordre de grandeur que l'acide linolénique.

Tableau 2. *Proportions en isomères* cis (c) *et* trans (t) *des acides gras (AG) en 18:1 au niveau du duodénum (en g/100 g d'AG 18:1 duodénaux) (d'après Glasser* et al *2008b, reproduit avec autorisation).*

Isomère	Rations non supplémentées en lipides	Rations supplémentées en lipides	Minimum	Maximum
*c*9	19,6 ± 10,8	21,2 ± 17,6	4,8	58,7
*c*11	4,8 ± 3,1	6,1 ± 3,7	1,9	16,2
*c*12	1,5 ± 0,6	1,8 ± 0,9	0,4	3,4
*c*13	0,5 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,3	0,7
*c*15	3,7 ± 3,3	3,2 ± 2,3	0,8	11,8
*t*4	0,8 ± 0,3	0,5 ± 0,1	0,3	1,4
*t*5	0,7 ± 0,5	0,7 ± 0,6	0,2	1,9
*t*6+7+8	2,5 ± 0,9	2,3 ± 1,7	0,3	4,4
*t*9	1,8 ± 0,5	2,1 ± 1,4	0,1	4,6
*t*10	5,0 ± 3,2	16,2 ± 18,4	0,9	53,3
*t*11	30,8 ± 12,3	20,4 ± 16,7	2,3	60,2
*t*12	3,9 ± 1,1	2,9 ± 1,7	0,5	6,1
*t*13+14	11,1 ± 3,4	10,5 ± 4,9	5,3	18,1
*t*15	4,9 ± 2,5	4,5 ± 2,3	0,3	9,4
*t*16	6,0 ± 2,6	3,1 ± 2,1	1,0	10,7
Somme des *trans*	63,9 ± 16,1	71,7 ± 17,4	25,2	90,5

Le tableau 2 fournit les moyennes et plages de variation des proportions des différents isomères du 18:1. Les proportions des isomères *trans* sont supérieures à celles des isomères *cis*. La composition des rations est le déterminant majeur des proportions des différents isomères (figure 6). Pour des rations riches en fourrages et non supplémentées en lipides, le *t*11-18:1 est majoritaire. Avec des rations uniquement composées de fourrages, le *t*10-18:1 peut ne représenter que 0,5% des AG duodénaux (Doreau *et al* 2003, 2007). L'augmentation de la proportion d'aliments concentrés augmente la teneur en *t*10-18:1 et, associée à un apport important d'acide linoléique (lipides de tournesol ou de soja), provoque une déviation de la biohydrogénation de l'acide linoléique de la voie du *t*11 vers la voie du *t*10 (Loor *et al* 2005). Ce sont également les conditions qui favorisent la production du *t*10,*c*12-18:2. Dans ce cas, l'augmentation de la production de *t*10-18:1 peut être très importante ; cet isomère peut représenter jusqu'à 20% des AG à 18 atomes de carbone dans le contenu duodénal (Loor *et al* 2005). En conséquence, les laits issus de ce type de rations présentent un profil en AG *trans* plus proche de celui des AG *trans* des produits industriels (de type margarine), qui exercent des effets délétères sur la santé humaine ; il faut toutefois noter que les quantités de ces acides gras dans les produits laitiers actuellement commercialisés sont très faibles.

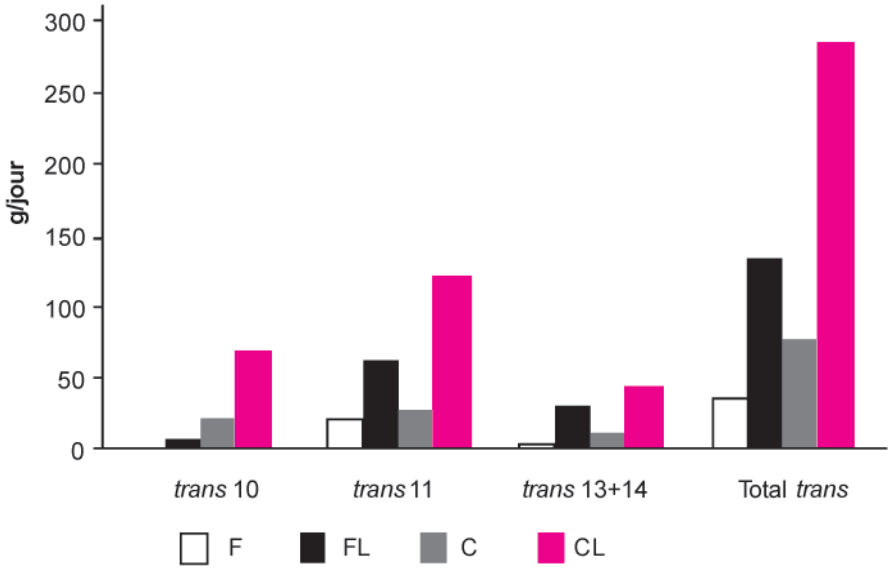
Les bactéries et les protozoaires peuvent synthétiser et incorporer des AG. L'incorporation concerne entre autres l'acide linoléique, incorporé dans les lipides polaires ou sous forme d'AG libre. Quand les AG libres sont présents en grande quantité dans le rumen, l'incorporation dépasse la synthèse, tandis que la synthèse est plus importante pour les régimes pauvres en lipides (Bauchart *et al* 1990). Les flux d'AG bactériens dans le contenu du duodénum sont supérieurs aux flux d'AG des protozoaires, car les protozoaires restent dans le rumen. Les flux d'AG bactériens représentent en moyenne 60% des flux duodénaux d'AG dans le cas de régimes pauvres en lipides, mais moins de 50% dans le cas de régimes plus riches en lipides (Schmidely *et al* 2008). Les AG bactériens sont caractérisés par de fortes proportions d'AG à chaîne impaire ou ramifiée (principalement 15:0, 17:0, *iso*-15:0, *iso*-17:0, *anteiso*-15:0, *anteiso*-17:0) synthétisés à partir du propionate et des résidus ramifiés d'acides aminés (Vlaeminck *et al* 2006).

