Sommaire

Menu des Figures 11
Menu des tableaux 13
Introduction 17
I. Bases anatomiques et physiologiques 19
A. Caractéristiques anatomiques du système digestif des tortues 19
1. Cavité buccale 19
2. Œsophage 20
3. Estomac 20
4. Intestin grêle 21
5. Colon 22
6. Cloaque 23
7. Foie 25
8. Pancréas 28
9. Flore digestive 28
10. Adaptation anatomique au régime alimentaire 29
B. Poids et croissance 32
1. Evaluation de l'état corporel : les différentes approches 32
2. Modèles de croissance 34
3. Dimorphisme sexuel 37
4. Vitesse de croissance et alimentation 37
5. Croissance et environnement 38
C. Comportement alimentaire 39
1. Recherche de nourriture 39
2. Sélections des plantes 39
3. Couleur et odorat 41
4. Ingestion de corps étrangers minéraux 43
5. Abreuvement 43
II. Caractéristiques de la digestion chez la tortue 44
A. Appétence et satiété 44

B. Capacité d'ingestion 46
1. Appétit maximal 46
2. Facteurs limitant l'ingestion 47
3. Facteurs de variation de la capacité d'ingestion 48
C. Transit digestif 50
1. Péristaltisme 51
2. Transit et température 51
3. Transit et alimentation 53
4. Transit et poids corporel 55
5. Mécanique des flux digestifs 55
D. Digestibilité 57
1. Coût hydrique de la digestion 57
2. Sources d'énergie et digestibilité 58
3. Digestibilité de la matière azotée 61
4. Facteurs de variation de la digestibilité de la matière brute 63
5. Digestibilité du calcium 68
6. Digestibilité des autres minéraux 73
III. Besoins nutritionnels et apports recommandés 74
A. Evolution des recommandations 74
B. Besoins hydriques 76
C. Les besoins énergétiques 77
1. Besoins énergétiques et température 78
2. Amplitude des variations du besoin énergétique 79
1. Besoins énergétiques chez les nouveaux nés 80
D. Les besoins en protéines 80
1. Estimation des besoins en protéine à partir des recommandations énergétiques 80
2. Estimation des besoins en protéine par le calcul de la balance azotée 81
3. Estimation des besoins protéiques par le gain de poids chez un animal en croissance 83
4. Apports recommandés en acides aminés 85

E. Apports recommandés en fibres 86
F. Les apports recommandés en minéraux 87
1. Calcium 87
2. Apports recommandés en phosphore 90
3. Apports recommandés en potassium 91
4. Apports recommandés en iode 91
G. Les besoins en vitamines 92
1. Caroténoïdes et vitamine A 92
2. Vitamine D_3 93
IV. Application 94
A. Tableau de valeur nutritionnelles de divers aliments 94
B. Eléments à contrôler 97
1. Plantes à oxalates 97
2. Plantes riches en substances goitrigènes 98
3. Plantes prédisposant à la formation de goutte 98
C. Elaboration d'une ration ménagère 99
1. Calcul des besoins nutritionnels 99
2. Choix du mode de distribution 99
3. Choix des aliments 100
4. Calcul de la ration 101
D. Aliments industriels pour tortues terrestres 103
V. Conclusion 105
VI. Bibliographie 107

Menu des Figures

Figure 1 Coupe de langue de *Gopherus agassizii* vu au microscope. 19

Figure 2: Système digestif d'une tortue du désert, (d'après Barboza, 1995a) 21

Figure 3: Anatomie du cloaque (selon Mc Arthur *et al.,* 2004)..... 24

Figure 4 : Cycle de production d'acide urique..... 25

Figure 5 : Cycle de production d'urée 26

Figure 6 : Temps de transit total et ratio entre la longueur du colon et de l'intestin grêle (graphique construit d'après les données du tableau 4) 32

Figure 7 Mesure de la longueur de la carapace et du plastron (d'après Schilliger, 2002) 34

Figure 8: Model de croissance de Von Bertalanffy, appliqué à la croissance du guppy (*Lebistes reticulatus*) (d'après Von Bertalanffy, 1957) 35

Figure 9: Courbes de croissances théoriques pour *Gopherus polyphemus* (graphique construit d'après les équations de Aresco et Guyer, 1999) 36

Figure 10: Vitesse de croissance moyenne mesurée par tranches d'âge pour *Gopherus polyphemus,* en mm/an (d'après Aresco et Guyer, 1999)..... 36

Figure 11: Régulation de l'ingestion chez les herbivores domestiques (schéma construit d'après Baumont *et al.* 2000) 44

Figure 12 : Comportement des différentes particules en fonction de leur taille (schéma construit d'après Meienberger *et al.* 1993a; Barboza, 1995a) 56

Figure 13: Digestibilité de l'énergie en fonction de l'humidité (graphique construit à partir du tableau 9) 61

Figure 14 : Digestibilité apparente la matière sèche de différents aliments en fonction de leur teneur en fibres (graphique construit à partir du tableau 11) 65

Figure 15: Digestibilité apparente de l'énergie de différentes rations en fonction de l'humidité (graphique construit à partir du tableau 9) 66

Figure 16: Digestibilité apparente de l'azote de différentes rations en fonction de l'humidité (graphique construit à partir du tableau 10) 67

Figure 17 : Schéma récapitulatif de l'homéostasie calcique, prenant pour modèle l'homéostasie calcique des Mammifères (schéma construit d'après la bibliographie). 70

Figure 18 : Représentation schématique du calcul de la balance azotée 81

Figure 19: Composition en acides aminés des protéines corporelles chez *Testudo Graeca* (d'après Lapid *et al.*, 2005) 86

Figure 20 : Voie de formation de calcitriol chez les reptiles (schéma réalisé à partir de Klaphake 2010) 93

Figure 21: Teneur en calcium en fonction de la teneur en protéines sur une série de végétaux (graphique construit à partir des végétaux présentés dans le tableau 20) 97

Menu des tableaux

Tableau 1 Description histologique de parenchyme hépatique en hibernation ou en période active (d'après Mc Arthur *et al.*, 2004) 27

Tableau 2: Souches bactériennes isolées faisant partie de la flore digestive (d'après Mc Arthur *et al.*, 2004) 29

Tableau 3: Régime alimentaire de diverses espèces terrestres (d'après Mc Arthur, 2004) 30

Tableau 4: Rapports anatomiques et paramètres de la digestion chez différentes espèces de tortues (compilation de données) 31

Tableau 5: Relation entre le poids et l'ingestion de matière sèche (compilation de données)..... 46

Tableau 6 : Temps de transit (en jours) de différentes espèces de tortues en fonction de la teneur en eau et en fibre des aliments (% NDF) (compilation de données)..... 54

Tableau 7 : Part recommandée des glucides, protéines et lipides pour fournir l'énergie métabolisable (d'après Donoghue et Langenberg, 1996)..... 58

Tableau 8 : Energie métabolisable des différents constituants de la ration chez la tortue (d'après Donoghue, Langenberg, 1996) 58

Tableau 9 : Digestibilité apparente l'énergie de différents aliments chez *Gopherus agassizii* (compilation de données)..... 60

Tableau 10: Digestibilité apparente de l'azote contenu dans différents végétaux chez *Gopherus agassizii* (compilation de données) 62

Tableau 11 : Digestibilité apparente de différents aliments en fonction de leur teneur en fibres chez différentes espèces (compilation de données) 64

Tableau 12 : Digestibilité apparente de la matière organique exprimée en fonction de la teneur en NDF, chez différentes espèces herbivores (d'après Franz *et al.* 2011) 65

Tableau 13 : Evolution des recommandations issues de livres d'alimentation pour les tortues herbivores (d'après Ritz *et al.* 2012) 75

Tableau 14 : Besoins métaboliques de standard en fonction du poids (PV : poids vif en kg) (d'après Barboza, 1995b; Donoghue, 2006) 78

Tableau 15 : Variation des besoins métabolique de base avec la température (Barboza, 1995b) 79

Tableau 16 : Absorption et pertes de matière azotée sous deux régimes alimentaires d'après (Barboza, 1995b) 82

Rapport-Gratuit.com

Tableau 17 : Gains de poids et de matière azotée au cours de la croissance (compilation de données) 84

Tableau 18 : Effets de différentes supplémentation en calcium sur la croissance de tortues léopard (d'après Fledelius *et al.* 2005)..... 88

Tableau 19 : Tableau récapitulatif des besoins nutritionnels et des principales recommandations 94

Tableau 20 : Valeurs nutritionnelles de différentes plantes (d'après Gouvernement du Canada 2005; Souci, Fachmann, Kraut 2007; INRA 2010) 95

Tableau 21 : Plantes contenant beaucoup d'oxalates 98

Tableau 22 : plantes contenant des substances goitrigènes 98

Tableau 23 : Végétaux à éviter en cas de goutte 98

Tableau 24 : Calcul des besoins nutritionnels ainsi que de la capacité d'ingestion .. 99

Tableau 25 : Densité idéal en nutriments calculée pour des tortues de poids croissant (calculs sur la base des équations reportés dans le tableau 19) 99

Tableau 26 : Exemple d'une feuille de calcul permettant l'élaboration d'une ration pour une tortue de 800 g. 102

Tableau 27 : Valeurs nutritionnels d'aliments industriels vendus en animalerie en France (d'après Maccolini 2010) 104

« Celui qui croit savoir n'apprend plus… »

Pierre Bottero

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Introduction

Chez les reptiles, la plupart des affections rencontrées sont directement ou indirectement liées à un défaut dans les conditions d'entretien (Mader 2006). L'importance de cet aspect de l'entretien des animaux est souvent sous-estimé par les professionnels comme par les particuliers. Il a été estimé qu'aux Etats Unis, les affections d'origine nutritionnelle représentaient plus de 40% des causes de mortalité des reptiles détenus en captivité. (Fledelius *et al.* 2005).

La prise de conscience de l'importance de l'alimentation en médecine des animaux sauvages et exotiques n'est que très récente par rapport aux autres domaines. En effet, de nombreuses études en parc zoologique se sont intéressées à la diversité génétique, aux comportements ou à la reproduction des animaux sauvages afin d'améliorer la connaissance que nous avons de ces espèces et de promouvoir leur conservation. Mais, jusqu'à une vingtaine d'années, il était tenu comme acquis que l'alimentation traditionnellement distribuée en parc zoologique était adéquate (Oftedal, Allen 1996).

Dans le cas des Reptiles, la plupart de ces rations alimentaires proposées sont encore de nos jours l'héritage de rations constituées de façon empirique, à force d'essais et d'erreurs, plutôt que le fruit d'une réflexion scientifique basée sur des études physiologiques.

A l'heure actuelle, les recommandations sur l'alimentation des tortues fournies par les livres de références ne sont qu'une extrapolation de données récoltées chez d'autres reptiles ou encore une liste de plantes recommandées sur la base de leur teneur en calcium et en phosphore.

Quelques études ont été menées sur les régimes alimentaires des reptiles herbivores mais les espèces étudiées sont rares. Seules les espèces menacées ou utilisées comme modèles expérimentaux comme l'iguane vert ont fait l'objet de recherches poussées. Ainsi, le clinicien dans sa pratique quotidienne est contraint de faire de nombreuses extrapolations quant à la nature des aliments et à la quantité d'aliments à donner à une espèce commune (Girling, Raiti 2004).

En l'absence de données bibliographique précises, c'est bien souvent l'alimentation et le comportement alimentaire des individus sauvages qui sont pris comme références. Cette approche sous-entend cependant que les animaux choisissent ce qui est le mieux pour eux et, qu'à l'état sauvage, dans un biotope adéquat, une tortue est en bon état général, ce qui n'est pas toujours le cas.

Ce travail est une synthèse bibliographique de différents travaux menés sur les tortues terrestres herbivores. Les bases anatomiques et physiologiques du système digestif des tortues ainsi que les particularités de la digestion chez ces reptiles seront décrites et discutées afin de dégager les paramètres physiologiques sous-jacents au processus de digestion de ces reptiles et de concevoir un model de rationnement pour la tortue terrestre herbivore.

I. Bases anatomiques et physiologiques

A. Caractéristiques anatomiques du système digestif des tortues

1. Cavité buccale

La partie supérieure du système digestif des tortues est constituée de la cavité buccale qui inclut la langue, l'oropharynx et les choanes qui sont les cavités faisant communiquer les fosses nasales et le pharynx.Les chéloniens ne possèdent pas de dents mais utilisent leur bec corné (également appelé rhamphothèque) pour attraper et découper leurs aliments par des mouvements de cisaillement, avant de les avaler d'une pièce (Boyer et Boyer, 2006). De ce fait, les tortues ne mastiquent pas leur nourriture.

Les tortues ont une large langue musclée qui ne peut être étendue hors de la bouche à la différence de la plupart des squamates (Boyer et Boyer, 2006). Cette langue est richement pourvue de glandes salivaires réparties de façon diffuse à sa surface (Jacobson, 2007). Ces glandes produisent le mucus qui va permettre la déglutition des fragments d'aliments mais ne contiennent aucune enzyme digestive (O'Malley, 2005).

Figure 1 Coupe de langue de *Gopherus agassizii* vu au microscope.

Sur la coupe histologique ci-dessus, on peut observer que la surface de la langue est composée de nombreuses papilles formées par la projection d'un fin épithélium stratifié squameux porté par un tissu conjonctif vascularisé. De nombreuses glandes salivaires linguales sont visibles (Jacobson 2007).

