

# La digestion microbienne chez les camélidés

J. P. JOUANY

I.N.R.A.  
CEYRAT (FRANCE)

C. KAYOULI

I.N.A.T.  
TUNIS (TUNISIE)

**RESUME** - L'anatomie des préestomacs des camélidés est différente de celle des Ruminants. On note en particulier l'absence d'un feuillet, remplacé par un réservoir à forme allongée dont la partie interne est tapissée d'une muqueuse glandulaire lisse et qui se termine par une zone légèrement dilatée correspondant au lieu de sécrétion de HCl. Ce compartiment est relié à la partie la plus vaste des préestomacs (compartiment 1) par l'intermédiaire d'un canal court. Le compartiment 1, où débouche l'oesophage, comporte une grande courbure sur sa partie supérieure et un sac antérieur séparé de la partie ventrale par un pilier, en plus de 2 lobes situés sur la partie antérieure gauche et postérieure droite. Ces lobes, appelés «sacs glandulaires», sont constitués de cellules (ou augets) auxquelles on attribue un rôle important dans l'absorption des produits de la fermentation et dans la formation de substances tampons.

Le premier réservoir abrite une population microbienne importante composée de bactéries et de protozoaires. La présence de champignons, de mycoplasmes et de bactériophages n'a pas encore été décrite. Lors de conditions sévères d'alimentation (longues périodes de disette), les protozoaires peuvent disparaître. La nature des produits terminaux de la fermentation (acides gras volatils et ammoniacal) dans le premier réservoir est proche de celle du rumen. Toutefois la plupart des auteurs s'accordent pour dire que la concentration d'acides est supérieure dans les préestomacs. L'évolution de ces 2 paramètres signifie que la production d'acides y est plus importante. En revanche la concentration azote ammoniacal serait plus faible. Les camélidés semblent faire un meilleur usage de l'azote en réduisant son excrétion dans l'urine et en limitant la quantité d'azote microbien recyclé dans le premier réservoir. Ce dernier processus n'a pas été prouvé, mais il est supposé exister à partir d'observations expérimentales sur les concentrations en azote ammoniacal du compartiment 1 dans diverses conditions extrêmes. Ceci pourrait donner aux camélidés un avantage définitif sur les ruminants lorsqu'ils sont nourris avec une alimentation à faible teneur en azote.

Les rares études digestives réalisées sur le chameau à une bosse montrent qu'ils digèrent mieux la cellulose que les ruminants; des programmes scientifiques pourraient être élaborés pour expliquer les attributs spécifiques de ces animaux qui leur permettent de survivre dans des conditions sévères: ils peuvent utiliser des plantes connues pour être indigestes pour le ruminant (arbustes, plantes coriaces, noyaux de dattes, etc.). Nous arriverons à mieux comprendre les particularités de la digestion des glucides pariétaux dans le premier compartiment en appliquant au chameau les méthodes d'étude des microorganismes du rumen et la méthodologie complexe des bilans digestifs à différents niveaux du tube digestif pour compléter l'excellent travail accompli par les physiologistes au cours des dernières années. Cet objectif ne pourra être atteint qu'en associant des laboratoires du Nord maîtrisant bien toute cette technologie et des laboratoires du Sud connaissant bien le comportement des animaux dans leur milieu naturel.

Mots-clés: Dromadaire, digestion microbienne.

**SUMMARY** - «*Microbial digestion in camel*». The anatomy of the forestomach of Camelidae is different from that of ruminants. It is characterized by the absence of a osalterium, replaced by a digestive compartment the function of which is not well defined. The rumen is also anatomically different, having two glandular pouches placed on either side. Different hypotheses have been forwarded but apart from absorption of the end products of fermentation, nothing is really known about the role of these water cells.

The first compartment harbours a large microbial population made up of bacteria and protozoa. The presence of fungi, mycoplasmas and bacteriophages has not yet been described. In severe conditions of feeding (long starving period) protozoa may disappear. The fermentation end products (volatile fatty acids and ammonia) in the first compartment are similar to that of the rumen. Camelidae seem to use nitrogen better by lowering urinary nitrogen excretion and by limiting the amount of recycled microbial nitrogen in the first compartment. The latter has not been proved but is assumed from experimental observations on ruminal ammonia nitrogen concentrations in different extreme conditions. This could give Camelidae a definitive advantage over ruminants when they are fed diets low in nitrogen.

The rare digestive studies made on one-humped camel show that they digest cellulose better than ruminants. Scientific programmes could be developed to explain the specific attributes of these animals which enable them to survive in severe conditions: they can use plants known to be indigestible for the ruminant (shrubs, tough plants, date stones, etc.). We will arrive at a better understanding of the digestion of cell wall carbohydrates in the first compartment of camel by making digestive and microbiological studies to supplement the fine work done over the last few years by the physiologists.

Key words: Dromedary, microbial digestion.

