

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

République Algérienne Démocratique et Populaire

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique



جامعة الإخوة منتوري قسنطينة
UNIVERSITE DES FRERES
MENTOURI CONSTANTINE

معهد العلوم البيطرية



Institut des Sciences Vétérinaires

Département : Productions animales

Polycopié pédagogique

ALIMENTATION ET NUTRITION DES RUMINANTS ET DU POULET DE CHAIR

Destiné aux Etudiants de Deuxième année Docteur Vétérinaire

Programme du deuxième semestre



Par

BENLAKSIRA B.

Maître de conférences

Année universitaire 2020-2021

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

République Algérienne Démocratique et Populaire

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique



جامعة الإخوة منتوري قسنطينة
UNIVERSITÉ DES FRÈRES
MENTOURI CONSTANTINE

معهد العلوم البيطرية



Institut des Sciences Vétérinaires

Département : Productions animales

Polycopié pédagogique

**ALIMENTATION ET NUTRITION DES RUMINANTS
ET DU POULET DE CHAIR**

Par

BENLAKSIRA B.

Maître de conférences

Sommaire	Pages
Préambule.....	I
Liste des Figures.....	VII
Liste des Tableaux.....	VIII
Liste des Abréviations.....	IX
Introduction générale.....	1
CHAPITRE 1 : Constituants des aliments des ruminants	
1. Composition des aliments.....	2
2. Apport hydrique.....	3
3. Constituants glucidiques.....	4
3.1. Glucides cytoplasmiques.....	4
3.2. Glucides pariétaux.....	5
3.2.1. Cellulose.....	6
3.2.2. Hemicellulose.....	7
3.2.4. Substances pectiques.....	8
3.2.5. Lignine.....	8
3.2.6. Autres constituants.....	9
4. Matières azotées.....	9
5. Lipides.....	11
6. Matières minérales.....	12
6.1. Fonctions des éléments minéraux.....	12
6.1.1. Formation du squelette.....	12
6.1.2. Fonctionnement de la cellule.....	13
6.1.3. Réactions biochimiques.....	13
6.1.4. Microorganismes du rumen.....	14
6.2. Effet de carence des macroéléments.....	14
6.3. Oligoéléments.....	15
CHAPITRE 2 : Digestibilité	
1. Définition de la digestibilité.....	16
1.1. Digestibilité apparente (da).....	16
1.2. Digestibilité réelle (dr).....	16
2. Estimation de la digestibilité.....	17
2.1. Digestibilité apparente.....	17
2.1.1. Méthode in vivo.....	17
2.1.2. Méthode in sacco.....	17
2.1.3. Méthode in vitro.....	18
2.2. Digestibilité réelle (dr).....	18
2.2.1. Méthode physique.....	18
CHAPITRE 3 : Rappels anatomiques de l'appareil digestif des ruminants	
1. Introduction.....	19
2. Rappels anatomiques.....	19
2.2. Cavité bucale.....	19
2.3. Oesophage.....	19
2.4. Estomac.....	19
2.4.1. Rumen (ou panse).....	20
2.4.2. Réseau, ou réticulum ou bonnet.....	22
2.4.3. Feuillet ou omasum.....	23
2.4.4. Caillette.....	24
2.5. Intestin.....	24
2.6. Glandes annexes.....	25
CHAPITRE 4 : Digestion mécanique des aliments chez les ruminants	
1. Digestion.....	27
2. Digestion mécanique.....	27
2.1. Mastication ingestive.....	27
2.2. Mastication mérystique (rumination).....	30
2.2.1. Régurgitation du bol alimentaire.....	30
2.2.1.1. Phase d'aspiration oesophagienne.....	30
2.2.1.2. Phase d'expulsion vers la bouche.....	30
2.2.1.3. Déglutition.....	31

Sommaire

2.2.1.4. Mastication mérycique.....	31
2.2.1.5. Phase de repos	32
2.2.1.6. Insalivation.....	32
2.2.1.7. Brassage.....	33
CHAPITRE 5 : Digestion microbienne des aliments chez les ruminants	
1. Digestion microbienne.....	35
2. Digestion bactérienne dans le rumen et le réseau.....	35
2.1. Caractéristiques physico-chimiques du milieu	35
2.2. Bactéries.....	36
2.3. Protozoaires.....	38
2.4. Champignons.....	40
2.5. Archées.....	41
CHAPITRE 6 : Digestion des constituants alimentaires chez les ruminants	
1. Digestion dans le rumen-réseau.....	42
1.1. Digestion azotée	42
1.2. Digestion des glucides.....	45
1.3. Digestion des lipides	48
1.4. Minéraux	49
2. Digestion dans le feuillet	50
3. Digestion dans la caillette.....	51
4. Digestion dans l'intestin grêle	51
4.1. Glucides.....	52
4.2. Matières azotées.....	52
4.3. Lipides	53
4.4. Eau, minéraux, vitamines	54
4.5. Produits finaux de la digestion absorbés dans l'intestin grêle.....	54
5. Gros intestin.....	55
5.1. Absorption d'eau et des minéraux.....	55
5.2. Glucides.....	55
5.3. Protéines.....	56
CHAPITRE 7 : Rappels anatomiques chez la volaille	
1. Introduction.....	59
2. Anatomie de l'appareil digestif.....	60
2.1. Cavité bucale.....	60
2.2. Bec.....	60
2.3. Langue.....	61
2.4. Glandes salivaires.....	61
2.5. Pharynx.....	62
2.6. Oesophage.....	62
2.7. Jabot.....	63
2.8. Estomac.....	63
2.8.1. Proventricule.....	63
2.8.2. Gésier.....	63
2.9. Intestin grêle.....	65
2.9.1. Duodénum.....	65
2.9.2. Jéjunum.....	66
2.9.3. Iléon.....	66
2.10. Cecums.....	66
2.11. Gros intestin.....	66
2.12. Rectum.....	66
2.13. Cloaque.....	67
2.13.1. Coprodéum.....	67
2.13.2. Urodéum.....	67
2.13.3. Prodéum.....	67
2.14. Glandes annexes.....	67
2.14.1. Pancréas.....	67
2.14.2. Foie.....	67
CHAPITRE 8 : Physiologie de la digestion chez la volaille	
1. Introduction.....	69
2. Tractus digestif du poulet.....	70

Sommaire

2.1. Bec et cavité buccale.....	70
2.1.1. Phase orale.....	71
2.1.2. Phase pharyngienne.....	71
2.1.3.Phase oesophagienne.....	72
2.2.Jabot.....	72
2.3.Motricité du sègment moyen.....	73
2.3.1. Proventricule et gésier.....	73
2.4.Intestin grêle.....	75
2.5. Glandes annexes.....	77
2.5.1. Pancréas.....	77
2.5.2. Foie.....	78
2.5.3.Diverticule de Mickel.....	79
2.6.Motricité du sègment distal.....	79
2.6.1. Caecums.....	79
2.6.2.Du colon au cloaque.....	80
CHAPITRE 9 : Digestion chimique chez la volaille	
1.Flore digestive.....	82
1.1.Avant éclosion.....	82
1.2. Après éclosion.....	83
2. Répartition du microbiote digestif.....	84
2.1.Jabot.....	85
2.2.Gésier et proventricule.....	85
2.3.Intestin grêle.....	86
2.4.Colon.....	87
2.5.Dans le mucus.....	88
3. Paramètres physico-chimiques du tractus digestif.....	88
3.1. Concentration en oxygène.....	88
3.2. Potentiel redox.....	89
3.3. Teneur en eau.....	89
3.4. Osmolarité.....	89
3.5. Concentration en matières organiques et minérales.....	90
3.6. pH et pouvoir tampon.....	90
CHAPITRE 10 : Digestion endogène et absorption des nutriments chez la volaille	
1.Digestion endogène et absorption.....	92
1.1.Introduction.....	92
1.2.Digestion des glucides.....	92
1.3.Digestion des proteines.....	95
1.3.1.Rôle du mirobiote digestif.....	95
1.4.Digestion des lipides.....	99
1.5.Eau minéraux et vitamines.....	100
Références bibliographiques.....	103

LISTE DES FIGURES

Figure 1	Composition des aliments	2
Figure 2	Amidon sucre de réserve chez les plantes	5
Figure 3	Structure chimique de la cellulose	6
Figure 4	Structure de la cellulose	7
Figure 5	Microfibrilles de cellulose	7
Figure 6	Modèle simplifié de la paroi primaire	8
Figure 7	Séquoia géant résiste à la hauteur grâce à la lignine ; Paille lignifiée	9
Figure 8	Classification des matières azotées alimentaires	10
Figure 9	Configuration spatiale d'acide gras en Cis et en Trans	11
Figure 10	Régulation hormonale du métabolisme phosphocalcique de l'os	13
Figure 11	Cage de digestibilité	17
Figure 12	Méthode in sacco, vache fistulée	18
Figure 13	Méthode in vitro « Rumen artificiel : Rusitec »	18
Figure 14	Anatomie des réservoirs gastriques des ruminants	20
Figure 15	Paroi du rumen	20
Figure 16	Représentation schématique du contenu du réticulo-rumen	21
Figure 17	Paroi du réseau	22
Figure 18	Epithélium du réticulo-rumen	23
Figure 19	Paroi du feuillet	23
Figure 20	Paroi de la caillette	24
Figure 21	Intestin d'un bovin adulte	25
Figure 22	Système digestif d'un ruminant	25
Figure 23	Schéma de la constitution du système digestif d'un ruminant	26
Figure 24	Dentition solénodonte (herbivores)	28
Figure 25	Représentation schématique d'enregistrement des contractions du réseau et du rumen	29
Figure 26	Cycle de contraction du rumen réseau	34
Figure 27	Bactérie isolée du rumen < 5 µm	37
Figure 28	Bactéries fixées sur la muqueuse du rumen 0,01 mm	37
Figure 29	Vue de différentes bactéries pénétrant dans une particule végétale en cours de digestion dans le rumen	37
Figure 30	Séquences impliquées dans l'hydrolyse de l'urée et dans son incorporation par les bactéries ruminales	38
Figure 31	Protozoaire dans le jus de rumen	39
Figure 32	Plusieurs protozoaires ciliés du rumen appartenant au genre <i>Ostracodinium</i> sp	39
Figure 33	Le protozoaire cilié du rumen <i>Polyplastron multi vesiculatum</i>	39
Figure 34	Détail de l'ingestion d'une fibre végétale par le protozoaire cilié du rumen <i>Ostracodinium</i> sp	39
Figure 35	Champignons (moisissures)	40
Figure 36	Champignons fixés sur des pellicules de soja	40
Figure 37	Devenir des protéines au sein de l'écosystème ruminal	43
Figure 38	Digestion des matières azotées	43
Figure 39	Séquences impliquées dans l'hydrolyse de l'urée et dans son incorporation par les bactéries ruminales	44

Figure 40	Le métabolisme ruminal de l'azote	45
Figure 41	Schéma de la digestion des glucides dans le rumen	47
Figure 42	La dégradation et l'utilisation des glucides par les bactéries ruminales	48
Figure 43	Lipolyse et hydrogénation des acides gras dans le rumen	49
Figure 44	Schéma résumant la dégradation des constituants organiques des aliments dans le rumen-réseau	50
Figure 45	Vue générale du métabolisme protéique chez la vache laitière	53
Figure 46	Schéma de la digestion des glucides chez le ruminant	57
Figure 47	Schéma de la digestion des matières azotées dans le rumen	57
Figure 48	Schéma de la digestion des lipides chez le ruminant	57
Figure 49	Schéma simplifié de la digestion des glucides, des lipides et des matières azotées	58
Figure 50	Tractus digestif du poulet	59
Figure 51	Appareil digestif chez le poulet	59
Figure 52	Différents becs des volailles	61
Figure 53	Glandes salivaires de la poule	61
Figure 54	Cavité orale d'une poule suite à son ouverture sur le plan longitudinal	62
Figure 55	Structure de la partie supérieure du tractus gastro-intestinal	64
Figure 56	Proventricule et gésier, vue externe et coupe longitudinale	64
Figure 57	Appareil digestif du poulet	69
Figure 58	Représentation schématique de la digestion chez le poulet	70
Figure 59	Remplissage du jabot après 24 heures	73
Figure 60	Schéma du tractus digestif des volailles et valeurs des pH des contenus digestifs	75
Figure 61	Histologie de l'intestin	77
Figure 62	Pancréas du poulet	78
Figure 63	Foie du poulet de chair	79
Figure 64	Colon et rectum chez le poulet	80
Figure 65	pH et temps de rétention de l'aliment dans les différents organes de l'appareil digestif du poulet de chair	81
Figure 66	Origine des bactéries et facteurs susceptibles d'influencer le microbiote digestif au cours de la vie du poulet de chair	84
Figure 67	Composition de la flore bactérienne iléale et caecale chez le poulet de chair	87
Figure 68	Voies métaboliques d'utilisation du glucose	94
Figure 69	Schéma général montrant les différentes utilisations du glucose plasmatique	94
Figure 70	Métabolisme protéique	96
Figure 71	Digestion des protéines	97
Figure 72	Schéma des processus d'utilisation de l'azote, de l'ingestion des protéines jusqu'à l'excrétion d'acide urique	98
Figure 73	Origine et devenir de l'eau chez la volaille	101
Figure 74	Principales enzymes et produits d'hydrolyse intervenant dans la digestion des nutriments chez le poulet	102

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1	Principaux glucides cytoplasmiques et constituants pariétaux d'une cellule végétale	4
Tableau 2	Répartition des macroéléments dans l'organisme, rôles, carences	14
Tableau 3	Rôle de quelques oligo- éléments	15
Tableau 4	Proportions relatives des éléments minéraux dans un organisme de mammifère	15
Tableau 5	Les différents segments de l'estomac des Ruminants	20
Tableau 6	Principaux champignons du rumen	41
Tableau 7	Influence du régime alimentaire sur la composition du mélange d'AGV dans le rumen de la vache laitière	47
Tableau 8	Longueur et calibre de l'anse du duodénum, jéjunum, iléon, caecum chez certaines espèces	65
Tableau 9	Distribution des bactéries intestinales chez le poulet	85
Tableau 10	Bactéries présente au niveau de l'iléon	86
Tableau 11	Bactéries présentes au niveau des caecums	87

LISTE DES ABREVIATIONS

AA	Acide Aminé
AGI	Acides Gras Insaturés
AGL	Acides Gras Libres
AGNE	Acides Gras Non Estérifiés
AGS	Acides Gras Saturés
AGV	Acide Gras Volatiles
ANP	Azote Non Protéique
CH4	Méthane
CHE	Cholestérol-Estérase
CHOD	Cholestérol-Oxydase
H2	Dihydrogène
HCL	Acide chlorydrique
INRA	Institut National de la Recherche Agronomique
ITAVI	Institut Technique de l'Aviculture
J	Jour
MANP	Matières Azotées Non Protéiques
MAP	Matières Azotées Protéiques
MAT	Matières Azotées Totales
MO	Matière organique
MS	Matière Sèche
NH3	Ammoniac
Sec	Seconde
TG	Triglycérides.
TRM	Temps de rétention moyen

Introduction générale

L'alimentation animale est une branche de la zootechnie qui décrit les besoins alimentaires des animaux d'élevage et les moyens et méthodes permettant de les satisfaire. Si le principal effet de l'alimentation animale est avant tout un facteur de santé des animaux pour éviter les carences et optimiser le fonctionnement de l'animal (entretien, travail, croissance et production), il peut également, par son déséquilibre ou sa composition induire des dysfonctionnements et engendrer un impact négatif sur la qualité sanitaire des produits animaux destinés aux consommateurs.

Les aliments sont utilisés pour couvrir les besoins nutritionnels des animaux en fibres et autres produits apportant glucides, protéines, lipides et minéraux et ce, dans des conditions d'élevage très diverses pour pouvoir produire de la viande, du lait, des œufs et autres denrées alimentaires de manière intensive et efficace.

L'apport de tous les nutriments doit tenir compte de l'animal, de sa race, de son âge et de sa production. En effet, chaque animal possède plusieurs particularités et spécificités propres à son espèce.

Ainsi, le but du présent polycopié rédigé a pour objectif d'apporter à l'étudiant de deuxième année docteur vétérinaire une vue d'ensemble de l'alimentation animale, sur la digestion et l'utilisation digestive chez les polygastriques (bovins) et chez les monogastriques (volailles). De nombreux schémas, illustrations et tableaux en couleurs complètent utilement cet ouvrage.

Chapitre 1

Constituants des aliments chez les ruminants

1. Composition des aliments

Les aliments distribués aux bovins sont composés d'eau et de divers nutriments : des glucides, des lipides, des matières azotées, des vitamines et des minéraux, ainsi que des substances totalement dépourvues de valeur nutritive, telle que la lignine. Lorsqu'un aliment est placé dans une étuve, l'eau contenue dans cet aliment s'évapore, on obtient une matière sèche (MS). Tous les aliments contiennent une certaine fraction de MS dont la teneur de l'herbe varie aux alentours de 20 %, alors que celle du foin et des céréales se situe plutôt respectivement aux environs de 85 et 90 %.

La MS comprend d'une part la matière organique (MO), caractérisée par la présence d'atomes de carbone, et d'autre part la matière minérale (MM). Les composants de la matière organique sont les glucides, les lipides, les matières azotées et les vitamines. La matière minérale comprend quant à elle, les minéraux (Figure 1).

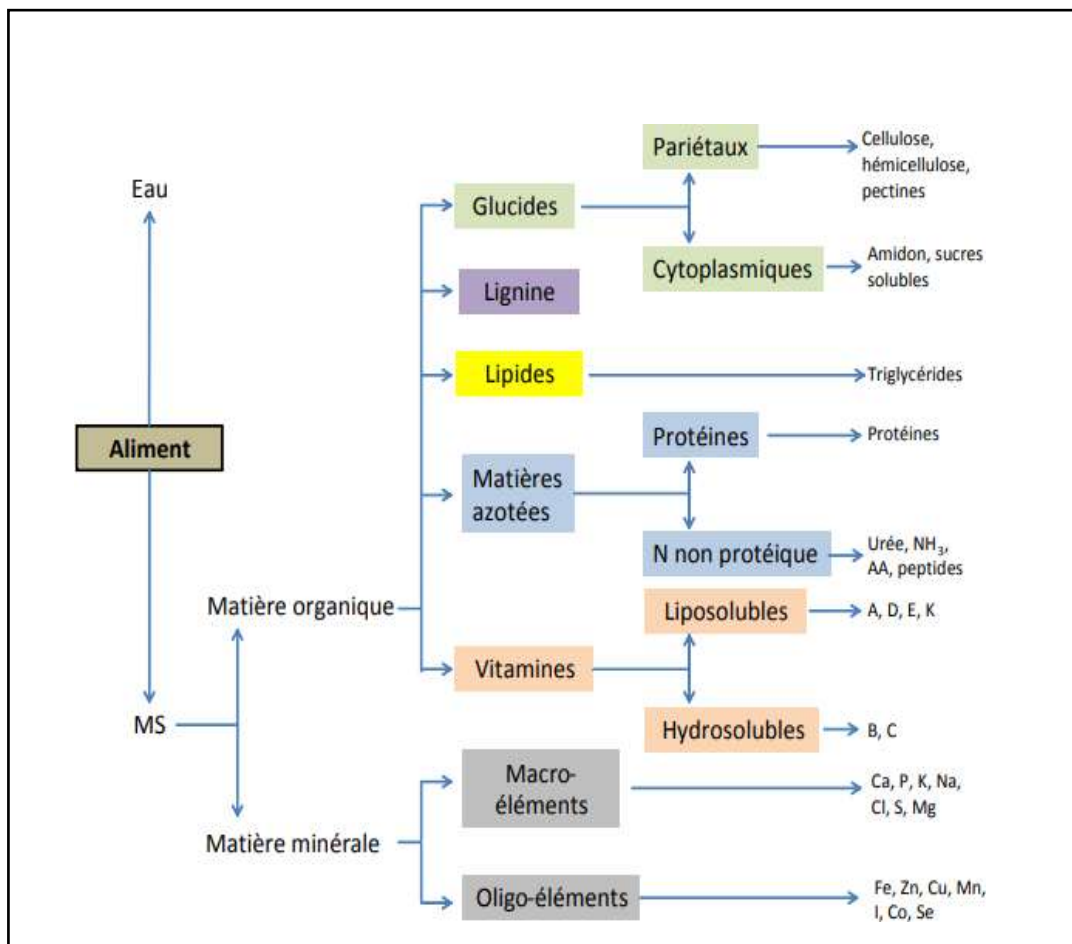


Figure 1: Composition des aliments (Brocard et al., 2010)

2. Apport hydrique

L'eau est le constituant le plus abondant de l'organisme. Sa proportion dans la masse corporelle totale diminue avec l'âge et l'état d'engraissement, 75% chez le veau à la naissance à 40% chez les bovins adultes très gras.

Les tissus des végétaux en pleine activité métabolique sont gorgés d'eau. Celle-ci forme normalement plus de 80% du poids de la matière végétale ; on y trouve deux types d'eaux, l'eau dissoute dont laquelle se trouve les substances hydrosolubles (protides, glucides, minéraux, vitamines et gaz), et l'eau fixe non mesurable. La première a un rôle fonctionnel et la deuxième un rôle plastique.

Chez les ruminants, l'eau du contenu digestif est importante 12-18% du poids vif. Le renouvellement rythmique de l'eau corporelle augmente avec l'intensité de la production, la température et la ration alimentaire (riche en Na Cl).

Les besoins en eau chez les ruminants sont couverts par l'eau totale ingérée (apport d'eau exogène) mais également par l'eau qui est produite dans l'organisme suite aux réactions métaboliques (oxydation des nutriments, polymérisation,..) ou suite aux catabolismes des glucides, lipides et protéines.

Dépenses en eau

Les animaux perdent de l'eau par cinq voies essentielles, il ya les dépenses liées à la :

***Digestion et au métabolisme**, ces dépenses augmentent avec la quantité de substances indigestibles et de déchets à éliminer dans les fèces et les urines

- Fèces : La quantité d'eau perdue par voie fécale est plus importante chez les ruminants que chez les monogastriques.
- Urines : La perte d'eau par voie urinaire augmente avec la quantité de produits de déchets du métabolisme que le rein doit éliminer (urée). L'excès d'eau ingéré (fourrage aqueux) est éliminé par l'urine.

***Thermorégulation**, ces dépenses dépendent de la température ambiante

- Poumons, peau: Les dépenses d'eau par vaporisation se fait par les poumons et la peau. La transpiration est absente chez certaines espèces (bovins).

*** Production**

- Chez la vache, le lait contient 87% d'eau

RQ : La mort de l'animal peut survenir si la perte d'eau dépasse 10% du poids du corps.

Fonction de l'eau dans l'organisme

- Echanges nutritifs (absorption, transport, excrétion)
- Réactions métaboliques
- Régulation de la température (transport et élimination de la chaleur)
- Chez les ruminants suite à l'importance de la sécrétion digestive, les échanges entre l'appareil digestif et le sang mettent en jeu des quantités d'eau considérables.

3. Constituants glucidiques

Les glucides peuvent se classer en deux catégories selon leur localisation ou répartition dans la cellule végétale. La première catégorie correspond aux glucides cytoplasmiques ou intracellulaires et la deuxième catégorie est celle des glucides pariétaux (Tableau 1).

Tableau 1: Principaux glucides cytoplasmiques et constituants pariétaux d'une cellule végétale
(Drogoul *et al.*, 2004)

Localisation	Dénomination		Unités constitutives
Contenu cellulaire	Sucres libres	Glucose Fructose Saccharose Mélitiose	Glucose, Fructose Glucose, Galactose
	Polyosides de réserve	Fructosanes Amidon	Fructose Glucose
Pariois	Polyosides	Cellulose	Glucose
		Hémicellulose	Xylose, Arabinose, Galactose, Mannose, Glucose, Acide glucuronique
		Substances pectiques	Acide galacturonique, Arabinose, Galactose
	Substances non glucidiques	Lignine	Alcool coumarylique Alcool coniférylique Alcool synapylique
		Cires (cutine)	Alcools et acides gras à longue chaîne

3.1. Glucides cytoplasmiques

Ils sont contenus à l'intérieur de la cellule végétale. Ce sont des substrats ou des intermédiaires du métabolisme cellulaire des glucides, et des glucides de réserve. Les glucides cytoplasmiques comprennent donc:

- **Les glucides hydrosolubles:** Les glucides hydrosolubles (fructose, saccharose, glucose 3-8% de la MS) de digestibilité totale, ils représentent en général moins de 10% de la matière sèche des aliments d'origine végétale. Quelques graminées jeunes, des betteraves et de la mélasse ont beaucoup plus riches, leur concentration maximale est atteinte avant le

début de l'épiaison des graminées et peu avant le début du bourgeonnement des légumineuses.

- **Les polyholosides de réserve (amidon) :** Le glucose produit lors de la photosynthèse peut être transformé en amidon. C'est sous cette forme qu'il est stocké dans le chloroplaste. Les amidons sont mis en réserve dans les plastes des cellules végétales et peuvent présenter jusqu'à 30 ou 60 % du poids sec d'un tissu végétal. Chez l'animal, l'amidon est hydrolysé par une amylase. Les fructosanes sont accumulés à la base des tiges des graminées (Figure 2).

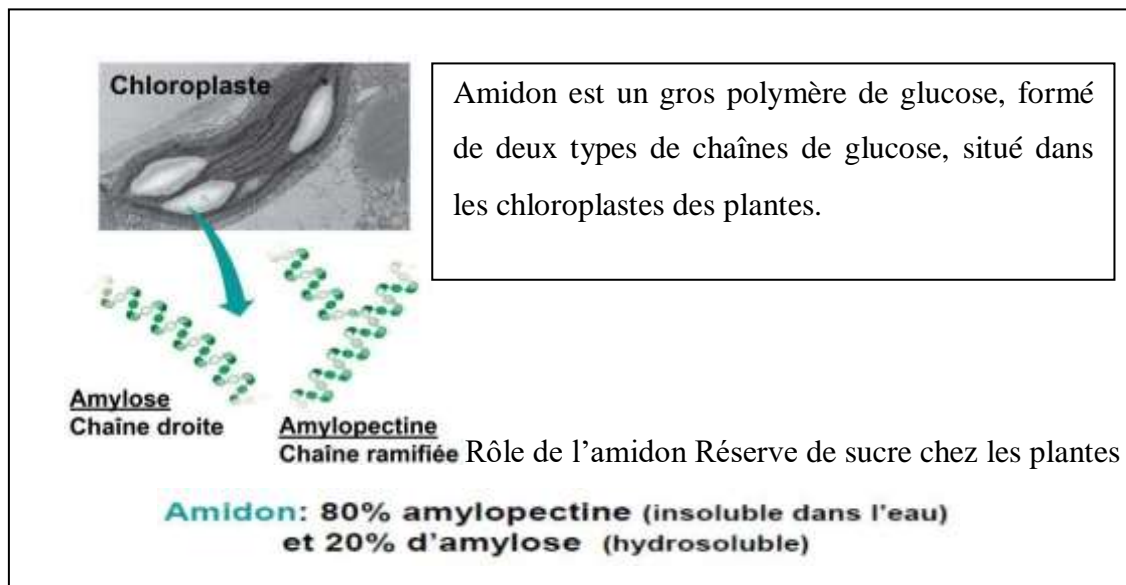


Figure 2 : Amidon sucre de réserve chez les plantes (Raaf., N et Griene., L. 2015).

3.2. Glucides pariétaux

Ceux sont les constituants des parois cellulaires, on distingue :

- **Glucides proprement dits (polyosides),** on dénombre 3 groupes de polyosides :
La cellulose, les hémicelluloses et substances pectiques : on ne les retrouve que dans les **aliments d'origine végétale** avec la lignine qui est un polymère phénolique. Les hémicelluloses et la cellulose sont systématiquement liées et enchevêtrées pour constituer la base de la paroi végétale. Les hémicelluloses sont moins résistantes à l'hydrolyse que la cellulose et elles ont une composition beaucoup plus variée.
- **Constituants non glucidiques,** la lignine fait partie des constituants non glucidiques. Les pectines forment l'ensemble des fibres dites solubles.

Les glucides pariétaux ne peuvent pas être hydrolysés par les enzymes glycolytiques sécrétées par le tube digestif. Ces dernières ont une action α -glycosidase mais non β -glycosidase et ne sont pas capables d'hydrolyser les liaisons rassemblant les polymères d'acide α -galacturonique composant les pectines.

3.2.2. Cellulose

C'est la principale molécule structurelle des plantes. C'est un polyholoside homogène de glucose (un polymère de glucose). De structure fibreuse, elle est constituée de longues chaînes de molécules de O-glucose, reliées les unes aux autres par des liaisons β -1,4-glucosidiques (Figure 3). La réunion de plusieurs de ces macromolécules linéaires, parallèles, forme une fibrille, ou micelle, dont la cohésion est assurée par les liaisons hydrogènes qui s'établissent d'une macromolécule à une autre, à partir des groupements hydroxyles. La réunion de ces fibrilles constitue les fibres, forme sous laquelle se présente la cellulose (Figure 4-5). Son aspect varie avec la plante, sa maturité et l'organe considéré.

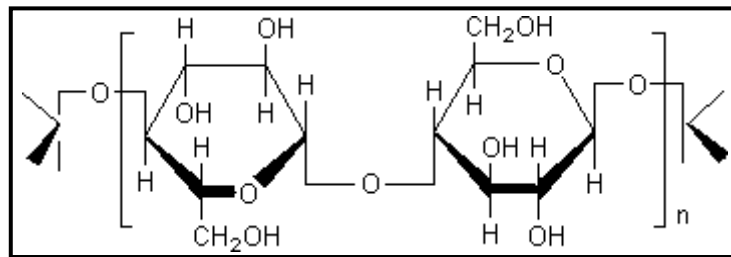


Figure 3 : Structure chimique de la cellulose (Jean-Blain., 2002).

La cellulose est une molécule très longue et rigide de formule $(C_6H_{10}O_5)_n$ (n compris entre 200 et 3000). Elle est formée de longues chaînes de molécules de glucose de B-D glucopyranose toutes reliées entre elles par des liaisons hydrogène (liaisons faibles) et dont les liaisons osidiques ne peuvent être rompues, au cours de la digestion, que par les enzymes bactériennes. La cellulose est le principal constituant de la paroi secondaire des cellules végétales, des tissus de soutien (collenchyme, sclérenchyme) et des vaisseaux du bois ou conducteur (xylème).

La cellulose ne peut être assimilée par l'être humain mais sa présence dans l'alimentation favorise le transit intestinal et protège l'organisme contre le cancer du côlon.

Les animaux herbivores utilisent en général des enzymes d'origine exogène, c'est-à-dire produites par les cellules de la flore intestinale pour digérer la cellulose.

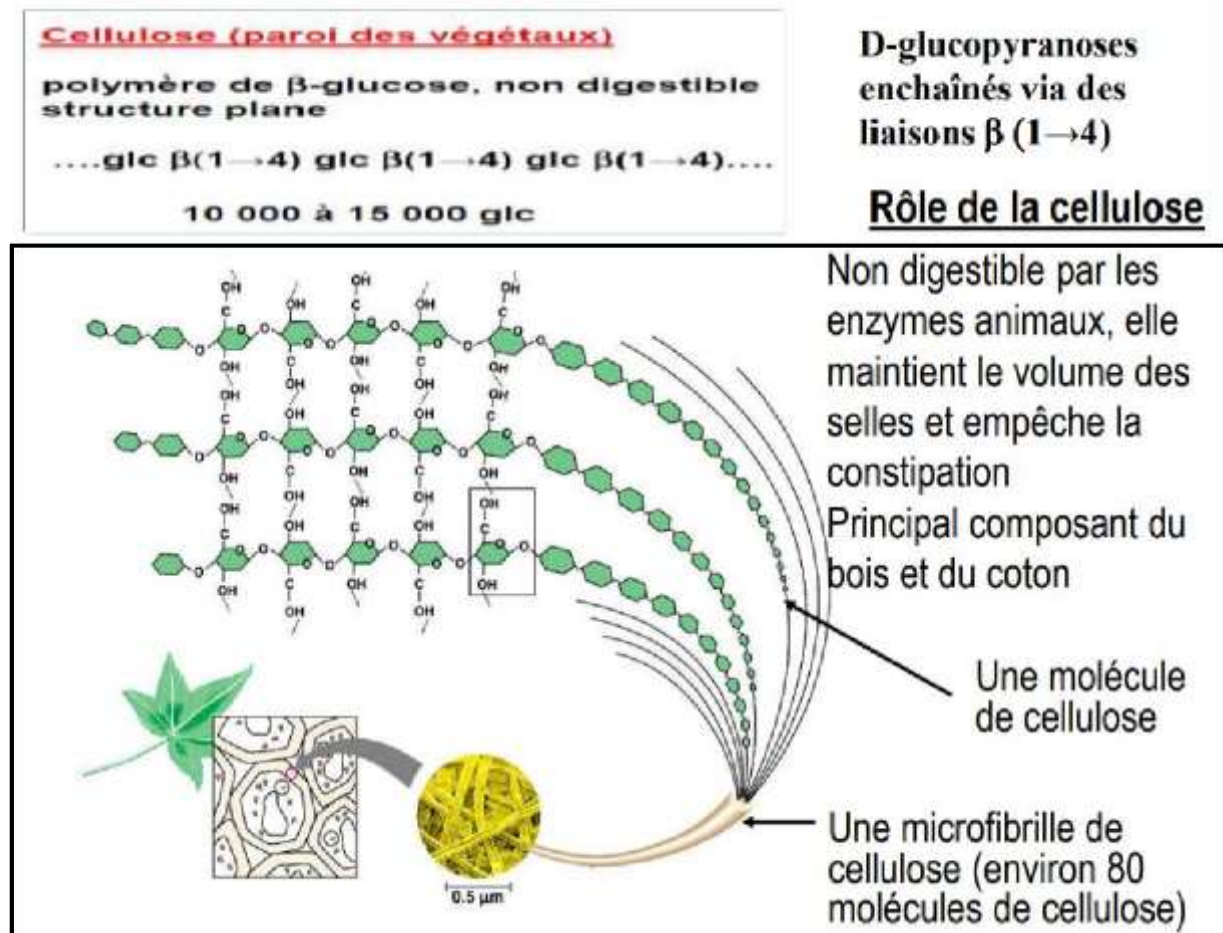
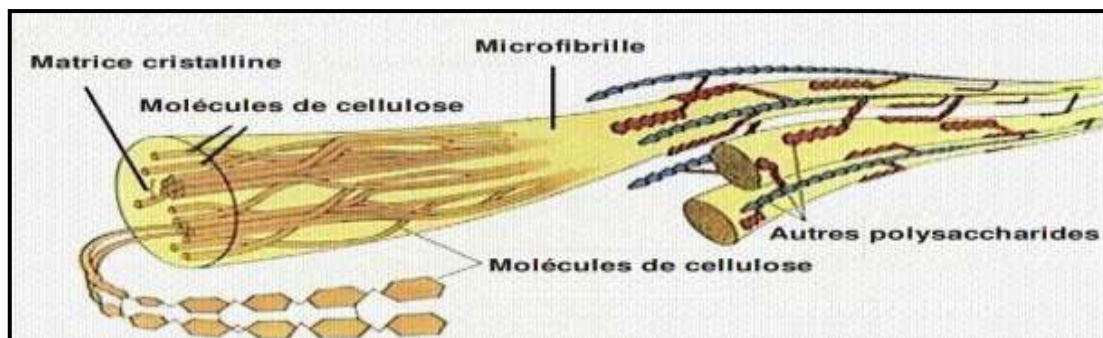


Figure 4 : Structure de la cellulose (Raaf., N et Griene., L. 2015).



Une microfibrille est composée de douzaines de molécules de cellulose qui s'assemblent en une matrice cristalline. Les microfibrilles peuvent interagir avec d'autres polysaccharides présents dans la paroi (hémicelluloses et, possiblement, pectines)

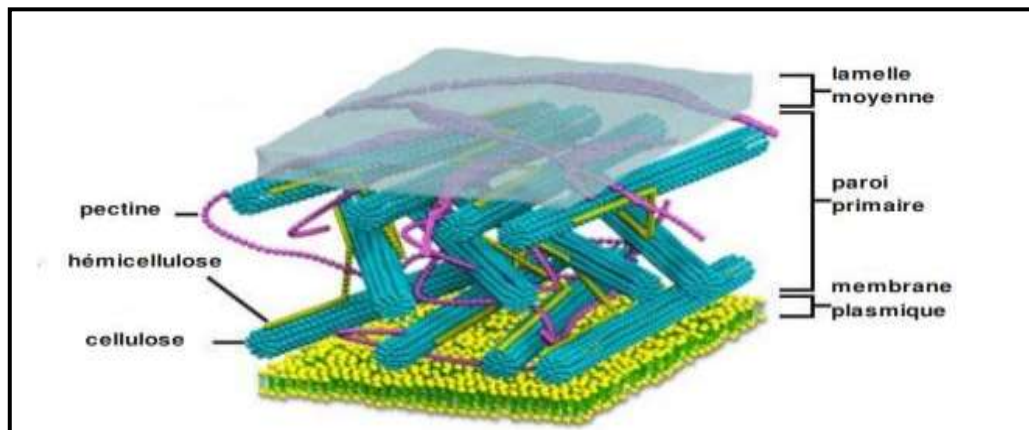
Figure 5: Microfibrilles de cellulose (Chavez Montes., R. A. 2008).

3.2.3. Hémicelluloses

Les hémicelluloses représentent, après la cellulose, le polysaccharide le plus abondant dans la nature. Elle constitue 30 à 45 % de la biomasse végétale terrestre formée essentiellement de chaînes de pentoses, qui sont les principaux constituants de la paroi primaire des cellules végétales (xylose, de quelques hexoses et d'acides uroniques) (Figure 6).

Elles sont souvent associées à la lignine et sont moins digestibles que la cellulose vraie. Plus la plante vieillit, plus la teneur en hémicellulose augmente.

Les hémicelluloses sont un groupe de polysaccharides complexes qui se caractérisent par leur extractibilité de la paroi par des solutions alcalines. Elles diffèrent de la cellulose de par l'hétérogénéité de leur composition monosaccharidique. En général elles sont constituées de chaînes moléculaires plus courtes avec un degré de polymérisation souvent inférieur à 200.