5 / Protection des lipides contre la biohydrogénation

5.1 / Protection naturelle

L'incorporation des lipides dans la ration sous forme de graines entières est un mode naturel de protection, qui dimi-

Figure 6. *Flux duodénaux des isomères 18:1* trans *chez des vaches laitières en fonction du régime (d'après Loor* et al *2004).*
F : régime foin - concentré (65:35) ; C : régime concentré - foin (65:35) ;
FL et CL : rations F et C plus 3% d'huile de lin dans la matière sèche.



nue la biohydrogénation des AG insaturés comparativement à l'incorporation sous forme d'huile. Cette diminution dépend de la dureté des graines et de la taille des particules (graines entières, aplaties, broyées ou moulues). Pour le soja et le tournesol, les graines entières, voire aplaties, confèrent une certaine protection, protection qui est en revanche très faible pour le lin (Maddock *et al* 2006, Brunschwig *et al* 2010). Les graines entières de colza sont très peu digestibles (Doreau et Michalet-Doreau 1987), ce qui limite leur utilisation. L'extrusion des graines de lin, qui se fait souvent à des températures modérées (environ 140 à 150°C) en comparaison avec l'extrusion des aliments pauvres en acides gras insaturés, ne diminue pas l'hydrogénation de l'acide linolénique par rapport aux graines entières, et a plutôt tendance à augmenter les intermédiaires de biohydrogénation dont les isomères *trans* (Doreau *et al* 2009, Brunschwig *et al* 2010).

Certains fourrages présentent aussi l'intérêt d'être partiellement protégés contre l'hydrogénation. C'est le cas du trèfle violet, qui contient une enzyme, la polyphénol-oxydase, qui transforme les diphénols en quinones. Ces dernières se lient avec les protéines, assurant une protection partielle contre la dégradation des protéines, mais aussi contre la lipolyse. De nombreux travaux *in vitro* ont été réalisés depuis les premiers essais de Lee *et al* (2004). Parmi les trois mécanismes possibles pour expliquer la réduction de la biohydrogénation (inhibition directe des lipases endogènes ou microbiennes, encapsulation des AG dans des complexes de protéines liées aux quinones, et liaison directe des quinones sur les phospholipides), Van Ranst *et al* (2011) présentent l'encapsulation des AG par des complexes formés entre protéines des membranes et quinones comme le mécanisme le plus plausible. Un essai *in vivo* n'a pas confirmé ces tendances intéressantes (Doreau *et al* 2005), mais il est possible que la variété de trèfle utilisée n'ait pas été suffisamment riche en polyphénol oxydase.

Les tanins présents dans certaines plantes se lient aussi aux protéines et protègent également les lipides de la biohydrogénation. Ceci a été montré pour la première fois par Vasta *et al* (2009) qui ont observé un effet de plantes riches en tanins mais aussi d'extraits de tanins. Jayanegara *et al* (2011) ont montré une corrélation entre d'une part la teneur en tanins des fourrages et d'autre part l'acide linolénique et plusieurs intermédiaires de la biohydrogénation, suggérant un effet à différents stades du processus de biohydrogénation. Cependant, les tannins semblent plutôt induire une accumulation des intermédiaires de biohydrogénation, tels que le *t*11-18:1, en inhibant préférentiellement la dernière étape de la biohydrogénation, qu'une réelle protection des AGPI, ce qui réduit leur intérêt comme agent de protection des lipides (Khiaosa-Ard *et al* 2009, Vasta *et al* 2009).

Enfin, des essais *in vitro* ont montré que certaines huiles essentielles pourraient réduire la biohydrogénation. C'est le cas du cinnamaldéhyde (Lourenço *et al* 2008), mais cela n'a pas été confirmé avec de l'huile essentielle de cannelle dont le principal composant est le cinnamaldéhyde (Laverroux *et al* 2011a). C'est également le cas de l'extrait d'ail ou de ses composés (Lourenço *et al* 2010a, Laverroux *et al* 2011a), qui réduisent à la fois la disparition de l'acide linolénique et l'apparition de l'acide stéarique en accroissant les AG insaturés intermédiaires de biohydrogénation. Les mécanismes sont inconnus, mais une inhibition de certaines espèces bactériennes est probable comme l'ont montré Durmic *et al* (2008) avec de nombreux extraits de plantes récoltées en Australie : leurs résultats suggèrent une inhibition sélective de *Clostridium proteoclasticum* (aussi appelée *Butyrivibrio proteoclasticus*), qui est impliqué dans la formation d'acide stéarique, sans inhibition de *Butyrivibrio fibrisolvens*. Dans le cas où l'usage d'extraits de plantes se développerait, une validation *in vivo* serait bien entendu nécessaire.