A la naissance, les tortues ont une sorte de dent, excroissance cornée de la rhamphothèque, qui permet aux jeunes de percer la coquille des œufs lors de l'éclosion. Cette excroissance disparait au cours de la croissance (Boyer et Boyer, 2006).

Des déformations ou une croissance excessive de la rhampothèque sont des signes souvent associés à une ostéofibrose d'origine nutritionnelle ou à des carences alimentaires. La déformation de cette structure gêne la prise alimentaire et impose un parage à l'aide d'un fraise afin de récupérer un bec fonctionnel (Mans, 2013).

2. Œsophage

L'œsophage est situé en portion latérale droite du cou (Mc Arthur *et al.*, 2004).

La couche superficielle de la muqueuse de l'œsophage est formée par un épithélium glandulaire cilié qui peut transporter de fines particules vers l'estomac (Mc Arthur *et al.*, 2004). Une muqueuse musculeuse très fine n'est présente au niveau de l'œsophage que chez de rares espèces de tortues (Jacobson 2007). Dans ce cas, il peut jouer un rôle actif dans le délitement des aliments (Mc Arthur *et al.*, 2004).

L'œsophage ainsi que la langue des espèces désertiques, telles que *Gopherusaggassizii* qui vit uniquement dans des zones arides d'Amérique du Nord, est tapissé de multiples couches cornées qui le protègent de l'abrasion des végétaux très ligneux. Malgré cette protection, on peut trouver des fragments végétaux enkystés dans la paroi œsophagienne, ce qui est à l'origine d'inflammations chroniques chez les tortues (Barboza, 1995a).

3. Estomac

L'estomac est simple et fusiforme. Il est situé le long de la face caudale du foie avec le fundus orienté vers la gauche de l'animal et le pylore au milieu ou légèrement déporté sur la droite de l'animal (Mc Arthur *et al.*, 2004; Jacobson, 2007).

Le cardia est caractérisé par un épais pli en forme de coussin qui joue le rôle de sphincter (Mc Arthur *et al.*, 2004; Jacobson, 2007).

L'estomac des tortues du désert (*Gopherus agassizii*) est fortement musculeux avec d'épais plis longitudinaux. Il est probable que l'essentiel du brassage des fines particules et de la rétention des fibres longues se déroule lors du passage gastrique, permettant un tri des particules(Barboza, 1995a).

Chez la plupart des espèces, il n'existe pas d'épaississement anatomique de la muqueuse en région pylorique mais des études histologiques ont montré la présence d'un sphincter musculaire dans l'épaisseur de la muqueuse chez *Testudo*

hermanni(Mc Arthur, Wilkinson, Meyer 2004; Jacobson 2007). Barboza, note chez *Gopherus agassizii* un sphincter puissant (Barboza, 1995a).

Histologiquement, l'estomac possède deux types d'épithélium glandulaire, avec des glandes fundiques, dans la portion rostrale, et des glandes pyloriques, dans la portion distale (Boyer, Boyer 2006). Ces dernières sécrètent certaines enzymes digestives (amylases, pepsinogène et trypsinogène) ainsi que des protons, maintenant ainsi un pH très acide dans l'estomac. Chez les tortues du désert (*Gopherus agassizii)*, ce pH a été mesuré en moyenne à 2 [1- 3] (Barboza, 1995a).

4. Intestin grêle

L'intestin grêle est situé dans la cavité cœlomique caudale. Il n'existe pas comme chez les carnivores de nette séparation entre les différentes portions : *duodenum*, *jejunum* et *ileum*.

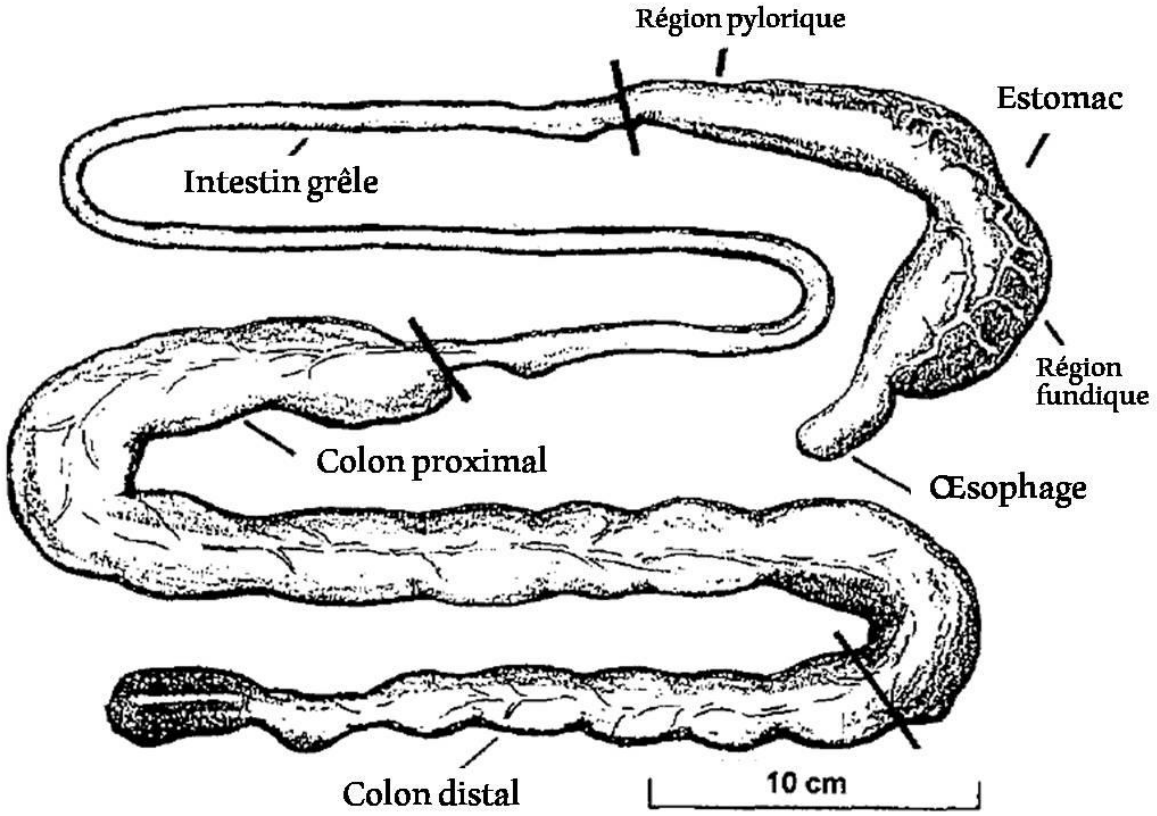

Figure 2: Système digestif d'une tortue du désert, (d'après Barboza, 1995a)

A partir du pylore, le *duodenum* part directement caudalement au foie et est relié au lobe droit du foie par le ligament hépato-duodénal. Les artères pancréo-duodénales craniales et caudales assurent toutes deux l'apport sanguin puis le sang veineux rejoint la veine porte via la veine duodénale.

La portion descendante du *duodenum* est intimement associée à la membrane pleuro-péritonéale dorsale qui fixe cette partie de l'intestin en place. Le reste du *duodenum* ainsi que le *jejunum* et l'*ileum* sont liés au *mesenterium proprium* qui permet une certaine mobilité au sein de la cavité cœlomique. Toute cette portion est irriguée par l'artère mésentérique craniale. La jonction au caecum se fait médialement à celui-ci et se distingue par une valve musculaire (Mc Arthur *et al.*, 2004)

La muqueuse du *duodenum* varie en fonction de sa position : elle comporte de nombreuses villosités en portion proximale mais se simplifie en portion distale. Au niveau histologique, la muqueuse est composée d'un simple épithélium de cellules palissadiques (cylindriques). Le renouvellement de cet épithélium prend environ huit semaines chez *Chrysemys picta,* placée à 20-24°C (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Une étude sur les tortues d'origine désertique (*Gopherus agassizii*) a mis en évidence un fort nombre de cellules caliciformes dans l'épithélium duodénal (Barboza, 1995a). Ces cellules permettent l'hydratation du bol alimentaire et contribuent à l'augmentation du pH avec les sécrétions pancréatiques et les sucs biliaires. En effet, le contenu intestinal a un pH qui, bien que très variable (avec un pH moyen de 6 [2 - 9]), est plus alcalin que le contenu stomacal (Barboza, 1995a).

Les faibles concentrations en acides gras volatils à courte chaine, observées dans l'intestin grêle de tortues du désert (*Gopherus agassizii*), suggèrent que la fermentation ne joue qu'un rôle mineur dans cette portion du tube digestif. En revanche, c'est certainement dans cette partie de l'intestin que les protéines et les oses sont absorbés (Barboza, 1995a).

5. Colon

Le gros intestin débute avec le caecum qui est situé dans le quart caudal droit de la cavité cœlomique. Ce n'est pas, chez la tortue, un organe à part entière mais plutôt un élargissement ou une dilatation excentrique de la paroi du colon proximal. Le gros intestin est divisé successivement en colon ascendant, colon transverse et colon descendant (Mc Arthur *et al.,* 2004; Bjorndal, 1989; Hailey, 1997).

Chez *Testudohermanni*, le colon ascendant et le colon descendant sont reliés, par un petit ligament, à la membrane pleuro-péritonéale dorsale. Le colon transverse est faiblement rattaché à l'estomac par le *mesogastrium*. Ainsi, cette portion reste mobile dans l'axe dorso-ventral et, en cas d'ingestion de matériaux non digestibles lourds comme des pierres ou du sable, c'est souvent dans le colon transverse que l'on retrouve ces éléments du fait de la gravité (Mc Arthur *et al.*, 2004).

La vascularisation du colon et de l'intestin grêle est assurée par une vascularisation mésentérique commune. Cependant certains auteurs décrivent une vascularisation colique distincte du mésentère intestinal(Mc Arthur *et al.*, 2004).

L'épithélium de la muqueuse colique est équivalent à celui de l'intestin grêle, c'est-à-dire un épithélium unistratifiéde cellules palissadiques avec de nombreuses cellules glandulaires (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Le colon des tortues est donc relativement simple, sans la compartimentation ou les grands plis que l'on peut trouver chez de nombreux lézards herbivores et qui permet dans ces espèces, de favoriser la rétention de la microfaune ainsi que de brasser le contenu colique, facilitant ainsi la fermentation. En effet de telles structures anatomiques pourraient, chez des tortues herbivores consommant une végétation plus fibreuse que leurs homologues reptiliens, se révéler être une gêne au passage des longues fibres. De fait, la lenteur du transit digestif chez les tortues permet la vie d'une flore colique et donc une digestion efficace des fibres (Barboza, 1995a).

Le colon représente la plus grande section du tractus digestif des tortues terrestres, avec une surface, une fois déployée, équivalente à près de 23% de la surface apparente totale du système digestif (Barboza, 1995a). Bien entendu, cette observation anatomique est à modérer : en effet la surface d'absorption réelle est sous-estimée puisque l'observation macroscopique ne prend pas en compte l'existence de plis à l'échelle microscopique qui démultiplient la surface d'absorption.

C'est au niveau du colon que s'effectue la plus grande part de la fermentation microbienne des fibres (Barboza, 1995a).

Le fait que le pH dans cette portion du tube digestif reste dans des valeurs relativement hautes (pH_{colon} = 6 -7), malgré la production d'acides gras volatils, suggère que c'est aussi à cet endroit que se fait l'absorption des acides gras à courte chaine (Barboza, 1995a).

Il est également probable que cette absorption soit associée à des échanges de bicarbonates, de sodium et d'eau, comme c'est le cas chez de nombreux mammifères (Barboza, 1995a).

6. Cloaque

Le cloaque regroupe la portion distale du tube digestif et des voies urogénitales qui se rejoignent à cet endroit. Il est divisé en trois portions : le *coprodeum*, l'*urodeum* et le*proctodeum*.

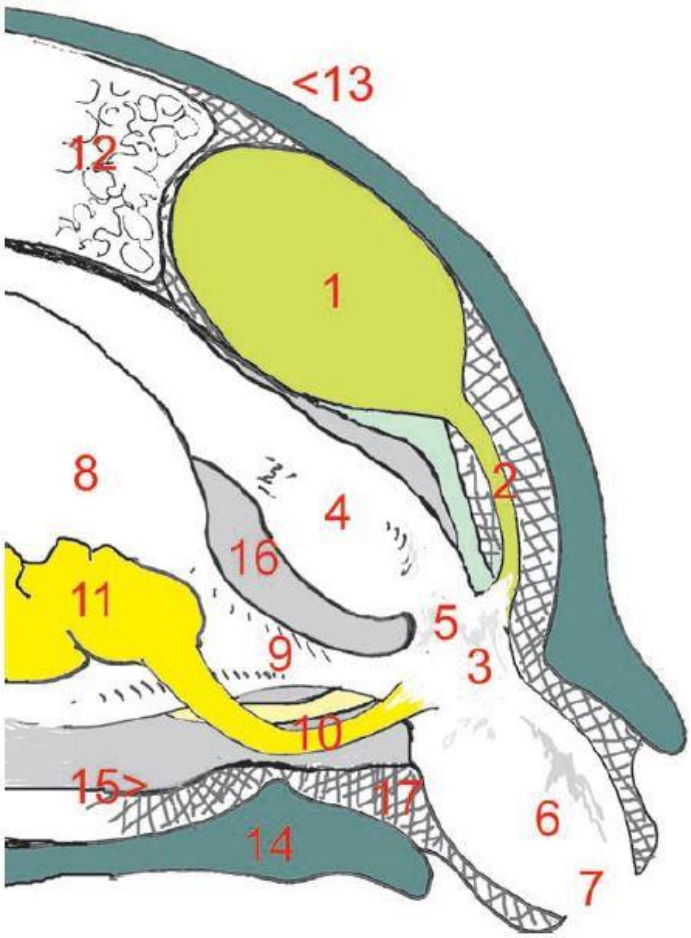

Figure 3: Anatomie du cloaque (selon Mc Arthur *et al.,* 2004)

1 : Rein droit
2 : Uretère droit
3 : *Urodeum*
4 : Colon
5 : *Coprodeum*
6 : *Proctodeum*
7 : Orifice
8 : Vessie
9 : Abouchement de la vessie
10 : Abouchement des organes génitaux
11 : Organes génitaux
12 : Parenchyme pulmonaire
13 : Carapace
14 : Plastron
15 : Membrane cœlomique
16 : Cavité cœlomique
17 : Muscles et fascia

Chez les Chéloniens, cette subdivision est moins marquée que chez les autres reptiles. Un pli distinct sépare néanmoins l'abouchement du colon de l'*urodeum*, plus crânial et où démarrent les uretères, les oviductes ou les canaux déférents, ainsi que l'abouchement de la vessie (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Le *proctodeum* est la portion la plus caudale du système digestif et donne directement sur le milieu extérieur. Il reçoit les flux issus de la vessie, des organes génitaux, de l'*urodeum* et du *coprodeum* (Mc Arthur *et al.*, 2004).