La plupart des études à caractère digestif effectuées au cours de ces 15 dernières années sur les camélidés ont porté essentiellement sur des descriptions anatomiques du tube digestif (VALLENAS et al., 1971; SHAHRASBI et RADMEHR, 1974, 1975; EMA et TULPUL, 1980; HIFNY et al., 1985) qui ont été complétées par des études histologiques des muqueuses (CUMMINGS et al., 1982; LUCIANO et al., 1979; DOUGBAG et BERG, 1980). L'ensemble de ce travail a permis de préciser la morphologie originale des estomacs et de mettre un terme à la discordance des résultats présentés dès le siècle dernier par CUVIER (1805), BRANDT (1841), BOAS (1890) et CORDIER (1894). Récemment, des travaux importants ont été entrepris sur l'étude de la physiologie du tube digestif des camélidés (cf. revue de ENGELHARDT et al., 1984) et sur le métabolisme original de ces animaux (CHANDRASENA et al., 1979; EMMANUEL, 1979, 1981). En revanche peu de résultats concernant la digestion microbienne chez ces animaux ont été publiés. Les techniques désormais classiques chez le ruminant faisant appel à l'emploi d'animaux porteurs de fistules placées à l'entrée et à la fin de l'intestin grêle, associées à l'utilisation de marqueurs de la digestion et des protéines microbiennes, n'ont pas été utilisées chez les camélidés. Les mesures quantitatives de la digestion ont été effectuées sur l'ensemble du tube digestif ce qui ne permet pas de faire la part des préestomacs et de l'estomac, de l'intestin grêle et du gros intestin dans la digestion. Or nous savons, à partir de mesures effectuées chez le ruminant, que des différences observées au niveau du rumen peuvent être masquées lorsque les déterminations sont effectuées au niveau des fèces. Ceci s'explique par un déplacement de la digestion des préestomacs vers le gros intestin. Enfin, les déterminations *in vivo* ou *in vitro* de la nature des produits terminaux des fermentations dans les préestomacs sont souvent difficiles à interpréter car les auteurs de publications ne donnent pas suffisamment d'informations (nature précise des rations, de leur composition chimique; mode et niveau d'alimentation). En outre, les données fragmentaires dont nous disposons ont été obtenues sur des espèces animales différentes (chameau ou dromadaire, lama ou guanaco ou alpa). A partir de ces remarques générales, nous nous proposons d'analyser les données brutes fournies par la bibliographie et d'en tirer des hypothèses sur le fonctionnement du fermenteur que constituent les préestomacs des camélidés, en essayant de mettre en évidence les lacunes de nos connaissances et les moyens de les combler.

### **Caractéristiques anatomiques et physiologiques des estomacs des camélidés**

L'anatomie de l'estomac du dromadaire diffère beaucoup de celui des ruminants; la conformation et les connexions entre les réservoirs gastriques sont si différentes que les opinions sur les limites, la nature et le rôle de certaines parties de cet organe sont l'objet de controverses entre auteurs. C'est pourquoi nous appellerons compartiment 1 et compartiment 2 les réservoirs des préestomacs des camélidés qui correspondent respectivement au rumen et au réseau, le

troisième compartiment n'ayant pas d'équivalent chez le ruminant. En examinant les compartiments digestifs de cinq dromadaires abattus dans la région de Tunis, nous avons observé que les principales différences portent d'une part sur l'existence au niveau du compartiment 1 de deux énormes culs-de-sacs arrondis et d'autre part sur l'absence du feuillet. La capacité moyenne totale de ces réservoirs, d'après nos observations, est de 280 litres chez des dromadaires âgés de 3 à 5 ans et pesant environ 500 à 600 kg.

Le réticulo-rumen chez les ruminants proprement dits l'ensemble rumen + réseau est divisé en plusieurs sacs. En revanche, les camélidés possèdent un énorme réservoir réniforme et incurvé sur lui-même. On peut distinguer une face supérieure ou dorsale portant une grande courbure, une face ventrale comportant une base appelée «hile» et deux sacs situés de part et d'autre de la base (sac Cranial et sac ventral). La grande courbure du rumen suit l'hypochondre gauche et reste à distance du flanc gauche contrairement aux ruminants. Le «hile» constitué d'une échancrure profonde placée en avant et à droite relie le compartiment 2 au compartiment 1. Le compartiment 2 du dromadaire qui est ovoïde et situé à la concavité droite du diaphragme, est petit et seulement séparé partiellement du rumen. Il communique avec le troisième compartiment par un orifice beaucoup plus petit que celui observé chez les ruminants. A l'extérieur des compartiments 1 et 2 on note l'existence de deux énormes culs-de-sacs arrondis qui bordent la base ou «hile»: ces lobes, appelés sacs glandulaires (ou sacs aquifères), se distinguent en un lobe antérieur ou gauche et un lobe postérieur ou droit. Nous avons observé que le lobe postérieur porte sur sa face inférieure deux groupes importants de sacs glandulaires distincts et communique avec le réseau par un étranglement prononcé.

La conformation intérieure des compartiments 1 et 2 présente également une différence anatomique avec celle des ruminants classiques. L'épithélium interne est dépourvu des papilles et se caractérise par deux régions distinctes: une surface lisse stratifiée tapissée par une muqueuse pâle qui occupe la plus grande partie de la cavité ruminale; la région des sacs glandulaires qui correspond à la zone de convexité de chaque lobe. Ces sacs ou augets, encore appelés cellules aquifères (CAUVET, 1925), présentent une entrée circonscrite par des rubans musculaires qui ressemblent à un sphincter (SHAHRASBI et RADMER, 1975). Leur surface intérieure est revêtue par une fine muqueuse glandulaire fort différente de celle qui tapisse le reste du rumen (CAUVET, 1925). Les cellules aquifères sont régulièrement alignées, divisées par des cloisons secondaires. On en compte une cinquantaine dans chaque lobe pouvant contenir chacune 200 à 300 cm<sup>3</sup> d'eau (SHAHRASBI et RADMER, 1975). La quasi-totalité de la cavité du compartiment 2 est également garnie de cellules aquifères semblables à celles du rumen, mais plus petites et plus divisées. Comme l'ont rapporté HIFNY et al. (1985), nous avons observé que les cellules localisées dans le réseau sont remplies de matériel végétal très fin qui est évacué difficilement.

Le compartiment 1 du dromadaire est également caractérisé par l'existence de deux piliers qui partent du cardia et traversent les sacs glandulaires, et par la gouttière

oesophagienne qui traverse le rumen, le réseau, et se termine par une ouverture à l'entrée du troisième compartiment.