5.2 / Utilisation de procédés technologiques

Différentes technologies pour diminuer la vitesse et l'ampleur de la biohydrogénation des lipides dans le rumen ont fait l'objet de recherches depuis plusieurs décennies. La revue de Jenkins et Bridges (2007) a fait le point sur ces techniques de protection et celle de Fievez *et al* (2007) sur l'évaluation du niveau de protection. Une des premières techniques est l'encapsulation des huiles émulsifiées dans une matrice de protéines traitées au formol. La coque de protéines protège les lipides de l'attaque par les micro-organismes du rumen, puis elle est dissociée dans la caillette permettant la libération des lipides dans l'intestin grêle. Cette méthode est, jusqu'à présent, la plus efficace, les limites étant la rupture de la coque lors de la mastication et la maîtrise de la fabrication. McDonald et Scott (1977) mentionnent un taux extrême de 20% d'acide linoléique dans le lait obtenu avec de l'huile de lin encapsulée et de 35% avec de l'huile de carthame encapsulée. Cette technique n'a pas eu de d'application commerciale du fait de son coût et aussi parce qu'elle a été conçue à un moment où l'augmentation de la teneur en AGPI dans le lait n'était pas recherchée. De plus, une telle augmentation des AGPI dans le lait peut avoir des conséquences négatives sur le point de fusion des matières grasses et donc sur les caractéristiques des produits laitiers. Des alternatives au formol (interdit dans plusieurs pays) ont été récemment testées, telle que l'incorporation des lipides dans un gel de protéines de lactosérum (Carroll *et al* 2006). Cela semble assez efficace, mais reste à confirmer. Le prétraitement des lipides tels l'émulsification ou dans une moindre mesure le traitement à la soude, peuvent conférer une certaine protection (Fievez *et al* 2007). Le traitement des graines oléagineuses avec du xylose, basé sur la réaction de Maillard, ou l'absorption d'huile dans des fibres minérales ne semblent pas efficaces (Sinclair *et al* 2005).

La protection chimique en bloquant le groupement carboxyle COOH (qui doit être libre pour que la biohydrogénation ait lieu) est une autre façon d'empêcher la biohydrogénation. Les savons de calcium ont été largement utilisés pour incorporer des AG d'huile de palme dans les rations de ruminants. Ils sont considérés comme inertes car ils n'affectent pas la digestion des fibres dans le rumen, même à forte dose. Toutefois, il a été montré qu'ils ne sont pas efficaces pour protéger les AGPI de la biohydrogénation ruminale (Ferlay *et al* 1993). Les savons de calcium ont aussi été essayés pour protéger des CLA, sans résultat probant (de Veth *et al* 2005). Ceci résulte sans doute du fait que les savons d'AG insaturés sont davantage dissociés, pour un même pH, que les savons d'AG saturés, du fait de différences entre leurs pKa. Une technique plus récente est la synthèse d'amides à partir des AG. Les AG insaturés sont liés, par une liaison amide, à une source d'amine telle que la butylamine, l'éthanolamine ou l'ammoniaque. Le taux de protection a été évalué pour l'oléamide (acide oléique), la butylsoyamide et l'hydroxyethylsoyamide (AG de soja). Une protection partielle, à l'origine d'une augmentation des AG insaturés dans le lait, a été constatée (Jenkins et Bridges, 2007). Cependant cette technique n'est pas utilisée sur le terrain.

6 / Absorption intestinale des AG

Les AG résultant du métabolisme ruminal atteignent le duodénum principalement sous forme adsorbée sur les particules alimentaires ou les bactéries, voire incorporés dans les bactéries. Les mécanismes d'absorption intestinale chez les ruminants sont proches de ceux des monogastriques (Bauchart 1993), mis à part le fait que les AG entrent dans

l'intestin majoritairement sous forme libre, non estérifiés et saturés. L'absence de monoglycérides dans le duodénum des ruminants est compensée par la présence de lysolécithines dans la bile, produites par des phospholipases à partir des phospholipides bactériens et/ou biliaires. Les AG sont désorbés et solubilisés par les sels biliaires et les lysolécithines, puis passent dans une phase micellaire (micelles mixtes) qui permet leur absorption au niveau du jéjunum.

L'absorption intestinale des AG ne peut être mesurée de façon fiable qu'entre le duodénum et l'iléon terminal, ou à la rigueur les fèces, en utilisant des animaux canulés au niveau du duodénum proximal et si possible de l'iléon terminal. Une revue de la littérature montre que la digestibilité intestinale varie entre 55 et 92% (Doreau et Ferlay 1994). Cette variabilité n'est pas expliquée par les quantités ou les profils d'AG ingérés. Estimées par méta-analyse, les digestibilités apparentes sont en moyenne de 67, 67, 77 et 75% pour les AG en C12, C14, C16 et C18 respectivement (Schmidely *et al* 2008). Parmi les AG en C18, les digestibilités apparentes sont plus faibles pour les 18:0, 18:2 et 18:3 (74, 72 et 70%, respectivement) que pour les 18:1 *cis* et *trans* (78 et 82%) (Glasser *et al* 2008b). Pour les AG en C20 et C22 les données sont moins nombreuses ; les digestibilités apparentes sont en moyenne de 70% (respectivement pour 35 et 22 données publiées). Du fait que les différences de digestibilité entre AG sont faibles, la composition des AG absorbés est proche de celle des AG atteignant le duodénum, et cette dernière peut servir de base pour établir des relations entre composition des AG d'origine digestive et composition des AG du lait (Glasser *et al* 2008a).

