

LA DIGESTION DES HERBIVORES

par J. J. RIBOT

Les herbivores se caractérisent par le fait essentiel que leur organisme doit être adapté à la dégradation et à l'utilisation de la cellulose constituant la base de leur alimentation. Cette attaque a lieu dans des sortes de volumineuses chambres à fermentation, car l'herbe occupe un certain volume. Ces « chambres », du point de vue anatomique, sont situées soit au début du tube digestif, avant l'estomac vrai, comme c'est le cas chez les herbivores polygastriques (par exemple : les bovins) soit après l'estomac et le grêle, donc au niveau du gros intestin chez les herbivores monogastriques (par exemple : le lapin).

Ces deux cas sont à envisager, car si les processus d'attaque de l'herbe sont identiques, il y a du point de vue anatomie physiologique de très grosses différences entre ces deux types d'herbivores.

Nous étudierons donc :

- I. — La digestion chez les herbivores polygastriques (type : le bovin)
- II. — La digestion chez les herbivores monogastriques (type : le lapin)

I. DIGESTION CHEZ LES HERBIVORES POLYGASTRIQUES

1. — Anatomie de l'appareil digestif d'un bovin

a) L'extrémité orale du T.D. est caractérisée par :

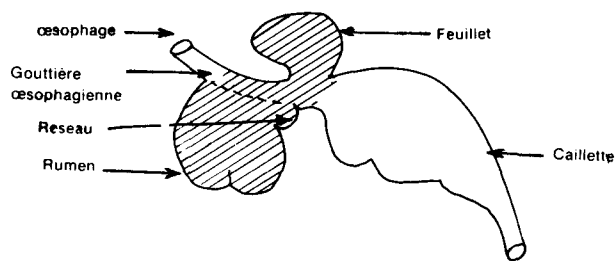
- o un mufle rigide peu mobile
- o l'absence d'incisives supérieures remplacées par un bourrelet incisif ; la formule dentaire de l'adulte est donc :

0.0.3.3
4.0.3.3

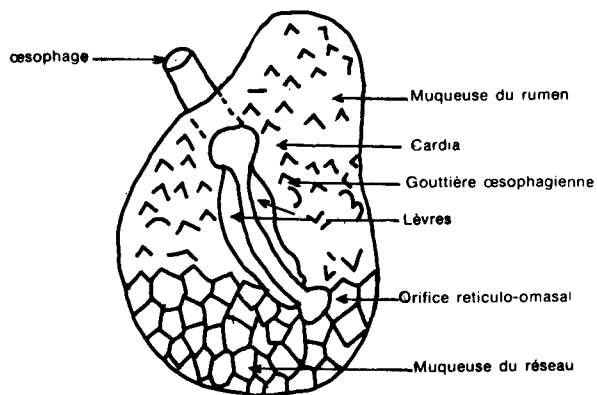
- o une langue très mobile et râpeuse.

Ces particularités expliquent la manière de pâture des bovins. L'herbe est attirée d'un coup de langue, puis pincée entre incisives et bourrelet et enfin arrachée plus que coupée d'un coup de tête. C'est pourquoi ces animaux ne peuvent pâturer plus ras que 2 à 3 cm du sol. Par opposition, les

Les trois premiers compartiments sont peu développés et leur volume total est inférieur à celui de la caillette.

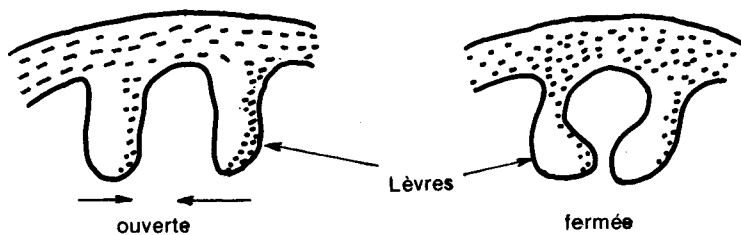


Estomac du jeune veau



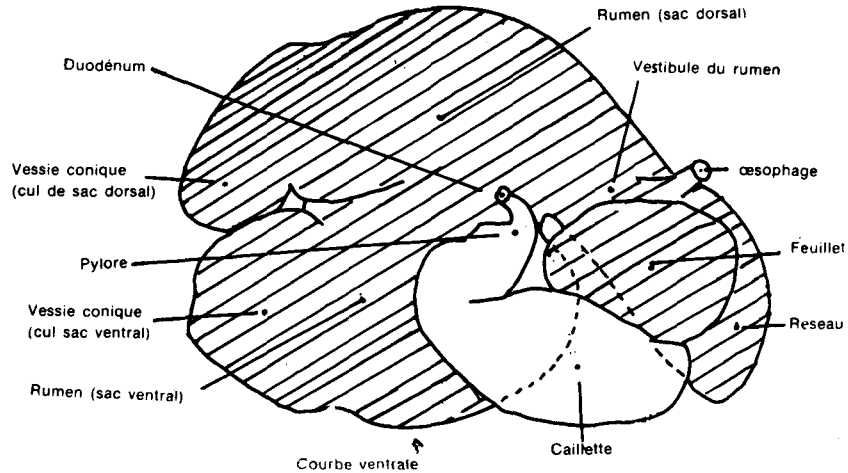
*Face interne du rumen et réseau
(paroi dorsale)*

Elle est dilimités par deux lèvres à muqueuse sèche plissées en long.



Gouttière œsophagienne (C. T.)

PAR J. J. RIBOT
 Courbure dorsale

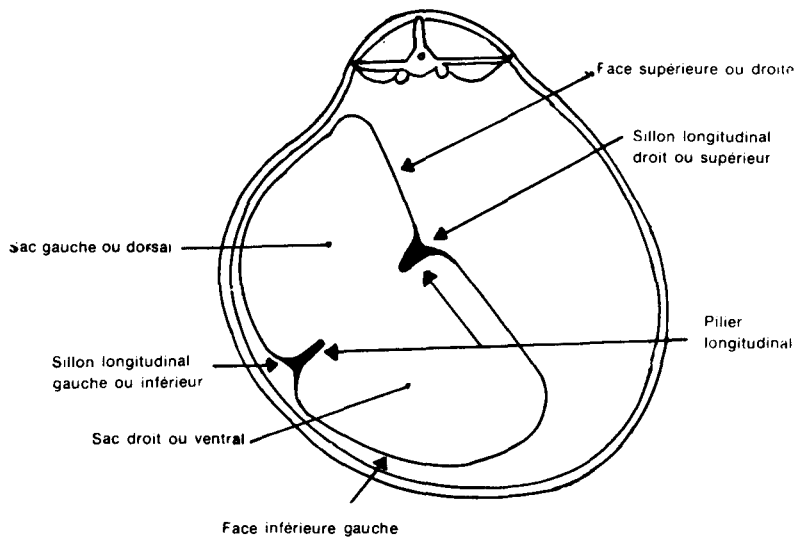


Estomacs du Bœuf : vue latérale droite

Les rapports volumétriques des différents compartiments ont changé du fait de l'alimentation herbacée.



Rumen (le plus volumineux des préestomacs)



Coupe transversale au niveau de la 5^e vertèbre lombaire

petits ruminants (ovins, caprins) ont des lèvres fines, mobiles, et des incisives inférieures très coupantes qui leur permettent de couper l'herbe au ras du sol.

L'œsophage est relativement long et débouche par le cardia dans l'estomac.

b) *L'estomac* des bovins est de type polygastrique. Il est subdivisé extérieurement en 4 compartiments :

o Rumen	= panse	= ingluvium
o Réseau	= bonnet	= reticulum
o Feuillet	= omasum	
o Caillette	= abomasum	

Les trois premiers compartiments sont tapissés intérieurement d'une muqueuse sèche, blanche, sans glandes de type œsophagien, et sont qualifiés de préestomacs.

La caillette possède seule une muqueuse digestive et peut être qualifiée d'estomac sensu stricto.

L'importance volumétrique de ces compartiments et leur fonctionnement sont variables suivant l'alimentation, donc suivant l'âge du bovin. En effet, au fur et à mesure de sa croissance et de son développement, le jeune ruminant passera d'une alimentation essentiellement lactée à une alimentation essentiellement herbacée. Ceci nous amène à étudier, d'une part, l'estomac du veau, d'autre part, l'estomac du bovin adulte.

A) ESTOMAC DU VEAU

Les trois premiers compartiments sont peu développés et leur volume total est inférieur à celui de la caillette (schéma page 10).

Ceci se traduit sur le plan physiologique par le fait que les préestomacs du veau ne sont pas fonctionnels et que seule la caillette peut digérer le lait.

Le veau non sevré se comporte donc comme un *monogastrique*.

Le contact du lait avec la caillette est de plus facilité par l'existence d'un conduit spécial : la gouttière *œsophagienne* qui conduit directement les aliments (lait, liquides) de l'œsophage à la caillette.

Cette gouttière est un demi canal situé au plafond de la partie crâniale du rumen et du réseau. Elle commence au cardia et se termine à l'orifice reticulô-omasol. (schéma page 10).

Elle est délimitée par deux lèvres à muqueuse sèche plissées en long. (schéma page 10).

La fermeture de cette structure (resserrement des lèvres) est un phénomène réflexe déclenché par la déglutition des liquides. Ce phénomène court circuite les préestomacs non fonctionnels chez le veau non sevré.

Au sevrage, quelques mois après la naissance, on assiste à une augmentation rapide des préestomacs, surtout du rumen.

Vers 6 à 8 mois, l'estomac a la conformation de l'adulte.

B) ESTOMAC D'UN BOVIN ADULTE

Les rapports volumétriques des différents compartiments ont changé du fait de l'alimentation herbacée. (schéma page 11).

On estime en volume que :

— le rumen	occupe	80 %	capacité totale
— le réseau	— » —	5 %	— » —
— le feuillet	— » —	7 à 8 %	— » —
— le caillette	— » —	7 à 8 %	— » —

Cette capacité totale varie en fonction de la taille et du poids, elle est de :

110-160 litres	pour les animaux à petite taille
135-180	— » — de taille moyenne
180-250	— » — de grande taille

L'estomac du bovin adulte se caractérise donc par la prépondérance des préestomacs sur la caillette. (schéma page 11).

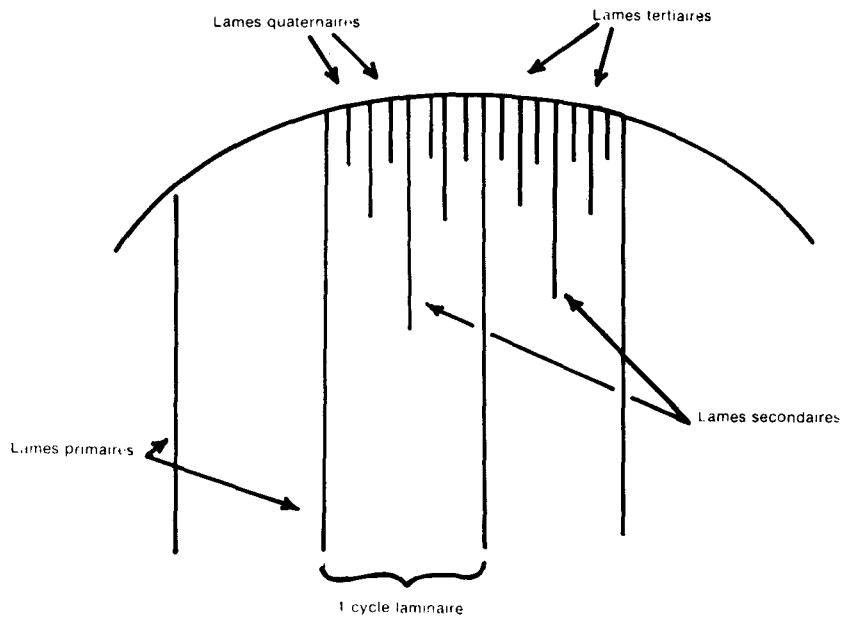
C'est un énorme sac aplati de dessus en dessous qui occupe plus de la moitié de la cavité abdominale. Il est étendu d'avant en arrière sur le flanc gauche, depuis le diaphragme au bassin.

Extérieurement, ce sac est divisé en deux parties (sac dorsal, sac ventral) par deux sillons longitudinaux qui correspondent intérieurement à deux replis ou piliers longitudinaux. Ces replis se terminent à l'avant sur le pilier intérieur dit cranial et à l'arrière sur le pilier postérieur dit caudal qui délimite deux culs de sac (1 dorsal, 1 ventral), appelés vessies coniques.