Le troisième compartiment qui n'a pas d'équivalent chez les ruminants est le plus variable des réservoirs gastriques chez le dromadaire. Il a été à l'origine de nombreuses controverses entre physiologistes. Il est constitué d'une portion tubulaire placée directement après le réseau et qui s'étend jusqu'au pylore: celle-ci est composée de trois parties: la partie initiale qui est fortement dilatée, est suivie d'un rétrécissement long, lequel se termine par une zone dilatée, située près du pylore où est sécrété HCl. Les deux premières parties qui occupent les deux tiers du troisième compartiment sont tapissées d'une muqueuse glandulaire et présentent des plis longitudinaux. Selon DOUGBAB et BERG (1980) l'épaisseur moyenne de la muqueuse y est de 260  $\mu$ m. et peut être assimilée à la région fundique de la caillette (HIFNY et al., 1985). Enfin la dilatation terminale est considérée comme étant l'équivalent de la caillette proprement dite, celle-ci étant plus petite que la caillette des ruminants (SHAHRASBI et RADMEHR, 1975). Elle est tapissée d'une muqueuse beaucoup plus épaisse que les deux premières parties et forme de gros plis moins nombreux que ceux présents dans la partie proximale qui est plus rétrécie. La muqueuse de la caillette renferme des glandes à mucus qui sont différentes de celles des parties antérieures, ainsi que des véritables glandes à pepsine (CHAUVET, 1925). C'est dans cette zone qu'est produit l'acide chlorhydrique.

Les différences anatomiques des estomacs entre les camélidés et les ruminants ont probablement une influence importante sur les fonctions physiologiques et métaboliques de cet organe. Elles expliquent en partie les différences de nature entre les populations microbiennes observées parfois chez les camélidés et les ruminants (FARID et al., 1984).

Le dromadaire se singularise par une vitesse d'ingestion des aliments qui est élevée. La structure des glandes salivaires ainsi que la composition de la salive sont proches de celles des ruminants. Seule la concentration en bicarbonate est plus élevée dans la salive du dromadaire (ENGELHARDT et RUBSAMEN, 1980).

Le rôle des sacs glandulaires n'est pas défini clairement, certains auteurs pensent qu'il s'agit de simples cavités destinées à la mise en réserve d'eau (LEESE, 1927; HEGAZI, 1950; COLBERT, 1955 cités par YAGIL, 1982). CAUVET (1925) estime que les réserves d'eau contenues dans ces cellules permettent d'humecter les aliments lors de la rumination lorsque les camélidés sont privés d'eau dans les conditions de vie du désert. En outre, HOPPE et al. (1976) ont montré que l'eau bue par un dromadaire assoiffé est retenue pendant au moins 24 heures dans le rumen, probablement dans les cellules aquifères, et que la réhydratation de l'animal est effectuée graduellement. Ceci explique que les camélidés peuvent résister à de longues périodes de jeûne hydrique, à condition de disposer d'une végétation verte abondante; les cellules aquifères auraient dans ce cas la propriété d'emmagasiner le contenu liquide des cellules végétales (CAUVET, 1925). D'autres auteurs estiment que les sacs glandulaires sont un lieu d'échanges ayant un effet tampon complémentaire de celui de la salive (SCHMIDT-

NIELSEN, 1964). Enfin, selon ENGELHARDT et RUBSAMEN (1980) la fonction principale de ces sacs glandulaires serait d'absorber rapidement l'eau et les produits terminaux solubles de la fermentation (acides gras volatils, ammoniac...).

Selon HELLER et al. (1986), le temps de séjour des particules végétales dans le compartiment 1 du dromadaire est plus long que dans le rumen de moutons alors que le taux de dilution de la phase liquide est au contraire plus élevé. Il est possible que les cellules aquifères jouent un rôle dans le processus de filtration et de rétention des particules alimentaires normalement imparti à la matrice solide, à l'orifice réticulo-omasal et au feuillet chez le ruminant, ce qui favoriserait la dégradation microbienne dans le compartiment 1. En effet, nous avons observé, à l'abattage de dromadaires, que ces cellules aquifères sont remplies de particules solides fibreuses qui devront à nouveau traverser le compartiment 1 avant d'être évacuées. L'évacuation du feuillet directement vers la caillette du ruminant ne permet pas cet ultime contact des aliments avec les microorganismes du rumen qui existe chez les camélidés. La nature de la nourriture des camélidés qui est riche en arbustes ligneux, en plantes coriacées et salées, a besoin d'être humectée et ramollie au cours de sa digestion (CAUVET, 1925); tel pourrait être encore un rôle des cellules aquifères. Comme chez le ruminant, YAGIL (1982) a observé une stratification du contenu de rumen des camélidés; la phase solide se trouve dans la partie dorsale du rumen, alors que le contenu de la région ventrale est plus riche en eau et en particules de petite taille dont le poids spécifique est élevé. A partir d'observations personnelles, nous pouvons admettre que la teneur moyenne en matière sèche du contenu de compartiment 1 des camélidés est supérieure à celle du contenu du rumen.

### Caractéristiques de la population microbienne des préestomacs des camélidés

Comme chez le Ruminant, les bactéries constituent la base de l'écosystème microbien du compartiment 1. Toutefois la caractérisation de cette population n'a pas encore été faite. Des observations microscopiques ont montré que les camélidés hébergent les mêmes groupes morphologiques que le ruminant (WILLIAMS, 1963). Leur concentration totale ( $10^{12}$  x  $ml^{-1}$ ), estimée dans une seule publication (GHOSAL et al., 1981), et par une méthode peu précise, est légèrement plus importante que celle mesurée chez le ruminant. Nous ne disposons pas non plus de données concernant les champignons anaérobies, les mycoplasmes anaérobies ou les bactériophages qui pourraient se trouver dans les préestomacs des camélidés.

Dès 1926, DOGIEL a mis en évidence la présence de protozoaires ciliés dans les préestomacs de camélidés. Il a d'ailleurs identifié un genre spécifique du chameau qu'il a appelé «Caloscolex camelicus». L'existence de protozoaires a été largement confirmée depuis par GHOSAL et al.