7. Foie

Chez les Chéloniens, le foie est localisé au centre de la cavité cœlomique et occupe toute la largeur de cette cavité, juste en arrière du cœur. La couleur et la texture d'un foie normal sont identiquescelles observées chez les autres vertébrés. C'est un organe volumineux, incomplètement divisé en lobes et présentant une vésicule biliaire distincte au niveau du bord caudal droit. On distingue deux lobes majeurs au niveau ventral et la vésicule biliaire est à droite de ces deux lobes (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Au niveau histologique, les hépatocytes sont rangés en tubules et en trabécules comme chez les mammifères. En revanche on distingue moins un arrangement en lobules que chez ces animaux. Au mieux, cet arrangement reste basique.

Chez les Reptiles, le foie est la plus grosse glande, il représente 2 à 3 % du poids total. Tout comme chez les autres vertébrés il remplit plusieurs rôles fondamentaux : drainage du sang et des nutriments intestinaux avec le métabolisme des lipides et du glycogène, synthèse des protéines, de l'acide urique et des facteurs de coagulation, excrétion de la bile contenant les acides biliaires via le canal cholédoque, stockage des graisses et du glycogène, biotransformation et détoxification des produits de la digestion.

Il contient les enzymes responsables de la dégradation des nucléotides ainsi que de leur transformation en acide urique. L'acide urique est une molécule quasiment insoluble dans l'eau résultant de la dégradation et de l'excrétion des purines (guanine et adénine) chez les reptiles ainsi que chez les oiseaux, l'homme et les primates supérieurs (Campbell, 1995).

De plus chez les reptiles terrestres et les oiseaux, un produit majeur d'excrétion de l'azote est cet acide urique, formé cette fois ci non de la dégradation de bases puriques mais par un processus de synthèse de ce noyau purique (Campbell, 1995).

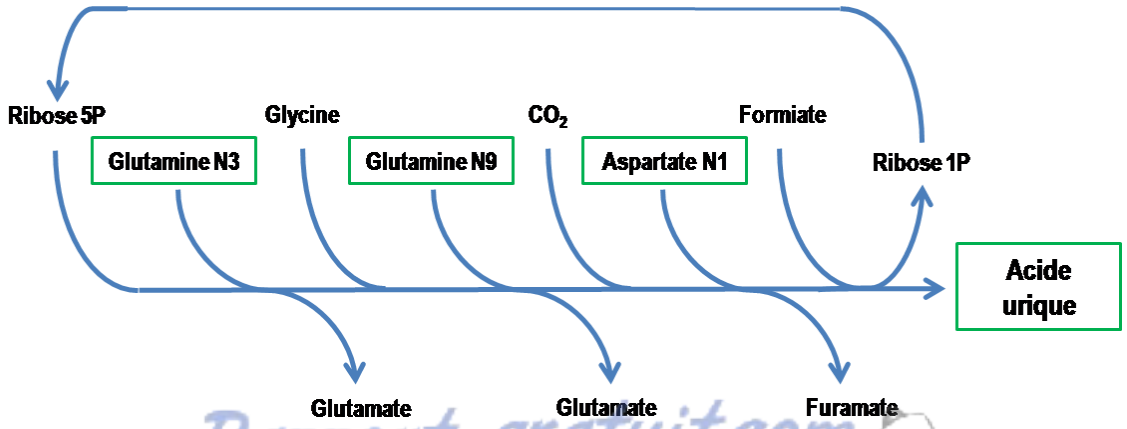

Figure 4 : Cycle de production d'acide urique

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Cependant, les tortues excrètent l'azote à la fois sous forme d'urate (base conjuguée de l'acide urique) mais aussi sous forme d'urée. La proportion de ces deux formes de déchets azotés varie de façon considérable d'un individu à l'autre, par exemple, la tortue du Texas (*Gopherus berlandieri*) est de prédominance soit urotélique, soit uricotélique en fonction de ses conditions de vie. En effet, il semble qu'une restriction hydrique ou qu'un état de déshydratation favorisent l'excrétion d'azote sous forme d'urates (Campbell, 1995).

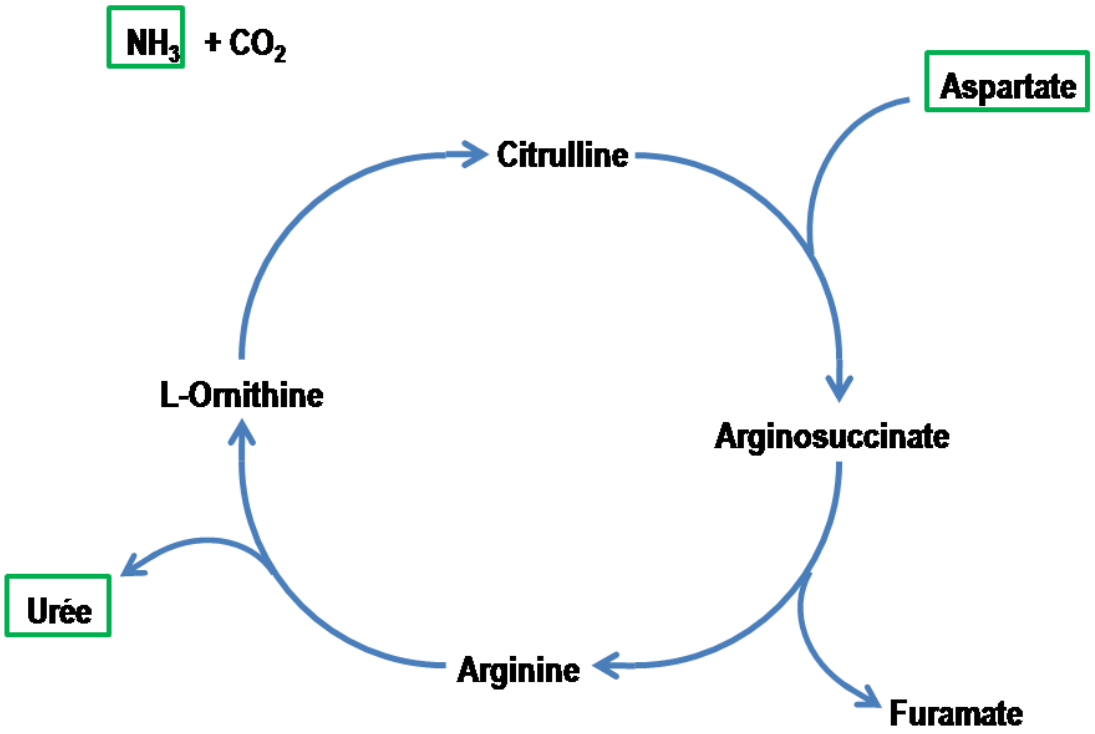

Figure 5 : Cycle de production d'urée

Le foie est le lieu de stockage principal en énergie et en corps gras. Le foie est également impliqué dans la plupart des processus d'homéostasie. C'est un organe indispensable pour certaines activités physiologiques, comme l'activation de la vitamine D3 en calcidiol, précurseur de la forme active de cette vitamine essentielle à l'homéostasie calcique : le calcitriol (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Sur le plan physiologique, les diverses fonctions hépatiques sont affectées par les changements annuels, comme l'hibernation, où de grandes quantités de lipides sont temporairement stockées, ou bien comme la période de reproduction chez la femelle, quand la vitellogenèse et l'augmentation de la synthèse protéique sont prioritaires. A ces deux périodes, le foie apparait modifié, tant en taille (hépatomégalie) qu'en couleur (plus pâle que le reste de l'année) et en texture (moins ferme au toucher). Ces modifications d'aspect doivent être différenciées des altérations provoquées par une affection hépatique primaire ou secondaire comme dans le cas d'une anorexie prolongée (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Une étude effectuée en 1987 par Ferret &al. sur des tortues grecques (*Testudo graeca*) permet d'avoir un aperçu histologique du foie de tortues en période active (Juin) ou en hibernation (Février). Ces résultats (tableau 1) montrent qu'il existe une diminution de la synthèse, du stockage et du relargage des éléments synthétisés par le foie durant l'hibernation.

Tableau 1 Description histologique de parenchyme hépatique en hibernation ou en période active (d'après Mc Arthur *et al.*, 2004)

	Période active	Période d'hibernation
Hépatocyte	Cellules larges et relativement homogènes en taille	Cellules plus petites avec une certaine hétérogénéité de taille entre cellules. Présence d'hépatocytes dégénérés Plus de dépôts d'hémosidérine et de mélatonine
	Le cytoplasme contient des organites larges et développés suggérant une activité métabolique importante	Organites petits et peu développés Le réticulum endoplasmique granuleux est peu développé à l'inverse du réticulum endoplasmique lisse qui est abondant
	Présence de rosettes de glycogène et de dépôts lipidiques dans le cytoplasme	Absence de signes de présence de glycogène ou de dépôts lipidiques
Cellules de Kupffer	Présence rare de cellules de Kupfferdans les travées	Cellules de Kupffer plus abondantes

Les acides biliaires des chéloniens ont des caractéristiques chimiques très différentes des acides biliaires des autres vertébrés, ce qui est un des arguments en faveur d'une séparation précoce entre les chéloniens et les autres reptiles au cours de l'évolution. Une conséquence directe et pratique de cette différence est que les tests utilisés pour évaluer la fonction hépatique par la mesure des acides biliaires, développés pour les mammifères, sont inutilisables chez les tortues (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Les acides biliaires jouent un rôle important dans la digestion des lipides en conjonction avec les lipases en provoquant la formation d'une suspension de micelles de triglycérides qui pourront ainsi être absorbées. Les sels biliaires facilitent l'absorption des acides gras présents dans la ration alimentaire ainsi que des monoglycérides, du cholestérol, des vitamines liposolubles, du calcium, du phosphore et d'autres cations (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Ces masses adipeuses qui entourent le foie sont courantes chez les espèces de milieux tempérés ou de milieu tropical, mais leur fonction est encore mal connue. La plupart des auteurs les divisent :

- Corps gras servant de réserves métaboliques, qui sont utilisées en cas de défaut d'apport alimentaire, en période de reproduction ou d'hibernation
- Corps gras structurels qui ont un rôle plus anatomique et qui ont moins tendance à être mobilisés pour répondre aux demandes du métabolisme.

Ces corps gras joueraient également un rôle dans la constitution de réserves d'eau chez les espèces tropicales (Mc Arthur *et al.*, 2004).

8. Pancréas

Chez la plupart des chéloniens, le pancréas est adjacent à la partie proximale du *duodenum*. Cette longue, mince et pâle annexe digestive est connectée au tube digestif via un court canal pancréatique qui abouche dans le *duodenum*. Cependant, selon Mc Arthur et Van der Hage (1985) ont décrit chez plusieurs tortues du genre *Testudo* spp plusieurs canaux pancréatiques. La vascularisation du pancréas est garantie par des afférences provenant de l'artère cœliaque. Le sang est ensuite drainé par la veine porte hépatique (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Les fonctions pancréatiques sont similaires à celles des autres vertébrés. Les sécrétions exocrines sont de deux natures :

- les enzymes digestives : amylase, trypsine etchymotripsine (sécrétées sous forme inactive), carboxypeptidase, elastase, lipase, ribonucléase
- les sécrétions alcalines neutralisant l'acidité gastrique, créant ainsi un milieu favorable à l'action des enzymes pancréatiques et intestinales.

La fonction exocrine du pancréas semble être sous l'influence d'un contrôle hormonal, via la sécrétine comme chez les autres vertébrés (Mc Arthur *et al.*, 2004).

L'activité des enzymes est fonction de la température ambiante, d'où l'importance de permettre aux animaux en captivité d'avoir accès à un point chaud, adapté à leur espèce (Mc Arthur *et al.*, 2004).