La cellulose interagit avec les hémicelluloses, les pectines formant une matrice occupant le reste de l'espace. La zone de contact entre deux cellules est appelée lamelle moyenne.

Figure 6 : Modèle simplifié de la paroi primaire (Chavez Montes., R. A. 2008).

3.2.4. Substances pectiques

Les pectines forment un groupe de polysaccharides complexes qui ont comme caractéristique d'être extraits de la paroi par de l'eau chaude, des acides dilués,... Ce sont les constituants essentiels de la lamelle moyenne à la base du « ciment » qui réunit les cellules entre elles. La structure principale des pectines est formée de chaînes faiblement polymérisées d'acides galacturoniques liés en α -(1→4), appelé acide poly galacturonique, sur lesquelles s'insèrent des résidus de L-rhamnose.

3.2.5. Lignine

La paroi des cellules végétales comprend également un composé non glucidique, la lignine. Cette substance, qui s'associe aux glucides pariétaux et dont la teneur augmente avec l'âge de la plante, est presque totalement non dégradable dans le tube digestif du ruminant. En effet, elle est difficilement dégradées, très résistantes à de nombreux agents chimiques et biochimiques; seules certaines bactéries et champignons, comme les Polyphores, sont capables d'assurer la lignolyse.

Les **lignines** (du latin *lignum* qui signifie bois), sont des polyphénols, tridimensionnelles hydrophobes de haut poids moléculaire. Leur structure résulte de la copolymérisation de trois monomères aromatiques de type phénylpropène : l'alcool coumarylique, l'alcool coniférylique et l'alcool sinapylique.

La lignine est un des principaux constituants du bois, le deuxième en importance après la cellulose. Surnommée la «colle naturelle du bois», elle est utilisée comme liant dans la composition de plusieurs produits. Une autre caractéristique de la lignine est qu'elle est tensioactive, c'est-à-dire qu'elle a la capacité de combiner et de stabiliser deux substances qu'on ne pourrait pas lier autrement (Figure 7).

RQ : La lignine est une substance totalement indigestible. A la fin du développement cellulaire, la lignine incruste ainsi la cellulose et les hémicelluloses, ce qui assure la rigidité de la paroi. La teneur en lignine est donc le principal facteur de variation de la digestibilité des aliments d'origine végétale.

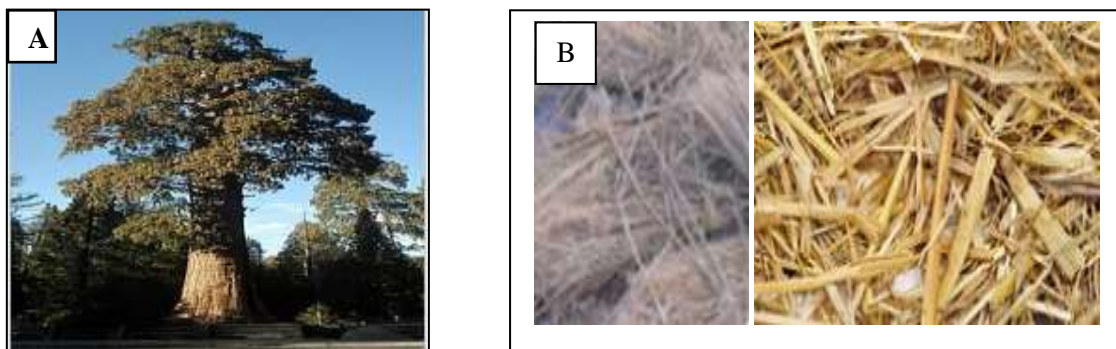


Figure 7 : (A) : Séquoia géant résiste à la hauteur grâce à la lignine ; (B) : Paille lignifiée (Anonyme 1 et 8 : consulté le 14/11/2019)

3.2.6. Autres constituants

Les substrats ligno cellulosiques renferment également des lipides, des protéines ainsi que des substances de faible poids moléculaire, tels que les extraits et minéraux, spécifiques à chaque essence.

La paroi contient généralement entre 3 et 6% de protéines, souvent sous forme de glycoprotéines, dont les extensines. Les autres sont des enzymes telles que la peroxydase ou diverses glycosidases.

4. Matières azotées

Les matières azotées sont représentées par des protéines et de l'azote non protéique. Une protéine est constituée d'une longue chaîne d'acides aminés (AA).

En alimentation, 20 AA différents sont pris en considération, dont pratiquement la moitié d'entre eux sont considérés comme essentiels car ne pouvant être synthétisés par l'animal. Ils doivent donc être impérativement présents dans les aliments consommés.

Les protéines fournissent les acides aminés nécessaires pour le maintien des fonctions vitales, la croissance, la reproduction et la lactation. Les animaux non-ruminants ont besoin d'acides aminés préformés dans leur ration. Par contre, grâce aux microorganismes présents dans le rumen, les ruminants possèdent la capacité de synthétiser les acides aminés à partir d'azote non-protéique (ANP) une part substantielle de ces acides aminés sont digérés dans l'intestin. Des AA, tels que la méthionine et la lysine, sont cependant considérés comme « limitants » : leur synthèse via les microorganismes du rumen ne couvre pas toujours les besoins de la vache en production. L'azote non protéique comprend les peptides (chaînes d'AA limitées), les AA, l'urée et l'ammoniac (NH₃) (Figure 8).

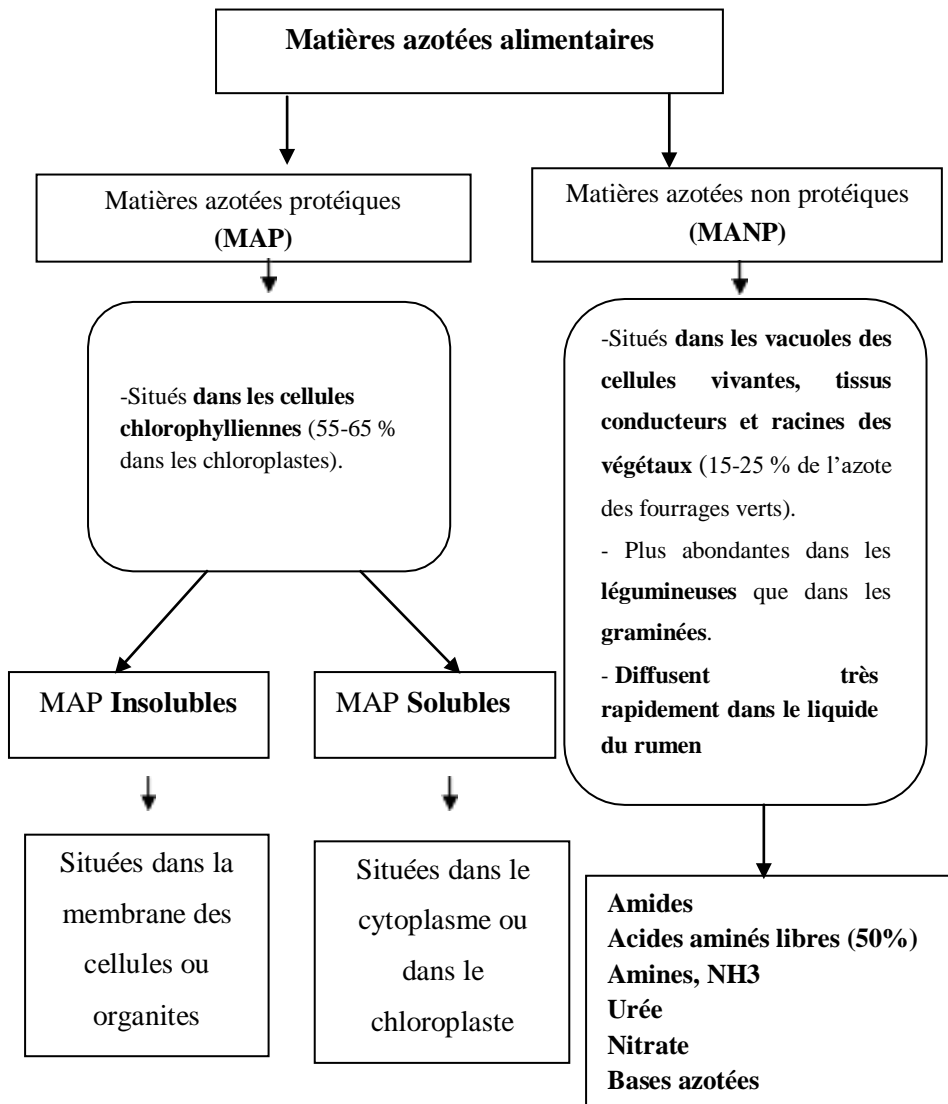


Figure 8 : Classification des matières azotées alimentaires (Jarrige, R. 1980)

5. Lipides

Les lipides sont également appelés matières grasses. Les principaux constituants lipidiques des végétaux sont en général des triglycérides, c'est-à-dire des molécules comprenant :

1 glycérol + 3 acides gras. Les matières grasses sont caractérisées par la nature des acides gras qui les composent. Ainsi, on peut classer les acides gras selon leur longueur :

- Acides gras volatils (AGV) avec 2, 3 ou 4 atomes de C
- Acides gras à courte chaîne (entre 5 et 10 atomes de C)
- Acides gras à chaîne moyenne (12 à 16 atomes de C)
- Acides gras à longue chaîne (18 ou plus de 18 atomes de C)

Les acides gras sont des acides carboxyliques à chaîne aliphatique hydrophobe, saturés ou non saturés. Les acides gras se différencient par la longueur de leur chaîne carbonée, mais aussi par le nombre, la position et la configuration spatiale des doubles liaisons (Figure 9).



Figure 9 : Configuration spatiale d'acide gras en Cis et en Trans

On peut également les classer en fonction de la présence ou de l'absence de double liaison sur leur chaîne carbonée :

*Acides gras saturés (sans double liaison)

*Acides gras insaturés (avec 1 double liaison ou plus) :

Acide gras mono insaturé : possède 1 double liaison

Acide gras poly insaturé : possède plus d'une double liaison

Certains acides gras sont considérés comme « essentiels » pour toutes les espèces animales, ils doivent impérativement être apportés par l'alimentation car l'animal ne peut les synthétiser. Ils peuvent par contre être synthétisés par les microorganismes hébergés dans leur tube digestif. Ainsi chez les ruminants, cette synthèse s'opérant dans le rumen, il n'est pas indispensable d'apporter ces acides gras dans leur alimentation (acides linoléique et oléique sont les principaux acides gras insaturés essentiels des céréales).

RQ : Les lipides représentent 2 à 5 % de la plupart des aliments des ruminants.

6. Matières minérales

Les éléments minéraux sont présents dans l'organisme soit sous forme de sels (chlorures, carbonates, phosphates, sulfates) soit inclus dans des molécules organiques (acides nucléiques, hormones, hémoglobine). L'organisme des animaux renferme de 3 à 5% d'éléments minéraux. Cette proportion varie avec l'espèce, l'âge, et l'état d'engraissement.

Les éléments minéraux sont classés en deux groupes selon leur concentration dans les organismes des animaux :

- **Les éléments minéraux majeurs ou macroéléments**, présents en quantités relativement importantes et pour lesquelles l'unité de mesure est le gramme, ils représentent 99% des éléments minéraux de l'organisme

Ce sont le calcium (**Ca**), phosphore (**P**), magnésium (**Mg**), Potassium (**K**), sodium (**Na**), chlore (**Cl**), soufre (**S**).

- **Les éléments traces ou oligoéléments** présents en quantités très faibles. Leur unité de mesure est le milligramme, leur teneur est généralement exprimée en ppm (parties par million).

Ce sont le fer (**Fe**), le cuivre (**Cu**), manganèse (**Mn**), zinc (**Zn**), cobalt (**Co**), l'iode (**I**), sélénium (**Se**), molybdène (**Mo**).

RQ : L'efficacité de l'alimentation minérale dépend du respect de certains équilibres entre minéraux ou entre minéraux et vitamines principalement.

6.1. Fonctions des éléments minéraux

6.1.1. Formation du squelette

L'os est le principal réservoir minéral de l'organisme. L'ostéolyse et l'ostéosynthèse coexistent. Le dépôt des minéraux permet l'ossification qui a lieu lorsque l'accrétion l'emporte. Tandis que lorsque la résorption l'emporte, l'os se déminéralise et devient fragile. L'os adulte contient 25% de matières minérales (45% par rapport à la matière sèche) : 99% de Ca, 80% de P, 65% de Mg, 40% de Na et 5% du K de l'organisme.

Régulation hormonale du métabolisme phosphocalcique de l'os

Le métabolisme phosphocalcique de l'os est régulé par des actions hormonales mettant enjeu trois éléments :

- Un dérivé de la vitamine D3, 1,25 dihydroxycholécalférol ($1,25 (OH)_2 D_3$) est considérée comme une hormone dont sa production est contrôlée en fonction de la calcémie. Elle stimule la fixation de calcium et phosphore dans l'os.
- La parathormone (PTH) produite par les glandes parathyroïdes, favorise l'ostéolyse pour libérer le calcium osseux et stimule la production de $1,25 (OH)_2 D_3$. L'hypocalcémie stimule sa production par contre l'hypercalcémie la freine.
- La calcitonine (CT) produite par la glande thyroïde est antagoniste de la PTH en s'opposant à l'ostéolyse en favorisant le dépôt de calcium dans l'os et protège le squelette de la déminéralisation (Figure 10).

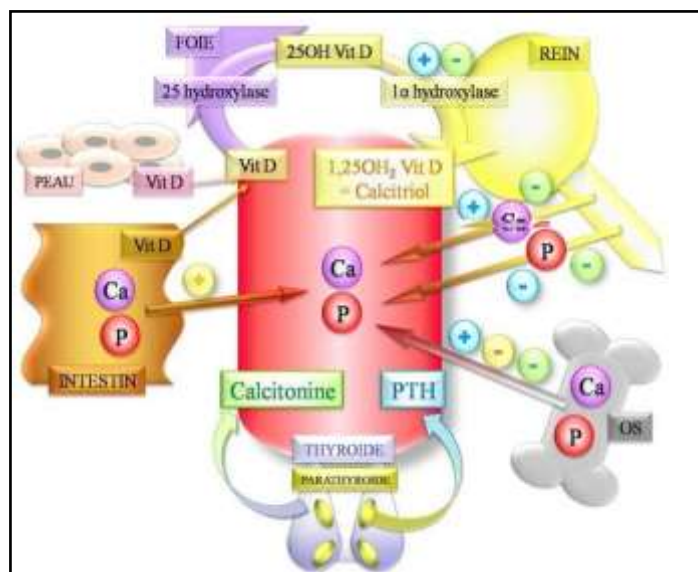


Figure 10 : Régulation hormonale du métabolisme phosphocalcique de l'os (Anonyme 2 : Consulté le 06/03/2020)

6.1.2. Fonctionnement de la cellule

Plusieurs minéraux interviennent dans le fonctionnement de la cellule notamment dans :

- Le transport de l'énergie
- L'excitabilité neuromusculaire
- Les paramètres physico-chimiques

6.1.3. Réactions biochimiques

Les minéraux participent à la régulation des réactions biochimiques, ils interviennent comme constituants ou activateurs d'enzymes, d'hormones et de vitamines. Exemple : le calcium nécessaire à l'activation de plusieurs enzymes digestives.

6.1.4. Micro organismes du rumen

Les minéraux exercent dans le rumen deux rôles d’abord en agissant sur certaines propriétés physico-chimiques de l’environnement (pH, pouvoir tampon) et en intervenant dans le métabolisme propre des micro-organismes.

6.2. Effet de Carence des macroéléments

Les carences peuvent se manifester de façons très différentes, elles peuvent affecter le fonctionnement de l’organisme, le squelette de l’animal ainsi que les niveaux de performances (Tableau 2).

Tableau 2 : Répartition des macro-éléments dans l’organisme, rôles, carences (Drogoul et al., 2004)

	Répartition/ organisme	Rôle	Symptômes
Calcium 1,3 à 1,8 % et Phosphore 0,8 à 1% (PV)	<p>Ca : Squelette Plasma sanguin</p> <p>P : Abondant⁺⁺⁺ tissus mous</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Formation du squelette et des dents - Constituant de molécules organiques surtout le phosphore (acides nucléiques, phospholipides, coenzymes), caséines, 	<ul style="list-style-type: none"> -Diminution des productions -Perte d’appétit -Amaigrissement -Rachitisme -Ostéomalacie Baisse de fertilité Absence de chaleurs (non décelables) <p>} Carence P</p>
Magnésium 0,04 à 0,05% du PV	70 à 75% : Squelette	<ul style="list-style-type: none"> -Formation de l’os -L’excitabilité neuromusculaire -Réactions enzymatiques 	<ul style="list-style-type: none"> - Les carences sont rares -Principalement nerveux (tétanie d’herbage chez la vache laitière) - Chez le veau (<0,11g/l de Mg dans le lait) provoque un ralentissement de croissance, tétanie, mortalité.
Sodium et Chlore	<p>Localisation extracellulaire</p> <p>Na : 90% des cations du plasma sanguin</p> <p>¼ du Na dans le squelette</p>	<ul style="list-style-type: none"> -Régulation de la pression osmotique cellulaire. -Equilibres électrolytiques et acido-basiques -Synthèse de l’acide chlorhydrique du suc gastrique (chlore) -Absorption intestinale (Na) 	<p>Carence en Na :</p> <ul style="list-style-type: none"> -Léchage -diminution de l’appétit -chute des productions
Potassium	<p>Localisation intracellulaire</p> <p>Muscle : 300 à 400mg/100g (75% du P de l’organisme)</p> <p>Sang : 20mg/100g</p>	<ul style="list-style-type: none"> -Contraction musculaire -Excitabilité neuromusculaire (antagoniste Ca et Mg) 	Excès K/Na >10
Soufre	Constituant organique	<ul style="list-style-type: none"> -Constituant des acides aminés soufrés, cystine et méthionine, vitamine (biotine, thiamine) hormones (insuline) -synthèse protéique à partir de NH3 (microorganismes du rumen) 	

6.3. Oligoéléments

Ils jouent un rôle catalytique, notamment pour la synthèse de systèmes enzymatiques ou d'hormones (Tableau 3-4).

Tableau 3 : Rôle de quelques oligo- éléments (Drogoul *et al.*, 2004)

Oligo éléments	Rôles essentiels
Fer	Constituant de l'hémoglobine et de la myoglobine
Cuivre	Intervient dans plusieurs systèmes enzymatiques
Cobalt	Constitue la vitamine B12
Manganèse	Formation du squelette
Iode	Constituant de la thyroxine (hormone de la glande thyroïde)
Zinc	Intervient dans plusieurs systèmes enzymatiques (respiration cellulaire)
Sélénium	Antioxydant

Tableau 4 : Proportions relatives des éléments minéraux dans un organisme de mammifère (Meschy., F. 2007)

Macroéléments	g/Kg	Oligoéléments	Mg/Kg
Calcium	16	Fer	70
Phosphore	10	Zinc	30
Potassium	2,5	Manganèse	3
Soufre	2,0	Cuivre	2
Sodium	1,5	Iode	0,4
Chlore	1,0	Sélénium	0, 2
Magnésium	0,5	Cobalt	0,02

Chapitre 2

Digestibilité

1. Digestibilité

En alimentation animale, la digestibilité est un critère qui définit le degré ou la vitesse auxquels une matière organique est digérée par un animal et absorbée, la portion qui est digestible assimilable. Ce qui est ingéré, l'ingesta est corrélé aux fèces permettant de définir le coefficient d'utilisation digestive (**CUD**) entre la matière organique utile et celle inutile ou peu digérée. En effet, les aliments ingérés ne sont pas absorbés en totalité, une partie des ingesta (**I**) traverse le tube digestif et se retrouvent dans les fèces (**F**). L'utilisation digestive des aliments est caractérisée par leur digestibilité (**d**)

On distingue la digestibilité réelle (**dr**) de la digestibilité apparente (**da**) :

1.1. Digestibilité apparente (da) : Est la proportion (I-F)/ I d'aliment qui disparaît dans le tube digestif.

$$da = \frac{I-F}{I} = \frac{\text{Quantité ingérée} - \text{Quantité excrétée dans les fèces}}{\text{Quantité ingérée}}$$

* La digestibilité est toujours inférieure à 1. La digestibilité peut s'appliquer à différents composants de la ration ou de l'aliment exemple:

MS (MS d), MO (MO d), MG (MG d), N (N d), énergie (Ed)

* Le Coefficient d'Utilisation Digestive (**CUD**), est le produit de la digestibilité par 100 exprimé en%

$$\text{CUD a (\%)} = da \times 100$$

$$\text{Exemple, si vous avez la (da) aliment x} = \frac{1000 \text{ g} - 300\text{g}}{1000 \text{ g}} = 0,70$$

$$\text{Donc le CUD aliment x (\%)} = da \times 100 \\ = 0,70 \times 100$$

$$\text{CUD aliment x (\%)} = 70 \%$$

1.2. Digestibilité réelle (dr) : C'est la proportion d'aliment qui disparaît réellement dans le tube digestif. Elle est plus élevée que la digestibilité apparente (**da**).

$$dr = \frac{I-(F-Fe)}{I} = \frac{\text{Quantité ingérée} - (\text{Quantité excrétée dans les fèces} - \text{Quantité endogène})}{\text{Quantité ingérée}}$$

***Les fèces excrétées ont deux origines**

- Les ingesta (aliment ingéré).
- Les substances endogènes (sécrétions digestives- mucus- produits de desquamation de la paroi du tube digestif- d'origine microbienne).

2. Estimation de la digestibilité

Il existe plusieurs méthodes d'estimation de la digestibilité apparente et réelle

2.1. Digestibilité apparente

2.1.1. Méthode in vivo : C'est une mesure directe sur un animal vivant, maintenu en cage (**cage de digestibilité**) ayant reçu un aliment déterminé. Les quantités d'aliments ingérées et les fèces rejetées sont pesées et analysées (on peut estimer également les différents constituants d'un ou plusieurs aliments) (Figure 11).



Figure 11: Cage de digestibilité (Boccard, R et Boissau, J. M. 1958 ; Beckers., Y. 2010)

2.1.2. Méthode in sacco (ou in situ ou méthode des sachets de nylon) : La méthode in sacco nécessite l'emploi d'animaux munis d'une canule ruminale. Cette méthode consiste à renfermer dans des sachets de nylon ou polyester, l'aliment à tester. Les sachets sont ensuite suspendus dans le rumen de l'animal (rumen, réseau, intestin grêle) pendant une période variable soumise à la fermentation (dégradabilité *in sacco*). Les échantillons sont retirés, pesés et analysés, on parle d'animaux fistulés (Figure 12).



Figure 12 : Méthode in sacco, vache fistulée (Doreau., M. 2008b)

2.1.3. Méthode in vitro : Cette méthode consiste à simuler et à reproduire le processus de dégradation subi dans le tractus digestif de l'animal dans un tube de verre en présence de jus de rumen (Figure 13).



Figure 13 : Méthode in vitro « Rumen artificiel : Rusitec »
(Doreau., M. 2008b ; 2012)

2.2. Digestibilité réelle (dr)

2.2.1. Méthode physique

C'est la méthode où on utilise des isotopes radioactifs pour marquer les aliments et faire la différence entre les fèces d'origine alimentaire. Cette méthode d'analyse permet un dosage rapide, simultané et non destructif de plusieurs constituants organiques des échantillons, on parle d'une mesure du spectre dans le proche infra rouge des fourrages (La SPIR).

Chapitre 3

Rappels anatomiques de l'appareil digestif des ruminants

1. Introduction

L'appareil digestif des ruminants est différent de celui des omnivores et des autres herbivores (cheval, lapin) : C'est l'estomac qui présente le plus de modifications puisqu'il est divisé en quatre poches : Les ruminants sont ainsi appelés : **herbivores polygastriques**. L'appareil digestif, qui va de la bouche à l'anus est constitué de deux ensembles : le tube digestif et les glandes annexes.

2. Rappels anatomiques de l'appareil digestif des ruminants (Bovin adulte)

2.2. Cavité buccale

La cavité buccale assure la préhension des aliments et la rumination mérycisme.

La langue est un muscle recouvert d'une muqueuse sèche qui permet la préhension de l'herbe au pâturage. Elle est longue et mobile.

La denture est caractérisée par l'absence d'incisives supérieures et de canines; ce qui donne la formule dentaire suivante pour les bovins adultes : **0/4 I, 0/0 C, 3/3 PM, 3/3M**.

Le condyle d'articulation permet des mouvements verticaux et latéraux.

2.3. Œsophage

L'œsophage est un tube qui va du pharynx au rumen (panse) en se rétrécissant (1 à 1,5 m de long). Un bovin peut s'étrangler avec un objet arrondi tel qu'une pomme. L'œsophage permet l'acheminement des aliments vers l'estomac à la vitesse de 35 à 40 cm/s.

2.4. Estomac

L'estomac tire son particularisme de sa composition quadri-estomatique (trois pré-estomacs et l'estomac final) découlant sur un très long processus de l'absorption de l'aliment jusqu'à sa transformation en excréments. Les trois pré-estomacs, agissant comme des tamis de plus en plus étroits, et visent à réduire progressivement la taille et l'état structurel des matières ingérées. Les ruminants possèdent trois pré-estomacs : Le réseau et le rumen, formant le réticulo-rumen et le feuillet. La caillette qui est le « véritable » estomac comparable à l'estomac des monogastriques, sécrète des sucs gastriques (Tableau 5). Cet ensemble est très volumineux, il occupe une grande partie de la cavité abdominale et représente environ les deux tiers (Figure 14).

Tableau 5 : Les différents segments de l'estomac des ruminants (Meynadier *et al.*, consulté le 23/02/2020)

Nom du segment		Aspect de la paroi
Panse	Rumen	Papilles
Bonnet	Réticulum ou réseau	Alvéoles polygonales
Feuillet	Omasum	Lames parallèles
Caillette	Abomasum	Muqueuse sécrétrice

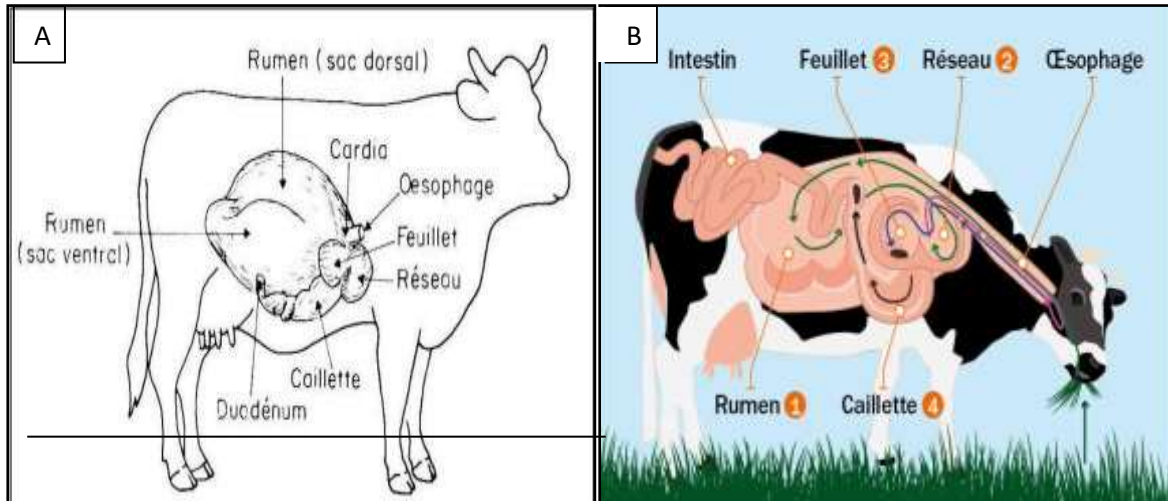


Figure 14 (A et B) : Anatomie des réservoirs gastriques des ruminants (Thivend *et al.*, 1985 ; Rupert., R et Radigue., P.E. 2014)

2.4.1. Rumen (ou panse)

Le rumen est un vaste sac bilobé, allongé d'avant en arrière et légèrement aplati d'un côté à l'autre. Il est situé dans les parties gauche et ventrale de l'abdomen. Il s'étend du diaphragme au bassin. La musculature est importante et comporte des piliers charnus qui divisent le rumen en deux sacs. La muqueuse sécrétrice porte de nombreuses papilles aplaties (de 2 mm à 2 cm) (Figure 15). Les papilles sont kératinisées mais l'épithélium est fin et très vascularisé (par exemple, elles sont plus hautes dans les zones en contact avec des liquides qui interviennent dans l'absorption des acides gras volatils (AGV), produits des fermentations microbiennes.



Figure 15 : Paroi du rumen (Léda., V. 2018) ; (Anonyme 3 : Consulté le 23/10/2019)

Il existe deux orifices, d'abord un orifice d'entrée très étroit mais très extensible, raccordé à l'œsophage : **le cardia**, et un orifice de **sortie très large entre la panse et le réseau** : **le col de la panse**. Ces deux orifices sont reliés par un repli en forme de gouttière pouvant, en contractant ses bords, relier l'œsophage au feuillet : C'est la gouttière œsophagienne ou sillon réticulaire (13 cm de long, 2 à 3 cm de diamètre)

Le rumen est le plus volumineux des réservoirs, il contient environ les trois quarts du contenu digestif total environ 150 l, dont 90 l de digesta chez les bovins. **Ce contenu n'est pas réparti de façon homogène dans le rumen** : en partie ventrale, on trouve une phase liquide, en partie intermédiaire une phase solide et en partie dorsale une phase gazeuse (Figure 16).

- **Phase liquide**, a pour origine l'abreuvement (50 à 100 l par jour), la salivation (80 à 200 l par jour) et l'eau contenue dans les aliments. L'eau est le constituant principal du contenu ruminal (85 %), et se trouve principalement dans la phase liquide contenant de fines particules en suspension (**particules alimentaires ou bactéries**) et des molécules en solution (**sels minéraux, petites molécules organiques**). Cette phase liquide permet l'imbibition des aliments. L'eau est essentielle aux réactions réalisées par les enzymes microbiennes.
- **Phase solide**, se concentre dans un amas fibreux en partie dorsale du rumen et a pour origine l'ingestion d'aliments.
- **Phase gazeuse**, comprend majoritairement les gaz issus des fermentations microbiennes. Ces gaz sont éliminés par éructation.

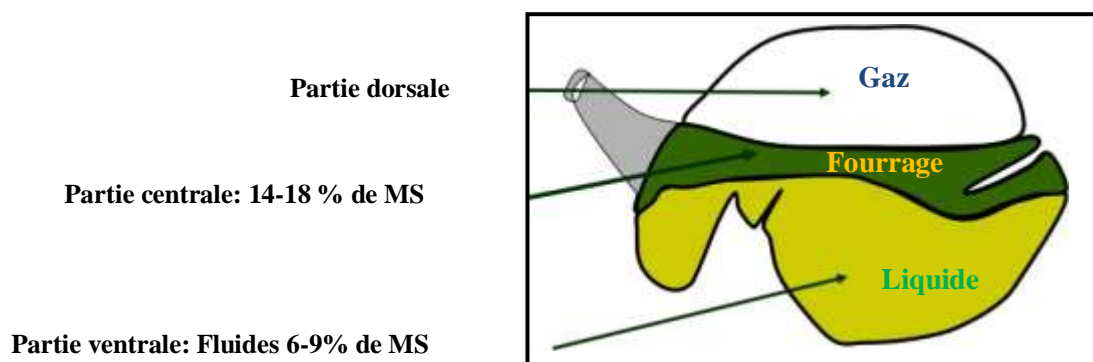


Figure 16: Représentation schématique du contenu du réticulo-rumen (Ferran., A. 2012)

2.4.2. Réseau, ou *réticulum* ou bonnet

Le réseau est le plus petit et le plus crânial des pré-estomacs (petit réservoir : 12 l chez les bovins, 11 ovins, 1 à 2,3l caprins). Il est situé à proximité du diaphragme et du cœur (2 à 4 cm). Il est considéré comme un diverticule du rumen (situé entre le rumen et le diaphragme). Il a la forme d'un sac aplati dont la face diaphragmatique est moulée sur le diaphragme. L'œsophage est abouché dorsalement au réseau. Ce dernier est prolongé dorsalement par le rumen. Le sillon réticulaire (ou gouttière œsophagienne) est une dépression bordée de deux lèvres musculeuses d'environ 15 à 20 cm. Le fond du sillon réticulaire relie le cardia, placé sur le plafond de l'atrium.

Sa muqueuse est non sécrétrice et présente des alvéoles, sa paroi a une structure en nid d'abeille. D'ailleurs, il doit son nom à sa muqueuse réticulée et parsemée de papilles absorbantes qui jouent un rôle central dans la circulation des particules (Figure 17-18).

L'orifice de communication qui est étroit et contractile situé entre le **réseau et le feuillet**, joue un rôle capital dans le tri des particules qui doivent avoir une taille moyenne inférieure ou égale à 1-2 mm. Ainsi, les aliments solides sortant du rumen- réseau ne peuvent franchir l'orifice réticulo-omasal, restent séquestrés tant qu'ils n'ont pas atteint cette taille minimale.

RQ1 : Chez le veau, le lait ingéré passe donc directement de l'œsophage au feuillet.

RQ2 : Quand on parle de la digestion dans le rumen, on induit toujours le réseau.



Figure 17 : Paroi du réseau (Léda., V. 2018) ;(Anonyme 3 : consulté le 23/10/2019)

	
<i>Régime Lait Foin/Paille Eau Sel</i>	<i>Régime Lait Paille Concentré/Herbe Sel Eau</i>
➤ Production d'Acétate	➤ Production de Propionate/butyrate
<ul style="list-style-type: none"> •Paroi fine et claire •Papilles peu développées •Volume ++ 	<ul style="list-style-type: none"> •Paroi épaissie et sombre •Papilles très développées •Volume +++



Figure 18 : Epithélium du réticulo-rumen (Rupert., R et Radigue., P-E. 2014)

2.4.3. Feuillet ou omasum

Le feuillet est le dernier pré-estomac. Il est placé entre le rumen et la caillette. Il a la forme d'un ballon rond légèrement aplati (20l chez les bovins, 0,2l ovins, 1,2l chèvre). Sa face viscérale est accolée au rumen. Sa face pariétale est tournée à droite et en avant. Le feuillet est presque entièrement occupé par des lames parallèles, de hauteurs inégales, disposées dans le sens du transit alimentaire. Entre ces lames, on retrouve des aliments très fins et secs. Le canal du feuillet a un contenu liquidien. **L'orifice omaso-abomasal est plus large et plus dilatable que l'orifice réticulo-omasal. L'épithélium de la muqueuse du feuillet est de même nature que celui du rumen (sa muqueuse est non sécrétrice)** (Figure 19). C'est au niveau du feuillet que se produit une grande partie de l'absorption de l'eau et des sels minéraux présents dans le contenu du rumen-réseau.



Figure 19 : Paroi du feuillet (Léda., V. 2018) ; (Anonyme 3 : consulté le 23/10/2019)

2.4.4. Caillette (ou abomasum)

La caillette est comparable à l'estomac des monogastriques, **sa muqueuse est sécrétrice** : elle synthétise le suc gastrique contenant de l'eau, de l'acide chlorhydrique et de la pepsine (C'est l'estomac chimique des ruminants). La caillette a la forme d'une poire, disposée longitudinalement, à droite du rumen (20l bovins, 2l ovins, 2 à 4l caprins). Elle est tapissée par une muqueuse peptique. Celle-ci est plus épaisse dans la partie pylorique que dans la partie fundique (Figure 20).



Figure 20 : Paroi de la caillette (Léda., V. 2018) ;(Anonyme 3:Consulté le 23/10/2019)

2.5. Intestin

L'intestin est divisé en deux parties :

- **L'intestin grêle** : Il est très long 40 à 45 m / 70 l chez les bovins. Les trois portions de l'intestin grêle sont le duodénum, le jéjunum et l'iléon. Les mécanismes de la digestion enzymatique et de l'absorption dans l'intestin grêle sont les mêmes que chez les monogastriques. L'anse duodénale, qui constitue la première partie reçoit les sécrétions biliaires et pancréatiques.

- **Le gros intestin** : 10 m (30l bovins), il ne sécrète pas de sucs digestifs. Le gros intestin est composé de :

- ***Cæcum** 0,9 m (10 l bovins), le caecum a une forme cylindrique et légèrement sigmoïde. Son diamètre est d'environ 10 cm. Il est en continuité avec le côlon ascendant.

- ***Côlon**, il est toujours visible depuis le flanc. Il est situé médialement au duodénum descendant. Les anses du côlon se différencient aisément des anses de l'intestin grêle de par leur contenu très gazeux.

- ***Rectum**, continu par le canal anal

L'ensemble de l'intestin grêle et du gros intestin mesure environ 50 m chez le bovin adulte (Figure 21).



