

ARTICLE ORIGINAL-ARTICLE DE SYNTHÈSE

Production, digestion et absorption des acides gras chez le ruminant

CUVELIER C., CABARAUX J.-F., DUFRASNE I., ISTASSE L., HORNICK J.-L.

Nutrition, Département des Productions Animales, Faculté de Médecine Vétérinaire, Université de Liège B43, Sart-Tilman, 4000 Liège, Belgique

Correspondance : Dr. CUVELIER Christine - ccuvelier@ulg.ac.be

RESUME: D'un point de vue biochimique, chez le ruminant, il existe deux grands groupes d'acides gras, d'une part les acides gras volatils, issus du métabolisme ruminal des hydrates de carbone alimentaires et d'autre part, les acides gras issus du métabolisme ruminal des lipides. Cette deuxième catégorie comprend les acides gras synthétisés *de novo* par les microorganismes du rumen, mais aussi les acides gras issus de l'hydrolyse des triacylglycérols alimentaires, dont la plupart subissent dans le rumen une biohydrogénation avant leur absorption intestinale. Les acides gras absorbés sont donc toujours plus saturés que les acides gras ingérés.

1. INTRODUCTION

Dans une précédente synthèse (Cuvelier *et al.*, 2004), la structure chimique des acides gras, leur nomenclature ainsi que les sources alimentaires les plus fréquentes ont été rappelées. Il est apparu que les acides gras sont des acides carboxyliques à chaîne aliphatique hydrophobe, saturés ou insaturés, selon l'absence ou la présence de doubles liaisons.

Ce présent volet aborde la problématique des acides gras chez les ruminants domestiques, qui présentent à cet égard un métabolisme tout à fait spécifique, en raison du transit et de la transformation des substances alimentaires dans le rumen. Cet article a donc pour but de faire le point sur le métabolisme des acides gras, en se focalisant plus particulièrement sur la digestion des hydrates de carbone et des lipides alimentaires au sein du rumen et sur l'absorption intestinale des acides gras chez le ruminant.

2. LE MÉTABOLISME RUMINAL

Les acides gras absorbés par le ruminant sont issus de 2 voies métaboliques

distinctes prenant place au sein du rumen. Il s'agit premièrement de la dégradation des hydrates de carbone en acides gras volatils suivie de leur absorption à travers la paroi ruminale, et ensuite du métabolisme des lipides proprement dit, qui génère des acides gras absorbés au niveau de l'intestin grêle.

2.1. Le métabolisme des hydrates de carbone au sein du rumen

Les hydrates de carbone alimentaires comprennent divers composés qui sont issus soit des parois cellulaires végétales, comme la cellulose, l'hémicellulose et les pectines, soit du contenu cellulaire, tels que l'amidon et les sucres solubles (Jarrige *et al.*, 1995). Afin de pouvoir utiliser ces substances pour leur propre métabolisme énergétique, les bactéries ruminales les transforment préalablement en une forme soluble et assimilable en sécrétant dans le milieu ruminal différents enzymes, tels que des cellulases, des hémicellulases, des pectinases et des amylases, qui assureront leur hydrolyse. Les substrats produits à partir des hydrates de carbone alimentaires sont principalement du glucose, de la cello-

biose, du xylose et de l'acide galacturonique (Russel et Gahr, 2000). Après hydrolyse, ces substances pénètrent dans les cellules bactériennes, en traversant la membrane plasmique selon un mécanisme actif. Trois systèmes de transport ont été identifiés : un système ATP-dépendant basé sur la force proton-motrice (le substrat est transporté à l'intérieur en même temps qu'un proton ou cation), un transporteur protéique ATP-dépendant (le substrat se lie à une protéine membranaire spécifique qui assure le transport en consommant de l'ATP) ou un système de phosphotransférases dépendant du phosphoénolpyruvate (un groupement phosphate hautement énergétique est transféré depuis le phosphoénolpyruvate jusqu'au substrat par l'intermédiaire d'une série de phosphoprotéines) (Jouany *et al.*, 1995 ; Russel et Gahr, 2000). Au sein des microorganismes, la majorité de ces composés carbonés sont convertis par le jeu des fermentations anaérobies en un métabolite intermédiaire, le pyruvate. Celui-ci subit une dégradation ultérieure, et les principaux produits terminaux des fermentations sont les acides gras volatils (AGV), le dioxyde de car-

bone et le méthane. Les AGV les plus représentés sont l'acide acétique, en C2, l'acide propionique, en C3 et l'acide butyrique, en C4, le ratio molaire acétate : propionate : butyrate étant généralement de l'ordre de 65 : 20 : 15 (Bergman, 1990). L'acide valérique, en C5 et l'acide caproïque, en C6, se rencontrent également, mais en proportions nettement inférieures (de 1 à 4 %, les 2 acides confondus) (Jouany *et al.*, 1995).

Les fermentations décrites ci-dessus correspondent à l'intégralité du métabolisme de l'écosystème bactérien ruminal et non pas au métabolisme d'une espèce bactérienne particulière. Il se produit en effet entre espèces microbiennes des transferts de métabolites, les produits terminaux du métabolisme d'une espèce servant de substrats pour le métabolisme d'une autre espèce. Les produits terminaux propres à chaque microorganisme — AGV ou métabolites intermédiaires — quittent la cellule pour rejoindre le liquide ruminal par simple diffusion ou via un système de perméases (Russel et Gahr, 2000). Les AGV sont ensuite absorbés à travers l'épithélium ruminal, avec une efficacité d'autant plus grande que la chaîne carbonée est longue, vraisemblablement par diffusion passive des acides non dissociés d'une part, mais aussi et surtout sous forme anionique (Russel et Gahr, 2000). Les AGV étant en effet des acides faibles ($pK \leq 4.8$) et le pH du rumen se rapprochant de la neutralité, ceux-ci sont principalement présents sous forme d'anions — acétate, propionate et butyrate — plutôt que sous forme d'acides — acétique, propionique et butyrique — (Bergman, 1990). Les AGV non dissociés, solubles dans les lipides, traversent la membrane épithéliale, tandis que les AGV dissociés sont absorbés en échange de bicarbonate intracellulaire (Russel et Gahr, 2000).

Les proportions des différents AGV produits sont principalement fonction de la nature du régime. En effet, les microorganismes du rumen sont caractérisés à partir des substrats qu'ils sont capables de dégrader et/ou de fermenter. Les nutriments présents dans la ration conditionnent donc la nature des microorganismes du rumen, qui orien-

Tableau I : Influence de la nature ration sur la composition du mélange d'acides gras volatils (AGV) dans le rumen (moyenne pendant 5 heures après le repas) (d'après Jouany *et al.*, 1995)

Régime	AGV totaux	Proportions molaires (%)			
	mmole/l	Acétate	Propionate	Butyrate	Valérate
Foin de graminées	90,0	72	17	7	4
Foin (44 %) + orge (56 %)	115,6	61	30	8	1
Foin (18 %) + betteraves (82 %)	127,5	56	26	17	1
Foin (52 %) + lactosérum (48 %)	99,9	59	16	21	4

Tableau II : Substrats hydrolysés par les principales espèces bactériennes du rumen¹ (d'après Fonty *et al.*, 1995)