(1981), FARID et al. (1984), BHATIA et al. (1986), GHOSAL et LAHIRI (1986). Leur concentration moyenne ( $10^5 - 10^6 \times \text{ml}^{-1}$ ) et leur évolution après la prise d'aliments par l'animal hôte sont proches de ce qui a été observé par ailleurs chez le ruminant (JOUANY, 1978). Il est intéressant de noter que dans un environnement naturel de l'Australie centrale, les mesures effectuées par WILLIAMS (1963) sur 25 chameaux ont montré qu'ils ne possédaient pas de protozoaires ciliés après une période de sécheresse sévère. Le jeûne peut donc entraîner l'élimination totale des protozoaires du chameau comme cela a déjà été montré pour le ruminant (MANGOLD et USUELLI, 1930; WARNER, 1962).

Comme pour le ruminant, c'est le genre *Entodinium* qui est le plus abondant puisqu'il représente plus de 70% des protozoaires ciliés. A partir de la classification de EADIE (1962), nous remarquons que la faune de camélidés est uniquement du type B. Il est probable qu'une étude prospective plus large, effectuée sur un grand nombre d'animaux répartis dans différentes régions géographiques, mettrait en évidence la présence d'autres genres de ciliés. En effet la composition qualitative et quantitative d'une population microbienne dans le tube digestif dépend directement de la nature de l'inoculum qui est communiqué à l'animal par son environnement (sa mère en premier, puis les autres animaux du troupeau), et des conditions générales de biotope (conditions physico-chimiques du milieu) dictées par l'alimentation et le fonctionnement physiologique du fermenteur. L'absence de certaines espèces microbiennes peut donc être due, soit au fait qu'elles n'aient pas été introduites dans le milieu, soit qu'elles aient été rejetées par le milieu. Dans le cas des camélidés, il est difficile de dire si l'absence de certains genres de protozoaires (*Polyplastron*, *Ostracodinium*, *Ophryoscolex*) qui est rapportée dans la bibliographie provient du manque de données objectives sur le sujet ou bien s'il s'agit d'un fait scientifique lié à ce type d'animal.

### Les produits terminaux de la fermentation microbienne dans les préestomacs des camélidés

(Tableau 2)

Les rares mesures de concentration et de détermination du rapport molaire des différents acides gras volatils (A. G. V.) qui ont été effectuées dans le premier compartiment des préestomacs de camélidés montrent que l'orientation des fermentations chez ces animaux est voisine de celle observée chez les ruminants (WILLIAMS, 1963; MALOY, 1972; GHOSAL et al., 1981). Ce résultat est confirmé par l'identité de la nature des gaz produits chez les camélidés et les ruminants (HUNGATE et al., 1959). L'ensemble de ces caractéristiques fermentaires confirme donc la présence d'une population microbienne dont la nature est probablement proche de celle observée chez le ruminant ou, tout au moins, dont les produits du métabolisme sont voisins.

La plus forte capacité d'absorption des A. G. V. par la muqueuse glandulaire des préestomacs des camélidés mise en évidence par ENGELHARDT et SALLMAN (1972)

associée à une concentration plus importante d'AGV dans le contenu digestif, traduit probablement une production accrue chez les camélidés par rapport aux ruminants. Ce résultat indique une tendance des camélidés à fermenter plus efficacement la matière organique ingérée.

Peu de données concernant l'évolution de la concentration en azote ammoniacal ( $\text{N-NH}_3$ ) des préestomacs des camélidés sont actuellement disponibles. La gamme de concentration présentée par GHOSAL et al. (1981), mesurée dans des conditions d'alimentation mal définies, est du même ordre que celle du rumen. Les résultats de FARID et al. (1984) montrent que la concentration en azote ammoniacal devient très nettement inférieure chez le chameau par rapport au mouton en période de jeûne hydrique prolongé. Si ce résultat se confirme, il signifie que la production de  $\text{N-NH}_3$  est plus faible chez le chameau, et (ou bien) que son utilisation par les bactéries et/ou son absorption à travers la muqueuse est plus importante. La diminution de la production de  $\text{N-NH}_3$  peut s'expliquer par une diminution de la désamination des acides aminés résultant d'une modification de l'activité enzymatique des microorganismes ou bien par un recyclage moindre de l'azote microbien dans les préestomacs. Ces deux hypothèses pourraient être retenues dans le cas où le temps de séjour des aliments dans les compartiments 1 et 2 des camélidés serait inférieur à celui dans le rumen, ou bien, ce qui va à l'opposé des données actuellement disponibles sur ce sujet, si le rôle des protozoaires est moins important chez les camélidés. Dans ce dernier cas, le rendement net de la synthèse microbienne est fortement accru (JOUANY et al., 1988) et le flux de protéines microbiennes dans le duodénum est augmenté. Ce phénomène d'épargne de l'azote protéique alimentaire et microbien dans les préestomacs, associé à celui de la plus grande aptitude des camélidés à recycler l'urée sanguine (EMMANUEL et al., 1976; ALI et al., 1977; HINDERER, 1978), laquelle est bien utilisée par les bactéries en présence d'un complément énergétique approprié, peut donner un avantage décisif aux camélidés par rapport aux ruminants dans l'utilisation des rations à faible teneur en azote.

Nous ne disposons d'aucune donnée bibliographique concernant le rendement de la protéosynthèse microbienne dans les préestomacs de camélidés, ni sur les flux des différentes formes d'azote (azote alimentaire, azote microbien, azote ammoniacal, azote endogène) qui entrent dans le duodénum.

### Utilisation digestive des aliments par les camélidés

Les données bibliographiques peu abondantes dont nous disposons sur ce sujet ont été rassemblées dans le tableau 3. Elles font ressortir deux résultats particulièrement importants:

- Les camélidés auraient une aptitude particulière à mieux digérer les glucides pariétaux que les ruminants et,
- A réduire les pertes d'azote sous forme d'excrétion urinaire.