9. Flore digestive

Très peu d'études ont été menées sur la flore digestive des tortues et seuls 1 à 10% de la flore bactérienne ont été isolés à ce jour. En effet l'isolement des différentes espèces bactériennes à partir de prélèvements intestinaux est moins adapté aux ectothermes qu'aux endothermes pour lesquels la température de culture est déterminée par la température corporelle. De plus, chez les reptiles vivants, la composition de cette flore varie très certainement en fonction des changements de la température ambiante (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Tableau 2: Souches bactériennes isolées faisant partie de la flore digestive (d'après Mc Arthur *et al.*, 2004)

Source	Sunderland &Veal (2000) à partir de selles de tortues méditerranéennes saines	Cooper (1981) Ecouvillons cloacaux de tortues saines
Coques GRAM+	*Aerococcus spp.* *Enterococcus spp.* *Micrococcus spp.* *Staphylococcus spp.* *Streptococcus spp.*	
Bacille GRAM+	*Rodococcus spp.*	
Coques GRAM-	*Acinobacter spp.*	
Bacilles GRAM-	*Citrobacter spp.* *Enterobacter spp.* *Erwinia spp.* *Escherichia spp.* *Klebsiella spp.* *Morganella spp.* *Pasteurella spp.* *Proteus spp.* *Pseudomonas spp.* *Salmonella spp.* *Serratia spp.* *Shigella spp.* *Yersinia spp.*	*Aeromonas spp.* *Esherishia coli* *Proteus spp.* *Pseudomonas spp.*

Par ailleurs, certaines souches citées dans le tableau 2 proviennent certainement des aliments. Par exemple, *Erwinia* est un genre bactérien connu comme saprophyte ou pathogène associé aux végétaux. *Shigella* spp. est quand a lui un genre d'entérobactérie pathogène spécifique à l'humain.

10. Adaptation anatomique au régime alimentaire

Les tortues terrestres ne sont pas toutes strictement herbivores, certaines tortues inféodées aux milieux terrestres humides (prairies et forêts) sont à tendance omnivores. Il serait intéressant de voir sur ces espèces s'il existe une spécialisation anatomique au régime alimentaire.

Tableau 3: Régime alimentaire de diverses espèces terrestres (d'après Mc Arthur, 2004)

Herbivores	Omnivores
Testudo hermanni	*Kinixys spp.*
Testudo horsfieldi	*Terrapene spp.*
Testudo marginata	*Cuora galbinifrons*
Testudo graecaibera	*Pyxidea mouhotii*
Testudo graecagraeca	*Geomyda spengleri*
Furculachelys whitei	*Indotestudo spp.*
Testudo kleinmanni	*Rhinoclemmys spp.*
Geochelone sulcata	
Geochelone pardalis	
Geochelone radiata	
Geochelone gigantea	
Gopherus polyphemus	
Gopherus flavomarginatus	
Gopherus agassizii	
Gopherus berlandieri	
Geochelone chilensis	
Geochelone denticulata	
Geochelone elegans	
Malacochersus tornieri	
Geochelone carbonaria (frugivore)	

En effet, la plupart des espèces de reptiles « spécialisés » en digestion microbienne (herbivores strict) présentent un gros intestin proportionnellement plus long par rapport à l'intestin grêle que les espèces « spécialisées » en digestion enzymatique comme c'est le cas chez les reptiles carnivores. Une telle adaptation morphologique se retrouve bien chez certaines espèces de chéloniens. Par exemple, chez *Kinixys spekii*, une tortue terrestre omnivore (et donc à spécialisation plutôt enzymatique), on observe un ratio « longueur du gros intestin sur longueur de l'intestin grêle » de seulement 0,31 ± 0,06 (n = 4) pour un ratio de 1,8 (n = 7) chez *Gopherus agassizii,* une espèce herbivore stricte (Bjorndal, 1989; Hailey, 1997).

Chez *Geochelone carbonaria* et *Geochelone denticulata,* le gros intestin est de longueur semblable à l'intestin grêle. De même, chez *Geochelone pardalis*, ce ratio GI / IG est de 1,21 ± 0,21 (n = 4).Cette « non spécialisation » anatomique chez *Geochelone* maintiendrait selon les auteurs une certaine flexibilité d'un point de vue de la stratégie alimentaire chez un animal mangeant à l'état sauvage beaucoup de fruits (Bjorndal 1989; Hailey 1997).

On peut donc se demander ce que si ce ratio anatomique est également corrélé aux paramètres de la digestion que sont le temps de transit et la digestibilité apparente. Dans le tableau ci-dessous sont regroupées les données de diverses études sur les espèces dont le ratio de longueur gros intestin / intestin grêle a été mesuré au moins à une occasion.

Tableau 4: Rapports anatomiques et paramètres de la digestion chez différentes espèces de tortues (compilation de données)

Espèce (régime alimentaire)	Aliment proposé	Ratio GI / IG (longeur)	Temps de transit	Digestibilité apparente MS	Digestibilité apparente fibres	Source
Pseudemys nelsoni (carnivore aquatique)	*Hydrilla* (plante aquatique)	0,25	2,8	81 %	86 %	Bjorndal et Bolten, 1990*
	Spirodela (plante aquatique)	Idem	3,4	30 %	16 %	Bjorndal et Bolten, 1993*
Kinixys spekii (omnivore)	*Brassica* (plante)	0,31	4,5	77 %	83 %	Hailey, 1997
Geochelone carbonaria (frugivore / herbivore)	Lantana (plante)	1,0	9,5	38 %	37 %	Bjorndal, 1989
	Mangue (fruit)	1	6,6	69 %	40 %	Bjorndal, 1989
	Goyave (fruit)	1	2,6	36 %	7 %	Bjorndal, 1989
Geochelone denticulata (frugivore / herbivore)	Lantana (plante)	1	8,7	41 %	41 %	Bjorndal, 1989
	Mangue (fruit)	1	4,8	71 %	42 %	Bjorndal, 1989
	Goyave (fruit)	1	3,6	36 %	7 %	Bjorndal, 1989
Geochelone pardalis (herbivore)	*Brassica* (plante)	1,21	5,9	82 %	87 %	Hailey, 1997
	Lolium (fourrage)	1,21	5,9	64 %	62 %	Hailey, 1997
Gopherus agassizii (herbivore)	*Sphaeralcea* (plante)	1,8	9,55	69 %	57 %	Barboza, 1995
	Schismus (graminée)	1,8	14,22	63 %	65 %	Barboza, 1995
	Pellets pauvres en fibres	1,8	6,73	76 %	60 %	Barboza, 1995
	Pellets riche en fibres	1,8	14,77	53 %	29 %	Barboza, 1995
	Erodium (plante)	Idem	18,3	63,3 %	36,8 %	Meienberger *et al.,* 1993
	Schismus (graminée)	Idem	23,4	49,7 %	59,1 %	Meienberger *et al.,* 1993
Geochelone gigantea (herbivore)	Mélange	2,3	8,8	38 %	45 %	Hamilton *et al.,* 1982*
	Sorobolus (fourrage)	2,3	12,0	19 %	19 %	Hamilton *et et al.,* 1982*

*d'après Hailey 1997

Le temps de transit semble être, à première vue (Figure 6 : Temps de transit total et ratio), corrélé au ratio de longueur du colon et de l'intestin grêle (covariance = 0,655). Ce résultat est cependant d'interprétation hasardeuse. En effet, les mesures de vitesse de transit chez les différentes tortues ont été effectuées avec différentes plantes de propriétés et de compositions diverses et variées. Or, comme nous le verrons par la suite, la nature d'un aliment, comme sa teneur en eau ou en fibres non digestibles influence de façon majeure la motilité digestive. Cette corrélation apparente serait donc la conséquence d'une adaptation anatomique à une alimentation plus riche en fibre. Ainsi, les tortues ayant un colon proportionnellement plus développé que l'intestin grêle, et donc une cuve de fermentation bactérienne permettant la dégradation et l'utilisation des parois végétales, peuvent consommer des végétaux plus riches en fibres et plus pauvres en eau que leurs congénères.

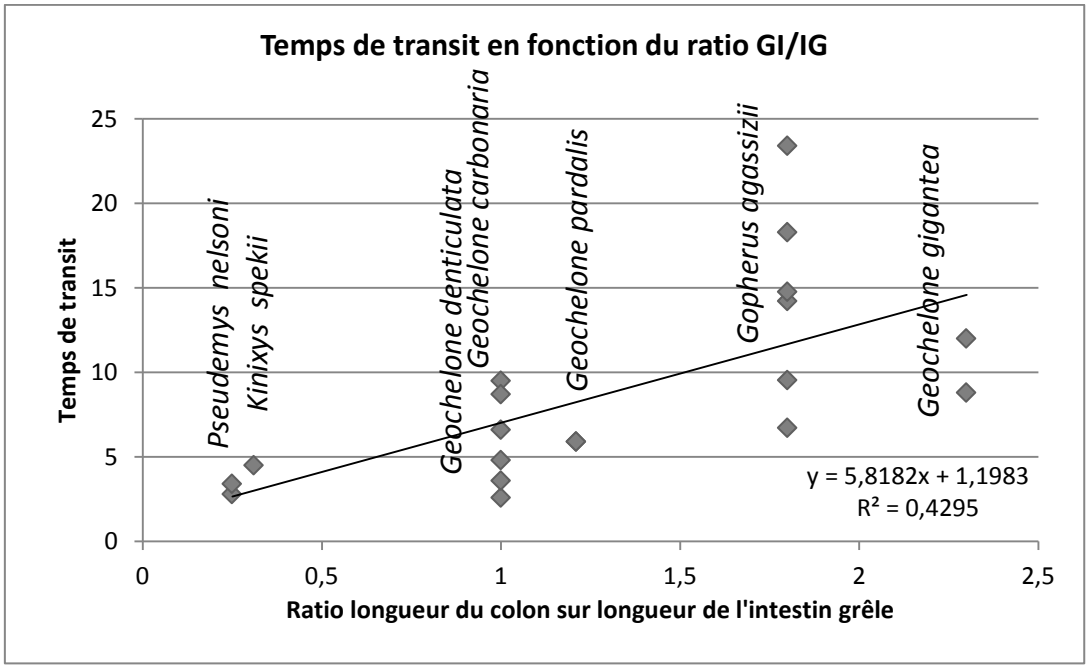

Figure 6 : Temps de transit total et ratio entre la longueur du colon et de l'intestin grêle (graphique construit d'après les données du tableau 4)

En revanche il n'y a pas de corrélation significative entre la digestibilité et le ratio anatomique mesuré. Cependant Hailey suggère une corrélation négative indirecte, les animaux avec un gros intestin plus court ne se nourrissant généralement que de végétaux riches en glucosides intracellulaires facilement digestibles (Hailey, 1997).

B. Poids et croissance

1. Evaluation de l'état corporel : les différentes approches

La pesée et la mesure sont des relevés morphométriques qui permettent de suivre dans le temps la croissance et le gain de poids d'un animal et de vérifier, en

particulier chez les chéloniens dont l'état d'embonpoint est difficile à apprécier visuellement, si la corrélation entre la taille et le poids est respectée (Schilliger, 2002).

En 1975 a été exprimée une relation graphique "poids-taille" chez *Gopherus agassizii.* Deux-cent-seize mesures sur vingt-deux individus suivis sur 5 années consécutives ont permis d'établir la relation suivante : Poids (g) = 0,000258 $L_p^{2,98}$, où L_p représente la longueur du plastron en millimètres (Medica *et al.*,1975).

Jackson fût le premier, en 1978 puis en 1980, à établir une relation graphique "poids-taille", connue sous le nom de "rapport de Jackson", chez deux espèces de tortues : *Testudo graeca* et *Testudo hermanni*. L'auteur considérait alors qu'une tortue dont le ratio "Poids (g) / Taille (mm)" était inférieur à 4 ne devait pas être placée en hibernation (taille = longueur de la carapace). Mais cet abaque s'est rapidement avéré très spécifique de ces deux espèces méditerranéennes et insuffisant pour juger de l'état de santé des tortues du genre Gopherus (Schilliger, 2002).

D'autres études morphométriques ont alors été publiées par la suite à partir de mesures effectuées sur *Geochelone sulcata* et sur les quatre espèces de Gopherus. Par exemple, une autre étude a ainsi établi une formule déduite à partir de mesures relevées sur une population de 220 *Gopherus agassizii*, prenant en compte le volume approximatif de leur carapace (Donoghue, 2006):

$$\text{Poids théorique (en grammes)} = 0{,}588 \times V(cm^3) + 388$$

Où V (volume) = L_p x l x h, et L_p, l et h, exprimées en centimètres, désignent respectivement la longueur du plastron, la largeur de la dossière et la hauteur de la carapace.

En 1996, Donoghue est parvenu, à partir de mesures effectuées sur 42 tortues de 9 espèces différentes, pesant de 214 g à 21,3 kg et dont la carapace mesurait de 9,4 à 51,4 cm, à relier les deux paramètres « poids » et « taille » par l'équation suivante, où L_p représente la longueur du plastron en centimètres(Donoghue et Langenberg, 1996) :

$$\text{Poids théorique (en grammes)} = 0{,}15 \times L_p^3$$

Cette équation a été corrigée, affinée par ce même auteur à partir de mesures (relevées comme le montre le dessin ci-dessous), effectuées sur un effectif de 76 tortues appartenant cette fois ci à 11 espèces différentes, pesant de 50 g à 34 kg et dont la carapace mesurait de 6 à 56 cm (Donoghue, 2006):

$$\text{Poids théorique (en grammes)} = 0{,}191 \times L_c^3$$

Où L_c désigne la longueur de la carapace en centimètres, mesurée depuis l'extrémité antérieure du plastron, au niveau des écailles intergulaires, jusqu'à l'extrémité de l'écaille supra-caudale.