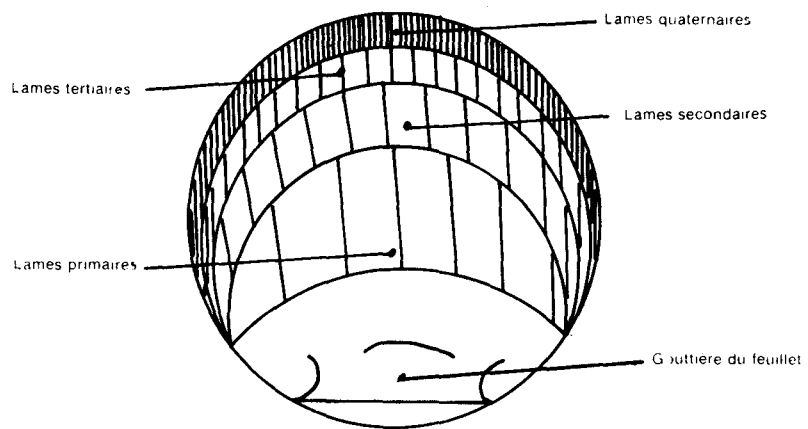
Antérieurement, les deux culs de sac ne sont pas nettement individualisés.

Le cul de sac antérieur et dorsal est appelé vestibule de la panse, c'est à ce niveau que débouche l'œsophage.

La face interne du rumen est tapissée d'une muqueuse sèche, sans glandes, très riche en papilles.



Coupe transversale du Feuillet
(schématique)



Coupe latérale du Feuillet

Réseau (le plus petit des préestomacs)

Aplati d'avant en arrière, il prolonge antérieurement le vestibule de la panse ; il est donc en contact avec le sac ventral en arrière et le diaphragme en avant.

A la face interne, on remarque l'existence de la gouttière œsophagienne décrite précédemment.

La muqueuse qui tapisse le réseau est sèche, sans glandes, mais présente des crêtes qui délimitent des logettes polygonales (5 à 6 côtés).

Les logettes sont relativement profondes et subdivisées : (schéma page 14).

Feuillet :

Aplati légèrement d'un côté à l'autre, il se trouve à droite, au-dessus du réseau, entre le rumen et le foie. (Il est arrondi chez le bovin, ovoïde chez le mouton). Dans la cavité du feuillet font saillie des lames longitudinales insérées en région supérieure et sur les faces latérales, de taille variable et distribuées selon un ordre déterminé ; on peut distinguer :

- des lames primaires très longues,
- des lames secondaires : deux fois plus petites que les lames primaires,
- des lames tertiaires : deux fois plus petites que les lames secondaires,
- des lames quaternaires : deux fois plus petites que les lames tertiaires.

Ces lames ont une distribution constante dite cycle laminaire. Entre deux lames primaires s'insèrent une lame secondaire et des lames tertiaires et quaternaires (Cf. : schéma). Ces lames, hérissées de nombreuses papilles, sont plaquées comme les pages d'un livre, d'où nom de Feuillet. (schéma page 14).

Sur le plancher de l'organe, la *gouttière du feuillet* prolonge la gouttière œsophagienne jusqu'à l'orifice omaso-abomasal (Feuillet-caillette).

Caillette

C'est un sac allongé situé à droite, le long de l'hypocondre. La cavité communique avec le feuillet par l'orifice omaso-abomasal et avec l'intestin par le pylore.

Cette muqueuse dessine 13 à 14 plis ineffaçables à la distension, dirigés vers le pylore. Cette muqueuse est très vascularisée (teinte rougeâtre) et elle est riche en glandes.

La caillette constitue à elle seule la portion glandulaire de l'estomac des ruminants.

La structure de cet estomac rappelle celle du monogastrique. On y retrouve :

- o la séreuse : péritoniale ne tapisse pas toute la surface (en particulier au niveau des sillons),
- o *la musculuse* : puissante dans le rumen avec deux plans de fibres :
 - o *1 plan longitudinal et superficiel*
concourt à former les piliers,
 - o *1 plan profond et circulaire*
- o *la sous-muqueuse*
- o *la muqueuse*
 - o la muqueuse des préestomacs, dépourvue de glande, est de type œsophagien ;
 - o la muqueuse de la caillette est riche en glandes.

On retrouve les mêmes zones que dans l'estomac des monogastriques, c'est-à-dire :

- o *une muqueuse fundique* correspondant à la partie plissée ;
- o *une muqueuse cardiale* ;
- o *une muqueuse pylorique* près du pylore.

L'intestin des polygastriques

Entre le veau et l'adulte, il n'y a pas de grosse différence morphologique en dehors de la taille de l'organe, c'est pourquoi nous n'envisagerons que le cas de l'adulte.

L'intestin grêle est caractérisé par un calibre relativement étroit (2 à 3 cm), mais une longueur importante (jusqu'à 25 fois la longueur du corps), soit près de 40 mètres chez la vache. Sa structure correspond à celle que nous avons étudiée chez le porc avec ses trois portions (duodénum, jéjunum, iléon).

Le gros intestin, d'un calibre plus important, est lui-même très long et peut atteindre 11 mètres. Chez le bœuf, pour une capacité comprise entre 30 et 50 litres. On y distingue les trois parties classiques : cæcum, côlon et rectum.

Le cæcum lisse, relativement long, occupe une partie du flanc droit de l'animal. Le côlon est la partie la plus longue du gros intestin. On peut y reconnaître une première portion enroulée sur elle-même en formant deux tours et demi concentriques et deux tours et demi excentriques, qui porte le nom de côlon spiral concentrique et de côlon spiral excentrique.

Le côlon spiral commence et se termine par une torsion sigmoïde, d'où le terme de côlon sigmoïde initial et distal employé pour désigner chaque extrémité de ce côlon.

Le deuxième portion, appelée, comme chez le porc, côlon flottant, se termine au niveau du rectum qui est la portion terminale du tube digestif obturée par le sphincter anal.

Les annexes digestives sont constituées par le foie et le pancréas.

Le foie des bovins est massif, formé de deux lobes ; il pèse chez l'adulte de 4 à 5 kg. La bile, stockée au niveau de la vésicule biliaire se déverse dans le duodénum par le canal cholédoque comme chez le porc.

Le pancréas, de forme allongée, déverse également sa sécrétion exocrine dans le duodénum, mais par un canal accessoire appelé canal de Santorini.

Si l'anatomie des réservoirs digestifs des herbivores ruminants est bien particulière, leur physiologie, comme nous allons l'étudier, présente également des caractéristiques spécifiques tant du point de vue mécanique que chimique.

2° *Physiologie de la digestion chez les herbivores polygastriques*

a) *Les phénomènes mécaniques des préestomacs*

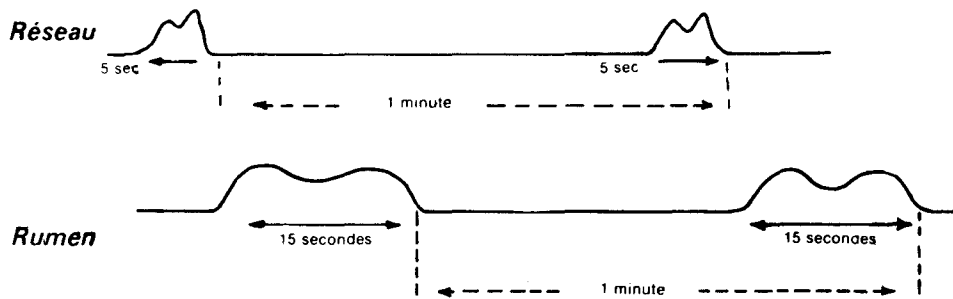
L'ensemble rumen-réseau et feuillet est qualifié de préestomacs, car il y règne une activité spéciale.

L'étude des phénomènes mécaniques va permettre de préciser la fonction de chacun de ces réservoirs, et d'y suivre le trajet des aliments. Les techniques d'études sont basées sur l'observation (qui permet de remarquer périodiquement un soulèvement du flanc gauche correspondant à des contractions du rectum) et surtout sur la mise en place de fistules permanentes, sortes de conduits fixés à demeure sur les animaux, permettant l'accès à tout moment à ces réservoirs. Il existe diverses techniques de mise en place de ces fistules qui sont elles-mêmes de divers types. Elles permettent d'arriver soit au rumen, soit au réseau, soit au feuillet et rendent possible la mise en place permanente de ballonnets en-

registreurs de mouvements ou d'appareils de mesure des caractéristiques physico-chimiques du contenu des préestomacs.

Au niveau du rumen et du réseau règne une activité rythmique et synchrone, se reproduisant avec une grande régularité ; ce qui permet de faire de ces deux réservoirs une seule unité fonctionnelle.

L'activité de ces deux réservoirs est liée, et on peut reconnaître une évolution cyclique de leurs mouvements dont les différentes parties se contractent successivement dans un ordre bien déterminé. Le réseau présente périodiquement une onde de contractions généralement double, la seconde étant plus puissante que la première. L'ensemble de cette onde de contractions dure environ cinq secondes et le phénomène se reproduit à peu près toutes les minutes. A cette période d'activité du réseau fait suite une phase de contraction du rumen généralement double également. Cette contraction du rumen est plus lente que celle du réseau et dure environ quinze secondes. On a d'ailleurs pu comparer cette activité motrice du rumen-réseau à une onde péristaltique qui, partant de la région de la gouttière œsophagienne, atteint le réseau, puis gagne le rumen.



*Représentation schématique d'enregistrement
des contractions du réseau et du rumen*

Bien que l'estomac des ruminants ne soit jamais vide, la fréquence de ces contractions s'accélère lors des repas. Leur rythme est également fonction de la préhension des aliments (mastication), de l'état de réplétion du rumen, du niveau de la glycémie (il baisse si la glycémie augmente) et du pH du contenu de la panse.

La motricité du feuillet (omasum) n'est pas encore très nettement précisée. En effet, l'emplacement du feuillet ne favorise pas les examens et sa motilité est moins connue que celle des autres réservoirs gastriques.

On a pu enregistrer, au niveau de l'omasum, des dépressions faisant suite à la contraction du réseau. Elles traduisent une dilatation de

l'organe par disparition de la pression exercée par le réticulum. C'est donc un phénomène passif. A la phase de dépression fait suite une série de contractions lentes, soutenues, occupant à peu près toute la durée de l'intervalle entre deux cycles de contractions réticulaires. Ces contractions peuvent correspondre au mouvement des lames du feuillet, qui assurent une trituration et une division des aliments en même temps qu'un assèchement de son contenu par expression et absorption d'eau. L'absorption d'eau qui est réalisée au niveau du feuillet n'est pas négligeable. Elle peut être de 1 à 2 litres par jour chez le mouton, quantité qui correspond au volume de la sécrétion salivaire. Il est d'ailleurs vraisemblable que, outre son rôle digestif, le feuillet joue un rôle régulateur dans l'équilibre hydrique, en assurant la récupération de l'eau perdue sous forme de salive.

Il faut cependant signaler que le feuillet n'est pas absolument indispensable à la digestion chez les ruminants. En effet, son ablation n'a aucune répercussion fatale sur le développement des animaux en croissance. Chez des chevreaux dont le feuillet est court-circuité par union directe de la panse à la caillette, le contenu de la caillette est plus grossier que chez les sujets normaux.

En conclusion, la motricité du feuillet a pour but d'assurer une absorption d'eau et un émiettement mécanique des aliments.

La motricité de la gouttière œsophagienne

Alors que chez l'adulte les liquides absorbés s'écoulent de l'œsophage dans le rumen et le réseau, chez le jeune, à la mamelle, au contraire, la gouttière œsophagienne permettra au lait et aux liquides, d'une façon générale, de se déverser dans la caillette. La fermeture de cette gouttière est un phénomène réflexe appelé réflexe de la gouttière œsophagienne.

Ce réflexe est déclenché, conditionné chez le jeune par la tétée, la succion, la composition chimique, l'odeur et le goût des liquides, mais aussi par la vue du lait, de la mère ou des liquides. Ce réflexe disparaît au cours de la croissance en même temps que se développent le rumen et le réseau.

Passé l'âge de 4 à 5 mois, chez le veau, le développement du rumen est plus rapide que celui des lèvres de la gouttière œsophagienne, de sorte que celles-ci ne parviennent plus à se rejoindre pour former un tube absolument étanche et une partie des liquides ingérés s'écoule dans les préestomacs.