Espèces bactériennes	Substrats ²					
	Cellulose	Hémicellulose	Amidon	Pectines	Triacylglycérols	Protéines
<i>Fibrobacter succinogenes</i>	+	+	-	+	-	-
<i>Ruminococcus albus</i>	+	+	-	+	-	-
<i>Ruminococcus flavefaciens</i>	+	+	-	+	-	-
<i>Butyrivibrio fibrisolvens</i>	-	+	+	+	-	+
<i>Prevotella ruminicola</i>	-	+	+	+	-	+
<i>Selenomonas ruminantium</i>	-	-	+	-	-	+
<i>Streptococcus bovis</i>	-	-	+	+	-	+
<i>Ruminobacter amylophilus</i>	-	-	+	-	-	+
<i>Succinomonas amyolytica</i>	-	-	-	+	-	-
<i>Succinivibrio dextrinosolvens</i>	-	-	-	+	+	+
<i>Anaerovibrio lipolytica</i>	-	-	-	-	-	+

¹ Les substrats issus de cette hydrolyse, qui vont subir une fermentation, ne sont pas repris dans le tableau

² La majorité des souches peuvent assurer cette fonction (+) ou non (-)

tent la production des AGV selon leur métabolisme respectif (tableau I). Les rations riches en fourrages favorisent ainsi la production d'acétate au détriment du propionate, tandis que les rations riches en amidon diminuent la synthèse de l'acétate et favorisent celle du propionate. La production d'acide butyrique est, quant à elle, augmentée lors de régimes contenant des ingrédients riches en sucres solubles, tels que les betteraves (saccharose) ou le lactosérum (lactose) (Jouany *et al.*, 1995).

Remarquons que l'écosystème microbien du rumen est constitué de 3 populations : la microflore, qui comprend une soixantaine d'espèces bacté-

riennes (10^{10} - 10^{11} cellules/ml), la microfaune, composée essentiellement de protozoaires ciliés (10^4 - 10^6 /ml) et des champignons anaérobies cellulolytiques, dont la quantification de la population reste imprécise. Les principales espèces bactériennes du rumen sont regroupées dans le tableau II selon les fonctions dominantes qu'elles sont présumées exercer (cellulolyse, hémicellulolyse,...) sur la base des résultats expérimentaux obtenus *in vitro* (Fonty *et al.*, 1995). La microfaune ciliée constitue approximativement la moitié de la biomasse microbienne ruminale. Elle comprend 2 catégories de protozoaires, les holotriches et les entodiniomorphes, qui

participent dans une certaine mesure au métabolisme ruminal des hydrates de carbone. A la différence des bactéries qui sécrètent dans le milieu ruminal des enzymes hydrolytiques, les protozoaires ingèrent les particules alimentaires ainsi que les bactéries ruminales et les dégradent. Les holotriches fermentent les sucres solubles, les fructosanes ainsi que les grains d'amidon de petite taille et ils stockent l'excédent sous forme d'amylopectine — excédent qui est réutilisé lorsque l'apport en nutriments diminue —. D'une façon générale, les ciliés entodiniomorphes utilisent moins bien les sucres solubles. Ils ingèrent, dégradent, stockent et fermentent les grains d'amidon selon leurs besoins et les disponibilités. Il semblerait qu'ils assurent également la dégradation de la cellulose et de l'hémicellulose. Il est cependant difficile de distinguer la contribution réelle des protozoaires dans leur digestion, car les particules végétales ingérées sont vraisemblablement colonisées par des bactéries et/ou contaminées par des enzymes cellulolytiques d'origine bactérienne ou fongique. Les produits terminaux issus des fermentations des protozoaires ciliés, holotriches et entodiniomorphes, sont toujours relativement similaires, à savoir l'acétate, le butyrate, le lactate, le CO₂ et l'H₂ (Bohatier, 1991 ; Prins, 1991 ; Fonty *et al.*, 1995).

Les champignons présents dans le rumen sont également capables d'utiliser une grande variété d'hydrates de carbone comme source d'énergie, mais leur contribution quantitative aux fermentations n'est pas connue, surtout en raison de l'impossibilité actuelle d'évaluer la biomasse fongique (Fonty *et al.*, 1995). Lors de leur phase végétative, ils se développent sur les fragments végétaux immédiatement après leur entrée dans le rumen (Bauchop, 1979) et déploient une large gamme de polysaccharidases et de glycosidases extracellulaires, qui leur permettent de dégrader la cellulose, l'hémicellulose et les oligosaccharides formés. Ils sont toutefois incapables de dégrader les pectines et l'acide polygalacturonique. Les métabolites terminaux des fermentations fongiques sont identiques dans les différentes espèces et comprennent

l'acétate, le lactate, l'éthanol, le formate, le CO₂ et l'H₂ (Fonty *et al.*, 1995).

Bien que véritables déchets du métabolisme bactérien, les AGV constituent pour le ruminant une source majeure d'énergie, puisqu'ils procurent 60 à 80 % de l'énergie totale dont il a besoin (Russel et Gahr, 2000). A eux seuls, les organes digestifs drainés par la veine porte — estomacs, intestin grêle et gros intestin — revendent approximativement 24 % du métabolisme énergétique corporel total (Johnson *et al.*, 1990). Le rumen a recours à 2 types de substrats pour couvrir ses besoins énergétiques, à savoir le glucose artériel et les AGV, issus des fermentations ruminales (Bergman, 1990 ; Britton et Krehbiel, 1993). Ainsi, une fraction importante des AGV absorbés est directement métabolisée par les tissus épithéliaux du rumen. Cette consommation est estimée approximativement à 30 % de l'acétate, 50 % du propionate et 90 % du butyrate produits dans la lumière ruminale. Cette théorie est actuellement remise en question par Kristensen (2005), qui vient de montrer que l'épithélium ruminal ne métabolisait pas l'acétate et seulement une faible proportion du propionate absorbé (5 à 10 %). Cette divergence provient de ce que Bergman et Wolff, en 1971, ayant constaté que l'absorption des AGV par la veine porte était substantiellement plus faible que la production ruminale, avaient conclu à une métabolisation importante des AGV par l'épithélium ruminal. Pour Kristensen (2005), il s'agirait plutôt d'une utilisation de l'acétate par les bactéries ruminales dans leurs voies anaboliques. L'épithélium ruminal serait tout de même le siège d'une importante métabolisation du butyrate et du valérate (45 à 85 %), alors que les autres viscères drainés par la veine porte utiliseraient quant à eux l'acétate artériel comme substrat pour leur métabolisme énergétique, à raison de ± 30 % de l'acétate absorbé par l'épithélium ruminal. Les AGV non métabolisés à ce niveau sont quant à eux déversés dans la circulation veineuse pour rejoindre la veine porte et le foie (Bergman, 1990).

Le tractus digestif postérieur du rumi-

nant (caecum, colon) fournit aussi une certaine quantité d'AGV, résultant de fermentations anaérobies microbiennes. Tout comme dans le rumen, les principaux AGV produits sont l'acétate, le propionate et le butyrate, dans un ratio approximatif 70 : 20 : 10 (Bergman, 1990). Cette production, quoique nettement inférieure à celle du rumen, est tout de même non négligeable, puisqu'elle permettrait de couvrir 9 % des besoins énergétiques totaux du ruminant (Siciliano-Jones et Murphy, 1989).

2.2. Le métabolisme lipidique ruminal

Le métabolisme lipidique dans le rumen est caractérisé par l'existence de 2 phénomènes concomitants, d'une part une lipolyse des triacylglycérols alimentaires suivie d'une hydrogénation des acides gras, et d'autre part une synthèse lipidique réalisée par les microorganismes du rumen.