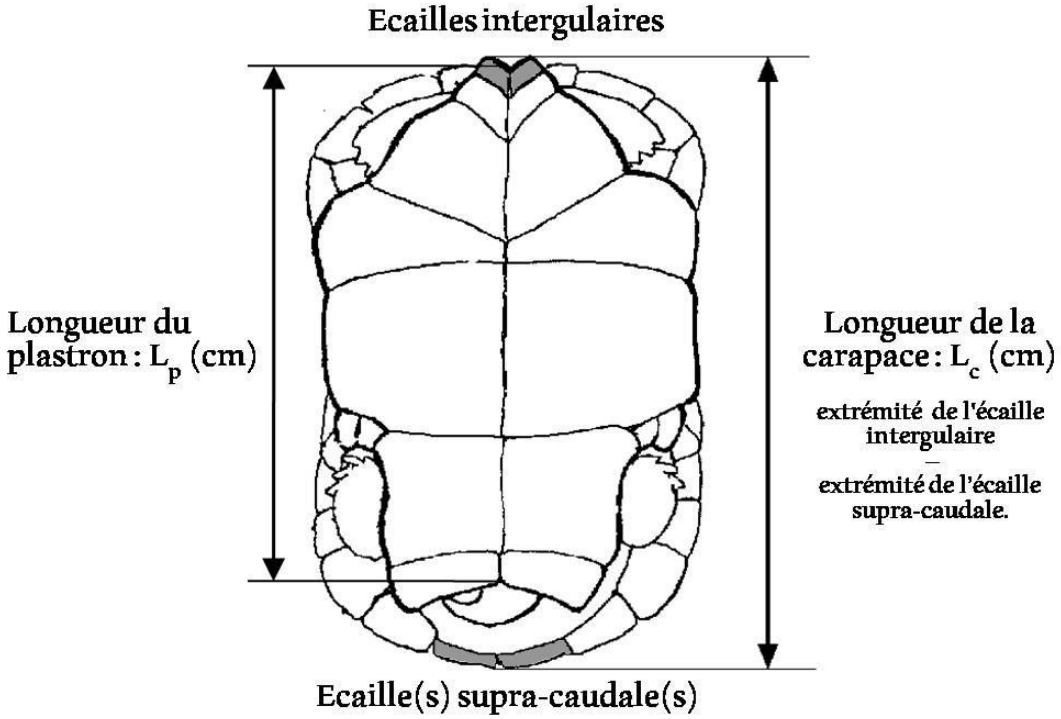

Figure 7 Mesure de la longueur de la carapace et du plastron (d'après Schilliger, 2002)

2. Modèles de croissance

Il y a deux façons d'évaluer la croissance d'un individu : en suivant la prise de poids ou bien en suivant la taille.

En 1957, Von Bertalanffy a proposé un modèle de croissance standard commun aux vertébrés et basé sur le métabolisme. En effet, la prise de poids et l'augmentation de la taille d'un individu sont avant tout un gain de matière issu de la différence entre l'anabolisme et le catabolisme (Von Bertalanffy, 1957).

Ce modèle prédit une courbe de poids suivant une sigmoïde avec un point d'inflexion situé au premier tiers du poids asymptotique tandis que la courbe de croissance en longueur suit une équation exponentielle (Von, Bertalanffy 1957). Les reptiles étant à l'instar des poissons et de la plupart des mammifères, de type métabolique I (respiration proportionnelle à la surface de l'individu), ils devraient suivre les mêmes lois de croissance que ces derniers.

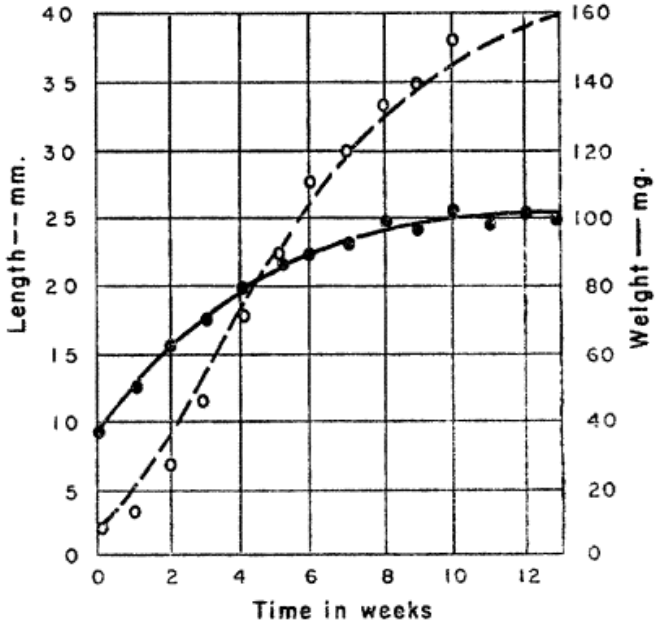

Figure 8: Model de croissance de Von Bertalanffy, appliqué à la croissance du guppy (*Lebistes reticulatus*) (d'après Von Bertalanffy, 1957)

En effet, une étude menée sur la croissance de *Gopherus polyphemus* en milieu naturel a montré sur 163 captures (87 individus) que ces tortues suivaient bien le modèle de Von Bertalanffy avec une croissance rapide des juvéniles, ralentissant avec le passage à la maturité pour arriver à une croissance lente voir nulle chez les adultes selon l'équation suivante (Aresco et Guyer, 1999) :

$$L_2=a-(a-L_1)e^{-rd}$$

Avec : L1 la longueur mesurée à la première capture (en mm)

L2 la longueur mesurée à la première capture (en mm)

d le nombre d'année entre les deux captures

a la longueur asymptomatique = 270,6 ± 11,72 chez les mâles
et 322,6 ± 24,48 chez les femelles

r le facteur de croissance = 0,067 ± 0,007 chez les mâles
et 0,052 ± 0,007 chez les femelles

Soit, si on prend en compte le fait que les tortues *Gopherus polyphemus* font 51 ± 0,5mm à l'éclosion : Longueur d'un mâle (année X) = $271 - 220\ e^{-0,07X}$

Longueur d'une femelle (année X) = $323 - 272\ e^{-0,05X}$

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

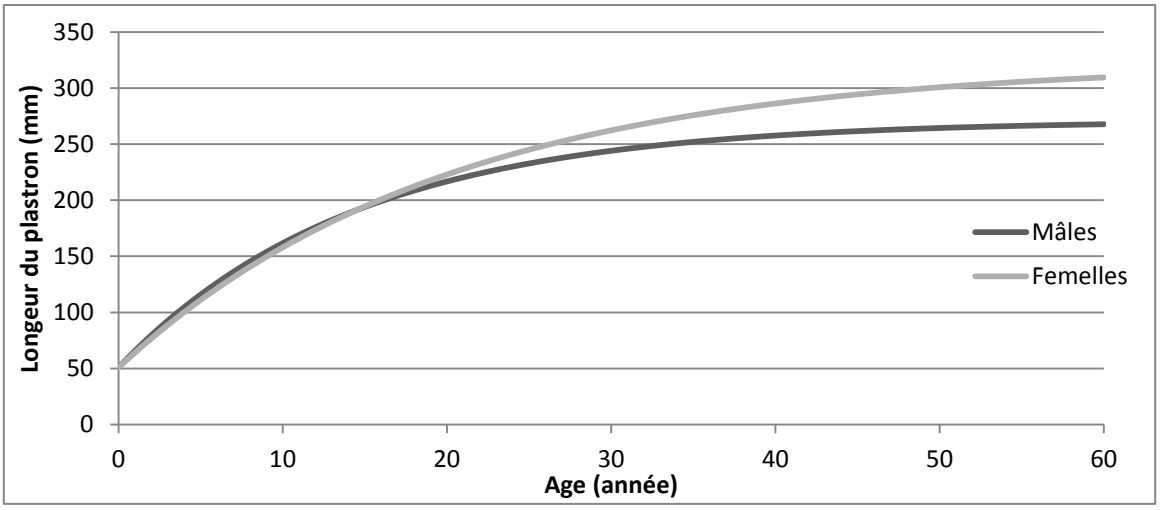

Figure 9: Courbes de croissances théoriques pour *Gopherus polyphemus* (graphique construit d'après les équations de Aresco et Guyer, 1999)

Regroupées en catégorie d'âge, ces mêmes mesures montrent une vitesse de croissance moyenne qui tend à diminuer avec l'âge (Aresco et Guyer, 1999).

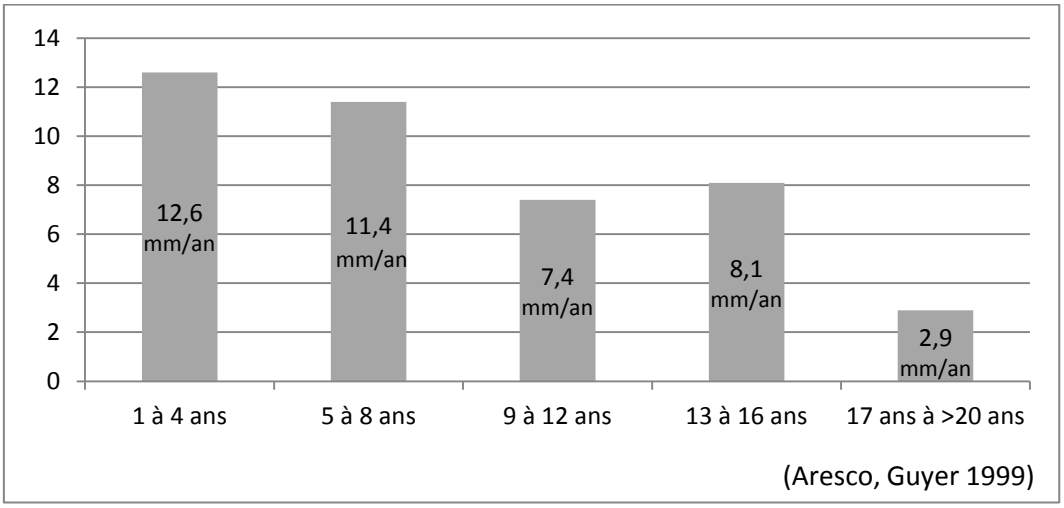

Figure 10: Vitesse de croissance moyenne mesurée par tranches d'âge pour *Gopherus polyphemus*, en mm/an (d'après Aresco et Guyer, 1999)

Cependant cette approche de la vitesse de croissance n'est pas utilisée par toutes les études. Ainsi une autre étude de terrain, cette fois sur *Gopherus agassazii* de 3,3 à 10,1 ans (n = 22) donne une croissance moyenne annuelle de la longueur du plastron de 9,1 mm (avec des croissances allant de 4,3 mm/an à 14,4 mm/an) tous âges confondus (Medica *et al.*, 1975).

En regroupant les classes d'âge pour donner une croissance moyenne, les auteurs ont négligé la diminution de la vitesse de croissance vue précédemment afin de considérer une croissance linéaire de l'éclosion (L = 40 mm) à la taille maximale (L = 200 mm) où la croissance devient quasiment négligeable.

Concernant la croissance journalière, les auteurs de cette dernière étude ne prennent en considération, dans le cas de leur étude, que 82 jours de croissance par an. En effet, parmi les tortues observées, le gain de taille de plastron annuel a essentiellement lieu au cours du printemps et du début de l'été, entre avril et juillet. La croissance ne serait donc pas constante au cours de l'année et corrélée aux conditions environnementales et à la disponibilité de l'alimentation (Medica *et al.*, 1975).

3. Dimorphisme sexuel

Les auteurs d'une étude menée sur *Testudograeca* ont noté une différence de poids entre mâles et femelles, les femelles étant en moyenne plus lourdes que les mâles avec un poids allant de 550 g à 1300 g pour les femelles, contre 360 g à 620 g chez les mâles (Lapid *et al.*, 2005).

Ceci confirme les résultats d'une étude menée sur la croissance de tortues grecques et de tortues d'Hermann élevées chez des particuliers (n = 348) qui mettent en évidence le fait qu'il existe un dimorphisme sexuel au niveau du gain de poids, les tortues femelles âgées étant en moyenne plus lourdes que les mâles. Cependant, en tout début de croissance, les mâles ont une croissance plus rapide (Ritz *et al.* 2012).

Une autre étude, menée sur des *Gopherus polyphemus* en milieu naturel à mis en évidence une taille de carapace maximale de 230 à 240 mm chez les mâles (n = 13) tandis que les femelles pouvaient dépasser les 260 mm (n = 6) (Aresco et Guyer, 1999).

4. Vitesse de croissance et alimentation

La croissance des chéloniens vivant en captivité est fréquemment évaluée comme étant plus rapide que celle de tortues de même espèce vivant à l'état sauvage. L'un des paramètres expliquant cette différence est l'alimentation qui, de par sa composition, est souvent plus concentrée en protéines ou en énergie que les végétaux que les tortues peuvent trouver dans la nature (Ritz *et al.*, 2012).

L'autre facteur expliquant cette croissance plus rapide est que les tortues en captivité n'ont pas à chercher leur nourriture. En effet, il a été observé que même une alimentation uniquement composée de végétaux, si elle est distribuée à volonté, provoque une croissance très rapide du sujet par rapport aux individus vivant dans la nature (Ritz *et al.*, 2012).