Conclusion

Les processus de biohydrogénation sont la résultante de nombreuses réactions biochimiques catalysées par les enzymes des bactéries du rumen. Les AGPI sont très largement hydrogénés, avec formation de nombreux isomères insaturés, pouvant se retrouver dans les productions des ruminants, et dont le rôle sur la santé humaine est inconnu pour la plupart d'entre eux. Il existe une différence majeure dans le nombre et la composition des AG de produits, entre d'une part, le lait et la viande de ruminants et d'autre part, la viande de porc et de volailles. De plus, il est beaucoup plus facile de modifier la composition en AG de la viande de monogastriques que celle de la viande de ruminants. En dépit de la complexité des interactions entre le type de ration et l'écosystème microbien ruminal, qui est la cause de la forte variabilité de la composition en AG dans les digesta, les principaux mécanismes qui régissent la composition des AG absorbés dans l'intestin par les ruminants sont désormais connus. En particulier, des teneurs élevées en aliments concentrés et en lipides dans la ration peuvent entraîner un changement de la composition en AG dans les digesta et donc *in fine* dans les produits.

Références

AbuGhazaleh A.A., Jenkins T.C., 2004. Disappearance of docosahexaenoic and eicosapentaenoic acids from cultures of mixed ruminal microorganisms. J. Dairy Sci., 87, 645-651.

Akraim F., Nicot M.C., Weill P., Enjalbert F., 2006. Effects of preconditioning and extrusion of linseed on the ruminal biohydrogenation of fatty acids. 1. In vivo studies. Anim. Res., 55, 83-91.

Bauchart D., 1993. Lipid absorption and transport in ruminant animals. J. Dairy Sci., 76, 3864-3882.

Bauchart D., Vérité R., Rémond B., 1984. Long-chain fatty acid digestion in lactating cows fed fresh grass from spring to autumn. Can. J. Anim. Sci., 64, 330-331.

Bauchart D., Legay-Carmier F., Doreau M., Gaillard B., 1990. Lipid metabolism of liquid-associated and solid-adherent bacteria in rumen contents of dairy cows offered lipid-supplemented diets. Br. J. Nutr., 63, 563-578.

Bauchart D., Roy A., Lorenz S., Ferlay A., Gruffat D., Chardigny J.M., Sébédio J.L., Chilliard Y., Durand D., 2007. Dietary supply of butter rich in *trans* 18:1 isomers or in 9*cis*, 11*trans* conjugated linoleic acid affects plasma lipoproteins in hypercholesterolemic rabbits. Lipids, 42, 123-133.

Boeckaert C., Fievez V., Van Hecke D., Verstraete W., Boon N., 2007. Changes in rumen biohydrogenation intermediates and ciliate protozoa diversity after algae supplementation to dairy cattle. Eur. J. Lipid Sci. Technol., 109, 767-777.

Brunschwig P., Hurtaud C., Chilliard Y., Glasser F., 2010. L'apport de lin dans la ration des vaches laitières : Effets sur la production, la composition du lait et des produits laitiers, les émissions de méthane et les performances de reproduction. INRA Prod. Anim., 23, 307-318.

Carroll S.M., DePeters E.J., Rosenberg M., 2006. Efficacy of a novel whey protein gel complex to increase the unsaturated fatty acid composition of bovine milk fat. J. Dairy Sci., 89, 640-650.

Chardigny J.M., Destaillats F., Malpuech-Brugere C., Moulin J., Bauman D.E., Lock A.L., Barbano D.M., Mensink R.P., Bezelgues J.B., Chaumont P., Combe N., Cristiani I., Joffre F., German J.B., Dionisi F., Boirie Y., Sebedio J.L., 2008. Do *trans* fatty acids from industrially produced sources and from natural sources have the same effect on cardiovascular disease risk factors in healthy subjects? Results of the *trans* fatty acids collaboration (Transfact) study. Am. J. Clin. Nutr., 87, 558-566.

Cherfaoui M., Durand D., Bonnet M., Cassar-Malek I., Bauchart D., Thomas A., Gruffat D., 2012. Expression of enzymes and transcription factors involved in n-3 long-chain PUFA biosynthesis in Limousin bull tissues. Lipids, 47, 391-401.

Chilliard Y., Glasser F., Enjalbert F., Ferlay A., Bocquier F., Schmidely P., 2007. Données récentes sur les effets de l'alimentation sur la composition en acides gras du lait de vache, chèvre et brebis. Renc. Rech. Rum., 14, 321-328.

Chow T.T., Fievez V., Moloney A.P., Raes K., Demeyer D., De Smet S., 2004. Effect of fish oil on in vitro rumen lipolysis, apparent biohydrogenation of linoleic and linolenic acid and accumulation of biohydrogenation intermediates. Anim. Feed Sci. Technol., 117, 1-12.

de Veth M.J., Gulati S.K., Luchini N.D., Bauman D.E., 2005. Comparison of calcium salts and formaldehyde-protected conjugated linoleic acid in inducing milk fat depression. J. Dairy Sci., 88, 1685-1693.

