

J.P. DULPHY, W. MARTIN-ROSSET,
J.P. JOUANY

INRA Station de Recherches
sur la Nutrition des Herbivores
Theix 63122 Saint-Genès-Champanelle

Ingestion et digestion comparées des fourrages chez différentes espèces d'herbivores

Parce qu'ils sont capables de digérer les parois végétales, les herbivores domestiques sont les premiers utilisateurs des espaces naturels ou semi-naturels, qui sont très diversifiés. Il est donc important de rechercher les espèces animales les mieux adaptées aux espaces à utiliser et/ou à entretenir, si on veut gérer ces espaces en utilisant et en limitant la biomasse végétale. Pour comprendre ou améliorer la conduite et les aptitudes de ces espèces animales à l'extérieur, il est utile de connaître leurs caractéristiques physiologiques et les mécanismes que chacune met en œuvre pour ingérer et digérer au mieux les substrats lignocellulosiques.

Résumé

Dans cet article de synthèse les quantités de matière sèche ingérées de fourrages distribués à l'auge, ainsi que leur digestibilité, sont comparées chez différentes espèces d'herbivores domestiques (ovins, caprins, bovins, cerfs, lamas, chevaux).

Par rapport au poids vif des animaux c'est avec les fourrages pauvres que les écarts de quantités ingérées sont les plus importants, à l'avantage surtout des cervidés et des caprins. Pour les foins tardifs de graminées des écarts notables se maintiennent. Pour les foins de bonne qualité, toutes les espèces comparées, sauf les lamas, donnent des résultats identiques. Les résultats sont aussi exprimés par rapport au poids métabolique ($PV^{0.75}$). Des éléments d'information et d'explication sont donnés à travers la durée journalière d'ingestion, le contrôle physiologique de l'ingestion, la durée de rumination, le mécanisme de comminution des aliments et la salivation.

Pour ce qui concerne les digestibilités il existe des différences notables entre espèces. Ces différences, faibles pour les fourrages de bonne qualité, s'accroissent au fur et à mesure que la qualité des fourrages comparés diminue. Le classement des espèces est alors net, dans l'ordre décroissant : lamas, bovins, caprins, ovins, cerfs, chevaux. Les différences observées sont expliquées à partir de l'importance relative des différents sites de digestion, de l'intensité variable de la digestion microbienne, des temps de séjour des digesta dans le tube digestif, et de l'efficacité des recyclages d'azote et de minéraux.

L'ingestion de matière organique digestible exprimée par rapport au poids métabolique des animaux donne une bonne idée des possibilités de couverture de leurs besoins par les différentes espèces. De ce point de vue les animaux à grand format sont largement avantageux, bovins et chevaux étant comparables. Parmi les animaux à petit format les ovins sont théoriquement désavantageux par rapport aux caprins, aux cerfs et aux lamas.

Lorsqu'ils sont en liberté, les petits ruminants sont donc obligés d'ingérer des aliments plus digestibles que les gros ruminants.

L'aptitude à l'ingestion et la digestion des fourrages chez les ruminants résultent de l'intégration de plusieurs phénomènes parmi lesquels la mastication, la régulation du volume du rumen et les caractéristiques physico-chimiques de son contenu, la vitesse de renouvellement des digesta dans le rumen et l'intensité des activités microbiennes sont les plus importants. Nous proposons également de comparer ces mécanismes, tout en précisant que la comparaison d'espèces animales est toujours délicate.

À titre de rappel, les caractéristiques du ruminant « standard » ayant servi à mesurer la digestibilité et l'ingestibilité des fourrages figurant dans les tables INRA, en l'occurrence le mouton mâle castré à l'entretien, seront tout d'abord présentées. Les autres espèces utilisables en France, ou dans des pays proches, seront ensuite examinées en prenant le mouton comme témoin. Les fourrages concernés seront essentiellement les fourrages verts fauchés et distribués à l'auge, les foins et les pailles. On insistera peu sur les ensilages (cf Dulphy et Demarquilly 1991), mais l'effet de la complémentation des fourrages avec des concentrés sera examiné car cette complémentation est fréquente.

La quantité d'aliments ingérée dépend de deux facteurs, d'une part l'ingestibilité des aliments et des rations, d'autre part la capa-

cité d'ingestion des animaux (Jarrige *et al* 1978). Les quantités de matière sèche (MS) ingérées peuvent être exprimées en kg par animal, mais la comparaison d'espèces impose une correction tenant compte du poids. Deux modes d'expression sont utilisés, soit une correction par le poids vif (PV), qui permet de comparer les espèces en tenant compte le plus simplement possible de leur format (cf Dulphy *et al* 1994a et 1995), soit une correction par le poids métabolique ($PV^{0.75}$) qui permet d'estimer le degré de satisfaction des besoins.

Pour ce qui concerne la digestion, la donnée de base la plus souvent déterminée est la digestibilité apparente de la ration, car elle donne le résultat final des processus digestifs, calculé après une collecte totale des fèces. C'est donc sur cette donnée que s'appuiera d'abord la comparaison des espèces.

Il importe ensuite, au plan théorique, de définir les conditions dans lesquelles ingestion et digestion sont comparées. Ces conditions concernent l'environnement des animaux. Pour comparer des espèces animales, celles-ci sont placées, en principe, dans un environnement comparable : en particulier mêmes conditions climatiques et même alimentation. En effet, les variations du climat peuvent modifier l'ingestion, modulant alors les différences entre espèces animales. Cet aspect ne sera pas abordé. Par contre, l'influence de la nature de la ration sera examinée, en différenciant en particulier les fourrages pauvres. Il existe aussi une variabilité entre individus, et des effets de l'âge, du sexe, de la race, ainsi que du stade physiologique et du niveau d'ingestion (pour la digestibilité seulement) qui peuvent compliquer largement l'interprétation des résultats.

Variabilité individuelle

Dans un lot d'animaux « comparables », il existe une variation notable des quantités ingérées, même corrigées par rapport au poids métabolique ou au poids vif, et une variation encore plus élevée des caractéristiques du comportement alimentaire. Les exemples donnés par Dulphy *et al* (1995) montrent que le coefficient de variation de la quantité ingérée varie de 7 à 17 %. Il en résulte une précision faible dans la valeur des paramètres caractérisant l'ingestion et surtout le comportement alimentaire.

Les coefficients de variation de la digestibilité intra-lot sont, par contre, relativement faibles. Pour la matière organique, ce coefficient est de l'ordre de 2 %, avec des petites différences selon les types d'animaux ou les espèces (Dulphy *et al* 1995). Un tel coefficient correspond à des écarts potentiels de 5 points environ entre 2 animaux d'un même lot, ce qui peut fausser certaines comparaisons entre espèces si elles sont réalisées avec un nombre trop faible d'animaux. La variabilité de la digestibilité est un peu plus élevée pour les matières azotées totales et la cellulose brute.

Effets de l'âge, du sexe, de l'état d'engraissement et de la race

Les quantités de MS ingérées varient sous l'effet de l'âge, du sexe et de l'état d'engraissement, et ces variations s'expliquent avant tout par des besoins différents (cf Jarrige 1988). Il existe aussi des effets de la race qui peuvent combiner des effets proprement génétiques, mais aussi des différences de conduite, le facteur le plus discriminant étant le type de production (lait ou viande) qui détermine, par exemple, des différences entre bovins Holstein et Charolais. Les mêmes observations peuvent être faites chez les équidés (Martin-Rosset et Doreau 1984, Doreau *et al* 1991 et 1992).

En règle générale, la digestibilité des fourrages est légèrement plus élevée à l'âge adulte que chez les jeunes, les ruminants en particulier ne semblant atteindre leur capacité digestive maximale qu'à l'âge adulte (cf Dulphy *et al* 1995). Les effets du sexe et de la race sur la digestibilité sont faibles et mal connus.

Effets de l'état et du stade physiologique

Les effets du stade physiologique sur les quantités ingérées sont, par contre, bien connus, par exemple chez la vache laitière (Faverdin *et al* 1987) et chez la jument (Martin-Rosset 1990). Ils ont été pris en compte dans l'établissement des recommandations alimentaires de l'INRA pour les ruminants (Jarrige 1988) et pour les chevaux (Martin-Rosset 1990). Les variations observées des quantités ingérées induisent ensuite des variations des paramètres du comportement alimentaire, (cf revues de Dulphy *et al* 1995 pour les ruminants et de Boulot 1987, pour les équidés). Le stade physiologique, en particulier au cours du cycle gestation-lactation, entraîne également des variations de la digestibilité des rations.

Effet du niveau d'ingestion

La mesure de la digestibilité des aliments peut être faite chez les ruminants alimentés à volonté comme c'est le cas avec les fourrages dans les travaux réalisés par Demarquilly *et al* (1978). Mais, souvent, cette mesure est réalisée chez des animaux nourris à l'entretien. Or il existe un effet positif de la baisse des quantités ingérées sur la digestibilité. Les conséquences de cet effet ont été détaillées dans les chapitres 17 (Demarquilly *et al* 1995) et 21 (Dulphy *et al* 1995) de l'ouvrage « Nutrition des ruminants domestiques - Ingestion et digestion ». Les comparaisons entre espèces doivent donc être conduites dans des conditions d'alimentation comparables. A l'inverse il ne semble pas y avoir d'effet des quantités ingérées sur la digestibilité chez le cheval (Martin-Rosset *et al* 1990).

1 / Ingestion

1.1 / Quantités de MS ingérées

Chez le mouton « standard » (adulte castré de race Texel, pesant 60 kg), les quantités de

MS de fourrages volontairement ingérées varient de 11 g/kg de PV en moyenne (31 g/kg PV^{0,75}) pour des pailles complémentées en azote et minéraux à 32 g/kg de PV (90 g/kg PV^{0,75}) pour des fourrages verts très jeunes (Demarquilly *et al* 1981). Les quantités diminuent lorsque la plante vieillit et que sa digestibilité diminue et sont plus élevées, à même digestibilité ou à même âge pour les légumineuses que les graminées. Elles varient globalement en sens inverse de la teneur en parois totales (NDF).

Rapportées au poids vif, les quantités de MS ingérées par les caprins et par les ovins sont très proches pour des états physiologiques comparables (cf Dulphy *et al* 1994a). Il existe cependant une tendance relativement nette à ce que les caprins ingèrent les fourrages pauvres en plus grande quantité que les ovins (Brown et Johnson 1984).