Cette augmentation de la vitesse de croissance se fait souvent au détriment de la bonne santé de l'animal et est associée à une mortalité élevée. De plus, les jeunes ayant eu une croissance rapide sont plus susceptibles de développer une maladie

rénale et présentent fréquemment des signes évidents de déformation irréversible des structures osseuses. Une croissance anormale de la carapace est sans doute le signe le plus visible d'une anomalie de la croissance, avec la formation d'angulations connues sous le nom de « tortue tobleron » (Mc Arthur *et al.*, 2004).

L'humidité, la température du milieu et la disponibilité en eau de boisson, sont autant de facteurs qui influencent la prise alimentaire et la digestion et jouent également un rôle important sur la croissance des tortues. La présence de parasitisme ou de maladies chroniques peuvent être également à l'origine d'un retard de croissance en diminuant l'absorption ou en affaiblissant l'animal (Ritz *et al.* 2012).

Une étude rétrospective menée sur des tortues de Hermann (*Testudo hermanni*) et des tortues grecques (*Testudo graeca*) vivant en captivité chez des particuliers a mis en évidence une très grande variabilité de la croissance au sein d'une même espèce. De plus, même sous un régime alimentaire semblable et avec les mêmes conditions d'entretien, des différences entre individus sont notées dans l'évolution de la prise de poids. La mesure de la longueur de la carapace serait donc plus fiable que le poids pour évaluer la croissance (Ritz *et al.* 2012). Il manque cependant dans la littérature de données sur l'évolution de la longueur de la carapace au cours de la croissance carle paramètre le plus fréquemment mesuré reste la prise de poids.

Une étude menée sur des tortues grecques (*Testudo graeca*) nourries avec une ration riche en énergie et équilibrée en acides aminés a permis une croissance mesurée de 0,11% de gain de poids par jour en moyenne (n = 28). En comparaison, des individus de la même espèce mais vivant à l'état sauvage ont un gain moyen quotidien mesuré de 0,03% du poids vif par jour (Lapid *et al.*, 2005). Ce qui parait dans les deux cas très faible si on compare ces données à celles de jeunes d'espèces homéothermes, un poussin par exemple présente un gain moyen quotidien de 15% de son poids par jour.

Il est néanmoins regrettable que cette expérience ait été menée sur des jeunes alimentés avec une ration plus riche en énergie que les aliments couramment ingérés par les tortues domestiques ou sauvages : la ration est à base de pâtée pour chats enrichie en vitamines et coupée avec de l'amidon de farine de mais afin de réduire la proportion de protéines, ce qui ne permet pas de conclure sur la vitesse de croissance de tortues élevées avec une alimentation plus appropriée.

5. Croissance et environnement

Une comparaison de la croissance de tortues gaufrées (*Gopherus polyphemus)* vivant dans différents états des USA montre une croissance plus rapide et une maturité sexuelle acquise plus précocement chez les individus vivant en Floride, un

état reconnu pour avoir un climat plus chaud que les autres Etats étudiés. En effet, en Alabama et en Géorgie les tortues s'enterrent durant la majeur partie de l'hiver et voient leur croissance fortement ralentie, voire stoppée jusqu'au redoux. Le climat serait alors un élément important pour expliquer les différences observées dans la croissance des chéloniens dans les populations sauvages (Aresco et Guyer, 1999).

Selon la même étude, le couvert végétal pourrait également influencer fortement la croissance. Une première explication à cette observation est qu'une canopée dense fait barrière contre le rayonnement lumineux, limitant en conséquence la croissance du fourrage végétal (Aresco et Guyer 1999).

C. Comportement alimentaire

1. Recherche de nourriture

Le comportement alimentaire naturel d'une tortue terrestre et le temps alloué par l'individu à la recherche et à la prise de nourriture dépendent en grande partie de son milieu de vie.

Ainsi, de nombreuses tortues herbivores qui vivent à l'état sauvage dans des milieux semi-arides ont pour comportement naturel de fourrager en parcourant de grandes distances. Une alimentation trop riche en captivité, sans effort de recherche de la part de l'animal entraine donc un surplus d'énergie à l'origine d'une croissance plus rapide potentiellement associée à des troubles de la croissance (Chitty et Raftery 2013a).

Les tortues des steppes (*Testudo horsfieldi*) vivent dans un milieu où le climat continental extrême limite la période active à environ 3 mois par an, ce qui correspond à la période où les plantes annuelles croissent et sont disponibles. Pendant l'été, chaud et sec, et l'hiver, très froid, la tortue s'enterre profondément afin d'estiver ou d'hiberner. Cependant, de façon surprenante, sur la période propice à l'activité, de 3 mois seulement par an (températures inferieures à 35°C et supérieures à 15°C), la tortue n'est active que 2 h par jour et passe moins de 15 min/jour à fourrager. Il semble d'ailleurs que cette espèce désertique ne soit pas la seule à avoir un budget « recherche de nourriture » très limité. Ainsi *Gopherus agassizii* ne passerait que 34 min/jour à fourrager durant le printemps, l'été et l'automne. Même en conditions extrêmes es tortues désertiques sont donc capables de subvenir à leurs besoins en ne se déplaçant que sur de courtes périodes du fait d'un métabolisme ralenti en période défavorable (Lagarde *et al.* 2003).

2. Sélections des plantes

Toujours sur cette même étude menée sur les tortues des steppes (*Testudo horsfieldi*), il a été remarqué que les plantes constituant l'alimentation variaient en

fonction des saisons, en fonction de leur abondance et de leur disponibilité. En revanche, les tortues des steppes ne consomment que peu d'herbe et peu de plantes pauvres en eau et en azote, bien que disponibles en quantité abondante, quand elles ont la possibilité de sélectionner des plantes plus riches en eau. Cette sélection peut être considéré comme une adaptation au milieu sec, la tortue trouvant dans ces régions la majeure partie de l'eau nécessaire à ses besoins dans la consommation de végétaux (Lagarde *et al.* 2003).

Des études ont été menées au fil des années afin de connaitre le régime alimentaire d'une tortue terrestre dans la nature. Ces données, bien qu'uniquement qualitatives donnent cependant des informations intéressantes. Ainsi, une étude de terrain sur les plantes consommées par *Testudo graeca* en Roumanie, basée sur l'observation dans la nature de plus de 500 spécimens sur une dizaine d'année a permis de noter quelques spécificité de l'alimentation de cette espèce.

Tout d'abord, les tortues observées ont une alimentation majoritairement composée de végétaux : 96,5% des prises de nourriture observées concernaient des plantes (Iftime et Iftime, 2012).

Il a été noté de plus chez ces tortues grecques une prédilection pour l'ingestion des jeunes feuilles qui sont sélectionnées en priorité. Les fleurs et/ou les inflorescences sont généralement ingérées sur les mêmes plantes que les feuilles, tandis que la consommation de fruits reste sporadique (Iftime, Iftime 2012). Il semble donc que ces tortues sélectionnent la partie des plantes à la fois la plus riche en eau et en glycosides intracellulaire, mais aussi la moins riche en fibres et la plus facile à découper.

Certaines familles de plantes sont plus fréquemment consommées. Ainsi au cours de l'étude, les plantes appartenant à la famille des Fabacées, des Poacées et des Astéracées représentaient, respectivement, de 25 à plus de 30%, 15 à 30% et 10 à 20% des végétaux dont l'ingestion au moins partielle à été observée. Les Rosacées et Lamiacées sont quand à elle moins fréquemment consommées (Iftime et Iftime, 2012).

Il est intéressant de remarquer qu'à travers cinq études différentes s'intéressant aux plantes sélectionnées par *Testudo graeca* ainsi que d'autres études sur le genre testudo dans des sites en Espagne, en Afrique du nord ou en Roumanie, les Fabacées reviennent systématiquement comme représentant une part importante des plantes constituant l'alimentation des tortues (Iftime et Iftime, 2012; Budó *et al.,* 2009; Muñoz *et al.*, 2009).

En revanche, de façon assez curieuse puisque les tortues restent des herbivores sélectifs, un certain nombre de plantes contenant des substances toxiques sont sélectionnées par celles-ci en quantité variable mais sans que la régularité de ces ingestions soit établie (Donoghue, 1998). En effet, toujours en observant le comportement alimentaire de *Testudo horsfieldi*, on constate que cette tortue ingère des plantes considérées comme toxiques chez les mammifères herbivores comme le pavot (*Papaver somniferum*), qui contient des alcaloïdes, et certaines Renonculacées, contenant des glycosides. Un tel régime a également été constaté chez d'autres Chéloniens (*Testudo graeca, Testudo hermanni* et *Eretmochelys imbricata*) et a été interprété comme une stratégie anti-helminthique (Lagarde *et al.,* 2003; Iftime et Iftime, 2012).

3. Couleur et odorat

Chez la plupart des vertébrés terrestres et notamment chez les mammifères et les reptiles terrestres, la recherche et la sélection de sources de nourriture est le résultat d'une combinaison de perceptions chimiques et visuelles (Pellitteri-Rosa *et al.* 2010).

a) Odorat

L'odorat est bien développé chez les reptiles, ce sens est permis par les cavités nasales mais également grâce à une zone sensitive de l'épithélium semblable à l'organe de Jacobson (O'Malley, 2005). Les chéloniens possèdent en effet un système olfactif et voméronasal leur permettant de percevoir un large panel d'odeur, et sont généralement attirés par les fruits et végétaux odorants (Pellitteri-Rosa *et al.*, 2010).

En effet, la discrimination chimique de substances volatiles serait une adaptation des reptiles à une vie en contact proche avec le substrat, propice à la fixation des odeurs. Ce sens permet aux individus de repérer prédateurs et éventuels partenaires sexuels, mais également les sources de nourritures. Dans le cas des reptiles herbivores, ce système olfactif permet la détection de plantes odorantes ou de fleurs à distance.

Dans la plupart des cas, avant de goûter à un nouvel aliment, les tortues ont tendance à rester immobiles devant la nourriture présentée ce qui pourrait représenter le temps nécessaire à une reconnaissance olfactive de ces aliments.

b) Vision

La vision est très développée chez les Chéloniens et basée sur une vision chromatique permettant de distinguer clairement des images (O'Malley, 2005). Cette perception des formes et des couleurs est liée à la présence sur la rétine de bâtonnets et de cônes contenant divers pigments. Il a été démontré que *Trachemys*

dorbignii, une tortue aquatique, possédait quatre types de cône, avec une sensibilité maximale pour le spectre ultraviolet (Pellitteri-Rosa *et al.*, 2010).

Chez les Reptiles, on suppose que la vision joue un rôle plus important que l'odorat pour la recherche des aliments. Cette hypothèse est fondé sur l'observation d'espèces prédatrices, comme certains serpents, geckos ou les espèces dotées d'un système de camouflage qui basent leur stratégie alimentaire sur l'embuscade au détriment de la recherche active d'informations chimiques (Pellitteri-Rosa *et al.* 2010). Chez les chéloniens, les choix alimentaires semblent également influencés en grande partie par les couleurs des aliments, les tons rouges, oranges et jaunes étant les plus attractifs (Donoghue, Langenberg 1996).

Une étude a cherché à mettre en évidence les critères sensoriels de sélection de la nourriture chez *Testudo hermanii* adultes (n = 40). Pour cela 5 couleurs ont été testées (rouge, jaune, violet, bleu et blanc) sous forme neutre (disques colorés) ou odorantes (fleurs) afin de voir quelles couleurs déclenchaient un comportement d'alimentation. La première conclusion de cette étude est que les supports colorés artificiels représentent un stimulus équivalent aux supports naturels, les tortues étant dans ce cas attirées préférentiellement vers les couleurs rouges et jaune, préférentiellement à la couleur violette qui elle-même était préférée aux disques colorés en bleu ou en blanc les observations de terrain (Pellitteri-Rosa *et al.* 2010). Ceci suggère de plus que la couleur seule, même en l'absence d'odeur, est suffisante pour attirer l'animal vers un aliment.

En présence des fleurs, ce sont les fleurs jaunes qui sont majoritairement préférées par les tortues. Le rejet de la couleur rouge dans cette seconde partie de l'expérience peut être expliqué par le fait que le coquelicot (*Papaver rhoeas*), une plante riche en alcaloïdes, ait été choisi pour représenter cette couleur, ce qui laisse penser que l'odeur intervient dans le processus de sélection. Les substances volatiles peuvent en effet informer l'animal sur un certain nombre d'informations concernant la plante, comme la présence d'éléments toxiques ou de nutriments recherchés (Pellitteri-Rosa *et al.* 2010).

Selon les auteurs de cette étude, la préférence nette des tortues pour les fleurs de couleur jaune reflète une recherche active de ces animaux pour des aliments riches en caroténoïdes. En effet,les plantes herbacées à fleurs jaunes sont connues pour présenter les plus haut taux de caroténoïdes que l'on puisse trouver dans l'environnement des tortues(Pellitteri-Rosa *et al.* 2010). On peut se demander si dans le même ordre d'idée, l'attirance naturelle des tortues pour la couleur rouge ne serait pas le reflet d'une attirance pour la viande.

En effet, des tortues herbivores sont parfois observées dans la nature à présenter un comportement de charognard. Elles se nourrissent parfois de carcasses d'animaux morts ou débris laissés par de grands prédateurs (Iftime, Iftime 2012). Ces ajouts de protéines animales à l'alimentation sont minimes et occasionnels mais permettent certainement un apport intéressant en acides aminés essentiels.