Figure 21: Intestin d'un bovin adulte (Anonyme 3 : Consulté le 23/10/2019)

2.6. Glandes annexes

Elles présentent quelques particularités

- **Glandes salivaires** : Elles sont très développées et sécrètent 100-200 l/j de salive chez un gros bovin et 10 l/j chez un ovin. Elles jouent un rôle important dans l'humidification du bol alimentaire, la sécrétion est continue mais elle augmente fortement pendant la mastication. La salive ne contient pas de ptyaline. Son pH égal à 8,2 constitue une véritable solution tampon.
- **Bile** : Elle n'a pas un rôle important chez les ruminants qui ingèrent peu de lipides



Figure 22: Système digestif d'un ruminant
(Anonyme 3: Consulté le 23/10/2019) ; (Cuvelier., C *et al.*, consulté le 10/01/2020)

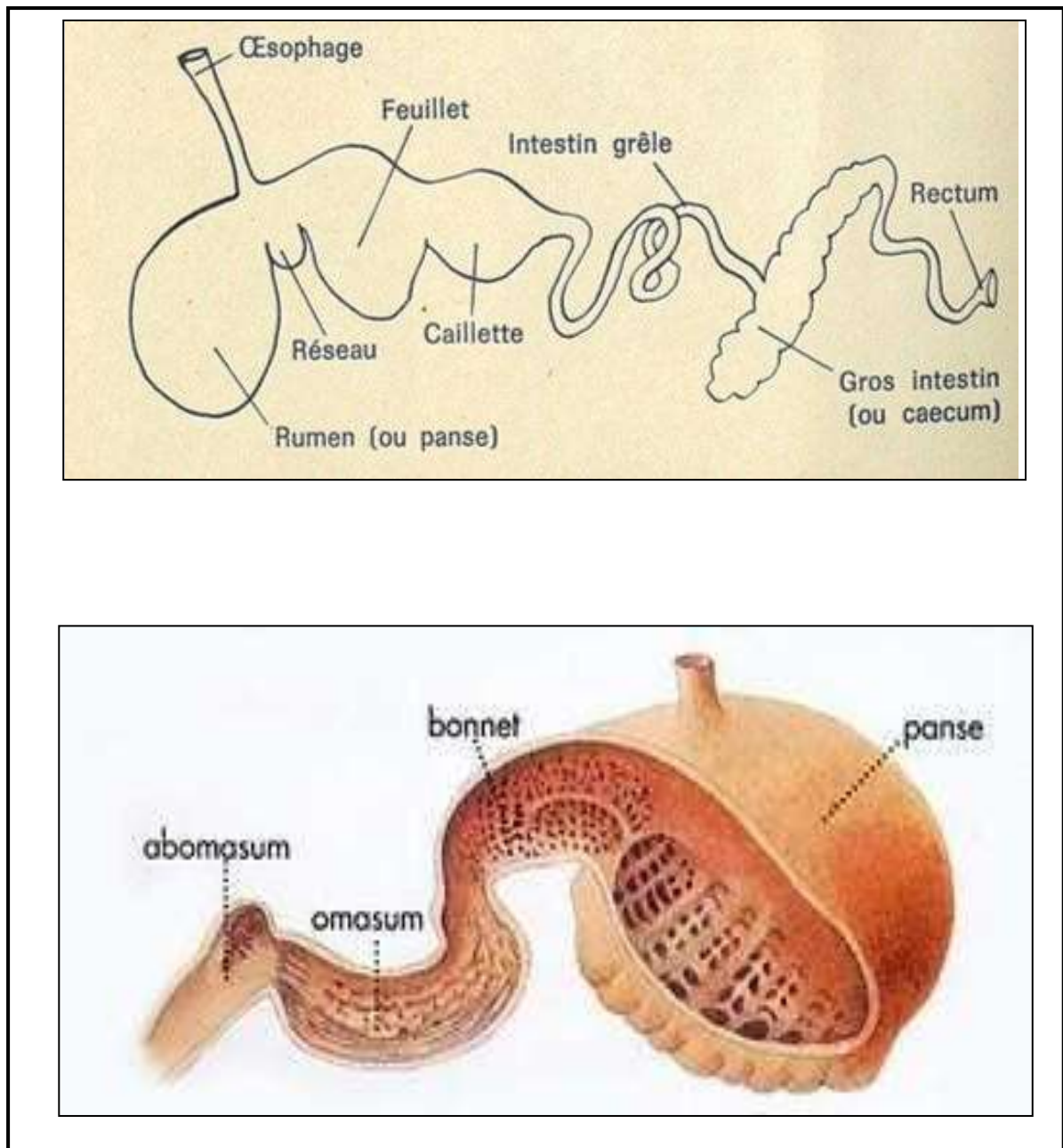


Figure 23 : Schéma de la constitution du système digestif d'un ruminant (Anonyme 6 : consulté le 24/03/2020)

Chapitre 4

Digestion mécanique des aliments chez les ruminants

1. Digestion

La digestion permet de transformer les aliments ingérés sous une forme assimilable par l'organisme. Les bovins ingèrent leur nourriture essentiellement pendant la journée, avec deux pics de consommation importants, au début et à la fin de la journée. Un bovin adulte peut ainsi arriver à consommer en une journée 10 % de son poids en herbe. Les bovins sont des ruminants qui possèdent quatre estomacs qui leur permettent de ruminer et de digérer la cellulose de l'herbe et des fourrages grossiers.

L'anatomie de ces réservoirs digestifs présente des particularités, la physiologie présente également des caractéristiques spécifiques du point de vue mécanique et chimique. L'aptitude à l'ingestion et la digestion des fourrages chez les ruminants résultent de l'intégration de plusieurs phénomènes parmi lesquels :

1.2. Digestion mécanique

La mastication et l'insalivation des aliments sont les principales caractéristiques de la digestion buccale. Chez les ruminants, on distingue deux types de mastications:

1.2.1. Mastication ingestive

Une mastication dite ingestive est la première étape mécanique de la digestion et c'est une particularité des mammifères (oiseaux : gésier). Cette mastication est rapide et dure environ 8 heures, son rôle est triple:

- Réduire la taille des fourrages longs et permettre leur ingestion
- Libérer la fraction soluble des aliments pour favoriser les fermentations microbiennes
- Détruire la structure interne du végétal favorisant ainsi la colonisation microbienne.

RQ : Les ruminants possèdent une dentition de type sélénodonte (dents dont la surface ressemble à un croissant de lune) très adaptée à la mastication de l'herbe (prémolaires et molaires) (Figure 24).

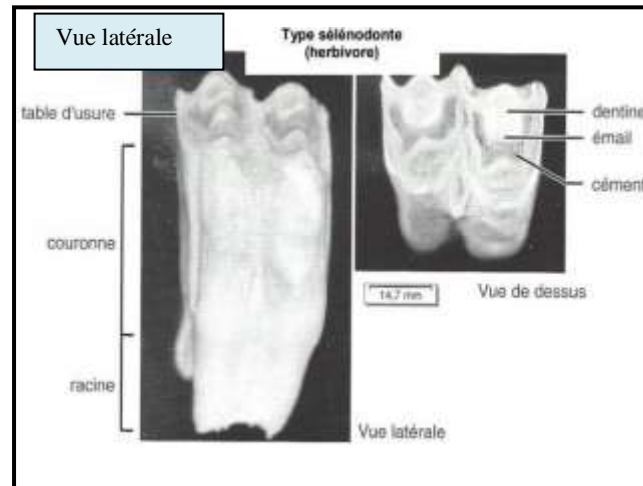


Figure 24: Dentition solénodonte (herbivores) (Anonyme 5 : consulté le 28/01/2020)

*Une mâchoire inférieure mobilisée par les muscles masticatoires (masseters et temporaux). Une vache donne 40 000 coups de mâchoire par jour (10 000 pendant la prise de nourriture, 30 000 pendant la rumination).

*La langue est un organe musculeux très mobile, recouverte d'une muqueuse rose toujours humide. Elle forme le plancher de la cavité orale et participe à la vocalisation. Elle est couverte de papilles qui possèdent des bourgeons, sensibles à 4 types de goûts : amer, sucré, salé, acide. Le manque de diversité des saveurs est compensé par l'olfaction.

RQ: L'**agueusie** est l'absence totale de goût et la **dysgueusie** est une altération du goût. De nombreux médicaments altèrent le goût.

La langue participe à la mastication en replaçant les aliments sous les tables dentaires. Elle mélange l'aliment à la salive pour les transformer en un bol alimentaire (bolus = morceaux).

Au moment de la déglutition, la langue propulse le bol alimentaire en arrière dans le pharynx.

La langue est constituée de deux types de muscles : intrinsèques et extrinsèques (ces derniers permettent de modifier la position de la langue). Le frein de la langue (situé sous la face inférieure de la langue) maintient la langue sur le plancher et évite ses mouvements vers l'arrière (le cheval de course peut "avaler sa langue").

Le sac réticulo-ruminal contient après les repas, de 70 à 75 % de la matière sèche du tube digestif qui sera retenue à ce niveau de 30 à 70 h en moyenne.

Au niveau du rumen et du réseau règne une activité rythmique et synchrone dont les différentes parties se contractent successivement dans un ordre bien déterminé, se reproduisant avec une grande régularité; ce qui permet de faire de ces deux réservoirs **une seule unité fonctionnelle**.

Le réseau présente périodiquement une onde de contractions généralement double, la seconde étant plus puissante que la première. L'ensemble de cette onde de contractions dure environ cinq secondes et le phénomène se reproduit à peu près toutes les minutes. A cette période d'activité du réseau, une phase de contraction du rumen se produit, elle est double également. Cette contraction du rumen est plus lente que celle du réseau et dure environ quinze secondes.

Chez l'espèce bovine, la paroi du réticulo-rumen se contracte pendant 15 à 20 secondes, toutes les minutes environ. Ainsi, le réticulo-rumen est un vaste fermenteur animé de mouvements qui vont faciliter les fermentations microbiennes (Figure 25).

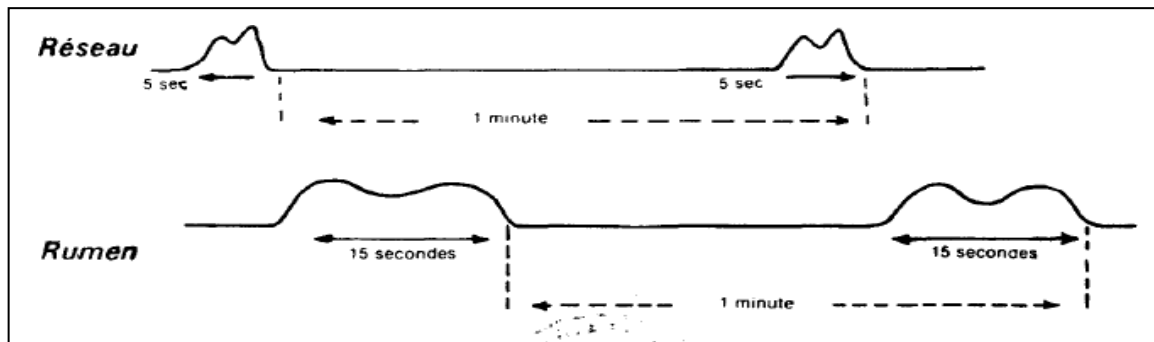


Figure 25: Représentation schématique d'enregistrement des contractions du réseau et du rumen (Ribot., J.J. 1980)

RQ : Chez les ruminants, la mastication des aliments se fait en 2 temps : rapidement au cours de l'ingestion et plus soigneusement au cours de la rumination (activité merycique). La mastication joue un rôle majeur chez les ruminants et le cheval. Elle est plus limitée chez les carnivores.

1.2.2. Mastication mérycique (rumination)

Les ruminants sont des herbivores capables de régurgiter leur nourriture afin de la mastiquer. Un bovin rumine de 8 à 12 heures par jour au pré. La rumination est lente et se réalise en différentes étapes, au cours desquelles les aliments font des allers-retours entre la bouche et une partie des quatre estomacs. Pour que la rumination commence, il faut qu'il y ait une prise alimentaire. L'animal ne va pas beaucoup mâcher son herbe, mais plutôt l'avaler sous forme de brins assez longs. Ces brins descendent dans l'œsophage et vont directement dans le rumen. Les deux premiers pré-estomacs (sac réticulo-ruminal) chez l'adulte ont un rôle de réservoir dans lequel s'accumule et séjourne l'herbe.

2.2.1. Régurgitation du bol alimentaire

Les mouvements de ces deux réservoirs brassent la masse alimentaire et facilitent son ensemencement bactérien. Ces mouvements participent également à la régurgitation physiologique du bol alimentaire qui va pouvoir être à nouveau mastiqué et insalivé : **c'est la rumination.**

Ce phénomène physiologique est périodique, lent, paisible et permet une bonne fragmentation du contenu assez grossier du rumen pour avoir de fines particules faciles à digérer par les microorganismes.

2.2.1.1. Phase d'aspiration œsophagienne

Un animal qui va ruminer s'arrête de manger. Au cours de cette phase, le réseau se contracte, le contenu du rumen passe dans le cardia qui s'ouvre. L'animal inspire fortement (dépression intra thoracique) ce qui permet au contenu du rumen de remonter dans l'œsophage.

2.2.1.2. Phase d'expulsion vers la bouche

Le retour des aliments dans la bouche est dû à une aspiration thoracique (inspiration profonde à glotte fermée) créant une dépression intra thoracique qui aspire littéralement les aliments vers l'œsophage. Le cardia s'ouvre temporairement et la motilité normale du rumen et du réseau tend non seulement à brasser les aliments, mais aussi à les pousser vers l'ouverture du feuillet ou du cardia. Une onde antipéristaltique de l'œsophage amène ensuite les aliments jusqu'à la bouche. Le contenu ruminal remonte de bas en haut le long de l'œsophage, une onde rétrograde due au passage du bol mérycique qui remonte vers la bouche. Elle est suivie par une nouvelle onde de déglutition normale correspondant au passage de l'excédent de liquide, que l'animal ravale. Cette onde antipéristaltique est accompagnée **d'une expiration profonde.**

2.2.1.3. Déglutition

Au niveau de la gouttière jugulaire gauche, du tiers inférieur du cou, une onde descendante passe le long de l'œsophage, elle correspond à la déglutition de la dernière bouchée mastiquée. L'animal étend alors la tête sur l'encolure et exécute un mouvement respiratoire particulier qui se traduit par une brusque augmentation du diamètre transversal de l'abdomen et une légère diminution du diamètre transversal du thorax. Ces modifications sont dues à une brusque contraction du diaphragme, elles permettent la vidange vers l'omasum et contribuent à l'élimination des gaz de fermentation par la bouche : **c'est l'éructation.**

2.2.1.4. Mastication mérycique

Les éléments grossiers de la ration ne pourront pas transiter par le sphincter du feuillet, ils seront préalablement réduits grâce au mécanisme de rumination ou mérycisme (comportement mérycique). La rumination fait partie intégrante du comportement alimentaire. Elle consiste en la régurgitation d'un bol alimentaire calibré prélevé dans le réseau atteignant la cavité buccale grâce à une onde antipéristaltique de l'œsophage, mais les liquides contenus dans le bol sont immédiatement déglutis. Les aliments sont ensuite mastiqués et insalivés abondamment, puis de nouveau déglutis.

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

Une vache peut mastiquer de 50 à 70 fois par minute et pendant 10 à 12 heures par jour, soit 40000 à 45000 mouvements de mâchoire par jour.

✓ Rôles de la rumination

Le rôle de la rumination est principalement double:

- Endommager la structure interne des digesta régurgités pour favoriser leur digestion;
- Réduire la taille des particules du matériel réfractaire de façon à ce qu'il puisse quitter le rumen. Ce dernier aspect serait la fonction essentielle de la rumination, tout en favorisant l'apport massif de salive pour tamponner le pH du milieu ruminal (seconde mastication et nouvelle insalivation).

2.2.1.5. Phase de repos

Une onde de déglutition normale correspond au passage de l'excédent de liquide, que l'animal ravale. Le ruminant se met alors à mastiquer, lentement, régulièrement, la partie solide qui est restée dans la bouche. Enfin il avale et, après **un temps de repos de cinq secondes** environ, un nouveau cycle va recommencer (Figure 26).

Ces cycles de rumination ont lieu pendant un certain temps dit « période de rumination » à laquelle font suite des moments de repos. Les périodes se répètent 14 à 15 fois par jour chez la vache, un peu moins chez le bœuf et seulement 5 à 8 fois par 24 heures chez le mouton. En moyenne, les bovins passent de 6 à 10 heures par jour à ruminer.

2.2.1.6. Insalivation

La salive est constituée d'un mélange de sécrétions dont la composition varie selon les glandes qui les produisent. C'est un liquide plus au moins alcalin, incolore ayant un pH de 6 à 6,7 chez les monogastriques, un **pH voisin de 8,1 chez le bovin et 8,6 chez le mouton**.

Le rumen n'ayant pas de sécrétion propre, la salive fournit environ 70% de l'eau qui entre dans cet organe et apporte la quasi-totalité des ions bicarbonate et du phosphate de Ca et P.

La vache adulte produit plus de 200 l de salive par jour. La salivation joue un rôle important en participant à la régulation des conditions physico-chimiques régnant dans le rumen et dans les pré-estomacs des ruminants (teneur en eau, acidité, vitesse de vidange, recyclage de l'azote).

En plus de l'eau qui est l'élément majeur (99%), **la salive contient des cations (K⁺, Na⁺), des anions (HCO₃⁻, Cl⁻, HPO₄²⁻) et de l'urée (10 à 35 ml / 100 ml)** qui peut représenter près de la moitié de l'azote total et **des AGV (acétate, propionate, butyrate)** provenant du sang.

La salive des ruminants (cheval compris) **ne contient pas de ptyaline** qui a une action sur l'amidon, dextrines....

✓ Rôle de la salive

- Facilite le transfert des aliments qui sont peu mastiqués au cours de l'ingestion vers le rumen, et favorise leur retour dans la bouche au cours de la rumination.
- Lubrifie les aliments grâce à sa richesse en mucus, au cours de la mastication et de la déglutition.
- Apporte chez les ruminants (aux microorganismes du rumen) certains nutriments (azote uréique, Mg^{2+} , HPO_4^{2-})
- Stabilise le pH du contenu ruminal entre les valeurs 6,0 et 7,0 correspondant aux conditions optimales de la croissance microbienne grâce pouvoir tampon (compte tenu de sa composition en électrolytes).

Les bovins, comme les ovins ont des petites glandes salivaires, ce qui est caractéristique des ruminants qui pâturent et semblent produire des quantités de salive comparables par kg de MS ingérée. La salive est sécrétée en quantité importante jusqu'à plus de 100 à 200 litres par jour chez un bovin et 10 à 15 litres par 24 heures chez les petits ruminants, pour un équin 40 l / jour. Les caprins boivent moins que les ovins. Par contre, leur production de salive semble plus élevée.

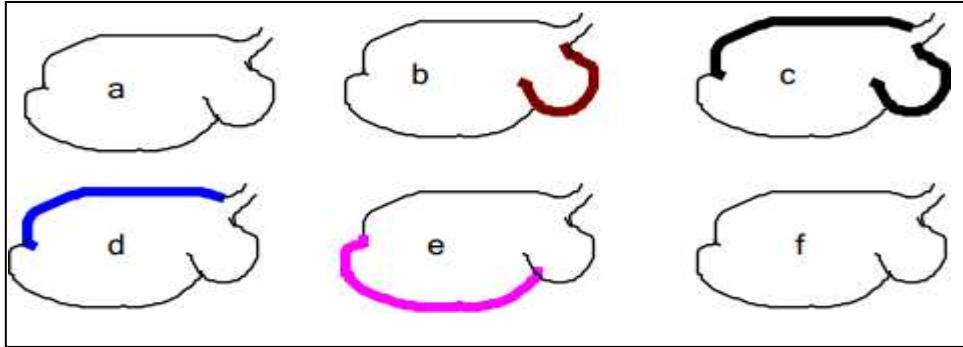
2.2.1.7.Brassage

Après le passage de l'aliment dans le rumen, la paroi est irritée par les fibres végétales, ce qui déclenche des contractions rythmiques qui permettent de ramollir et homogénéiser le contenu au niveau du rumen. L'activité des deux réservoirs rumen- réseau est liée et on peut reconnaître une évolution cyclique de leurs mouvements dont les différentes parties se contractent successivement dans un ordre bien déterminé (cycle de 3- 5 minutes) (Figure 26).

Chez l'espèce bovine, la paroi du réticulo-rumen se contracte pendant 15 à 20 secondes, toutes les minutes environ (voir figure 25 du même chapitre), ce qui va faciliter les fermentations microbiennes. L'intensité de ces contractions dépend de la nature des fibres qui doivent avoir plusieurs millimètres de longs.

Le rumen est un fermenteur anaérobie où la digestion microbienne se déroule en continu. Les mouvements de ce réservoir **brassent la masse alimentaire** et facilitent **son ensemencement bactérien**.

Ces mouvements participent également à la régurgitation physiologique du bol alimentaire qui va pouvoir être à nouveau mastiqué et insalivé : **c'est la rumination**. Ensuite, ils permettent la vidange vers le feuillet. Puis ils contribuent à l'élimination des gaz de fermentation : **c'est l'éruclation**.



(a) : Rumen au repos, (b) : contraction du réseau, (c) : passage de l'onde de contraction du réseau à la partie antérieure du rumen, (d) : contraction de la partie postérieure du sac dorsal, (e) : contraction de la partie postérieure du sac ventral, (f) : rumen au repos

Figure 26 : Cycle de contraction du rumen réseau (Anonyme 3 : consulté le 23/10/2019).

Chapitre 5

Digestion microbienne des aliments chez les ruminants

1. Digestion microbienne

Chez les ruminants, les aliments sont soumis à des actions microbiennes (digestion chimique) avant de subir l'action des enzymes du tube digestif. Le rôle principal de ces actions microbiennes est d'assurer la dégradation de la cellulose qui représente une fraction très importante des aliments des herbivores. **À la naissance, le veau nouveau-né possède un tube digestif stérile.** Sa flore va se constituer progressivement **en 48 heures.** À partir de l'âge de 2 semaines, la consommation de fourrage en petite quantité va être à l'origine d'une première évolution du système digestif. Le rumen ainsi que sa flore bactérienne va se développer progressivement.

Le microbiote ruminal est composé par des bactéries, des champignons, des protozoaires (microfaune), et des archées. D'autres hôtes peuvent être aussi observés dans le rumen comme des virus. Ces microorganismes dégradent les glucides en acides gras volatils, transforment une partie des protéines ingérées et hydrolysent les triglycérides et autres esters, puis assurent l'hydrogénation de la majorité des acides gras insaturés. Le rumen abrite donc des conditions physicochimiques très particulières permettant le développement d'un microbiote anaérobie très actif (fermenteur anaérobie).

2. Digestion bactérienne dans le rumen et le réseau

L'ensemble réseau-rumen est le siège d'un véritable écosystème où une grande part des aliments ingérés par l'animal est valorisée. Le contenu du rumen et du réseau représente un véritable milieu de culture très favorable au développement de nombreux germes anaérobies. Il accueille un microbiote diversifié : environ 200 espèces de bactéries (10^{10} à 10^{11} bactéries par ml), des protozoaires (de 10^4 à 10^6 par ml) et des champignons (entre 10^3 et 10^5 zoospores par ml (les zoospores sont des spores mobiles flagellées participant à la reproduction de certains Eumycètes). On trouve également entre 10^7 et 10^9 particules de virus bactériophages par ml. Ce microbiote est en symbiose avec **son hôte : l'animal.**

2.1. Caractéristiques physico-chimiques du milieu

La population microbienne au niveau du réseau-rumen est adaptée à un milieu anaérobie :

- Riche en eau; alimenté par la salive et l'abreuvement (bouillon de culture)
- pH légèrement acide (entre 6 et 7) se maintient constant grâce au pouvoir tampon de la salive. La présence de quantités importantes de bicarbonates de soude et de phosphates bisodiques (salive) permet de neutraliser les acides qui se forment lors des réactions

métaboliques. Le pH baisse dans la période qui suit la prise de repas et augmente avant la prise alimentaire. Les principaux éléments responsables des variations de pH sont : les acides gras volatils (AGV) et l'acide lactique produits par les fermentations, les phosphates de la salive et l'ammoniac provenant de la protéolyse ou de l'uréolyse.

- Température maintenue entre 39° et 41° C soit environ 1°C (au dessus de la température corporelle).
- Pression osmotique constante proche de celle du sang
- Présence de gaz réducteurs (CO₂, CH₄) (maintient des conditions d'anaérobiose strictes)
- Mouvements du rumen-réseau entraînent un brassage continu de la masse alimentaire, donc un ensemencement complet de tous les ingesta et une culture dans toute la masse.
- Alimenté en éléments nutritifs constamment renouvelés par l'apport d'aliments contenant glucides, protéines, lipides et sels minéraux.

2.2. Bactéries

Les bactéries représentent jusqu'à 50 % de la biomasse microbienne totale du rumen, composée essentiellement de bactéries anaérobies strictes non sporulées. Les trois quarts de ces bactéries sont fixés sur des particules alimentaires (hydrolysent les polymères pariétaux). Elles sont constamment éliminées par prédation des protozoaires ruminants ou évacués vers le feuillet et le reste du tube digestif. Mais ces pertes sont compensées par une croissance régulière de la population bactérienne.

Les bactéries sont une source importante de protéines microbiennes, qui fournissent aux ruminants 75 à 80 % des protéines métabolisables. La population bactérienne est variée allant de ceux qui digèrent les glucides (cellulose, hémicelluloses, pectine, amidon, sucres simples) à ceux qui utilisent les acides ou l'hydrogène comme source d'énergie. Le nombre de bactéries et les populations relatives des espèces individuelles varient avec le régime alimentaire de l'animal; par exemple, les régimes riches en aliments concentrés favorisent la prolifération des lactobacilles.

Les bactéries sont également importantes pour la production d'enzymes qui digèrent les fibres (cellulose, hémicellulose), l'amidon et les sucres. Elles peuvent être classées phénotypiquement selon des critères morphologiques (forme et groupement des bactéries, présence ou absence de flagelle, nature de la paroi, type de mobilité, etc.) ou selon des critères physiologiques (voies métaboliques, types de substrats utilisés, etc.). Cette dernière classification conduit aux groupes fonctionnels suivants : bactéries cellulolytiques, bactéries

hémicellulolytiques, bactéries pectinolytiques, bactéries amylolytiques, bactéries protéolytiques, bactéries utilisatrices de lactate.

Les bactéries du rumen sont généralement classées selon leur capacité à dégrader certains substrats et à les utiliser pour leur survie. Elles sont souvent distinguées en fonction de leur activité glucidolytique : fibrolytique ou amylolytique.



Figure 27 : Bactérie isolée du rumen < 5 μm
 10^9 - 10^{10} bactéries/ml de jus de rumen, environ 1 kg de bactéries
 chez une vache, 10% de la MS du RR (Ferran., A. 2012)



Figure 28 : Bactéries fixées sur la muqueuse du rumen 0,01 mm
 (Jouany., JP.1994)



Figure 29 : Vue de différentes bactéries pénétrant dans une
 particule végétale en cours de digestion dans le rumen

Enfin, on peut classer aussi les bactéries ruminales en quatre groupes, en fonction de leur environnement : les bactéries **vivant libres**, associées à la phase liquide ruminale ; les bactéries **associées aux particules alimentaires** ; les bactéries **associées à l'épithélium ruminal** ; et les bactéries **attachées à la surface des protozoaires**.

- La phase solide du contenu ruminal contient environ 75% de la biomasse bactérienne totale, l'adhérence des bactéries de la phase solide est un préalable important à la fibrolyse. Les bactéries qui adhèrent aux fibres produisent un complexe d'enzymes (polysaccharidases et glucosidases) qui leur permet de digérer les parois cellulaires végétales.
- La phase liquide du rumen (bactérie libre) contient environ 25% et environ 1% se trouve au niveau de la paroi ruminale (appelé communauté épimurale) reconnu pour leur forte activité protéolytique et uréolytique.
- D'autres bactéries vivent liées à la surface des protozoaires (1-10% de la flore totale) (Figure 30).

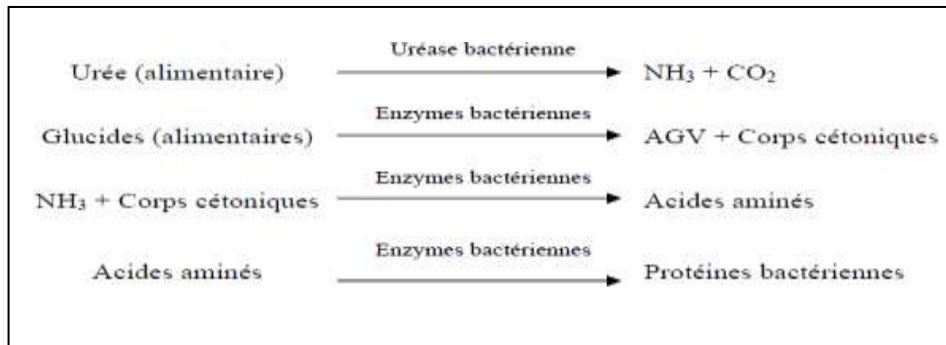


Figure 30: Séquences impliquées dans l'hydrolyse de l'urée et dans son incorporation par les bactéries ruminales (Satge., B. 1993)

2.3. Protozoaires

Les protozoaires ruminiaux représentent 10⁶ organismes/ml de liquide ruminal et ils pèsent jusqu'à 50 % de la biomasse microbienne totale. Les protozoaires ciliés sont plus nombreux que les flagellés. Ce sont des organismes eucaryotes unicellulaires microscopiques. Ils sont de taille variable, 20 à 100 fois plus grands que les bactéries mais 10⁴ fois moins nombreux. Le développement des protozoaires dépend du contact avec d'autres ruminants par la salive, l'air et la nourriture.

La plupart des protozoaires sécrètent des enzymes (protéolytiques, fibrolytiques, amylolytiques) participant à la digestion des particules ingérées.

Les protozoaires sont des prédateurs des bactéries et récupèrent les acides aminés, les peptides et les acides nucléiques bactériens pour les incorporer dans leur propre organisme (une seule cellule protozoaire peut avaler jusqu'à plusieurs milliers de bactéries en une heure, de sorte qu'ils jouent un rôle très important dans la stabilité de la population microbienne du rumen).

La nourriture influence la quantité et la composition en protozoaires. Ils sont très sensibles à la non nutrition et peuvent disparaître en 2 à 3 jours de diète. Si l'alimentation est riche en glucides, les protozoaires croissent rapidement, puis stockent l'amylopectine assurant une fermentation graduelle qui évite la formation d'acide lactique. Le changement alimentaire doit être progressif au risque d'entraîner la mort des ciliés, sensibles au pH acide. Les protozoaires **ont diverses activités**, ils améliorent la digestibilité, uniformisent la fermentation entre les repas, ils sont surtout importants pour les faibles rations.

- Les protozoaires cellulolytiques et hémicellulolytiques digèrent les particules végétales. Différents protozoaires (holotriches) ont un rôle positif dans la dégradation de l'amidon (mais moins rapide que celui des bactéries).

La dégradation de l'amidon conduit à la formation d'acide butyrique, H₂, et CO₂ majoritairement et un peu d'acides propioniques et lactiques.

- Les protozoaires ciliés participent aussi au métabolisme glucidique dans le rumen car ils ingèrent les particules alimentaires et les digèrent à l'intérieur de leurs vacuoles.
- D'autres protozoaires peuvent consommer l'acide lactique, limitant ainsi les risques d'acidose.
- Certains types de protozoaires sont capables d'éliminer l'oxygène ayant ainsi un effet stabilisant sur l'anaérobiose.

Mais la plupart des protozoaires dégradent les protéines très efficacement et libèrent de l'ammoniac. Ainsi, ils utilisent une partie des protéines qui représentent près de 25 % des protéines microbiennes disponibles pour l'animal. Les protozoaires ciliés produisent une grande quantité d'hydrogène, qui est un substrat pour les méthanogènes.

Les protozoaires ciliés sont composés de deux groupes : les entodiniomorphes et les holotriches. Les hémicelluloses sont fortement dégradées par les entodiniomorphes alors que les holotriches fermentent plutôt les sucres solubles excepté le mannose et la glucosamine.



Figure 31 : Protozoaire 20-200 µm 10⁴ à 10⁶ /ml de jus de rumen environ 2 kg de protozoaires chez un bovin (Ferran., A.2012)



Figure 32: Plusieurs protozoaires ciliés du rumen appartenant au genre *Ostracodinium* sp. qui attaquent une tige végétale (Jouany., J.P. 2011)



Figure 33 : Le protozoaire cilié du rumen *Polyplastron multi vesiculatum* ayant ingéré de nombreux grains d'amidon (Jouany., J.P. 2011)



Figure 34 : Détail de l'ingestion d'une fibre végétale par le protozoaire cilié du rumen *Ostracodinium* sp. participant à la dégradation physique d'une tige de luzerne (Jouany., J.P. 2011)

2.4. Champignons

Les Champignons du rumen sont anaérobies stricts, ce qui est exceptionnel dans le groupe des champignons. Ils ne possèdent pas de mitochondries, ni de cytochromes et assurent uniquement la fermentation de tissus cellulotiques. Ainsi, ils colonisent les tissus lignifiés qui restent dans le rumen, cassent les structures en les dégradant et diminuent la taille des particules. Chez le ruminant adulte, la densité de champignons mesurée par des méthodes de cultures, est comprise entre 10^3 et 10^4 champignons / ml de contenu ruminal. Des densités similaires ont été observées via des techniques de biologie moléculaire. La quantité de champignons dans le rumen chez l'adulte peut varier fortement en fonction du régime alimentaire et du délai entre les repas. Appartenant principalement aux genres *Neocallimastix*, *Piromyces* et *Caecomyces*, les champignons du rumen sont souvent attachés aux fibres composant la phase solide et représentent environ 5 à 10% de la biomasse microbienne totale du rumen. Les champignons du rumen ont un fort potentiel fibrolytique grâce à une forte production de polysidases, qui permettent de dépolymériser la cellulose et les hémicelluloses, et d'hydrolyser les oligosaccharides libérés mais ne dégradent pas la pectine. Les produits terminaux générés par la fermentation des glucides sont du formate, de l'acétate, du lactate, de l'éthanol, du CO₂ et de l'H₂.

L'activité protéolytique des champignons est faible. Leur contribution à la dégradation des glucides cytoplasmiques est peu connue.

Les champignons apparaissent 8 à 10 jours après la naissance chez l'agneau, donc avant l'ingestion de nourriture solide. Ils disparaissent chez 80% des agneaux nourris par des concentrés, mais se stabilisent si la nourriture est peu hydratée. Chez l'adulte, le nombre augmente si l'alimentation est riche en fibres. Les bactéries cellulolytiques diminuent l'activité des champignons. L'élimination des champignons diminue la digestibilité et augmente la proportion de propionate (Tableau 6).



Figure 35 : Champignons (moisissures) 20-200 µm 10^4 /ml
(Ferran., A. 2012)



Figure 36 : Champignons fixés sur des pellicules de soja 0, 1 mm
(Jouany., J.P. 1994)

Tableau 6 : Principaux champignons du rumen (Castillo-González *et al.*, 2014)

Champignons	Produits de fermentation
<i>Neocallimastix frontalis</i>	Lactate, formate, acétate, succinate, ethanol
<i>Piromyces communis</i>	Cellobiose
<i>Orpinomyces joyonii</i>	Glucose

2.5. Archées

Les Archées font partie du microbiote ruminal, connues principalement pour leurs activités méthanogènes, ils utilisent le dihydrogène produit lors de la fermentation des glucides par les bactéries **en anaérobiose** pour réduire le dioxyde de carbone en méthane. Cette réaction est nécessaire car la présence en excès de dihydrogène inhiberait les fermentations et donc le fonctionnement du rumen. Dans le gros intestin, ce sont principalement les bactéries acétogènes qui remplissent cette fonction.

Les Archées ne participent pas directement à la digestion ruminale. Elles forment une population peu abondante et probablement peu diversifiée et encore peu connue. Leur quantité a été évaluée entre 10^8 et 10^9 archées / g de contenu ruminal par des méthodes culturales.

Les archées méthanogènes dans le rumen sont attachées aux particules du rumen, à l'épithélium du rumen et associées aux protozoaires. L'abondance de leur présence au niveau du rumen varie en fonction de la nature des rations, des protozoaires présents, mais aussi en fonction des techniques utilisées pour leurs identifications.

Chapitre 6

Digestion des constituants alimentaires chez les ruminants

1. Digestion dans le rumen-réseau

1.1. Digestion azotée

On peut différencier les matières azotées alimentaires en deux catégories : les protéines (**MAP**), qui peuvent être solubles ou non, et l'azote non protéique (**MANP**) qui regroupe des amides et des acides aminés libres (50% environ), ainsi que des bases azotées, des amines, du NH₃, de l'urée et des nitrates (voir chapitre 1). Dans les plantes fourragères, 75 à 85% de l'azote est sous forme de protéines, 15 à 25% sous forme d'ANP.

Les protéines fournissent les acides aminés nécessaires pour le maintien des fonctions vitales, **la croissance, la reproduction et la lactation**. La plupart des **fourrages et concentrés** sont des sources adéquates de **protéines**.

Les **microorganismes ruminiaux** dégradent une fraction des protéines alimentaires, **cette protéolyse** est principalement réalisée par les bactéries (activité des protéases bactériennes) dont environ 30% à 50% des bactéries isolées du rumen sont capables de lyser **les protéines solubles** chez les ruminants (principalement par les bactéries amylolytiques). La particularité des protozoaires est qu'ils lysent essentiellement **les protéines insolubles**, cette dégradation engendre tout d'abord des peptides puis des acides aminés et enfin de l'ammoniac et des acides gras. Les champignons interviennent dans une moindre mesure.

La dégradation des protéines se fait en étapes successives : chaque réaction permet de réduire la taille du peptide utilisé. Les acides aminés sont alors soit désaminés par des espèces bactériennes spécifiques, soit directement incorporés par les micro-organismes pour former leurs propres protéines. La désamination conduit à la formation de corps carbonés résiduels et d'ammoniac.

Les peptides de grande taille subissent une hydrolyse par des peptidases liées à la membrane extracellulaire des bactéries, cela produit alors des oligopeptides, des di-peptides, des tri-peptides et des acides aminés, qui seront ensuite absorbés par les bactéries.

Les peptides de petite taille sont assimilés et dégradés par les bactéries en acides aminés à l'aide d'enzymes intracellulaires. Ces acides aminés servent de facteurs de croissance aux bactéries cellulolytiques.

Les acides aminés, d'origine alimentaire ou produits de l'hydrolyse des protéines, sont soit désaminés en NH₃ et en AGV, soit incorporés dans les protéines bactériennes.

L'urée, d'origine alimentaire ou salivaire, est très rapidement hydrolysée par des uréases bactériennes : cela engendre la production de NH_3 . Les nitrates sont réduits en nitrites puis en NH_3 (Figure 37).

