

INRA Prod. Anim.,
2000, 13 (3), 165-176

J.-P. JOUANY

INRA Unité de Recherches
sur les Herbivores,
Theix, 63122 St-Genès-Champanelle

e-mail : jouany@clermont.inra.fr

La digestion chez les camélidés ; comparaison avec les ruminants

Les camélidés vivent dans des régions sèches où leur alimentation est constituée de fourrages relativement pauvres. La comparaison de leurs caractéristiques ingestives, digestives et métaboliques avec celles des ruminants met en évidence les particularités anatomiques, physiologiques et comportementales qui font leur adaptation aux conditions difficiles du milieu.

Les dromadaires sont particulièrement bien adaptés à la vie en zone sèche, dans des conditions extrêmes de température dans lesquelles les fourrages sont à la fois peu abon-

dants et peu digestibles. De nombreux facteurs impliquant la morphologie de l'animal, sa physiologie, son métabolisme, sont impliqués dans son aptitude à évoluer dans ces milieux difficiles. Cela tient à la fois à l'anatomie et la physiologie de son tube digestif, ainsi qu'aux conditions de milieu des pré-estomacs, particulièrement favorables à la préservation de l'écosystème microbien et à son activité. Certaines particularités du comportement alimentaire des animaux contribuent également à un maintien de l'homéostasie dans les pré-estomacs de camélidés. Les résultats obtenus sur dromadaires seront présentés en priorité dans cet article, mais, compte tenu de leur faible nombre, il sera souvent fait appel à des expérimentations conduites sur les lamas qui sont également des camélidés.

Résumé

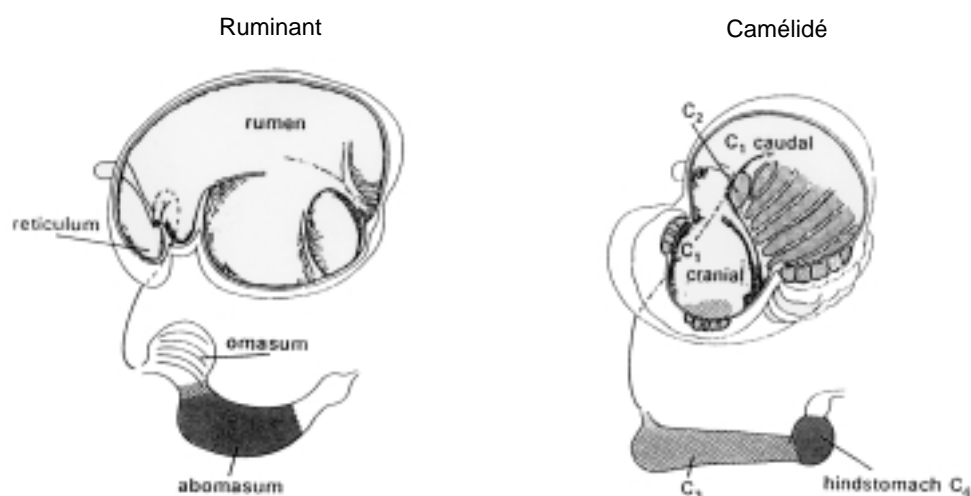
Les études sur la digestion et le métabolisme des camélidés ont bénéficié au cours des quinze dernières années des progrès techniques et méthodologiques issus des travaux conduits chez les ruminants. On dispose aujourd'hui d'éléments scientifiques fiables qui permettent de comparer les aptitudes digestives et métaboliques respectives de ces deux types d'animaux. L'anatomie des pré-estomacs ainsi que le comportement alimentaire des animaux sont très différents entre camélidés et ruminants. De telles différences ont des conséquences sur la transformation des aliments dans le tube digestif. Bien que la population microbienne soit qualitativement la même, l'activité cellulolytique des bactéries est plus importante dans les pré-estomacs des camélidés et le temps de séjour moyen des particules solides y est plus long. L'évolution de ces deux paramètres est à l'origine d'une meilleure digestion de la matière organique et de la fraction cellulosique des rations. Grâce à un meilleur pouvoir tampon des digesta, l'ajout important d'amidon à une ration à base de fourrage n'a pas les effets négatifs observés sur la cellulolyse chez les ruminants. Par ailleurs, les camélidés excrètent moins d'azote dans l'urine et recyclent efficacement l'urée via la muqueuse des pré-estomacs. Cette épargne de l'azote leur permet de maintenir une production minimum de protéines microbiennes dans le cas de régimes carencés en azote. En revanche, les camélidés sont beaucoup plus sensibles que les ruminants à des risques d'intoxication dus à des excès d'azote soluble dans les rations. Des besoins d'entretien en énergie réduits et un meilleur rendement de transformation de l'énergie métabolisable en énergie nette, vont dans le sens d'une meilleure utilisation de l'énergie ingérée par les camélidés. Une plus grande stabilité des conditions physico-chimiques (pH, NH_3) du milieu fermentaire dans le compartiment C1 des camélidés après le repas, ainsi qu'une vitesse de vidange plus élevée de la phase liquide, sont des éléments favorables au développement et à l'activité des microorganismes.

1 / Particularités des compartiments digestifs des camélidés

1.1 / Anatomie des pré-estomacs

Les estomacs de ruminant sont constitués de 4 compartiments distincts : rumen, réseau (ou réticulum), feuillet (ou omasum), caillette (ou abomasum) (figure 1). Compte tenu de la large ouverture du réseau sur le rumen, on associe souvent les deux compartiments en un seul appelé réticulo-rumen. Les trois

Figure 1. Anatomie des estomacs de ruminant et de camélidé (d'après Lechner-Doll et al 1991).



autres organes sont nettement séparés. La conformation et les connections entre les réservoirs gastriques de camélidés sont si différentes de celles des ruminants que les opinions sur leurs limites anatomiques et leur rôle dans la digestion sont encore aujourd'hui fortement discutés. Pour éviter des confusions avec les estomacs du ruminant dont ils diffèrent sur beaucoup de points, il est tacitement admis d'appeler les quatre réservoirs gastriques des camélidés C1, C2, C3 et C4.

Le compartiment C1 est un vaste réservoir réniforme, incurvé sur lui-même, dont la face supérieure porte la grande courbure et forme le sac caudal ; la face inférieure porte la petite courbure et forme le sac crânial qui reçoit les aliments ingérés par l'animal (figure 1). Les deux courbures se rejoignent sur une base commune appelée « hile » qui intervient également dans la séparation des compartiments 1 et 2. On note sur la partie ventrale de C1 et de C2 l'existence de deux imposants culs-de-sac arrondis qui bordent le hile. Ces lobes appelés sacs glandulaires (ou sacs acquifères), se distinguent en un lobe antérieur ou gauche et un lobe postérieur ou droit. Le lobe postérieur porte sur sa face inférieure deux groupes importants de sacs glandulaires distincts qui communiquent avec C2 par un étranglement prononcé. Comme pour le réseau du ruminant, C2 a un petit volume et il est étroitement associé à C1. C3 a une forme tubulaire. Il communique avec C2 par un étroit sphincter et s'ouvre largement sur C4 dont le volume est faible.

L'intestin grêle et le gros intestin des camélidés et des ruminants sont anatomiquement proches.

Contrairement au réticulo-rumen, l'épithélium interne de C1 et C2 ne comporte pas de papilles. L'épithélium de la partie dorsale de C1 et de C2 est constitué de cellules squameuses kératinisées, tandis que celui de la partie ventrale et de C3 est plutôt lisse et comporte des glandes tubulaires. L'observation au microscope optique de cette région montre qu'elle ressemble à la zone du cardia de la caillette des ruminants (Cummings *et al* 1972, Luciano *et al* 1979).

La partie proximale et la partie tubulaire médiane de C3 sont tapissées d'une muqueuse glandulaire et présentent de nombreux plis longitudinaux. La dilatation terminale qui correspond à C4 est tapissée d'une muqueuse plus épaisse que celle des deux premières parties et forme de gros plis comme la muqueuse de la caillette des ruminants. Elle renferme des glandes à mucus qui sont différentes de celle des parties antérieures, ainsi que de véritables glandes à pepsine (Cauvet 1925). C'est dans cette zone qu'est produit HCl.