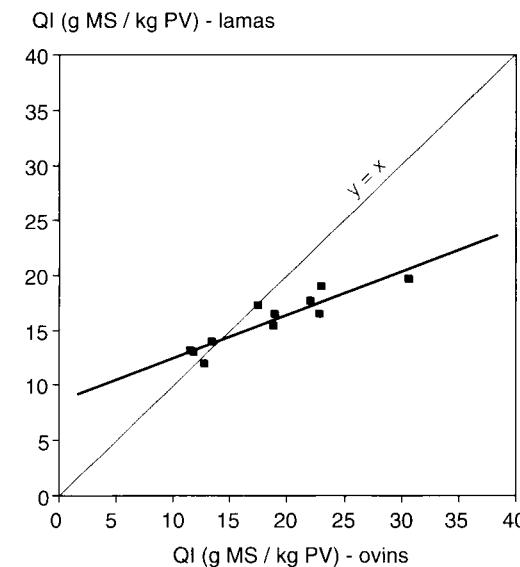
En prenant comme exemple une génisse Holstein de 400 kg (Dulphy *et al* 1987) on observe que l'écart relatif entre les quantités ingérées de fourrages de qualités extrêmes est plus faible chez ces animaux que chez le mouton : de 12 g/kg PV pour une paille d'orge complémentée à 24 g/kg PV pour des repousses de luzerne en vert. Cependant, par rapport à leur poids métabolique, les génisses ingèrent toujours plus que les moutons, couvrant ainsi nettement mieux leurs besoins (cf Van Soest 1982) à partir d'un même fourrage.

Il existe quelques comparaisons entre cerfs et moutons (Kay et Goodall 1976, Milne *et al* 1978, Domingue *et al* 1991c). Il semble que les quantités ingérées des fourrages de bonne qualité, rapportées au poids vif, sont inférieures d'environ 10 % chez les cerfs, ce qui correspond à des quantités comparables si on les rapporte au poids métabolique. Par contre, les cerfs ingèrent en plus grande quantité les fourrages de mauvaise qualité. Ils sont, par ailleurs, très sensibles à la photopériode (Kay 1985) et, entre l'été et l'hiver, ils diminuent plus leur ingestion que les moutons.

Les données concernant les lamas sont peu nombreuses et concernent 11 comparaisons avec des moutons (Warmington *et al* 1989, Cordesse *et al* 1992, Dulphy *et al* 1994 a et 1994b, Lemosquet *et al* 1995). En moyenne, avec des fourrages secs, distribués avec ou sans aliment concentré, les lamas ingèrent 15,9 g de MS/kg de PV (49,3 g/kg PV^{0,75}) et les moutons 18,4 g (soit 51,7 g/kg PV^{0,75}). Les lamas ingèrent plus de fourrages pauvres que les moutons, en g/kg PV^{0,75}, mais moins de fourrages de très bonne qualité (figure 1).

Les quantités ingérées par des chevaux et des ruminants ont rarement été comparées. En regroupant les résultats de Martin-Rosset et Doreau (1984), de Chenost et Martin-Rosset (1985), de Cymbaluk (1990), avec ceux récapitulés dans la thèse de Boulot (1987) et ceux à paraître de Martin-Rosset et Dulphy (figure 2), on obtient, pour des chevaux de selle de 500 kg de PV les valeurs suivantes : 12,6 g MS/kg PV pour les pailles (n = 6), 23,9 g pour les foins de luzerne (n = 12),

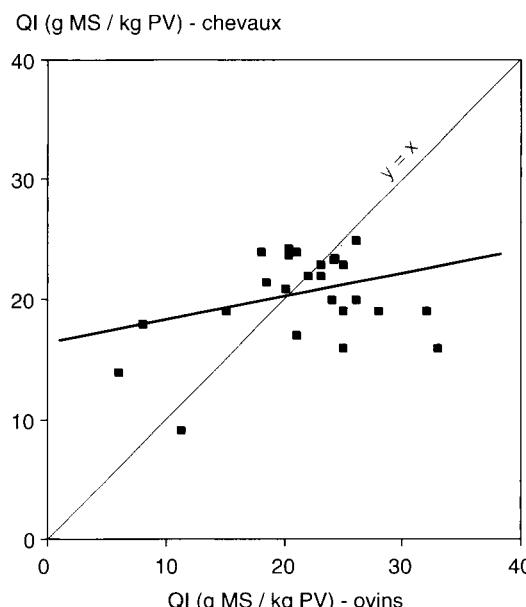
Figure 1. Quantités de MS ingérées comparées chez les lamas et les ovins (n = 11 comparaisons).



20,3 g pour les foins de graminées (n = 52) et 22,6 pour les regains (n = 6). Ces valeurs sont plus élevées que celles obtenues pour des génisses Holstein de 400 kg, + 7 %, + 19 %, + 12 % et + 7 % respectivement. Ces quantités ingérées sont beaucoup moins dépendantes des teneurs en parois que chez les ruminants.

Les quantités volontairement ingérées présentées ci-dessus correspondent à des valeurs obtenues chez des animaux n'ayant que des besoins d'entretien ou des besoins de croissance modérés. Ce mode de comparaison donne une idée de l'influence propre de l'espèce. Il est évident qu'au-delà des effets de la nature des fourrages, d'autres facteurs vont introduire de larges variations intra-espèce : la race, l'âge et les besoins des animaux.

Figure 2. Quantités de MS ingérées comparées chez les chevaux et les ovins (n = 28 comparaisons) (Martin-Rosset et Dulphy, à paraître).



Finalement, en se limitant aux fourrages secs, les quantités ingérées par les différentes espèces comparées sont présentées ensemble sur les figures 3 et 4, respectivement en g par kg PV et en g/kg PV^{0,75}. Par rapport au poids vif des animaux (moutons et boucs castrés de 60 kg, génisses Holstein de 400 kg ; cerfs de 75 kg ; lamas de 100 kg ; chevaux de selle de 500 kg), c'est avec les pailles (dMO faible) que les écarts les plus importants sont observés, à l'avantage surtout des cervidés et des caprins. Pour les foins tardifs de graminées (16 g/kg PV pour les moutons) des écarts notables se maintiennent. Par contre il est remarquable de constater que pour les foins de qualité moyenne à bonne (18 à 21 g/kg PV pour les moutons), toutes les espèces comparées, sauf les lamas, donnent des résultats identiques, ce qui justifie ainsi le choix du mode d'expression des quantités ingérées par rapport au poids vif, pour des animaux physiologiquement proches (entretien ou fin de croissance). Compte tenu des écarts de poids entre les 5 espèces concernées il se confirme que le format de l'animal, exprimé par son poids, est le premier facteur modulant le niveau d'ingestion. L'ingestion faible des bons foins par les lamas est surprenante et devra être confirmée. Lorsque les quantités ingérées

sont exprimées par rapport au poids métabolique (figure 4) les conclusions sont tout à fait différentes. Mis à part les lamas, plus l'animal est lourd plus il ingère, les écarts se maintenant très nettement pour les fourrages de bonne qualité.

1.2 / Durée journalière d'ingestion

Chez le *mouton* à l'auge, la durée journalière d'ingestion des fourrages verts est comprise entre 250 et 400 min (Dulphy et Demarquilly 1974) ; elle diminue légèrement lorsque la teneur en parois des plantes augmente (Dulphy *et al* 1979). Le nombre de repas varie entre 4 et 16 par jour et diminue aussi lorsque la plante vieillit. La durée journalière d'ingestion des foins est comprise entre 130 et 360 min, soit en moyenne 255 min pour une ingestion de 20 g MS/kg PV (Dulphy et Demarquilly 1992) et 7,7 repas en moyenne. Pour les pailles on observe une valeur moyenne de 250 min pour 6 repas par jour.

Dans les 20 comparaisons récapitulées par Dulphy *et al* (1995) les *caprins* ont fait plus de repas (+ 27 %) que les *ovins* et ingéré pendant plus longtemps (+ 12 %), en raison d'une vitesse d'ingestion plus faible. Les *caprins* ont

Figure 3. Quantités de MS ingérées comparées entre les différentes espèces (valeurs moyennes rapportées au poids vif).

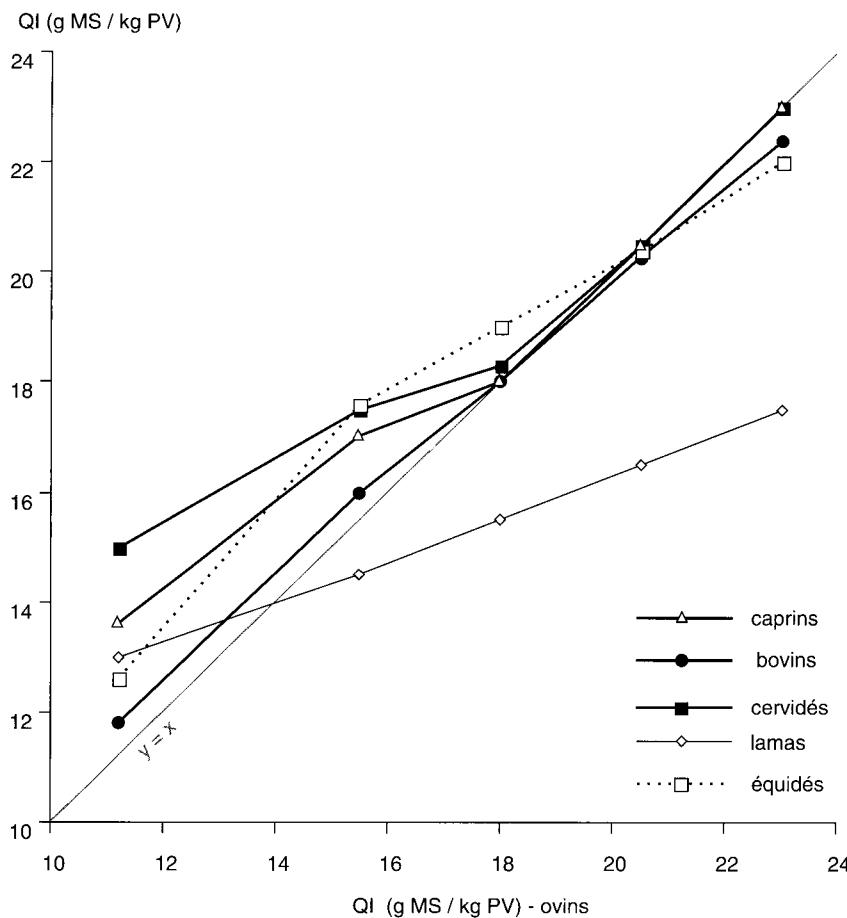
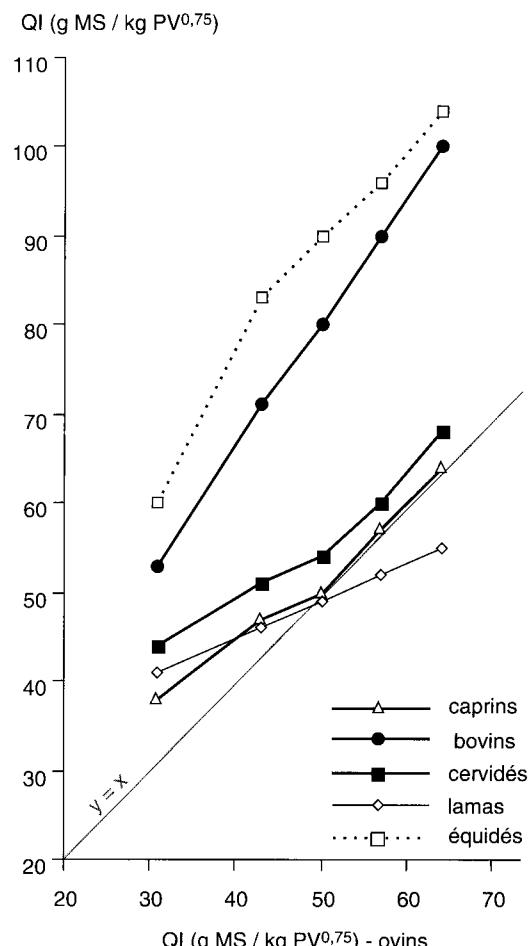


Figure 4. Quantités de MS ingérées comparées entre les différentes espèces (valeurs moyennes rapportées au poids métabolique).



en effet une tendance plus affirmée à choisir les parties les plus nutritives des fourrages distribués (Morand-Fehr *et al* 1980).