Devillard E., McIntosh F.M., Newbold C.J., Wallace R.J., 2006. Rumen ciliate protozoa contain high concentrations of conjugated linoleic acids and vaccenic acid, yet do not hydrogenate linoleic acid or desaturate stearic acid. Br. J. Nutr., 96, 697-704.

Dewhurst R.J., Scollan N.D., Youell S.J., Tweed J.K.S., Humphreys M.O., 2001. Influence of species, cutting date and cutting interval on the fatty acid composition of grasses. Grass Forage Sci., 56, 68-74.

Doreau M., Michalet-Doreau B., 1987. Tourteaux et graines de colza et de tournesol : utilisation digestive par les ruminants. Bull. Tech. CRZV Theix, INRA, 68, 29-39.

Doreau M., Ferlay A., 1994. Digestion and utilisation of fatty acids by ruminants. Anim. Feed Sci. Technol., 45, 379-396.

Doreau M., Demeyer D.I., Van Nevel C.J., 1997. Transformations and effects of unsaturated fatty acids in the rumen. Consequences on milk fat secretion. In: Milk composition, production and biotechnology. Welch R.A.S., Burns D.J.W., Davis S.R., Popay A.I., Prosser C.G. (Eds). CABI, Oxford, UK, 73-92.

Doreau M., Ueda K., Poncet C., 2003. Fatty acid ruminal metabolism and intestinal digestibility in sheep fed ryegrass silage and hay. Trop. Subtrop. Agroecosyst., 3, 289-293.

Doreau M., Lee M.R.F., Ueda K., Scollan N.D., 2005. Métabolisme ruminal et digestibilité des acides gras des fourrages. Renc. Rech. Rum., 12, 101-104.

Doreau M., Rearte D., Portelli J., Peyraud J.L., 2007. Fatty acid ruminal metabolism and digestibility in cows fed perennial ryegrass. Eur. J. Lipid Sci. Technol., 109, 790-798.

Doreau M., Aurousseau E., Martin C., 2009. Effects of linseed lipids fed as rolled seeds, extruded seeds or oil on organic matter and

crude protein digestion in cows. Anim. Feed Sci. Technol., 150, 187-196.

Doreau M., Bauchart D., Chilliard Y., 2010. Enhancing fatty acid composition of milk and meat through animal feeding. Anim. Prod. Sci., 51, 19-29.

Durmic Z., McSweeney C.S., Kemp G.W., Hutton P., Wallace R.J., Vercoe P.E., 2008. Australian plants with potential to inhibit bacteria and processes involved in ruminal biohydrogenation of fatty acids. Anim. Feed Sci. Technol., 145, 271-284.

Ferlay A., Chabrot J., Elmeddah Y., Doreau M., 1993. Ruminal lipid balance and intestinal digestion by dairy cows fed calcium salts of rapeseed oil fatty acids or rapeseed oil. J. Anim. Sci., 71, 2237-2245.

Fievez V., Vlaeminck B., Jenkins T., Enjalbert F., Doreau M., 2007. Assessing rumen biohydrogenation and its manipulation *in vivo*, *in vitro* and *in situ*. Eur. J. Lipid Sci. Technol., 109, 740-756.

Givens D.I., Cottrill B.R., Davies M., Lee P.A., Mansbridge R.J, Moss A.R., 2001. Sources of n-3 polyunsaturated fatty acids additional to fish oil for livestock diets. A review. Nutr. Abstr. Rev. B 71, 53R-83R.

Glasser F., Laverroux S., Doreau M., 2006. Rumen biohydrogenation kinetics of linseed fed as crude seeds, extruded seeds or oil. In: 4th Eur. Fed. Lipid Congr. "Oils, fats and lipids for a healthier future". Madrid, Spain, 640.

Glasser F., Ferlay A., Doreau M., Schmidely P., Sauvant D., Chilliard Y., 2008a. Long-chain fatty acid metabolism in dairy cows: A meta-analysis of milk fatty acid yield in relation to duodenal flows and de novo synthesis. J. Dairy Sci., 91, 2771-2795.

Glasser F., Schmidely P., Sauvant D., Doreau M. 2008b. Digestion of fatty acids in ruminants: A meta-analysis of flows and variation factors. 2. C18 fatty acids. Animal, 2, 691-704.

Gobert M., Gruffat D., Habeanu M., Parafita E., Bauchart D., Durand D., 2010. Plant extracts combined with vitamin E in PUFA-rich diets of cull cows protect beef against lipid oxidation. Meat Sci., 85, 676-683.

Gonthier C., Mustafa A.F., Berthiaume R., Petit H.V., Ouellet D.R., 2004. Feeding micronized and extruded flaxseed to dairy cows: Effects on digestion and ruminal biohydrogenation of long-chain fatty acids. Can. J. Anim. Sci., 84, 705-711.

Harfoot C.G., Hazlewood G.P., 1997. Lipid metabolism in the rumen. In: The rumen microbial ecosystem. Hobson P.N., Stewart C.S. (Eds). Blackie Academic & Professional, London, UK, 382-426.