1.2 / La population microbienne des pré-estomacs

Il y a très peu de différence dans la population microbienne anaérobie des pré-estomacs de camélidés et de ruminants. Selon Williams (1963) et Ghosal *et al* (1981), les espèces dominantes de bactéries sont les mêmes et leurs nombres diffèrent peu (10^{10} - 10^{11} par ml). Une étude réalisée par Morvan *et al* (1996) montre que les lamas hébergent une population plus abondante de bactéries acétogènes que les ruminants. Il n'y aurait pas de différence significative dans les dénombrements de bactéries méthanogènes, de bactéries sulfato-réductrices et de bactéries cellulolytiques. La concentration des bactéries viables totales serait inférieure chez les camélidés.

Les observations faites par Jouany et Kayouli (1989) et Kayouli *et al* (1991 et 1993) indiquent que les concentrations de protozoaires sont plus faibles chez les dromadaires et les lamas (tableau 1) que chez les ruminants. On note également des différences sur la répartition des genres de protozoaires ciliés entre animaux. Les ciliés entodiniomorphes de grande taille sont uniquement du type B (selon la classification de Éadie 1962) chez les camélidés, alors que les types A ou B sont présents chez les ruminants. La présence d'*Isotrichidae* n'a jamais été observée chez les camélidés.

Il n'y a pas de données publiées sur les effectifs des champignons anaérobies chez les camélidés. Selon G. Fonty (communication personnelle) leur concentration dans le compartiment C1 des camélidés serait supérieure à celle mesurée dans le rumen.

Tableau 1. Populations de protozoaires dans le principal compartiment des pré-estomacs de camélidés et de ruminants.

	Dromadaire					Mouton					Chèvre		
	Essai				moyenne	Essai				moyenne	Essai		moyenne
	1	2	3	4		1	2	3	4		3	4	
Effectifs totaux (10 ³ /ml)	3,3	3,1	2,7	3,3	3,1 ± 0,2 ^a	4,4	6,2	4,1	5,0	4,9 ± 0,9 ^b	4,6	5,3	4,9 ± 0,5
<i>Entodinium</i> ^m (%)	93,8	82,6	61,9	72,9	77,8 ± 13,6 ^a	95,7	86,8	81,8	84,5	87,2 ± 6,0 ^b	63,6	76,9	70,2 ± 9,4
<i>Epidinium</i> ^c (%)	4,4	15,0	22,0	17,1	14,6 ± 7,4 ^a	0	0	0	0	0 ^b	12,1	7,9	10,0 ± 2,4
<i>Eudiplodinium</i> ^c (%)	1,8	2,4	10,1	10,0	6,1 ± 4,5 ^a	0	0	0	0	0 ^b	2,9	1,6	2,2 ± 0,9
<i>Isotricha</i> ^a (%)	0	0	0	0	0 ^a	4,3	8,4	11,6	9,4	8,4 ± 3,0 ^b	13,8	9,3	11,5 ± 3,1
<i>Polyplastron</i> ^c (%)	0	0	0	0	0 ^a	0	1,6	1,6	2,1	1,3 ± 0,9 ^b	0	0	0
<i>Ophryoscolex</i> ^c (%)	0	0	0	0	0 ^a	0	3,2	5,0	4,0	3,0 ± 2,1 ^b	7,6	4,2	5,9 ± 2,4

^{a,b} Les différences entre dromadaires et moutons sont significativement différentes au seuil P < 0,05. Les résultats obtenus sur chèvre n'ont pas été inclus dans l'analyse statistique (deux données).

^c Ces ciliés utilisent efficacement la cellulose et les hémicelluloses

^a Ce genre utilise les substrats solubles

^m Ce genre a une activité cellulolytique réduite et se développe en présence d'amidon et d'oligosaccharides

1.3 / Physiologie digestive des pré-estomacs

a / Motricité des pré-estomacs

La motricité des pré-estomacs assure le mélange des phases liquide et solide des digesta et favorise la vidange des réservoirs digestifs. Les cycles d'activité motrice ont été décrits par Malbert *et al* (1995) pour le ruminant.

Chez les camélidés, on note la présence de deux séquences basiques de contraction appelées A et B (Heller *et al* 1986, Engelhardt *et al* 1992). Les séquences A commencent par une contraction de C2 suivie d'une contraction de la partie caudale de C1 environ 4 secondes après. Les séquences B débutent par une contraction de la partie crâniale de C1 suivie de la contraction de C2 puis de celle de la partie caudale de C1. Les séquences B durent environ 9 secondes. Les digesta sont évacués à travers le canal situé entre C2 et C3 pendant la contraction de C2. Le canal se relâche pendant une période très courte qui précède chaque contraction de C3. L'éructation des gaz se produit lors de la contraction de la partie caudale de C1 au cours de la séquence B. On note alors une courte contraction de la partie dorsale de C1 immédiatement après celle de la partie caudale. L'ingestion et la rumination sont des phases pendant lesquelles les activités motrices sont fréquentes (100 contractions des types A et B par heure). La motricité peut s'arrêter pendant environ 20 minutes aux moments de repos des animaux.

La pression exercée à l'intérieur des pré-estomacs de camélidés à la suite des différentes contractions est particulièrement forte. Elle conduit à des brassages des digesta qui dépassent en puissance ceux observés chez les ruminants.

Selon certains auteurs, les sacs glandulaires sont de simples cavités destinées à la mise en réserve d'eau (Hegazi 1950 et Colbert 1955

cités par Yagil 1982). Hoppe *et al* (1976) ont montré que l'eau bue par un dromadaire assoiffé est retenue au moins 24 heures dans les pré-estomacs et que la réhydratation de l'animal est progressive. Il est probable que les cellules aquifères jouent un rôle dans le piégeage de l'eau au niveau de C1. Les sacs glandulaires pourraient également être un lieu de production d'ions bicarbonates ayant un effet tampon complémentaire de celui de la salive (Schmidt-Nielsen 1964). Enfin, selon Engelhardt et Rübamen (1980), la fonction principale de ces sacs serait d'absorber rapidement l'eau et les produits de la fermentation anaérobie (acides et ammoniacque principalement). L'absorption des acides gras volatils sous forme non dissociée est vraisemblablement stimulée par la production des ions bicarbonates dans les sacs glandulaires, comme cela a été montré par Cummings *et al* (1972) et Luciano *et al* (1979) dans le rumen.

b / Taille et densité des particules alimentaires dans les pré-estomacs

Les études conduites chez les ruminants et les camélidés montrent que la taille et la densité des particules alimentaires varient selon leur localisation géographique dans le réticulo-rumen (Evans *et al* 1973, Lechner Doll 1991). Les particules situées dans le sac dorsal du rumen ont une densité faible et sont plutôt de grande taille (supérieures à 1 cm). Celles présentes dans le sac ventral ont une densité élevée et sont de petite taille.

Le temps de séjour moyen des particules dans le réticulo-rumen est déterminé par les critères « taille » et « densité ». La réduction de la taille des particules est due à la fois à la mastication ingestive et mérycique et à la dégradation microbienne. La densité des particules évolue au cours de leur séjour dans le rumen. Les fourrages ingérés par les ruminants ont une densité de l'ordre de 0,8 g/ml. Elle augmente jusqu'à la valeur 1,1 en une heure et peut atteindre la valeur 1,3 en 76 à 100 heures (Nocek et Kohn 1987). La densité

La cellulolyse est plus importante dans les pré-estomacs des camélidés que dans le rumen et le temps de séjour des particules solides y est plus élevé.

des particules dépend de nombreux facteurs : la structure des fourrages, les espaces internes emplis de gaz au moment de l'ingestion, les microorganismes adhérents, la taille et la forme des particules, le transfert de liquide vers les parties internes, les microbulles gazeuses produites à l'interface microbe-particule. Les particules les plus grosses et les plus légères sont sélectivement retenues plus longtemps dans le rumen. Elles doivent atteindre une densité égale à 1,2 g/ml et la taille du millimètre pour quitter le réticulo-rumen.