Des résultats détaillés comparant bovins et ovins ont été donnés par Dulphy *et al* (1995). Pour des animaux à l'entretien, les durées journalières d'ingestion ont tendance à être plus élevées chez les bovins, mais il est remarquable de constater que pour des quantités de MS ingérées qui vont de 1 à 12, les durées d'ingestion sont comparables pour les 2 espèces.

Il n'y a pratiquement pas de résultats pour les cervidés. D'après Thériaux (1988), les cerfs effectuent plus de repas que les moutons : 5 à 8 périodes d'ingestion par jour et jusqu'à 11 avec des fourrages de mauvaise qualité, soit 2 à 3 fois plus que les moutons, l'écart étant particulièrement net pour les fourrages de mauvaise qualité.

Il existe peu d'études sur les activités alimentaires des camélidés. D'après Lemosquet *et al* (1995) les lamas ont une durée d'ingestion comparable à celle des moutons, les durées des grands repas et le nombre de repas par jour étant également proches.

D'après Doreau (1978) et J.P. Dulphy (non publié), le cheval à l'entretien passe, en moyenne, 11 et 13 heures par jour (7 à 16) à mastiquer un régime à base de fourrages de graminées (28 - 31 % de cellulose brute - CB) distribués à volonté, soit un peu moins que le mouton à l'entretien, qui consacre environ 13 h à mastiquer des foins de graminées (30 % de CB) (Dulphy et Demarquilly 1992) et nettement moins que les génisses ou les vaches laitières à l'entretien, soit environ 15 h/j (Dulphy *et al* 1995).

1.3 / Contrôle physiologique de l'ingestion

Chez les ruminants, deux groupes de mécanismes contrôlent l'ingestion : ceux agissant à long terme et ceux à court terme. Le rôle des mécanismes agissant sur le long terme est d'ajuster les apports aux besoins, de maintenir le poids de l'animal et d'assurer un certain état d'engraissement. Cependant la régulation des quantités de fourrage ingérées se fait d'abord sur le court terme. Les mécanismes intervenant alors (au cours du repas ou de la journée) contrôlent précisément les activités alimentaires (périodes d'ingestion et de rumination).

A court terme, le mécanisme de base est, avant tout, d'ordre physique. Au cours du repas, en particulier lors du premier grand repas de la journée, le rumen se remplit jusqu'à un maximum qui induit l'arrêt du repas. La quantité ingérée journalière est alors déterminée par la vitesse de digestion de la fraction digestible et la vitesse de transit de l'indigestible. Au cours de la journée, une série de petits repas permet ensuite de maintenir le rumen à un niveau de remplissage élevé. Au cours de la nuit la rumination

devient prédominante et le rumen se vide partiellement. Dans ces conditions, la mastication joue un rôle fondamental car les particules présentes dans le rumen ne peuvent transiter que si leur taille est, grossièrement, inférieure à 1 mm, à cause de l'existence d'un mécanisme de tri sélectif au niveau de l'orifice réticulo-omasal. Tout ce processus a largement été décrit depuis Balch et Campling (1962) sous la dénomination de régulation physique de l'appétit. Depuis les années 60, les connaissances ont été nettement approfondies et de nombreuses synthèses ont été publiées sur ce sujet (cf par exemple : Baumgardt 1970, Campling 1970, Baile et Forbes 1974, Bines 1976, Minson 1982, Forbes 1986, Dulphy et Faverdin 1987).

La régulation physique de l'ingestion est primordiale pour les fourrages verts et les foins ; elle concerne toutes les espèces de ruminants. Une réplétion maximale (ou normale) du rumen n'est cependant pas observée pour les ensilages d'herbe, et lorsque la part de concentré dans la ration est importante.

L'appétit peut, en effet, être contrôlé via le maintien des caractéristiques physico-chimiques du rumen dans certaines limites (Carter et Grovum 1990, Dulphy et Van Os 1995), et aussi au niveau métabolique (Baumgardt 1970) y compris à court terme (Faverdin *et al* 1995).

Par ailleurs, un contrôle oropharyngé est de plus en plus souvent évoqué (Dulphy et Demarquilly 1994, Faverdin *et al* 1995). Dans ce cas, l'ingestion journalière est modulée par la vitesse d'ingestion qui est liée à la palatabilité et la préhensibilité de l'aliment, ainsi que par la motivation de l'animal qui entraîne un remplissage variable du rumen par rapport à la normale. Ce mode de contrôle pourrait varier selon les espèces, mais il dépend beaucoup de phénomènes d'apprentissage (Provenza 1994).

Le rôle de l'état de réplétion du tube digestif (estomac ou gros intestin) sur le contrôle de l'appétit des équidés est très peu connu. L'estomac des équidés est un organe de faible capacité, à vidange rapide, et dont la motricité est directement liée à l'activité alimentaire. L'absence, chez les équidés, d'orifice réticulo-omasal retenant sélectivement les grosses particules de fourrages comme chez les ruminants, pourrait permettre aux chevaux d'ingérer des quantités plus importantes de fourrages riches en parois végétales. Toutefois, la courbure pelvienne séparant les parties ventrale et dorsale du côlon joue un rôle de frein non négligeable vis-à-vis de la progression du contenu digestif (Ruckebush 1984). Ce ralentissement, nécessaire à la digestion des parois végétales, limite donc partiellement l'ingestion des fourrages. L'ingestion de certains fourrages riches en parois végétales pourrait aussi être limitée par leurs mauvaises qualités organoleptiques. Il pourrait en être de même pour les ensilages (Agabriel *et al* 1982, Martin-Rosset et Doreau 1984).

Rapportées au poids vif, les quantités ingérées diffèrent d'autant plus entre espèces que les fourrages sont de mauvaise qualité.

Ralston *et al* (1979) ainsi que Ralston et Baile (1982) soulignent l'effet possible de la teneur plasmatique en glucose dans l'initiation et la fin des repas chez le cheval. La teneur en acides gras volatils dans le caecum interviendrait également (Dietschke et Baker 1979, Ralston *et al* 1983). Cependant, il est plus que probable que le volume maximal du tube digestif des équidés joue un rôle important.

1.4 / Durée de ruminaction

La durée journalière de ruminaction varie, chez le mouton, entre 300 et 650 min, et augmente avec l'âge des fourrages et surtout leur teneur en parois.

Les caprins passent beaucoup moins de temps (- 19 % ; Dulphy *et al* 1995) à ruminer par jour que les ovins. Ils effectuent le même nombre de périodes de ruminaction, chaque période étant plus courte. La durée du cycle de ruminaction (intervalle entre 2 régurgitations) est un peu plus courte également (Ruckebush et Bost 1963, Geoffroy 1974).

Les durées journalières de ruminaction sont souvent identiques entre bovins et ovins, parfois supérieures pour les bovins (Dulphy *et al* 1995). Il n'existe pas de données concernant les cervidés. Par contre, les lamas semblent ruminer un peu moins longtemps que les moutons (Lemosquet *et al* 1995), avec un nombre réduit de périodes de ruminaction qui sont regroupées pendant la nuit. Ce phénomène peut faciliter la rétention prolongée des particules de fourrage dans les pré-estomacs (cf plus loin, paragraphe 2.4).

Les équidés, bien sûr, ne ruminent pas et passent un peu moins de temps à mastiquer que les ruminants. Les conséquences seront examinées par la suite.

En définitive, dans des conditions physiologiques comparables, les différentes espèces de ruminants domestiques consacrent des temps comparables à la mastication (ingestion + ruminaction). Cela est tout à fait remarquable et recoupe les observations de Bae *et al* (1983) montrant sur des bovins en croissance un très faible effet du poids vif.

1.5 / Comminution des aliments

Le rôle de la mastication est de réduire les aliments en particules suffisamment fines (phénomène de comminution) pour être d'abord digérées puis, pour leur partie indigestible, évacuées vers l'extérieur. Chez le mouton, la taille moyenne des particules fécales est faible, de 0,1 à 0,2 mm (Grenet 1966). L'ordre de grandeur est le même pour les caprins (Uden et Van Soest 1982b), ces derniers broyant cependant plus finement les aliments lors de l'ingestion, ce qui pourrait améliorer la vitesse de digestion (Domingue *et al* 1991a et c).

La taille moyenne des particules fécales est un peu plus élevée chez les bovins, de 0,2 à 0,4 mm (Grenet 1970). Pour des animaux de

taille très différente la taille moyenne des particules fécales varie donc très peu (Uden et Van Soest 1982b, Bae *et al* 1983). Tout se passe donc comme si il existait une taille critique pour le passage des particules végétales à travers l'orifice réticulo-omasal, quelle que soit l'espèce animale. Cette taille critique serait déterminée beaucoup plus par la densité des particules et par le mécanisme de filtration à travers la masse du contenu ruminal que par la taille de l'orifice réticulo-omasal (Poppi *et al* 1985), ou par la taille de l'animal.

Il en est de même chez les cervidés et les lamas, même si chez ces derniers il y a un peu plus de particules ≥ 1 mm dans les fèces (Warmington *et al* 1989).

Chez le cheval, par contre, la mastication est moins efficace que chez les ruminants, ce qui explique en partie une digestibilité des aliments plus faible. La taille moyenne des particules végétales recueillies dans les fèces est de 3 à 6 fois plus élevée que chez la vache (Uden et Van Soest 1982b) ou que chez le mouton (Grenet *et al* 1984).

1.6 / Salivation

La salivation joue un rôle important en participant à la régulation des conditions physico-chimiques régnant dans le rumen des ruminants, mais aussi probablement dans le tube digestif des équins. La salive contient en effet de l'urée et des minéraux.

La plupart des auteurs notent que les caprins boivent moins que les ovins. Par contre, leur production de salive semble plus élevée (Seth *et al* 1976, Domingue *et al* 1991b).