A l'âge d'un an, chez le veau, on arrive encore artificiellement à provoquer la fermeture incomplète de la gouttière œsophagienne, en excitant les terminaisons sensibles de la bouche par des sels de sodium

(chlorure, bicarbonate, sulfate) ou le sulfate de cuivre. La recherche de ce réflexe peut être intéressante, lors de l'administration de médicaments per os, afin d'en favoriser l'absorption rapide par la caillette

Chez les bovins, passé l'âge de deux ans, ce réflexe ne marche plus.

b) *Motricité de la caillette et de l'intestin*

La caillette par sa structure anatomique rappelle l'estomac étudié chez le porc. Sa motricité est superposable à ce que nous avons étudié chez les monogastriques.

L'intestin lui-même présente des mouvements pendulaires, de segmentation rythmique, péristaltiques et antipéristaltiques semblables à ceux des autres espèces et que nous avons envisagé chez le porc. Ces mouvements sont plus ou moins accusés selon les portions intestinales intéressées, mais leur rôle est toujours de brasser, mélanger le contenu intestinal pour en favoriser l'absorption et en assurer le transit jusqu'à formation des fèces appelées bouses chez les grands ruminants et crottes chez les petits ruminants.

Il est à signaler que la rumination que nous allons maintenant envisager n'influe pas sur la motricité de la caillette et de l'intestin.

c) *La rumination*

La rumination ou mérycisme est le retour dans la bouche d'une masse alimentaire provenant du rumen et du réseau. Cette masse alimentaire va être mastiquée et insalivée une seconde fois avant d'être à nouveau déglutie. Ce phénomène physiologique est périodique, lent, paisible et permet une bonne fragmentation du contenu assez grossier du rumen. En effet, lors de la prise prandiale, les aliments sont mastiqués de façon tout à fait sommaire et aussitôt déglutis. C'est après leur imbibition en eau et, de ce fait, leur ramollissement dans le rumen et le réseau qu'ils vont subir la mastication mérycique.

Chez le bœuf, la rumination commence selon les caractères de la ration de 30 à 60 minutes après le repas, chez les petits ruminants : 20 à 45 minutes après l'ingestion alimentaire.

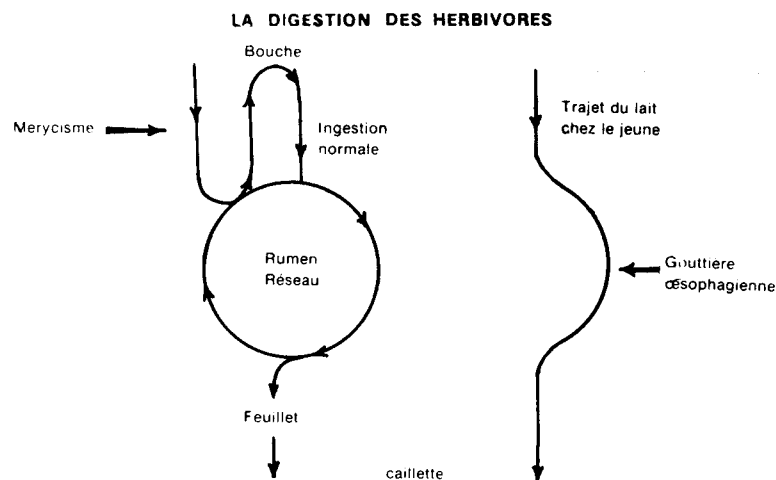
Le résultat de la rumination est d'accélérer le transit alimentaire dans le rumen et créer une augmentation des surfaces favorisant l'action de microorganismes vivant dans les préestomacs. Comme l'alimentation des ruminants est à base de fourrages souvent assez grossiers, la rumination apparaît comme un processus indispensable dont la suppression rend impossible la progression du contenu des préestomacs. L'accélération du transit résultant de la rumination a pour conséquence de permettre l'ingestion de plus grandes quantités d'aliments en un temps déter-

miné et ainsi de mettre à la disposition de l'animal des quantités accrues des principes digestibles. Un bovin adulte peut ainsi arriver à consommer journellement 10 % de son poids en herbe.

La rumination se produit sur des animaux au repos, souvent couchés. Dès qu'un animal est malade, l'un des premiers signes est l'arrêt de cette rumination ; ce qui a fait dire à Colin : « La rumination est le thermomètre de la santé ». Elle n'a lieu que si le rumen-réseau est assez rempli et que si le contenu est suffisamment imbibé de liquide. En effet, l'énorme quantité de liquide des préestomacs provient de l'abreuvement, de la teneur en eau de l'aliment et aussi et surtout de la sécrétion salivaire qui peut atteindre 60 à 70 litres par jour chez une vache. Le liquide des préestomacs constitue en quelque sorte le bouillon de culture des microorganismes y vivant.

Un animal qui va ruminer s'arrête de manger. Si l'on observe la région de la gouttière jugulaire gauche, au niveau du tiers inférieur du cou, on voit passer le long de l'œsophage une onde descendante qui correspond à la déglutition de la dernière bouchée mastiquée. L'animal étend alors la tête sur l'encolure et exécute un mouvement respiratoire particulier qui se traduit par une brusque augmentation du diamètre transversal de l'abdomen et une légère diminution du diamètre transversal du thorax. Ces modifications sont dues à une brusque contraction du diaphragme. Aussitôt on voit remonter de bas en haut le long de l'œsophage, une onde rétrograde due au passage du bol mérycique qui remonte vers la bouche. Presque aussitôt on perçoit une nouvelle onde de déglutition normale correspondant au passage de l'excédent de liquide que l'animal ravale. Le ruminant se met alors à mastiquer, lentement, régulièrement, la partie solide qui est restée dans la bouche. Enfin il avale et, après un temps de repos de cinq secondes environ, un nouveau cycle va recommencer. Ces cycles de rumination ont lieu pendant un certain temps dit période de rumination à laquelle font suite des moments de repos. Les périodes se répètent 14 à 15 fois par jour chez la vache, un peu moins chez le bœuf et seulement 5 à 8 fois par 24 heures chez le mouton. En moyenne, les bovins passent de 6 à 10 heures par jour à ruminer.

Chez le zébu, animal particulièrement adapté et depuis fort longtemps au climat tropical, Delaporte a pu observer à Madagascar sur des animaux en élevage extensif que la durée moyenne de la rumination est de 7 heures par nyctémère. Cette activité mérycique est plus marquée la nuit que le jour, puisque les zébus ruminent pendant 5 heures environ entre le coucher et le lever du soleil, et seulement 2 heures en moyenne pendant la journée. Bien entendu, le temps journalier consacré à la rumination varie avec la composition, le volume et la nature de la ration. Plus la proportion en fourrage grossier est importante dans l'alimentation, plus le temps nécessaire pour la rumination est long.



Le mécanisme du mérycisme a fait l'objet de nombreuses théories. A l'heure actuelle, tous les physiologistes s'accordent pour admettre que le retour des aliments dans la bouche est dû à une aspiration thoracique (inspiration profonde à glotte fermée) créant une dépression intrathoracique qui aspire littéralement les aliments vers l'œsophage, alors que le cardia s'ouvre temporairement et que la motilité normale du rumen et du réseau tend non seulement à brasser les aliments, mais aussi à les pousser vers l'ouverture du feuillet ou du cardia. Une onde antipéristaltique de l'œsophage amène ensuite les aliments jusqu'à la bouche.

La rumination que nous venons de décrire est un processus réflexe complexe dont certaines phases sont cependant soumises à l'action de la volonté, notamment l'inspiration, la mastication. Le caractère réflexe du phénomène a pu être démontré par des excitations mécaniques expérimentales. Les réflexes se déclenchent mutuellement les uns et les autres. Le passage des aliments à travers le cardia déclenche, par exemple, l'onde antipéristaltique de l'œsophage, l'arrivée des aliments dans la bouche déclenche la mastication. Les voies du réflexe sont représentées par les nerfs pneumogastriques dont la section supprime la rumination, mais aussi la motilité des préestomacs.

Il existe, en effet, une régulation nerveuse spéciale pour les préestomacs. Si l'on peut, chez les ruminants, mettre en évidence des contractions désordonnées, apériodiques de la musculature des préestomacs qui les distinguent une fois de plus des monogastriques, les mouvements du rumen et du réseau, la rumination, l'éructation (rejet de gaz par la bouche) sont soumis à une régulation du système nerveux autonome. C'est le nerf vague qui est le nerf moteur de l'estomac des ruminants.

La section bilatérale de ce nerf a pour effet l'arrêt immédiat et définitif des mouvements des préestomacs de la rumination, de l'éructation:

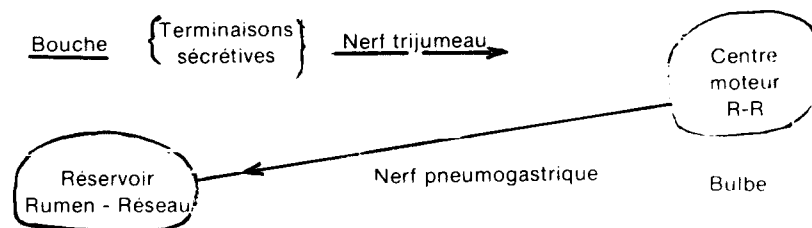
et de la fermeture de la gouttière œophagienne chez le jeune. Elle détermine donc la stase alimentaire dans le rumen et le réseau qui sera suivie à plus ou moins brève échéance de la mort.

Seule la caillette conserve une activité limitée et se comporte donc comme un estomac monocavitaire.

Au contraire, l'excitation du nerf vague produit des contractions permanentes du rumen et du réseau.

On a pu localiser dans le bulbe un centre moteur des préestomacs, appelé centre-moteur réticulo-ruminal, possédant une activité automatique et rythmique. Diverses excitations peuvent modifier le fonctionnement de ce centre et se traduisent par une augmentation ou une diminution de la fréquence des mouvements prégastriques. L'ingestion d'aliment se traduit, par exemple, par une accélération du rythme des contractions.

Le schéma suivant illustre les voies afférentes et efférentes des réflexes issus de ce centre.



La motricité gastrique, la rumination déterminent un brassage, une répartition et un trajet pour les aliments. Les aliments les plus denses tombent du cardia dans le réseau et s'accumulent au fond de cet organe. C'est le cas pour les grains mais aussi pour des corps étrangers lourds (clous, morceaux de métal avalés par erreur), qui, lorsqu'ils sont piquants, sont susceptibles de traverser la paroi du réseau en causant une réticulite traumatique, puis se traverser le diaphragme pour atteindre le péricarde et occasionner alors une péricardite traumatique souvent mortelle.

Les aliments légers, eux, vont flotter à la surface du liquide qui remplit le rumen. C'est le cas notamment des fourrages secs qui peu à peu vont s'imbiber d'eau et sédimenter alors progressivement dans les parties inférieures du rumen.

Lors des contractions réticulo-ruminaires, les ingesta sont soumis à un brassage continu qui leur fait décrire un véritable circuit des régions antérieures vers les régions postérieures pour être ensuite ramenés vers l'avant et ainsi de suite. Les schémas ci-après représentent le cycle qui se poursuit jusqu'au moment où l'ouverture de l'orifice réseau-feuillet permet le passage d'une certaine quantité d'aliments vers le feuillet, puis la caillette. Dans l'intervalle de ces évacuations, tout se passe comme si le réseau et le rumen « jonglaient » avec les aliments.

Cette motricité gastrique bien particulière s'accompagne également d'une intense activité microbienne, base de la digestion chimique des ruminants. Il en résulte, en particulier, la formation de gaz qui doivent être éliminés et le sont par le phénomène d'éructation. Le rejet de gaz par la bouche est en étroite corrélation avec les mouvements du rumen, qui, lors de sa contraction, comprime la poche des gaz formés, et ces gaz sont chassés par le cardia.

Mais étudions maintenant le déroulement de la digestion chimique chez les ruminants.

La digestion chimique chez les ruminants

La salive des ruminants, sécrétée de façon continue, avec des périodes d'exacerbation lors des repas et de la rumination ne contient pas d'enzyme digestif. Par contre, cette salive est riche en substances alcalines, d'où son pouvoir tampon, et aussi en urée.

Sécrétée en quantité importante jusqu'à plus de 100 litres par jour chez un bovin et 10 à 15 litres par 24 heures chez petits ruminants, elle constitue un apport de liquide qui favorisera et permettra les actions chimiques microbiennes dans les préestomacs.

En effet, la caractéristique essentielle de la digestion chimique chez les ruminants est que les aliments sont soumis à des actions microbiennes avant de subir l'action des enzymes du tube digestif. Le rôle principal de ces actions microbiennes est d'assurer la dégradation de la cellulose qui représente une fraction très importante des aliments des herbivores. En effet, dans aucune espèce animale, l'organisme ne synthétise d'enzyme capable de réaliser la digestion de la cellulose.