4. Ingestion de corps étrangers minéraux

L'ingestion de terre, de sable, de pierre ou de fragments d'os est fréquemment observée en captivité et a également été documentée chez des individus à l'état sauvage. La raison de ce pica est inconnue à ce jour. Selon certains auteurs, la lithophagie serait dans certains cas purement comportementale mais, dans d'autres cas, une composante physiologique entrerait en jeu. En effet, la vitellogénèse semble être associée à une plus grande propension à l'ingestion de matériaux blancs comme des gravillons ou des morceaux d'os, ce qui coïnciderait avec une demande métabolique accrue en calcium(Mc Arthur *et al.*, 2004; Walde *et al.* 2007).

D'autres enfin avancent l'hypothèse selon laquelle ce picage serait une adaptation comportementale aidant au contrôle du pH digestif, permettant d'éliminer certaines toxines végétales, limitant l'infestation parasitaire ou bien encore participant à l'entretien du bec corné (Mc Arthur *et al.*, 2004).

5. Abreuvement

Les espèces terrestres ont tendance à utiliser l'eau contenue dans les aliments pour subvenir à leurs besoins. En captivité, il est néanmoins important de leur fournir un bac où elles puissent avoir la possibilité de boire ou de prendre un bain. Les chéloniens boivent en immergeant une partie ou la totalité de leur tête dans l'eau et en aspirant l'eau à l'aide de leur gorge, ce bac doit donc être suffisamment profond pour permettre cette immersion (Chitty et Raftery, 2013b).

Il est couramment écrit de nombreuses espèces de tortues peuvent absorber également de l'eau par leur cloaque. Cependant, ce fait n'a pour le moment été démontré scientifiquement que chez certaines espèces aquatiques (Chitty et Raftery 2013b).

Rapport-Gratuit.com

II. Caractéristiques de la digestion chez la tortue

A. Appétence et satiété

Le premier facteur limitant pour établir la ration d'un animal est de savoir quelles quantités d'aliment celui-ci peut effectivement ingérer.

Une fois déterminés les besoins de l'animal et avant de chercher les éléments à lui apporter, il faut avoir identifié les facteurs physiques et/ou biologiques qui peuvent limiter l'ingestion des aliments.

Deux modèles s'opposent ici en ce qui concerne la régulation de l'ingestion. Cette régulation est soit principalement physique (comme chez les ruminants), soit à prédominance chimique (comme chez les monogastriques non herbivores). Par exemple, chez le chien ou le chat, le calcul des quantités ingérées est avant tout basé sur la couverture des besoins énergétiques tandis que, chez les herbivores domestiques, ce calcul est basé sur la saturation de la capacité d'ingestion.

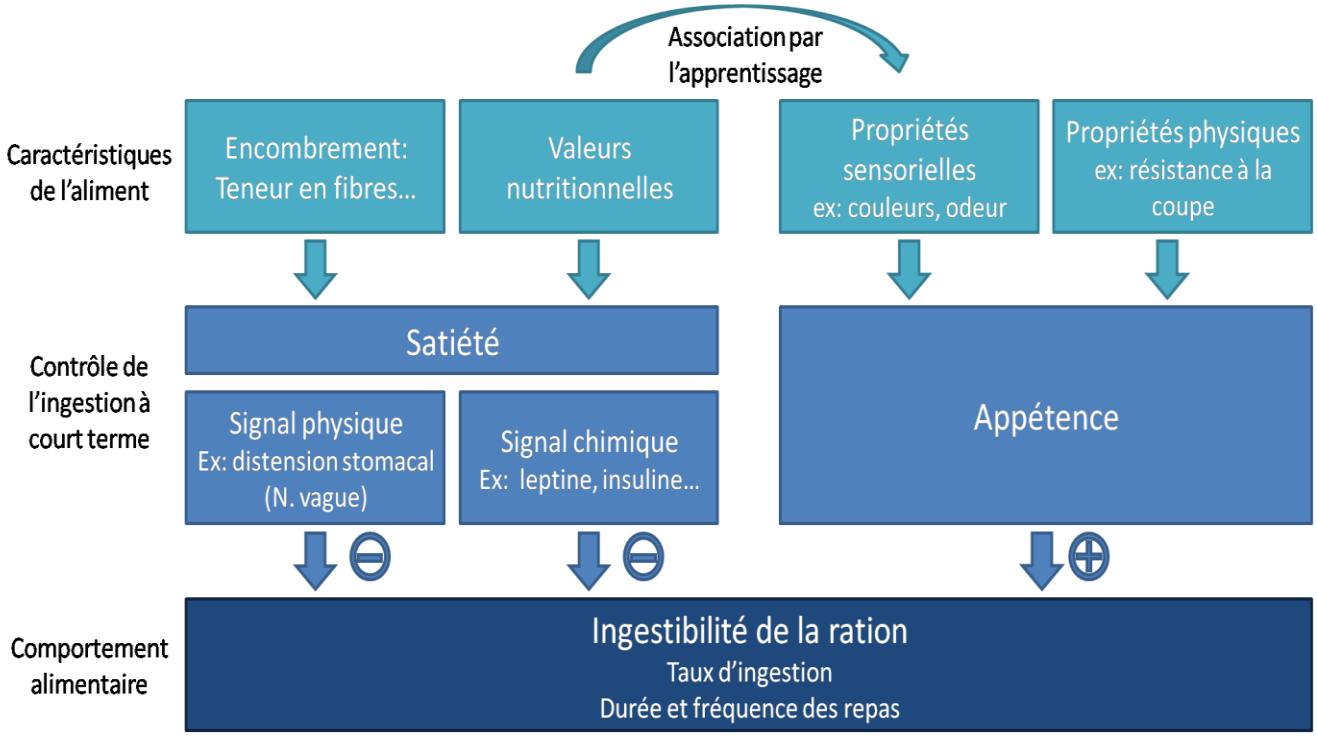

Figure 11: Régulation de l'ingestion chez les herbivores domestiques (schéma construit d'après Baumont *et al.* 2000)

Les facteurs influençant les quantités ingérées ont été bien étudiés chez les ruminants domestiques qui peuvent servir de modèle pour les tortues herbivores

(figure 11). La régulation de l'ingestion est régulée à court terme par des rétrocontrôles liés à la régulation homéostatique de l'organisme, dans lesquels les paramètres de l'aliment jouent un rôle important. Au cours d'un repas, chez les ruminants, il a été noté que la vitesse d'ingestion était maximale en début de repas, puis diminuait de façon continue jusqu'à arriver à satiété. La vitesse d'ingestion initiale représente l'appétence et la motivation de l'animal tandis que la décélération est fonction des processus de satiété (Baumont *et al.* 2000) comme:

- la distension stomacale par des mécanorécepteurs présents dans la paroi stomacale
- l'augmentation des produits de la fermentation : augmentation de la concentration en acides gras volatils, baisse du pH, augmentation de la pression osmotique
- l'arrivée de nutriments et leur action sur des chémorécepteurs au niveau du tractus digestif ou du foie

A plus long terme, ce sont les besoins nutritionnels et l'état des réserves corporelles qui entrent en ligne de compte (Baumont *et al.* 2000).

Les sens participent également à la régulation de l'ingestion. En effet, le système limbique permet à l'animal d'associer le goût aux effets d'un aliment après l'avoir ingéré tandis que le système cognitif associe l'odeur et l'aspect de l'aliment à son goût. Ces stimuli doivent être régulièrement renforcés et, périodiquement, les animaux réévaluent les bénéfices nutritionnels respectifs des aliments qu'ils ont à leur disposition (Baumont *et al.* 2000). Un tel processus d'apprentissage pourrait expliquer que les tortues herbivores soient plus fortement attirées par les fleurs de couleurs jaunes que par les autres couleurs, ayant associée cette couleur a un apport de caroténoïdes plus important (cf I.C.3. p. 41).

Il a été clairement établi pour les ruminants que l'apprentissage permettait aux ruminants d'acquérir certaines aversions alimentaires, notamment en ce qui concerne les plantes toxiques (Baumont *et al.* 2000). En revanche, un changement d'aspect ou d'odeur (plante coupée) peut entrainer l'ingestion d'une plante jusque-là évitée.

De manière générale, les mammifères ruminants ont tendance à sélectionner les aliments les plus riches en énergie, cependant d'autres facteurs rentrent en compte comme la facilité de mastication, les besoins nutritionnels ou l'expérience propre à l'individu. Le sens du toucher peu également influencer l'appétence d'un aliment en fonction de la taille des particules, de la résistance à la section de la plante ou tout simplement de sa teneur en matière sèche (Baumont *et al.* 2000).

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

L'ingestibilité d'un aliment correspond à la quantité maximale qu'un animal ingère lorsque l'aliment est disponible *ad-libitum*. Cette ingestibilité dépend de l'effet de cet aliment sur la satiété et de son appétence (Baumont *et al.* 2000).

De nombreuses études menées sur les mammifères herbivores mettent en évidence une relation assez étroite entre capacité d'ingestion, digestibilité et temps de passage. Ainsi, une ration moins digeste aura un temps de passage plus long ce qui limite la capacité d'ingestion, et par un effet d'encombrement volumique qui augmente la sensation de satiété. Un transit plus lent induit le même résultat (Theodorou et France, 2000).

B. Capacité d'ingestion

De façon générale, plus un animal est grand, plus sa capacité d'ingestion augmente de par l'augmentation de taille de ses organes. De nombreuses études mesurant l'ingestion spontanée et quotidienne d'aliments par les tortues ont permis d'établir une relation logarithmique entre le poids de l'animal et les quantités d'aliment ingérées (tableau 5).

Tableau 5: Relation entre le poids et l'ingestion de matière sèche (compilation de données)

Espèces étudiées	Matière sèche ingéré quotidiennement *(kg MS)*	Sources
Tortues du désert (*Gopherus agassizii*)	A x PV $^{0.71}$ A = fonction (plante ingérée)	Meienberger *et al.* 1993a
Tortues d'Aldabra (*Dipsochelys dussumieri*)	A x PV $^{(IC95\% \ 0.77 \text{ à } 0.81)}$	Hamilton *et al.* 1982*
Compilation de différentes études (toutes données confondues)	($IC_{95\%}$ 0.003-0.004) 0.003 x $PV^{0.87 \ (IC95\% \ 0.76\text{-}0.97)}$	Franz *et al.* 2011
Compilation des moyennes de différentes espèces	($IC_{95\%}$ 0.004-0.006) 0.005 x $PV^{0.76 \ (IC95\% \ 0.64\text{-}0.88)}$	Franz *et al.* 2011

*d'après Franz *et al.* 2011

Pour la suite, la formule issue de la compilation de données de la littérature et de mesures expérimentales sur des tortues terrestres de diverses espèces (Franz *et al.* 2011) sera retenue pour modéliser la capacité d'ingestion :

$$Quantité\ ingérée\ (en\ kg\ MS/j) = 0{,}003 * PV^{0.87}$$, PV, le poids vif en kg

1. Appétit maximal

L'appétit maximal est la capacité d'ingestion maximale en un unique repas après une période de jeûne. Une étude expérimentale sur l'appétit maximal d'une espèce chélonienne a été effectuée en 1981 par Hadjichristophorou sur des tortues marines.

L'expérience, menée sur des tortues vertes (*Chelonia mydas*) (n = 12), avait pour objectif de déterminer la quantité maximale d'aliment ingérée au cours d'un même repas composé de croquettes, très riches en protéines animales, très riches en énergie brute (4,22 à 5 kcal/g MB) et à faible teneur en fibre à 25°C après une période de jeûne de 108h.

$$Quantité\ maximale\ ingérée = \frac{1}{39.6} * PV^{\ 0.961}$$

La formule ci-dessus donne la relation mesurée (aliment ingéré et poids en grammes) (Hadjichristophorou et Grove, 1983).Cela nous donne une capacité d'ingestion maximale d'environ 2,5% du poids de l'animal en un seul repas.

Dans cette expérience, l'appétit maximal des tortues revient 60 à 72 heures après ce repas. Cet appétit maximal correspondrait au moment où le niveau de nutriments circulant dans sang commence à diminuer sans que l'absorption intestinale permette un apport suffisant. Ceci se produirait à 80-95% de la vidange gastrique d'après un suivi radiographique utilisant un produit de contraste (Hadjichristophorou et Grove, 1983).

Après ces 72h, paradoxalement, une baisse de l'appétit est notée par l'auteur. Cette baisse relative d'appétit serait due à une mobilisation des réserves via des régulations homéostatiques grâce à l'action par exemple d'hormones hyperglycémiantes telles que le glucagon ou les glucocorticoïdes (Hadjichristophorou et Grove, 1983).

Certains auteurs recommandent de nourrir les adultes trois fois par semaine, c'est à dire toutes les 56 heures (Gross *et al.* 2010; Mader, 2006). Compte tenu des résultats énoncés ci-dessus, on comprend qu'une telle fréquence permet de nourrir les animaux au moment où leur appétit est maximal et ainsi, d'un point de vue hygiénique, de limiter les refus qui peuvent être problématique en aquariophilie. Cependant, le bénéfice de telles pratiques reste encore à démontrer, chez des tortues terrestres herbivores.

2. Facteurs limitant l'ingestion

Dans la nature, alors que la température augmente et que les plantes deviennent plus sèches, les tortues du désert *(Gopherus agassizii*) cessent de s'alimenter. De même, les années d'extrême sécheresse, au cours du printemps, alors que très peu de plantes annuelles hivernales sont disponibles, les tortues de milieu désertique diminuent leur ingestion d'aliment jusqu'à 85% de moins qu'en situation « normale ». En revanche, les tortues du désert qui peuvent de réhydrater en buvant l'eau des pluies (abondantes en été) voient leur consommation de graminées quadrupler par

rapport à des tortues mangeant les mêmes plantes mais sans accès à un point d'eau (Hazard *et al.*, 2009).