2.2.1. Lipolyse et biohydrogénation

Les rations de ruminants contiennent généralement de l'ordre de 3 % de lipides dans la matière sèche (MS). La nature des lipides présents dépend des différents ingrédients de la ration. Les lipides des céréales, des protéagineux, des oléagineux et de leurs dérivés (les tourteaux) sont principalement constitués de triacylglycérols (98 %), à caractère majoritairement insaturé. Les lipides des céréales (1 à 6 % de la MS environ), sont surtout composés d'acide linoléique (C18 : 2), d'acide oléique (C18 : 1) et d'acide palmitique (C16 : 0). Les graines de protéagineux contiennent entre 1 et 10 % de lipides, principalement sous forme d'acide linoléique (C18 : 3), de C18 : 2, de C18 : 1 et de C16 : 0. Les graines d'oléagineux, dosant environ 15 à 50 % de lipides, ainsi que les tourteaux qui en dérivent (1 à 10 % de lipides), sont quant à eux constitués en grande partie de C18 : 2 et de C18 : 1, le lin faisant exception puisqu'il contient majoritairement du C18 : 3, ainsi que les tourteaux de cocotier et de palmiste, qui présentent des teneurs très élevées en acide laurique (C12 : 0) (Sauvant *et al.*, 2002). L'herbe et ses dérivés contiennent approximativement 3 % de lipides, localisés majori-

tairement dans les feuilles. Ceux-ci sont constitués de plus de 50 % de galactolipides — mono- et digalactosyldiglycérines dont l'acide gras prédominant est le C18 : 3, suivi du C16 : 0 et du C18 : 2 — et d'environ 25 % de phospholipides — principalement phosphatidylcholine, phosphatidylglycérol et phosphatidyléthanolamine — (Jarrige *et al.*, 1995 ; Harfoot et Hazlewood, 1997 ; Sauvart *et al.*, 2002).

Le rumen est le siège d'une activité lipolytique intense et rapide, s'exerçant à la fois sur les galactolipides, les phospholipides et les triacylglycérols, mais aussi sur d'autres substrats lipidiques tels que les esters de stérols par exemple. La source des enzymes hydrolytiques, leur distribution parmi les microorganismes du rumen ainsi que leur mode d'action sont cependant encore peu connus. Les triacylglycérols alimentaires, tout d'abord, sont hydrolysés par la flore lipolytique ruminale, ce qui permet la production d'acides gras libres et de glycérol. Il semblerait qu'il n'y ait pas production de composés intermédiaires tels que des monoacylglycérols ou des diacylglycérols (Tamminga et Doreau, 1991). Différentes souches de bactéries produisent des lipases extracellulaires. Parmi celles-ci se trouve *Anaerovibrio lipolytica* (tableau II), l'une des bactéries lipolytiques les plus actives (Prins *et al.*, 1975), qui est capable d'hydrolyser les triacylglycérols mais qui n'attaque pas les galactolipides et les phospholipides (Fonty *et al.*, 1995). Selon certains auteurs, des lipases d'origine végétale, présentes dans les feuilles, seraient principalement responsables de l'hydrolyse des acides gras estérifiés chez les animaux en pâture ; cette hypothèse n'a cependant pas été corroborée par des expériences ultérieures (Faruque *et al.*, 1974). Dans la littérature, les données relatives à l'hydrolyse des galactolipides sont peu abondantes et parfois contradictoires. Ceux-ci seraient hydrolysés par des galactolipases d'origines végétale et bactérienne dont les contributions respectives sont variables et opposées selon les auteurs (Faruque *et al.*, 1974 ; Dawson *et al.*, 1977). Les phospholipides sont quant à

Tableau III : Composition en acides gras (g/100 g d'acides gras) des bactéries ruminales en fonction du régime chez la chèvre (d'après Bas *et al.*, 2003)

Acides gras	Régime	
	Foin de luzerne 40 % - concentrés 60 %	Foin de luzerne 100 %
C10 : 0	0,13	0,20
C12 : 0	1,70	0,70
C13 : 0	0,09	0,39
C14 : 0	2,99	2,94
C15 : 0	1,55	5,58
C16 : 0	21,1	27,6
C17 : 0	0,87	2,15
C18 : 0	53,8	36,5
C19 : 0	0,15	0,38
C20 : 0	0,91	1,45
C21 : 0	0,04	0,20
C22 : 0	0,31	0,85
C23 : 0	0,06	0,23
C24 : 0	0,24	0,55
iso-C13 : 0	0,13	0,27
iso-C14 : 0	0,29	1,34
iso-C15 : 0	1,15	2,74
iso-C16 : 0	0,55	1,29
iso-C17 : 0	0,55	1,02
iso-C18 : 0	0,06	0,12
anteiso-C15 : 0	1,85	4,87
anteiso-C17 : 0	0,68	1,07
C16 : 1 n-9	0,09	0,20
C16 : 1 n-7	0,06	0,12
C17 : 1 n-8	0,03	0,08
cis-C18 : 1 n-9	2,34	1,35
trans-C18 : 1 n-7	2,69	1,14
autres C18 : 1	3,71	1,62
cis-C18 : 2 n-6	0,95	0,71

eux hydrolysés par une faible proportion de souches bactériennes, dont notamment des souches non cellulolytiques de *Butyrivibrio fibrisolvens* (Hazlewood et Dawson, 1975). Des phospholipases endogènes sont également présentes dans les tissus végétaux, mais sont inhibées par la salive (Dawson et Hemington, 1974). Jusqu'à présent, aucune activité lipolytique n'a pu être attribuée aux champignons du rumen. De même, l'implication des protozoaires ciliés dans l'hydrolyse des lipides alimentaires n'a pas été prouvée de façon claire (Harfoot et Hazlewood, 1997).

Le taux d'hydrolyse des triacylglycé-

rols non protégés est relativement élevé, soit 85 à 95 % et ce taux est d'autant plus élevé que le régime alimentaire est riche en lipides (Bauchart *et al.*, 1990a). Les régimes riches en azote et/ou en fibres semblent également donner des taux de lipolyse plus importants, à l'opposé de ceux riches en amidon (Gerson *et al.*, 1983 ; Gerson *et al.*, 1985 ; Van Nevel et Demeyer, 1996).

L'hydrolyse des lipides alimentaires permet la libération d'une part des acides gras et d'autre part du glycérol et du galactose, qui sont rapidement fermentés en AGV, principalement en

propionate et en butyrate (Tamminga et Doreau, 1991). La fraction insaturée des acides gras subit une hydrogénation par les microorganismes du rumen. Les bactéries ruminales agissent à ce niveau en symbiose, puisque les différentes populations échangent entre elles les intermédiaires de la biohydrogénation. Les souches bactériennes isolées sont en effet incapables de réaliser toutes les étapes de la biohydrogénation à elles seules. C'est ainsi que Kemp et Lander (1984) ont classé les bactéries en 2 groupes, A et B, en fonction du substrat qu'elles utilisent. Le groupe A comprend des bactéries capables d'hydrogéner l'acide linoléique et l'acide α -linoléique en acide *trans*-vaccénique ou C18 : 1 (*trans*-11) mais incapables de réaliser l'hydrogénation des acides C18 : 1 (*cis*-9, *cis*-11, *trans*-9, et *trans*-11). Le groupe B est constitué de bactéries réalisant d'une part l'hydrogénation de ces acides C18 : 1 en acide stéarique ou C18 : 0, et d'autre part l'hydrogénation de l'acide α -linoléique en C18 : 1 (*cis*-15 ou *trans*-15) et de l'acide γ -linoléique en acide stéarique (Kemp et Lander, 1984). Des recherches récentes ont néanmoins permis d'isoler une souche de *Butyrivibrio hungatei* capable de convertir directement l'acide α -linoléique en acide stéarique (Van de Vossenberg et Joblin, 2003). Cette découverte pourrait remettre en question la classification établie par Kemp et Lander (1984). La biohydrogénation des acides gras insaturés est une réaction chimique mise en œuvre par de multiples variétés de bactéries, se déroulant en plusieurs phases et donnant lieu à la formation de nombreux acides gras saturés et/ou insaturés. Les principales réactions biochimiques peuvent se résumer de la manière suivante (figure 1) :