La cellulolyse est l'œuvre exclusive de microorganisme. Chez les ruminants, les germes cellulolytiques pullulent à l'intérieur du réservoir Rumen-Réseau qui constitue une vaste chambre à fermentation.

a) *La digestion bactérienne dans le rumen et le réseau*

— Caractéristiques physico-chimiques du milieu

Le liquide contenu dans le rumen et le réseau représente un véritable milieu de culture très favorable au développement de nombreux germes anaérobies.

En effet, ce milieu :

- est riche en eau ; c'est le bouillon de culture, alimenté par la salive et l'abreuvement ;
- a un pH légèrement acide (entre 6 et 7) qui se maintient constant grâce au pouvoir tampon de la salive.

La présence de quantités importantes de bicarbonates de soude et de phosphates bisodiques va permettre de neutraliser les acides qui se forment lors des réactions métaboliques microbiennes.

- a une température qui se maintient entre 39° et 41° ;
- est maintenu dans des conditions d'anaérobiose strictes grâce à la présence de gaz réducteurs (CO², CH⁴) ;
- est agité en permanence. Les mouvements du rumen-réseau entraînent un brassage continu de la masse alimentaire, donc un ensemencement complet de tous les ingesta et une culture dans toute la masse ;
- est alimenté en éléments nutritifs constamment renouvelés par l'apport d'aliments contenant glucides, protides, lipides et sels minéraux. Ce milieu ne s'épuise donc pas.

En résumé, la culture dans le rumen-réseau est en tous points comparable à celle d'un fermenteur anaérobie où l'on pratique une culture microbienne continue agitée.

— *Les méthodes d'études de la digestion dans le rumen-réseau*

font appel à des techniques biochimiques et bactériologiques. C'est ainsi que l'analyse du contenu de l'organe, à des moments divers après ingestion d'aliments variés permet de suivre les étapes métaboliques.

On a pu également réaliser in vitro des fermentations et des analyses analogues, grâce à la construction d'un rumen artificiel.

— *La population microbienne du rumen-réseau*

correspond au « Pansen-Plankton » des auteurs allemands. Elle est constituée d'une flore bactérienne et d'une faune de protozoaires. On dénombre en moyenne dans un millilitre de jus de rumen 1 x 10⁹ bactéries et 1 x 10⁶ protozoaires. Les bactéries sont de genres très divers que l'on peut classer en 3 grands groupes :

- les bactéries cellulolytiques
- les bactéries amylolytiques
- les bactéries protéolytiques.

Les bactéries cellulolytiques et amylolytiques ont la propriété générale de se colorer en violet ou mauve par l'iode (par la présence d'amidon) ; on les qualifie d'iodophiles. Quant aux protozoaires, ils sont également de genres très divers. Ils sont, en général, ciliés et appartiennent au groupe des oligotriches ou des holotriches, et l'on peut également par le lugol mettre en évidence des vacuoles contenant de l'amidon chez

II BRASSAGES DES ALIMENTS DANS LES PREESTOMACS

Fig. 1

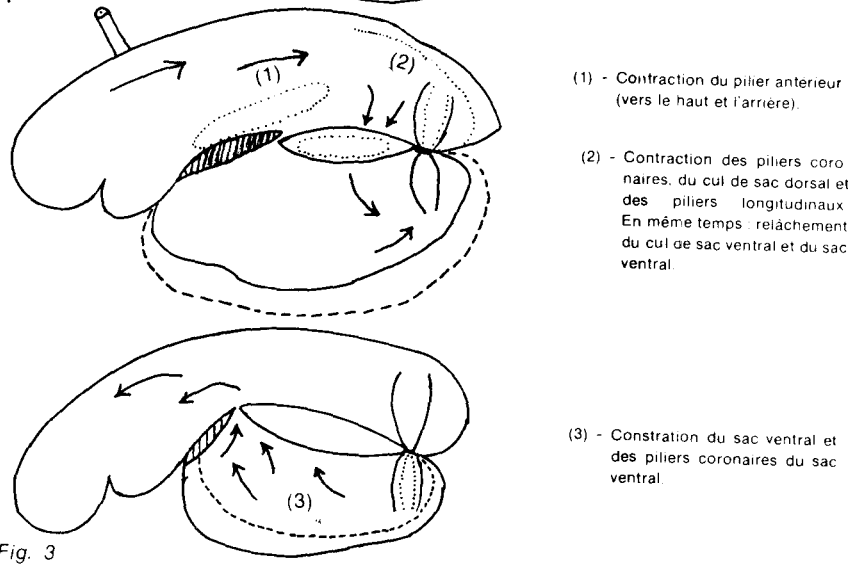
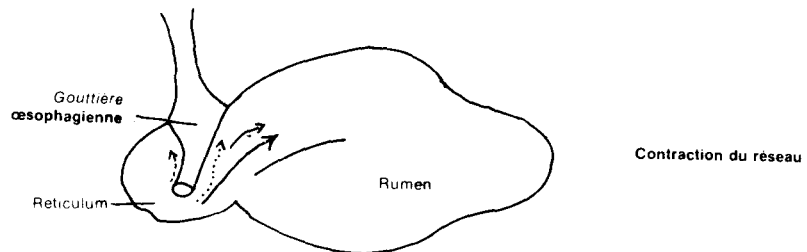


Fig. 3

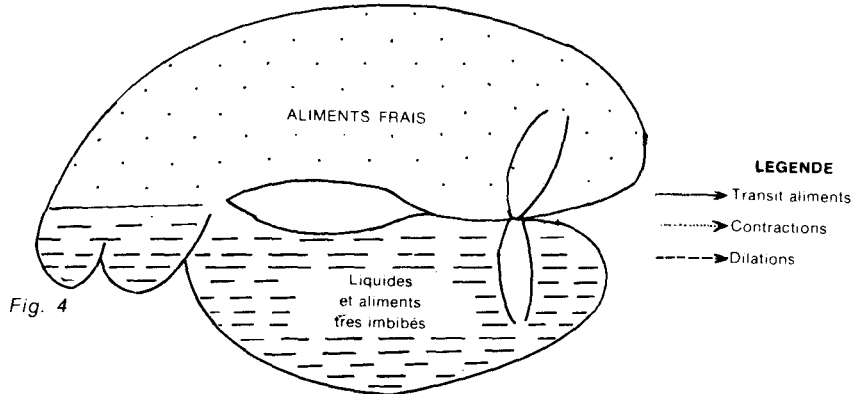
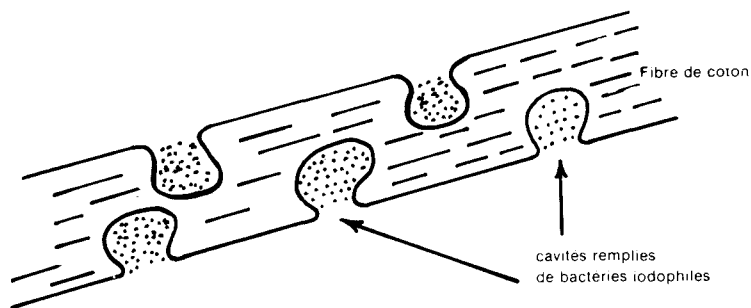
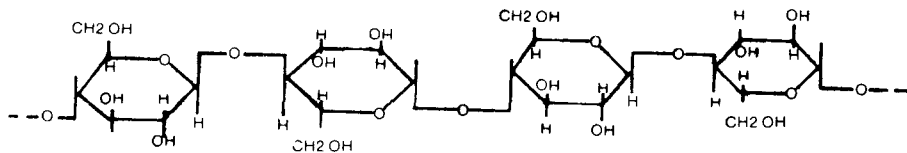
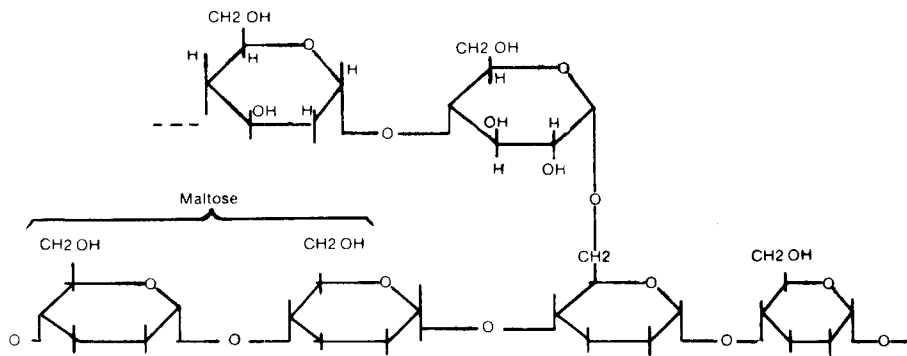


Fig. 4

Sa formule



ces protozoaires. Il faut signaler que les microorganismes de la panse et du réseau chez les ruminants se retrouvent également au niveau du cæcum (gros intestin) d'autres herbivores mais monogastriques, comme le lapin ou le cheval.

L'étude des actions chimiques de cette microflore et microfaune, parfois qualifiées de parasite, va nous montrer que ce sont plutôt des organismes symbiotiques, car l'on peut dire avec Caullery que « ce sont là des parasites qui peuvent, en étant finalement absorbés par l'hôte, ou en lui apportant, par métabolisme propre, une contribution effective à sa nutrition, constituer un élément essentiel de son fonctionnement physiologique ».

— *Activité métabolique des microorganismes du rumen et du réseau*

Ce sont des réactions de dégradation (catabolisme) ou de synthèse (anabolisme) qui seront réalisées dans les préestomacs. En effet, tout organisme a besoin d'énergie procurée par des dégradations libérant de la chaleur pour réaliser ses propres synthèses absorbant une part de cette énergie.

— *Les réactions de dégradation*

Elles ont pour rôle essentiel de fournir l'énergie utilisée en vue des mouvements des microorganismes, de leur reproduction et de la réalisation de réactions de synthèse. Elles se réalisent sur les glucides, les protides et les lipides.

— *Dégradation des glucides*

L'amidon est un polyholoside constitué d'une chaîne ramifiée d' α D glucopyranose. (schéma page 27).

PERMET UNE ATTAQUE par une amylase qui le scinde en molécules de maltose qui sont elles-mêmes attaquées par une maltase, qui aboutissent au glucose suivant le schéma suivant :



Le glucose, formé à partir de l'amidon, va ensuite intervenir dans des réactions de fermentations diverses qui rejoignent celles de la cellulose.

Dans le rumen et le réseau, l'attaque de l'amidon est surtout réalisée par les protozoaires. Les bactéries n'en utilisent qu'une partie. En effet, l'absence d'infusoires dans ces réservoirs pourrait amener les bactéries à l'utiliser dès son arrivée en occasionner des fermentations et productions de gaz dangereuses. C'est ainsi que, lorsque les ruminants consomment des aliments très riches en amidon ou en sucres solubles (aliments fer-

mentescibles avec forte production de gaz), les animaux « gonflent », car ils n'ont plus la possibilité matérielle d'éliminer tous les gaz formés par la simple éructation ; en outre, la distension des parois des préestomacs en bloque la motricité et l'on assiste au phénomène pathologique de mé-téorisation.

Il est possible de prévenir de tels accidents en faisant ccnsommer aux animaux un peu de paille ou de foin sec (soumis à l'action des bactéries glucidolytiques et qui mobilisent en quelque sorte ces germes), avant de les laisser brouter des légumineuses fraîches (riches en sucre soluble) ou de l'amidon (du manioc, par exemple).

— *La cellulose* (schéma page 27).

est constituée d'une longue chaîne de β D glucopyranose. Elle se présente en quelque sorte comme une longue chaîne linéaire de restes de glucose dont la polymérisation est poussée.

Chez les végétaux, cette cellulose se présente en chaînes groupées en faisceaux, appelés micelles.

Les micelles sont associées en microfibrilles qui peuvent elles-mêmes être groupées. (schéma page 27).

Les espaces intermicellaires et interfibrillaires sont remplis de substances diverses d'origine glucidiques (cellulose amorphe, lignine, composées pectiques).

(Cf. : Structure de la cellulose).

La cellulose n'est hydrolysée que par une cellulase trouvée fréquemment chez certains organismes inférieurs (bactéries, protozoaires, levures) ou le tube digestif d'animaux invertébrés (escargot).