Hazlewood G., Dawson R.M.C., 1979. Characteristics of a lipolytic and fatty acid-requiring Butyrivibrio sp. Isolated from the ovine rumen. J. Gen. Microbiol., 112, 15-27.

Henderson C., 1971. A study of the lipase produced by Anaerovibrio lipolytica, a rumen bacterium. J. Gen. Microbiol., 65, 81-89.

Jayanegara A., Kreuzer M., Leiber F., 2011. Correlations between phenolic fractions in tropical forages and ruminal C18 fatty acid metabolites *in vitro*. Adv. Anim. Biosci., 2, 428.

Jenkins T.C., Bridges W.C. Jr., 2007. Protection of fatty acids against ruminal biohydrogenation in cattle. Eur. J. Lipid Sci. Technol., 109, 778-789.

Jenkins T.C., Wallace R.J., Moate P.J., Mosley E.E., 2008. Recent advances in biohydrogenation of unsaturated fatty acids within the rumen microbial ecosystem. J. Anim. Sci., 86, 397-412.

Jouany J.P., Lassalas B., Doreau M., Glasser F., 2007. Dynamic features of the rumen metabolism of linoleic acid, linolenic acid, and linseed oil measured *in vitro*. Lipids, 42, 351-360.

Kairenius P., Toivonen V., Shingfield K., 2011. Identification and ruminal outflow of long-chain fatty acid biohydrogenation intermediates in cows fed diets containing fish oil. Lipids, 46, 587-606.

Karleskind A., 1992. Manuel des corps gras, vol. 1. Lavoisier, Paris, France, 787p.

Keeney M., 1970. Lipid metabolism in the rumen. In: Physiology of digestion and metabolism in the ruminant. Phillipson, A.T. (Ed). Oriel Press, Newcastle upon Tyne, UK, 489-503.

Khiaosa-Ard R., Bryner S.F., Scheeder M.R.L., Wettstein H.R., Leiber F., Kreuzer M., Soliva C.R., 2009. Evidence for the inhibition of the terminal step of ruminal α-linolenic acid biohydrogenation by condensed tannins. J. Dairy Sci., 92, 177-188.

Kim Y.J., Liu R.H., Rychlik J.L., Russell J.B., 2002. The enrichment of a ruminal bacterium (Megasphaera elsdenii YJ-4) that produces the *trans*-10, *cis*-12 isomer of conjugated linoleic acid. J. Appl. Microbiol., 92, 976-982.

Klein C.M., Jenkins T.C., 2011. Docosahexaenoic acid elevates *trans*-18:1 isomers but is not directly converted into *trans*-18:1 isomers in ruminal batch cultures. J. Dairy Sci., 94, 4676-4683.

Laverroux S., Arturo-Schaan M., Doreau M., 2011a. *In vitro* evaluation of four additives to reduce ruminal biohydrogenation. Adv. Anim. Biosci., 2, 279.

Laverroux S., Glasser F., Gillet M., Joly C., Doreau M., 2011b. Isomerization of vaccenic acid to *cis* and *trans* C18:1 isomers during biohydrogenation by rumen microbes. Lipids, 46, 843-850.

Lee M.R.F., Winters A.L., Scollan N.D., Dewhurst R.J., Theodorou M.K., Minchin F.R., 2004. Plant-mediated lipolysis and proteolysis in red clover with different polyphenol oxidase activities. J. Sci. Food Agric., 84, 1639-1645.

Lock A.L., Harvatine D.I., Drackley J.K., Bauman D.E., 2006. Concepts in fat and fatty acids digestion in ruminants. In: Proc. Interm. Nutr. Conf., 85-100.

Loor J.J., Ueda K., Ferlay A., Chilliard Y., Doreau M., 2004. Biohydrogenation, duodenal flow, and intestinal digestibility of *trans* fatty acids and conjugated linoleic acids in response to dietary forage: concentrate ratio and linseed oil in dairy cows. J. Dairy Sci., 87, 2472-2485.

Loor J.J., Ueda K., Ferlay A., Chilliard Y., Doreau M., 2005. Intestinal flow and digestibility of *trans* fatty acids and conjugated linoleic acids (CLA) in dairy cows fed a high-concentrate diet supplemented with fish oil, linseed oil, or sunflower oil. Anim. Feed Sci. Technol., 119, 203-225.

Lourenço M., Cardozo P.W., Calsamiglia S., Fievez V., 2008. Effects of saponins, quercetin, eugenol, and cinnamaldehyde on fatty acid biohydrogenation of forage polyunsaturated fatty acids in dual-flow continuous culture fermenters. J. Anim. Sci., 86, 3045-3053.

Lourenço M., De Neve J., Falchero L., Tava A., Thas O., Fievez V., 2010a. Screening of plant secondary metabolites and their interactions on ruminal fatty acid metabolism. In: Proc. Conf. Advancing beef safety and quality through research and innovation. Aberystwyth, UK, 67.

Lourenço M., Ramos-Morales E., Wallace R.J., 2010b. The role of microbes in rumen lipolysis and biohydrogenation and their manipulation. Animal, 4, 1008-1023.

Maddock T.D., Bauer M.L., Koch K.B., Anderson V.L., Maddock R.J., Barcelo-Coblijn G., Murphy E.J., Lardy G.P., 2006. Effect of processing flax in beef feedlot diets on performance, carcass characteristics, and trained sensory panel ratings. J. Anim. Sci., 84, 1544-1551.