- La première étape de la biohydrogénation est une réaction d'isomérisation, au cours de laquelle les acides gras insaturés pourvus d'une double liaison *cis* sur le carbone 12 sont convertis en leur isomère *trans*-11. L'isomérase responsable de cette réaction, isolée chez *Butyrivibrio fibrisolvens* (Kepler et Tove, 1967), n'est cependant active que lorsque la configuration en diène *cis*-9, *cis*-12 est présente et lorsque la fonction

carboxyle de l'acide gras est libre. L'hydrogénation est donc une étape qui suit nécessairement la phase d'hydrolyse (Kepler *et al.*, 1970 ; 1971).

- L'acide linoléique, C18 : 2 (9, 12) est présent en quantités importantes dans les régimes riches en concentrés. La formation d'une double liaison *trans* en position 11 donne naissance à l'acide linoléique conjugué (CLA, *conjugated linoleic acid*) *cis*-9 *trans*-11, communément appelé acide ruménique (Kepler *et al.*, 1966 ; Kramer *et al.*, 1998). Ce CLA est absorbé ou subit l'action d'une réductase microbienne qui réalise l'hydrogénation de la double liaison *cis* en position 9 du C18 : 2, donnant ainsi naissance à l'acide *trans* vaccénique, C18 : 1 *trans*-11. Celui-ci peut alors à son tour être absorbé ou être transformé en C18 : 0 (Harfoot et Hazlewood, 1997). Lorsqu'il est absorbé, le C18 : 1 (*trans*-11) est un précurseur pour la synthèse des CLA au niveau tissulaire. Ce composé peut en effet être converti par une Δ^9 -désaturase en C18 : 2 (*cis*-9, *trans*-11) tant dans la glande mammaire qu'au niveau du gras intramusculaire et sous-cutané, et cette voie métabolique constitue la source principale de CLA *cis*-9, *trans*-11 au niveau tissulaire (Griinari *et al.*, 2000 ; Raes *et al.*, 2004b). L'acide linoléique peut parallèlement suivre une autre voie de transformation. Verhulst et collaborateurs (1985) ont en effet identifié des souches bactériennes pourvues d'une isomérase qui transforme le C18 : 2 (9, 12) en acide linoléique conjugué *trans*-10, *cis*-12. Ce CLA est ensuite absorbé ou bien subit une hydrogénation de la double liaison en position 12, ce qui conduit à la formation de C18 : 1 (*trans*-10), qui peut à son tour être absorbé (Lawson *et al.*, 2001). La biohydrogénation de l'acide linoléique permet ainsi la synthèse des CLA *cis*-9, *trans*-11 et *trans*-10, *cis*-12. Les CLA font actuellement l'objet de nombreuses recherches, en raison de leurs effets potentiels anticarcinogènes, immuno-modulateurs et anti-adipogènes (Bessa *et al.*, 2000 ; Pariza *et al.*, 2001 ; Roche *et al.*, 2001). Par

ailleurs, tous les autres acides gras en C18 : 2 pourvus de 2 doubles liaisons *cis* séparées par un groupement méthylène, à l'exception de l'isomère C18 : 2 (14, 17), subissent une hydrogénation au moins jusqu'au stade C18 : 1 (Kemp *et al.*, 1984a).

- L'acide α -linoléique, C18 : 3 (9, 12, 15), est l'acide gras insaturé prédominant dans le régime des ruminants en pâture. Une réaction initiale d'isomérisation s'attaquant à la liaison *cis*-12 s'opère, transformant l'acide α -linoléique en un intermédiaire conjugué, le C18 : 3 (9, *trans*-11, 15). Ce triène subit ensuite l'hydrogénation de la double liaison en position 9, ce qui permet la formation de C18 : 2 (*trans*-11, 15). Une hydrogénation supplémentaire avec éventuellement une isomérisation donne naissance à un acide gras monoinsaturé, majoritairement du C18 : 1 (*trans*-11), mais aussi du C18 : 1 (*trans*-15) ou du C18 : 1 (*cis*-15) (Kemp *et al.*, 1975 ; Hazlewood *et al.*, 1976 ; Harfoot et Hazlewood, 1997). A l'opposé de la biohydrogénation de l'acide linoléique, les voies de transformation de l'acide α -linoléique n'impliquent pas la synthèse de CLA comme intermédiaires. Elles permettent par contre la synthèse d'acide *trans*-vaccénique, précurseur pour les synthèses des acides gras saturés dans le rumen et des CLA au niveau tissulaire. En outre, le CLA *trans*-10, *cis*-12 ne peut être produit qu'au niveau ruminal, car il n'existe pas d'enzyme de désaturation capable d'ajouter une double liaison en position 12 sur le C18 : 1 *trans*-10 (Raes *et al.*, 2004a).
- L'acide γ -linoléique, C18 : 3 (6, 9, 12), isomère constitutionnel de l'acide α -linoléique, n'est présent qu'en faibles quantités dans les lipides animaux et végétaux par rapport à la forme α . Il subit une isomérisation qui donne naissance à un triène conjugué, le C18 : 3 (6, 9, *trans*-11), qui est ensuite hydrogéné pour former du C18 : 2 (6, *trans*-11). Ce composé est à nouveau hydrogéné pour former de l'acide *trans*-vaccénique tout d'abord, puis de l'acide stéarique (Harfoot et Hazlewood, 1997).

des acides gras non estérifiés sont associés aux particules alimentaires, ces phénomènes resteraient très limités, excepté lors d'ingestion élevée d'acides gras où une partie de ceux-ci pourrait rejoindre la paroi ruminale pour y être dégradée et/ou absorbée (Doreau et Chilliard, 1997a).

2.2.2. Composition et synthèse des lipides microbiens

La composition lipidique des microorganismes du rumen est d'une importance majeure, étant donné qu'elle détermine en partie la composition des lipides disponibles pour l'animal hôte au niveau intestinal. Chez le mouton, les lipides bactériens et protozoaires représenteraient entre 10 et 20 % des lipides totaux présents dans le rumen (Harfoot et Hazlewood, 1997).