Les bovins, comme les ovins, ont des petites glandes salivaires (Kay 1989) - ce qui est caractéristique des ruminants qui pâturant (grazers) (Hoffmann 1989) - et semblent produire des quantités de salive comparables par kg de MS ingérée.

La salive des cerfs, dont la production n'est pas connue, a la particularité, comme celle d'autres espèces sauvages, de contenir des protéines qui complexent les tanins, ce qui facilite probablement l'ingestion de certaines plantes que les moutons ne peuvent ingérer qu'en faible quantité (cf Hobson 1969). Cela explique très vraisemblablement la meilleure digestibilité de la bruyère chez le cerf que chez le mouton et la teneur presque normale en matières azotées non digestibles (MAND) de ce régime (Milne *et al* 1978).

D'après Kay et Maloiy (1987), les camélidés sécrètent plus de salive que les ovins ou les bovins et leur salive serait plus riche en bicarbonates et en phosphates, comme cela a également été montré par Engelhardt *et al* (1984). Cependant Engelhardt et Höller (1982) considèrent que, globalement, la production de salive et sa composition sont peu différentes entre camélidés et ruminants classiques. Il existe toutefois chez les camélidés un mécanisme de sécrétion de bicarbonates et de phosphates via les sacs glandu-

Dans des conditions comparables, les temps de mastication des ruminants (ingestion + ruminaction) sont voisins pour les différentes espèces et supérieurs au temps de mastication des équidés.

laires. Ce mécanisme participe à une régulation efficace des conditions physico-chimiques régnant dans les préestomacs, régulation très favorable à la digestion microbienne.

Chez le cheval, la sécrétion salivaire est déclenchée et entretenue par la mastication (Colin 1886, Scheunert et Trautman 1921, Alexander 1966). On évalue la sécrétion à 4 l par kg de fourrages secs contre 0,5 l/kg de fourrages verts et à 2 l/kg d'avoine non broyée. La sécrétion salivaire a donc un rôle important pour humecter fortement les aliments secs mais qui dépend de la quantité d'eau bue, elle-même liée à la quantité de matière sèche ingérée (Martin-Rosset 1990). La salive a un pH de 7,4 - 7,6. Sa teneur en urée (14 mg/100 ml) serait analogue à celle mesurée chez le mouton et contribuerait au recyclage de l'azote via les fermentations dans le gros intestin en particulier. Elle contient des minéraux dont la concentration augmente proportionnellement au débit de la sécrétion salivaire. La salive pourrait jouer, par l'apport de bicarbonates, un rôle tampon dans des fermentations lactiques qui se produisent dans l'estomac (Alexander et Davies 1963), mais ce rôle pourrait être limité car la salive du cheval contient beaucoup moins de bicarbonates et de phosphates que celle du mouton.

2 / Digestion

2.1 / Digestibilité des aliments

La digestibilité de la matière organique (dMO) des fourrages verts varie entre 55 et 85 points (point = %) chez le mouton (Demarquilly et Jarrige 1981). Elle diminue lorsque le fourrage vieillit et que la teneur en cellulose brute augmente. La dMO des foins est plus faible que celle des fourrages verts initiaux et varie entre 50 et 80 (Andrieu *et al.* 1981). Celle des pailles varie entre 40 et 50 selon l'espèce végétale, en fonction de la teneur en parois et de leur lignification.

Lorsque les animaux ingèrent en complément un aliment concentré, la digestibilité des parois du fourrage de base est, en général, diminuée. On parle alors d'interactions digestives, dont les grands facteurs de variation ont été présentés par Berge et Dulphy (1991).

Chez les caprins, pour les 128 comparaisons récapitulées par Dulphy *et al.* (1994), la dMO n'est supérieure à celle des ovins que de 1,1 en moyenne. Ces résultats rejoignent ceux de Tolkamp et Brouwer (1993) qui trouvent un écart de 0,8 point en faveur des caprins. De façon plus précise, il y a égalité pour les fourrages ayant une digestibilité de l'ordre de 70, mais un avantage de 3 points environ pour les fourrages pauvres (cf Tisserand *et al.* 1991, Domingue *et al.* 1991a), dû à une meilleure digestion des parois des fourrages pauvres par les caprins.

Chez les bovins, pour 205 comparaisons (Dulphy *et al.* 1994) la dMO est supérieure, en moyenne, de 2,4 points à celle des ovins, avec des écarts variables selon les classes d'aliments. L'écart atteint 5 points pour les fourrages pauvres (cf Van Soest 1980). Il devient nul pour des digestibilités proches de 70. La sensibilité des bovins au niveau d'alimentation est plus faible que celle des ovins et, pour des animaux alimentés à l'entretien, les écarts diminuent (Prigge *et al.* 1984). En revanche les bovins digèrent souvent moins bien les aliments concentrés (cf par exemple Colucci *et al.* 1989). Ainsi dans le travail de Carle et Dulphy (résultats non publiés) sur des ensilages de maïs, la digestibilité de l'amidon a toujours été de 99 % pour les ovins, mais respectivement 91 et 95 % chez les bovins alimentés à volonté puis à l'entretien.

Chez les cervidés, dans 28 comparaisons (celles récapitulées par Dulphy *et al.* 1994, Domingue *et al.* 1991c) (figure 5) la dMO est inférieure, en moyenne, de 3,2 points à celle obtenue chez le mouton. Cet écart est de 4,4 points pour les graminées et augmente pour les fourrages pauvres (Milne *et al.* 1978) mais il est faible pour les luzernes.

Chez les lamas la dMO est, en moyenne, supérieure de 4,2 points à celle des ovins dans 11 comparaisons (récapitulées par Dulphy *et al.* 1994, Lemosquet *et al.* 1995) (figure 6). Cet écart semble relativement constant quelle que soit la qualité des fourrages étudiés.

Enfin, la digestibilité est plus faible chez le cheval que chez le mouton : - 5,1 points pour les graminées, - 2,4 points pour les légumineuses (Martin-Rosset *et al.* 1984) et même - 7 points pour les pailles. Smolders *et al.* (1990) trouvent des résultats comparables. Notons que la digestibilité des fourrages est peu sensible au niveau d'alimentation (Martin-Rosset *et al.* 1990) et à l'apport de concentré (Martin-Rosset et Dulphy 1987).

La digestibilité varie nettement avec l'espèce animale, les écarts étant les plus importants pour les fourrages de mauvaise qualité.

Figure 5. Digestibilité comparée (MO ou MS) chez les cerfs et les ovins ($n = 28$ comparaisons).

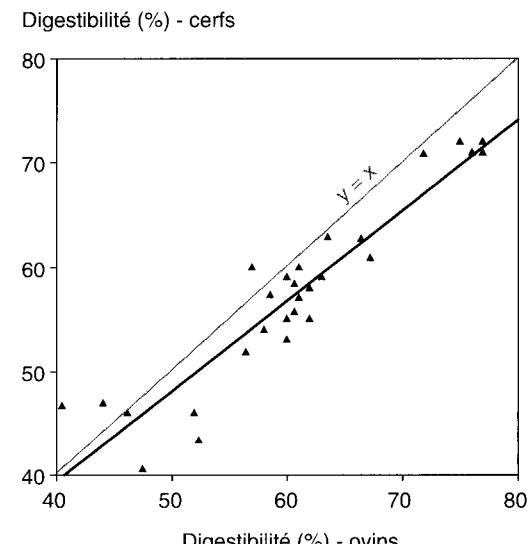
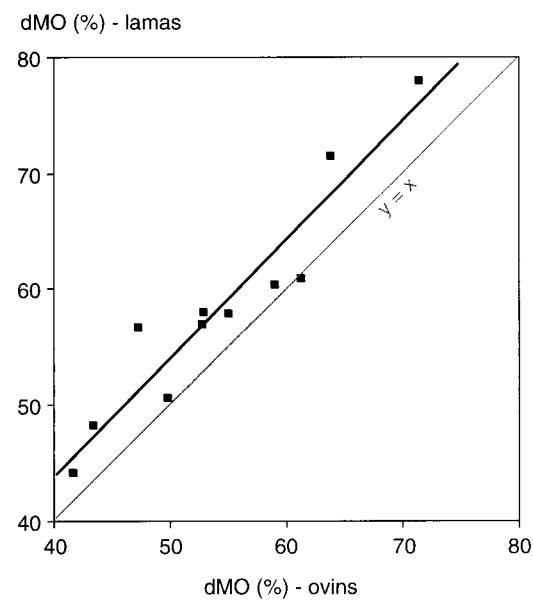


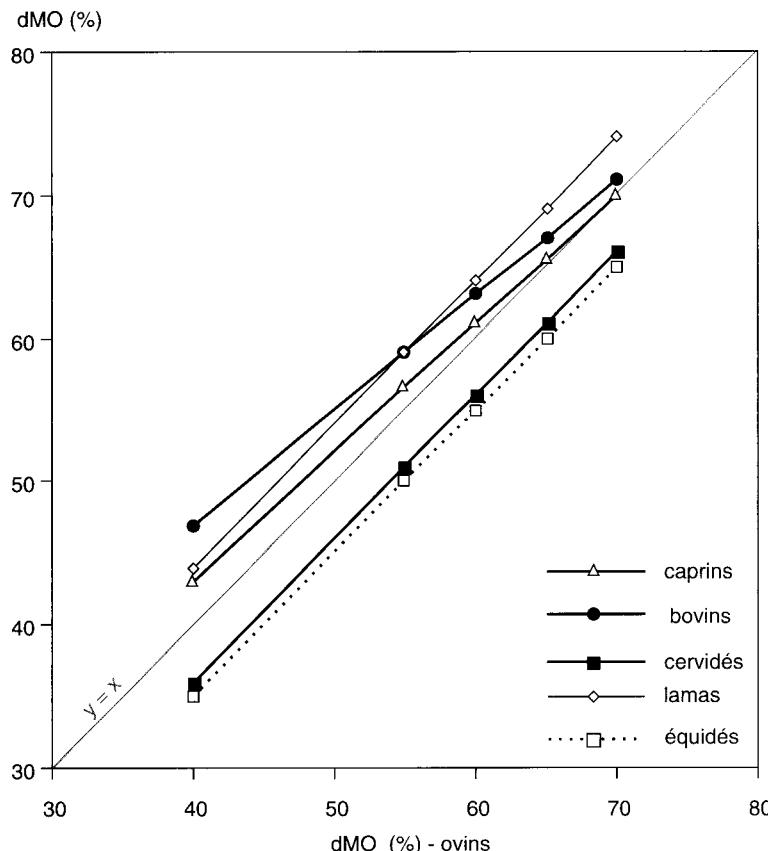
Figure 6. Digestibilité comparée de la matière organique chez les lamas et les ovins ($n = 11$ comparaisons).