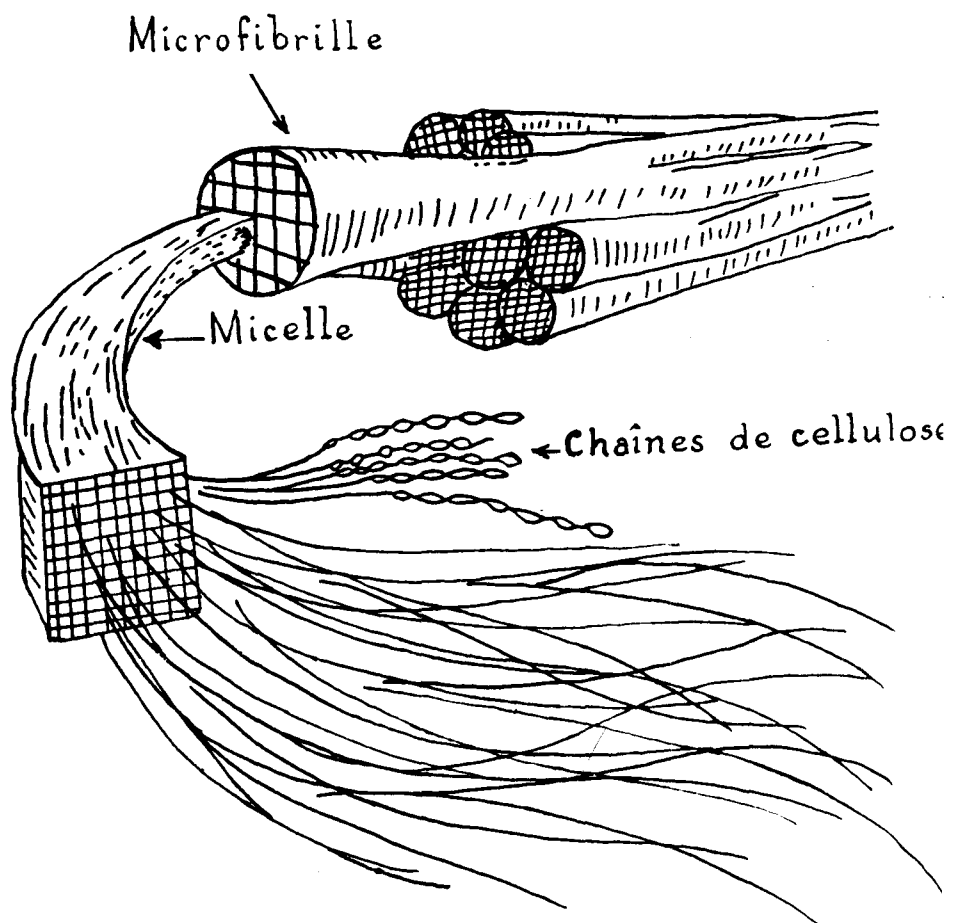
La dégradation de la cellulose se réalise d'après le schéma suivant :



C'est Tappeiner, en 1884, qui démontra le premier la digestion de la cellulose dans les préestomacs des ruminants.

En effet, du papier filtre, des brins de coton ou de chanvre qui sont de la cellulose presque pure, introduits dans le rumen, sont digérés et disparaissent. Des fibres de coton, retirées du rumen après un temps de séjour assez court, apparaissent au microscope creusées de petites cavités dans lesquelles sont accumulées un grand nombre de bactéries iodophiles.

LA DIGESTION DES HERBIVORES
STRUCTURE DE LA CELLULOSE



L'activité enzymatique de ces germes a pour résultats des produits très variés qui sont essentiellement :

— des produits solubles acides, à petit nombre d'atomes de C qui sont essentiellement les acides acétiques ($\text{CH}_3\text{-COOH}$), propionique ($\text{CH}_3\text{-CH}_2\text{-COOH}$), butyrique ($\text{CH}_3\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-COOH}$), accessoirement d'acide valérianique en C_5 . Un bovin peut en produire journellement près de 2 kg.

— des gaz, surtout méthane (CH_4) et gaz carbonique (CO_2).

Le rumen est une véritable « usine à gaz » à production énorme, qui peut atteindre, chez le bœuf, 600 litres/24 heures d'où la nécessité impérieuse, ces gaz présentant un intérêt métabolique de les éliminer par l'éruclation.

La digestion et la digestibilité de la cellulose chez les ruminants, diminuent au fur et à mesure que la lignification, (donc que le vieillissement) des plantes s'accroît. Le coefficient d'utilisation de la cellulose des plantes jeunes est, de ce fait, supérieur à celui des vieux végétaux fortement lignifiés (paille, par exemple). Ce coefficient diminue également de façon notable lorsque l'animal reçoit dans sa ration des glucides facilement solubles (amidon, mélasse), car les microorganismes, intervenant dans la dégradation de l'amidon, deviennent prédominants et entrent en concurrence avec les germes cellulolytiques pour certains éléments nutritifs ou facteurs de croissance.

La croissance, la multiplication et le métabolisme des bactéries cellulolytiques nécessitent cependant au minimum 5 % de protéines brutes dans la ration. C'est pourquoi on peut assister à la survie et à l'entretien de chèvres nourries comme c'est le cas autour de l'hôpital de Djibouti, de déchets variés (cartons, pansement, cotons imbibés de sang).

Les produits de fermentation des glucides dans la panse aboutissent donc à des gaz qui sont éliminés et à des acides gros volatils (A.G.V.) qui seront utilisés par l'animal. Il est bien certain que la dégradation de l'amidon, si elle est possible au niveau des préestomacs, peut également se réaliser dans l'intestin, comme chez les monogastriques.

Le processus de fermentation dans la panse a d'ailleurs un rendement moins intéressant que sa digestion dans l'intestin, car une partie de l'énergie est perdue sous forme de gaz.

D'après Kolb, l'importance du catabolisme de l'amidon dans les préestomacs dépend de la taille et des caractères des grains d'amidon et des modifications éventuelles qu'ils ont pu subir ; l'amidon de maïs, par exemple, est plus rapidement hydrolysé que celui de la pomme de terre et le processus peut encore être accéléré par une cuisson qui altère les grains d'amidon. L'administration de grandes quantités d'amidon modifie également le pH du rumen et agit, de ce fait, sur sa micropopulation.

— *Les autres sucres*

Les sucres solubles, produits par le métabolisme microbien ou provenant de l'alimentation (glucose, fructose, saccharose), sont également transformés en acides gros volatils. Les polymères d'oses (dextranes, fructosanes, substances pectiques hémicelluloses, mucilages) sont eux-mêmes dégradés et décomposés en acides en C₂-C₃-C₄ et en gaz.

— *Dégradation des protides*

Elle est l'œuvre de toute la série des microorganismes protéolytiques qui scindent les chaînes protéiques et en libèrent les acides aminés. Ces derniers sont soit assimilés par les microorganismes, soit désaminés ; ce qui aboutit à la formation d'ammoniac (NH₃) et de substances carbonées (acides gras). L'ammoniac sera ensuite utilisé par d'autres germes lors de réactions de synthèse.

L'urée subit un sort analogue. Les bactéries du rumen secrètent, en effet, une uréase qui la transforme rapidement en ammoniac. L'ammoniac est donc le terme ultime de dégradation des matières azotées protidiques et non protidiques dans les préestomacs, et peut être réutilisé pour des synthèses bactériennes ce qui entraîne certaines conséquences. La production et l'utilisation ultérieure de l'ammoniac dépend de :

— la digestibilité et de la vitesse de dégradation des protéines. L'herbe jeune, verte, par exemple, qui renferme jusqu'à 40 % de matières azotées solubles, va libérer plus rapidement et facilement ses produits azotés, car ses membranes cellulaires peu ligneuses sont plus facilement détruites et attaquées que l'herbe vieillie et séchée.

— d'un apport énergétique glucidique nécessaire au métabolisme des microorganismes. L'adjonction d'amidon facilite l'utilisation de l'ammoniac par les germes et, de ce fait, diminue les déperditions d'azote.

— du bon état d'entretien et de santé des animaux, en particulier de l'intégrité hépatique. En effet, l'urée synthétisée par le foie, à partir d'ammoniac, subit un cycle rumino-hépatique constituant une réserve azotée pour les ruminants.

La concentration en NH₃ dans la panse dépend, d'une part, de l'importance de sa production et, d'autre part, de la vitesse de disparition ou d'élimination.

La vitesse de disparition ou d'élimination de l'urée se fait selon trois modalités :

— Resynthèse sous forme de protéines microbiennes par la microflore des préestomacs ;

— Absorption à travers la paroi du rumen ;

— Evacuation sans transformation dans les parties postérieures du tube digestif.

L'absorption de l'ammoniac à travers les parois du rumen est proportionnelle à sa concentration dans la panse. La partie absorbée est transformée dans le foie en urée, puis excrétée par le rein ou récupérée par la salive qui la renvoie dans le rumen. Autrement dit, grâce à la salive, il se produit chez le ruminant un apport alimentaire physiologique d'urée. Chez les animaux à régime protéique pauvre, il n'y a pas plus de la moitié de l'urée sanguine qui est éliminée par l'urine, le reste revient par la salive ou par diffusion dans la panse pour servir à la synthèse de protides bactériens.

Ce n'est que, lorsque le foie ne peut pas éliminer tout l'ammoniac, venant de la panse, et que le taux de NH_3 s'élève dans le sang périphérique (dans le cas, par exemple, d'un apport d'urée ou de sels d'ammonium trop élevé dans la ration) que l'on peut observer des signes d'intoxication ammoniacale. Le nutritionniste devra, donc veiller à éviter la libération de quantités excessives de NH_3 dans la panse en fournissant un régime équilibré et en augmentant le taux des glucides, lorsque les protéines sont facilement hydrolysables ou lorsque de l'urée est ajoutée dans l'alimentation.

— *Dégradation des lipides*

Dans les préestomacs, les acides gras très insaturés sont partiellement hydrogénés (le rumen, est un milieu de culture anaérobie et réducteur).

En outre, le contenu du rumen a une activité lipolytique, qui se manifeste en réalisant une prédigestion des lipides.

Les réactions de synthèse dans les préestomacs servent à former de nouvelles quantités de substances bactériennes ou de protozoaires

La composition moyenne des microorganismes gastriques est la suivante :

— Protides	45 %
— Glucides	20 %
— Lipides	35 %

L'importance de cette synthèse est énorme, elle est chez la vache d'environ 400 g de substance bactérienne synthétisée par jour ; ce qui représente le remplacement quotidien de plusieurs milliers de milliards de bactéries ou protozoaires.

— *Synthèse de glucides*

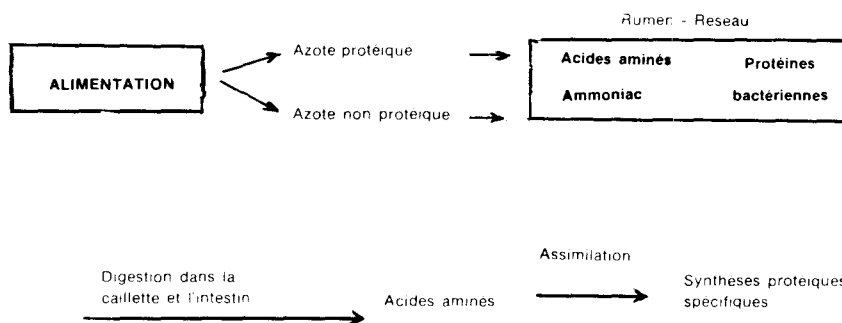
L'amidon bactérien est proche de celui des plantes supérieures. Il est donc synthétisé à partir des oses contenus dans les aliments ou prélevé à partir des substances amylacées alimentaires. Les bactéries amylolytiques peuvent également synthétiser des polysaccharides intra cellulaires spécifiques à partir des produits de dégradation de l'amidon. Quant aux

protozoaires glucidolytiques, ils peuvent transformer également une partie des oses attaqués en glucides de réserve intra-cellulaires ce glucide est le plus souvent du paraglycogène.

Certains protozoaires, incapables de digérer la cellulose ou l'amidon des végétaux, se nourrissent d'amidon bactérien pour réaliser leurs propres synthèses glucidiques.

Elle se réalise soit à partir des acides aminés libérés par les germes protéolytiques, soit à partir d'azote non protéique (ammoniac, urée), cette dernière particularité confère au métabolisme de l'azote chez les ruminants une place privilégiée. En effet, les animaux supérieurs, quels qu'ils soient, sont incapables d'utiliser sur une grande échelle autre chose que les acides aminés pour la synthèse de leurs propres protéines tissulaire. Les ruminants peuvent, par contre, récupérer les protéines des microorganismes synthétisés à partir d'azote non animé, c'est-à-dire que les microorganismes, constamment renouvelés dans les estomacs, sont digérés ensuite par le ruminant grâce aux sucs digestifs de la caillette et de l'intestin. Tout se passe donc comme si les ruminants avaient eux-mêmes utilisé ces formes inférieures de l'azote. Ils semblent donc jouir à première vue d'une faculté de synthèse beaucoup plus étendue que les autres mammifères.