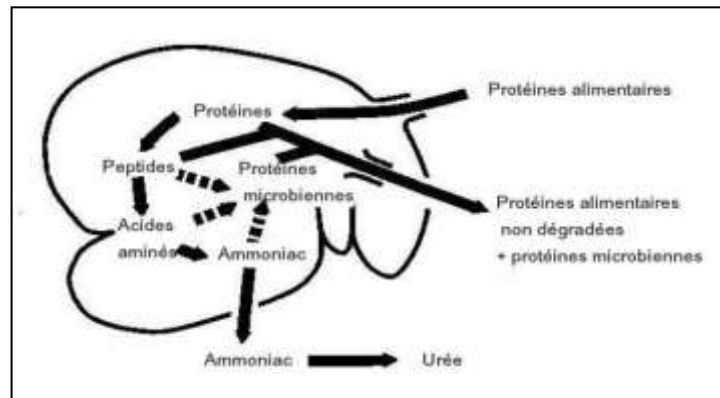


Figure 37 : Devenir des protéines au sein de l'écosystème ruminal (Wallace., RJ. 1986)

Les constituants non protéiques (ANP) sont rapidement dégradés en NH_3 . Les ruminants possèdent la capacité de synthétiser les acides aminés à partir d'azote non-protéique (ANP) au niveau du microbiote ruminal, contrairement aux animaux non-ruminants qui ont besoin d'acides aminés préformés dans leur ration. Des sources d'ANP telles que l'ammoniac ou l'urée peuvent donc être utilisées dans leur ration (Figure 38).

Deux éléments doivent donc être présents en même temps pour qu'il y ait synthèse de protéines microbiennes : des matières azotées et de l'énergie. En présence d'énergie et de chaîne carbonée, l'ammoniac peut ensuite être utilisé pour la synthèse des protéines des bactéries (cellulolytiques) : c'est la phase de **protéosynthèse microbienne**.

Ainsi la quantité de matières azotées microbiennes formées dépend de deux facteurs limitants principaux : la quantité d'ammoniac et la quantité d'énergie présentes dans le rumen-réseau.

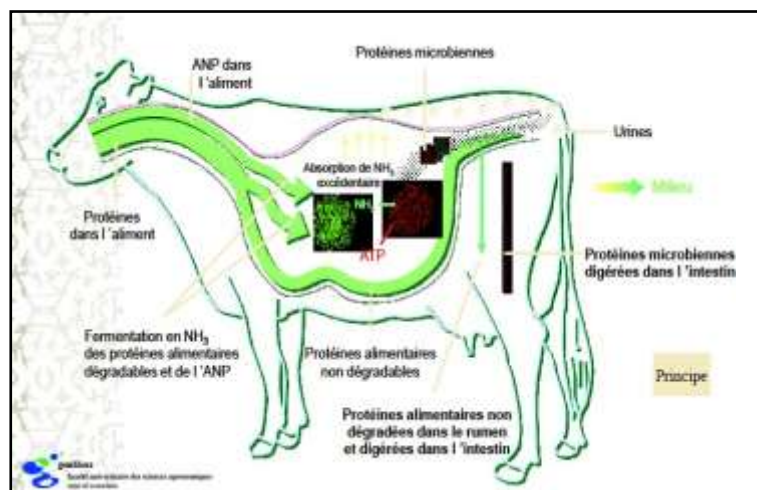


Figure 38 : Digestion des matières azotées (Beckers., Y. 2009)

Quand la production d'ammoniac est supérieure à son utilisation, il sera véhiculé et transformé dans le foie en urée, cette partie de l'urée est alors recyclée par la salive ou par diffusion à travers la paroi du tube digestif. L'uréogénèse nécessite beaucoup d'énergie (ATP).

L'absorption d'ammoniac est conditionnée par le pH (pH élevé entraîne une absorption rapide, par contre un pH bas entraîne une absorption lente) et par sa propre concentration dans le rumen-réseau (50-80 mg/ 100 ml de jus de rumen).

L'urée est le produit final du métabolisme des protéines dans le corps et elle est normalement excrétée par les reins et éliminée par les urines et le lait chez la vache laitière. **Chez les monogastriques, l'urée est entièrement perdue dans les urines**, contrairement aux ruminants, qui possèdent un mécanisme pour conserver l'azote lorsque leur ration est déficitaire. Ainsi l'urée retourne au niveau du rumen et suit un cycle rumino-hépatique où les bactéries peuvent en faire usage et constituer une réserve d'azote (environ 50% de l'urée est synthétisé par le foie).

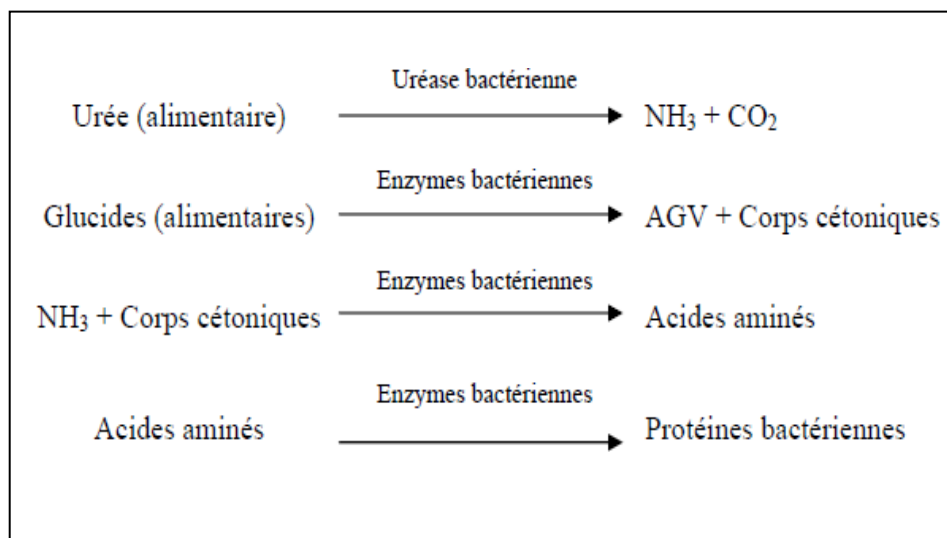


Figure 39: Séquences impliquées dans l'hydrolyse de l'urée et dans son incorporation par les bactéries ruminales (Satge., B. 1993)

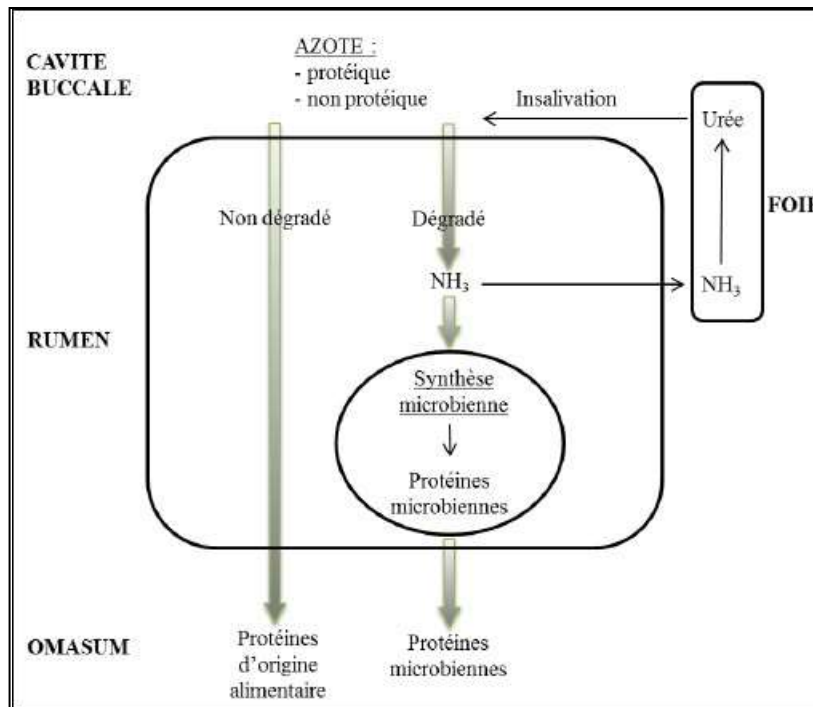


Figure 40 : Le métabolisme ruminal de l'azote (Dusart., C. 2014).

La résistance des protéines alimentaires à l'action des microorganismes ruminants dépend précisément de la nature de la protéine. Les protéines végétales crues (telles que celles présentes dans les fourrages) sont ainsi généralement très dégradables, celles ayant subi un traitement par la chaleur le sont moins.

Les matières azotées échappant à la dégradation dans le rumen-réseau sont constituées uniquement de protéines. Cette fraction variable de protéines qui échappe à la dégradation ruminale se compose principalement de **protéines insolubles**. Ainsi les protéines d'origine microbienne et les protéines alimentaires non dégradées dans le rumen seront ensuite évacuées vers le reste du tube digestif. Leur digestion est similaire à celle rencontrée chez les monogastriques.

Lorsque la quantité d'ammoniac est insuffisante pour les besoins des microorganismes, la digestibilité des aliments tend à diminuer. Par contre, trop d'ammoniac dans le rumen entraîne un gaspillage d'azote et la possibilité d'intoxication et la mort dans le cas extrême (Figure 39-40).

1.2. Digestion des glucides

Le microbiote ruminal et du réseau possède une large activité enzymatique pour hydrolyser les constituants glucidiques fibreux (cellulose, hémicelluloses, pectines) et l'amidon de la ration. Les micro-organismes s'attachent aux particules alimentaires et secrètent des enzymes (hydrolytiques microbiennes) qui permettent de rompre les liaisons entre les oses simples qui

composent les polymères complexes (**c'est l'hydrolyse**) libérant ainsi des unités de glucides simples ou oses (hexoses ou pentoses) principalement du glucose, du fructose, du xylose et des acides uroniques. Les oses simples issus de l'hydrolyse sont ensuite fermentés pour donner les composants utilisables par le métabolisme de l'animal, principalement les AGV.

Les glucides pariétaux ne peuvent pas être hydrolysés par les enzymes glycolytiques sécrétées par le tube digestif. Ces dernières ont une action α -glycosidase mais non β -glycosidase. Cependant, ils peuvent être dégradés par les enzymes sécrétées par le microbiote ruminal, capable de produire des β -glycosidases.

La dégradation des constituants pariétaux se fait de la manière suivante:

*Cellulose : 3 types de cellulases agissent en synergie

- Endo β 1-4 glucanase : attaque la cellulose pour former la cellooligosaccharide
- Cellobiosidase : Attaque l'extrémité non réductrice pour former l'unité de cellobiose
- β glucosidase : Hydrolyse les **cellooligosaccharides** et les **cellobioses** pour donner du **glucose**

*Hémicellulose : xylanases dans de nombreuses bactéries

* Pectines Hydrolyser par des enzymes pectinolytiques

La digestion de l'amidon se fait par des bactéries amylolytiques. Les glucides sont **fermentés** par les microorganismes du rumen et vite **métabolisés** afin de produire **de l'ATP nécessaire au métabolisme microbien**. La fermentation est réalisée en deux étapes consécutives :

D'abord, la transformation des oses simples en acide pyruvique (**métabolite intermédiaire**) celui-ci subit une dégradation ultérieure, qui va aboutir à la formation d'un mélange d'AGV qui sont absorbés à travers l'épithélium des papilles ruminales et à travers les parois du feuillet et du réseau et constituent la principale source d'énergie pour l'animal (fournissent 60 à 80 % de l'énergie totale pour besoin à l'entretien). Au cours de cette fermentation, il y a formation de différents AGV produits dans le rumen, leur proportion varie en fonction du régime alimentaire de l'hôte (Tableau 7). D'une manière générale, un aliment riche en cellulose conduit à une production de:

-**Acide acétique (C2)** représente jusqu'à 70% des AGV produits, en pourcentage molaire. L'acide acétique est un important fournisseur d'énergie par le cycle de Krebs via l'acétyl CoA. Il n'est pas glucoformateur. Il permet la synthèse des lipides corporels et des matières grasses du lait.

-**Acide propionique (C3)** représente près de 20% des AGV produits. L'acide propionique est l'acide gras volatil glucoformateur par la néoglucogénèse. Il donne aussi du glycérol et des acides gras longs.

-**Acide butyrique (C4)** représente environ 10 à 15% des AGV produits. Une ration riche en amidon aboutit à une augmentation de la proportion C3 qui peut atteindre 30%. L'acide butyrique est produit en faible quantité par rapport aux autres AGV. Il sert essentiellement à la synthèse des acides gras courts et moyens de la matière grasse.

-**AGV mineurs** 2-5 %.

Tableau 7: Influence du régime alimentaire sur la composition du mélange d'AGV dans le rumen de la vache laitière (Jarrige *et al.*, 1995)

Composition en AGV (%)			
	Acide acétique C2	Acide propionique C3	Acide butyrique C4
Foin de graminées	72	17	7
Foin (44%) + orge (56%)	61	30	8

L'acide lactique est un intermédiaire de cette chaîne de dégradation, du CO₂, du CH₄ et de la chaleur sont également produits au cours de ce processus. Les gaz produits lors des fermentations, le CO₂ et le CH₄ sont éliminés par éructation, une vache évacue approximativement **300 à 400 g de gaz/jour** (Figure 41-42).

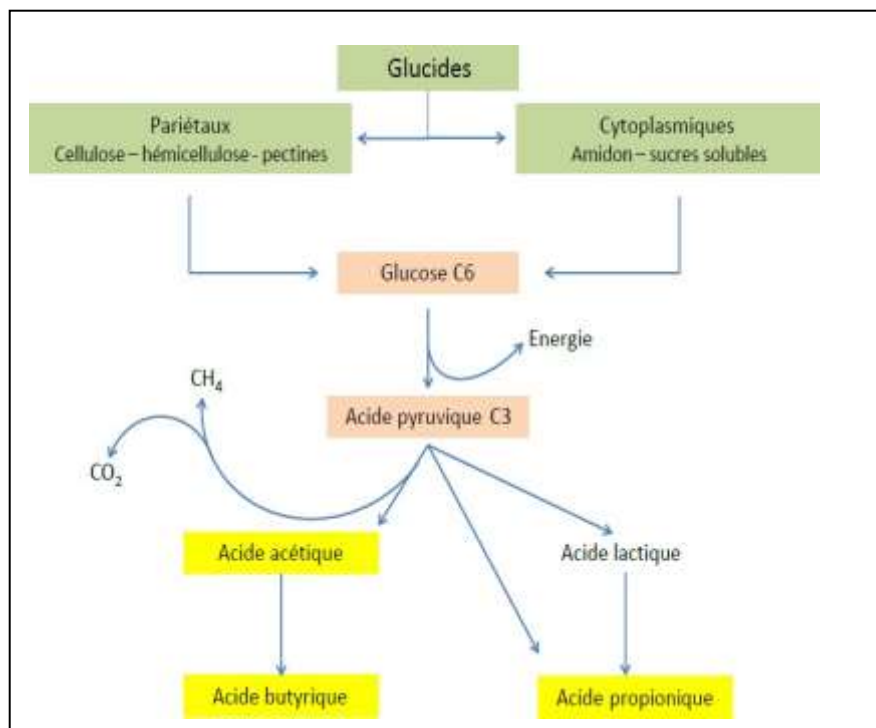


Figure 41: Schéma de la digestion des glucides dans le rumen (Cuvilier *et al.*, consulté le 10/01/2020)

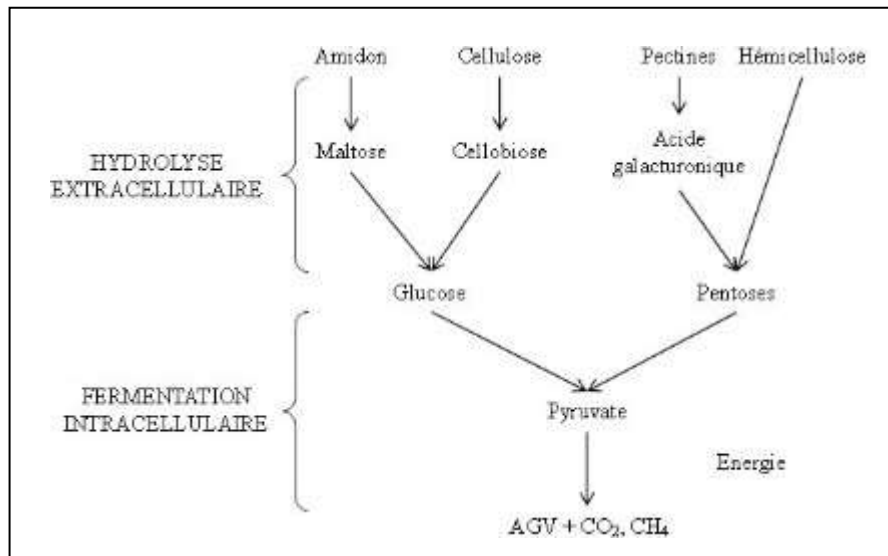


Figure 42 : La dégradation et l'utilisation des glucides par les bactéries ruminales

(Meynadier et al., consulté le 23/02/2020)

1.3. Digestion des lipides

Les lipides ne représentent généralement que de 2 à 5% de la plupart des aliments des ruminants, ce qui est relativement peu par rapport aux teneurs en glucides et en matières azotées. Ils sont en général apportés dans la ration sous forme estérifiée, soit sous forme de triglycérides dans les aliments concentrés, soit sous forme de glycolipides et de phospholipides dans les fourrages verts (60-70% des acides gras totaux).

Les lipides sont constitués d'acides gras non saturés en C18 : Acide linoléique dans les plantes fourragères.

Le métabolisme lipidique dans le rumen est caractérisé par l'existence de deux phénomènes concomitants, d'une part une lipolyse des triacylglycérols alimentaires suivie d'une hydrogénation des acides gras (environ 80% à 92% des acides linoléiques et linoléiques sont hydrogénés dans le rumen), et d'autre part une synthèse lipidique réalisée par les microorganismes du rumen.

Les lipides alimentaires sont hydrolysés par les microorganismes du rumen, ce qui permet la production de glycérol et d'acides gras libres. Le glycérol formé est rapidement fermenté en AGV, alors que les acides gras insaturés sont fortement remaniés par les microorganismes du rumen.

Les acides gras libres, fixés aux particules alimentaires quittent le rumen, passent dans la caillette, puis dans l'intestin grêle, où ils sont digérés et absorbés.

Les microorganismes du rumen synthétisent des lipides microbiens, caractérisés notamment par la présence d'acides gras ramifiés. Lorsque ces microorganismes quittent le rumen et passent dans la caillette, ils sont tués et désintégrés par le suc gastrique. Ceci permet la libération des lipides microbiens, les acides gras libres microbiens rejoignant le pool d'acides gras libres pour subir la digestion et l'absorption intestinales (Figure 43-44).

Le degré de saturation des AG a des conséquences directes sur la nutrition et la santé des consommateurs de produits issus de ruminants. En effet, il a été montré, chez l'homme, que les AGS (acides laurique, myristique et palmitique) ont un rôle procarcinogène et pro-athérogène alors que les insaturés (acides oléique, polyinsaturés oméga 3) ont un rôle anti-carcinogène et anti-athérogène.

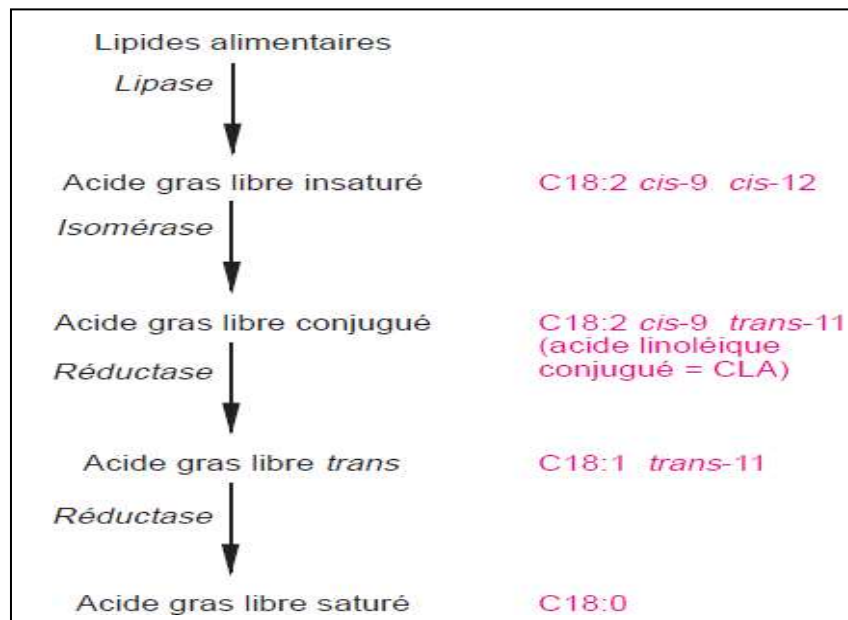


Figure 43 : Lipolyse et hydrogénation des acides gras dans le rumen (Sauvant., D et Bas., P. 2001)

1.4. Minéraux

Les macro-éléments et les oligo-éléments se trouvent sous des formes chimiques variées dans les aliments. La forme sous laquelle ils se trouvent conditionne leur absorption au niveau du tube digestif.

Chez les non ruminants, c'est tout l'intestin grêle et une grande partie du colon qui sont le siège de l'absorption. Chez les ruminants, ce sont le feuillet et les intestins. L'absorption des vitamines dépend de leur solubilité, ainsi les vitamines hydrosolubles sont absorbées en même temps que la solution d'électrolytes. En revanche, les vitamines liposolubles (A, D, E, K) se fait avec les lipides.

De nombreuses interactions existent entre les minéraux. Ainsi, au niveau de l'intestin grêle, l'absorption du Ca est corrélée positivement à la concentration en phosphore inorganique, mais négativement à celle en magnésium.

L'absorption du calcium est limitée lorsqu'il est présent dans l'aliment sous forme d'oxalates de calcium.

Enfin, l'absorption de certains éléments peut également être modulée par le statut physiologique de l'animal en cet élément. Par exemple, l'absorption intestinale du Ca est augmentée lorsque les concentrations en calcium dans le sang sont faibles et ce, grâce à la sécrétion de vitamine D active.

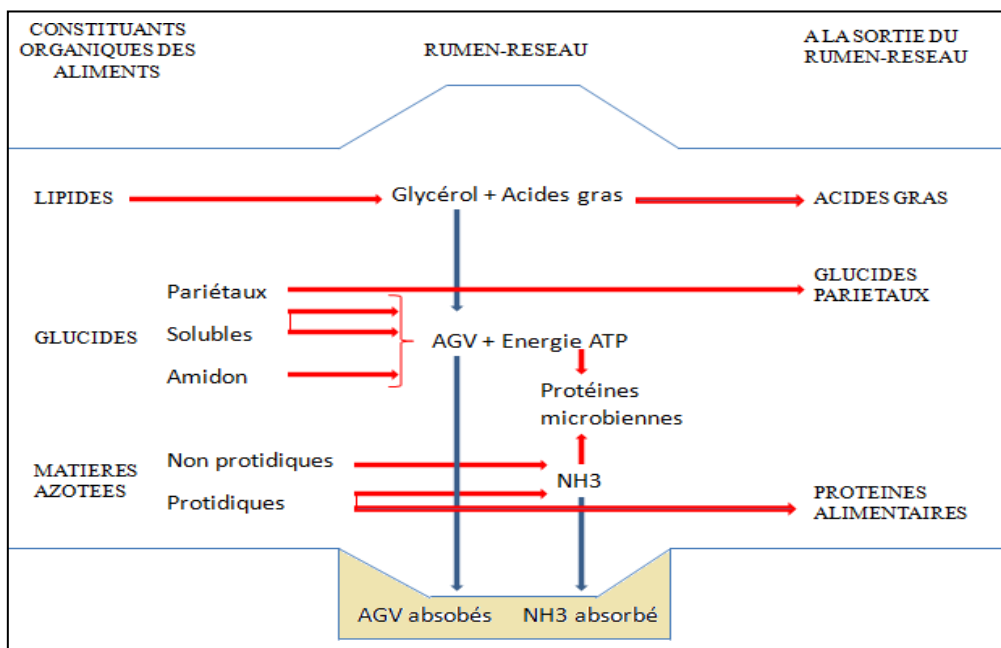


Figure 44 : Schéma résumant la dégradation des constituants organiques des aliments dans le rumen-réseau (Boye., M. 2014)

2. Digestion dans le feuillet

D'une capacité d'environ 10 litres, le feuillet constitue une zone de transition entre le rumen-réseau où la digestion est initiée par des fermentations et la caillette, où la digestion est essentiellement enzymatique. Le feuillet est dépourvu de sécrétions digestives mais la présence de nombreuses fines lamelles permettent des échanges d'eau et de sels minéraux se traduisant par une augmentation de la teneur en matière sèche du contenu. Le feuillet fonctionne comme un filtre : les gros brins d'herbe ne peuvent pas descendre, seules les particules de moins de 2 mm de long peuvent traverser le feuillet. Ainsi, il régularise le transit digestif et prépare le repas de la vache à la digestion vraie qui se fera dans la caillette. C'est le lieu aussi d'importante absorption d'eau et de sels minéraux surtout le sodium et le potassium substances contenues dans la "bouillie" d'herbe et de micro-organismes.

Le sodium et le phosphore sont récupérés dans le sang et retourneront dans la panse par l'intermédiaire de la salive. Le reste des acides gras volatils peut aussi être absorbé, environ 50% des AGV qui pénètrent dans le feuillet. Ils représentent la source majeure d'énergie pour l'animal ainsi la motricité du feuillet a pour but d'assurer une absorption d'eau et un émiettement mécanique des aliments.

3. Digestion dans la caillette

Elle correspond à l'estomac des monogastriques. En forme de poire, elle se termine par le sphincter pylorique (20l bovins, 2l ovins, 2 à 4l caprins)

Les digesta arrivent librement dans la caillette et y séjournent très peu environ une demi heure jusqu'à 1 heure de temps. La caillette sécrète de l'acide chlorhydrique et de nombreuses enzymes digestives, le pH est bas en moyenne 2-3. Les bactéries et les protozoaires sont tués par l'acidité du milieu.

Le suc gastrique est riche en pepsine et ne contient pas de lipase. Il y a une lyse des parois bactériennes et une dissociation des bactéries fixées et des particules grâce au rôle important du lysozyme présent chez les ruminants. La caillette digère ainsi la majorité des graisses (lipides) et les protéines végétales qui ont échappé à la fermentation dans la panse. La caillette digère aussi les protéines que les bactéries ont formées dans la panse. Cela représente de 0,5 à 2,5 kg de protéines par jour, à partir de l'herbe ingéré.

4. Digestion dans l'intestin grêle

Après la caillette, les digesta progressent rapidement dans les parties antérieures de l'intestin grêle. Le pylore étant toujours entrouvert, laisse un passage continu du contenu de la caillette vers le duodénum.

Les mécanismes de la digestion et de l'absorption dans l'intestin sont les mêmes que chez les monogastriques, mais les substances qui y pénètrent sont différentes.

Les enzymes pancréatiques principalement les nucléases sont plus sécrétées chez les ruminants que chez les monogastriques et interviennent avec d'autres substances enzymatiques dans la digestion des cellules microbiennes. La sécrétion de suc pancréatique est continue, avec des phases d'augmentation lors de la prise d'aliments. Cette sécrétion et l'activité des divers enzymes dépendent beaucoup de la nature de l'alimentation. L'ensilage augmente l'activité de la trypsine et de l'amylase, alors que la paille diminue l'activité liposique et trypsique, mais augmente l'activité amylolytique.

La bile des ruminants a une couleur verte marquée, car elle contient beaucoup de biliverdine. La sécrétion biliaire a le même rôle et se fait comme chez les monogastriques.

L'intestin présente des mouvements pendulaires, de segmentation rythmique, péristaltiques et antipéristaltiques. Ces mouvements sont plus ou moins accusés selon les portions intestinales intéressées, mais leur rôle est toujours de brasser, mélanger le contenu intestinal pour en favoriser l'absorption et en assurer le transit jusqu'à formation des fèces.

4.1. Glucides

Presque la totalité de l'amidon est dégradée dans le rumen-réseau (90-95%), le reste qui n'est pas dégradé est hydrolysé en maltose puis en glucose dans l'intestin grêle. Cela concerne les rations mixtes riches en grains de maïs et de sorgho. Les glucides pariétaux ne sont pas dégradés au niveau intestinal.

L'apport alimentaire de glucose fournit en moyenne 5% de l'énergie absorbée puisque celui-ci est transformé dans le rumen en AGV.

4.2. Matières azotées

Le transit des digesta est très rapide au niveau intestinal, ainsi la digestion et l'absorption ont lieu dans le deuxième tiers de l'intestin grêle mais elles sont faibles dans l'iléon.

Il y a deux types de matières azotées, alimentaires et microbiennes (protéines vraies), constituées à 80% de protéines assez bien pourvues en acides aminés indispensables, sauf en acides aminés soufrés.

L'azote microbien représente plus de la moitié du flux d'azote entrant dans le duodénum (50-90%).

L'absorption est le passage de matériaux de la lumière intestinale vers le milieu extérieur via les cellules absorbantes. Elle a lieu principalement dans l'intestin grêle, dont la paroi présente une série de replis qui en accroissent considérablement la surface. La digestion des protéines au niveau intestinal n'est pas complète car il reste une partie qui échappe à la dégradation notamment celles des protéines d'origine bactérienne et endogène et une petite partie des protéines alimentaires (Figure 45).

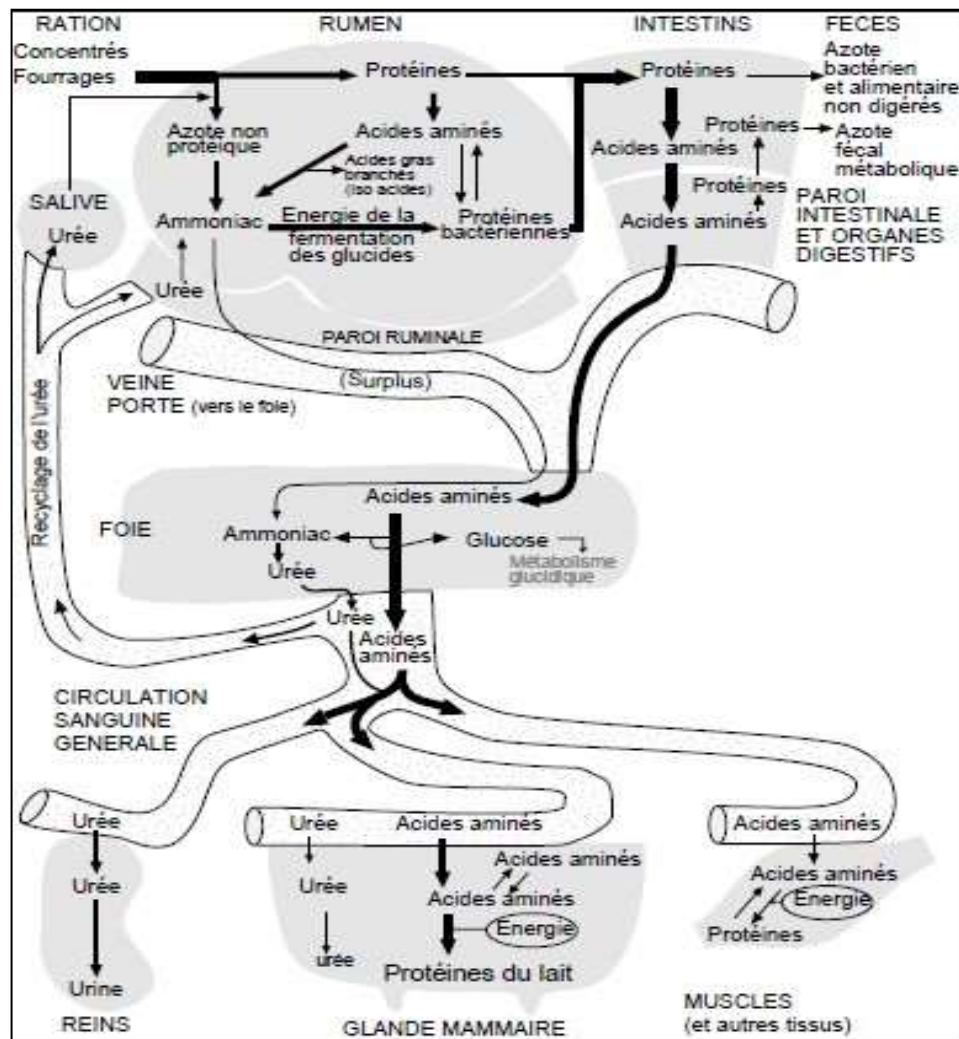


Figure 45 : Vue générale du métabolisme protéique chez la vache laitière (Michel A., Wattiaux : Consulté le 26/11/2020)

4.3. Lipides

Les microorganismes du rumen synthétisent des lipides microbiens, caractérisés notamment par la présence d'acides gras ramifiés. Lorsque ces microorganismes quittent le rumen et passent dans la caillette, ils sont tués et désintégrés par le suc gastrique. Ceci permet la libération des lipides microbiens, les acides gras libres microbiens rejoignant le pool d'acides gras libres pour subir la digestion et l'absorption intestinales.

Cette digestion au niveau intestinal se fait grâce à la bile et au suc pancréatique. La bile apporte des phospholipides facilitant la mise en solution micellaire des acides gras insaturés. Les lipides apportés par la bile au niveau du duodénum entraînent une augmentation de la quantité des acides gras insaturés, phospholipides et de cholestérol.

Le milieu duodéal étant particulièrement acide (pH de 2,0 à 2,5), les acides gras non estérifiés se présentent sous forme protonée, c'est-à-dire non ionique, ce qui maintient l'absorption des lipides à la surface des particules. Les phospholipides sont, quant à eux

distribués de façon équitable entre la phase aqueuse et la phase solide du digesta duodéal. Les sels biliaires permettent la séparation des acides gras libres et leur solubilisation dans les structures micellaires. Ce transfert vers la phase micellaire se produit progressivement au fur et à mesure de la progression du bol alimentaire dans le tractus intestinal. Les phospholipases pancréatiques assurent l'hydrolyse des phospholipides et les lipases pancréatiques hydrolysent les triacylglycérols d'origine microbienne ainsi que ceux provenant des huiles alimentaires protégées. Le pH optimal d'activité des lipases étant situé entre 7,5 et 7,8, l'hydrolyse de ces triacylglycérols n'est réalisée que distalement, après la partie moyenne du jéjunum.

4.4. Eau, minéraux, vitamines

L'eau et les électrolytes qui entrent dans l'intestin grêle avec les digesta ou les sécrétions digestives sont réabsorbés.

Les vitamines B sont libérées par la digestion des corps microbiens et absorbées dans l'intestin grêle en quantités bien supérieures aux besoins des ruminants.

L'absorption des vitamines est liée à leur solubilité : les vitamines hydrosolubles telles que du groupe B, sont absorbées en même temps que la solution d'électrolytes, les vitamines liposolubles (ADEK) sont absorbées en même temps que les lipides.

L'absorption du Ca se fait dans la première moitié de l'intestin grêle

La capacité d'absorption de l'intestin est beaucoup moins limitée pour le phosphore que pour le calcium

La plupart des oligo éléments, notamment le cuivre, le zinc et le manganèse sont absorbés en majeure partie dans le duodénum et la partie supérieure du jéjunum.

4.5. Produits finaux de la digestion absorbés dans l'intestin grêle

- Glucose en très faible quantité
- Acides aminés provenant des protéines alimentaires non dégradées dans le rumen et surtout des protéines microbiennes
- Acides gras longs en faibles quantité
- Eau, des minéraux et des vitamines (vitamines du groupe B)

5. Gros intestin

Les résidus de la digestion dans l'intestin grêle arrivent par intermittence dans le gros intestin. Chez les ruminants, la durée totale de transit des aliments dans le tube digestif est influencée par le séjour prolongé dans les pré-estomacs. Avec des aliments marqués, l'excrétion commence au maximum 24 à 25 heures après l'ingestion et dure encore 60 à 70 heures, 80 % des aliments sont digérés et leurs déchets excrétés 90 heures environ après l'ingestion. L'excrétion totale peut n'avoir lieu qu'une dizaine de jours après le repas chez un bovin.

Le volume des fèces dépend du régime alimentaire, le bœuf élimine de 20 à 40 kg d'excréments chaque jour selon sa ration; le mouton excrète 2 à 3 kg de crottes par jour. La fréquence de ces défécations dépend beaucoup du volume et de la consistance des excréments à éliminer.

Il n'y a pas d'enzymes dans le gros intestin, mais il y a une reprise de la digestion microbienne, à ce niveau elle reste moindre que celle observée dans le rumen. Parmi les activités réalisées au niveau du gros intestin :

5.1. Absorption d'eau et des minéraux

C'est au niveau du gros intestin où la majeure partie de l'eau et des minéraux sont absorbés

- *Macro éléments : Le phosphore, calcium, magnésium et chlore. Le sodium est fortement absorbé à ce niveau contrairement au potassium où l'absorption se fait d'une manière plus faible.

- *Oligo-éléments: Zinc, cobalt, cuivre, manganèse.

5.2. Glucides

L'amidon non digéré (sorgho, maïs) dans l'intestin grêle est en partie dégradé par les microorganismes du gros intestin. Les glucides pariétaux qui ont échappé aussi aux fermentations microbiennes peuvent quant à eux subir une seconde fermentation dans le côlon. L'absorption des acides gras volatils issus de la fermentation microbienne de l'amidon et des glucides pariétaux a lieu surtout au niveau du rumen réseau. La partie qui échappe à cette dégradation peut aussi avoir lieu au niveau du caecum. L'activité cellulolytique du contenu du caecum est moins égale à celle du rumen. La capacité amylolytique du gros intestin n'est pas très élevée également.

L'absorption d'ammoniac issu de fermentations microbiennes et d'acides aminés microbiens en faible quantité a lieu également dans le caecum.

5.3. Protéines

Au niveau du gros intestin, il y a aussi une activité microbienne avec protéolyse et synthèse microbienne, mais la quantité d'acides aminés absorbés à ce niveau est très faible.

Le petit intestin est le deuxième organe en importance pour le processus de la digestion protéique. Le chyme se déplace rapidement dans le duodénum et le jéjunum. Par contre, l'iléon possède un temps de rétention supérieur. C'est à ce niveau que les protéases sont les plus actives car le pH devient moins acide.

Les composés alimentaires non absorbés à la fin de l'intestin grêle constituent la fraction alimentaire indigérée. Ces composés transitent vers le caecum puis vers le côlon où une partie est fermentée par la flore endogène.