Les valeurs de la digestibilité de la «cellulose» sont en moyenne supérieures de 20% chez le chameau par rapport au mouton, et l'excrétion d'azote urinaire est environ 40% plus faible chez les camélidés. Les différences de digestibilité de la matière sèche et de l'azote sont plus difficiles à établir.

Les deux caractéristiques précédemment mises en évidence nous permettent de mieux apprécier la capacité d'adaptation des camélidés à des conditions alimentaires difficiles en zone aride, et de comprendre les raisons de leur aptitude à utiliser les aliments particulièrement riches en parois peu digestibles et à faible teneur en azote. On peut expliquer la meilleure utilisation digestive des glucides pariétaux (cellulose, hémicelluloses) chez les camélidés par des différences de comportement alimentaire (mode d'ingestion; mastication mérycique), par des particularités de la physiologie de leur tube digestif (absorption plus importante des produits de fermentation: temps de séjour plus bref de la phase liquide et des bactéries libres, alors que le temps de séjour des grosses particules et des bactéries qui y adhèrent est plus long selon HELLER et al. (1986); répartition différente des particules solides dans les divers compartiments selon leur densité et leur taille; motricité différenciée des préestomacs), ou par des différences de l'activité cellulolytique des microorganismes. Dans l'état actuel de nos connaissances, il est difficile de privilégier un facteur plutôt qu'un autre. Compte tenu de l'importance des travaux scientifiques qui ont été engagés par nos collègues physiologistes, nous ne pouvons qu'encourager la mise en place d'études complémentaires sur les microorganismes qui habitent les préestomacs des camélidés, ce qui permettrait de mieux comprendre les raisons de la meilleure digestion des parois végétales puisque cette dernière est uniquement d'origine microbienne.

L'épargne d'azote urinaire a, en revanche, fait l'objet de travaux qui permettent de comprendre le mécanisme de rétention de l'azote au niveau de la filtration glomérulaire du

rein. ENGELHARDT et al. (1984) ont montré que l'importance de la réabsorption rénale de l'urée ne dépendait pas exclusivement de la teneur en azote de la ration, mais également des apports énergétiques qui, lorsqu'ils sont suffisants, permettent une meilleure utilisation de l'azote ammoniacal par les bactéries présentes dans les préestomacs ce qui limite les quantités d'urée circulant dans la voie sanguine. En outre, la réponse des reins à une teneur élevée en urée sanguine, observée dans le cas de régimes riches en azote dégradable et carencé en énergie, nécessite une période d'adaptation qui est longue (10 semaines selon ENGELHARDT, 1978) et pendant laquelle les pertes d'azote dans l'urine risquent d'être importantes.

## Conclusion

Les données que nous avons pu rassembler font nettement ressortir que nous manquons d'informations scientifiques pour comprendre le fonctionnement du fermenteur placé en amont du tube digestif des camélidés. Les différences notables qu'ils présentent sur les plans anatomique et physiologique par rapport au rumen des ruminants, ainsi que les résultats originaux mis en évidence sur la digestion de certains composants alimentaires, en font des animaux particulièrement intéressants à étudier. Les techniques fines qui ont été largement développées au cours des 20 dernières années pour étudier la digestion chez le ruminant, pourraient être appliquées aux camélidés sans grandes difficultés. Ainsi il est maintenant possible de caractériser la population microbienne, d'isoler et de cultiver les bactéries en vue de les identifier. Des techniques sont également disponibles pour mettre en évidence la présence de champignons anaérobies et les identifier. L'emploi de marqueurs spécifiques des différentes phases du contenu digestif et des protéines

Tableau 1

### LES MICROORGANISMES DU PREMIER COMPARTIMENT DES PREESTOMACS DES CAMELIDES

AUTEURS	ANIMAUX ET RATION DE BASE	CONCENTRATION PROTOZOAIRES (x 10 <sup>6</sup> ml <sup>-1</sup> )	PROPORTION DES DIFFERENTS GENRES DE PROTOZOAIRES					CONCENTRATION BACTÉRIES (x 10 <sup>11</sup> ml <sup>-1</sup> )
			Entodinium spp	Epidinium spp	Metadinium spp	Diplodinium spp	Holotriches	
GHOSAL et al. (1981)	4 chameaux	1,9	—	—	—	—	—	16,6
FARID et al. (1984)	2 dromadaires paille de blé (70) + foin «berseen» (30); avec eau même ration sans eau	12,0	74	9	4	13	—	—
		8,0	82	7	4	11	—	—
BHATIA et al. (1986)	6 chameaux fourrage <i>ad libitum</i> fourrage <i>ad libitum</i> + concentré (2,5 Kg.)	1,0	75	5	—	18	2	—
		1,5	75	6	—	17	1	—

Tableau 2

## LES PRODUITS DE LA FERMENTATION DANS LE PREMIER COMPARTIMENT DES CAMELIDES

AUTEURS	ANIMAUX	RATION DE BASE	A.G.V. <sup>(a)</sup> (mM/l)	PROPORTION MOLAIRES DES ACIDES			N-NH <sub>3</sub> <sup>(b)</sup> (mg/l)
				Acétique	Propionique	Butyrique+Valérique	
WILLIAMS (1963)	25 chameaux	pâturage en zone aride (Australie centrale)	134	77	16	6	—
GHOSAL et al. (1981)	4 chameaux	—	108	53	16	29	102
FARID et al. (1984)	2 dromadaires	paillé blé (70)+foin «berseen»(30) avec eau	104	—	—	—	50
		même ration, sans eau	164	—	—	—	82

a) A.G.V. = acides gras volatils; (b) N-NH<sub>3</sub> = azote ammoniacal.