On peut schématiser de la façon suivante ces diverses opérations d'utilisation de l'azote protéique ou non protéique chez les ruminants :



Le mécanisme de l'utilisation de l'urée par les microorganismes du Rumen-Réseau a été éclairci par des expériences réalisées in vitro.

En ajoutant une solution d'urée à un jus de rumen et en dosant d'heure en heure l'Azote total, l'azote uréique, l'azote ammoniacal et l'azote aminé on constate que :

- l'azote total ne varie pas,
- l'azote uréique diminue peu à peu puis disparaît,
- l'azote ammoniacal commence par croître puis diminue,
- l'azote aminé apparaît au bout d'un certain temps et augmente au fur et à mesure que l'azote ammoniacal baisse.

Il peut également être avantageux, pour un éleveur, d'ajouter un supplément d'urée (aliment bon marché) pour améliorer ou équilibrer à peu de frais la ration protéique des ruminants. Il existe cependant des modalités d'emploi et d'apport dans la ration pour cet élément qu'il faut respecter afin d'éviter les intoxications ammoniacales.

Il est à signaler également que certains microorganismes du rumen-réseau sont capables, pour réaliser la synthèse d'acides aminés soufrés d'utiliser du soufre minéral sous forme de sulfates.

En définitive, la synthèse de protéines, microbiennes dans les préestomacs a pour conséquence de réaliser une amélioration de la valeur biologique des sources azotées de l'alimentation. Avec un régime à base d'urée, les microorganismes gastriques des ruminants sont capables, par exemple, de synthétiser tous les acides aminés essentiels indispensables au rat.

Les protéines bactériennes utilisées ensuite par le ruminant représentent pour lui une source azotée à ne pas négliger qui peut arriver à couvrir en quasi-totalité son besoin d'entretien.

Le schéma suivant emprunté à Cl. Jean Blain, résume parfaitement les opérations de digestion et d'utilisation des matières azotées chez les ruminants.

— Synthèses vitaminiques

Les microorganismes du rumen font également la synthèse de la vitamine K et de la plupart des vitamines de groupe B.

Il en était de même dans le gros intestin des carnivores, mais chez les ruminants les quantités synthétisées sont beaucoup plus abondantes et la récupération et l'absorption peuvent se réaliser tout au long de l'intestin.

Les ruminants n'ont donc pas besoin d'un apport alimentaire de ces substances. Chez les veaux, le taux de vitamines B, en particulier dans les préestomacs, commence à augmenter avec l'ingestion de foin et ça n'est que lorsqu'ils deviennent des polygastriques vrais, qu'ils ne risquent plus ces carences vitaminiques.

Il faut cependant se demander *quel est le rôle exact de la microflore du rumen-réseau vis-à-vis de l'hôte ?*

Le ruminant, en effet, tire bénéfice de la digestion des microorganismes qui sont donc bien des symbiotes, de deux façons :

- d'une part, en utilisant certains produits du catabolisme microbien (les acides gros volatils),
- d'autre part, en récupérant la substance microbienne.

— *L'utilisation des acides gros volatils (A.G.V.)*

Grâce à des fistules de la veine-porte, Barcroft, Mac Anally et Philipson ont démontré que les A.G.V. sont absorbés à travers la paroi du rumen. Ces A.G.V. sont utilisés par le ruminant comme source d'énergie, couvrant environ 40 % de sa dépense énergétique. La glycémie des ruminants reste basse, car l'amidon et le glucose de leurs aliments sont en grande partie fermentés par les microorganismes et transformés en ces A.G.V. qui se trouvent donc dans le sang à un taux élevé. Inversement d'ailleurs, chez les omnivores ou les carnivores, on ne trouve que des traces d'A.G.V. dans le sang.

Les trois acides essentiels ne jouent pas exactement le même rôle dans le métabolisme de l'hôte.

L'acide acétique est intégré dans le cycle énergétique de Krebs, il est également utilisé chez la femelle pour fabriquer une partie des acides gras du lait.

L'acide propionique sera soit dégradé complètement pour libérer son énergie, soit, après passage dans le foie, transformé en glucose ($2C_3 \rightarrow 1C_6$). Ce glucose chez la femelle est souvent associé à du galactose pour fournir le lactose du lait.

L'acide butyrique est en partie transformé par oxydation en corps cétoniques tels l'acide acétyl-acétique : $CH_3-CO-CH_2-COOH$ ou l'acide β hydroxybutyrique : $CH_3-CHOH-CH_2-COOH$ dans la paroi du rumen, lors de son passage vers le sang. Ces corps cétoniques seront utilisés par l'animal soit pour fournir leur énergie, soit pour participer aux synthèses des lipides du ruminant (cas de l'acide β hydroxybutyrique).

— *La récupération de la substance microbienne*

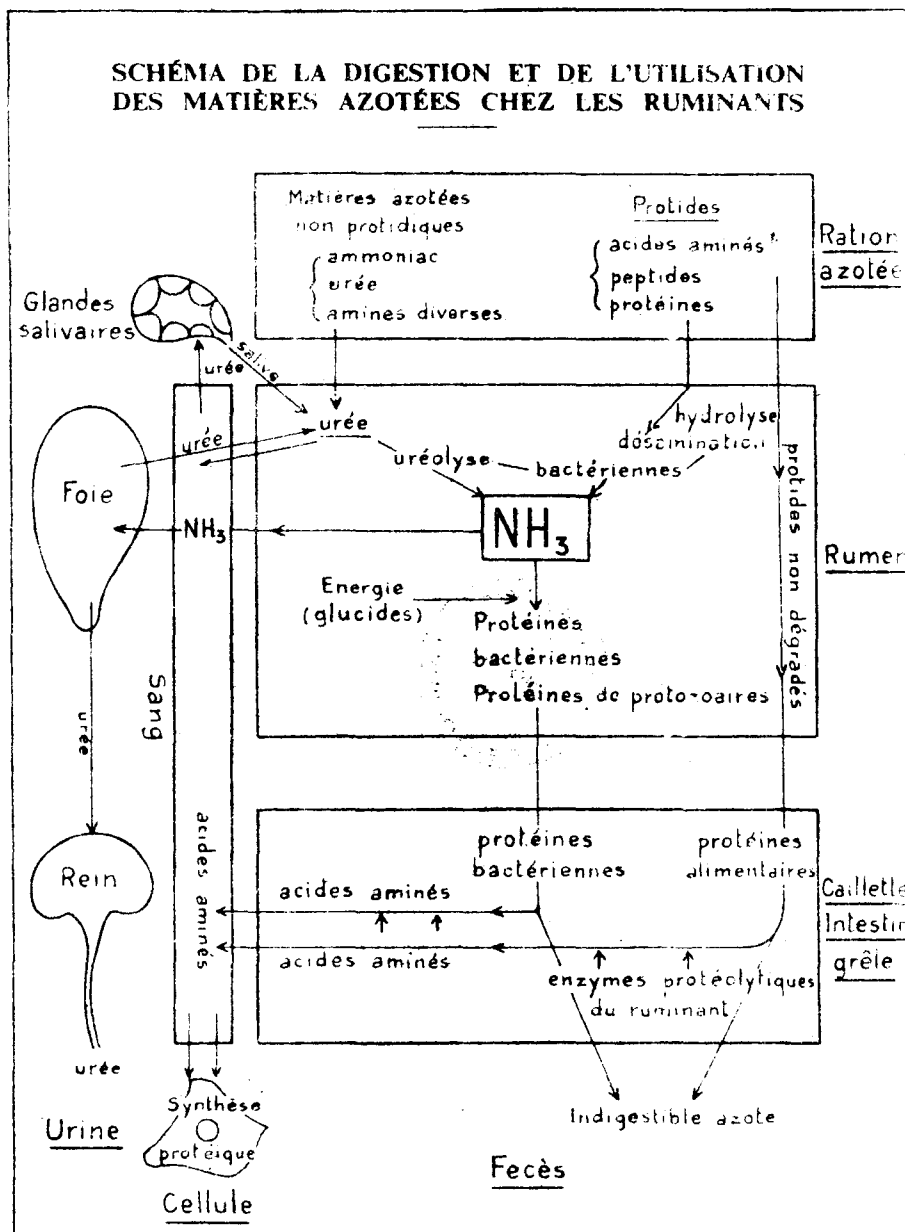
Les bactéries et les protozoaires sont digérés, puis absorbés au fur et à mesure du passage des aliments dans la caillette et l'intestin.

L'amidon bactérien, le paraglycogène ou l'amidon des protozoaires fourniront des oses, les protides des microorganismes fourniront des acides aminés.

Toutes ces substances seront assimilées lors de l'absorption intestinale.

Mais se pose alors la question : *Que représente pour un bovin cette récupération de substance microbienne ?* (Nous parlons le plus souvent de bactéries, car elles sont plus nombreuses que les protozoaires. Il est bien entendu que, lorsque nous parlons de substance microbienne, il faut entendre substance bactérienne et protozoaires).

SCHÉMA DE LA DIGESTION ET DE L'UTILISATION DES MATIÈRES AZOTÉES CHEZ LES RUMINANTS

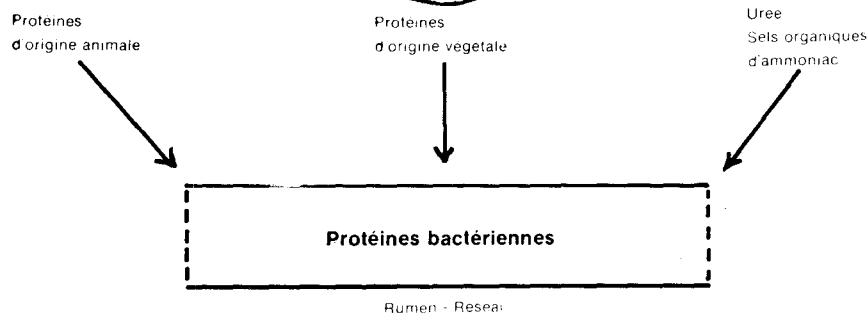


La quantité de substance bactérienne digérée par 24 heures est d'environ 400 grammes correspondant à la substance néoformée. Ces 400 grammes correspondent, d'après la composition des microorganismes, à environ :

- 80 grammes de glucides
- 180 grammes de protéides
- 140 grammes de lipides.

La récupération en glucides et même en lipides est négligeable ; par contre, celle des protéines est importante. En effet, le besoin azoté de l'animal adulte pour l'entretien n'est pas très élevé. Chez les bovins, il est de l'ordre de 10 à 15 grammes de protéines par jour pour 100 kg de poids vif. Pour un animal de 500 kg, il sera donc de 50 à 75 g de protéines. Ce besoin, pour l'animal ne fournissant aucune production, est donc largement couvert par la récupération de protéines bactériennes qui, rappelons-le, peuvent être synthétisées à partir d'éléments très simples, comme l'urée ou les sels d'ammoniac. Le ruminant pourrait donc *théoriquement* assurer son équilibre azoté, sans recevoir d'azote aminé dans sa ration. Il s'agit là d'une exception parmi les mammifères dont il faut tenir compte, lors de l'établissement d'une ration économique. Dans la pratique, on ne peut priver complètement les ruminants de protéines alimentaires (nécessaires, d'ailleurs, au métabolisme microbien), pendant une période prolongée. Par contre, il s'est révélé avantageux de remplacer une partie des protéines de la ration des ruminants par de l'urée dont le coût est faible.

Une remarque importante doit être également faite à propos de la valeur biologique des protéines alimentaires chez les ruminants. On admet, en général, chez le rat, l'homme, le chien que les protéines animales sont d'une qualité nutritive supérieure à celle des protéines végé-



tales et sont, d'ailleurs, plus chères. Dans le cas des ruminants, la valeur biologique des protéines d'origines diverses ne présente que peu de différences. En effet, il se produit dans la panse une véritable « unification des protéines », car protéines animales, végétales, urée, sels organiques d'ammoniac sont en grande partie transformés en protéines bactériennes. (schéma page 39).

Selon Gray, il y aurait environ 40 % des protéines de l'alimentation qui seraient déjà catabolisés dans le rumen-réseau. Les 60 % restants sont digérés par les sucs digestifs de l'animal, comme chez les monogastriques.