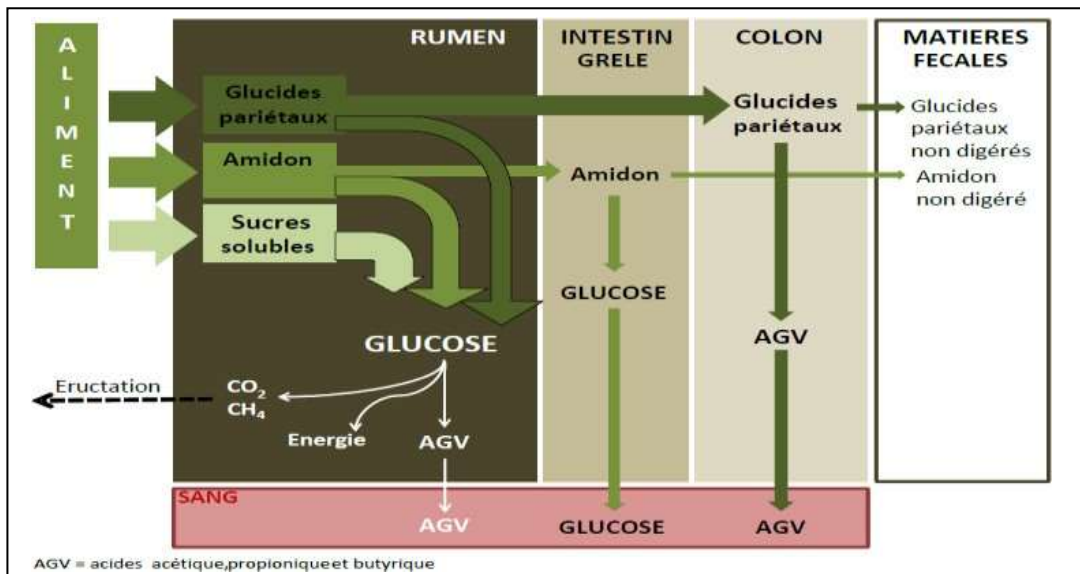


Figure 46 : Schéma de la digestion des glucides chez le ruminant

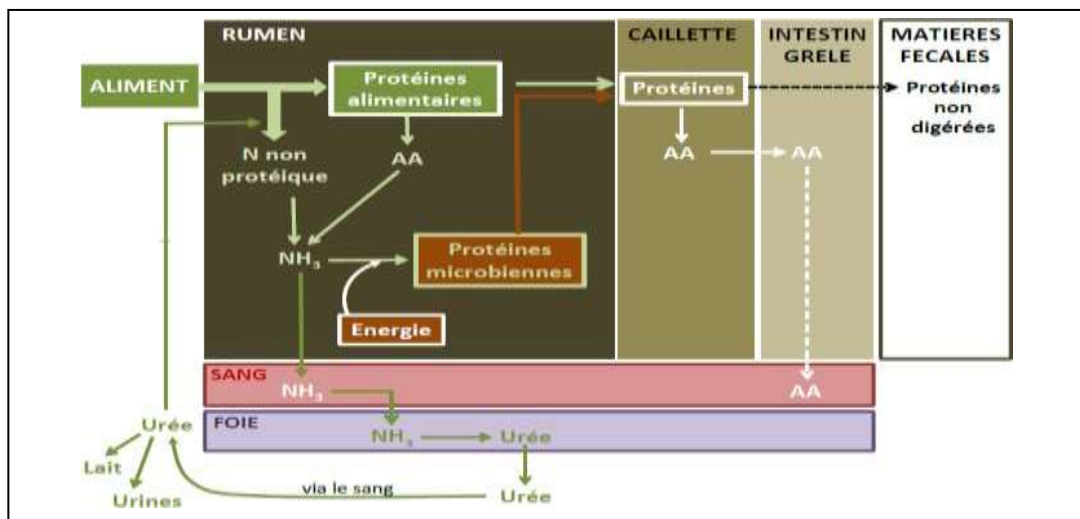


Figure 47 : Schéma de la digestion des matières azotées dans le rumen

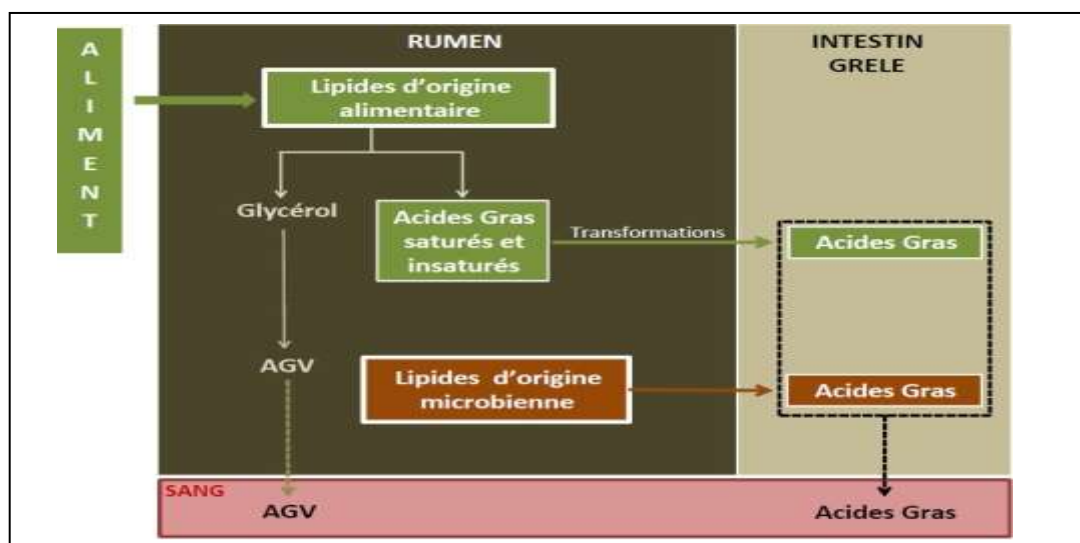


Figure 48 : Schéma de la digestion des lipides chez le ruminant (Cuvelier., C et al., Consulté le 10/01/2020)

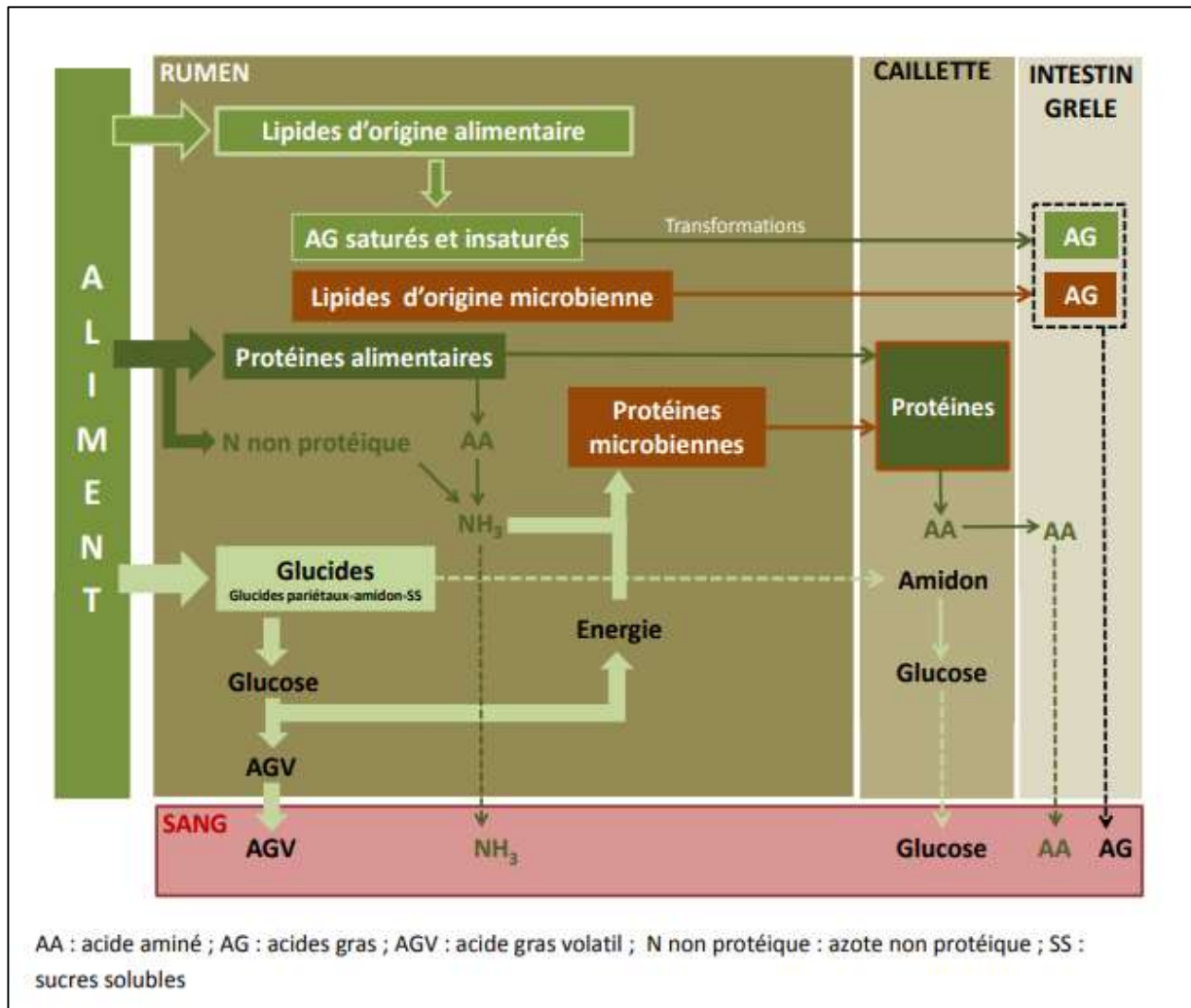


Figure 49 : Schéma simplifié de la digestion des glucides, des lipides et des matières azotées chez le ruminant (Cuvelier., C et Dufrasne., I. 2015)

Chapitre 7

Rappels anatomiques chez la volaille

1. Introduction

L'appareil digestif des oiseaux se décompose en plusieurs segments : la cavité buccale avec la langue et les glandes salivaires, l'œsophage, le jabot, les estomacs sécrétoires et musculaires et l'intestin qui débouche dans le cloaque. Il comprend aussi deux glandes annexes: le foie et le pancréas. La longueur totale du tube digestif est d'environ **2m chez le poulet adulte (Figure 50-51).**

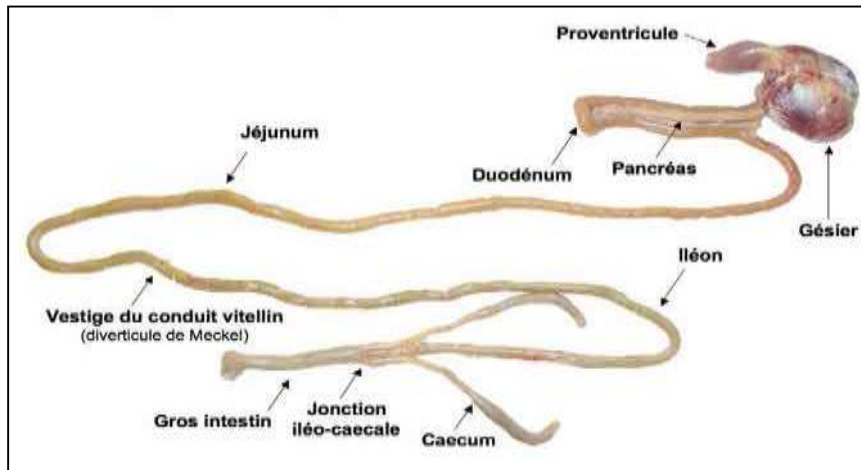


Figure 50 : Appareil digestif chez le poulet (ITAVI, 2015)

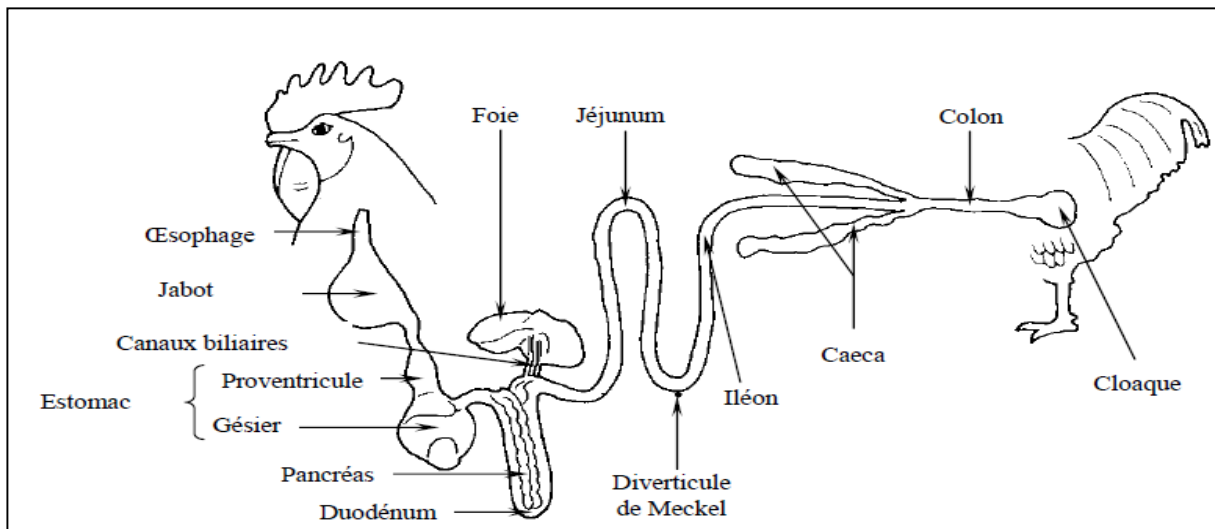


Figure 51 : Tractus digestif du poulet (d'après Moran, 1982)

2. Anatomie de l'appareil digestif

2.1. Cavité buccale

La cavité buccale **ne comprend ni lèvres ni dents**, mais un bec corné, elle est limitée rostralement par les bords (ou tomies) et caudalement par le pharynx. Les limites avec le pharynx sont difficiles à préciser anatomiquement (d'où le nom de buccopharynx ou d'oropharynx donné à l'ensemble bouche et pharynx).

La cavité buccale est recouverte d'un épithélium muqueux, sauf dans sa portion rostrale où le revêtement est corné (rhamphothèque). Le plafond de la cavité buccale est fendu longitudinalement par la fissure palatine. C'est dans cette fissure que débouchent les deux choanes (voies respiratoires) qui sont séparées par l'os vomer. Les oiseaux **n'ont pas de voile du palais**, seul le palais dur existe. Il possède cinq rangées de papilles filiformes chez la poule.

2.2. Bec

Le bec assure la préhension des aliments ainsi que leur fragmentation sommaire. Chez les oiseaux, le bec a une forme morphologique selon les espèces et le reflet d'une adaptation à un régime alimentaire particulier (granivores, rapaces, piscivores, insectivores) par exemple : le bec lamellé du canard lui permet de filtrer la vase. Le bec cylindrique et très long de la bécasse lui permet de rechercher des vers et les larves dans le sol, le bec très court et largement fendu des hirondelles et martinets est apte à la capture des insectes en vol. Les becs forts et coniques (poules, dindons, canaris, etc...) témoignent d'un régime alimentaire granivore (Figure 52).

Le bec permet la classification scientifique ou taxonomie des oiseaux ; sa croissance est continue, l'usure par le frottement des deux mâchoires entre elles ou sur des objets non comestibles est parfois nécessaire. Le bec des poules est fort et conique, il est composé de deux parties : dorsalement la maxille ou mandibule supérieure ; ventralement la mandibule inférieure.

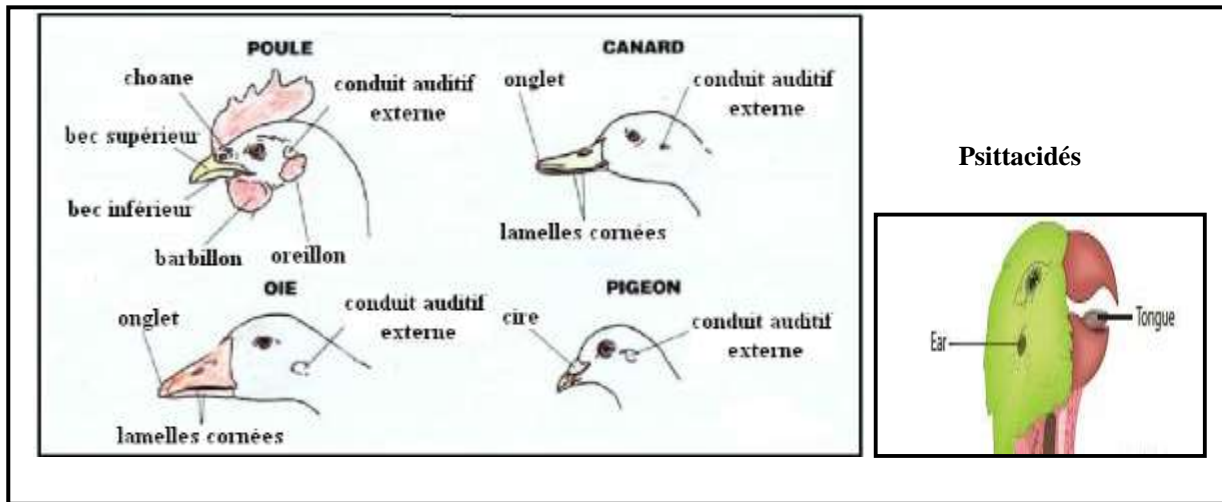


Figure 52 : Différents becs des volailles (Villate, D 2001 ; Doneley, 2016).

2.3. Langue

La langue est un organe mobile sur le plancher de la cavité buccale, elle présente une grande variabilité de taille, de forme et de motilité dans la classe des oiseaux. Chez la poule, elle est triangulaire, limitée en arrière par des papilles filiformes cornées et possède à son apex un pinceau de soies tactiles. L'épithélium corné de couverture lui donne une apparence dure. La langue est soutenue par l'appareil hyoïdien (os et cartilages) et renferme l'entoglosse et ses muscles intrinsèques rudimentaires lui confèrent une souplesse réduite.

2.4. Glandes salivaires

Les glandes salivaires sont groupées en massifs éparpillés. Chaque glande possède plusieurs fins canaux excréteurs, une centaine environ. On distingue les glandes mandibulaires, palatines, maxillaires, sublinguales angulaires crico aryénoïdes et sphéno ptérygoïdes (Figure 53). Les glandes salivaires sont réduites chez certains oiseaux (canards). La salive de la poule possède une amylase dont le rôle essentiel est de lubrifier et de ramollir les aliments.

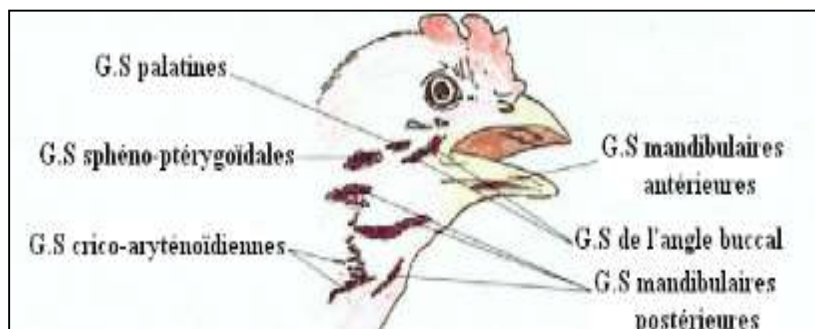


Figure 53 : Glandes salivaires de la poule (Villate, 2001).

2.5. Pharynx

Le pharynx est le carrefour du tube digestif et des voies respiratoires. Organe difficile à délimiter chez les oiseaux (bouche et le pharynx forment une cavité unique : **buccopharynx**). Il est en rapport ventralement avec la trachée et la glotte et dorsalement avec les oreilles moyennes par l'orifice commun chez la poule aux deux trompes d'EUSTACHE.

2.6. Œsophage

L'œsophage est un organe tubuliforme musculo-muqueux qui assure le transport des aliments de la cavité buccale à l'estomac. Il est situé dorsalement puis à droite de la trachée dans son trajet cervical. Chez la poule et le pigeon, il se renfle en un réservoir (le jabot) avant de pénétrer dans la cavité thoracique (Figure 54).

Dans sa portion intra thoracique, l'œsophage redevient médian et dorsal à la trachée. Il dévie vers la gauche après la bifurcation bronchique (syrinx) puis passe dorsalement aux gros vaisseaux du cœur avec lesquels il adhère quelque peu.

Il se termine dorsalement au foie en s'abouchant au proventricule. L'œsophage est tapissé d'une muqueuse aux plis longitudinaux très marqués dans toute sa longueur. Il possède une musculature longitudinale interne très développée et très dilatable qui lui confère l'aspect d'un tuyau passif qui conduit les aliments au gésier d'abord puis le jabot se remplit dans un second temps.

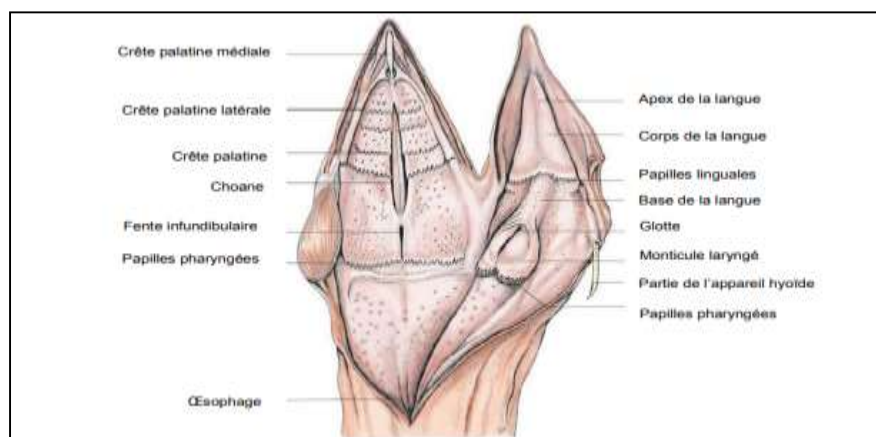


Figure 54: Cavité orale d'une poule suite à son ouverture sur le plan longitudinal (Konig *et al.*, 2016)

2.7. Jabot

Le jabot représente un renflement de l'œsophage en forme de réservoir placé entre les clavicules des oiseaux (à la base du cou, au ras de l'entrée de la poitrine), il adhère dans sa partie ventrale à la peau et aux muscles sous cutanés du cou et dans sa partie caudo-dorsale aux muscles pectoraux droits. Il stocke les aliments, ce qui permet leur ramollissement.

Chez le poulet, c'est un sac ventral très extensible, sa paroi est très mince, il a une musculature lisse peu développée mais riche en fibres élastiques. Le volume du jabot est influencé par le poids, le sexe et la race ; chez la poule pondeuse, le volume du jabot des femelles dépasse celui des mâles de 27% en moyenne.

2.8. Estomac

L'estomac des volailles est constitué de deux parties avec deux fonctions différentes ; **le proventricule ou estomac sécrétoire ou ventricule succenturié** produit de l'acide chlorhydrique et des enzymes pour digérer les constituants alimentaires, **le gésier ou estomac mécanique** broie les aliments grâce aux petits cailloux ingérés par les animaux (spontanément ou via distribution).

2.8.1. Proventricule

Le proventricule est appelé "l'estomac glandulaire" du poulet. C'est un organe avec une cavité ovoïde entouré d'une épaisse paroi. Situé légèrement à gauche dans la cavité abdominale, ventralement à l'aorte, dorsalement au foie qui l'enveloppe partiellement. C'est un renflement fusiforme de 3 à 4cm de long et de 2 cm de large. Il est volumineux chez les oiseaux marins qui avalent des poissons entiers et plus gros chez les jeunes psittacidés. Chez la poule, sa muqueuse est riche en glandes à mucus.

La paroi interne du proventricule est très épaisse et formée de lobules. Il n'y a pas d'accumulation de gaz au niveau du proventricule.

2.8.2. Gésier

Le gésier est situé légèrement à gauche dans la cavité abdominale, partiellement coiffé par le foie sur son bord cardinal, il est facilement palpable au travers de la paroi abdominale. De forme sphéroïde, il communique crânialement avec le proventricule et crânio-médialement avec le duodénum. La production de cuticule (caoline) au niveau de cet organe, permet la protection de l'épithélium. Sa cavité est sacculaire. Le gésier est beaucoup plus volumineux que le proventricule. C'est un énorme muscle lisse de couleur rouge sombre due à la myoglobine qui caractérise ses muscles à contractions puissantes et soutenues.

Chez les granivores (poule) et chez les herbivores (l'oie), il est très musculeux. De chaque côté de l'organe, les deux muscles s'unissent par deux surfaces tendineuses nacrées (Figure 55).

Le gésier est rattaché au sternum et à la paroi abdominale par le ligament ventral ou mésentère ventral, au foie par le ligament gastro-hépatique et à la paroi dorsale de l'abdomen par le mésogastre. Il partage longitudinalement la cavité abdominale en deux compartiments d'où le nom de diaphragme ventral (Figure 55- 56).

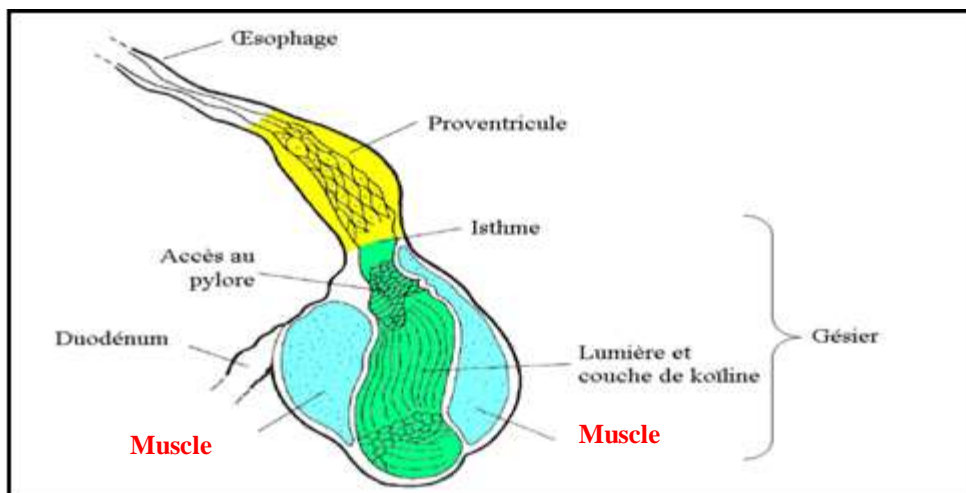


Figure 55 : Structure de la partie supérieure du tractus gastro-intestinal (d'après Moran, 1985)

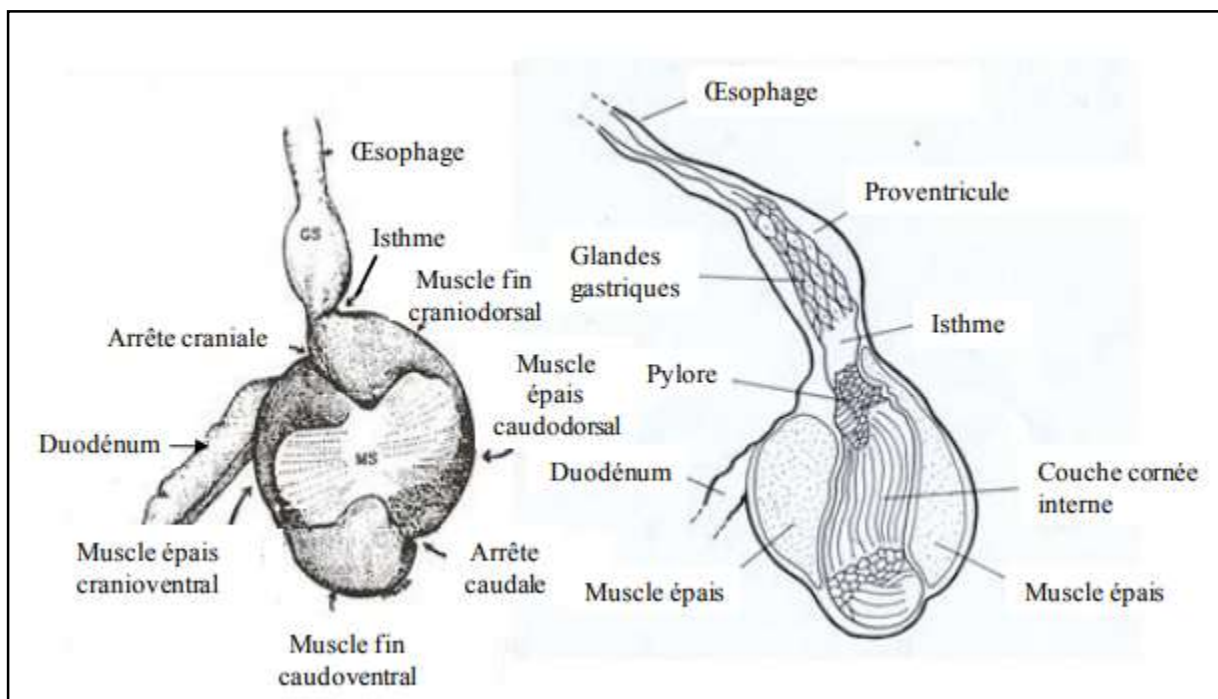


Figure 56 : Proventricule et gésier, vue externe et coupe longitudinale (Moran, 1982 ; Denbow, 2000).

2.9. Intestin grêle

L'intestin grêle est un tube d'environ 1,2 m de longueur chez l'adulte et de 60 cm chez le poulet de 3 semaines. L'intestin est plus court et de plus gros diamètre chez les omnivores que chez les granivores.

Sa paroi est bien équipée en glandes sécrétrices, il reçoit à son début les sécrétions du pancréas et du foie, subdivisé en trois segments il comprend : le duodénum, le jéjunum et l'iléon (Tableau 8).

2.9.1. Duodénum

Le duodenum fait suite à l'estomac, il débute au pylore et forme une grande anse qui enserre le pancréas. Cette anse est la partie la plus ventrale de l'intestin au niveau de la cavité abdominale, elle contourne caudalement le gésier et dorsalement, elle est en rapport avec les caecums. Le duodénum reçoit deux ou trois canaux pancréatiques et deux canaux biliaires au niveau d'une même papille.

Tableau 8: Longueur et calibre de l'anse du duodénum, jéjunum, iléon, caecum chez certaines espèces (Villate, 2001)

	Longueur de l'anse en cm	Calibre en cm
Poule	D/ 22 -35 J/ 85-120 I/13-18 C/12-25	D/0,8 -1,2 J/0,6 -1,0 I/0,7-1,0
Canard	D/22 -38 J/90 -140 I/10 -19 C/10 -20	D/0,4 -1,1 J/0,4 -0,9 I/0,4 -0,8 C/0,5 -0,7
Oie	D/40 -49 J/150 -185 I/20 -28 C/22 -34	D/1,2 -1,6 j/1,3 -1,7 I/1,0 -1,5 C/0,8 -1,2
Pigeon	D/12 -22 j/45 -72 I/8 -13 C/0,2 -0,7	D/0,5 -0,9 J/0,35 -0,7 I/0,3 -0,5

D : Duodénum ; J : Jéjunum ; I : Iléon ; C : Caecum

2.9.2. Jéjunum

Le jéjunum fait suite au duodénum en s'arrêtant au niveau du diverticule de Meckel (résidu du sac vitellin). Il est divisé en deux parties : l'une proximale qui est la plus importante : tractus du Meckel et l'autre petit nodule, est parfois visible sur le bord concave de ses courbures.

2.9.3. Iléon

L'iléon est défini comme étant la partie allant du diverticule de Meckel à la jonction iléo-caecale. Il est court et rectiligne, son diamètre et sa longueur sont variables selon les espèces 13-18 cm de longueur et 0,7-1 cm de diamètre chez la poule.

2.10. Caecums

Les caecums sont deux sacs qui débouchent dans le tube intestinal à la jonction de l'iléon et du rectum au niveau d'une valvule iléocæcale. Ils sont accolés à la partie terminale de l'iléon par un méso. Ils sont en rapport ventralement avec l'anse duodénale et dorsalement avec la portion moyenne de l'iléon. Ils sont bien développés chez la poule, petits chez le canard et l'oie et absents chez les perroquets, les rapaces et les pigeons.

Les deux caecums possèdent une zone proximale étroite avec un épithélium lisse et une zone terminale plus large. Leur jonction se situe au niveau de la 7^{ème} vertèbre lombo-sacrée.

2.11. Gros intestin

Le gros intestin est très court chez le poulet mais plus développé chez certains oiseaux aquatiques, chez les gallinacés (poules, lagopèdes) et chez les autruches afin de les aider dans la digestion des matières végétales. Il est formé du colon et débouche directement dans le cloaque. Le colon du poulet est droit, contrairement à celui des mammifères et de certains oiseaux herbivores comme l'autruche, il n'est pas composé de circonvolutions ni de chambre fermentaire.

2.12. Rectum

Il fait suite à l'iléon et débouche dans le cloaque, son diamètre est à peine plus grand que celui de l'iléon. Le rectum des oiseaux présente des villosités. Il réabsorbe l'eau de son contenu (fèces et urines), ces fonctions lui ont parfois valu le nom de colorectum.

2.13. Cloaque

C'est la partie terminale de l'intestin dans laquelle débouchent les conduits urinaires, digestifs et génitaux. Le cloaque est composé de trois chambres ou régions séparées par deux plis transversaux, en allant de la partie antérieure vers la partie postérieure, le coprodeum, l'urodeum et le proctodeum. Ces compartiments ont un rôle important dans la réabsorption de l'eau.

2.13.1. Coprodéum

C'est la dilatation terminale du rectum, la portion la plus cardiale du cloaque. Les fèces et les urines s'accumulent à ce niveau avant leur émission.

2.13.2. Urodéum

C'est le segment moyen du cloaque, il est plus petit et reçoit les conduits génitaux et urinaires. Dans sa paroi dorsale débouchent les deux uretères ainsi que les deux canaux déférents chez le mâle ou l'oviducte chez la femelle.

2.13.3. Prodéum

Le prodéum résulte d'une dépression de l'ectoderme embryonnaire et s'ouvre à l'extérieur par l'anus c'est le segment caudal du cloaque. Il renferme ventralement un pénis relié dorsalement à la bourse de Fabricius avec laquelle il peut communiquer par un canal (jeune oiseaux). Le cloaque s'ouvre à l'extérieur par l'orifice cloacal : fente verticale fermée par deux lèvres horizontales.

2.14. Glandes annexes

2.14.1. Pancréas

Le pancréas est compact, enserré dans l'anse duodénale. Il est issu de trois ébauches séparées qui se constituent en lobe ventral et en lobe dorsal. Le pancréas possède une fonction amphicrine. Il sécrète des hormones et des enzymes impliquées dans la digestion.

2.14.2. Foie

Le foie est la glande la plus massive de tous les viscères (33 g environ chez la poule). Son développement varie selon l'espèce (plus petit chez les galliformes), l'âge de l'animal (plus gros chez les oisillons), état nutritionnel (plus petit après un jeûne prolongé et plus gros chez les animaux gras).

Il est constitué de deux lobes réunis par un isthme transversal qui renferme partiellement la veine cave caudale. Le lobe droit est plus développé que le lobe gauche.

Les deux lobes déversent la bile par deux conduits séparés. Le canal du lobe gauche (canal hépatique gauche) s'abouche directement dans l'intestin. Le canal du lobe droit (canal hépatique droit) se renfle d'abord en vésicule biliaire avant de se jeter dans le duodénum. Il joue un rôle de détoxification et peut modifier certaines nutriments et molécules.

Chapitre 8

Physiologie de la digestion chez la volaille

1. Introduction

La digestion consiste en une dégradation mécanique et/ou chimique de l'aliment dans le tube digestif en composés nutritifs solubles dans le sang et assimilables par les cellules. Les différents organes constituant l'appareil digestif ont des actions spécifiques et interviennent successivement dans le processus de digestion à mesure que l'aliment transite. Ainsi, les cellules de l'organisme utilisent ces nutriments apportés par l'alimentation et les métabolites issus de la mobilisation des réserves corporelles. La digestion des volailles présente des particularités par rapport à d'autres espèces d'animaux d'élevage notamment les bovins. La physiologie digestive du poulet doit ses particularités :

- Au stockage des aliments dans le jabot, ce qui permet leur imprégnation par les sécrétions bucco-œsophagiennes et la fragmentation de leur transit vers le gésier
- A la différenciation de l'estomac en régions glandulaire (pré-estomac ou proventricule) et musculaire (gésier)
- A l'existence d'une anse duodénale de 20 cm où débouchent les canaux excréteurs pancréatiques et biliaires, prolongée par des circonvolutions formant l'anse de Meckel (130 cm) ;
- A la présence de deux longs caecums (Figure 57).