Tableau 3

## DIGESTIBILITES DE LA MATIERE SECHE, DE L'AZOTE ET DES CONSTITUANTS PARIETAUX DE DIFFERENTES RATIONS ET EXCRETIONS URINAIRES D'AZOTE COMPAREES ENTRE LES RUMINANTS ET DES CAMELIDES (LES RESULTATS REPRESENT L'ECART ENTRE CAMELIDES ET RUMINANTS PAR RAPPORT A LA VALEUR MESUREE CHEZ LE RUMINANT; LE SIGNE (+) SIGNIFIE QUE LA DIGESTIBILITE EST SUPERIEURE CHEZ LES CAMELIDES)

AUTEURS	ANIMAUX TESTÉS	RATION	CUD MS (a)	CUD NDF (b)	CUD ADF (c)	CUD «cellulose»	CUD N (d)	N urinaire excrété
HINTZ et al. (1973)	1 lama, 1 guanaco, 2 moutons	Luzerne agglomérée concentrée: foin graminée (33), maïs grain (53), t. soja (11), mélassée (2), CMV (1)	+ 12%	+18%	+21%	20%	+ 7%	—
			+ 9%	+31%	+14%	+20%	+ 9%	—
MALOY (1972)	6 chameaux, 5 boeufs zébus	Foin de graminées (teneur en azote = 1% MS)	-21%	—	—	—	- 4%	—
FARID et al. (1985)	2 chameaux, 6 moutons	Foin berseem (F.b.)	+16%	—	—	+27%	- 6%	-30%
		F.b. + paille de blé (95), maïs grain (5)	- 5%	—	—	+18%	- 5%	-39%
		F.b. + paille de blé (80), maïs grain (20)	-12%	—	—	0	+ 2%	-42%
		F.b. + paille de blé (50), maïs grain (50)	+ 8%	—	—	+30%	+ 8%	-45%
		MAD <sup>(2)</sup> (g/Kg. <sup>0,75</sup> ) ≈ 2,6	+ 8%	—	—	+32%	0	-36%
≈ 2,0	+18%	—	—	+43%	+10%	-13%		
FARID et al. (1984)	2 chameaux, 2 moutons	Paille de blé (70), foin berseem (30), avec eau	+26%	—	+12%	—	-47%	-65%
		Moutons privés d'eau 3 jours chameaux privés d'eau 12 jours	+ 6%	—	+16%	—	- 9%	-53%

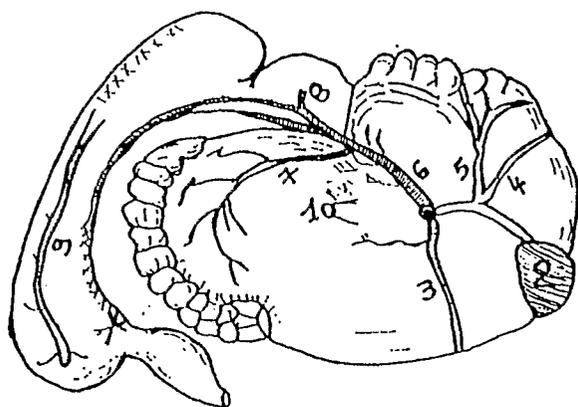
(a) CUD MS = Coefficient d'utilisation digestive de la matière sèche de la ration.

(b) CUD NDF = Coefficient d'utilisation digestive de la fraction «neutral detergent fiber».

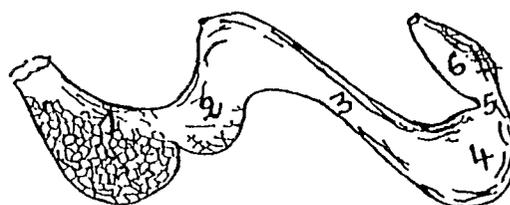
(c) CUD ADF = Coefficient d'utilisation digestive de la fraction «acid detergent fiber».

(d) CUD N = Coefficient d'utilisation digestive de l'azote de la ration.

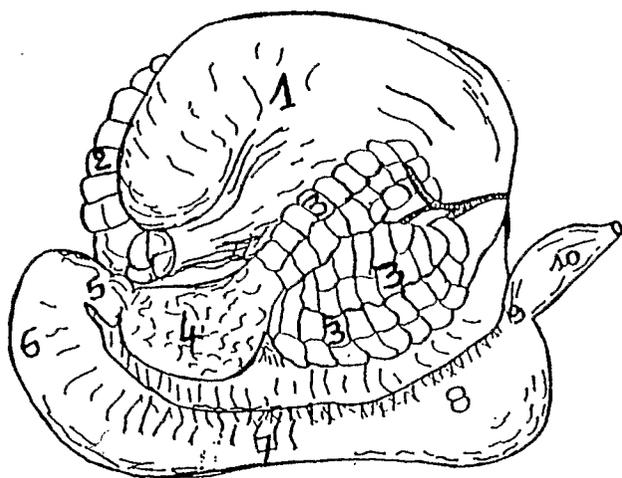
(e) MAD = matières azotées (N x 6,25) digestibles.