La vidange de C1 chez les camélidés obéit probablement aux mêmes lois, mais nous ne disposons pas de données bibliographiques permettant de les valider. Des différences peuvent toutefois exister entre espèces animales puisque Lechner-Doll *et al* (1991) ont montré que la taille critique de sortie des particules du rumen est de 3 mm chez les lamas, tandis qu'elle n'est que de 1 à 2 mm chez les moutons et les bovins.

c / Temps de séjour des particules solides et de la phase liquide des digesta

Le temps de séjour moyen (TSM) des particules solides est plus long chez les camélidés que chez les ruminants (Lechner-Doll *et al* 1991, Kayouli *et al* 1993). Utilisant des animaux de poids comparables recevant les mêmes régimes, Dulphy *et al* (1994) et Lemosquet *et al* (1996) ont montré que le TSM de la phase particulaire était de 44 heures chez le lama et de 27 heures chez le mouton. De tels écarts peuvent être dus à la faible activité de rumination des camélidés pendant la phase éclairée du jour, celle-ci n'étant pas totalement compensée par l'activité nocturne (1 heure de moins de rumination par jour chez les camélidés ; Lemosquet *et al* 1996). Le temps de mastication et la comminution des particules solides qui en résulte sont donc plus faibles chez les camélidés, ce qui entraîne une augmentation de leur TSM dans C1. Par ailleurs, le plus grand nombre de contractions dans ce compartiment pourrait être à l'origine d'une plus grande efficacité de mélange des contenus aux dépens d'une moindre activité de propulsion des digesta hors de C1. Selon Engelhardt *et al* (1986), une telle motricité favoriserait la séparation des phases solide et liquide des digesta, ce qui pourrait expliquer l'augmentation du flux de la phase liquide sortant de C1 et des composés solubles qui y sont associés mise en évidence par plusieurs auteurs. Selon Maloïy (1972), Farid *et al* (1984), Kayouli *et al* (1993), le TSM de la phase liquide dans C1 est de 6 heures chez les dromadaires, et de 8 heures dans le rumen des moutons recevant des régimes identiques.

Lemosquet *et al* (1996) ont montré au cours d'une comparaison directe que la phase liquide séjournait pendant 11 et 13 heures respectivement dans les pré-estomacs de lama et de mouton. L'augmentation de la vitesse de vidange des liquides et du TSM de la phase

solide expliquent la plus grande teneur en matière sèche du contenu des pré-estomacs de camélidés par rapport aux ruminants (14,2 vs 12,6 % MS) observée par Smacchia *et al* (1995). Le poids de contenu frais est supérieur dans les pré-estomacs des camélidés par rapport aux ruminants (Farid *et al* 1984, Lechner-Doll *et al* 1990, Kayouli *et al* 1993). Il représente respectivement, en moyenne, 14,7 et 10,5 % du poids vif des dromadaires et des moutons recevant les mêmes régimes. Cela signifierait que le réservoir C1 pourrait se distendre davantage et stocker de plus grandes quantités d'aliments que le rumen.

2 / Quantités ingérées et comportement alimentaire

2.1 / Ingestion de matière sèche

Richard (1989) a rassemblé les données sur les capacités d'ingestion des dromadaires placés dans leurs conditions naturelles d'élevage. Elles varient de 14 à 15 g MS/kg poids vif (PV) pour la paille et les fourrages pauvres, et de 23 à 24 g MS/kg PV pour les fourrages de bonne qualité. Les valeurs concernant la paille sont comparables à celles notées pour les bovins en zone tropicale ; elles sont légèrement supérieures à celles observées chez les bovins en Europe (12 g/kg MS).

Les expérimentations comparant directement camélidés et ruminants montrent que la capacité d'ingestion est inférieure chez le dromadaire (El-Shaer 1981, Gauthier-Pilters 1984, Gihad *et al* 1989, Kandil 1984, Shawket 1976). Ainsi, en moyenne sur trois régimes différents, l'ingestion a été de 12 g/kg PV pour le dromadaire, et de 25 g/kg PV pour le mouton (Kayouli *et al* 1995).

L'ingestion de fourrages secs supplémentés ou non avec du concentré, est plus faible chez les lamas (15,9 g MS/kg PV) que chez les moutons (18,4 g mg MS/kg PV). Ces données ont été obtenues à partir de 11 comparaisons réalisées par Warmington *et al* (1989), Cordesse *et al* (1992), Dulphy *et al* (1994 et 1995), Lemosquet *et al* (1996). L'analyse graphique de ces résultats (figure 2) montre que les lamas ingèrent d'autant moins de MS que le fourrage est de bonne qualité. Cela suggère que la régulation de l'ingestion chez les camélidés est autant métabolique que physique.

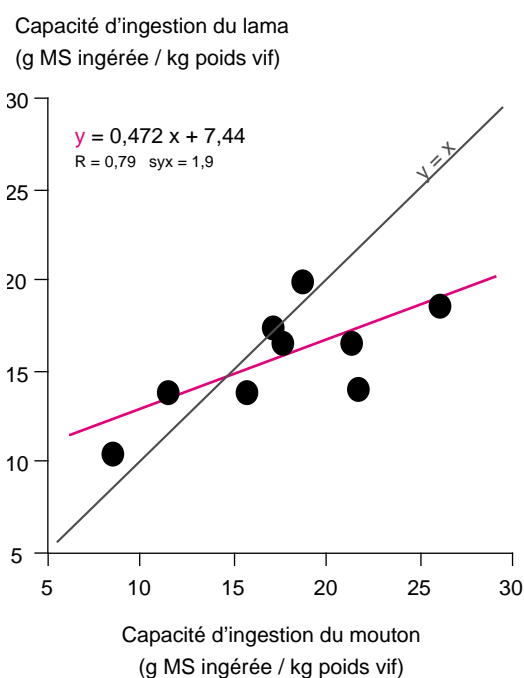
Les résultats de Lemosquet *et al* (1996) mettent en évidence une moindre ingestion de foin (écart de 6 à 7 g MS /kg PV^{0.75}) chez les lamas comparés aux moutons, et ceci indépendamment de la qualité du foin (tableau 2). Il est intéressant de noter que les différences entre animaux disparaissent lorsqu'ils reçoivent le même foin supplémenté avec 25 % d'orge. Le taux de substitution du foin par l'orge dans le cas du régime mixte (diminution de la quantité de foin ingéré par kg d'orge consommé) a été beaucoup plus faible chez les lamas (0,47) que chez les moutons (0,62). Ce résultat montre que l'activité cellu-

La capacité d'ingestion est plus faible chez les camélidés que chez les ruminants.

Tableau 2. Ingestion de matière sèche (g/kg P^{0,75}) et d'eau par des lamas et des moutons recevant différents régimes (d'après Lemosquet et al 1996).

	Foin de graminées (N = 1,25 % MS)		Même foin + orge (orge = 25 % ration)		Foin de dactyle (N = 2,2 % MS)		Moyenne	
	Lamas	Moutons	Lamas	Moutons	Lamas	Moutons	Lamas	Moutons
Quantités ingérées (consommation d'orge)	59,9 ^a	65,2 ^b	52,0 (16,9)	53,3 (19,3)	55,7 ^a	62,5 ^b	55,8 ^a	60,5 ^b
Quantités d'eau bue								
- en ml / kg P ^{0,75}	157	142	164	176	157	165	159	161
- en ml / kg MS ingérée	2,6 ^a	2,1 ^b	3,1	3,3	2,7	2,6	2,8	2,7

^{a, b} Pour une même ration, les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes entre lamas et moutons à P < 0,05

Figure 2. Capacités d'ingestion du lama et du mouton (d'après Dulphy et al 1995).

lytique des microorganismes des pré-estomacs de lamas est moins perturbée par l'apport d'amidon très fermentescible. Ceci s'explique principalement par le plus grand pouvoir tampon du milieu fermentaire chez les lamas, et peut-être aussi par une valorisation de l'urée recyclée via la salive ou à travers la muqueuse de C1 qui favorise la croissance bactérienne cellulolytique.

2.2 / Consommation d'eau, production de salive et de substances tampon

Les dromadaires boivent moins et urinent moins que les ruminants. Selon Gihad *et al* (1989), ils consomment seulement 55 à 65 % des quantités d'eau bues par les ruminants lorsque celles-ci sont rapportées au kg de MS ingérée. Ces résultats ont été confirmés par Warmington *et al* (1989) sur des animaux issus d'un croisement lama x guanaco. Dans nos conditions de climat tempéré, Lemosquet *et al* (1996) ont montré que les différences entre lamas et moutons disparaissent. Seule l'ingestion de foin de qualité médiocre s'ac-

compagne d'une plus grande consommation d'eau par les lamas (cf tableau 2).