Maia M.R.G., Chaudhary L.C., Figueres L., Wallace R.J., 2007. Metabolism of polyunsaturated fatty acids and their toxicity to the microflora of the rumen. Antonie van Leeuwenhoek, 91, 303-314.

McDonald I.W., Scott T.W., 1977. Foods of ruminant origin with elevated content of polyunsaturated fatty acids. World Rev. Nutr. Diet., 26, 144-207.

Médale F., 2009. Teneur en lipides et composition en acides gras de la chair de poissons issus de la pêche et de l'élevage. Cah. Nutr. Diet., 44, 173-181.

Morand-Fehr P., Tran G., 2001. La fraction lipidique des aliments et les corps gras utilisés en alimentation animale. In : Numéro spécial, Matières grasses alimentaires et qualité des produits animaux. Sauvant D. (Ed). INRA Prod. Anim., 14, 285-302.

Mosley E.E., Powell G.L., Riley M.B., Jenkins T.C., 2002. Microbial biohydrogenation of oleic acid to *trans* isomers *in vitro*. J. Lipid Res., 43, 290-296.

Proell J.M., Mosley E.E., Powell G.L., Jenkins T.C., 2002. Isomerization of stable isotopically labeled elaidic acid to *cis* and *trans* monoenes by ruminal microbes. J. Lipid Res., 43, 2072-2076.

Qiu X., Eastridge M.L., Griswold K.E., Firkins J.L., 2004. Effects of substrate, passage rate, and pH in continuous culture on flows of conjugated linoleic acid and *trans* C18:1. J. Dairy Sci., 87, 3473-3479.

Riediger N.D., Othman R.A., Suh M., Moghadasian M.H., 2009. A systemic review of the roles of n-3 fatty acids in health and disease. J. Am. Diet Assoc., 109, 668-679.

Sauvant D., Bas P., 2001. La digestion des lipides chez le ruminant. In : Numéro spécial, Matières grasses alimentaires et qualité des produits animaux. Sauvant D. (Ed). INRA Prod. Anim., 14, 303-310.

Schmidely P., Glasser F., Doreau M., Sauvant D., 2008. Digestion of fatty acids in ruminants: A meta-analysis of flows and variation factors. 1. Total fatty acids. Animal, 2, 677-690.

Scollan N.D., Dhanoa M.S., Choi N.J., Maeng W.J., Enser M., Wood J.D., 2001. Biohydrogenation and digestion of long chain fatty acids in steers fed on different sources of lipid. J. Agric. Sci., 136, 345-355.

Shingfield K.J., Chilliard Y., Toivonen V., Kairenius P., Givens D.I., 2008. Bioactive components of milk *trans* fatty acids and

bioactive lipids in ruminant milk. In: Bioactive components of milk. Bösze Z. (Ed.). Springer, New-York, NY, USA, 3-65.

Shingfield K.J., Bernard L., Leroux C., Chilliard Y., 2010. Role of *trans* fatty acids in the nutritional regulation of mammary lipogenesis in ruminants. Animal, 4, 1140-1166.

Sinclair L.A., Cooper S.L., Huntington J.A., Wilkinson R.G., Hallett K.G., Enser M., Wood J.D., 2005. *In vitro* biohydrogenation of n-3 polyunsaturated fatty acids protected against ruminal microbial metabolism. Anim. Feed Sci. Technol., 124, 579-596.

Toral P.G., Shingfield K.J., Hervás G., Toivonen V., Frutos P., 2010. Effect of fish oil and sunflower oil on rumen fermentation characteristics and fatty acid composition of digesta in ewes fed a high concentrate diet. J. Dairy Sci., 93, 4804-4817.

Toral P.G., Belenguer A., Shingfield K.J., Hervás G., Toivonen V., Frutos P., 2012. Fatty acid composition and bacterial community changes in the rumen fluid of lactating sheep fed sunflower oil plus incremental levels of marine algae. J. Dairy Sci., 95, 794-806.

Troegeler-Meynadier A., Nicot M.C., Bayourthe C., Moncoulon R., Enjalbert F., 2003. Effects of pH and concentrations of linoleic and linolenic acids on extent and intermediates of ruminal biohydrogenation *in vitro*. J. Dairy Sci., 86, 4054-4063.

Troegeler-Meynadier A., Bret-Bennis L., Enjalbert F., 2006. Rates and efficiencies of reactions of ruminal biohydrogenation of linoleic acid according to pH and polyunsaturated fatty acids concentrations. Reprod. Nutr. Dev., 46, 713-724.

Van Nevel C.J., Demeyer D.I., 1996. Influence of pH on lipolysis and biohydrogenation of soybean oil by rumen contents *in vitro*. Reprod. Nutr. Dev., 36, 53-63.

Van Ranst G., Fievez V., Vandewalle M., De Riek J., Van Bockstaele E., 2009a. Influence of herbage species, cultivar and cutting date on fatty acid composition of herbage and lipid metabolism during ensiling. Grass For. Sci., 64, 196-207.

Van Ranst G., Fievez V., Vandewalle M., De Riek J., Van Bockstaele E., 2009b. *In vitro* study of red clover polyphenol oxidase activity, activation, and effect on measured lipase activity and lipolysis. J. Agric. Food Chem., 57, 6611-6617.