Pour ce qui concerne les digestibilités, il existe donc des différences notables entre les espèces (figure 7) et le classement est net, dans l'ordre décroissant : lamas, bovins, caprins, ovins, cervidés, chevaux.

L'ingestion de matière organique digestible (MOD) (tableau 1) permet de comparer globalement l'aptitude des différentes espèces.

Figure 7. Digestibilité de la matière organique comparée entre les différentes espèces.



Exprimées par rapport au poids vif les valeurs sont comparables et faibles, pour les pailles, entre ovins et chevaux. Les quatre autres espèces sont comparables entre elles, mais ingèrent 20 à 30 % de MOD en plus. Cependant, compte tenu du meilleur rendement de l'énergie digestible en énergie métabolisable chez les chevaux (Vermorel et Martin-Rosset 1993), seuls les ovins semblent les moins adaptés à utiliser des fourrages pauvres. Pour les foins de graminées de qualité moyenne les 6 espèces sont plus comparables, avec une petite supériorité pour les bovins, et un léger handicap pour les lamas. Exprimée par rapport au poids métabolique l'ingestion de MOD donne une bonne idée des possibilités de couverture de leurs besoins par les différentes espèces. De ce point de vue les écarts sont très élevés. Les animaux à grand format sont toujours les plus avantageux. Pour les fourrages pauvres, caprins, cervidés et lamas se situent entre les ovins d'une part, les bovins et les chevaux d'autre part.

Les écarts observés résultent le plus souvent de différences dans la digestibilité des parois. Nous allons donc examiner les principaux mécanismes physiologiques qui expliquent ces différences.

2.2 / Sites de digestion

L'originalité des herbivores est de posséder un réservoir spécialisé (réticulo-rumen ou gros intestin) dans lequel sont dégradées puis fermentées les parois végétales. Dans le rumen, dont le contenu atteint 20 à 22 % du poids vif chez le mouton (Van Soest 1982, Chiofalo *et al* 1992), des mécanismes de contrôle interviennent pour maintenir aussi constantes que possible les conditions physico-chimiques qui y règnent (pH, pression osmotique, potentiel redox, teneur en eau, teneur en NH_3 , température, etc.). Ces conditions sont régulées par la sécrétion salivaire, la boisson et des échanges permanents à travers la paroi du rumen (Kennedy et Milligan 1980). Par ailleurs, Sekine (1992) indique que le caecum contribue à 20 % de la digestion totale des parois, le réticulo-rumen contribuant à l'essentiel des 80 % restants. Cette contribution est liée à un temps de séjour élevé de la fraction indigestible dans le caecum : 17,6 h pour le fourrage étudié contre respectivement 2,9 dans le feuillet, 3,1 dans la caillette, 2,5 dans l'intestin grêle 10 h dans le côlon (+ rectum), mais 57 h dans le réticulo-rumen.

Malgré l'efficacité du fonctionnement décrit plus haut, l'apport de concentré, riche en glucides solubles ou en amidon, peut perturber sérieusement les conditions physico-chimiques du rumen et limiter la dégradation des parois végétales. Cet apport fait en général chuter le pH. La chute du pH et la présence de glucides fermentescibles modifient alors les activités microbiennes (cf Berge et Dulphy 1991).

Il existe peu de résultats concernant la quantité de digesta dans le réticulo-rumen

Tableau 1. Quantités de MOD comparées entre les différentes espèces étudiées (base 100 pour les ovins).

	MOD (g/kg PV)				MOD (g/kg PV ^{0.75})			
	Pailles	Foins de graminées tardifs	Foins de graminées précoces	Pailles	Foins de graminées tardifs	Foins de graminées précoces		
Ovins	100	100	100	100	100	100	100	100
Caprins	130	113	102	101	100	132	112	102
Bovins	124	111	105	102	99	200	177	168
Cervidés	121	105	95	94	94	128	110	101
Lamas	128	100	92	85	80	145	115	105
Chevaux	98	103	97	92	89	169	175	165
							155	151

des *caprins*. Cette quantité est souvent comparable à celle des ovins, mais elle a tendance à être plus faible (Domingue *et al* 1991c, Holtenius et Björnhag 1989). Le contenu du feuillet est plus important chez les chèvres que chez les moutons (Holtenius et Björnhag 1989), c'est l'inverse pour le contenu de la caillette. Cependant le rôle de ces 2 compartiments sur la digestion des parois est négligeable, compte tenu du passage relativement rapide des digesta à ce niveau, le feuillet retenant toutefois les grosses particules. Enfin Masson *et al* (1986) puis Masson et Faurie (1989) notent un temps de séjour plus élevé de la MS dans le caecum des caprins, donc une importance plus grande de ce site par rapport aux ovins.

Chez les *bovins*, le poids des digesta dans le rumen, rapporté à la matière sèche ingérée, est plus élevé que chez les ovins. Compte tenu des quantités ingérées par les 2 espèces, les masses du contenu ruminal sont alors comparables (Poppi *et al* 1980a) en jours longs, mais probablement supérieures en jours courts, période pendant laquelle l'appétit des ovins diminue. Le contenu de MS dans le feuillet est, corrigé pour le poids vif, 4 à 5 fois plus élevé chez les bovins (Holtenius et Björnhag 1989, Towne et Nagaraja 1990). Il y a par contre peu d'écart au niveau de la caillette (environ 80 % par rapport aux ovins). La proportion de parois végétales digestibles qui disparaît dans le gros intestin est plus faible, 13 % contre 10 à 40 % chez les ovins pour Südekum et Hasselmann (1989). Südekum *et al* (1991) donnent une valeur de 10 % pour les vaches laitières.

D'après Kay et Staines (1981), Domingue *et al* (1991c) et Sibbald et Milne (1993) le contenu réticulo-ruminal des *cerfs* est plus faible que celui des moutons pour les fourrages de bonne qualité. Les valeurs citées vont de 6 à 16 % du poids vif selon la saison pour des cerfs de 18 mois recevant un régime foin + concentré et abattus en hiver à l'INRA de Theix (A. Brelut, non publié). Ce poids est probablement comparable, voire plus élevé (Kay et Staines 1981) pour les fourrages pauvres, mieux ingérés par les cerfs, mais transitant plus rapidement. Il y a très peu de digesta dans le feuillet, la caillette et le caecum (Domingue *et al* 1991c, Sibbald et Milne 1993) et environ 10 à 14 % du total dans le côlon (65 % dans le réticulo-rumen).

Chez les *lamas*, Dulphy *et al* (1994b) et Lemosquet *et al* (1995) trouvent, après le

repas du matin, la même quantité de contenu réticulo-ruminal, en proportion du poids vif que chez les moutons. La motricité des préestomacs a un rythme différent de celui des moutons. Son efficacité est élevée, les lamas pouvant brasser un contenu plus sec. D'après Engelhardt *et al* (1986a), le fonctionnement des préestomacs permet une séparation plus efficace des fluides et des solutés et une rétention prolongée des grandes particules.

Enfin, chez les *chevaux*, Van Soest (1982) et W. Martin-Rosset (non publié) donnent une valeur moyenne de 16,4 % du PV pour le volume gastro-intestinal total, dont 8,8 % correspondant au côlon et 2,4 % au caecum. Le gros intestin, compartiment le plus volumineux du tube digestif, est toujours plein. Il contient les résidus de la digestion enzymatique des aliments qui y séjournent 24 à 48 heures (Wolter 1984). La digestion microbienne dans le gros intestin produit, à partir des parois végétales et d'une faible fraction des glucides de réserve, des acides gras volatils qui peuvent fournir jusqu'aux 2/3 de l'énergie totale absorbée dans le tube digestif dans le cas des fourrages (Vermorel *et al* 1984). Son importance dans la digestion d'une fraction des matières azotées d'origine alimentaire ou des matières azotées d'origine microbienne reste faible (Jarrige et Tisserand 1984).

2.3 / Digestion microbienne

Chez les ruminants les conditions relativement stables régnant dans le réticulo-rumen permettent le développement d'une microflore et d'une microfaune très actives (cf ouvrage de Jouany 1991). La digestion des parois végétales, qui est un processus lent, va résulter d'un compromis entre vitesse de digestion et vitesse de transit des particules dans lesquelles elles sont incluses. Cette digestion est due à l'activité d'une biomasse microbienne importante qui utilise aussi les composés solubles des aliments et qui est évacuée à travers l'orifice réticulo-omasal avec le liquide présent dans le rumen et les petites particules indigestibles (cf Yang 1991).

Alrahmoun *et al* (1985) ne trouvent pas de différence entre les activités microbiennes ruminales des *caprins* et des ovins. Cependant plusieurs auteurs notent une meilleure capacité de la population microbienne à utiliser des concentrations faibles d'ammoniac (El

Hag 1976, Devendra 1978). Il y a aussi une activité cellulolytique plus élevée chez les caprins recevant des régimes carencés en azote (Gihad *et al* 1980, Bellet 1984, Alrahmoun *et al* 1986), dont l'origine pourrait être un meilleur recyclage de l'azote dans le rumen (cf plus loin ; Tisserand *et al* 1991).

Prigge *et al* (1984) considèrent que l'activité cellulolytique de la population microbienne du rumen des *bovins* est identique à celle des ovins. Cependant, la digestion des fourrages semble plus lente chez les bovins (Poppi *et al* 1981a), probablement parce qu'il mastiquent moins complètement. Par ailleurs, les résultats compilés de Demeyer et Van Nevel (1986) sur bovins et ovins montrent une même efficacité de la synthèse de protéines microbiennes, en moyenne 29 et 31 g d'azote par kg de matière organique fermentée dans le rumen.

D'après Kay et Staines (1981), les activités microbiennes dans le rumen semblent comparables entre les *cerfs* et les moutons. A l'extérieur, les cerfs seraient cependant favorisés car ils choisissent plus ce qu'ils ingèrent (Hobson 1969).

Kayouli et Jouany (1990) et Kayouli *et al* (1993) observent une dégradation plus rapide dans les préestomacs des *camélidés* que dans ceux des ovins. Cela est dû, très probablement, à la meilleure stabilité des conditions physico-chimiques qui y règnent, favorisant ainsi la digestion des parois (Lemosquet *et al* 1995). Le contenu de ces préestomacs est mieux tamponné, à la fois par un apport de salive et des sécrétions au niveau des sacs glandulaires plus abondants (Eckerlin et Stevens 1973), ainsi que par une absorption des AGV plus rapide (Engelhardt et Höller 1982).

L'activité cellulolytique de la microflore caeco-colique des *chevaux* est, par contre, plus faible que celle des ruminants (Koller *et al* 1978). D'après Brugiére (1981) et Bellet (1982) l'activité microbienne dans le gros intestin serait limitée par un manque de substrats énergétiques compte tenu de la faible arrivée de glucides facilement hydrolysables dans le gros intestin (Potter *et al* 1992). Dans le cas des fourrages pauvres, la faible dégradation de la fraction hémicellulosique des parois peut être responsable de la diminution de l'utilisation de l'azote recyclé par la microflore (Glade 1984).