Les dromadaires sécrètent des quantités plus importantes de salive que les bovins et les ovins (Kay et Maloïy 1989). Selon Engelhardt *et al* (1984), la composition chimique de la salive des camélidés est comparable à celle des ruminants. Contrairement aux ruminants, la muqueuse des pré-estomacs de camélidés est capable de sécréter des ions bicarbonates et phosphates au niveau de C1, plus particulièrement dans les sacs glandulaires. Ces substances tampon contribuent efficacement à la stabilité du pH et à l'augmentation du turn over de la phase liquide des pré-estomacs, ce qui permet d'éliminer plus rapidement les glucides facilement fermentescibles et les produits de la fermentation. Ces phénomènes sont particulièrement favorables au maintien de l'activité des microorganismes lorsque les animaux reçoivent des régimes riches en énergie fermentescible (Jouany et Kayouli 1989, Lemosquet *et al* 1996). Engelhardt et Höller (1982) considèrent que la sécrétion d'ions bicarbonates améliore grandement la capacité d'absorption des acides gras volatils par la muqueuse des pré-estomacs. Cette capacité serait deux à trois fois plus intense chez les camélidés que chez les ruminants.

2.3 / Comportement alimentaire

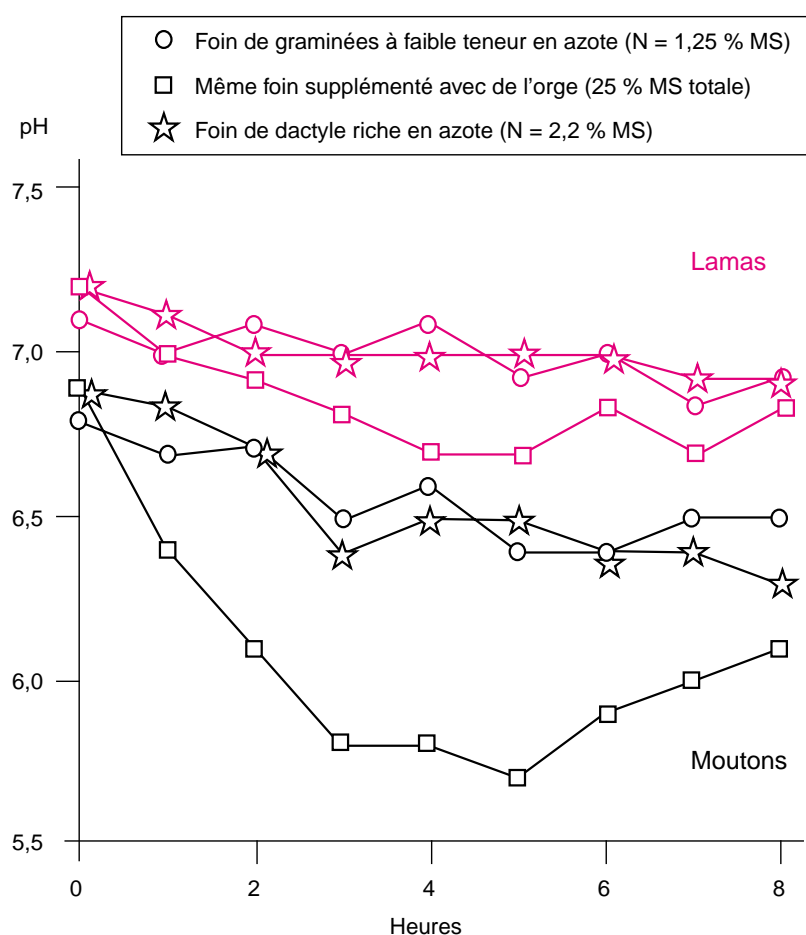
En liaison avec les écarts de quantités ingérées, les durées des phases d'ingestion et de rumination sont plus faibles chez les lamas que chez les moutons (Lemosquet *et al* 1996 ; tableau 3). Avec un régime de foin de médiocre qualité, les lamas font moins de repas principaux mais ceux-ci sont plus longs, ce qui confirme leur moindre sensibilité à une régulation physique de l'ingestion. Les mêmes auteurs montrent que l'efficacité de la mastication, exprimée par la quantité de MS mâchée par minute de mastication, est supérieure de 40 à 60 % chez les lamas par rapport aux moutons.

Enfin, Kaske *et al* (1989) et Lemosquet *et al* (1996) ont observé que les lamas ruminent d'avantage la nuit que le jour, alors que la répartition nyctémérale de l'activité mérycique des moutons est régulière.

Tableau 3. Comportement alimentaire de lamas et de moutons recevant différents régimes (d'après Lemosquet et al 1996).

	Foin de graminées (N = 1,25 % MS)		Même foin + orge (orge = 25 % ration)		Foin de dactyle (N = 2,2 % MS)		Moyenne	
	Lamas	Moutons	Lamas	Moutons	Lamas	Moutons	Lamas	Moutons
Durée (minutes)								
- ingestion	389 ^a	415 ^b	344	356	371 ^a	417 ^b	368 ^a	396 ^b
- rumination	491	504	446 ^a	552 ^b	467 ^a	544 ^b	468 ^a	534 ^b
- repas principaux	126 ^a	165 ^b	129	132	216 ^a	153 ^b	157	150
Nb repas par jour	7,2	7,8	8,0	7,5	6,0 ^a	8,4 ^b	7,1	7,9
Nb périodes de rumination par jour	7,8 ^a	9,2 ^b	7,8 ^a	10,8 ^b	7,3 ^a	16,2 ^b	7,6 ^a	12,1 ^b
Efficacité masticatoire (g MS / min)	2,08 ^a	1,31 ^b	1,90 ^a	1,25 ^b	2,03 ^a	1,44 ^b	2,00 ^a	1,33 ^b

^{a,b} Pour une même ration, les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes entre lamas et moutons à P < 0,05.

Figure 3. Evolution, après repas, du pH dans les pré-estomacs de lamas et de moutons recevant différents régimes (d'après Lemosquet et al 1996).

3 / Les conditions physico-chimiques et les fermentations dans les pré-estomacs

Comparées à celles des ruminants, les conditions physico-chimiques sont plus stables dans les compartiments de fermentation du tube digestif de camélidés.

INRA Productions Animales, juillet 2000

3.1 / La température des digesta

Nous avons observé que la température moyenne des digesta dans le C1 des lamas est inférieure de 2° C à celle des digesta dans le rumen. Cela s'explique par une élimination plus importante des calories via la phase liquide des pré-estomacs dont le débit est plus important chez les camélidés, ou par une plus faible production de chaleur par les populations microbiennes. Si cette dernière hypothèse était vérifiée, le rendement énergétique des fermentations en ATP serait alors supérieur chez les camélidés. Cela pourrait conduire à une capacité de synthèse de protéines microbiennes supérieure chez ces animaux. Nous ne disposons pas de données sur la synthèse microbienne chez les dromadaires.

3.2 / Le pH

Le pH des digesta des pré-estomacs de camélidés évolue lentement après les repas, même dans le cas de régimes supplémentés en glucides rapidement fermentescibles (figure 3). Il ne descend jamais en-dessous de la valeur de 6,5 ce qui permet d'éviter les troubles d'ordre digestif fréquemment observés chez les ruminants à productivité élevée recevant des régimes riches en énergie digestible. Même dans le cas de régimes peu digestibles, les valeurs de pH restent supérieures chez les camélidés. Il faut noter que cette aptitude des camélidés à maintenir le pH dans des limites physiologiques disparaît lorsque le contenu fermentaire est incubé *in vitro*. Cela signifie que la muqueuse digestive, le renouvellement de la phase liquide et peut-être la salivation des animaux sont fortement impliqués dans la stabilisation du pH chez les camélidés.

Chez le dromadaire, Jouany *et al* (1995) ont montré que le pouvoir tampon des digesta issus de C1 est important en milieu acide, alors qu'il est faible en milieu basique (tableau 4). L'expérimentation réalisée par Lemosquet *et al* (1996) n'a toutefois pas permis de mettre en évidence une différence dans le pouvoir tampon des digesta de pré-estomacs de lamas et de moutons.

Tableau 4. Pouvoir tampon des digesta des pré-estomacs de dromadaires et de ruminants (d'après Jouany et al 1995).

Régime	Animaux	Nb de mesures	Tampon en milieu acide ⁽¹⁾	Tampon en milieu basique ⁽²⁾
Foin	Dromadaire	16	11,1 ^a	2,0 ^a
	Chèvre	8	10,4 ^b	2,8 ^b
	Mouton	16	10,6 ^b	2,8 ^b
Foin + orge	Dromadaire	8	11,0 ^a	2,6 ^a
	Chèvre	4	8,8 ^b	7,0 ^b
	Mouton	8	8,6 ^b	4,8 ^c

a, b, c Pour un même régime et un même tampon, les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes à $P < 0,05$.