Les lipides bactériens

La population bactérienne du rumen peut être considérée comme un ensemble relativement hétérogène, subdivisible en 3 catégories : les bactéries associées à la phase liquide du rumen (LAB, *liquid-associated bacteria*), qui flottent librement dans celui-ci ($\pm 7\%$), les bactéries attachées fermement aux particules alimentaires (SAB, *surface-adhering bacteria*) de la phase solide du rumen ($\pm 70\%$) et les bactéries adhérant faiblement aux particules alimentaires, qui peuvent être transférées de la fraction SAB à la fraction LAB par un mixage vigoureux ($\pm 23\%$) (Legay-Carmier et Bauchart, 1989). Par ailleurs, les lipides alimentaires, triacylglycérols et acides gras non estérifiés, sont adsorbés par des interactions hydrophobes à la surface des particules alimentaires ruminales et sont donc absents de la phase liquide. Une telle distribution des lipides a une influence sur le métabolisme lipidique des différentes populations bactériennes, qui présentent des activités enzymatiques propres et des compositions chimiques spécifiques (Bauchart *et al.*, 1990b). Ainsi, les concentrations en lipides dans la population SAB sont approximativement 2 fois plus élevées que celles de la population LAB. Cette situation résulte vraisemblablement de l'incorporation préférentielle des acides gras alimentaires adsorbés aux particules alimentaires par les bactéries SAB (Legay-

Carmier et Bauchart, 1989 ; Bauchart *et al.*, 1990b).

Le contenu et la composition en lipides et acides gras des bactéries ruminales varient selon la composition du régime — proportions fourrages/concentrés et type de fourrage — et la présence de suppléments en matières grasses (Bas *et al.*, 2003). Lors de l'administration d'un régime classique non supplémenté en matières grasses (50 % de foin, 50 % de concentrés), les teneurs en lipides totaux des bactéries ruminales se situent approximativement entre 10 et 15 % dans la MS, la population SAB présentant des teneurs de 1,7 à 2,2 fois plus élevées que la population LAB. Les lipides polaires (phospholipides et galactolipides) et les acides gras libres sont les plus représentés dans la fraction lipidique des 2 populations (SAB : $\pm 69-75\%$; LAB : $\pm 58-64\%$). Les phospholipides représentent 90 % des lipides polaires totaux et les galactolipides seulement 10 %, quelle que soit la population bactérienne considérée. Les autres lipides rencontrés sont des stérols, des diacylglycérols, des cires, des esters de stérols et des pigments lipophiles. Le contenu total en acides gras varie approximativement de 4 à 11 % dans la MS, la population SAB présentant des teneurs 2,5 à 3,1 fois plus élevées que celles de la population LAB. En cas de supplémentation avec des matières grasses végétales ou animales, les concentrations en lipides polaires ainsi que les concentrations des constituants lipidiques mineurs ne changent pas, mais une augmentation considérable de la concentration en acides gras libres, sous forme de gouttelettes lipidiques dans le cytosol bactérien, peut être observée au sein des 2 populations (jusqu'à + 150 % pour les SAB et + 130 % pour les LAB lors d'un régime supplémenté avec 87 g d'huile de soja/kg de MS). Les acides gras alimentaires additionnels sont ainsi incorporés et associés aux acides gras libres endogènes déjà présents dans les cellules bactériennes (Bauchart *et al.*, 1990b).

Les effets du type de fourrage (riche en fibres *versus* très riche en fibres) et du ratio fourrage/concentrés (40, 70 ou 100 % de fourrage) sur les teneurs lipidiques et la composition en acides gras

des bactéries ruminales ont été déterminés (Bas *et al.*, 2003). Les concentrations en lipides et en acides gras observées sont similaires à celles obtenues par Bauchart et collaborateurs (1990b) ($15,3 \pm 1,0\%$ et $8,5 \pm 0,6\%$ de la MS, respectivement) et sont négativement corrélées au niveau de fourrage. Lorsque le ratio fourrage/concentrés augmente, les teneurs en lipides totaux et en acides gras diminuent. Par ailleurs, les concentrations ont été plus faibles avec le fourrage très riche en fibres. Il semblerait que les fibres alimentaires NDF (*Neutral Detergent Fiber*) représentent le facteur de variation le plus important du contenu lipidique bactérien dans les régimes non supplémentés en matières grasses (Bas *et al.*, 2003).

La composition en acides gras des lipides bactériens est tout à fait spécifique. Environ une cinquantaine d'acides gras différents ont été isolés (Bas *et al.*, 2003). Le tableau III reprend les principaux d'entre eux. Parmi ceux-ci, les acides palmitique et stéarique représentent les 2 acides gras majeurs (approximativement 70 % des acides gras totaux). Les acides gras monoinsaturés constituent environ 7,2 % des acides gras totaux, tandis que les acides gras branchés (*iso* et *anteiso*) et les acides gras à nombre impair de carbone représentent respectivement 8,7 et 4,4 % (Bas *et al.*, 2003). Le profil en acides gras des lipides bactériens est fonction du régime alimentaire (tableau III). Il dépend tout d'abord de la nature des éventuels suppléments en matières grasses. Une supplémentation à l'aide de graines de colza ou de soja augmente les teneurs en C18 : 1 et diminue celle en acide palmitique, alors qu'une supplémentation à l'huile de palme cristallisée accroît les teneurs en acide palmitique (Sauvant et Bas, 2001). Lors de régimes non supplémentés en matières grasses, une augmentation de la concentration en fibres NDF dans la ration accroît les proportions d'acides gras saturés branchés et à nombre impair de carbone et diminue celles d'acide stéarique. De même, lorsque le ratio fourrage/concentrés est élevé, les proportions d'acides gras monoinsaturés totaux sont réduites, principalement celles des isomères de

C18 : 1, puisque les proportions des autres acides gras monoinsaturés augmentent. L'augmentation de la concentration des C18 : 1 de configuration *trans* avec des régimes riches en concentrés résulte vraisemblablement de la biohydrogénation incomplète des acides gras alimentaires dans le rumen (Bas *et al.*, 2003).

Les lipides des protozoaires

Les données relatives à la composition lipidique des protozoaires du rumen doivent être interprétées avec prudence, principalement en raison du manque d'uniformité des procédures analytiques, des difficultés techniques pour obtenir des échantillons de protozoaires non contaminés par des bactéries ou des particules alimentaires, ainsi que des variations importantes intra et inter-individuelles dans la composition de la microfaune ruminale (Harfoot et Hazlewood, 1997). Des expériences menées chez le mouton ont montré que les protozoaires contenaient une proportion élevée de phospholipides (de l'ordre de 85 %), des acides gras non estérifiés (approximativement 10 %) et une quantité très limitée de mono-, di- et triacylglycérols. D'une façon générale, les acides gras présents sont moins saturés que leurs homologues bactériens. L'acide palmitique est le plus représenté (43 % des acides gras totaux), suivi des acides gras en C18 : 1 et C18 : 2 (respectivement 18 et 16 %) et de l'acide stéarique (9 % des acides gras totaux) (Harfoot, 1978). La concentration en acides gras est par ailleurs plus faible chez les protozoaires, de l'ordre de 2 à 4 % de la MS (Sauvant et Bas, 2001).

Origine des lipides microbiens

Les lipides des microorganismes ont deux origines possibles. Ils peuvent être issus d'une synthèse *de novo* ou provenir d'une source exogène *via* l'incorporation directe de molécules précurseurs préformées, éventuellement d'origine alimentaire. Les acides gras ramifiés, constituants des lipides bactériens, sont synthétisés grâce à l'élongation de la chaîne carbonée de précurseurs ramifiés issus du métabolisme des acides aminés ramifiés (valine, leucine, isoleucine). La synthèse endogène des acides gras à longue chaîne peut également s'effec-

tuer à partir de précurseurs courts, tels que les acides gras volatils et le glucose (Harfoot et Hazlewood, 1997 ; Sauvant et Bas, 2001). Les bactéries ruminales seraient également capables de synthétiser les acides gras monoinsaturés en C16 et C18 (Harfoot et Hazlewood, 1997). En ce qui concerne les acides gras polyinsaturés tels que les C18 : 2 et les C18 : 3, leur concentration au sein des lipides bactériens est très faible. Leur présence résulterait d'une prise exogène d'acides gras insaturés déjà formés, à moins que les faibles niveaux observés soient dus à une adsorption non spécifique et/ou à une contamination de la fraction bactérienne par des particules alimentaires lors de l'analyse (Harfoot et Hazlewood, 1997).