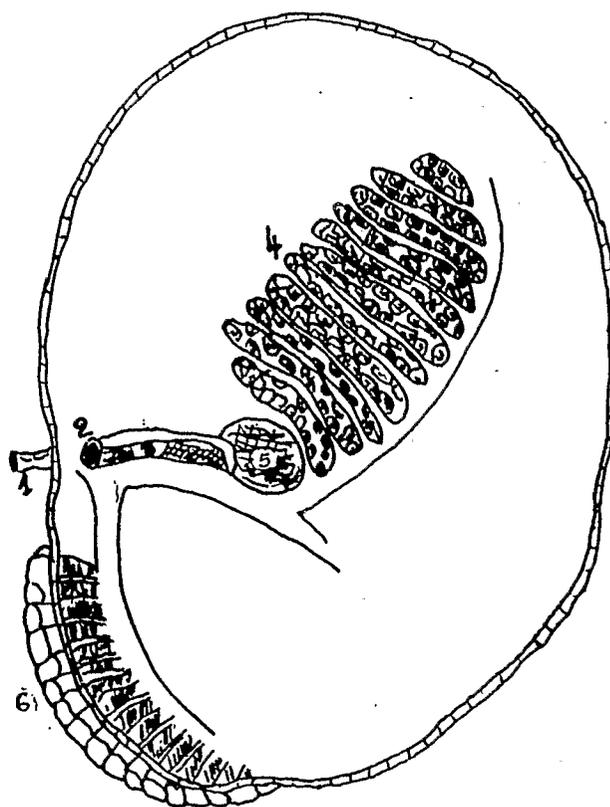
I. Face supérieure de l'estomac: 1 = embouche de l'oesophage; 2 = rate; 3 = artère gauche du rumen; 4-5 = artères droites du rumen; 6 = tronc commun des deux artères du 3<sup>ème</sup> compartiment; 7 = artère antérieure du rumen; 8 = artère du réseau; 9 = artère gastro-épigloïque du 3<sup>ème</sup> compartiment.



III. Réseau, troisième compartiment et début de l'intestin: 1 = réseau; 2 = dilatation initiale du 3<sup>ème</sup> compartiment; 3 = rétrécissement ou partie moyenne du 3<sup>ème</sup> compartiment; 4 = dilatation terminale du 3<sup>ème</sup> compartiment; 5 = pylore; 6 = renflement initial de l'intestin.



II. Face inférieure de l'estomac: 1 = rumen; 2 = lobe antérieur ou gauche portant les cellules aquifères antérieures; 3 = lobe postérieur ou droit portant les cellules aquifères postérieures; 4 = réseau; 5 = communication entre réseau et 3<sup>ème</sup> compartiment; 6 = dilatation initiale du 3<sup>ème</sup> compartiment; 7 = partie moyenne du 3<sup>ème</sup> compartiment; 8 = dilatation terminale du 3<sup>ème</sup> compartiment; 9 = pylore; 10 = renflement initial de l'intestin (ou duodénum).



IV. Intérieur du rumen: 1 = oesophage; 2 = cardia; 3 = gouttière oesophagienne; 4 = groupe de cellules aquifères du côté droit; 5 = orifice de communication avec le réseau; 6 = groupe de cellules aquifères du côté gauche.

Figure: Anatomie de l'estomac du dromadaire (d'après des observations personnelles et illustrations de CAUVET. 1925).

microbiennes sont à l'origine des mesures précises de bilans digestifs et des flux de nutriments tout au long du tube digestif. Ils permettent, entre autre, de préciser le rôle respectif des préestomacs et du gros intestin dans la digestion microbienne.

Ces techniques devront être utilisées avec une grande rigueur en associant les laboratoires qui connaissent bien le comportement des camélidés dans leurs conditions naturelles de milieu. De tels travaux scientifiques qui présentent un caractère cognitif certain devraient avoir des retombées économiques non négligeables si l'on considère qu'ils peuvent accroître le potentiel de production des camélidés, lesquels peuvent couvrir une partie des besoins nutritionnels en lait ou en viande des populations qui vivent au contact de ces animaux.