⁽¹⁾ Quantité d'HCl (milli-équivalents) ajoutée à 100 ml de contenu de rumen ou de C1 prélevé 2 heures après le repas pour obtenir un pH de 4.

⁽²⁾ Quantité de NaOH (milli-équivalents) ajoutée à 100 ml de contenu pour obtenir un pH de 9.

3.3 / Concentration d'azote ammoniacal

La concentration de N-NH₃ est plus faible et plus stable au cours du nyctémère dans le compartiment C1 de dromadaire que dans le rumen de mouton (Farid *et al* 1984, Kayouli *et al* 1991 et 1993, Rouissi 1994). Ce résultat peut s'expliquer par une absorption plus forte au niveau de la muqueuse ou par une élimination plus importante de NH₃ via le flux de liquide hors de C1. On peut également envisager une utilisation plus importante de NH₃ par les bactéries pour assurer leur croissance. Les plus faibles concentrations de N-NH₃ dans le C1 des camélidés peuvent contribuer à limiter l'excrétion d'azote urinaire chez les dromadaires.

Les écarts entre dromadaires et moutons ne se retrouvent pas dans les comparaisons entre lamas et moutons (Lemosquet *et al* 1996, Dulphy *et al* 1997).

L'absorption importante de N-NH₃ liée au faible pouvoir tampon en milieu basique des digesta de C1, associée à une faible filtration rénale d'urée, rend les camélidés particulièrement sensibles aux intoxications par l'urée.

3.4 / La pression osmotique

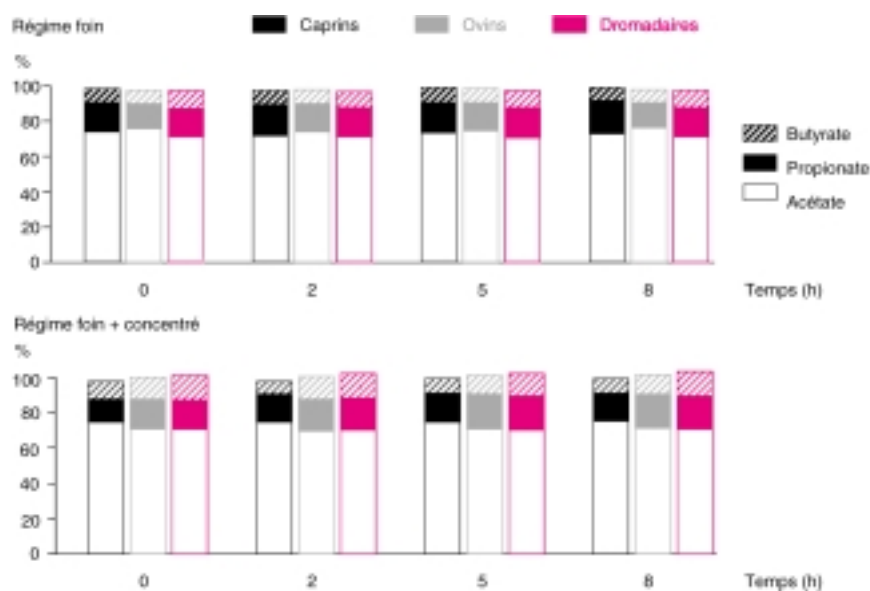
Les données obtenues par Lemosquet *et al* (1996) montrent que la pression osmotique du contenu digestif est supérieure dans les pré-estomacs de lama par rapport au rumen de mouton. Ce résultat traduit un apport plus important de minéraux et d'ions bicarbonates et phosphates via la salive ou la muqueuse de C1. Il peut expliquer en partie la plus grande vitesse de vidange de la phase liquide dans le compartiment C1 par rapport au rumen.

3.5 / Concentration totale et répartition molaire des acides gras volatils

A régimes identiques, certains auteurs ont montré que les concentrations totales des acides gras volatils (AGV) étaient supérieures chez les dromadaires par rapport aux rumi-

nants (Kayouli *et al* 1993, Rouissi 1994) alors que d'autres observaient l'inverse (Farid *et al* 1984). De la même façon, les concentrations des AGV dans les pré-estomacs de lamas et de moutons évoluent différemment selon les expérimentations (Lemosquet *et al* 1996, Dulphy *et al* 1997). Ces évolutions différentes pourraient s'expliquer par le rôle essentiel de la muqueuse dans l'absorption des AGV et par la vitesse de la vidange des estomacs, phénomènes dont l'importance varie selon les conditions du milieu fermentaire et selon les individus.

La répartition molaire des AGV mesurée après le repas diffère selon le type d'animal étudié. La proportion d'acétate est plus faible dans le mélange d'AGV issu des dromadaires, tandis que celle du butyrate est plus forte ; celle du propionate varie peu entre animaux (Kayouli *et al* 1991 et 1993, Rouissi 1994 ; figure 4). Il n'y a pas de différence significative entre lamas et moutons pour les acides acétique et propionique. En revanche, la proportion molaire en butyrate est plus faible chez les lamas (Dulphy *et al* 1997).

Figure 4. Evolution, après repas, des proportions des acides gras volatils dans les pré-estomacs de caprins, ovins et dromadaires (d'après Rouissi 1994).

3.6 / Gaz de fermentation

Peu de mesures directes de production de gaz et de leur composition ont été réalisées sur camélidés. En chambres respiratoires, Vernet *et al* (1997) ont montré que la production de CH₄ exprimée par unité de poids métabolique est plus faible chez les lamas que les moutons. Si les pertes d'énergie sous forme de CH₄ sont rapportées à l'énergie brute ingérée ou à l'énergie digestible ingérée, les différences entre espèces disparaissent. Il n'y a pas eu non plus de différence entre les deux espèces animales sur la production de CH₄ en fonction du temps au cours du nycthémère. Cette absence de différence a été confirmée par des mesures de production de CH₄ *in vitro* (Smacchia *et al* 1995).

3.7 / Synthèse de protéines microbiennes

Nous ne disposons pas de données bibliographiques sur ce sujet, mais certaines hypothèses peuvent être envisagées. Le fait que les camélidés recyclent davantage d'azote au niveau du compartiment fermentaire C1 alors que la concentration de N-NH₃ y est égale, voire plus faible que dans le rumen, signifie que les bactéries utilisent d'avantage cette forme d'azote pour leur croissance chez les lamas et les dromadaires. Cela pourrait en particulier expliquer la plus forte activité des bactéries cellulolytiques qui utilisent préférentiellement N-NH₃ comme source d'azote. Le fait que la phase liquide des pré-estomacs de camélidés se vidange plus rapidement contribue également à augmenter l'efficacité de la synthèse microbienne (Harrison *et al* 1975). Enfin, une possible diminution des pertes sous forme de chaleur pourrait se traduire par une amélioration de l'utilisation de l'énergie des fermentations pour la croissance microbienne.

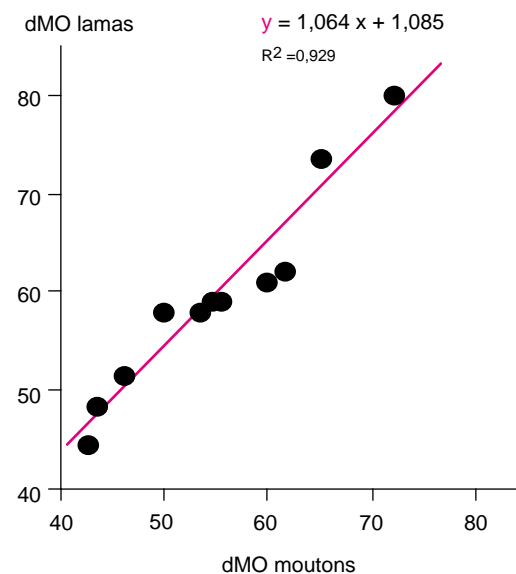
4 / Digestion et métabolisme comparés chez les camélidés et les ruminants

4.1 / Digestion de la matière organique et des parois cellulosiques

La digestibilité moyenne de la matière organique (MO) est plus élevée chez les dromadaires (56,2 %) que chez les moutons (52,4%) (cinq comparaisons de régimes par Farid *et al* 1984 et Gihad *et al* 1989). La comparaison entre lamas et moutons montre que la digestibilité moyenne de 11 rations à base de fourrages de qualité médiocre est de 58,4 chez les lamas et 54,3 % chez les moutons (Hintz *et al* 1973, Warmington *et al* 1989, Cordesse *et al* 1992, Lemosquet *et al* 1996). L'écart de 4 points entre les deux types d'animaux est constant quel que soit le régime (figure 5). Il devient beaucoup plus important lorsque l'on compare les digestibilités des parois cellulosiques. Il atteint alors 8,7 et 7,1 points en faveur des dromadaires (5 comparaisons) et

des lamas (8 comparaisons) respectivement. Ces résultats montrent clairement que les camélidés sont beaucoup plus efficaces que les ruminants dans l'utilisation des glucides pariétaux (cellulose, hémicelluloses).