Le taux de synthèse *de novo* des acides gras microbiens à longue chaîne a tendance à diminuer lorsque la quantité de lipides ingérée augmente. Les microorganismes du rumen adoptent ainsi la stratégie du moindre coût énergétique, puisque face à une telle situation, ils assimilent préférentiellement les acides gras d'origine alimentaire au détriment de la synthèse *de novo* (Demeyer *et al.*, 1978 ; Demeyer et Van Nevel, 1995).

3. LA DIGESTION ET L'ABSORPTION INTESTINALES

Après le passage dans la caillette, dont les sécrétions acides ont pour effet de tuer et de désintégrer bactéries et protozoaires, le bol alimentaire arrive dans le duodénum, où il va subir l'action de la bile et des sécrétions pancréatiques (Harfoot, 1978). Les acides gras non estérifiés sont, à ce niveau, majoritairement adsorbés aux particules solides (fragments végétaux, débris de microorganismes et cellules épithéliales desquamantes). Le milieu duodéal étant en effet particulièrement acide (pH de 2,0 à 2,5), les acides gras non estérifiés se présentent sous forme protonée, c'est-à-dire non ionique, ce qui maintient l'adsorption des lipides à la surface des particules. Les phospholipides sont quant à eux distribués de façon équitable entre la phase aqueuse et la phase solide du digesta duodéal (Noble, 1978 ;

Bauchart, 1993). Les sels biliaires permettent la séparation des acides gras libres et leur solubilisation dans les structures micellaires. Ce transfert vers la phase micellaire se produit progressivement au fur et à mesure de la progression du bol alimentaire dans le tractus intestinal. En outre, les phospholipases pancréatiques assurent l'hydrolyse des phospholipides et les lipases pancréatiques hydrolysent les triacylglycérols d'origine microbienne ainsi que ceux provenant des huiles alimentaires protégées. Le pH optimal d'activité des lipases étant situé entre 7,5 et 7,8, l'hydrolyse de ces triacylglycérols n'est réalisée que distalement, après la partie moyenne du jéjunum. Il est d'ailleurs possible d'observer un retard au niveau du pic d'absorption de triacylglycérols infusés par rapport aux phospholipides et aux acides gras non estérifiés. Les acides gras issus de l'hydrolyse des triacylglycérols et des phospholipides sont eux aussi solubilisés dans la phase micellaire pour être absorbés (Noble, 1978 ; Bauchart, 1993).

Le passage à travers la membrane lipidique des entérocytes est réalisé par un phénomène de diffusion passive. L'absorption est facilitée par le maintien d'un gradient de concentration entre la lumière intestinale et le milieu cellulaire (Drackley, 2000). Une faible partie des acides gras (15 à 25 %) est absorbée directement dans la partie proximale du jéjunum (pH 2,8 à 4,2) alors que 55 à 65 % d'entre eux sont absorbés dans les parties moyennes et distales du jéjunum (pH 4,2 à 7,6). Bien que tous les auteurs ne s'accordent pas sur ce point, il semblerait qu'il n'existe pas de relation entre le taux de digestibilité intestinale des acides gras et la quantité de lipides ingérée (Doreau et Ferlay, 1994). Néanmoins, l'absorption intestinale des acides gras chez le ruminant semble être un phénomène d'une grande efficacité. Les acides gras présentent en effet un coefficient d'absorption intestinale variant de 80 (pour les acides gras saturés) à 92 % (pour les acides gras polyinsaturés) pour des régimes classiques à faible teneur en matières grasses (2 à 3 % de la MS) (Bauchart, 1993). Deux facteurs expliquent le taux élevé d'absorption des

acides gras saturés. Tout d'abord, les sels biliaires ont une grande capacité à solubiliser les acides gras dans la phase micellaire. Ensuite, le faible pH observé dans le duodénum et le jéjunum — conséquence des faibles taux de carbonate dans les sécrétions pancréatiques — limite la formation de sels de calcium insolubles avec les acides gras saturés (Noble, 1978 ; Bauchart, 1993). Par ailleurs, il est vraisemblable que le pH bas soit également responsable d'une prédominance des formes acides apolaires par rapport aux formes ionisées polaires.

Au sein des entérocytes, les produits d'hydrolyse des lipides sont réassociés. Les acides gras libres, dont la chaîne carbonée contient 12 atomes de carbone ou plus, sont réestérifiés. Les triacylglycérols et les phospholipides formés sont incorporés au sein des chylomicrons, en même temps que les apolipoprotéines (B48, AI et AIV) et le cholestérol. Les lipoprotéines de très faible densité constituent la forme alternative de transport des triacylglycérols à partir de l'intestin grêle chez le bovin (Laplaud *et al.*, 1990 ; Bauchart, 1993). Les acides gras à moins de 12 atomes de carbone restent

quant à eux inchangés et seront directement transportés jusqu'au foie grâce à l'albumine sérique via la veine porte (Hocquette et Bauchart, 1999).

4. CONCLUSION

Une des originalités du ruminant vis-à-vis des acides gras est d'associer au niveau du rumen simultanément la production d'acides gras volatils principalement à partir des hydrates de carbone de la ration, la métabolisation plus ou moins intense des acides gras ingérés et la synthèse d'acides gras par les microorganismes. La biohydrogénation ruminale des acides gras insaturés est responsable du caractère plus saturé des graisses absorbées par les ruminants. Cette particularité aura des répercussions sur la nature des acides gras rencontrés dans leurs tissus adipeux. Dans un cadre plus large, une connaissance approfondie de ce métabolisme permet le développement de techniques spécifiques en vue de diminuer l'étendue de la métabolisation ruminale des acides gras et d'augmenter ainsi les teneurs en acides gras insaturés dans les graisses. Par ailleurs, il est apparu que le métabolisme ruminal conduisait à la formation de composés

tels que les CLA, dont les propriétés sont particulièrement appréciées en diététique moderne.

Digestion and absorption of fatty acids in the ruminant

Summary

From a biochemical point of view, in ruminants, there are two major groups of fatty acids. They are firstly the volatile fatty acids from the rumen metabolism of dietary carbohydrates, and secondly the fatty acids from the rumen metabolism of lipids. This second group is made of the fatty acids synthesized by the microorganisms of the rumen and the fatty acids originating from the hydrolysis of dietary triacylglycerols, which are mostly hydrogenated by microorganisms in the rumen before intestinal absorption. In such conditions, the absorbed fatty acids are always more saturated than the ingested fatty acids.