## Bibliographie

- ALI, K. E.; HINDERED, S.; ENGELHARDT, W.; WIPPER, E.; BECKER, G., et ENGELHARDT, W. V. (1977): *Harnstoff - recycling beim eiweis-stoffwechsel des lamas*. Umschau, 77, pp. 338-339.
- BHATIA, J. S.; GHOSAL, A. K.; RAISINGHANI, P. M., et TANWAR, R. K. (1986): Studies on rumen protozoa of camel (*Camelus dromedarius*). *Ind. Vet. J.*, 63, pp. 109-112.
- BOAS, J. E. V. (1890): Zur morphology des magens der cameliden und der traguliden und über die systematische stellung letzterer abteilung. *Morphol. Jahrbuch*, 16, pp. 434-525.
- BRANDT, J. F. (1841): Beiträge zur kenntnis des baues der inneren weichteile des lamas. *Mem. Acad. Sci. St. Petersbourg* 6, pp. 1-78.
- CAUVET (Cdt) (1925): Le chameau. Tome I: *anatomie, physiologie, race, extérieur, vie et moeurs, élevage, alimentation, maladies, rôle économique*. 784 pp. J. B. Baillière et fils ed. Paris.
- COLBERT, E. H. (1955): *Evolution of the vertebrates*. New York. London.
- CORDIER, J. A. (1894). Recherches sur l'anatomie comparée de l'estomac des ruminants. *Ann. Sci. Nat. Paris*, 16, pp. 1-28.
- CUMMINGS, J. F.; MUNNELL, F. F., et VALLENAS, A. (1972): The mucigenous glandular mucosa in the complex stomach of two new-world camelids, the llama and guanaco. *J. Morphol.* 137, pp. 71-110.
- CUVIER, G. (1805): *Leçons d'anatomie comparée*. Tome 3. Paris p. 597.
- DOGIEL, V. A. (1926), cité par HUNGATE, R. E. (1966): The rumen and its microbes. *Academic Press*. New York and London. pp. 92-146.
- DOUGBAG, A. S. A. M., et BERG, R. (1980): Histological and histochemical studies on the mucosa of the initial dilated and middle long narrow part of the third compartment of the camel's stomach (*camelus dromedarius*). *Zbl. Vet. Med. C. Anat. Histol. Embryol.* 9, pp. 155-163.
- EADIE, J. M. (1962): Inter-relationships between certain rumen ciliate protozoa. *J. Gen. microbiol.* 29, pp. 579-588.
- EMA, A.N., et TULPUL, S. S. (1980): Some observations on the gross anatomy and histology of the one-humped camel (*camelus dromedarius*). *Gastrointestinal studies. Anat. Histol. Embryol.* 9, p. 180.
- EMMANUEL, B.; HOWARD, B. R., et EMADY, M. (1976): Urea degradation in the Camel. *can. J. Anim. Sci.*, 56, pp. 595-601.
- ENGELHARDT, W. V., et SALLMANN, H. P. (1972): Resorption and sekretion im pansen des guanakos (*Lama guanacoe*). *Zbl. Vet. Med. A.*, 19, pp. 117-132.
- ENGELHARDT, W. V. (1978): *Renale harnstoffexkretion und renale konzentrierungsfähigkeit beim lama bei proteinarmen dräten*. Dissertation, Hohenkeim.
- ENGELHARDT, W., et RÜBSAMEN, K (1980): *Digestive physiologie of camelids. Paper presented at the workshop on camels, Khartoum, December, 1979*. IFS Provisionnal report n.º 6, pp. 307-319.
- ENGELHARDT, W. V.; RÜBSAMEN, K., et HELLER, R. (1984): The digestive physiology of camelids, in *The camelid, an all purpose animal*, volume I, Ross Cockrill, W. ed. Scandinavian Institute of African studies, Uppsala, pp. 323-346.
- FARID, M. F. A.; SHAWKET, S. M., et ABDEL-RAHMAN, M. H. A. (1984): The nutrition of camels and sheep under stress, in *The camelid, an all purpose animal*, volume I, Ros Cockrill, W. ed., Scandinavian Institute of African studies. Uppsala, pp. 293-322.
- FARID, M. F. A.; SOOUD, A. O., et HASSAN, N. I. (1985): Effect of type of diet and level of protein intake on feed utilization in camels and sheep. *Proceedings of the 3rd AAP Animal Science Congress*, May 6-10/85. Vol. 2, pp. 781-783.
- GHOSAL, A. K.; TANWAR, R. K., et DWARAKNATH, P. K. (1981): Note on rumen microorganisms and fermentation pattern in camel. *Ind. J. Anim. Sci.*, 51, pp. 1011-1012.
- GHOSAL, A. K. et LAHIRI, S. B. (1986): Some observations on protozoan protein and amino acids from rumen of camel. *Ind. Vet. J.*, 63, pp. 729-731.
- HEGAZI, A. El H. (1950): The stomach of the camel. *Brit. Vet. J.*, 106, pp. 209-213.
- HELLER, R.; LECHNER, M.; WEYRETER, H., et ENGELHARDT, W. V. (1986): Forestomach fluid volume and retention of fluid and particles in the gastrointestinal tract of the camel (*Camelus dromedarius*). *J. Vet. Med. A.*, 33, pp. 396-399.
- HIFNY, A.; AHMED A. K., et IBRAHIM, I. A. (1985): Topography and morphology of the stomach of camel. *Assiut. Vet. Med. J.*, 15, pp. 45-49.
- HINDERER, S. (1978): *Kinetik der harnstoff-stoffwechsels beim lama bei proteinarmen diäten*. Dissertation, Hohenheim.
- HOPPE, P.; KAY, R. N. B., et MALOIJ, G. M. O. (1976): The rumen as a reservoir during dehydration and rehydration in the camel. *J. Physiol.*, 254, pp. 76-77.
- HUNGATE, R. E.; PHILLIPS, G. D., MacGREGOR, A.; HUNGATE, D. P., et BUECHNER, H. K. (1959). Microbial fermentation in certain mammals. *Science*, 130, pp. 1192-1194.
- JOUANY, J. P. (1978): *Contribution à l'étude des protozoaires ciliés du rumen: leur dynamique, leur rôle dans la digestion et leur intérêt pour le ruminant*. Thèse de Doctorat d'Etat. N.º d'ordre 256. Université Clermont II, 2 volumes.
- JOUANY, J. P.; DEMEYER, D. I., et GRAIN, J. (1988): Effect of defaunating the rumen. *Anim. Feed. Sci. Technol.* (sous presse).
- LEESE, A. S. (1927): *A treatise on the one-humped camel in health and in diseases*, 382 pp. Haynes and Son, Stamford, Lincolnshire.
- LUCIANO, L.; VOSS-WERMBTER, G.; BEHNKE, M.; ENGELHARDT, W. V., et REALE, E. (1979): Die struktur der Magenschleimhaut beim lama (*Lama guanacoe* und lama glama) I. Vormägen. *Gegenbaurs, morph. Jahrb.*, 125, pp. 519-549.
- MALOIJ, G. M. O. (1972): Comparative studies on digestion and fermentation rate in the fore-stomach of the one-humped camel and the zebu steer. *Res. Vet. Sci.*, 13, pp. 476-481.
- SHAHRASBI, H., et RADMEHR, B. (1974): Studies on the anatomy and histology of rumen water sacs in camel (*Camelus dromedarius*) in Iran. *J. Vet. Fac. Univ. Tehran Iran*, 30, pp. 15-25.
- SHAHRASBI, H., et RADMEHR, B. (1975): Recherches anatomiques et histologiques sur le troisième réservoir gastrique chez le chameau dromadaire des races de l'Iran. *Cah. Med. Vet.*, 44, pp. 106-109.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1964): *Desert animals*. Clarendon Press. Oxford.
- VALLENAS, A.; CUMMINGS, J. F., et MUNNELL, J. F. (1971): A gross study of the compartmentalized stomach of two new world camelids, the llama and guanaco. *J. Morphol.*, 134, pp. 399-424.
- WILIAMS, V. J. (1963): Rumen function in the camel. *Nature*, 197, p. 1221.
- YAGIL, R. (1982): Camels and camel milk. *FAO Rome. Animal production and Health*. Paper n.º 26, p. 69.