Le schéma ci-après de Faurie résume assez bien le rôle des microorganismes des préestomacs des ruminants.

La flore du rumen-réseau subit des variations suivant certaines circonstances qu'il faut avoir présentes à l'esprit.

— *En fonction de l'âge*

Lors de l'allaitement, cette flore est très réduite et ne comprend pratiquement que des ferments lactiques incapables de digérer la cellulose. Il s'ensuit une période critique lors du sevrage, alors que le jeune animal doit devenir capable de digérer de l'herbe. Dans les conditions naturelles, c'est en absorbant d'abord de petites quantités de l'herbe (contaminée par des adultes) que le jeune animal va ensemercer progressivement ses préestomacs avec une flore cellulolytique. Dans les conditions de l'élevage industriel, il arrive que les veaux soient sevrés brutalement. L'animal peut alors présenter des indigestions graves. Pour prévenir ces accidents, on recommande d'ensemencer artificiellement le rumen des jeunes veaux peu avant le sevrage avec des éléments provenant du rumen de bovins adultes. Pratiquement on récupère des bois méryciques dans la bouche de vaches en train de ruminer et on les fait absorber aux jeunes animaux.

— *En fonction de la nature des aliments*

Ces variations ont pour conséquence des modifications de la digestibilité de certains principes alimentaires en fonction de la présence d'autres types d'aliments. C'est ce que l'on appelle le phénomène des digestibilités associées.

Les microorganismes qui réalisent la synthèse des acides aminés, à partir de l'urée, ont besoin d'aliments glucidiques qui pourront leur être fournis par la cellulose de la paille. On constate d'ailleurs l'existence d'un rapport entre l'utilisation de l'urée et la quantité de paille contenue

dans la ration. Si, par contre, on donne aux animaux des glucides facilement digestibles (mélasses, luzernes jeunes), l'utilisation de l'urée diminue.

— L'alimentation doit également apporter un minimum d'éléments minéraux nécessaires à la vie des microorganismes et facilitant en particulier leurs synthèses vitaminiques (Fe, Cu, Ca). Lors de carence alimentaire en cobalt, par exemple, la synthèse de la vitamine B₁₂ est très réduite et des troubles peuvent en résulter pour l'animal.

— *En fonction de certaines actions thérapeutiques*

L'administration par voie digestive de solutions antiparasitaires (SO₄Cu) peut diminuer le nombre ou même faire disparaître les protozoaires. De fortes doses d'antibiotiques données par la bouche, si elles ont peu de chance d'être actives sur une maladie de l'animal, car elles sont extrêmement diluées dans les préestomacs, vont tout de même s'opposer au développement des microorganismes et peuvent perturber la digestion. Leroy a montré, par exemple, que l'auréomycine diminue la digestion de la cellulose par le jus du rumen et provoque chez les petits ruminants des troubles de la digestion.

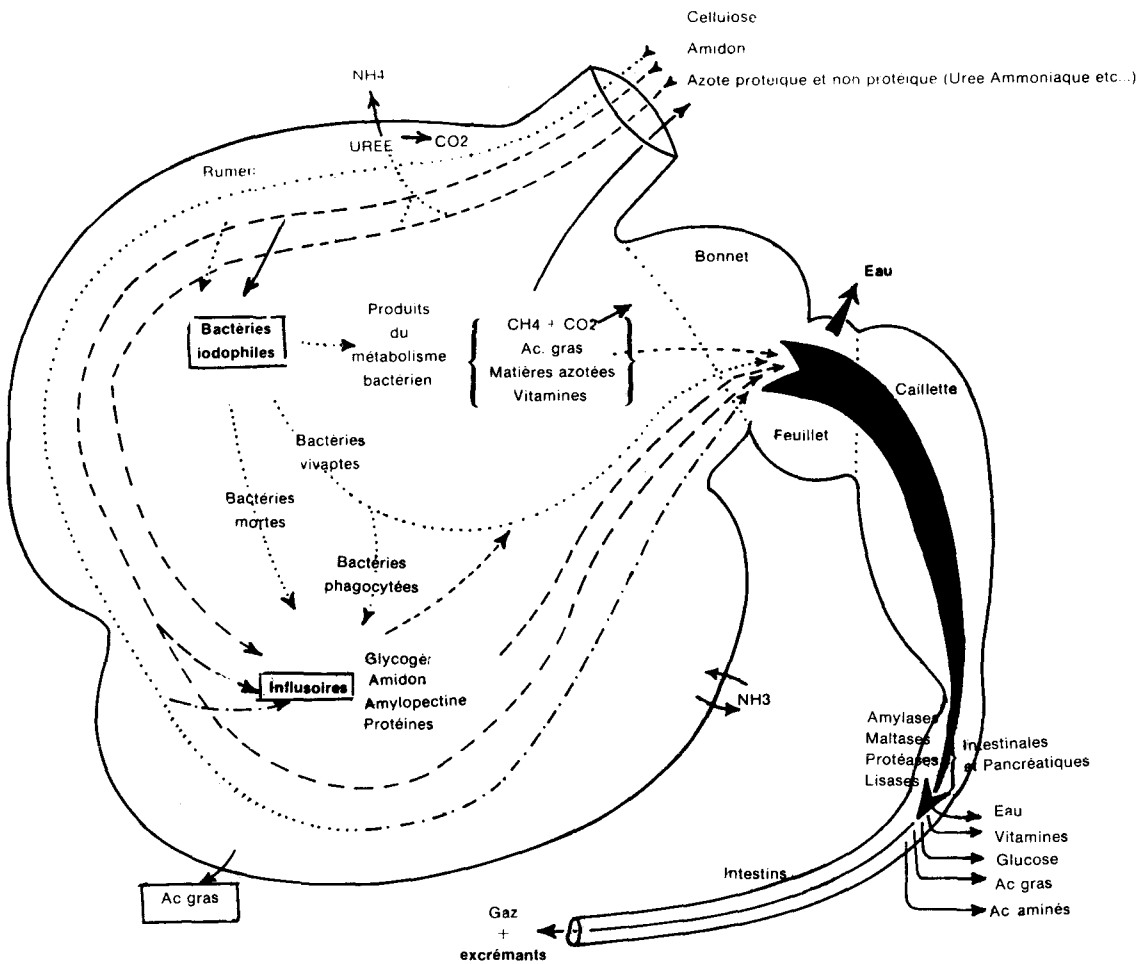
En résumé, les préestomacs des ruminants sont susceptibles, grâce à la présence des microorganismes, de pratiquer une digestion des aliments qui, chez les autres animaux herbivores, ne peut se faire que dans le gros intestin. Cette digestion « antérieure » permet au ruminant de récupérer et d'assimiler les éléments dûs au métabolisme microbien et de digérer également les mêmes microorganismes qui représentent donc pour lui des symbiotes.

Mais après la traversée du rumen et du réseau, la digestion va se poursuivre et même se compléter ; ce qui nous amène à étudier :

— LES PROCESSUS ULTERIEURS DE LA DIGESTION
CHEZ LES RUMINANTS

— *Digestion dans le feuillet*

Les processus de digestion bactérienne se poursuivent, mais de façon ralentie dans le feuillet. En effet, la physiologie du feuillet reste dominée par son grand pouvoir d'absorption, de l'eau (60 à 70 % des liquides arrivant dans le feuillet sont absorbés) et son rôle de fragmentation mécanique et de filtre qui empêchent les particules grossières de parvenir jusqu'à la caillette.



ROLE DES MICROORGANISMES SYMBOLIQUES DE LA PANSE DES RUMINANTS

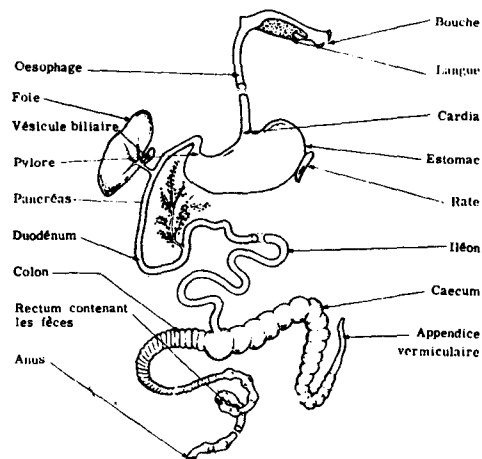
d'après C. FAURIE

— *Digestion dans la caillette*

Les fonctions de la caillette correspondent à celles de l'estomac des monogastriques. Le suc gastrique de la caillette a sensiblement la même composition que celui des autres animaux, son activité protéolytique et sa concentration en acide chlorhydrique (le pH de la caillette est compris entre 2 et 4) sont moindres que chez le porc, par exemple. La production de ce suc est importante et peut atteindre jusqu'à 100 litres/jour chez le bœuf et 5 à 6 litres/24 heures chez le mouton. La sécrétion de la caillette diffère de celle de l'estomac des monogastriques parce qu'elle est continue. L'ensemble des processus digestifs est également à peu près continu chez les ruminants puisque les fermentations dans les préestomacs sont elles-mêmes permanentes. Les phénomènes chimiques dans la caillette continuent la dégradation des aliments commencée dans les préestomacs, et commencent la digestion des bactéries de la panse. La durée de séjour dans la caillette est cependant assez brève et insuffisante pour que la digestion des protéines soit complète.

C'est aussi dans la caillette que le lait ingéré par les jeunes ruminants subit sa coagulation par la présure.

L'APPAREIL DIGESTIF DU LAPIN



— DIGESTION DANS L'INTESTIN

— dans l'intestin grêle

Les phénomènes qui se déroulent dans l'intestin grêle des ruminants sont très semblables à ceux des autres animaux. Le pylore étant toujours entrouvert, il y a un passage continu du contenu de la caillette vers le duodénum.

Il y existe une digestion pancréatique due à un suc qui possède les mêmes enzymes que le porc. La sécrétion de suc pancréatique est continue, avec des phases d'augmentation lors de la prise d'aliments. L'abouchement du canal pancréatique est relativement assez éloigné du pylore.

La quantité de suc excrétée journallement et l'activité des divers enzymes dépendent beaucoup de la nature de l'alimentation. L'ensilage, par exemple, augmente l'activité de la trypsine et de l'amylase, alors que la paille diminue l'activité liposique et trypsique, mais augmente l'activité amylolytique.

La bile des ruminants a une couleur verte marquée, car elle contient beaucoup de biliverdine. La sécrétion biliaire a le même rôle et se fait comme chez les monogastriques ; la rumination n'influe pas sur cette sécrétion qui diminue en période de disette.

Quant au suc intestinal, assez riche en mucus chez les ruminants, sa composition et son rôle sont superposables à ceux vus chez le porc.

D'une façon générale, la digestion dans l'intestin grêle ne présente aucune particularité chez les ruminants.

— dans le gros intestin

La capacité du gros intestin relativement réduite par rapport à sa longueur (chez le bœuf : 40 litres pour 10 mètres de long) en fait un organe où se continuent les actions enzymatiques, l'assimilation des nutriments et l'absorption de l'eau. C'est là également que se forment les fèces appelées bouses chez les grands ruminants, et crottes chez le mouton ou la chèvre.

Le volume des fèces dépend bien entendu du régime, le bœuf selon sa ration élimine de 20 à 40 kg d'excréments chaque jour ; le mouton excrète 2 à 3 kg de crottes par jour. La fréquence de ces défécations dépend beaucoup du volume et de la consistance des excréments à éliminer. Elle a lieu 10 à 15 fois par jour chez les taurins, et seulement 6 à 10 fois par nyctémère chez les zébus.

La durée totale de transit des aliments dans le tube digestif des ruminants est influencée par le séjour prolongé dans les préestomacs.

Avec des aliments marqués, on a mesuré que l'excrétion commence au maximum 24 à 25 heures après l'ingestion et dure encore 60 à 70 heures. 90 heures environ après l'ingestion, on estime que 80 % des aliments sont digérés et leurs déchets excrétés. L'excrétion totale peut n'avoir lieu qu'une dizaine de jours après le repas chez un bovin.

En résumé, si la digestion des ruminants présente des particularités remarquables, c'est qu'elle est entièrement dominée par l'activité des microorganismes du rumen et du réseau. La digestion des glucides et notamment de la cellulose aboutit à la formation d'acides gras volatils qui jouent pour l'organisme des ruminants à peu près le même rôle que celui du glucose pour les animaux monogastriques. La possibilité de synthèse de protéines bactériennes récupérées par l'animal, à partir d'azote non aminé, notamment l'ammoniac et l'azote a une très grande importance théorique, pratique et économique, puisqu'elle permet à l'animal de fabriquer ses propres protéines (chères), à partir d'éléments bon marché.