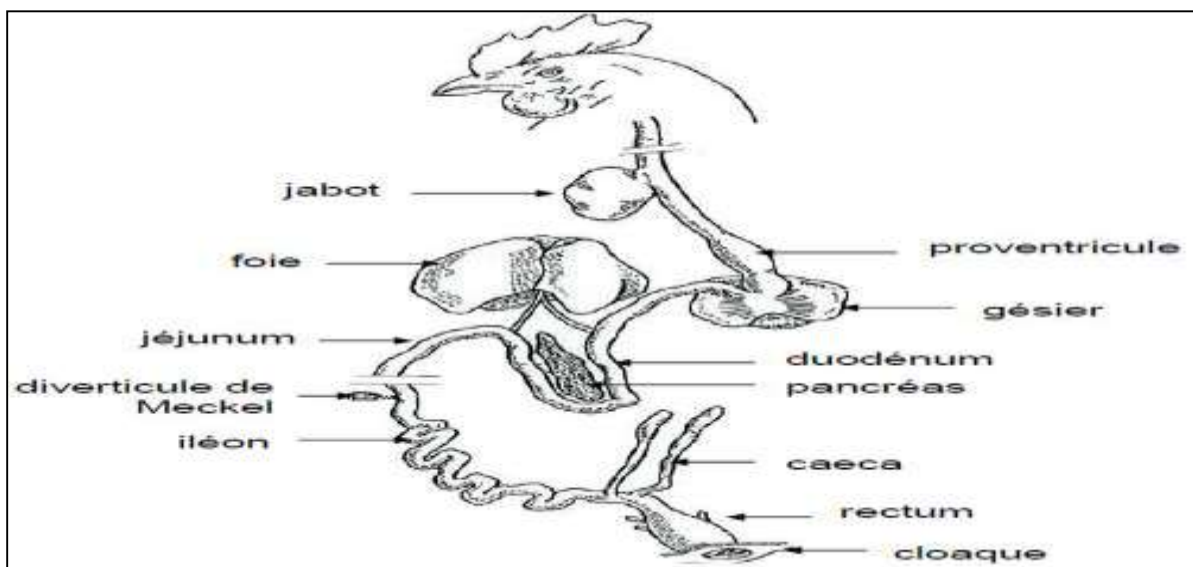


Figure 57: Appareil digestif du poulet (Gadoud *et al.*, 1992)

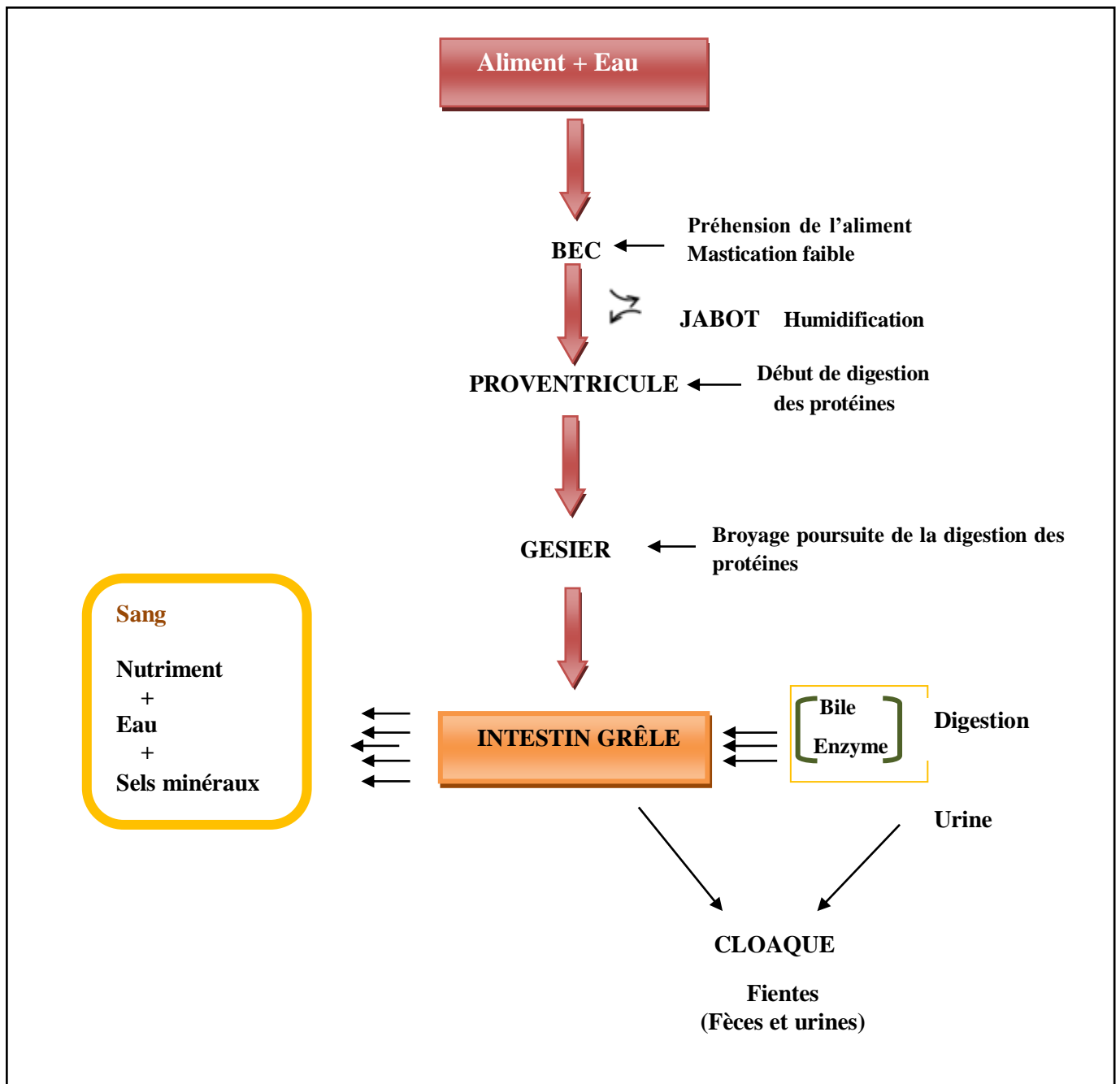


Figure 58 : Représentation schématique de la digestion chez le poulet (Gadoud *et al.*, 1992)

2. Tractus digestif du poulet

2.1. Bec et cavité buccale

Des récepteurs gustatifs sont présents au niveau de la langue. De plus, le poulet possède de nombreux récepteurs tactiles au niveau du bec et un système de perception des odeurs très développé, ce qui facilite la préparation du tractus digestif à l'alimentation.

Le bec permet la préhension et une première fragmentation sommaire des aliments qui sont rassemblés pour former un bolus sous l'influence des muscles hyobranchio-linguaux.

Les mouvements de la tête vers le haut et vers l'avant associés à l'action des muscles buccaux, favorisent la progression des aliments vers l'arrière-bouche et les introduisent dans le pharynx, ce qui marque le début du transit œsophagien. **On distingue trois phases : orale, pharyngienne et œsophagienne.**

2.1.1. Phase orale

Au niveau de la bouche, la mobilité de la langue permet de diriger l'aliment dans l'œsophage **sans subir de mastication préalable**. Les mouvements rostro-caudaux de la langue sont rapides, de propulsion et de rétropulsion, et durent en moyenne 1 à 3 secondes. La glotte est alors fermée et il y a un basculement de l'appareil hyoïdien. Le suc salivaire principalement composé de glycoprotéines et de mucines, est sécrété par de nombreuses glandes salivaires groupées en massifs éparpillés. Mais l'insalivation des aliments reste faible car **les glandes salivaires sont peu développées chez le poulet de chair**. Chaque glande possède plusieurs fins canaux excréteurs.

Il n'y a ni voile du palais ni épiglotte et la déglutition **reste un phénomène uniquement mécanique** par redressement de la tête. La progression du bol alimentaire en arrière, en direction du pharynx est assurée par de brefs mouvements d'extension de la tête.

La salive sécrétée est riche en mucus qui possède une amylase. Les premières enzymes sécrétées vont commencer la digestion des sucres, mais le rôle essentiel de la salive est de lubrifier et de ramollir les aliments facilitant ainsi leur passage dans l'œsophage. **Le volume de salive journalier est de 7 à 30 ml chez le poulet.**

RQ : Il n'y a pas d'insalivation du bol alimentaire en profondeur, mais seulement une lubrification en surface chez le poulet.

2.1.2. Phase pharyngienne

Au cours de cette phase, la langue bascule en arrière, le pharynx se dilate et l'œsophage subit un avancement. Lorsque les bols alimentaires sont volumineux, ils sont poussés immédiatement dans l'œsophage, alors que si les grains sont administrés un par un, ils stagnent quelques temps dans le pharynx, avant d'arriver au niveau de la jonction pharyngo-œsophagienne.

2.1.3. Phase œsophagienne

L'œsophage considéré comme un tuyau passif a pour rôle principal le transport des aliments de la cavité buccale à l'estomac. Il est constitué d'une paroi mince et dilatable (jabot) permettant la régulation du transit. Il ne contient pas d'enzymes digestives endogènes. L'activité péristaltique se propageant à une vitesse de 5 à 7 cm/sec assure le transit, mais elle est beaucoup plus lente que chez les mammifères, ceci est expliqué par le faible nombre de fibres musculaires longitudinales chez la volaille mais la progression des liquides résulte surtout de l'effet de la pesanteur.

2.2. Jabot

A la limite de l'œsophage se trouve le jabot, considéré comme le réservoir régulateur du transit digestif lorsque l'animal ingère une grande quantité d'aliment dans un temps très bref. Ainsi, c'est au niveau du jabot que l'aliment stocké se ramollit sous l'action du mucus sécrété par les cellules caliciformes et de l'eau ingérée par l'oiseau. Comme l'œsophage, **il n'y a pas d'enzymes digestives endogènes**. L'épithélium du jabot se présente sous la forme d'une épaisse couche d'épithélium stratifié et incomplètement kératinisé. Des glandes à mucus sont présentes dans la région de la jonction entre l'œsophage et le jabot.

L'accumulation de l'aliment dans le jabot entraîne une inhibition de sa motricité, ainsi qu'un ralentissement du péristaltisme de l'oesophage inférieur. La vidange du jabot est achevée chez les volailles entre 3,25 à 19 heures, selon la quantité d'aliment consommé, ce qui peut modifier la biodisponibilité orale des médicaments.

La motricité du jabot est corrélée, non seulement avec celle de l'œsophage mais aussi avec le proventricule et le gésier.

Le pH du jabot est de l'ordre de 4 à 5. Le stockage de l'aliment dans le jabot est régulé par le taux de remplissage du gésier, si celui-ci est vide l'aliment est directement transféré dans le proventricule, ainsi le temps de rétention moyen au niveau du jabot est de quelques minutes à plusieurs heures.

La déglutition des liquides et leur progression résulte de la pesanteur conditionnée par la position de la tête de l'animal. Les ondes péristaltiques rapides ($5-7 \text{ cm.s}^{-1}$) permettent un transit immédiat.

A l'état vide, le jabot présente 1-1,5 contractions /minutes, sa vidange vers les estomacs résulte de l'apparition de 10-20 salves de potentiels consécutives.

Peu d'évènements digestifs se produisent dans le jabot, mis à part quelques fermentations, mais on peut résumer le rôle du jabot comme suit :

- Mise en réserve des aliments, ce qui favorise l'ingestion de repas volumineux puisque les capacités du ventricule et du gésier sont limitées.
- Le stockage dans le jabot permet de couvrir l'absence de prise alimentaire pendant la période obscure du nyctémère.
- Imbibition par l'eau de boisson et fragmentation des aliments les plus friables.
- Digestion de l'amidon et formation de l'acide lactique.
- Présence de l'acide acétique et éthanol au niveau du jabot.

Enfin la palpation externe du jabot nous permet de savoir si l'oiseau a pris son bol alimentaire ou a jeûné (Figure 59).

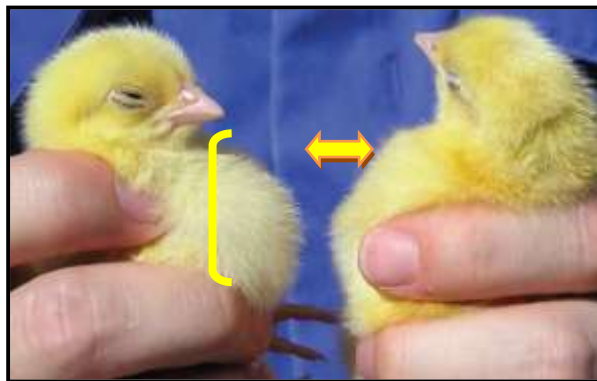


Figure 59: Remplissage du jabot après 24 heures (Ross, 2018)

2.3. Motricité du segment moyen

Elle intéresse à la fois le proventricule, le gésier et l'intestin. La fréquence est évaluée à 3 à 4 cycles par minute chez le poulet et le dindon.

2.3.1. Proventricule et gésier

L'estomac du poulet comprend deux poches distinctes, le ventricule succenturié et le gésier. Ces deux organes jouent respectivement les rôles complémentaires de **l'estomac chimique** (fonction sécrétoire) et de **l'estomac mécanique** (fonction mécanique).

-Le proventricule est appelé "l'estomac glandulaire" du poulet. C'est à ce niveau que se produisent les sécrétions gastriques (acide chlorhydrique et pepsinogènes), le pH à son niveau est de 2-3. Sa muqueuse contient deux types de glandes principales : les glandes tubulaires qui secrètent le mucus et les glandes gastriques avec leurs cellules oxyntico-

peptiques qui secrètent à la fois de l'HCl et du pepsinogène converti en pepsine sous l'effet de l'acide présent.

Ces sécrétions permettent de débiter l'hydrolyse des nutriments. Les sécrétions acides permettent la solubilisation du carbonate de calcium qui intervient par exemple dans la formation de la coquille chez la poule pondeuse.

Dans le proventricule, le TRM est très court, de l'ordre de quelques minutes et l'aliment est rapidement transféré vers le gésier.

-Gésier

Le proventricule est séparé du gésier par un isthme appelé la zone intermédiaire gastrique. Le gésier est "l'estomac musculaire" du poulet. Il cumule les fonctions de mastication, absente chez l'oiseau et le mélange du suc gastrique avec les ingesta. Le chyme (aliment et sucs sous forme de bouillie) est puissamment broyé dans le gésier dont les parois rugueuses sont entourées d'une épaisse musculature qui permet une réduction mécanique de la taille des particules alimentaires. Ce broyage est d'autant plus efficace que l'animal aura ingéré du grit (cailloux siliceux) résistant aux sécrétions du proventricule. Les graviers de nature calcaire se dissolvent sous l'action conjointe des frottements et de l'acide chlorhydrique favorisant ainsi un apport de calcium.

Considéré comme la troisième poche digestive des oiseaux, le gésier possède, comme le jabot, des récepteurs sensibles à la distension, qui modulent et coordonnent les différentes phases de contraction en fonction des caractéristiques du chyme. Les grosses particules y séjournent de l'ordre de 30 min à 4 h selon leur résistance, leur forme et leur plasticité. La fraction liquide y séjourne très brièvement, environ 15 min.

Le gésier est un organe qui est peu développé chez le poulet d'élevage par rapport au poulet fermier. L'activité motrice de l'organe dépend de la nature du régime alimentaire de l'animal, son importance est moindre dans le cas d'une alimentation farineuse.

Les contractions débutent à l'arrivée des aliments puis augmentent en force et en fréquence (2 contractions / minute).

La contraction des muscles épais et des muscles minces du gésier est séparée dans le temps, les muscles minces se contractent toujours avant les muscles épais, ce qui permet dans un premier temps le passage de la partie la plus liquide du chyme dans le duodénum.

Ensuite les muscles épais, qui représentent de véritables « mâchoires » gastriques, se contractent pour assurer le broyage et la trituration du chyme résidant.

Le reflux duodéno-gastrique se produit en moyenne toutes les 15 à 20 minutes, s'accompagnant d'une simple ou double contraction brusque du duodénum. En même temps, on note une inhibition totale de la motricité du proventricule et du gésier, probablement par la mise en jeu d'un mécanisme réflexe d'origine intrinsèque. Ce mécanisme de reflux permet l'échange d'aliments entre le duodénum, le gésier et le proventricule.

Le pH est très bas au niveau du gésier 2-3,5 (Figure 60). L'HCl et à la pepsine, mélangés à l'aliment lors du passage dans le proventricule exercent un effet protéolytique (hydrolyse des protéines dans le gésier).

La vidange du gésier ne laisse passer que les particules de la taille de 0,5 à 1,5 mm vers l'intestin grêle. Le temps de rétention est compris entre 15 et 85 minutes.

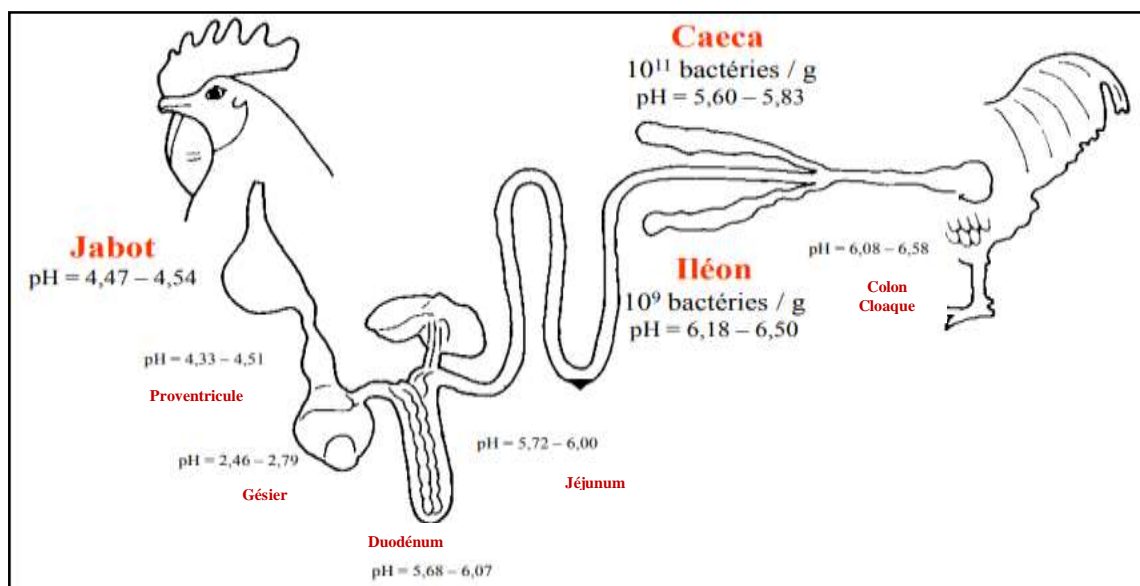


Figure 60 : Schéma du tractus digestif des volailles et valeurs des pH des contenus digestifs (Farner, 1942)

2.4. Intestin grêle

L'intestin grêle est proche de celui des vertébrés. La solubilisation des nutriments se poursuit le long de cet organe sous l'action des sucs pancréatiques et biliaires (sécrétés par le foie dans le duodénum).

L'intestin grêle est le siège préférentiel de la digestion chimique. Les sécrétions pancréatiques et biliaires apportent les mêmes éléments que chez les mammifères :

bicarbonates, enzymes : amylase et protéase, sels biliaires. Mais les activités enzymatiques de la digestion sont faibles chez le jeune poussin nouveau-né.

L'intestin grêle contient le minimum d'aliments non digestibles, surtout chez certains oiseaux, pour rester légers au moment du vol. Il a pour rôle de poursuivre l'hydrolyse enzymatique de l'aliment commencée dans l'estomac et de réaliser l'absorption des produits terminaux de la digestion grâce aux bactéries qui métabolisent les aliments restants.

Il est subdivisé en trois segments : le duodénum, le jéjunum et l'iléon qui ne présentent pas de caractéristiques histologiques différentes, mais un continuum. Le temps de rétention au niveau de ces trois segments est très variable, il est de l'ordre de (3 à 18 minutes) dans le duodénum (très court), (20 à 110 minutes) dans le jéjunum et entre (30 et 150 minutes) dans l'iléon. Le TRM dans l'ensemble du tractus digestif, à l'exception des caeca, est de 4 à 7 h.

Il y a un grand nombre de villosités au niveau de la muqueuse intestinale ce qui permet d'augmenter la surface d'absorption. L'épithélium intestinal est formé d'une mono couche de cellules, majoritairement des entérocytes, mais également de cellules caliciformes et entéroendocrines (Figure 61).

-Les entérocytes sont des cellules au niveau desquelles se trouvent des enzymes et des transporteurs.

-Les cellules caliciformes ou cellules à mucus sont responsables de la sécrétion du composant majoritaire du mucus : les mucines.

-Les cellules entéroendocrines produisent une grande variété d'hormones peptidiques.

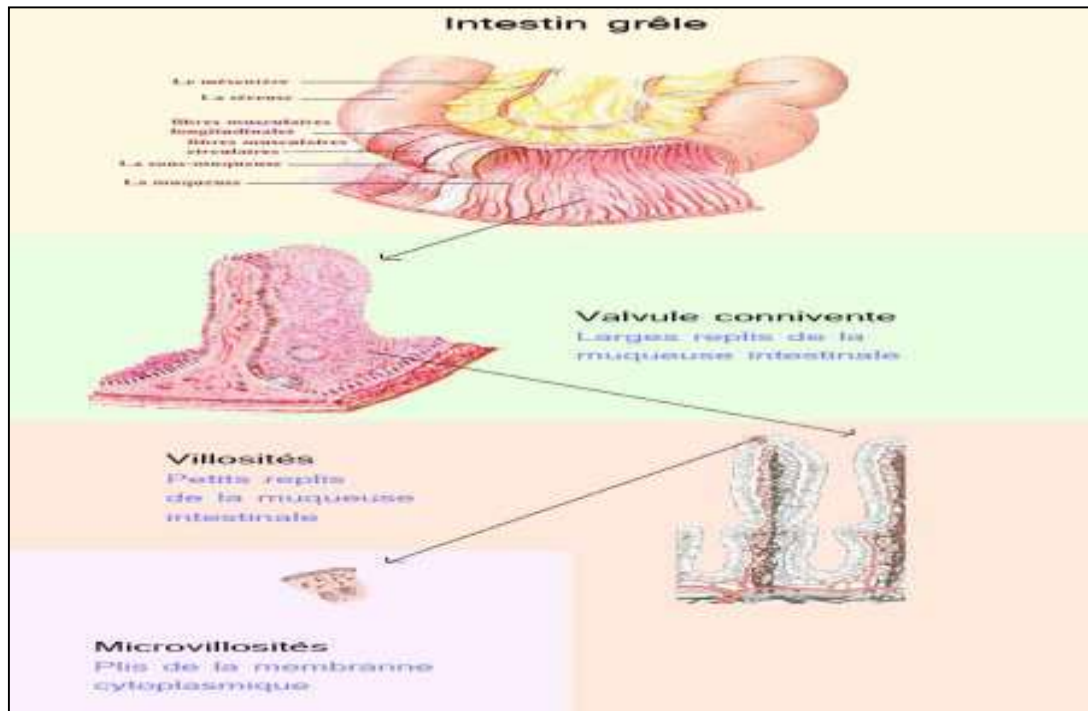


Figure 61 : Histologie de l'intestin (Dusart ITAVI, 2015)

2.5. Glandes annexes

L'intestin grêle possède également des glandes annexes et un diverticule : le foie et la vésicule biliaire, le pancréas et le diverticule de Meckel.

2.5.1. Pancréas

Le pancréas possède une fonction amphicrine (fonction endocrine et une fonction exocrine). Il sécrète des hormones et des enzymes impliquées dans la digestion. Les enzymes sécrétées ainsi que du bicarbonate de sodium vont passer au niveau de la partie terminale du duodénum. Le bicarbonate de sodium neutralise les acides intestinaux ainsi que plusieurs enzymes digestives.

Ces enzymes décomposent les graisses, les protéines et les hydrocarbonates. Elles permettent la digestion de l'amidon et des lipides incriminés aussi dans la digestion de la moitié des protéines. Plusieurs types d'enzymes sont sécrétées, dont des lipases (lipase, colipase et phospholipase), de l' α -amylase et des protéases (chymotrypsinogène, trypsinogène A, B et C, procarboxypeptidase A et B, proélastase).

Au niveau de la lumière intestinale, les enzymes pancréatiques sont activées. L'entérokinase hydrolyse le propeptide lié à l'extrémité du trypsinogène, libérant la trypsine sous sa forme active permettant l'activation de nombreuses enzymes pancréatiques.

D'autres enzymes sont présentes au niveau de la bordure en brosse des cellules épithéliales : des disaccharidases (maltase, saccharase, isomaltase et tréhalase, de l'amylase, des peptidases (aminopeptidase et dipeptidase), des phosphatases alcalines et acides, des lipases (lipase et phospholipase) et de l'entérokinase.



Figure 62 : Pancréas du poulet (Vizioli., j ; Sautiere., p.e. 2016)

2.5.2. Foie

Le foie est la glande la plus massive de tous les viscères. Il joue un rôle de détoxification et peut modifier certains nutriments et molécules. Il reçoit le sang chargé des nutriments et des molécules traversant la paroi intestinale. Il synthétise les sels et les acides biliaires qui sont évacués par 2 canalicules, soit directement vers le duodénum, soit vers la vésicule biliaire reliée elle-même à la fin du duodénum. Le foie produit et sécrète la bile. Celle-ci est composée d'acides biliaires et de sels biliaires. Les acides biliaires, principalement de l'acide cholique et de l'acide chénodéoxycholique sont conjugués avec de la taurine pour donner de la cholyltaurine et de la chénodéoxycholyltaurine. Les sels biliaires, le cholestérol et les phospholipides sont sécrétés dans le canalicule biliaire et transportés vers la vésicule biliaire et le duodénum. Ils sont impliqués dans la digestion des lipides. La bile contient également de l'amylase et intervient donc dans la digestion des glucides.



Figure 63 : Foie du poulet de chair

2.5.3. Diverticule de Meckel

Le diverticule de Meckel est une formation embryonnaire qui contribue aux besoins énergétiques de l'embryon (résidu du sac vitellin) et permet la transition alimentaire vers une alimentation exogène. Au bout de quelques jours après l'éclosion, une partie des nutriments contenus dans le sac vitellin est directement absorbée dans la circulation sanguine via sa membrane et une partie est expulsée vers la lumière de l'intestin grêle, puis hydrolysée et absorbée de la même manière que les aliments chez les animaux plus âgés.

2.6. Motricité du segment distal

Le segment distal représente les cæcums, le colon et le rectum.

2.6.1. Caecums

Chez le poulet, les caeca forment deux diverticules relativement longs, situés à la jonction entre l'iléon et le colon, ils sont bien développés chez les granivores, atrophiés chez les rapaces et absents chez le pigeon.

Les caecums ont un rôle digestif et immunitaire. Au niveau des sphincters, l'épithélium est constitué de longues villosités formant une sorte de filtre, seuls les fluides (urine) et les plus fines particules provenant de l'iléon et du colon peuvent entrer par rétropéristaltisme dans les caeca, empêchant l'entrée de particules fibreuses solides indigestibles. La motricité caecale est caractérisée par deux types de contractions :

- Des contractions majeures, puissantes, propulsives et évacuatrices, qui peuvent se propager dans les deux sens, mais toutefois plus nombreuses dans le sens apex-rectum.
- Des contractions mineures, qui assurent un rôle de mixage et dont le rôle propulsif est très faible.

Le remplissage des caecums se fait à partir du colon et leur vidange est peu fréquente : 1-2 fois/ 24 heures. Elle survient surtout en fin de période d'éclaircissement

Le rôle principal des caeca :

- Digestion des protéines de la cellulose et absorption des nutriments avant d'atteindre le colon (l'indigéré de la digestion chimique)
- Synthèse des vitamines du groupe B et de la vitamine K et l'absorption de l'eau
- Production d'acides gras volatils par les fermentations bactériennes, ce qui augmente l'apport en acides aminés et l'apport énergétique de l'animal

2.6.2. Du colon au cloaque

Le gros intestin est très court et peu développé chez les oiseaux (1,6 m chez le poulet de 8 semaines). Il est formé du colon et débouche directement dans le cloaque (Figure 64).

Le colon du poulet, contrairement à celui des mammifères et de certains oiseaux herbivores comme l'autruche, n'est pas composé de circonvolutions et il n'y a pas de chambre fermentaire, il est droit et pratiquement inexistant. Dans le colon, le temps moyen de rétention est de 25 et 40 minutes.

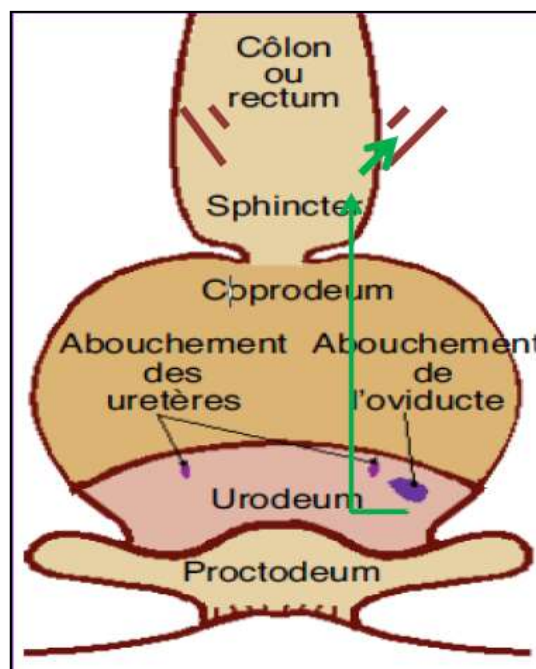


Figure 64 : Colon et rectum chez le poulet (Bouzouaia, 2019)

L'antipéristaltisme rectal est de type continu, son inhibition est seulement observée au moment de la vidange rectale. L'accumulation des matières fécales avant la défécation a lieu au niveau du cloaque (excrétion urinaire sous forme pâteuse très concentrée en urates).

La défécation est liée à l'installation d'une onde péristaltique violente qui parcourt le duodénum dans un délai de 4 secondes environ, depuis la partie proximale du rectum jusqu'à la région distale. La durée de ce transit est estimée à 6-10 heures. Elle varie en fonction de l'espèce, de l'âge de l'animal (plus rapide chez le jeune), du taux d'incorporation alimentaire (les graisses augmentent la durée du transit), de la température et du stress.

RQ : Le transit digestif chez le poulet est en moyenne de 7-8 heures. Il est plus rapide chez les jeunes sujets, lorsque la teneur en aliment est riche en fibres et en matières grasses. Aussi, la granulation de l'aliment accélère le transit.

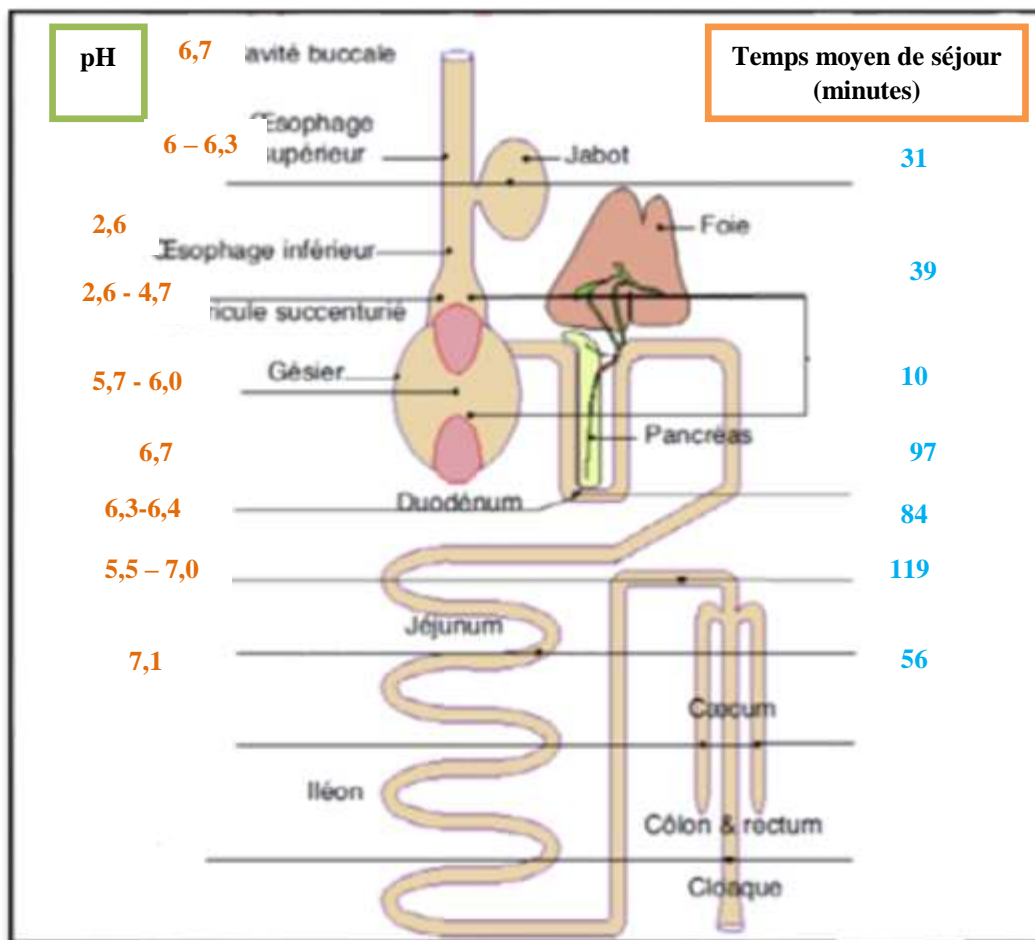


Figure 65 : pH et temps de rétention de l'aliment dans les différents organes de l'appareil digestif du poulet de chair (Bouzouaia, 2019)

Chapitre 9

Digestion microbienne chez la volaille

1. Flore digestive

Le tube digestif des oiseaux est exposé à l'environnement, aux agents pathogènes, et toxiques qui lui sont présentés au cours de l'ingestion. Comme celui des mammifères, il héberge des micro-organismes, métaboliquement actifs. Les cellules épithéliales représentent une barrière physique et protègent contre tout agent étranger, mais elle permet le passage sélectif des fluides, électrolytes et aliments dissous (surface semi-perméable), aussi elle contribue à la production de différents métabolites qui peuvent être utiles ou nuisibles à l'hôte.

Exemple : Elle entraîne des changements de la structure et du fonctionnement du tube digestif, des modifications de la digestion des aliments, ainsi qu'une augmentation des besoins énergétiques. Parmi cette population microbienne on trouve principalement des bactéries, des virus, archaebactéries et également des champignons.

Chez le poulet, 29 genres bactériens ont été identifiés, chaque genre est représenté par 3 à 4 espèces, et chaque espèce par 3 à 4 types métaboliques différents, ce qui ferait plus de 200 types différents. La microflore bactérienne digestive peut être divisée en trois groupes distincts,

- Une flore dominante (plus de 10^7 germes/g) composée d'espèces anaérobies strictes et spécifique de l'espèce aviaire : lactobacilles, entérobactéries.
- Une flore sous dominante (10^5 à 10^7 germes/g) composée de streptocoques et d'entérobactéries moins spécifique de l'espèce.
- Une flore transitoire (moins de 10^5 germes/g) sont aussi souvent anaérobies strictes

1.1. Avant éclosion

A la naissance le tube digestif des animaux est totalement stérile, la colonisation de bactéries dans le tractus digestif du poulet se fait très tôt et commence dès la formation de l'œuf, la présence de bactéries dans les contenus caecaux et le sac vitellin d'embryons ont été détectées à 18j composés principalement d'*Enterococcus*, *Staphylococcus* et *Micrococcus* et à 20j dans les caeca et le sac vitellin, les bactéries isolées au niveau des caeca sont plus diversifiées (*Enterococcus*, *Staphylococcus*, *E.coli*, *Enterobacter*).

1.2. Après éclosion

Des bactéries s'implantent en quelques heures environ en 6 à 12 heures à partir de l'environnement. Cette flore se développe au bout de deux semaines, et se stabilise au niveau des caecums quatre à six semaines plus tard.

La colonisation du tube digestif par les *Enterococcus* et les entérobactéries débute dans le caecum, puis ils vont se propager dans la totalité du tractus digestif vingt-quatre heures après la naissance. Au cours des trois jours suivants, leur nombre diminue progressivement (sauf dans le caecum) au profit des *Lactobacillus* qui deviennent largement majoritaires.

Juste après l'éclosion de quelques heures une communauté bactérienne relativement abondante est rapportée dans le jabot, l'iléon et les caeca : de 10^5 à 10^8 UFC/g de contenus dans le jabot, de 10^6 à 10^9 UFC/g de contenu dans l'intestin grêle et de 10^6 à 10^{10} UFC/g de contenus dans les caeca.

Quelques jours suivants l'éclosion, la population bactérienne augmente en abondance. Le microbiote digestif se diversifie et passe par plusieurs phases de colonisation durant la période d'élevage d'un poulet. D'abord, une diversification du microbiote entre 1 et 11j dans tous les segments, puis une stabilisation malgré quelques fluctuations dans le jabot et une évolution continue du microbiote de l'iléon et des caeca de poulets de 3 à 49j.

Lorsqu'un milieu vierge est colonisé, on assiste à l'arrivée successive de différentes populations, d'abord les espèces pionnières, puis l'écosystème se diversifie par l'établissement d'espèces plus spécialisées. Le développement d'une espèce par rapport à une autre, dans un environnement donné, est fonction de différents paramètres (Figure 66).