Figure 5. Digestibilité de la matière organique chez le lama et le mouton.



Nous ne disposons pas de comparaisons de bilans digestifs au niveau des pré-estomacs. Les seuls résultats disponibles ont été obtenus par la mesure de la disparition de composés alimentaires par la méthode des sachets de nylon. Les résultats obtenus par Kayouli *et al* (1991, 1993 et 1995), Dardillat *et al* (1994), Jouany *et al* (1995), Lemosquet *et al* (1996) et Dulphy *et al* (1997) s'accordent pour indiquer une plus grande activité hydrolytique de la population microbienne des camélidés, dromadaires ou lamas, par rapport à celle des ruminants (tableau 5). Il n'y a pas de différence entre animaux sur la fraction considérée comme rapidement dégradable. En revanche, la vitesse de dégradation de la fraction cellulosique lentement dégradable est significativement plus élevée chez les camélidés que chez les ruminants (Kayouli *et al* 1993). L'amélioration de la digestion *in situ* est constante (de l'ordre de 25 à 30 %) pour des fourrages aussi différents que la paille de blé, le foin de vesce-avoine et la luzerne. La combinaison d'une plus importante activité cellulolytique microbienne dans les digesta de camélidés et d'un temps de séjour plus long des aliments dans les pré-estomacs explique la capacité digestive exceptionnelle de ces animaux.

4.2 / Digestion de l'amidon

A l'exception de régimes riches en grains de maïs broyés ou de maïs cornés, la digestion de l'amidon est totale dans l'ensemble du tube digestif, aussi bien chez les camélidés que chez les ruminants. Il n'y a pas eu, à notre connaissance, d'étude comparée sur des bilans digestifs réalisés à différents niveaux du tube digestif de camélidés et de ruminants.

La digestibilité est plus élevée chez les camélidés que chez les ruminants, notamment celle des glucides pariétaux.

Tableau 5. Comparaison des cinétiques de dégradation in situ de différents substrats dans le compartiment C1 du dromadaire et le rumen de mouton (d'après Jouany et al 1995).

Substrat	Animal	Dégradation (%) selon le temps d'incubation					
		6 h	12 h	24 h	48 h	72 h	sd
Paille de blé	Mouton	9,9	12,6	17,7	22,6	27,0	2,4
	Dromadaire	9,4	12,4	17,4	29,4**	34,3**	2,3
Foin de vesce-avoine	Mouton	21,5	27,9	35,9	43,7	49,3	2,8
	Dromadaire	22,4	28,2	41,2*	56,7**	61,8**	2,4
Luzerne	Mouton	21,8	36,4	45,3	49,3	49,4	2,4
	Dromadaire	19,9	40,8*	51,0*	53,3*	53,7*	2,5

Les valeurs obtenues chez le dromadaire diffèrent de celles obtenues chez le mouton à * : $P < 0,05$ et ** : $P < 0,01$.

4.3 / Utilisation de l'énergie

Peu d'études de bilans énergétiques ont été effectuées sur dromadaires ou lamas et, à notre connaissance, il n'y a pas eu non plus de comparaisons directes entre dromadaires et ruminants. Nous exploiterons ici les rares bilans énergétiques obtenus en chambres respiratoires sur camélidés en les comparant aux données classiques du métabolisme énergétique chez les ruminants.

Selon Vernet *et al* (1997), les dépenses énergétiques corrigées pour un même temps de position debout et ajustées pour la même consommation d'énergie métabolisable, sont significativement plus faibles chez les lamas que chez les moutons (tableau 6) ce qui correspond à des besoins d'entretien réduits des lamas par rapport aux moutons. Le rendement de l'utilisation de l'énergie métabolisable pour l'entretien chez les lamas correspond aux valeurs calculées en utilisant les équations de Blaxter (1974) et Van Es (1975). Les valeurs estimées des besoins d'entretien en énergie métabolisable des moutons étaient supérieures de 20 % à celles des lamas

lorsque les animaux recevaient un régime de paille traitée qui était carencé en azote, alors qu'elles n'étaient supérieures que de 7 % dans le cas où la paille traitée était supplémentée par de l'orge. L'importance de la différence dans le cas du régime de paille traitée pourrait être due à une augmentation du catabolisme chez les moutons résultant du déficit en protéines digestibles. Dans cette situation de régime pauvre en azote, les lamas peuvent réduire leur excrétion urinaire et recycler l'azote uréique qui sera alors utilisé par les bactéries du compartiment C1 pour assurer leur croissance. Le flux sortant d'azote microbien qui assure l'essentiel de la fourniture en acides aminés au niveau intestinal, serait alors supérieur chez les lamas (cf paragraphe 3.7).

Les mesures de bilans énergétiques réalisés sur des dromadaires femelles recevant deux niveaux d'alimentation (entretien ou 2 fois l'entretien) montrent que les besoins énergétiques d'entretien de ces animaux sont faibles (75 kcal/kg^{0,75}) et que le rendement de l'énergie métabolisable pour l'engraissement est fort en comparaison des valeurs généralement attribuées aux ruminants (Guerouali *et al* 1995).

Les camélidés utilisent l'énergie des rations plus efficacement que les ruminants. Leur capacité à recycler l'urée du sang leur permet de mieux valoriser des régimes pauvres en azote.

Tableau 6. Digestion et métabolisme de l'énergie chez les lamas et les moutons (d'après Vernet et al 1997). ED : énergie digestible, EM : énergie métabolisable.

	Foin de prairie naturelle (N = 1,36 % MS)		Même foin (60 % + orge (40 %)		Effet espèce animale ⁽⁴⁾
	Lamas	Moutons	Lamas	Moutons	
<i>Rapportés au kg P^{0,75} par jour :</i>					
Matière sèche ingérée (g)	37,1 ^a	50,3 ^b	35,1 ^a	39,3 ^a	**
ED ingérée (kJ)	324 ^a	434 ^b	407 ^b	433 ^b	*
Méthane produit (kJ)	40,8 ^a	56,1 ^b	42,3 ^a	52,9 ^b	***
Méthane / ED ingérée	6,1 ^a	6,2 ^a	6,8 ^b	7,5 ^b	ns
EM ingérée (kJ)	257 ^a	344 ^b	339 ^b	351 ^b	*
Dépenses énergétiques ⁽¹⁾ (kJ)	316 ^a	402 ^b	307 ^a	326 ^a	**
Dépenses énergétiques ajustées ⁽²⁾ (kJ)	338 ^a	395 ^b	307 ^a	321 ^a	*
Energie retenue ⁽³⁾ (kJ)	- 14 ^a	- 71 ^b	17 ^a	2 ^a	*
Besoin énergétique d'entretien (kJ)	343 ^a	412 ^b	296 ^a	317 ^a	**

⁽¹⁾ Corrigées pour des mêmes temps de position debout.

⁽²⁾ Corrigées pour des mêmes temps de position debout et ajustées pour des mêmes quantités d'EM ingérées.

⁽³⁾ Corrigée et ajustée.

⁽⁴⁾ L'effet espèce animale mis en évidence par analyse de variance est significatif (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$) ou non (ns).

^{a,b} Sur une même ligne, les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes à $P < 0,05$.

Tableau 7. Utilisation comparée de l'azote par des lamas et des moutons recevant différents régimes (d'après Lemosquet et al 1996).

	Foin de graminées (N = 1,25 % MS)		Même foin + orge (orge = 25 % ration)		Foin de dactyle (N = 2,2 % MS)		Moyenne	
	Lamas	Moutons	Lamas	Moutons	Lamas	Moutons	Lamas	Moutons
N ingéré (mg/kg P ^{0.75})	910	970	1045	1075	1036 ^a	1199 ^b	997	1081
N excrété (mg/kg P ^{0.75})								
- dans les fèces	495	530	544	572	476 ^a	514 ^b	502	539
- dans l'urine	148 ^a	317 ^b	168 ^a	399 ^b	368 ^a	658 ^b	228 ^a	458 ^b
N retenu / N ingéré (%)	29 ^a	12 ^b	32 ^a	8 ^b	18 ^a	0 ^b	26 ^a	7 ^b

^{a, b} Pour une même ration, les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes entre lamas et moutons à P < 0,05.