2.4 / Temps de séjour des digesta dans le tube digestif

Chez les ruminants, un système de ségrégation très efficace permet aux petites particules, dont la digestion est bien avancée, de sortir du rumen alors que les grosses y demeurent pour être ruminées (cf Baumont et Deswysen 1991). La vitesse de transit de la matière sèche hors du rumen est d'ailleurs due avant tout à la vitesse de sortie de ces petites particules (Poppi *et al* 1981a).

Les éléments solubles ou très digestibles disparaissent rapidement tandis que les

parois sont digérées lentement. Les parois indigestibles se retrouvent dans les fèces, et c'est en général leur temps de séjour qui est déterminé. Chez les ovins, ce dernier varie beaucoup d'un aliment à l'autre, et a une valeur moyenne de 50 h pour l'ensemble du tube digestif (Mambrini 1990) : 21 h dans le réticulo-rumen, 2 h dans le feuillet, 2 h dans la caillette, 3 h dans l'intestin grêle, 12 h dans le caecum et 8 h dans le côlon.

Malgré de nombreux résultats contradictoires, il semble que, pour des ingestions comparables, le temps de séjour de la matière sèche dans le rumen des *caprins* soit plus faible que dans celui des ovins (Van Scet 1982, Masson *et al* 1986, etc.). La mastication plus efficace lors de l'ingestion pourrait expliquer ce transit un peu plus rapide. Le temps de rétention dans la totalité du tube digestif semble par contre plus long chez les caprins. En effet, le temps de séjour est élevé dans le gros intestin, ce qui rejoint les observations citées plus haut, et permettrait, dans certains cas, une digestion un peu plus poussée des parois végétales chez les caprins.

Pour les *bovins*, pratiquement tous les auteurs concluent à un temps de séjour plus long des digesta dans le rumen (Thomas et Campling 1977, Carle et Dulphy 1980, Poppi *et al* 1980a, Rees et Little 1980). Poppi *et al* (1981b) notent que la durée de rétention des grosses particules est plus élevée, vraisemblablement par suite de la difficulté plus grande des bovins à faire remonter les grandes particules dans l'œsophage pour les ruminer, compte tenu de la taille très importante du rumen. Il est probable aussi, pour la même raison, que les petites particules restent piégées plus longtemps dans le contenu ruminal (Poppi *et al* 1985).

D'après Mambrini (1990), pour la totalité du tube digestif des bovins, le temps de séjour moyen des particules indigestibles est de l'ordre de 60 h : 40 h dans le réticulo-rumen, 9 h dans le feuillet, 1 h dans la caillette, 3 h dans l'intestin grêle, 2 à 5 h dans le caecum et 5 h dans le côlon.

L'eau transiterait plus vite dans le rumen des bovins que des ovins (Baumont et Deswysen 1991). Le piégeage des particules dans une masse importante permettrait simultanément une attaque microbienne plus longue, alors que les très petites particules et les produits solubles sont entraînés avec l'eau. Le bovin présenterait alors un degré poussé d'adaptation à la digestion des parois végétales. Le transit plus lent des parois dans le rumen permet aussi de réduire nettement les interactions digestives négatives des aliments concentrés sur les fourrages.

Chez les *cervidés* le temps de séjour des digesta est en général plus court que chez les ovins, (Kay et Goodall 1976, Milne *et al* 1978, Huston *et al* 1986), avec un temps de séjour très court dans le caecum. Notons aussi que Domingue *et al* (1991c) observent un temps de séjour plus court du liquide réticulo-omasal chez les cerfs. Un transit plus rapide des

digesta doit suffire à expliquer en grande partie une digestibilité plus faible des fourrages ingérés, mais il serait intéressant de savoir pourquoi, lorsque les cerfs ingèrent plus, au printemps et en été, la durée de séjour de leurs digesta ne change pas ou augmente, contrairement à ce qui est observé pour les moutons (Milne *et al* 1978).

Chez le *lama*, dont la taille est comparable à celle du mouton, Dulphy *et al* (1994b) trouvent un temps de séjour de la MS totale de 32 h dans les préestomacs, contre 26 h chez le mouton. Lemosquet *et al* (1995) trouvent respectivement 28 et 19 h pour des régimes différents des précédents. Ces derniers auteurs trouvent aussi un temps de séjour de la phase liquide de 11 h contre 14 h chez le mouton, toujours dans les préestomacs. Il en résulterait, pour cette espèce, un avantage nutritionnel dû à un taux de dilution élevé qui favorise l'activité microbienne, surtout cellulolytique, grâce à l'élimination plus rapide vers le feuillet des produits de la fermentation. Le renouvellement plus rapide de la population microbienne (Kayouli *et al* 1993) favorise également la production nette de protéines microbiennes en limitant le recyclage interne d'azote microbien et en augmentant le rendement de la synthèse.

Chez les *chevaux*, les aliments séjournent peu dans l'estomac. Par contre, le caecum est un viscère à volume constant qui intervient largement pour déterminer les temps de rétention de la phase solide du contenu digestif qui varient, dans le tube digestif total, de 21 à 40 heures (Uden *et al* 1982, Wolter 1984, Bertone *et al* 1989, Miraglia *et al* 1992). Le côlon dorsal pourrait sans doute jouer aussi un rôle dans le contrôle de l'ingestion car c'est le segment du gros intestin où le temps de séjour de la phase solide est le plus long : 48 heures au moins pour les particules de 2 mm et plus (Argenzio *et al* 1974). Cependant, ce rôle semble être limité dans la mesure où aucun mouvement rétrograde de particules vers le côlon ventral n'a été observé et que le côlon dorsal paraît se comporter comme un compartiment homogène qui se vidange relativement rapidement dans le petit côlon. Le taux de renouvellement de l'ensemble du côlon serait de 13,5 % par heure, contre 5,6 % dans le caecum (Bertone *et al* 1989).

Chez les équidés, trois mécanismes (mastication moins poussée, activité cellulolytique moins active et temps de séjour plus court des particules alimentaires) expliquent donc facilement la faible digestibilité des parois végétales, et par suite la concentration plus faible de lignine dans leurs particules fécales (Grenet *et al* 1984).

2.5 / Recyclages

Il existe chez les ruminants un mécanisme original qui consiste à absorber de l'ammoniaque, au niveau du rumen essentiellement, à la transformer en urée dans le foie, et à en recycler une partie dans le tractus digestif par l'intermédiaire de la salive ou par diffu-

sion à travers les parois digestives (Harmeyer et Martens 1980).

Chez les *caprins* Varady et Harmeyer (1972), Gihad (1976), Harmeyer et Martens (1980) et Watson et Norton (1982) n'ont pas observé de différence dans la production ou le pool d'urée dans l'organisme par rapport aux ovins, pour un même apport d'azote alimentaire. Cependant plusieurs auteurs estiment que le recyclage de l'azote est plus intense chez les caprins (El Hag 1976, Louca *et al* 1982, cité par Alrahmoun *et al* 1986, Brown et Johnson 1984, Doyle *et al* 1984, Domingue *et al* 1991 a et d). Cela expliquerait la meilleure digestibilité des fourrages carencés en azote par les caprins, (Kennedy et Milligan 1980, Masson *et al* 1986), mais aussi de meilleures rétentions azotées.

Chez les *bovins*, Varady et Harmeyer (1972), comme Harmeyer et Martens (1980), n'ont pas non plus observé de différences par rapport aux ovins. Cependant des auteurs comme Bird (1974), Kennedy *et al* (1975), Playne (1978b) font l'hypothèse que les bovins économiseraient plus d'azote que les ovins. Les conclusions sur ce point ne sont donc pas claires car il existe probablement des variations liées aux conditions d'élevage des animaux.

On ne connaît presque rien sur l'importance des recyclages chez les *cervidés*. Domingue *et al* (1991a) concluent cependant à un recyclage de l'azote plus faible chez les cerfs que les moutons.

D'après Hinderer et Engelhardt (1975), les *lamas* recyclent mieux l'azote dans leurs préestomacs que ne le font les ruminants vrais (cf aussi Engelhardt et Höller 1982, Engelhardt *et al* 1986b). Ce phénomène, commun aux autres camélidés, constitue un avantage certain dans la digestion des fourrages pauvres qui sont carencés en azote. A l'inverse, ces animaux sont mal adaptés à des régimes alimentaires riches en azote rapidement dégradable, car leur pouvoir d'élimination de l'azote urinaire est limité (Kayouli *et al* 1933). Par ailleurs, l'absorption des AGV est très rapide chez les lamas (Engelhardt et Höller 1982) et est compensée, du moins en partie, par une sécrétion notable de bicarbonates (Rübsamen et Engelhardt 1979). Ces deux phénomènes contribuent aussi à maintenir, dans les préestomacs des lamas, un pH plus élevé que dans le rumen des moutons.

Du fait de la position du rumen au début du tube digestif, le ruminant utilise efficacement les protéines microbiennes qui y ont été synthétisées. A l'inverse, l'absorption par le cheval de ces mêmes protéines dans le gros intestin est faible et très controversée (Robinson et Slade 1974, Uden et Van Soest 1982 a). En effet près de 50 % de l'azote fécal est d'origine bactérienne (Meyer *et al* 1985). Cependant le cheval paraît, comme le ruminant, capable de recycler les deux tiers de sa production d'urée dont il récupérerait environ 50 % de l'azote (Houpt et Houpt 1971, Prior *et al* 1974). Ces points mériteraient d'être approfondis.

Un recyclage plus important d'azote pourrait expliquer la meilleure digestibilité des fourrages pauvres chez les caprins.

Tableau 2. Physiologie digestive comparée entre les espèces étudiées, les ovins constituant le témoin (+ : plus élevé que chez les ovins, - : moins élevé que chez les ovins, ± : comparable aux ovins, = : identique aux ovins).

	Caprins	Bovins	Cervidés	Camélidés	Equidés
Comminution des aliments	+	-	=	-	-
Activités microbiennes	+ ⁽¹⁾	=	=	+	-
Temps de séjour de la MS					
- dans le rumen	-	+	-	+	-
- dans le caecum	+	-	-	-	-
Temps de séjour des liquides dans le réticulo-rumen	±	± / -	-	-	-
Production de salive	+	±	±	± / +	±
Recyclage de l'azote	+	±	-	+	=

(1) Fourrages pauvres.