RÉFÉRENCES

- ASHES J.R., SIEBERT B.D., GULATI S.K., CUTHBERTSON A.Z., SCOTT T.W. Incorporation of n-3 fatty acids of fish oil into tissue and serum lipids of ruminants. *Lipids*, 1992, **27**, 629-631.
- BAS P., ARCHIMEDE H., ROUZEAU A., SAUVANT D. Fatty acid composition of mixed-rumen bacteria : effect of concentration and type of forage. *J. Dairy Sci.*, 2003, **86**, 2940-2948.
- BAUCHART D., LEGAY-CARMIER F., DOREAU M. Ruminal hydrolysis of dietary triglycerides in dairy cows fed lipid-supplemented diets. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1990a, Suppl. **2**, 187S.
- BAUCHART D., LEGAY-CARMIER F., DOREAU M., GAILLARD B. Lipid metabolism of liquid-associated and solid-adherent bacteria in rumen contents of dairy cows offered lipid-supplemented diets. *Br. J. Nutr.*, 1990b, **63**, 563-578.
- BAUCHART D. Lipid absorption and transport in ruminants. *J. Dairy Sci.*, 1993, **76**, 3864-3881.
- BAUCHOP T. Rumen anaerobic fungi of cattle and sheep. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1979, **38**, 148-158.
- BERGMAN E.N., WOLFF J.E. Metabolism of fatty acids by live and portal-drained viscera in sheep. *Am. J. Physiol.*, 1971, **221**, 586-592.
- BERGMAN E.N. Energy contributions of volatile fatty acids from the gastrointestinal tract in various species. *Physiol. Rev.*, 1990, **70**, 567-590.
- BESSA R.J.B., SANTOS-SILVA J., RIBEIRO J.M.R., PORTUGAL A.V. Reticulo-rumen biohydrogenation and the enrichment of ruminant edible products with linoleic acid conjugated isomers. *Livest. Prod. Sci.*, 2000, **63**, 201-211.
- BOHATIER J. The rumen protozoa : taxonomy, cytology and feeding behaviour. In : Jouany J.-P. (Ed.), Rumen microbial metabolism and ruminant digestion. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 1991, 27-38.
- BRITTON R., KREHBIEL C. Nutrient metabolism by gut tissues. *J. Dairy Sci.*, 1993, **76**, 2125-2131.
- COOK D.A., MCGILLIARD A.D., RICHARD M. In vitro conversion of long-chain fatty acids to ketones by bovine rumen mucosa. *J. Dairy Sci.*, 1967, **51**, 715-720.

- CUVELIER C., CABARAUX J.-F., DUFRASNE I., HORNICK J.-L., ISTASSE L. Acides gras : nomenclature et sources alimentaires. *Ann. Med. Vet.*, 2004, **148**, 133-140.
- DAWSON R.M.C., HEMINGTON N. An inhibitor of phospholipase D in saliva. *Biochem. J.*, 1974, **143**, 427-430.
- DAWSON R.M.C., HEMINGTON N., HAZLEWOOD G.P. On the role of higher plant and microbial lipases in the ruminal hydrolysis of grass lipids. *Br. J. Nutr.*, 1977, **38**, 225-232.
- DEMEYER D.I., HENDERSON C., PRINS R.A. Relative significance of exogenous and de novo synthesised fatty acids in the formation of rumen microbial lipids in vitro. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1978, **35**, 24-31.
- DEMEYER D.I., VAN NEVEL C.J. Transformations and effects of lipids in the rumen : three decades of research at Gent University. *Arch. Anim. Nutr.*, 1995, **48**, 119-134.
- DOREAU M., CHILLIARD Y. Digestion and metabolism of dietary fat in farm animals. *Br. J. Nutr.*, 1997a, **78**, S15-S35.
- DOREAU M., CHILLIARD Y. Effects of ruminal or post-ruminal fish oil supplementation on intake and digestion in dairy cows. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1997b, **37**, 113-124.
- DOREAU M., FERLAY A. Digestion and utilisation of fatty acids by ruminants. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 1994, **45**, 379-396.
- DRACKLEY J.K. Lipid metabolism. In : D'Mello J.P.F. (Ed.), *Farm animal metabolism and nutrition*. CAB International : Wallingford, 2000, 97-119.
- FARUQUE A.J.M.O., JARVIS B.D.W., HAWKE J.C. Studies on rumen metabolism. IX. Contribution of plant lipases to the release of free fatty acids in the rumen. *J. Sci. Food Agric.*, 1974, **25**, 1313-1328.
- FONTY G., JOUANY J.-P., FORANO E., GOUET P. L'écosystème microbien du réticulo-rumen. In : Jarrige R., Ruckebusch Y., Demarquilly C., Farce M.-H., Journet M. (Eds.), *Nutrition des ruminants domestiques. Ingestion et digestion*. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 1995, 299-347.
- GERSON T., JOHN A., SINCLAIR B.R. The effects of dietary N on in vitro rates of lipolysis and fatty acid hydrogenation in rumen digesta from sheep fed diets high in starch. *J. Agric. Sci.*, 1983, **101**, 97-101.
- GERSON T., JOHN A., KING A.S.D. The effects of dietary starch and fibre on the in vitro rates of lipolysis and hydrogenation by sheep rumen digesta. *J. Agric. Sci.*, 1985, **105**, 27-30.
- GRINARI J.M., CORL B.A., LACY S.H., CHOUINARD P.Y., NURMELA K.V.V., BAUMAN D.E. Conjugated linoleic acid is synthesized endogenously in lactating dairy cows by Δ^9 -desaturase. *J. Nutr.*, 2000, **130**, 2285-2291.
- HARFOOT C.G. Lipid metabolism in the rumen. *Progr. Lipid Res.*, 1978, **17**, 21-54.
- HARFOOT C.G., HAZLEWOOD G.P. Lipid metabolism in the rumen. In : Hobson P.N., Stewart C.S. (Eds.), *The rumen microbial ecosystem*. Second edition. Blackie Academic and Professional : Bury St Edmunds, 1997, 382-426.
- HAZLEWOOD G.P., DAWSON R.M.C. Isolation and properties of a phospholipid-hydrolysing bacterium from ovine rumen fluid. *J. Gen. Microbiol.*, 1975, **89**, 163-174.
- HAZLEWOOD G.P., KEMP P., LANDER D., DAWSON R.M.C. C18 unsaturated fatty acid hydrogenation patterns of some rumen bacteria and their ability to hydrolyse exogenous phospholipids. *Br. J. Nutr.*, 1976, **35**, 293-297.
- HOCQUETTE J.-F., BAUCHART D. Intestinal absorption, blood transport and hepatic and muscle metabolism of fatty acids in preruminant and ruminant animals. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1999, **39**, 27-48.
- JARRIGE R., GRENET E., DEMARQUILLY C., BESLE J.-M. Les constituants de l'appareil végétatif des plantes fourragères. In : Jarrige R., Ruckebusch Y., Demarquilly C., Farce M.-H., Journet M. (Eds.), *Nutrition des ruminants domestiques. Ingestion et digestion*. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 1995, 25-81.
- JOHNSON D.E., JOHNSON K.A., BALDWIN R.L. Changes in liver and gastrointestinal tract energy demands in response to physiological workload in ruminants. *J. Nutr.*, 1990, **120**, 649-655.
- JOUANY J.-P., BROUDISCOU L., PRINS R.A., KOMI-SARCZUK-BONY S. Métabolisme et nutrition de la population microbienne du rumen. In : Jarrige R., Ruckebusch Y., Demarquilly C., Farce M.-H., Journet M. (Eds.), *Nutrition des ruminants domestiques. Ingestion et digestion*. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 1995, 349-381.
- KEMP P., WHITE R.W., LANDER D.J. The hydrogenation of unsaturated fatty acids by five bacterial isolates from the sheep rumen, including a new species. *J. Gen. Microbiol.*, 1975, **90**, 100-114.
- KEMP P., LANDER D.J. Hydrogenation *in vitro* of α -linolenic acid to stearic acid by mixed cultures of pure strains of rumen bacteria. *J. Gen. Microbiol.*, 1984, **130**, 527-533.
- KEMP P., LANDER D.J., HOLMAN R.T. The hydrogenation of the series of methylene-interrupted *cis*, *cis*-octadecadienoic acids by pure cultures of six rumen bacteria. *Br. J. Nutr.*, 1984a, **52**, 171-177.
- KEMP P., LANDER D.J., GUNSTONE F.D. The hydrogenation of some *cis*- and *trans*-octadecenoic acids to stearic acid by a rumen *Fusocillus* sp. *Br. J. Nutr.*, 1984b, **52**, 165-170.
- KEPLER C.R., HIRONS K.P., MCNEILL J.J., TOVE S.B. Intermediates and products of the biohydrogenation of linoleic acid by *Butyrivibrio fibrisolvens*. *J. Biol. Chem.*, 1966, **241**, 1350-1354.