4.4 / Digestion et métabolisme de l'azote

Les différences de digestibilité de l'azote entre camélidés et ruminants sont négligeables (Maloiy 1972, Farid *et al* 1985, Gihad *et al* 1989, Cordesse *et al* 1992, Kayouli *et al* 1993, Dulphy *et al* 1997).

Les résultats de Lemosquet *et al* (1996) montrent que l'excrétion d'azote dans les fèces n'est pas différente entre espèces (tableau 7) ; elle évolue avec le niveau d'azote ingéré ce qui confirme l'absence d'effet sur la digestibilité de l'azote.

Comme cela a été noté par Farid *et al* (1984) pour les dromadaires, Lemosquet *et al* (1996) ont observé une réduction particulièrement importante de l'excrétion urinaire (- 45 à - 60 %) et une augmentation également très forte de la rétention azotée chez les lamas. Ce résultat s'explique à la fois par une plus faible capacité filtrante par la glomérula rénale et une aptitude supérieure des camélidés à recycler l'azote via la salive et la paroi des pré-estomacs. Selon Emmanuel *et al* (1976), Engelhardt et Schneider (1977) et Engelhardt (1978), jusqu'à 90 % de l'azote uréique sanguin peut être recyclé dans les pré-estomacs des camélidés alors que la valeur de 10 à 30 % est souvent retenue pour les ruminants. Les camélidés sont donc particulièrement bien adaptés à valoriser les régimes pauvres en azote en limitant les rejets sous forme urinaire.

Conclusion

Les comparaisons entre camélidés et ruminants montrent que les camélidés sont des

animaux plus efficaces dans l'utilisation digestive et métabolique des rations. Ils sont particulièrement bien adaptés pour utiliser au mieux à la fois l'énergie et l'azote des fourrages pauvres issus de leur environnement naturel. En outre, leur capacité à utiliser des quantités importantes de glucides fermentescibles sans risque d'acidose est supérieure à celle des ruminants.

Les connaissances accumulées sur la digestion et le métabolisme des ruminants au cours des 40 dernières années ne peuvent pas être appliquées directement aux camélidés. Des études spécifiques doivent être conduites sur les camélidés pour déterminer leur besoins nutritionnels et proposer un rationnement adapté à ces besoins. Leur sensibilité extrême à l'alcalose et leur faible potentiel de régulation de l'urémie les rend particulièrement vulnérables à des apports en PDIN basés sur les recommandations pour ruminant. L'efficacité masticatoire et le comportement alimentaire et mérycique des animaux sont originaux. Leur impact sur la digestion des fourrages mériterait d'être étudié. L'effet « chemostat » dû à l'activité sécrétoire et abondante de la muqueuse et au turn over du liquide dans les pré-estomacs est singulier. Il limite l'intérêt des systèmes *in vitro* pour les études de digestion sur les camélidés. Enfin, l'effet de la plus faible température du biotope sur le fonctionnement de l'écosystème microbien n'est pas connu. Il s'agit là de quelques pistes d'études qui pourraient être réalisées dans le cadre de programmes axés sur la recherche de conditions optimales pour améliorer l'efficacité de la digestion et des fermentations digestives chez les herbivores.

Références

Blaxter K.L., 1974. Metabolisable energy and feeding systems for ruminants. In : H. Swan et D. Lewis (eds), Proceedings of the 7th Nutrition Conference for Feed Manufacturers, Nottingham, 3-25. Butterworths, London.

Cauvet Cdt, 1925. Le chameau. Tome 1 : anatomie, physiologie, race, vie et moeurs, élevage, alimentation, maladies, rôle économique. Ed. Baillière et fils, Paris, 784 p.

INRA Productions Animales, juillet 2000

Cordesse R., Inseta M., Gaubert J.L., 1992. Intake and digestibility of four forages by llamas and sheep. Ann. Zootech., 41, 91-92.

Cummings J.F., Munnell F.F., Vallenias A., 1972. The mucigenous glandular mucosa in the complex stomach of two new-world camelids, the llamas and guanaco. J. Morphol., 137, 71-110.

- Dardillat C., Dulphy J.P., Jouany J.P., Kayouli C., Lemosquet S., 1994. Comparison of in sacco degradation and physico-chemical characteristics of gastric fermentor in camelids and ruminants. *Proc. Soc. Nutr. Physiol.*, 3, 321.
- Dulphy J.P., Jouany J.P., Martin-Rosset W., Thériez M., 1994. Aptitudes comparées de différentes espèces d'herbivores domestiques à ingérer et digérer des fourrages distribués à l'aube. *Ann. Zootech.*, 43, 11-32.
- Dulphy J.P., Martin-Rosset W., Jouany J.P., 1995. Ingestion et digestion comparées des fourrages entre différentes espèces d'herbivores. *INRA Prod. Anim.*, 8, 293-307.
- Dulphy J.P., Dardillat C., Jailler M., Ballet J.M., 1997. Comparative study of forestomach digestion in llamas and sheep. *Reprod. Nutr. Develop.*, 37, 709-725.
- Eadie J.M., 1962. Interrelationships between certain rumen ciliate protozoa. *J. Gen. Microbiol.*, 29, 579-588.
- El-Shaer H.M., 1981. A comparative nutrition study of sheep and goats grazing southern Sinai desert range with supplements. PhD Thesis, Faculty of agriculture, Alexandria University, Egypt, 96 p.
- Emmanuel B., Howard B.R., Emady M., 1976. Urea degradation in the camel. *Can. J. Anim. Sci.*, 56, 595-601.
- Engelhardt W.v., 1978. Adaptation to low-protein diets in some mammals. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, 110-115.
- Engelhardt W.v., Holler H., 1982. Salivary and gastric physiology of camelids. *Verh. Deuts. Zool. Gesel.*, 16, 195-204.
- Engelhardt W.v., Rübsamen K., 1980. Digestive physiology of camelids. In : W.R. Cockrill (ed), *The camelid. An all purpose animal.*, Proceedings of the Kartoum Workshop on Camels, Vol. I, 307-319. Scandinavian Institute of African studies, Uppsala, Sweden.
- Engelhardt W.v., Schneider W., 1977. Energy and nitrogen metabolism in the llamas. *Anim. Res. Dev.*, 5, 68-72.
- Engelhardt W.v., Lechner-Doll M., Heller R., 1984. The digestive physiology of camelids. In : W.R. Cockrill (ed), *The camelid. An all purpose animal.*, Proceedings of the Kartoum Workshop on Camels, Vol. I, 32-34. Scandinavian Institute of African studies, Uppsala, Sweden.
- Engelhardt W.v., Lechner-Doll M., Heller R., Schwartz H.J., Rutagwenda T., Schulta W., 1986. Physiology of the forestomachs in camelids with particular reference to adaptation to extreme dietary conditions. A comparative approach. *Zoologische Beiträge*, 30, 1-15.
- Engelhardt W.v., Abbas A.M., Moussa H.M., Lechner-Doll M., 1992. Comparative digestive physiology of the forestomachs in camelids. *Proc. 1st Inter. Camel. Conf.*, 263-270.
- Evans E.W., Pearce G.R., Burnett J., Pillinger S.L., 1973. Changes in some physical characteristics of the digesta in the reticulo-rumen of cows fed once daily. *Br. J. Nutr.*, 29, 357-376.
- Farid M.F.A., Shawket S.M., Abdel-Rahman M.H.A., 1984. The nutrition of camels and sheep under stress. In : W.R. Cockrill (ed), *The camelid. An all purpose animal.*, Proceedings of the Kartoum Workshop on Camels, Vol. I, 293-322. Scandinavian Institute of African studies, Uppsala, Sweden.
- Farid M.F.A., Sooud A.O., Hassan N.I., 1985. Effect of type diet and level of protein intake on feed utilization in camels and sheep. In : *Proceedings of the 3rd AAAP Animal Science Congress*, vol 2, 781-783.
- Gauthier-Pilters H., 1984. Aspects of dromedary ecology and ethology. In : W.R. Cockrill (ed), *The camelid. An all purpose animal.*, Proceedings of the Kartoum Workshop on Camels, Vol. I, 293-322. Scandinavian Institute of African studies, Uppsala, Sweden.
- Ghosal A.K., Tanwar R.K., Dwaraknath P.K., 1981. Note on rumen microorganisms and fermentation pattern in camel. *Ind. J. Anim. Sci.*, 51, 1011-1012.
- Gihad E.A., El Gallad T.T., Sooud A.E., Abdou E.L., Nasr H.M., Farid M.F.A., 1989. Feed and water intake digestibility and nitrogen utilization by camels compared to sheep and goats fed low-protein desert by-products. *Options méditerranéennes, série A Séminaires*, 2, 75-81.
- Guerouali A., Zine Filali R., Vermorel M., Wardeh M.F., 1995. Maintenance energy requirements and energy utilization by the dromedary at rest. *Options Méditerranéennes, série B Etudes et recherches*, 13, 59-69.
- Harrison D.G., Beever D.E., Thomson D.J., Osbourn D.F., 1975. Manipulation of rumen fermentation in sheep by increasing the rate of flow of water from the rumen. *J. Agric. Sci. (Camb.)*, 85, 93-101.
- Hegazi A., El H., 1950. The stomach of the camel. *Br. Vet. J.*, 106, 209-213.
- Heller R., Lechner-Doll M., Weyreter H., 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, 396-399.
- Hintz H.F., Schryver H.F., Halbert M., 1973. A note on the comparison of digestion by new world camels, sheep and ponies. *Anim. Prod.*, 16, 303-305.
- Hoppe P., Kay R.N.B., Maloiy G.M.O., 1976. The rumen as a reservoir during dehydration and rehydration in the camel. *J. Physiol.*, 254, 76-77.
- Jouany J.P., Kayouli C., 1989. La digestion microbienne chez les camélidés. *Options méditerranéennes, série A Séminaires*, 2, 83-87.
- Jouany J.P., Dardillat C., Kayouli C., 1995. Microbial cell wall digestion in camelids. *Options Méditerranéennes, série B Etudes et recherches*, 13, 33-42.
- Kandil H.M., 1984. Studies on camel nutrition. PhD Thesis, Faculty of Agriculture, Alexandria University, Egypt, 76 p.
- Kaske M., Osman T., Lechner-Doll M., Larsson M., Engelhardt W.v., 1989. Circadian changes of forestomach motility and rumination in camels. *A.J.A.S.*, 2, 301-302.
- Kay R.N.B., Maloiy G.M.O., 1989. Digestive secretions in camels. *Options Méditerranéennes, série A Séminaires*, 2, 83-87.
- Kayouli C., Jouany J.P., Ben Amor J., 1991. Comparison of microbial activity in the forestomachs of the dromedary and the sheep measured in vitro and in sacco on mediterranean roughages. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 33, 237-245.
- Kayouli C., Jouany J.P., Demeyer D.I., Ali-Ali, Taoueb H., Dardillat C., 1993. Comparative studies on the degradation and mean retention tissue of solid and liquid phases in the forestomachs of dromedaries and sheep fed on low-quality roughages from Tunisia. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 40, 343-355.
- Kayouli C., Dardillat C., Jouany J.P., Tisserand J.L., 1995. Particularités physiologiques du dromadaire : conséquences sur son alimentation. *Options Méditerranéennes, série B Etudes et recherches*, 13, 143-155.