3 / Discussion et conclusion

Globalement les différences d'ingestion et de digestion chez les espèces comparées s'expliquent relativement bien par des différences de physiologie digestive (tableau 2). Au niveau de la comminution des aliments, il y a des petites différences qui pourraient avantager les caprins et désavantager les chevaux. Par contre, les bovins et les lamas compensent facilement une comminution apparemment moins efficace par un transit plus lent des digesta dans le rumen. Le temps de séjour des digesta dans le rumen (ruminants) ou le gros intestin (chevaux) est en effet un mécanisme important qui permet d'expliquer assez clairement les différences de digestibilité. Les caprins semblent compenser facilement un transit un peu plus rapide dans le rumen par des activités microbiennes plus intenses que celles des moutons (recyclage de l'azote plus efficace), une vitesse de digestion probablement plus élevée (aliments mieux broyés) et un séjour un peu plus long des digesta dans le caecum. L'intensité des activités microbiennes est le second mécanisme important. Cette intensité est largement contrôlée par l'animal lui-même via sa production de salive (rôle tampon, apport d'azote) et le recyclage de l'urée. De ce point de vue, les camélidés, ainsi que les caprins, face aux fourrages pauvres, sont plus efficaces que les ovins. Par contre, les chevaux sont théoriquement « handicapés », mais leur

faculté à digérer les glucides non pariétaux dans l'intestin grêle et de produire moins de méthane dans le gros intestin doit compenser en partie ou totalement ce handicap. Les deux mécanismes cités, malgré leur rôle fondamental, deviennent cependant moins importants quand le format de l'animal augmente (bovins) ou lorsque le système digestif change complètement (chevaux).

Bien qu'ils soient très intéressants à considérer, les effets des différences d'ingestion et de digestion observées peuvent être facilement réduits en diminuant les besoins de certains animaux ou en les complémentant. Les espèces de petit format peuvent aussi recevoir des fourrages de meilleure qualité que les espèces à grand format ou avoir la possibilité de trier dans les fourrages de mauvaise qualité s'ils sont offerts en grande quantité (Milne 1994).

Par ailleurs dans leurs conditions naturelles les espèces originaires des zones tempérées (chevaux, cerfs) ont souvent à leur disposition des fourrages de mauvaise qualité, mais en grande quantité. Ces espèces digèrent plutôt mal, mais ont une ingestion élevée, ce qui leur permet de couvrir leurs besoins (Thériaux 1988). Pour les espèces originaires de la steppe, les fourrages de mauvaise qualité sont aussi rares que ceux de bonne qualité. Les animaux (caprins, camélidés) les digèrent alors bien. Par comparaison à ces 4 espèces les bovins sont avantagés par leur format et leur efficacité digestive. A l'inverse, ce sont probablement les ovins qui seraient le moins bien adaptés, s'il n'avaient la possibilité de trier (Milne 1994).

En conclusion, il existe bien, selon les différentes espèces comparées, des aptitudes différentes à ingérer, digérer et à couvrir leurs besoins alimentaires face aux mêmes fourrages. Ces aptitudes sont importantes à connaître pour exploiter les animaux. Néanmoins, il ne paraît pas souhaitable de classer les espèces de façon définitive, chacune étant adaptée à des conditions de milieu et d'alimentation plus ou moins différenciées. Par ailleurs, même si les connaissances sur le sujet progressent, de nombreuses incertitudes persistent. Certaines conclusions pourraient alors bien être nuancées à l'avenir.

Références bibliographiques

La liste complète des références peut être obtenue directement auprès des auteurs.

Agabriel J., Trillaud-Geyl C., Martin-Rosset W., Jussiaux M., 1982. Utilisation de l'ensilage de maïs par le poulain de boucherie. Bull. Tech. CRZV Theix, INRA, 49, 5-13.

Alrahmoun W., Masson C., Tisserand J.L., 1986. Etude comparée de l'activité microbienne dans le rumen chez les caprins et les ovins. II. Effet du niveau azoté et de la nature de la source azotée. Ann. Zootech., 35, 109-120.

Bae D.H., Welch J.G., Gilman B.E., 1983. Mastication and rumination in relation to body size of cattle. J. Dairy Sci., 66, 2137-2141.

Balch C.C., Campling R.C., 1962. Regulation of voluntary food intake in ruminants. Nutr. Abst. Rev., 32, 669-686.

Baumont R., Deswysen A., 1991. Mélange et propulsion du contenu réticulo-ruminal. Reprod. Nutr. Develop., 31, 335-359.

- Berge P., Dulphy J.P., 1991. Etude des interactions entre fourrage et aliment concentré chez le mouton. II. Facteurs de variation de la digestibilité. Ann. Zootech., 40, 227-246.
- Bines J.A., 1976. Regulation of food intake in dairy cows in relation to milk production. Lifest. Prod. Sci., 3, 115-128.
- Brown L.E., Johnson W.L., 1984. Comparative intake and digestibility of forages and by-products by goats and sheep : a review. Int. Goat Sheep Res., 2 (3), 212-226.
- Campling R.C., 1970. Physical regulation of voluntary intake. In : A. T. Pilippson (ed), Physiology of digestion and metabolism in the ruminant, 226-234. Oriel Press Ltd., Newcastle upon Tyne.
- Carle B., Dulphy J.P., 1980. Comportement alimentaire comparé des ovins et des bovins. Relation avec la digestion des aliments. Reprod. Nutr. Develop., 20 (5B), 1633-1639.
- Carter R.R., Grovum W.L., 1990. A review of the physiological significance of hypertonic body fluids on feed intake and ruminal function : salivation, motility and microbes. J. Anim. Sci., 68, 2811-2832.
- Chenost M., Martin Rosset W., 1985. Comparaison entre espèces (mouton, cheval, bovin) de la digestibilité et des quantités ingérées des fourrages verts. Ann. Zootech., 34, 291-312.
- Colucci P.E., Macleod G.K., Grovum W.L., Cahill L.W., McMillan I., 1989. Comparative digestion in sheep and cattle fed different forage to concentrate ratios at high and low intakes. J. Dairy Sci., 72, 1774-1785.
- Cordesse R., Inesta M., Gaubert J.L., 1992. Intake and digestibility of four forages by llamas and sheep. Ann. Zootech., 41, 91-92.
- Demarquilly C., Jarrige R., 1981. Panorama des méthodes de prévision de la digestibilité et de la valeur énergétique des fourrages. In : C. Demarquilly (ed), Prévision de la valeur nutritive des aliments des ruminants, 41-60. INRA Publications, Paris.
- Demarquilly C., Andrieu J., Sauvant D., Dulphy J.P., 1978. Composition et valeur nutritive des aliments. In : R. Jarrige (ed), Alimentation des Ruminants. INRA Publications, Paris.
- Demarquilly C., Andrieu J., Weiss P., 1981. L'ingestibilité des fourrages verts et des foin et sa prévision. In : C. Demarquilly (ed), Prévision de la valeur nutritive des aliments des ruminants, 155-168. INRA Publications, Paris.
- Demeyer D., Van Nevel C., 1986. Influence of substrate and microbial interaction on efficiency of rumen microbial growth. Reprod. Nutr. Develop., 26, 161-179.
- Domingue B.M.F., Dellow D.W., Barry T.N., 1991a. Voluntary intake and rumen digestion of a low-quality roughage by goats and sheep. J. Agric. Sci. (Camb.), 117, 111-120.
- Domingue B.M.F., Dellow D.W., Barry T.N., 1991b. The efficiency of chewing during eating and rumination in goats and sheep. Br. J. Nutr., 65, 355-363.
- Domingue B.M.F., Dellow D.W., Wilson P.R., Barry T.N., 1991c. Comparative digestion in deer, goats and sheep. N. Z. J. Agric. Res., 34, 45-53.
- Doreau M., 1978. Comportement alimentaire du cheval à l'écurie. Ann. Zootech., 27, 291-302.
- Doreau M., Boulot S., Martin Rosset W., 1991. Effect of parity and physiological state on intake, milk production, and blood parameters in lactating mares differing in body size. Anim. Prod., 53, 111-118.
- Doreau M., Boulot S., Bauchard D., Barlet J.P., Martin-Rosset W., 1992. Voluntary intake, milk production and plasma metabolites in nursing mares fed two different diets. J. Nutr., 122, 992-999.
- Dulphy J.P., Demarquilly C., 1974. Etude du comportement alimentaire et mérycique de moutons recevant des fourrages verts hachés. Ann. Zootech., 23, 193-212.
- Dulphy J.P., Demarquilly C., 1991. Digestibility and voluntary intake of conserved forage. In : G. Pahlöw and H. Honig (eds), Forage conservation towards 2000, 140-160. Proc. Europ. Grassland Fed.
- Dulphy J.P., Demarquilly C., 1994. The regulation and prediction of feed intake in ruminants in relation to feed characteristics. Lifest. Prod. Sci., 39, 1-12.
- Dulphy J.P., Faverdin P., 1987. L'ingestion alimentaire chez les ruminants : modalités et phénomènes associés. Reprod. Nutr. Develop., 27(1B), 129-155.
- Dulphy J.P., Rémond B., Thériaux M., 1979. Ingestive behaviour and related activities in ruminants. In : R. Ruckebusch and P. Thivend (eds), Proc. of 5th. Int. Symp. on Ruminant Physiology, 103-122.
- Dulphy J.P., Faverdin P., Micol D., Bocquier F., 1987. Révision du système des unités d'encombrement. Bull. Tech. CRZV Theix, INRA, 70, 35-48.
- Dulphy J.P., Jouany J.P., Martin-Rosset W., Thériaux M., 1994a. Aptitudes comparées de différentes espèces d'herbivores domestiques à ingérer et digérer des fourrages distribués à l'auge. Ann. Zootech., 43, 11-32.
- Dulphy J.P., Balch C.C., Doreau M., 1995. Adaptation des espèces domestiques à la digestion des aliments lignocellulosiques. In : R. Jarrige, Y. Ruckebusch, C. Demarquilly, M.H. Farce et M. Journet (eds), Nutrition des ruminants domestiques - Ingestion et digestion, 759-803. INRA Editions, Paris.
- Engelhardt W.v., Weyreter H., Heller R., Lechner M., Schwartz H.I., Rutagwenda R., Schultka W., 1986b. Adaptation of indigenous sheep, goats and camels in harsh grazing conditions p. 105-113. In : Nuclear and related techniques for improving productivity of indigenous animals in harsh environments. Int Atomic Energy Agency, Vienna.
- Faverdin P., Hoden A., Coulon J.B., 1987. Recommandations alimentaires pour les vaches laitières. Bull. Tech. CRZV Theix, INRA, 70, 133-152.
- Faverdin P., Baumont R., Ingvarstsen K.L., 1995. Control and prediction of feed intake in ruminants. In : M. Journet, E. Grenet, M.H. Farce, M. Thériaux and C. Demarquilly (eds), Recent developments in the Nutrition of Herbivores. Proceedings of the IVth International Symposium on the Nutrition of Herbivores, 95-120. INRA Editions, Paris.
- Forbes J.M., 1986. The voluntary food intake of farm animals. Butterworth and Co. Ltd., 206 pp.
- Glade M.J., 1984. The influence of dietary fiber digestibility on the nitrogen requirements of mature horses. J. Anim. Sci., 58, 638-646.