- KEPLER C.R., TOVE S.B. Biohydrogenation of unsaturated fatty acids. III. Purification and properties of a linoleate Δ^{12} -*cis*, Δ^{11} -*trans*-isomerase from *Butyrivibrio fibrisolvens*. *J. Biol. Chem.*, 1967, **242**, 5686-5692.
- KEPLER C.R., TUCKER W.P., TOVE S.B. Biohydrogenation of unsaturated fatty acids. IV. Substrate specificity and inhibition of linoleate Δ^{12} -*cis*, Δ^{11} -*trans*-isomerase from *Butyrivibrio fibrisolvens*. *J. Biol. Chem.*, 1970, **245**, 3612-3620.
- KEPLER C.R., TUCKER W.P., TOVE S.B. Biohydrogenation of unsaturated fatty acids. V. Stereospecificity of proton addition and mechanism of action of linoleic acid Δ^{12} -*cis*, Δ^{11} -*trans*-isomerase from *Butyrivibrio fibrisolvens*. *J. Biol. Chem.*, 1971, **246**, 2765-2771.
- KRAMER J.K.G., PARODI P.W., JENSEN R.G., MOSSOBA M.M., YURAWECZ M.P., ADLOF R.O. Rumenic acid : a proposed common name for the major conjugated linoleic acid isomer found in natural products. *Lipids*, 1998, **33**, 835.
- KRISTENSEN N.B. Splanchnic metabolism of volatile fatty acids in the dairy cow. *Anim. Sci.*, 2005, **80**, 3-10.
- LAPLAUD P.M., BAUCHART D., DURAND D., CHAPMAN M.J. Lipoproteins and apolipoproteins in intestinal lymph of the preruminant calf, *Bos* spp., at peak lipid absorption. *J. Lipid Res.*, 1990, **31**, 1781-1792.
- LATHAM M.J., STORRY J.E., SHARPE M.E. Effect of low-roughage diets on the microflora and lipid metabolism in the rumen. *Appl. Microbiol.*, 1972, **24**, 871-877.
- LAWSON R.E., MOSS A.R., GIVENS D.I. The role of dairy products in supplying conjugated linoleic acid to man's diet : a review. *Nutr. Res. Rev.*, 2001, **14**, 153-172.
- LEGAY-CARMIER F., BAUCHART D. Distribution of bacteria in the rumen contents of dairy cows given a diet supplemented with soya-bean oil. *Br. J. Nutr.*, 1989, **61**, 725-740.
- MOSLEY E.E., POWELL G.L., RILEY M.B., JENKINS T.C. Microbial biohydrogenation of oleic acid to *trans* isomers in vitro. *J. Lipid Res.*, 2002, **43**, 290-296.
- NOBLE R.C. Digestion, absorption and transport of lipids in ruminant animals. *Prog. Lipid Res.*, 1978, **17**, 55-91.
- PARIZA M.W., YEONHWA P., COOK M.E. The biologically active isomers of conjugated linoleic acid. *Progr. Lipid Res.*, 2001, **40**, 283-298.
- PRINS R.A., LANKHORST A., VAN DER MEER P., VAN NEVEL C.J. Some characteristics of *Anaerovibrio lipolytica*, a rumen lipolytic organism. *Antonie van Leeuwenhoek*, 1975, **41**, 1-11.
- PRINS R.A. The rumen ciliates and their functions. In : Jouany J.-P. (Ed.), Rumen microbial metabolism and ruminant digestion. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 1991, 39-52.
- PROELL J.M., MOSLEY E.E., POWELL G.L., JENKINS T.C. Isomerization of stable isotopically labeled elaidic acid to *cis* and *trans* monoenes by ruminal microbes. *J. Lipid Res.*, 2002, **43**, 2072-2076.
- RAES K., DE SMET S., DEMEYER D. Effect of dietary fatty acids on incorporation of long chain polyunsaturated fatty acids and conjugated linoleic acid in lamb, beef and pork meat : a review. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 2004a, **113**, 199-221.
- RAES K., FIEVEZ V., CHOW T.T., ANSORENA D., DEMEYER D., DE SMET S. Effect of diet and dietary fatty acids on the transformation and incorporation of C18 fatty acids in double-muscle Belgian Blue young bulls. *J. Agric. Food Chem.*, 2004b, **52**, 6035-6041.
- ROCHE H.M., NOONE E., NUGENT A., GIBNEY M.J. Conjugated linoleic acid : a novel therapeutic nutrient ? *Nutr. Res. Rev.*, 2001, **14**, 173-187.
- RUSSEL R.W., GAHR S.A. Glucose availability and associated metabolism. In : D'Mello J.P.F. (Ed.), Farm animal metabolism and nutrition. CABI Publishing : Oxon, 2000, 121-147.
- SAUVANT D., BAS P. La digestion des lipides chez le ruminant. *INRA Prod. Anim.*, 2001, **14**, 303-310.
- SAUVANT D., PEREZ J.-M., TRAN G. Tables de composition et de valeur nutritive des matières premières destinées aux animaux d'élevage. Porcs, volailles, bovins, ovins, caprins, lapins, chevaux, poissons. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 2002, 301 p.
- SICILIANO-JONES J., MURPHY M.R. Production of volatile fatty acids in the rumen and cecum-colon of steers as affected by forage : concentrate and forage physical form. *J. Dairy Sci.*, 1989, **72**, 485-492.
- TAMMINGA S., DOREAU M. Lipids and rumen digestion. In : Jouany J.-P. (Ed.), Rumen microbial metabolism and ruminant digestion. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 1991, 151-163.
- VAN DE VOSSENBERG J.L.C.M., JOBLIN K.N. Biohydrogenation of C18 unsaturated fatty acids to stearic acid by a strain of *Butyrivibrio hungatei* from the bovine rumen. *Lett. Appl. Microbiol.*, 2003, **37**, 424-428.
- VAN NEVEL C.J., DEMEYER D.I. Influence of pH on lipolysis and biohydrogenation of soybean oil by rumen contents in vitro. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1996, **36**, 53-63.
- VERHULST A., SEMJEN G., MEERTS U., JANSSEN G., PARMENTIER G., ASSELBERGHS S., VAN HESPEN H., EYSEN H. Biohydrogenation of linoleic acid by *Clostridium sporogenes*, *Clostridium bifermentans*, *Clostridium sordellii* and *Bacteroides* sp. *FEMS Microbiol. Lett.*, 1985, **31**, 255-259.