- Lechner-Doll M., Rutagwenda T., Schwartz H.J., Schultka W., Engelhardt W.v., 1990. Seasonal changes of ingesta mean retention time and forestomach volume in indigenous grazing camels, cattle, sheep and goats on a thorn-bush savannah pasture. *J. Agric. Sci., (Camb.)*, 115, 409-420.
- Lechner-Doll M., Kaske M., Engelhardt W.v., 1991. Factors affecting the mean retention time of particles in the forestomach of ruminants and camelids. In : T. Tsuda, Y. Sasaki, R. Kawashina (eds), *Physiological Aspects of Digestion and Metabolism in Ruminants*, 455-482. Academic Press, San Diego, California.
- Lemosquet S., Dardillat C., Jailler M., Dulphy J.P., 1996. Voluntary intake and gastric digestion of two hays by llamas and sheep : influence of concentrate supplementation. *J. Agric. Sci., (Camb.)*, 127, 539-548.
- Luciano L., Voss-Wermbter G., Behnke M., Engelhardt W.v., Reale E., 1979. Die struktur der Magenschleimhaut beim lama (*Lama guanacoe* and *Lama glama*). I. Vomägen. *Gegenbouers, Morph. Jahrb.*, 125, 519-549.
- Malbert C.H., Fioramonti J., Bueno L., Ruckebush Y., 1995. Motricité et transit intestinal. In : R. Jarrige, Y. Ruckebush, C. Demarquilly, M.H. Farce, M. Journet (eds), *Nutrition des ruminants domestiques ; ingestion et digestion*, 465-488. INRA, Paris.
- Maloiy G.M.O., 1972. Comparative studies on digestion and fermentation rate in the forestomach of the one-humped camel and the zebu steer. *Res. Vet. Sci.*, 13, 467-481.
- Morvan B., Bonnemoy F., Fonty G., Gouet Ph., 1996. Quantitative determination of H₂-utilizing acetogenic and sulfate-reducing bacteria and methanogenic *archaea* from digestive tract of different mammals. *Curr. Microbiol.*, 32, 129-133.
- Nocek J.E., Kohn R.A., 1987. Initial particle form and size on change in functional specific gravity of alfalfa and timothy hay. *J. Dairy Sci.*, 70, 1850-1863.
- Richard D., 1989. Ingestibilité et digestibilité des aliments par le dromadaire. *Options méditerranéennes, Série A Séminaires*, 2, 55-59.
- Rouissi H., 1994. Etude comparative de l'activité microbienne dans le rumen des dromadaires, des ovins et des caprins. Thèse Université de Gent, Belgique, 120 p.
- Schmidt-Nielsen K., 1964. *Desert animals*. Clarendon Press, Oxford, 287 p.
- Shawket S.M., 1976. Studies on rumen microorganisms. MSc Thesis, Faculty of Agriculture, Alexandria, Egypt, 88 p.
- Smacchia A.M., Dardillat C., Papon Y., Jouany J.P., 1995. Comparative studies on the microbial fermentations in the forestomachs of llamas and sheep. *Ann. Zootech.*, 44, suppl., 150.
- Van Es A.J.H., 1975. Feed evaluation for dairy cows. *Livest. Prod. Sci.*, 2, 95-107.
- Vernet J., Vermorel M., Jouany J.P., 1997. Digestibility and energy utilization of three diets by llamas and sheep. *Ann. Zootech.*, 46, 127-137.
- Warmington B.G., Wilson G.F., Barry T.N., 1989. Voluntary intake and digestion of rye-grass straw by llama x guanaco crossbreds and sheep. *J. Agric. Sci. (Camb.)*, 113, 87-91.
- Williams V.J., 1963. Rumen function in the camel. *Nature*, 197, 1221.
- Yagil R., 1982. Camels and camel milk. *FAO Rome. Animal Production and Health*, paper n° 26, p 69.S.

Abstract

The digestion in camelids ; a comparison to ruminants.

Studies on digestion and metabolism in camelids have, over the past 15 years, benefited from technical and methodological progress made on ruminants. Today, reliable scientific information allows to compare the digestive and metabolic aptitudes of these two types of animals. The anatomy of the forestomach and the feeding behaviour of the camelids and ruminants are very different. Such differences have consequences on the digestion of food. Even though the microbial population is qualitatively the same, the cellulolytic activity of the bacteria is much more important in the camelid forestomach and the retention time of solid particles in the forestomach is much longer. The evolution of these two parameters is responsible for a better digestion of organic matter and of the cellulosic fractions of the rations. Due to better buffered digesta, the addition of large amounts of starch to a forage-based diet has not the negative effects on microbial celluloly-

sis usually observed in ruminants. Furthermore, camelids excrete less nitrogen in the urine and efficiently recycle urea via the mucous wall of the forestomach. This economy of nitrogen allows them to maintain a minimal production of microbial proteins for cases when dietary nitrogen is insufficient. However, camelids are much more sensitive than ruminants to risks of intoxication due to excess soluble nitrogen in rations. Reduced maintenance energy levels and a better yield of transformation of metabolisable energy into net energy, go along with a better use of ingested energy by camelids. A greater stability of physical-chemical conditions (pH, NH₃) in the fermenting medium of the C1 compartment of camelids after feeding, as well as the higher outflow rate of the liquid phase, are elements that favour the development and activity of microorganisms.

JOUANY J.P., 2000. La digestion chez les camélidés ; comparaison avec les ruminants. *INRA Prod. Anim.*, 13, 165-176.