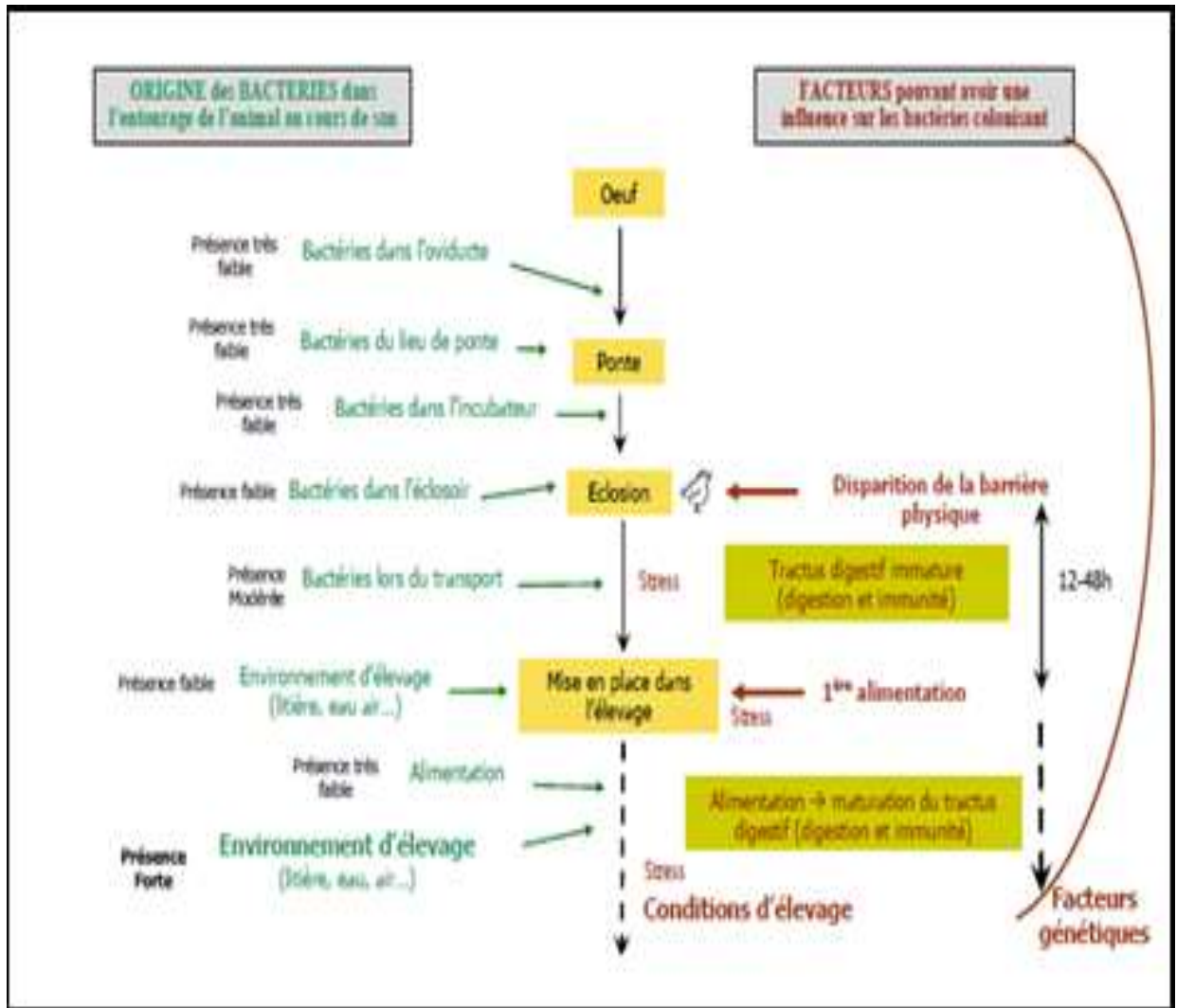


Figure 66 : Origine des bactéries et facteurs susceptibles d'influencer le microbiote digestif au cours de la vie du poulet de chair (Gardia, 2011)

2. Répartition du microbiote digestif

La flore microbienne varie en fonction de l'âge, de l'animal, de son environnement, du stress et de l'alimentation. Chez le poulet, la flore intestinale varie d'un segment à l'autre. Généralement, le jabot et les caeca sont les deux segments importants d'activité bactérienne. Chez les oiseaux, la flore intestinale du jabot à l'intestin est composée principalement de lactobacillus, alors que les caeca hébergent surtout des anaérobies stricts.

La flore du jabot à l'iléon terminal est composée principalement d'anaérobies facultatives cependant les caeca contiennent en plus des anaérobies strictes, qui sont les plus dominants (Tableau 9).

Tableau 9 : Distribution des bactéries intestinales chez le poulet (Jin *et al.*, 1998)

Groupe bactérien	Pourcentage des isolats au niveau de chaque section intestinale		
	Duodénum	Jéjunum - Iléum	Caecums
<i>Streptococcus</i>	20,0	18,8	2,5
<i>Staphylococcus</i>	1,0	1,5	-
<i>Lactobacillus</i>	60,0	51,7	1,3
<i>Esherichia coli</i>	16,5	17,0	2,0
<i>Coques anaérobiques</i>	2,5	5,8	20,4
<i>Eubactérium</i>	-	-	21,2
<i>Propionibactérium</i>	-	-	2,0
<i>Clostridium</i>	-	-	8,0
<i>Fusobactérium</i>	-	5,2	12,0
<i>Bactéroïdes</i>	-	-	30,6
Anaérobies Facultatifs	75,0	71,0	5,8
Anaérobies obligatoires	25,0	29,0	94,2

2.1. Jabot

La présence d'acide lactique et d'acide acétique produits par les *Lactobacillus*, rend le pH acide (4 à 5). Cette acidité empêche le développement de bactéries non acidotolérantes telles que les salmonelles et Ecoli. Leur présence parfois détecté au niveau du jabot est dû à l'ingestion des fèces.

Les bactéries du genre des *Lactobacillus* représentent une flore diversifiée et dominante dans le jabot. Elles sont attachées à l'épithélium squameux non sécrétoire.

D'autres bactéries sont présentes au niveau du jabot :

- Entérobactéries (10^4 à 10^6 / g),
- Bactéries genres *Bacteroides* (10^4 à 10^7 / g),
- *Bacillus* (10^3 à 10^5 / g),
- *Enterococcus* (10^5 à 10^7 / g), et *Streptococcus* (10^4 / g).

2.2. Gésier et proventricule

Le pH du gésier est acide ce qui rend la charge bactérienne assez faible comprise entre 10^7 et 10^8 bactéries par gramme de contenu digestif. Elle est représentée principalement du genre des *Lactobacillus*, on trouve aussi des :

- Entérobactéries (10^3 / g),
- Entérocoques (10^4 à 10^5 / g)
- Streptocoques (10^4 / g).

Pour le pro ventricule **le faible pH** fait chuter également la population bactérienne.

2.3. Intestin grêle

Le duodénum est le siège d'un transit important des nutriments, d'un grand nombre d'enzymes, d'une forte pression en oxygène et de la présence de sels biliaires (antimicrobiens) ce qui réduit le développement bactérien.

Dans le duodénum et le jéjunum, de 10^8 à 10^9 bactéries sont détectées par gramme de contenu digestif principalement des lactobacilles (10^8 bactéries/g), ainsi que des entérocoques (10^5 à 10^6 bactéries/g), des *Clostridium perfringens*, des streptocoques (10^4 bactéries/g) et des entérobactéries (10^2 à 10^6 bactéries/g).

Plus loin dans l'intestin, l'environnement devient plus favorable à la croissance bactérienne surtout anaérobie à cause de la plus faible pression d'oxygène, aussi dû à la faible concentration en enzymes et sels biliaires.

Le microbiote de l'iléon a été étudié plus en détail par rapport aux autres compartiments par plusieurs auteurs. Il est composé de 10^8 à 10^9 bactéries par gramme de contenu digestif principalement des germes aéro-anaérobies. Trois études réalisées par plusieurs chercheurs sur la diversité de la microflore iléale du poulet de chair ont révélé la prédominance des lactobacilles qui sont attachés aux entérocytes, mais d'autres bactéries peuvent être détectées dans des proportions importantes. Les différences dans les résultats pourraient être liées, aux méthodes employées pour l'énumération de la flore, ainsi qu'aux conditions expérimentales (Tableau 10).

Tableau 10 : Bactéries présente au niveau de l'iléon selon les travaux de plusieurs auteurs

Salanitro <i>et al.</i> , (1974) (poussin de 14 j)	Lu <i>et al.</i> , (2003)	Gardia, (2011)
Lactobacilles 33,8-59 %	70%	$10^7 - 10^9$ / g
Streptocoques 8,9-16,8 %	/	$10^4 - 10^5$ / g
Ecoli 14,7- 33 %	/	$10^3 - 10^7$ / g
Eubactéries 9- 24,3 %	/	/
Enterococcus	/	$10^4 - 10^7$ / g
Clostridium	11%	$10^4 - 10^5$ / g
Bacteroides	/	/

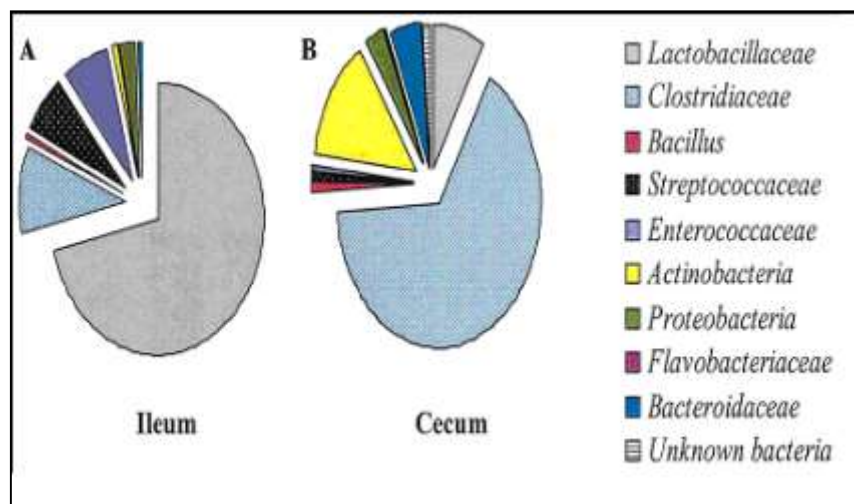
Les caecums est une importante zone d'activités microbiennes dans le tractus gastro-intestinal constituée de 10^8 à 10^{11} bactéries/ g de contenus, elle est aussi le segment le plus étudié chez le poulet.

Une large population complexe est trouvée au niveau des caecums avec des types morphologiques variés enfuie dans la couche de mucus et attachée à l'épithélium.

Le contenu de cet organe est rarement renouvelé (1-2 fois/j), ce qui le rend favorable au développement bactérien. Des parasites peuvent également s'y développer (certaines coccidies, Histomonas, Trichomonas... et nématodes Heterakis). La population anaérobie stricte en particulier le genre *clostridium* domine la partie caecale, à la différence des autres segments digestifs supérieurs qui sont dominés par des populations aérobies ou aérotolérantes. Parmi, les bactéries isolées au niveau des caecums selon les travaux de plusieurs chercheurs (Tableau 11) et (Figure 67) :

Tableau 11 : Bactéries présentes au niveau des caecums selon les travaux de plusieurs auteurs

Salanitro <i>et al.</i> , (1974)	Gournier <i>et al.</i> , (1994)	Lu <i>et al.</i> , (2003)	Gardia,(2011)
Eubactéries 60,6 %	Peptostreptococcus 30%	Clostridiaceae 65 %	<i>Clostridium</i> 10 ⁸ - 10 ¹⁰ / g
Bactéroïdes 12,8 %	Bacteroides 20%	Fusobactérium 14%	<i>Escherichia</i> 10 ⁷ à 10 ¹⁰ / g
/	Eubactéries 16%	Lactobacilles 8%	<i>Lactobacillus</i> 10 ⁷ à 10 ⁹ / g
/	Clostridium 10%	Bactéroïdes 5%	<i>Bacteroides</i> 10 ⁷ à 10 ⁹ / g
/	Bifidobactéries 10%	/	/



(A) Flore de l'iléon ; (B) : flore du caecum

Figure 67: Composition de la flore bactérienne iléale et caecale chez le poulet de chair (Lu, 2003)

2.4. Colon

Le colon est réduit chez l'espèce aviaire et le temps de transit y est très court. Les bactéries anaérobies et les lactobacilles représentent les populations dominantes. La charge bactérienne y est comprise entre 10⁹ et 10¹⁰ bactéries/ g de contenu digestif.

2.5. Dans le mucus

Le mucus est une substance visqueuse composée d'eau et de glycoprotéines. Il protège les muqueuses des estomacs et des intestins contre l'autodigestion par l'acide gastrique, pepsine et d'autres enzymes digestives. Il joue un rôle protecteur en faisant barrière aux agents pathogènes en maintenant les bactéries en suspension.

La couche externe de mucus est fortement colonisée par des bactéries digestives. Par contre, la couche interne est plus dense, bien que formée des mêmes glycoprotéines, qui forment une barrière imperméable à cette colonisation chez des animaux sains. L'absence de colonisation de cette couche interne est renforcée par la sécrétion de peptides antimicrobiens et d'immunoglobulines A qui diffusent principalement dans cette couche de mucus.

3. Paramètres physico-chimiques du tractus digestif

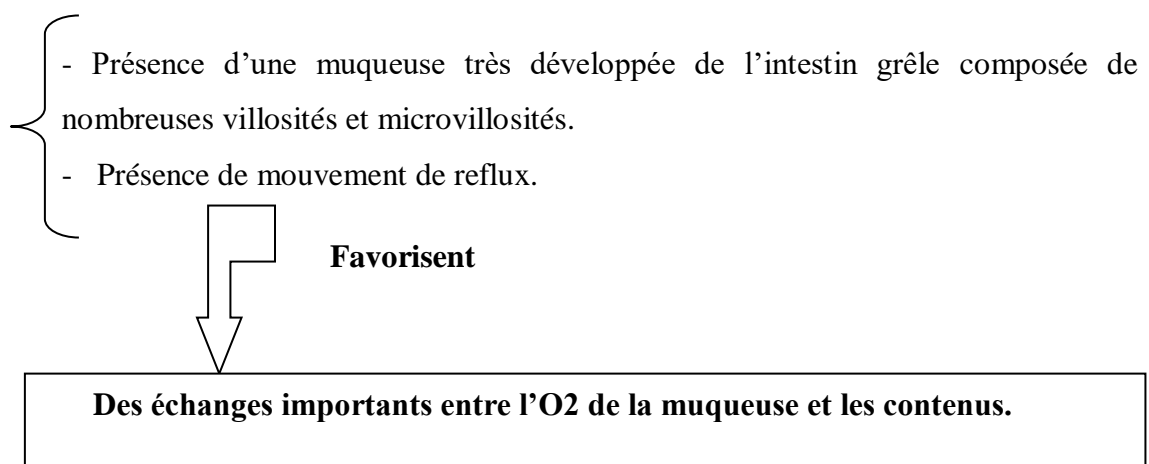
Les milieux digestifs sont des milieux très hétérogènes. Ils varient selon les paramètres physicochimiques comme la teneur en O₂, le pH et la température, ainsi que leur teneur en eau et matières organiques, aussi liés à la physiologie de l'animal et à sa digestion.

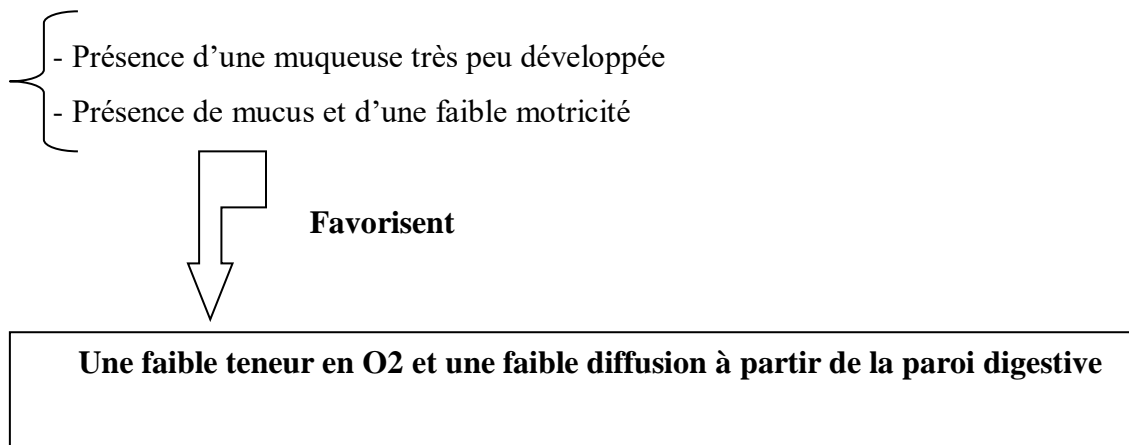
3.1. Concentration en oxygène

Le gradient d'O₂ se trouve le long du tractus digestif. Ceci est expliqué par la forte proportion de bactéries aérobies ou aérotolérante dans la partie supérieure du tractus digestif, jabot et intestin grêle et de bactéries anaérobies dans les parties distales, caeca et colon.

La diminution en oxygène dans le tractus digestif varie d'une partie à une autre (partie supérieure et inférieure). Il existe aussi un gradient de concentration d'oxygène croissant à l'intérieur de l'intestin en allant du lumen à la muqueuse.

Partie supérieure du tube digestif



Partie inférieure du tube digestif**3.2. Potentiel redox**

Chez les oiseaux, le potentiel redox a été rarement mesuré. Lorsque les teneurs en oxygène sont plus élevées dans les parties supérieures du tractus digestif, le potentiel d'oxydo-réduction présente des valeurs fortement positives. Par contre, ce potentiel présente des valeurs négatives dans les parties distales, appauvries en oxygène. Le potentiel d'oxydo-réduction présente un gradient croissant de la lumière digestive vers la muqueuse.

3.3. Teneur en eau

La teneur en eau des contenus digestifs diminue le long du tractus due à l'absorption d'eau dans l'intestin grêle et dans la partie distale du tractus digestif.

3.4. Osmolarité

L'osmolarité des contenus digestifs varie d'un segment digestif à un autre tout au long du tractus.

Exemple :

- Le duodénum elle est de 463 mOsm/l,
- Le jéjunum de 452 mOsm/l
- l'iléon de 413 mOsm/l.

3.5. Concentration en matières organiques et minérales

Le bol alimentaire a une structure très hétérogène dans la partie supérieure du tube digestif, on trouve une fraction liquide et particulaire.

Les fractions particulières sont constituées principalement d'aliments non digérés ou partiellement digérés, leur taille diminue en allant du jabot vers les caeca ou arrivé à cette partie distale le contenu digestif est plus homogène.

Certaines molécules peuvent être absorbées par l'hôte mais d'autres tels que les glucides (amidon résistant, polysaccharides non amylacés hydrosolubles ou non, α -galactosides), ou certaines protéines ou peptides, aussi bien issues de l'alimentation que des sécrétions endogènes de l'animal (mucines), ne sont pas hydrolysables par les enzymes digestives.

Si les capacités d'absorption du tractus digestif sont limitées, ces particules restent dans la lumière intestinale.

3.6. pH et pouvoir tampon

Plusieurs facteurs font que le pH des contenus digestif soit variable il y a :

- Facteurs intrinsèques et extrinsèques à l'animal,
- Méthode d'analyse : animaux morts / animaux vivants, animaux nourris / animaux à jeun.
- Forme de l'aliment : L'aliment présenté sous forme de granulé rend le pH plus faible au niveau de tous les compartiments contrairement à un aliment farineux, sauf dans le gésier où l'inverse est observé (une stimulation de la sécrétion gastrique).
- Composition de l'aliment administré aux animaux peut influencer le pH (variable)

Le pH des contenus digestifs varie aussi d'un compartiment digestif à l'autre il dépend en grande partie de l'aliment et du temps de séjour de celui-ci dans cet organe. Mais l'âge des animaux ne semble pas avoir d'effet sur le pH des contenus digestifs, et ce quel que soit le segment digestif (**voir figure 68 chapitre 8**)

- **Jabot** est toujours légèrement acide (**4,4 à 6,5**)
- **Proventricule** très bas (**1,8 à 4,8**)
- **Gésier** est faible (**2,8 à 4,4**).

- **Intestin grêle**, grâce à la sécrétion de bicarbonate de sodium par le pancréas, les valeurs de pH sont plus élevées (**5,7 à 6,4 dans le duodénum ; 5,0 à 6,6 dans le jéjunum et 5,2 à 7,4 dans l'iléon**).
- **Caeca et le colon**, les valeurs enregistrées de pH sont légèrement acides (**5,6 à 7,0 pour les deux segments**).

RQ : Le pH au niveau de l'estomac des mammifères monogastrique est presque neutre dû à la présence de mucus ce qui permet la protection des cellules épithéliales de l'acidité. Chez le poulet, les auteurs s'accordent à considérer que le phénomène est similaire dans le pro ventricule et le gésier.

Chapitre 10

Digestion endogène et absorption des nutriments chez la volaille

1. Digestion endogène et absorption

1.1. Introduction

Le tractus digestif des volailles est plutôt court. Leurs exigences concernant les teneurs en nutriments et la composition des aliments sont donc élevées: elles ont besoin d'aliments pauvres en cellulose mais riches en substances nutritives très digestibles. Malgré les différences de régime alimentaire, le tube digestif des volailles, est doué d'une très grande capacité d'absorption qui permet de couvrir le métabolisme basal élevé de ces espèces. Les enzymes digestives des volailles sont similaires à celles des mammifères, **en l'absence de lactase**. Le transit des aliments est relativement rapide, il dure en moyenne 24 heures.

1.2. Digestion des glucides

La glycémie dépend du débit de l'entrée du glucose d'origine exogène via les apports de l'alimentation et/ou endogène (foie, reins) dans la circulation d'une part, et du débit de son captage par les tissus utilisateurs d'autre part.

Les glucides présents dans l'aliment du poulet de chair (céréales) principalement sous forme d'amidon représente une source de nutriments énergétiques importante. Il y a deux types de glucides : ceux que l'oiseau **peut digérer (amidon, dextrine, oligosaccharides et monosaccharides)** et ceux qui **ne peuvent être utilisés que par la microflore**, les polysaccharides non amylacés (**cellulose, hémicellulose, substances pectiques**). Dès la naissance, les oiseaux sont capables de digérer les glucides (maltase et sucrase) et cette capacité va se développer pour atteindre son maximum au 8^{ème} jour d'âge.

Pour **les glucides utilisables** par l'hôte, la microflore du tractus digestif n'intervient pas, elle ne peut pas modifier l'activité des enzymes impliquées dans leur digestion, telle que l'amylase pancréatique ou les disaccharidases intestinales, ni l'absorption du glucose.

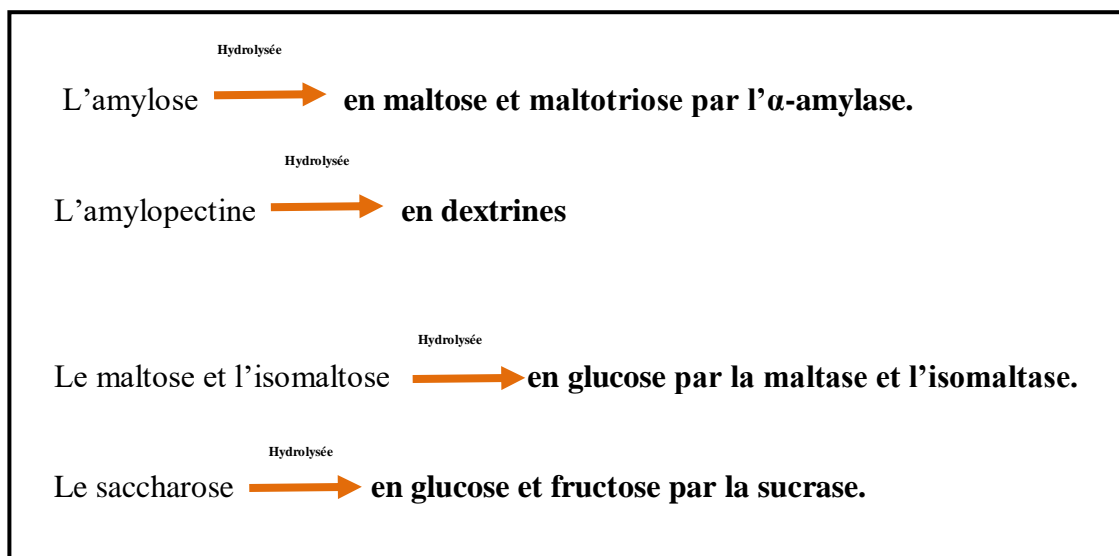
Par contre, **les glucides que l'oiseau ne peut utiliser**, ils sont fermentés par la microflore, dans le jabot. Les lactobacilles présents à ce niveau sont essentiels pour la digestion de l'amidon (capable de sécréter des amylases), qui ne peut pas s'effectuer sous la seule action de l'amylase endogène de l'animal (poulet).

Les glucides non digestibles sont fermentés par le microbiote, principalement au niveau des caeca.

RQ: De nombreuses cellules comme les hématies ou les cellules nerveuses ne peuvent pas survivre sans dégrader le glucose, il est donc stocké dans les cellules sous forme de polymères.

L'amidon est composé d'amylose et d'amylopectine, l'amylose **étant moins bien digérée par les monogastriques que l'amylopectine** (Voir chapitre 1).

Le poulet de chair ne dispose pas d'enzymes hydrolytiques capables de dégrader les polysaccharides non amylacés hydrosolubles ou non et des α -galactosides (elle se fait par fermentation microbienne).



La phosphorylation rapide du glucose en glucose-6-phosphate, se fait sous l'action de la glucokinase au niveau du foie ou par l'héxokinase dans les autres tissus. Cette phosphorylation est contrôlée par l'insuline qui active aussi l'enzyme clef de la glycolyse. Quant à la phosphofructokinase, elle est responsable de la phosphorylation du fructose-6-phosphate en fructose 1-6 diphosphate (Figure 68-69).

Dans le tissu adipeux, le glucose peut, soit être utilisé comme substrat énergétique pour nourrir la voie de la glycolyse, soit être métabolisé pour être transformé en acides gras (AG) /triglycérides (TG).

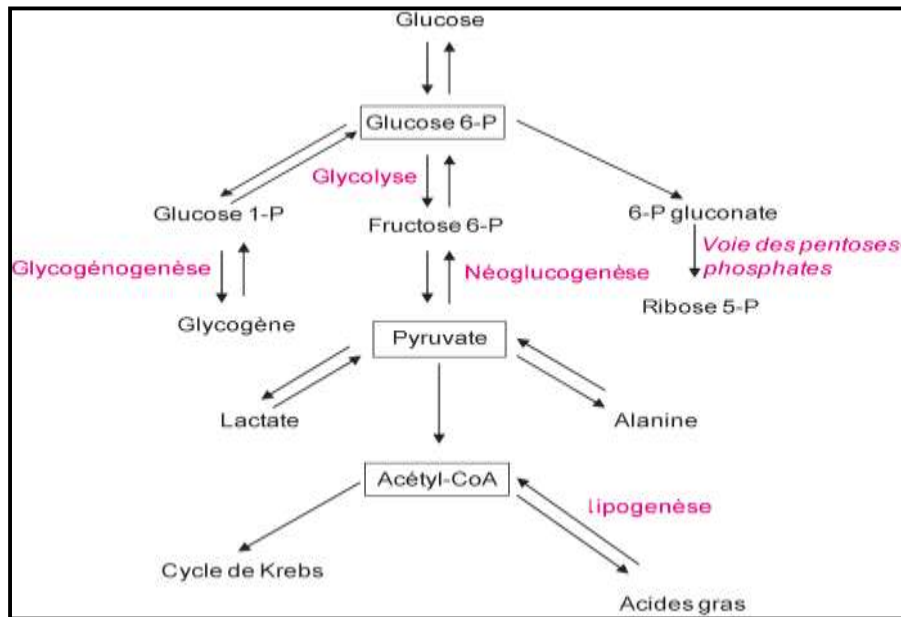


Figure 68: Voies métaboliques d'utilisation du glucose (Rideau et Metayer-Coustard, 2012)

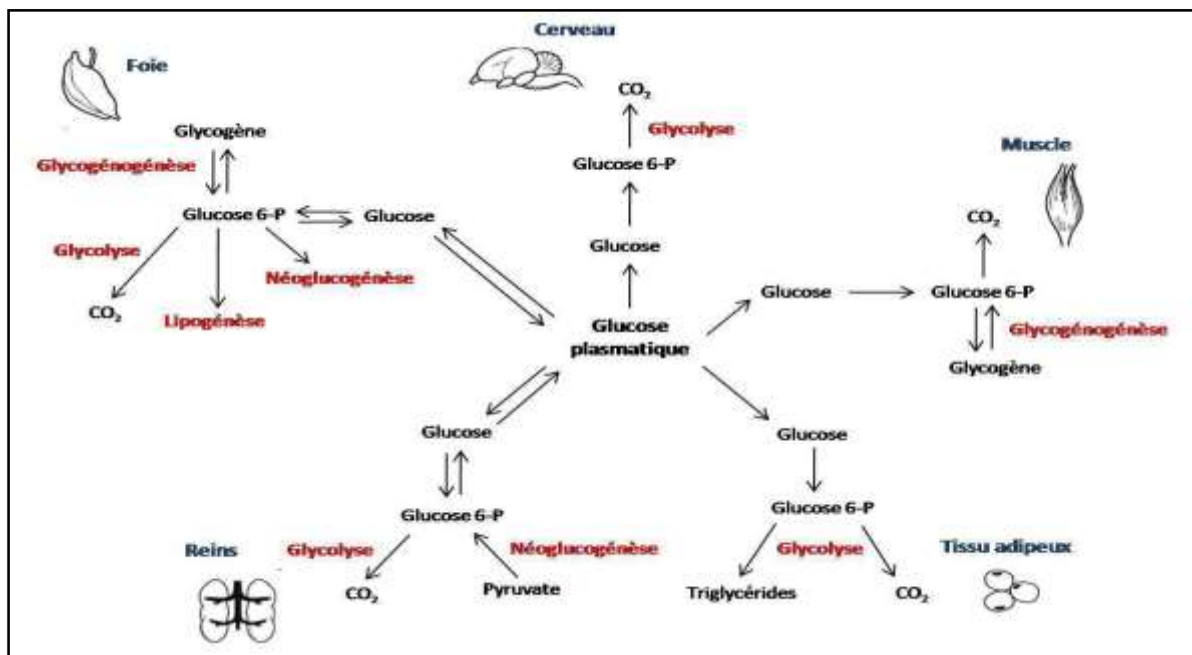


Figure 69: Schéma général montrant les différentes utilisations du glucose plasmatique (Coudert, 2016)

Le glucose et le fructose produits sont absorbés à 80% par des mécanismes de transport actif (Na^+ dépendant) et par diffusion passive (facilitée par un gradient de glucose) et active.

Cette absorption a principalement lieu au niveau de la muqueuse intestinale, en **particulier au niveau du duodénum et de l'iléon**.

L'amidon n'est pas digéré en totalité à la sortie de l'iléon, cela varie selon le régime alimentaire des animaux. Le temps de séjour des digesta dans ce compartiment **n'est que deux fois plus faible chez le poulet (environ une heure)**.

1.3. Digestion des protéines

Les acides aminés, contrairement aux glucides et aux lipides, **ne peuvent être stockés par l'organisme et tous les acides aminés en excès sont catabolisés**: élimination du groupement amine et conversion de la chaîne carbonée en glucides ou en lipides.

Plus un animal vieillit, plus la différence entre la synthèse et la dégradation diminue. Cela explique que le gain de poids des oiseaux adultes est proportionnellement plus faible que celui des jeunes poussins.

1.3.1. Rôle du microbiote digestif

La digestion des protéines alimentaires par le microbiote digestif varie selon la composition de l'aliment. Le rôle de la flore digestive consiste à :

- Un effet bénéfique sur la digestion de protéines de mauvaise qualité, qui sont mal hydrolysées et peu digestibles par l'hôte, à condition qu'elles ne soient pas trop altérées par la chaleur.
- Utiliser les protéines endogènes et augmenter leur production (mucus, débris cellulaires et les protéines de la biomasse.
- Conserver l'azote : libération et recyclage de NH_3

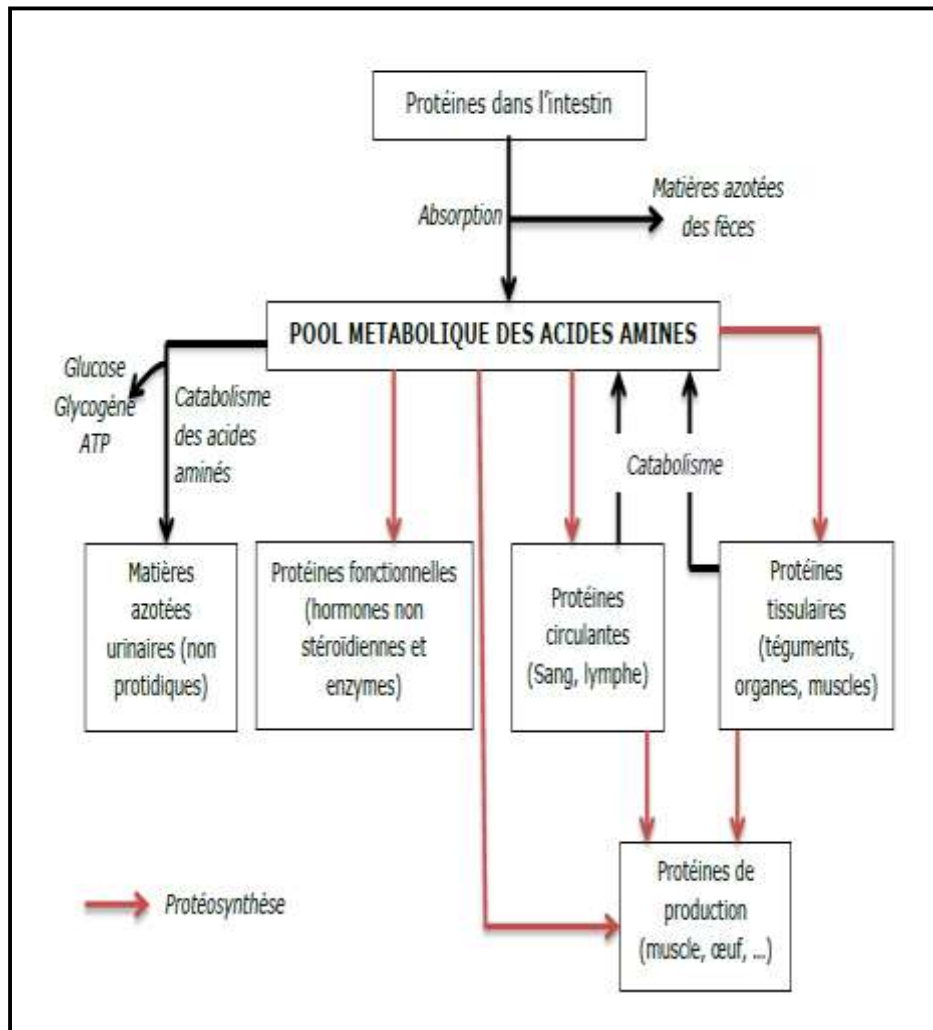


Figure 70 : Métabolisme protéique (Jean-Blain C., 2002)

Dans le tractus digestif, on trouve **des protéines alimentaires**, et **des sécrétions endogènes protéiques** de l'animal (protéases, mucines, cellules desquamées).

L'hydrolyse des protéines commence dans le proventricule et le gésier, sous l'influence du pH acide (acide chlorhydrique) qui dénature la structure des protéines et permet d'activer les pepsinogènes. Les temps moyens de rétention des aliments dans le gésier des oiseaux est court (moins d'une heure). Les particules grossières ont des temps de séjour plus longs que les fines particules.

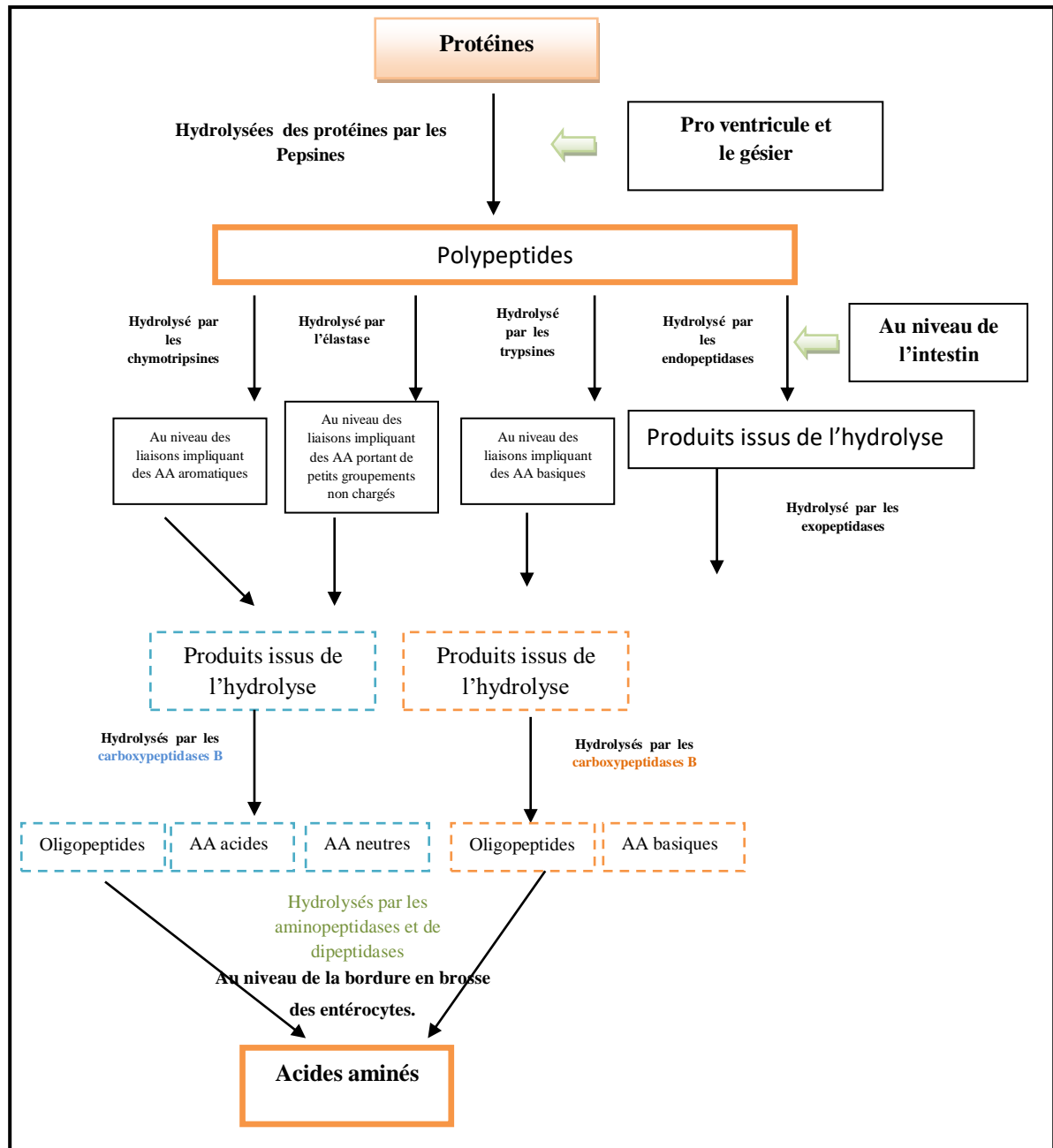


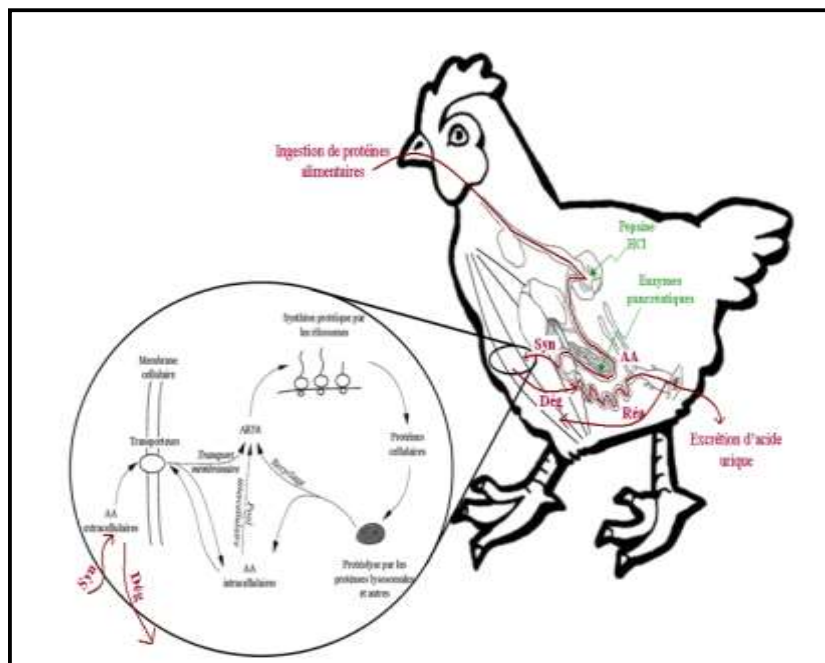
Figure 71 : Digestion des protéines

Les produits de la digestion des protéines peuvent être absorbés non seulement sous forme d'acides aminés mais aussi sous forme de di et tri peptides.