- Grenet E., 1970. Taille et structure des particules végétales au niveau du feuillet et des fibres chez les bovins. Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys., 10, 643-657.
- Harmeyer J., Martens H., 1980. Aspects of urea metabolism in ruminants with reference to the goat. J. Dairy Sci., 63, 1707-1728.
- Hinderer S., Engelhardt W.v., 1975. Urea metabolism in the llama. Comp. Biochem. Physiol., 52A, 619-622.
- Houpt T.R., Houpt K.A., 1971. Nitrogen conservation by ponies fed a low protein diet. Am. J. Vet. Res., 32, 579.
- Huston J.E., Rector B.S., Ellis W.C., Allen M.C., 1986. Dynamics of digestion in cattle, sheep, goats and deer. J. Anim. Sci., 62, 208-215.
- Jarrige R., 1988. Alimentation des Bovins, Ovins et Caprins. INRA Editions, Paris. 471 pp.
- Jarrige R., Tisserand J.L., 1984. Métabolisme, besoins et alimentation azotés du cheval. In : R. Jarrige et W. Martin-Rosset (eds), Le Cheval : reproduction, sélection, alimentation reproduction, 277-302. INRA Editions, Paris.
- Jarrige R., Morand-Fehr P., Hoden A., 1978. Consommation d'aliments et d'eau. In : Alimentation des Ruminants, 177-206. INRA Editions, Paris.
- Jouany J.P. (ed), 1991. Rumen microbial metabolism and ruminant digestion. INRA Editions, Paris, 374 pp.
- Kay R.N.B., Goodall., E.D., 1976. The intake, digestibility and retention time of roughage diets by red deer (*Cervus Elaphus*) and sheep. Proc. Nutr. Soc., 35, 98A-99A.
- Kay R.N.B., Staines B.W., 1981. The nutrition of the red deer (*Cervus Elaphus*). Nutr. Abst. and Rev., 51, 601-622.
- Kayouli C., Jouany J.P., Demeyer D.I., Ali-Ali, Taoueb H., Dardillat C., 1993. Comparative studies on the degradation and mean retention time of solid and liquid phases in the forestomachs of dromedaries and sheep fed on low-quality roughages from Tunisia. Anim. Feed Sci. Technol., 40, 343-355.
- Kennedy P.M., Milligan L.P., 1980. The degradation and utilization of endogenous urea in the gastrointestinal tract of ruminants : a review. Can. J. Anim. Sci., 60, 205-221.
- Koller B.L., Hintz H.F., Robertson J.B., Van Soest P.J., 1978. Comparative cell wall and dry matter digestion in the caecum of the pony and the rumen of the cow using in vitro nylon bag techniques. J. Anim. Sci., 47, 209-215.
- Martin-Rosset W., 1990. L'alimentation des chevaux. INRA Editions, Paris. 232 pp.
- Martin-Rosset W., Doreau M., 1984. Consommation d'aliments et d'eau par le cheval. In : R. Jarrige et W. Martin-Rosset (eds), Le cheval : reproduction, sélection, alimentation, exploitation, 333-354. INRA Editions, Paris.
- Martin-Rosset W., Dulphy J.P., 1987. Digestibility interactions between forages and concentrates in horses : influence of feeding level, comparison with sheep. Livest. Prod. Sci., 17, 263-276.
- Martin-Rosset W., Andrieu J., Vermorel M., Dulphy J.P., 1984. Valeur nutritive des aliments pour le cheval. In : R. Jarrige et W. Martin-Rosset (eds), Le cheval : reproduction, sélection, alimentation, exploitation, 209-238. INRA Editions, Paris.
- Martin-Rosset W., Doreau M., Boulot S., Miraglia N., 1990. Influence of level of feeding and physiological state on diet digestibility in light and heavy breed horses. Livest. Prod. Sci., 25, 257-264.
- Masson C., Faurie F., 1989. Contribution à l'étude comparative de la digestion caeca chez les ovins et les caprins : premières observations sur pH, azote ammoniacal et acides gras volatils. Ann. Zootech., 38, 1-4.
- Masson C., Alrahmoun W., Tisserand J.L., 1986. Etude comparée de la quantité ingérée, de la digestibilité, de l'utilisation de l'azote, du temps moyen de rétention et du comportement alimentaire chez les jeunes caprins et ovins recevant différents régimes. Ann. Zootech., 35, 49-60.
- Milne J.A., 1994. Comparative abilities of different herbivorous species to graze in uplands areas : consequences for productivity and vegetation. Ann. Zootech., 43, 3-9.
- Milne J.A., Macrae J.C., Spence A.M., Wilson S., 1978. A comparison of the voluntary intake and digestion of a range of forage at different times of the year by the sheep and the red deer (*Cervus Elaphus*). Br. J. Nutr., 40, 347-356.
- Playne M.J., 1978b. Differences between cattle and sheep in their digestion and relative intake of a mature tropical grass hay. Anim. Feed Sci. Technol., 3, 41-49.
- Poppi D.P., Minson D.J., Ternouth J.H., 1980. Studies of cattle and sheep eating leaf and stem fractions of grasses. I. The voluntary intake, digestibility and retention time in the reticulo-rumen. Aust. J. Agric. Res., 32, 99-108.
- Poppi D.P., Minson D.J., Ternouth J.H., 1981. Studies of cattle and sheep eating leaf and stem fractions of grasses II. Factors controlling the retention of feed in the reticulo-rumen. Aust. J. Agric. Res., 32, 109-121.
- Poppi D.P., Hendrickson R.E., Minson D.J., 1985. The relative resistance to escape of leaf and stem particles from the rumen of cattle and sheep. J. Agric. Sci. (Camb.), 105, 9-14.
- Prigge E.C., Baker M.J., Varga G.A., 1984. Comparative digestion, rumen fermentation and kinetics of forage diets by steers and wethers. J. Anim. Sci., 59, 1, 237-245.
- Ralston S.L., Baile C.A., 1982. Plasma glucose and insulin concentrations and feeding behaviour in ponies. J. Anim. Sci., 54, 1132-1137.
- Ralston S.L., Van Den Broek G., Baile C.A., 1979. Feed intake patterns and associated blood glucose, free fatty acids and insulin changes in ponies. J. Anim. Sci., 49, 838-845.
- Ralston S.L., Freeman D.E., Baile C.A., 1983. Volatile fatty acids and the role of the large intestine in the control of feed intake in ponies. J. Anim. Sci., 57, 815-825.
- Rees M.C., Little D.A., 1980. Differences between sheep and cattle in digestibility, voluntary intake and retention time in the rumen of three tropical grasses. J. Agric. Sci. (Camb.), 94, 483-485.

- Robinson D.W., Slade L.M., 1974. The current status of knowledge on the nutrition of equines. *J. Anim. Sci.*, 39, 1045-1066.
- Ruckebusch Y., 1984. Motricité digestive chez les équidés. In : R. Jarrige et W. Martin-Rosset (eds), *Le cheval : reproduction, sélection, alimentation, exploitation*, 173-188. INRA Editions, Paris.
- Seth O.N., Rai G.S., Yadov P.C., Pandey M.D., 1976. A note on the rate of secretion and chemical composition of parotid saliva in sheep and goats. *Ind. J. Anim. Sci.*, 46, 660-663.
- Sibbald A.M., Milne J.A., 1993. Physical characteristics of the alimentary tract in relation to seasonal changes in voluntary food intake by the red deer (*Cervus Elaphus*). *J. Agric. Sci. (Camb.)*, 120, 99-102.
- Thériez M., 1988. Elevage et alimentation du cerf (*Cervus Elaphus*) I. Caractéristiques physiologiques, besoins alimentaires et élevage des adultes. *INRA Prod. Anim.*, 1 (5), 319-330.
- Tolkamp B.J., Brouwer B.O., 1993. Statistical review of digestion in goats compared with other ruminants. *Small Rum. Res.*, 11, 107-123.
- Uden P., Van Soest P.J., 1982a. Comparative digestion of timothy (*Phleum pratense*) fibre by ruminants, equines and rabbits. *Br. J. Nutr.*, 47, 267-272.
- Uden P., Van Soest P.J., 1982b. The determination of digesta particle in some herbivores. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 7, 35-44.
- Uden P., Rounsaville T.R., Wiggans G.R., Van Soest P.J., 1982. The measurement of liquid and solid digesta retention in ruminants, equines and rabbits given timothy (*Phleum pratense*) hay. *Br. J. Nutr.*, 48, 329-339.
- Van Soest P.J., 1982. Nutritional ecology of the ruminant. Comstock Publishing Associates. Cornell University Press. Ithaca and London. 373 p.
- Vermorel M., Jarrige R., Martin-Rosset W., 1984. Métabolisme et besoins énergétiques du cheval. Le système des UFC. In : R. Jarrige et W. Martin-Rosset (eds), *Le cheval : reproduction, sélection, alimentation, exploitation*, 239-276. INRA Editions, Paris.
- Warmington B.G., Wilson G.F., Barry T.N., 1989. Voluntary intake and digestion of ryegrass straw by llama x guanaco crossbreds and sheep. *J. Agric. Sci. (Camb.)*, 113, 87-91.
- Wolter R., 1984. La digestion chez le cheval. In : R. Jarrige et W. Martin-Rosset (eds), *Le cheval : reproduction, sélection, alimentation, exploitation*, 189-208. INRA Editions, Paris.

Abstract

Forage intake and digestibility compared in different herbivores species.

In this review, DM intake of inside fed forages, as well as their digestibility, are compared in different domestic herbivores species (ovine, caprine, bovine, deer, llama and horse).

DM intake, corrected by live weight, is more different with low quality forages, results for deers and goats being the highest. Some differences can yet been observed for late harvested hays. For good quality forages results are similar for the studied species, except for llamas, for which they are the smallest.

DM intake is also given after correction by metabolic weight ($W^{0.75}$). Informations and explanations are added through the daily eating time, physiological control of intake, daily ruminating time, mechanism of food comminution and saliva production.

Appreciable differences are also observed for digestibility between the studied species. These differences are small for good quality forages and increase when the quality of the forages

decreases. So, for low quality forages, the following classification can be established in decreasing order : llama, bovine, caprine, ovine, deer, horse. The observed differences are explained by the following factors : relative contribution of the different gut parts, variable efficiency of microbial digestion, digesta flow in the gut and efficiency of nitrogen and mineral recycling.

Digestible organic matter intake (DOMI), corrected by the metabolic weight of the animals, gives a good idea of energy supply relatively to the needs of the different species. From this point of view animals with a high liveweight are largely advantaged, bovines and horses being comparable. Among species with a low liveweight ovines have a lower DOMI than other.

Outside, the small ruminants are therefore obliged to ingest more digestible foods than large ones.

DULPHY J.P., MARTIN-ROSSET W., JOUANY J.P., 1995. Ingestion et digestion comparées des fourrages chez différentes espèces d'herbivores. *INRA Prod. Anim.*, 8 (4), 293-307.