Van Ranst G., Lee M.R.F., Fievez V., 2011. Red clover polyphenol oxidase and lipid metabolism. Animal, 5, 512-521.

Vasta V., Makkar H.P.S., Mele M., Priolo A., 2009. Ruminal biohydrogenation as affected by tannins *in vitro*. Br. J. Nutr., 102, 82-92.

Verhulst A., Janssen G., Parmentier G., Eyssen H., 1987. Isomerization of polyunsaturated long chain fatty acids by propionibacteria. Syst. Appl. Microbiol., 9, 12-15.

Vlaeminck B., Fievez V., Cabrita A.R.J., Fonseca A.J.M., Dewhurst R.J., 2006. Factors affecting odd- and branched-chain fatty acids in milk: A review. Anim. Feed Sci. Technol., 131, 389-417.

Wallace R.J., McKain N., Shingfield K.J., Devillard E., 2007. Isomers of conjugated linoleic acids are synthesized *via* different mechanisms in ruminal digesta and bacteria. J. Lipid Res., 48, 2247-2254.

Weimer P.J., Stevenson D.M., Mertens D.R., 2010. Shifts in bacterial community composition in the rumen of lactating dairy cows under milk fat-depressing conditions. J. Dairy Sci., 93, 265-278.

Wood J.D., Enser M., Fisher A.V., Nute G.R., Sheard P.R., Richardson R.I., Hughes S.I., Whittington F.M., 2008. Fat deposition, fatty acid composition and meat quality: A review. Meat Sci., 78, 343-358.

Zened A., 2011. Particularités du microbiote et de son activité lors de la déviation de la biohydrogénation ruminale de l'acide linoléique de la voie *trans*-11 à la voie *trans*-10. In: Institut National Polytechnique de Toulouse, France, 333p.

Zened A., Troegeler-Meynadier A., Nicot M.C., Combes S., Cauquil L., Farizon Y., Enjalbert F., 2011. Starch and oil in the donor cow diet and starch in substrate differently affect the *in vitro* ruminal biohydrogenation of linoleic and linolenic acids. J. Dairy Sci., 94, 5634-5645.

Zhukova N.V., Aizdaicher N.A., 1995. Fatty acid composition of 15 species of marine microalgae. Phytochemistry, 39, 351-356.

Résumé

La maîtrise de la composition en Acides Gras (AG) des produits animaux est l'une des composantes de l'amélioration de leur qualité nutritionnelle, passant par exemple par une diminution des AG saturés réputés athérogènes et une augmentation des AG polyinsaturés de la série n-3 (oméga-3) dans les produits de ruminants. Chez les ruminants, les AG longs ingérés subissent des transformations structurales importantes dans le rumen, principalement des réactions de saturation, *trans* isomérisation et conjugaison des doubles liaisons. La composition des AG arrivant dans l'intestin grêle puis absorbés est donc complètement différente de celle des AG ingérés, avec de plus l'apparition de très nombreux isomères issus de l'action du microbiote ruminal sur les AG. Ces phénomènes sont très étudiés depuis longtemps, mais les récents progrès dans l'analyse des AG d'une part et dans l'étude du microbiote ruminal d'autre part ont permis d'affiner les connaissances depuis quelques années. Cet article présente l'état des connaissances sur les mécanismes ruminaux de lipolyse et de biohydrogénation des AG insaturés alimentaires dans le rumen (y compris des données récentes sur les AG à 20 et 22 carbones), l'ampleur de la biohydrogénation et l'effet des facteurs alimentaires, les flux et la composition des AG arrivant dans l'intestin, la protection des lipides contre la biohydrogénation et l'absorption intestinale des AG. Ces connaissances permettent de mieux comprendre et prévoir le devenir des AG ingérés et donc potentiellement de mieux maîtriser la composition en AG des produits de ruminants.

Abstract

Ruminal metabolism and digestion of long chain fatty acids in ruminants: recent advances in knowledge

Nutritional quality of animal products is controlled among others by their Fatty Acid (FA) composition, such as a decrease in saturated FA and an increase in n-3 series (omega-3) FA in milk and meat. In ruminants, dietary FA are extensively metabolized in the rumen, mainly through hydrogenation and isomerisation. Composition of FA reaching the duodenum is thus completely different from that of dietary FA, including the appearance of numerous isomers produced by the action of rumen microbes on FA. These processes have been widely studied, but recent improvement in FA analysis techniques on the one hand, and in the knowledge of the ruminal microbial ecosystem on the other hand, have resulted in a rapid refinement of available information. This paper presents the state of knowledge of the mechanisms of ruminal lipolysis and biohydrogenation, including recent data on 20- and 22-carbon FA, on the extent of biohydrogenation and its control by feeding, on the flow and composition of FA reaching the duodenum, on the protection of lipids against biohydrogenation and on FA intestinal absorption. This information allows a better understanding and prediction of the fate of dietary FA, and thus provides tools for a better control of FA composition in ruminant products.

DOREAU M., FIEVEZ V., TROEGELER-MEYNADIER A., GLASSER F., 2012. Métabolisme ruminal et digestion des acides gras longs chez les ruminants : le point des connaissances récentes. INRA Prod. Anim., 2012, 25, 4, 361-374.