— DIGESTION CHEZ LES HERBIVORES MONOGASTRIQUES

1. Anatomie de l'appareil digestif du lapin

La denture du lapin, comme celle de tous les rongeurs, est caractérisée par des incisives en nombre réduit, mais puissantes. La formule dentaire est :

$$\frac{2.0.3.3}{1.0.2.3.}$$

L'estomac du lapin est de type monoculaire, chez l'adulte, il mesure environ 115 mm de long sur 75 mm de large et a un volume de 40 à 50 ml.

Le cardia est peu prononcé, alors que le pylore en forme d'anneau est très puissant.

La structure de l'estomac est voisine de celle des autres monogastriques (Porc, par exemple). On note cependant chez le lapin la faiblesse de la musculature stomacale ; ce qui fait jouer à l'estomac un rôle mécanique secondaire dans les processus digestifs.

L'intestin a une longueur totale d'environ 5 mètres. L'intestin grêle mesure chez l'adulte 2 m à 2,50 m et son diamètre est de 9 mm. Il débouche à la limite du cæcum et du gros intestin.

Le gros intestin mesure 1 à 2 m chez l'adulte, son diamètre est de 15 mm. On reconnaît les subdivisions classiques : cæcum, côlon, rectum.

Le cæcum est le segment le plus volumineux du gros intestin et du tube digestif tout entier. Sa capacité est d'environ 6 à 12 fois celle de l'estomac. Il est très long, incurvé sur lui-même (2 tours et spires). Il est divisible en deux parties

- o 1 proximale bosselée, volumineuse, qui reçoit l'iléon
- o 1 distale étroite et lisse, l'appendice vermiculaire.

Les glandes annexes, sont constituées principalement par le foie et le pancréas.

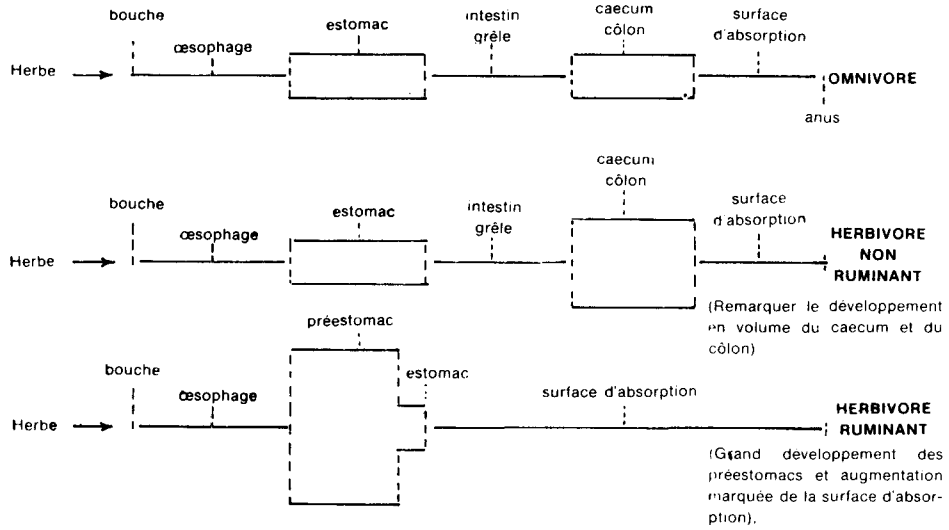
Le foie est trilobé et pourvu d'une vésicule biliaire, il débouche par le canal cholédoque dans le duodénum un peu en arrière du pylore. Le pancréas ne possède qu'un canal excréteur qui débouche dans le duodénum à une vingtaine de centimètres en arrière du cholédoque.

L'anatomie de l'appareil digestif du lapin montre que, proportionnellement à la taille, l'importance des viscères digestifs est très grande par rapport, par exemple, à l'ensemble cœur-poumon. Cet appareil digestif a un tel volume que le rendement après abattage et éviscération ne dépasse pas celui des ruminants. (schéma page 43).

2° Phénomènes digestifs chez le lapin

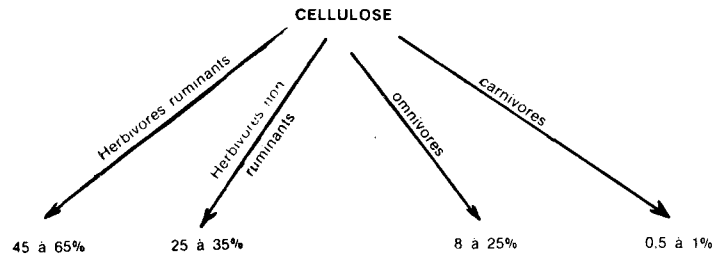
Nous retrouvons chez les herbivores monogastriques des phénomènes semblables à ceux que nous avons vus chez les polygastriques. Les « chambres de fermentation » de la cellulose sont constituées par le cæcum volumineux où se produit l'attaque microbienne de l'herbe. En d'autres termes, si les phénomènes digestifs microbiens sont les mêmes chez les herbivores monogastriques ou polygastriques, ces phénomènes chez les monogastriques ont lieu plus tardivement, car ils se passent non pas dans l'estomac, mais dans le gros intestin, c'est-à-dire dans la portion terminale du tube digestif. Il en résulte certaines conséquences :

- Les microorganismes du cæcum ou du côlon sont surtout cellulolytiques.
- Pour leur reproduction et leur croissance, ces microorganismes ont un certain besoin d'azote. C'est de l'azote aminé qu'ils utilisent et qui leur parvient, car les aliments ont déjà « transité » par l'estomac et l'intestin grêle. Ils peuvent également intervenir dans certaines synthèses d'acides aminés à partir d'acides gras volatils et d'ammoniac.
- Les produits de dégradation de la cellulose sont les mêmes que ceux trouvés dans le rumen.
- La cellulose est moins parfaitement et moins complètement utilisée que chez les ruminants, car le temps de séjour, l'humidité, le brassage dans le cæcum sont moindres que dans les préestomacs.
- Enfin, les produits du métabolisme microbien sont également moins bien utilisés par l'hôte, car ils ne peuvent être absorbés que dans le cæcum ou les dernières portions du gros intestin, c'est-à-dire sur une longueur bien plus limitée que chez les ruminants. C'est pourquoi, afin d'utiliser plus complètement ces pro-



Le pourcentage moyen d'utilisation de la cellulose varie donc beaucoup en fonction de l'anatomie et de la physiologie digestives et diminue des ruminants aux carnivores.

Pourcentage moyen d'utilisation de la cellulose



duits de la digestion, certains herbivores, tels le lapin, qui n'ont pas eu matériellement la possibilité d'absorber tous les produits du métabolisme cellulolytique, « recyclent » les produits de ce métabolisme en leur faisant effectuer un deuxième trajet digestif. Il s'ensuit une « *coprophagie* » bien connue chez le lapin, signalée parfois chez le cheval. L'ingestion de leurs propres crottes permettra aux animaux d'assimiler complètement tous les produits du métabolisme de la cellulose et de digérer également une partie des protéines et des glucides bactériens.

Ces diverses observations sont résumées dans les schémas page 47.

Nous allons retrouver chez le lapin des phénomènes mécaniques de la digestion et des phénomènes chimiques.

a) *Les phénomènes mécaniques*

Le lapin est un animal dont les dents croissent de façon continue, il doit donc les user ; d'où le mouvement d'usure caractéristique de cette espèce, qui leur permet une bonne mastication et une bonne imbibition salivaire des aliments.

L'estomac, dont les parois ont une musculature peu puissante, n'a pas un rôle mécanique majeur.

La motricité intestinale est comparable à celle que nous avons vu chez le porc. Les mouvements du cæcum vont lui permettre d'assurer un brassage de son contenu facilitant la digestion par les microorganismes.

b) *Les phénomènes chimiques*

Les divers sucs digestifs du lapin sont les mêmes que chez les omnivores. Le suc gastrique contient les mêmes enzymes, la sécrétion d'acide chlorhydrique y est très active, puisque le suc gastrique a un pH voisin de 1.

Dans l'intestin grêle, le rôle chimique est dévolu au suc pancréatique dont la sécrétion est continue, à la bile et au suc intestinal. On y observe les mêmes actions chimiques que chez les omnivores.

Après avoir subi une digestion superficielle et partielle dans l'intestin grêle, les aliments fibreux et grossiers se dirigent vers le cæcum où ils sont attaqués par des microorganismes. Chez le lapin (comme chez le porc ou le cheval), c'est en effet le cæcum qui joue le rôle des préestomacs des ruminants. Il en résulte, comme chez les ruminants, une solubilisation partielle de la cellulose et la production d'acides gras.

Ces acides gras peuvent traverser la paroi du cæcum et être utilisés par l'organisme comme source d'énergie. Le cæcum peut également intervenir dans le métabolisme des acides aminés.

La paroi cæcale peut être le siège de réactions de transaminations qui aboutiront à la formation d'acides aminés. Mais, alors que chez les ruminants, les substances issues du métabolisme bactérien pouvaient être récupérées à partir de la caillette et dans l'intestin, chez les herbivores non ruminants, ces mêmes substances sont synthétisées dans la dernière portion de l'intestin (cæcum ou côlon) et ne peuvent donc pas être utilisées (ou très peu). Cependant le lapin est capable d'utiliser les éléments nutritifs élaborés par la microflore de son cæcum, en réabsorbant ses propres excréments. Ce phénomène bien particulier est connu sous le nom de coprophagie ou de cæcotrophie.

Après passage dans le cæcum, les aliments vont former les crottes éliminées par l'anوس.

c) *La coprophagie ou cæcotrophie*

Bien que non ruminant le lapin a deux cycles digestifs.

Lors du premier cycle, la nourriture fraîche passe directement dans la région pylorique de l'estomac, puis dans l'intestin grêle. Elle est ensuite stockée pendant 6 heures environ dans le cæcum où elle se transforme en petites boulettes molles recouvertes de mucus et contenant 70 à 80 % d'humidité. Ces boulettes molles passent dans le gros intestin et sont prélevées à leur sortie de l'anوس pour être consommées.

C'est alors que commence le deuxième cycle digestif. Ces petites boulettes sont reprises par le lapin et avalées sans être mastiquées. Elles arrivent dans la région antérieure de l'estomac, puis se dirigent dans l'intestin grêle où intervient une seconde digestion-assimilation. Ces boulettes se déshydratent et se transforment en crottes dures contenant seulement 50 % d'humidité. Du grêle, elles passent directement dans le gros intestin pour être évacuées ultérieurement.

(Cf. : Schéma de la coprophagie)

Ainsi, de même que la rumination permet aux bovins de digérer des aliments déjà broyés et pré-digérés, la coprophagie permet au lapin de redigérer la nourriture qu'il a transformée en boulettes molles. Le lapin digère donc deux fois une partie de la nourriture consommée, ce qui lui permet une meilleure assimilation de cette nourriture.

Ce phénomène curieux de cæcotrophie propre au lapin domine d'une façon absolue tous les phénomènes nutritifs de cette espèce. Il débute chez le jeune dès que celui-ci commence à absorber des aliments solides. Longtemps on a pensé que ce phénomène était exclusivement nocturne. Actuellement on pense que la réingestion des déjections du premier cycle se fait toujours après les repas si l'animal n'est pas perturbé. En effet, le mécanisme de la coprophagie est placé sous l'influence des surrénales. Les conditions tendant à effrayer le lapin ou à lui causer un sentiment d'inconfort, sont susceptibles de provoquer une baisse du tonus surréna-

lien qui peut entraîner un arrêt de la cæcotrophie et certaines affections résultant de troubles nutritionnels (entérites, entérotoxémies).

Comme le montre le tableau ci-dessous, les boulettes molles absorbées par l'animal contiennent beaucoup de protéines. Leur taux supérieur à 30 % leur confère une valeur alimentaire équivalente à celle d'un tourteau.

Composition chimique des matières fécales du lapin

	Excréments durs p. cent	Excréments mous p. cent
Protéine brute	10,92	34,97
Lipides bruts	4,10	3,55
Cellulose brute	35,53	13,89
Extratif non azoté	41,10	36,59
Matières minérales	8,35	11,00

En outre, les déjections consommées ont un taux vitaminique élevé, alors que les crottes dures abandonnées n'en contiennent plus.

En résumé, le lapin constitue donc une originalité chez les herbivores monogastriques qu'il nous a paru intéressant de relater. La durée totale de la digestion est brève. Si l'on ne considère que le premier cycle alimentaire, elle augmente notablement quand on fait entrer en jeu la coprophagie.