L'absorption des acides aminés a principalement lieu au niveau des entérocytes de l'intestin grêle par l'action de transporteurs actifs ATP dépendants couplés à du Na⁺, bien qu'une absorption soit aussi rapportée dans les parties antérieures du tractus digestif (jabot, proventricule et gésier), ainsi qu'au niveau des caeca et du colon. Les nutriments passent successivement de la lumière de l'intestin, dans les entérocytes puis dans le sang.

L'absorption met en jeu différents mécanismes d'échanges cellulaires. Lorsque les nutriments traversent la membrane depuis le compartiment où ils sont le plus concentrés (lumière de l'intestin) vers le compartiment où ils sont le moins concentrés (cytoplasme des entérocytes), il s'agit de diffusion passive telle que l'absorption des acides gras. Le transport actif des nutriments contre leur gradient fait intervenir des protéines membranaires.

Selon plusieurs études, l'ensemble des protéines n'est pas digéré en fin d'iléon. Dans l'organisme, les protéines tissulaires recyclent continuellement les acides aminés et elles entraînent la libération dans l'organisme d'une petite fraction d'acides aminés endogènes. L'utilisation des protéines par l'organisme est variée. D'une part, la synthèse protéique permet l'élaboration de nouvelles protéines pour le développement des tissus et d'un autre côté, la dégradation protéique libère de l'acide urique, qui produit de l'azote, des glucides (par la gluconéogenèse) et des lipides (par la lipogénèse), mais aussi du gaz carbonique et de l'énergie (Figure 70-71-72).



(Syn, synthèse ; Dég, dégradation ; Réa, réabsorption).

Figure 72 : Schéma des processus d'utilisation de l'azote, de l'ingestion des protéines jusqu'à l'excrétion d'acide urique (De verdal, 2011)

1.4. Digestion des lipides

Les matières grasses augmentent la concentration énergétique des aliments de 2 à 10 %.

Dans l'alimentation des volailles, deux formes de graisses sont incorporées:

- Les graisses d'origine animale, riches en acides gras saturés (AGS)
- Les huiles végétales riches en acides gras insaturés (AGI) (mono ou polyinsaturés)

Ces graisses alimentaires apportent des acides gras (AG) et du cholestérol.

A la différence des glucides et des protéines, la digestion des lipides exige une émulsion, car le milieu intestinal est aqueux et les lipides sont hydrophobes.

C'est dans le gésier que la digestion des lipides commence, par leur émulsion sous l'influence des contractions de cet organe, facilitée par la présence de peptides issus de l'hydrolyse des protéines. La fraction non digérée de lipides à la sortie de l'iléon dépend de nombreux paramètres, notamment l'âge de l'animal, le taux d'incorporation des lipides dans l'aliment, l'origine de ces lipides et la nature de l'acide gras considéré.

Dans l'intestin grêle, l'émulsion des lipides se poursuit sous l'action des acides biliaires. Chez le jeune poulet, la digestion des lipides est réduite à cause d'une quantité insuffisante de sels biliaires.

Après hydrolyse, les acides gras libérés, les phospholipides et les monoglycérides entrent dans les micelles formées grâce aux acides biliaires des lipases et phospholipases présentes au niveau de la bordure en brosse des entérocytes et jouent un rôle non négligeable dans la digestion des lipides chez le poulet.

Quant aux **lipides**, ils sont absorbés sous forme d'acides gras libres, de monoglycérides et de cholestérol par endocytose du contenu micellaire. Les acides biliaires sont réabsorbés à plus de 90% dans le jéjunum et l'iléon.

Lipolyse

Les réserves adipeuses peuvent être mobilisées et fournir de l'énergie quand les besoins de l'oiseau augmentent. Dans ce cas, les triacylglycérols présents dans les tissus adipeux subissent la lipolyse pour fournir des acides gras libres (AGL). Ces derniers sont par la suite transformés en acétyl-CoA. De là, ils peuvent être disponibles, soit pour le cycle de l'acide citrique ou bien pour la synthèse de corps cétoniques.

Le métabolisme des oiseaux permet de transformer le surplus de l'énergie contenue dans les glucides alimentaires (amidon) et de les mettre en réserve sous forme de triglycérides **c'est la lipogenèse dont le siège est essentiellement hépatique et accessoirement au niveau du tissu adipeux.**

La microflore entraîne une baisse de la digestibilité des lipides riches en acides gras saturés et peut modifier la digestion des glucides et des protéines.

L'absorption des acides gras a lieu dans la partie distale du jéjunum et dans l'iléon

Au niveau de la bordure en brosse des entérocytes, les acides gras peuvent passer la membrane cellulaire par diffusion passive. Il semblerait toutefois que la présence de protéines capables de se lier aux acides gras facilite leur transport. Leur absorption par les entérocytes s'effectue par simple diffusion à travers la bicouche lipidique.

Comme les sels biliaires servent à la formation des micelles, leur faible concentration réduit la solubilisation des lipides et donc leur absorption, en particulier ceux contenant des acides gras saturés à longue chaîne.

Le microbiote digestif a un effet négatif sur la digestibilité des lipides, car certaines espèces bactériennes dont les lactobacilles, sont capables de déconjuguer les sels biliaires, ce qui réduit la solubilisation des lipides et donc entrave leur digestion par l'hôte.

Tous les produits non digérés dans l'intestin grêle passent dans le gros intestin où ils peuvent être soumis à l'action des microorganismes.

Chez les mammifères, le colon étant particulièrement bien développé, l'action microbienne est importante. Chez les oiseaux, seuls les digesta liquides ou extrêmement fins peuvent être l'objet d'une fermentation microbienne s'ils parviennent dans les caeca.

Le reste des digesta est dirigé vers le côlon qui, du fait de sa très faible taille, a une capacité très limitée de fermentation.

1.5. Eau, minéraux et vitamines

Les besoins en eau pour la thermorégulation sont élevés surtout en climat chaud. Le manque d'eau peut provoquer une réduction de la consommation avec de graves retards de croissance et une forte baisse de la production d'œufs. L'eau est le premier aliment des volailles : elles **boivent presque deux fois plus qu'elles ne mangent.** Issue de l'aliment, de l'abreuvement et des sécrétions le long du tractus digestif, l'eau est absorbée tout le long de l'intestin grêle, du colon et des caeca. Elle permet la diffusion des molécules et constitue ainsi un support pour l'ensemble des transports et des échanges dans l'organisme (Figure 73).

Au niveau de l'intestin grêle, son absorption est stimulée par l'absorption de certains nutriments (acides aminés et monosaccharides).

L'urine produite par les poulets est très diluée et peut remonter dans le colon et atteindre les caeca par mouvement de rétro péristaltisme. L'eau, le chlore et le sodium peuvent alors être réabsorbés dans les différents compartiments que traverse l'urine (coprodeum, colon, caeca) et particulièrement dans les caeca. L'urine alors concentrée en urates prend un aspect blanc et pâteux.

La microflore intervient également sur le métabolisme minéral et vitaminique. Elle a un effet négatif sur l'absorption du calcium et entraîne une augmentation des besoins en magnésium et en phosphore.

Les vitamines hydrosolubles, surtout de groupe B, sont synthétisées en quantités appréciables par la flore bactérienne au niveau des cæcums du poulet.

La vitamine K est également synthétisée mais en quantité insuffisante pour répondre aux besoins de l'animal, sauf l'acide folique qui pourrait servir à l'animal. En présence de flore, les besoins en vitamines seraient augmentés pour détoxifier les produits bactériens et répondre au stress physiologique.

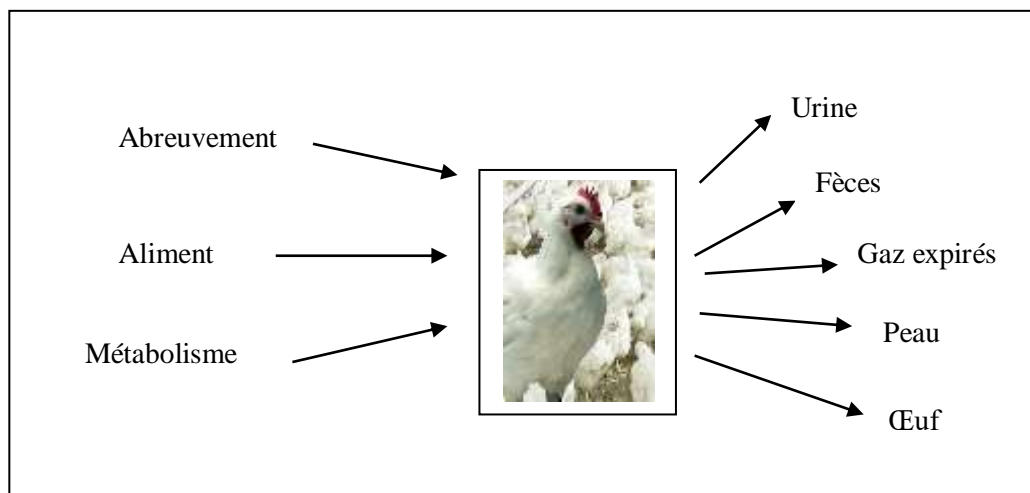


Figure 73: Origine et devenir de l'eau chez la volaille (Larbier et Leclercq, 1992)

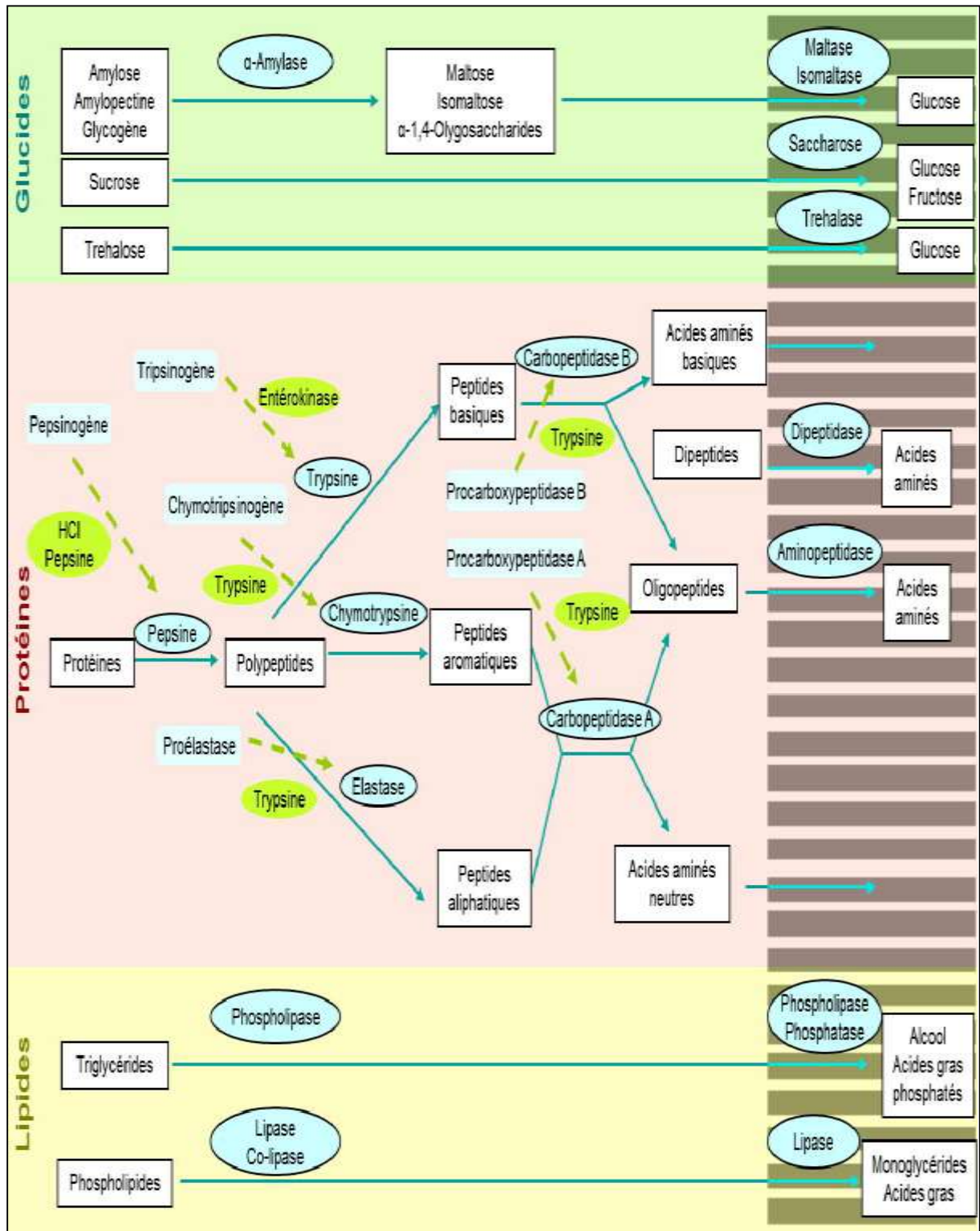


Figure 74 : Principales enzymes et produits d'hydrolyse intervenant dans la digestion des nutriments chez le poulet (Guardia, 2011)

1. **Alamargot., J. (1982).** L'appareil digestif et ses annexes. In: Manuel d'anatomie et d'autopsie aviaires. Le point vétérinaire. pp. 15-32
2. **Alane., F. (2007).** Valeur nutritive des légumineuses fourragères : Cas des luzernes (Genre Medicago). Thèse en vue de l'obtention du diplôme de magistère en sciences agronomiques. Institut national agronomique El-Harrach.96p
3. **Anonyme 1 :** https://fr.wikipedia.org/wiki/S%C3%A9quoia_g%C3%A9ant(consulté le 14/11/2019)
4. **Anonyme 2 :**http://www.memobio.fr/html/bioc/bi_pc_re.html(consulté le 06/03/2020)
5. **Anonyme 3 :** Anatomie de l'appareil digestif. Utilisation digestive et métabolique des aliments. <http://www.cfppa.fr/infocampus/wp-content/uploads/2013/10/La-digestion-.pdf>. 53p (consulté le 23/10/2019).
6. **Anonyme 4 :** Digestion ruminale des aliments. <https://planetvie.ens.fr/thematiques/animaux/systeme-digestif/la-digestion-ruminale-des-aliments> (consulté le 20/11/2019)
7. **Anonyme 5 :** La digestion chez les Mammifères. LEGTA de Quetigny (21) Classe préparatoire ATS Bio (post-BTSA-BTS-DUT) Biologie : B.1 Chapitre 15 : La digestion chez les Mammifères. <https://www.svt-tanguy-jean.com/uploads/1/2/0/4/120408978/ats-b1-5-digestion.pdf>. 42 p (consulté le 28/01/2020)
8. **Anonyme 6 :** Les besoins nutritifs des ruminants d'élevage. https://www.ecofog.gf/giec/doc_num.php?explnum_id=1708 .4p (Consulté le 24/03/2020)
9. **Anonyme 7 :** Mieux comprendre le rumen, un fermenteur multi tâches très efficace. <https://www.bicarz.com/fr/binaries/Etude-Jouany-178384.pdf>32 p (consulté le 24/01/2020)
10. **Anonyme 8 :** <https://www.canstockphoto.fr/photos-images/paille.html> (consulté le 14/11/2019)
11. **Anonyme 9:** Microbiote du rumen. Santé du rumen Guide technique. <https://ruminantdigestivesystem.com/fr/sante-rumen/rumen-microbiote/>(Consulté le 16/04/2020)
12. **Arrigo Y., Scharenberg., A. (2008).**Digestibilité et dégradabilité de la matière azotée de plantes riches en tanins. Renc. Rech. Ruminants, 2008, 15. 281p
13. **Baumont., B.(1996).** Palatabilité et comportement alimentaire chez les ruminants. *INRA Prod. Anim.*, 1996, 9 (5), 349-358

14. **Beckers., Y. (2009).** Alimentation azotée des ruminants : comment réduire les rejets dans l'environnement ?
<https://orbi.uliege.be/bitstream/2268/122958/1/Alimentation%20azot%c3%a9e%20ruminant%20%5bMode%20de%20compatibilit%c3%a9%5d.pdf> (Consulté le 24/03/2020)
15. **Beckers., Y. (2010).** Mesure de l'ingestion des fourrages chez le ruminant. Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT) Université de Liège (ULg, Belgique).<https://orbi.uliege.be/bitstream/2268/121863/1/Mesure%20de%20l%27ingestion%20chez%20le%20ruminant.pdf> 45 p (Consulté le 18/04/2020)
16. **Besle, J. M., et Jouany, J. P. (1990).** La biomasse pariétale des fourrages et sa valorisation par les herbivores. *INRA Prod. Anim.*, 1990, 3(1), 39-50
17. **Boccard, R et Boissau, J. M. (1958).** Modèle d'une cage a digestibilité pour petits ruminants. *Annales de zootechnie, INRA/EDP Sciences*, 1958, 7 (1), pp.89-96
18. **Boudechiche., L et al., (2015).** Digestibilité in vitro et cinétique de fermentation des feuilles de cinq arbustes fourragers du nord est Algérien. *Revue Méd. Vét.*, 2015, 166, 11-12, 350-359
19. **Bousseboua., R ; Feltane., R. (2018).** Apport bibliographique sur les sources alternatives d'énergie (Hydrates de carbone) et d'azote non protéique pour la flore Ruminale (chez la race bovine). Université des Frères Mentouri Constantine. Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie. Spécialité : *Biologie Moléculaire des Microorganismes*. Mémoire en vue de l'obtention du diplôme de Master. 74 p
20. **Bouzouaia. M. (2019).** Physiologie digestive particularités, mécanismes de digestion, d'absorption. 11p. <https://docplayer.fr/163106087-Physiologie-digestive-particularites-mecanismes-de-digestion-d-absorption.html> (consulté le 12/10/2020)
21. **Boye., M. (2014).** Etude in sacco de la dégradation ruminale des fibres et des matières azotées de fourrages fertilisés avec du fumier traité ou non par du bacteriolit. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse. 106 p
22. **Briki., K et Debab., S. (2009).** Etude microbiologique de la microflore ruminale des ovins, Méthanogènes et additifs alimentaires. Mémoire en ligne. Université Mohamed Boudiaf, Msila, Algérie. 26p
23. **Brocard., V ; Brunshwig., P ; Legarto., J ; Paccard., P ; Rouille., B ; Bastien., D. (2010).** LECLERC M-C. Guide pratique de l'alimentation du troupeau bovin laitier. L'Institut de l'élevage : Paris, 2010, 268 p

24. **Castillo-González, AR ; Burrola-Barrazab., ME ; Domínguez-Viverosb., J ; Chávez-Martínezb., A. (2014).** Rumen microorganisms and fermentation. *Arch Med*, 46, 349-361
25. **Chavez Montes., R. A. (2008).** *Caractérisation de mutants et transformants d'alpha-L-arabinofuranosidase chez Arabidopsis thaliana* (Doctoral dissertation, Université de Toulouse, Université Toulouse III-Paul Sabatier).135 p
26. **Cobo., E. (2007).** Alimentation des petits ruminants: comparaison ovin-caprin. Année universitaire 2006-2007. 2007. Thèse de doctorat. UM2. 31p
27. **Coudert., E. (2016).** Mécanismes régulant l'utilisation périphérique du glucose chez l'oiseau: focus sur le transport de glucose. Thèse de doctorat en Sciences de la vie. Université François - Rabelais de Tours. France.192 p
28. **Cuvelier C., Cabaraux j.-F., Dufrasne I., Istasse L., Hornick J.-L. (2005).** Production, digestion et absorption des acides gras chez le ruminant. *Ann. Méd. Vét., 2005, 149, 49-59*
29. **Cuvelier C., Cabaraux J.F., Dufrasne I., Istasse L., Hornick J.L. (2005).** Production, digestion et absorption des acides gras chez le ruminant. *Ann. Méd. Vét., 149, 49-59*
30. **Cuvelier., C et al.,** L'alimentation de la vache laitière physiologie et besoins. [http://www.fourragesmieux.be/Documents_telechargeables/Cuvelier C Hornick J L Beckers Y Froidmont E Knapp E Istasse L & Dufrasne I Livret alimentation des VL 2 Besoins et physio.pdf](http://www.fourragesmieux.be/Documents_telechargeables/Cuvelier_C_Hornick_J_L_Beckers_Y_Froidmont_E_Knapp_E_Istasse_L_&_Dufrasne_I_Livret_alimentation_des_VL_2_Besoins_et_physio.pdf).67 p (Consulté le 10/01/2020)
31. **Cuvelier., C et Dufrasne., I. (2015).** L'alimentation de la vache laitière : Aliments, Calculs de ration, indicateurs d'évaluation des déséquilibres de la ration et pathologies d'origine nutritionnelle. Université de Liège. *Livret de l'Agriculture*.91 p
32. **Cuvelier., CH ; Hornick., JL ; Beckers., Y ; Froidmont., Knapp., E ; Istasse., L ; Dufrasne., I. (2014).** Livret de l'agriculture : l'alimentation de la vache laitière Physiologie et Besoins. Université de Liège Centre Wallon de Recherches Agronomiques. P10
33. **De verdal., H. (2011).** Possibilités de réduction des rejets chez le poulet par la sélection génétique. Mémoire pour obtenir le grade de : Docteur de l'université François – Rabelais de Tours.327p
34. **De Vries., Trevor J. (2016).** Comprendre comment les bovins laitiers mangent et ruminent pour optimiser leur santé et leur production." CRAAQ-Symposium sur les bovins laitiers. 2016.https://www.agrireseau.net/documents/Document_96510.pdf (consulté le 12/02/2020). 12p
35. **Denbow., D. M. (1999).** Gastrointestinal anatomy and physiology. In: Sturkie's Avian Physiology. Academic Press. San Diego. pp. 299-325

36. **Denbow., M. (2000).** Gastrointestinal anatomy and physiology. In Sturkie's avian physiology, ed. Press A.
37. **Doneley., b. (2016).** Avian medicine and surgery in practice: companion and aviary birds, second edition. ed. crc press, boca raton.
38. **Doreau M., Fievez V., Troegler-Meynadier A., Glasser F. (2012).** Métabolisme ruminal et digestion des acides gras longs chez le ruminant : le point des connaissances récentes. *INRA Prod. Anim.*, 25 (4), 361-374
39. **Doreau., M. (2008 a).** Apports et limites des techniques alternatives à la chirurgie expérimentale du tractus digestif des herbivores. *Bull. Acad. Vét. France -2008 -Tome 161 - N°5*<http://www.academie-veterinaire-defrance.org/>. 425-433 p
40. **Doreau., M. (2008 b).** Apports et limites des techniques alternatives à la chirurgie expérimentale du tractus digestif des herbivores. INRA de Clermont-Ferrand - Theix https://academie-veterinaire-defrance.org/fileadmin/user_upload/pdf/doreauw.pdf 12p (consulté le 13/11/2019)
41. **Drogoul, Carole, Gadoud, Raymond, Joseph, Marie-Madeleine, et al.,(2004).** *Nutrition et alimentation des animaux d'élevage*. Educagri Editions, 2004. Tome 1. 270 p
42. **Drogoul, Carole, Gadoud, Raymond, Joseph, Marie-Madeleine, et al.,(2004).** *Nutrition et alimentation des animaux d'élevage*. Educagri Editions, 2004. Tome 2. 312 p
43. **Dulphy, J.-P. et Faverdin, Ph.(1987).** L'ingestion alimentaire chez les ruminants: modalités et phénomènes associés. *Reproduction Nutrition Développement*, 1987, vol. 27, no 1B, p. 129-155
44. **Dulphy., J.P. (1995).** Ingestion et digestion comparées des fourrages chez différentes espèces d'herbivores. *INRA Prod. Anim.*, 1995, 8(4), 293-307
45. **Dusart., C. (2014).** La digestion ruminale: mise en place d'un modèle d'étude in vitro à long terme en cultures Batch. 2014. Thèse de doctorat vétérinaire. ENVt, 2014.123p
46. **Farner DS. (1942).** The hydrogen ion concentration in avian digestive tracts. *Poultry Science* 21, 445-450.
47. **Ferran., A. (2010).** Digestion microbienne chez les ruminants. Cours de physiologie digestive. École Nationale Vétérinaire de Toulouse. Toulouse, France.
48. **Ferran., A. (2012).** Digestion microbienne chez les ruminants. http://physiologie.envt.fr/wpcontent/uploads/2007/11/Digestion_microbienne_chez_le_s_ruminants.pdf. 76 p (consulté le 22/01/2020)

49. **Gabriel, I ; Mallet, S ; Sible, P. (2005).** “La microflore digestive des volailles: facteurs de variation et conséquences pour l'animal”. INRA Production Animale 18 (5), pp 309-322.
50. **Gadoud, R ; Joseph, M.M ; Jussiau, R ; Lisberney, M.J ; Mangeol, B ; Montmeas, L ; Tarrit, A. (1992).** Nutrition et alimentation des animaux d'élevage. Fourcher. Paris. 286p
51. **Gallouin, F et Focant, M. (1980).** Bases physiologiques du comportement alimentaire chez les ruminants. *Reproduction Nutrition Développement*, 20(5B), 1563-1614
52. **Gebeyehu, A et Mekasha, Y. (2013).** Defaunation: effects on feed intake, digestion, rumen metabolism and weight gain. *Wudpecker J. Agric. Res.* 2:134 – 141
53. **Gournier-Château, N ; Larpent, J. P ; Castellanos, M.I ; Larpent, J. L. (1994).** Les probiotiques en alimentation animale et humaine. chapitre 1: La microflore intestinale et son rôle Techniques & Documentation. Lavoisier. Paris. 192p.
54. **Guardia, S. (2011).** Effets de phytobiotiques sur les performances de croissance et l'équilibre ou microbiote digestif du poulet de chair. Thèse pour obtenir le grade de Docteur en Sciences de la vie. Université François - Rabelais. France.469p
55. **Guerin, J et Boisieu, C. (2006).** L'autopsie en pathologie aviaire. Elevage et santé animales et cunicole. <http://www.aviaire@envt.fr> (consulté le 13/09/2020)
56. **Hervé belbis, Guillaume. (2007).** Flore du rumen : origine, composition, évolution, conséquences physiopathologiques. Ecole nationale vétérinaire d'Alfort. Faculté de médecine de Créteil. Thèse de doctorat vétérinaire.150 p
57. **ITAVI, (2015).** Alimentation des volailles en agriculture biologique. Cahier technique. <https://www.bio-bretagne-ibb.fr/wp-content/uploads/Alimentation-Volailles-Bio-CahierTechnique-juin2015.pdf>. (consulté le 20/08/2020).65p
58. **Jarrige, R ; Ruckebusch, Y ; Demarquilly, C ; Farce, MH ; Journet, M. (1995).** Nutrition des ruminants domestiques. Ingestion et digestion. INRA Editions : Paris, 1995, 921 p
59. **Jarrige, R. (1980).** *Alimentation des ruminants*. INRA. 615 p
60. **Jean-Blain, C. (2002).** Introduction à la nutrition des animaux domestiques. Edition Tec et Doc. Paris, 424p
61. **Jin, L.Z ; Ho, Y. W ; Abdollahi, N ; Jalaludin, S. (1998).** “Growth performance, intestinal microbial populations, and serum cholesterol of broilers fed diet containing lactobacillus cultures”. *Poultry Science* 77, pp 1259-1265
62. **Jouany, J.P. (1994).** Les fermentations dans le rumen et leur optimisation. INRA Prod. Anim., 1994, 7(3), 207-225

63. **Jouany., J.P. (2011).** Mieux comprendre le rumen, un fermenteur multitâche très efficace. <https://www.bicarz.com/fr/binaries/Etude-Jouany-178384.pdf> 33p.
64. **Konig, h.e., Korbel, r., Liebich, h.-g. (eds.), (2016).** Avian anatomy: textbook and colour atlas, 2nd edition. ed, veterinary clinical reference. 5m publishing, sheffield, uk.
65. **Larbier., M. et Leclercq., B. (1992).** Nutrition et alimentation des volailles. INRA Paris. France. 355p
66. **Le Bars., H. (1991).** Interrelations entre glycogénèse et lipogénèse chez les ruminants. Bull. Acad. Vét. de France, 1991, 64, 193-206
67. **Léda., V. (2018).**Notions approfondies en alimentation. Webinaire en alimentation ovine. Centre d'expertise en production ovine du Québec https://cepoq.com/wpcontent/uploads/2019/06/webinaire_notions_appfondies_alimentation_2018.pdf . 38p
68. **Lu., J ; Idris., U ; Harmon., B ; Hofacre., C ; Maurer., J.J ; Lee., M.D. (2003).** Diversity and succession of the intestinal bacterial community of the maturing broiler chicken. *Applied and Environmental Microbiology*, 69, 6816-6824
69. **Meschy., F. (2007).**Alimentation minérale et vitaminique des ruminants : Actualisation des connaissances. *INRA Prod. Anim.*, 2007, 20 (2), 119-128
70. **Meynadier., A ; Dusart.,C ; Toutou., F.** La digestion ruminale des aliments <https://planet-vie.ens.fr/thematiques/animaux/systeme-digestif/la-digestion-ruminale-des-aliments> (consulté le 23/02/2020)
71. **Michel A., Wattiaux.** Métabolisme des Protéines chez la Vache. L'institut babcock pour la recherche et le développement international du secteur laitier essentiels laitiers Université du Wisconsin à Madison. https://federated.kb.wisc.edu/images/group226/52750/1-7/de_05.fr.pdf .4p (consulté le 26/11/2020)
72. **Mickael., Rey. (2012).** Implantation du microbiote et mise en place des fonctions du rumen chez le veau de race laitière et effet de la supplémentation en levures vivantes. Thèse en vue de l'obtention du doctorat de l'université de Toulouse.323p
73. **Moine., C. (2005).** Extraction, caractérisation structurale et valorisation d'une famille d'hémicelluloses du bois. Obtention de matériaux plastiques par modification des xylanes. Université de limoges Faculté des Sciences et Techniques de Limoges. Thèse pour obtenir le grade de docteur de l'Université de limoges.284 p
74. **Moran., E.T.J. (1982).** Comparative nutrition of fowl and swine: The gastrointestinal system. Office for Educational Practice, University of Guelph. Ontario, Canada. 235 p

75. **Moran., ET, Jr. (1985).** Digestion and absorption of carbohydrates in fowl and events through perinatal development. *The Journal of Nutrition* 115, 665-674.
76. **Naili., O. (2016).** Effet des extraits de *Abies numidica* de Lannoy sur la croissance et sur la microflore caecale et fécale des poussins de chair. Mémoire Pour l'obtention du diplôme de Thèse de doctorat. 131 p
77. **Ortignes-Marty., I et al., (2013).** Des rations de ruminants aux nutriments transférés par le foie et fournis aux tissus périphériques. *Renc. Rech. Ruminants*, 2013, 20. 4 p. Québec, Canada. 90p
78. **Pujol., julie. (2019).** Les agents pathogènes responsables d'affections digestives chez les psittacidés. Mémoire pour l'obtention du grade de docteur vétérinaire. Université Claude-Bernard – lyon I (médecine - pharmacie). 148 p
79. **Raaf., N et Griene., L. (2015).** Glucides (structures et métabolisme). Université Benyoucef Benkhedda. <http://univ.ency-education.com/uploads/1/3/1/0/13102001/bioch1an16-glucides.pdf>. 163 p
80. **Ribot., J.J. (1980).** La digestion des herbivores. *Terre Malgache. Tany Malagasy*, volume 20, avril 1980 pp : 9-50
81. **Rideau., N ; Métayer-Coustard., S. (2012).** Utilisation périphérique du glucose chez le poulet et le canard: Implications pour la croissance et la qualité de la viande. *Productions Animales*, 25(4), 337-350.
82. **Robles., V.R.E. (2006).** Effet de la fréquence de distribution de l'aliment sur l'ingestion, le comportement d'ingestion et la fermentation ruminale chez les génisses en engraissement intensif. Thèse de doctorat. Université Paul-Sabatier de Toulouse. Toulouse, France. 75p
83. **ROSS. (2018).** Guide d'élevage du poulet de chair http://eu.aviagen.com/assets/Tech_Center/BB_Foreign_Language_Docs/French_Tech_Docs/Ross-BroilerHandbook2018-FR.pdf (consulté le 10/09/2020)
84. **Rougière., N. (2010).** Etude comparée des paramètres digestifs des poulets issus des lignées génétiques D+ et D- sélectionnées pour une efficacité digestive divergente. Mémoire pour obtenir le grade de : Docteur de l'université François – Rabelais de Tours. 158p
85. **Rouissi., A. (2016).** Évaluation du profil en acides aminés et mesure de la digestibilité de l'azote du tourteau de canola chez des vaches laitières. Maîtrise en sciences animales. 90p

86. **Rupert., Régis ; Radigue., Pierre-Emmanuel. (2014).** Le système digestif des ruminants et son efficacité. Notions de base sur l'alimentation et la digestion des ruminants. <https://charolaise.fr/wp-content/uploads/2015/08/3-Le-systeme-digestif-des-ruminants-et-son-efficacite-P.E.-Radigue-Efficacite-Alimentaire-en-race-charolaise.pdf> 47p
87. **Salanitro., JP ; Fairchild., IG ; Zgornicki., YD. (1974).** Isolement, caractéristiques de culture et identification des bactéries anaérobies du caecum du poulet. *Microbiologie appliquée* , 27 (4), 678-687.
88. **Satge., B. (1993).** Le pH du rumen étude bibliographique. Thèse Med. Vet. Toulouse. 200p
89. **Sauvan., D et Nozière., P. (2013).** La quantification des principaux phénomènes digestifs chez les ruminants : les relations utilisées pour rénover les systèmes d'unités d'alimentation énergétique et protéique. *INRA Productions Animales*, 2013, numéro 4.327-346 p
90. **Sauvant., D et Bas., P. (2001).** La digestion des lipides chez le ruminant. *INRA Prod. Anim.*, 2001, 14 (5), 303-310
91. **Scanes., C. G. (2009).** Perspectives on the endocrinology of poultry growth and metabolism. *General and comparative endocrinology*, 163(1), 24-32.
92. **Stewart., CS et Bryant., MP. (1988).** The rumen bacteria. In: Hobson PN, editors. *The rumen microbial ecosystem*. Elsevier Science Publisher, New York, 21-75. 527 p
93. **Tesseraud., S. (1995).** Métabolisme protéique chez le poulet en croissance. Effet des protéines alimentaires. *INRA Prod. Anim.*, 8(3), 197-212.
94. **Thivend., P ; Fonty., G ; Jouany., J.P ; Durand., M ; Gouet., Ph. (1985).** Le fermenteur rumen. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 25, 729-753
95. **Tiret., L. (2001).** Physiologie de la digestion. Polycopié, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, Unité Pédagogique de Physiologie et Thérapeutique. 69 p
96. **Ushida, K., et Jouany, J. P. (1986).** Influence des protozoaires sur la dégradation des protéines mesurée in vitro et in sacco. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 1986, 86 (1B), 293-294
97. **Valdiguie., P. (2000).** Biochimie clinique. 2^{ème} édition. Cachan: Editions EM inter, 340p.
98. **Vignau-Loustau., L et Huyghe., C. (2008).** Stratégies fourragères Pâturage-Ensilage-Foin. *Editions France Agricole*, 78-100
99. **Villate., D. (2001).** Maladies des volailles (manuel pratique). France Agricole. (2^{ème} édition) 399p

100. **Vizioli, j ; Sautiere., p.e.(2016).** La dissection du poussin. Université De Lille - Sciences et Technologies. 12p
101. **Wallace., RJ. (1986).** Ecology of Rumen Micro organisms : Protein Use. In: Dobson A, DobsonMJ (eds). Aspect of digestive physiology of ruminants. Ithaca, New York (USA) : Comstock Publishing Associates, 99-116. 311 p
102. **Wertz., JL. (2010).** La lignine. Document ValBiom-Gembloux Agro-Bio Tech. p 5-8
103. **Wertz., JL. (2011).** Les hémicellulose. Document ValBiom - Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège.3 p
104. **Williams., AG et Coleman., GS.(1997).** The Rumen Protozoa. In: Hobson PN, Ed. The rumen microbial ecosystem, Elsevier Science Publishing, New York, 77-111. 527 p
105. **Zened., A. (2011).**Particularités du microbiote et son activité lors de la déviation de la biohydrogénation ruminale de l'acide linoléique de la voie trans-11 à la voie trans-10. Thèse en vue de l'obtention du doctorat de l'université de Toulouse.337 p