Il semble donc que l'appétit des tortues soit très fortement influencé par l'état d'hydratation de l'animal. Ainsi, le stress osmotique subi par les tortues du désert au cours de la période sèche limite l'ingestion de plantes desséchées car leur digestion provoque une perte d'eau accrue (cf paragraphe II.D.1.).

3. Facteurs de variation de la capacité d'ingestion

a) Propriétés physicochimiques de la ration alimentaire

Une première expérience (A), menée en 1993 sur des tortues du désert (*Gopherus agassizii*), a mis en évidence une différence significative entre la capacité d'ingestion d'une ration alimentaire composée soit de plantes feuillues riche en eau (plants complets de bec de grue, *Erodium cicutarium*) soit de foin de plantes herbacées (*Schismus barbatus*) distribuées sans eau (Meienberger *et al.*, 1993a). L'auteur a mesuré dans son étude la matière sèche ingérée en fonction du poids de la sur une période correspondant au temps d'apparition dans les selles d'un marqueur coloré ingéré au début de la mesure. Afin de pouvoir comparer le résultat avec ceux obtenus dans d'autres études, cette valeur a été divisée par le temps moyen de transit (respectivement 17,7 et 23,4 jours pour les deux plantes) calculé à partir des données fournies dans l'étude.

Une autre étude (B), menée sur la même espèce de tortue, mais avec cette fois quatre plantes différentes *(Achnactherum hyménoides* et *Schismus barbatus* comme plantes sèches et *Malacothrix glabrata* ainsi que *Erodium circutarium* comme plantes plus riche en eau) est arrivée aux mêmes conclusions (Hazard *et al.*, 2009). Une dernière étude (C), avec des plantes présentes dans le milieu naturel, a démontré la même chose bien que, dans ce cas, la température exterieur n'aie pas été la même entre les deux tests séries de ration (Nagy *et al.*, 1998).

Plante feuillue :

$DMI(E.cicutarium) = 2{,}70 * PV^{0.707}(kg) g/j$ θ ∈ [17.3°C, 29°C] (A)

$DMI(M.galbrata) = 4.05 * PV(kg)\ g/j$ θ∈ [27,7°C, 31,9°C] (B)

$DMI(E.cicutarium) = 5.22 * PV(kg)\ g/j$ θ∈ [27,7°C, 31,9°C] (B)

$DMI(M.galbrata) = 1.43 * PV^{0,46}(g)\ g/j$ θ∈ [15,0°C, 28,0°C] (C)

Graminée sèche :

$DMI(S.barbatus) = 0{,}67 * PV^{0.707}(kg) g/j$ θ ∈ [17.3°C, 29°C] (A)

$DMI(A.hyménoides) = 1.65\ * PV(kg)\ g/j$ θ∈ [27,7°C, 31,9°C] (B)

$DMI(S.barbatus) = 1.43 * PV(kg)\ g/j$ θ∈ [27,7°C, 31,9°C] (B)

$DMI(A.hyménoides) = 0.044 * PV^{0,83}(g)\ g/j$ θ∈ [19,0°C, 37,0°C] (C)

Dans toutes ces expériences, la quantité de matière sèche ingérée avec une alimentation basée sur des plantes pauvres en eau (MS > 75 %MB) et riches en fibres (NDF : 50 à 72 %MS) et 2 à 3 moindre qu'avec des plantes moins riches en fibres (NDF : 20 à 35 %MS) et plus riches en eau (MS < 30 %MB).

(1) Teneur en eau et en fibres

Il ressort de ces différentes études que la nature de la ration alimentaire joue un rôle prépondérant sur la quantité de matière sèche ingérée. Une première explication à cette observation est l'influence de la ration sur la motricité gastro-intestinale. En effet une ration plus digeste et plus riche en eau entraine une accélération de la vitesse de transit digestif, ce qui a pour conséquence une vidange gastro-intestinale plus précoce qu'avec une ration plus sèche (McMaster, Downs 2008; Lawrence, Jackson 1982; Meienberger *et al.* 1993a).

(2) Encombrement

Une autre explication à cette différence entre les quantités ingérées, outre la modification de la vitesse du transit, pourrait être l'encombrement plus important provoqué par l'aliment sec. En effet, en tassant à égale pression les deux aliments dans un cylindre de plastique mimant le tube digestif, les auteurs constatent que le même tube peut contenir deux fois plus de plantes d'*Erodium cicutarium* (en poids de matière sèche) que de foin de *Schismus barbatus* et, ceci, même après un bain censé simuler l'hydratation du bol alimentaire dans le système digestif (Meienberger *et al.* 1993a). Cependant, ce modèle néglige a priori l'influence de la mastication, certes imparfaite chez les tortues, mais qui peut modifier l'encombrement réel d'une plante plus ligneuse.

(3) Teneur en potassium

Une dernière différence entre *Schismus barbatus* et *Erodium cicutarium* est le rapport azote sur potassium qui est plus élevé (1,64) chez *E.* cicutarium que chez *S. barbatus* (1,26) (Perry S. Barboza, 1995).

Une série d'études menées sur *Gopherus agassizii* entre 1994 et 1996 a permis de démontrer que lorsqu'on propose différentes matières premières, les tortues sélectionnent en priorité les aliments leur permettant d'ingérer un repas pauvre en potassium. Cette sélection est peut-être liée au ratio N / K des différentes plantes. En effet, lorsqu'elle est nourrie avec une seule source d'aliment, l'ingestion d'une tortue du désert est négativement corrélée à la concentration de la plante en potassium. Cette corrélation est plus marquée sur les plantes à la fois riches en potassium et pauvres en azote (Oftedal et Allen, 1996).

b) La présence d'œufs

La présence d'œufs dans l'oviducte de la tortue provoque une diminution de la matière sèche ingérée. Plus encore, le nombre d'œufs présents dans l'oviducte aurait un effet significatif sur sa capacité d'ingestion. Meienberger propose de prendre en compte cet effet en ajoutant un terme correctif à l'équation prédisant la quantité d'aliment ingérée avec:

$$Matière\ sèche\ ingérée = \frac{\alpha_{aliment} * PV^{0.707}}{nombre\ d'œufs^{0.072}},\ \text{à}\ \theta \in [17.3°C, 29°C]$$

En prenant $\alpha_{aliment} = 10^{1,44 \pm 0,24}$ en fonction du type d'aliment, le poids vif en kg et la matière sèche ingérée en grammes

La question se pose cependant de savoir si cette baisse de la quantité de matière sèche ingérée est liée à une diminution de l'appétit, par effet masse due à l'augmentation de volume de la grappe ovarienne et à la présence d'œufs dans l'oviducte, ou bien si elle serait due à une diminution de la vitesse du transit digestif. Dans tous les cas, de cette observation découle l'intérêt d'éviter la distribution de fourrage sec seul, chez les femelles en période de reproduction (Meienberger *et al.*, 1993a).

C. Transit digestif

La physiologie digestive des tortues est relativement peu étudiée par rapport aux autres grandes fonctions des Chéloniens. La plupart des raisonnements appliqués pour le développement de rations alimentaires chez les animaux de production (ruminants, porcs, volailles) ou les carnivores domestiques (chiens, chats), peuvent être appliqués chez les Reptiles. Cependant, il existe chez ces derniers d'importants facteurs de variation qui conditionnent l'activité métabolique et qu'il faut impérativement prendre en compte.

Les Chéloniens ont la capacité de tolérer des déséquilibres en énergie, en eau ou en minéraux, ce qui leur permet de faire face à la fluctuation des ressources au cours de l'année. Ainsi, les tortues désertiques, dans la nature, font face chaque année aussi bien à la saison sèche qu'à la saison des pluies (Mc Master et Downs, 2008; Peterson, 1996). Cette adaptation extrême passe essentiellement par des modifications de la motricité digestive de l'animal.

La durée totale du transit digestif est dix fois plus longue chez un Reptile que chez un Mammifère, ce qui est à mettre en relation avec la différence de leur métabolisme de base. Cette durée de transit dépend de nombreux facteurs comme le poids de l'animal, la température de son environnement, la fréquence des prises de nourriture

ainsi que de la composition de son alimentation, notamment en fibres et en eau (Franz *et al.,* 2011; McMaster et Downs, 2008).

Chez les Reptiles, le temps de transit est le reflet de la motricité gastro-intestinale, qui dépend elle-même de l'état général, de l'alimentation et de la température corporelle. En effet, le péristaltisme gastrique et intestinal facilite le transport du bol alimentaire à travers le tractus digestif, mélange les aliments avec les enzymes digestives, participe à la digestion mécanique des particules alimentaires et permet l'élimination des résidus par la défécation.

1. Péristaltisme

Chez *Chelydra serpentina*, une tortue aquatique carnivore, les contractions intestinales se font par séries qui durent 5 à 6 h et sont séparées par plusieurs heures de repos. Les contractions gastriques débutent au niveau du cardia jusqu'au pylore à des intervalles de 20 à 30 secondes (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Cette dynamique particulière pourrait remettre en question le résultat des études sur la vitesse de transit par l'administration de produit de contraste s'il s'avérait que les tortues herbivores fonctionnaient selon le même modèle (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Les contractions de l'intestin grêle ont lieu régulièrement à environ 45 secondes d'intervalle. Le gros intestin présente deux types de péristaltisme. Le premier concerne des ondes de contraction à faible vitesse (0,15 à 0,5 mm/secondes) du *caecum* à la fin du *coprodeum*, généralement suivies de la défécation. Le second type est un antipéristaltisme se propageant à partir du *coprodeum* sur 2 à 3 cm toutes les 18-25 secondes, ce qui permet un mouvement de l'urine du *coprodeum* vers la partie distale du colon où l'eau et certains sels minéraux sont réabsorbés (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Une étude menée en 1993 sur des tortues du désert (*Gopherus agassizii*) a posé comme hypothèse que le contenu digestif était mû par des ondes péristaltiques en réponse à la prise alimentaire. En l'absence d'alimentation, le péristaltisme serait donc absent et une prise alimentaire réduite induirait un plus long temps de transit, améliorant de ce fait la digestibilité du bol alimentaire en augmentant le temps d'exposition au processus digestif (Meienberger *et al.*, 1993a).

2. Transit et température

Ces contractions se font sous influx vagal et sont inhibées par l'administration de parasympatholytiques (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Cependant, ce processus est également dépendant de la température. Il a été montré que des stimulations vagales effectuées à des températures inférieures à

10°C ne provoquaient qu'une faible réponse des muscles intestinaux (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Meyer (1998) a montré une augmentation du temps de transit avec une diminution de la température en contrôlant par radiographie le temps de transit total à l'aide d'un produit de contraste à différentes températures dans une population de *Testudo hermanni*. Alors que le temps de transit de 2,6 heures (entre 1,5-4 h) à 30,6°C, il passe à 6,6 heures (3-8 h) à 21,5°C et à 17,3 heures (8-24 h) à 15,2°C (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Les variations de température auxquelles sont soumises certaines tortues détenues en extérieur dans une région au climat plus froid que leur région d'origine peuvent entrainer des problèmes digestifs, tels que du tympanisme ou de la constipation, provoqués par la diminution de la motricité digestive. Lorsque les températures descendent en deçà d'un seuil critique, la putréfaction du bol alimentaire prédomine sur le processus de digestion (Mc Arthur *et al.*, 2004).

D'ailleurs, il est recommandé chez les tortues hibernant de leur imposer une période de jeûne de 3 à 4 semaines avant l'entrée en hibernation. Au cours de cette période, la température doit être graduellement diminuée afin d'éviter une perte de poids trop importante, ce qui va faire passer la température corporelle d'environ 26°C à 13°C. De plus, les tortues doivent être fréquemment baignées afin de favoriser l'hydratation et stimuler la défécation (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Cette diminution de la vitesse de transit associée à une température inappropriée est assortie de modifications au niveau de la digestion et de l'absorption des aliments. En effet, le métabolisme des tortues est optimal quand elles sont maintenues à leur température moyenne préférentielle (température qui varie d'une espèce à l'autre en fonction des origines de cette dernière), ce qui ce traduit par une sécrétion d'enzymes digestives et de suc gastrique maximale (Jacobson 2007).

Si la température est plus élevée que cette température idéale, la production gastrique d'acide chlorhydrique est diminuée, donc, même si la quantité de pepsinogène sécrétée reste constante, le pH intestinal n'est plus optimal l'activité enzymatique ce qui pénalise la digestion.

Fox (1961) a démontré de plus que le transport des monosaccharides, à travers la muqueuse intestinale, était maximal à 20°C, et extrêmement réduit à haute (37°C) ou basse (2°C) température. Ainsi, la perméabilité membranaire des cellules de la muqueuse digestive est modifiée avec la température, modifiant l'absorption de glucose et des acides aminés. Riddle (1909) a aussi montré que les taux

d'absorption des nutriments variaient avec les saisons, en fonction de la température (Mc Arthur *et al.*, 2004).

Pour la plupart des espèces, aucune digestion n'est possible en dessous de 7°C, et une digestion très lente est réalisable entre 10°C et 15°C (Mc Arthur *et al.*, 2004; Jacobson 2007).

3. Transit et alimentation

Il a été rapporté que les paramètres digestifs tels que la prise de nourriture, le temps de transit intestinal, l'absorption et l'excrétion de l'eau présentent de très fortes variations en fonction du régime alimentaire de l'animal (McMaster et Downs, 2008).

Certaines études ont mesuré le temps moyen de vidange gastrique ou le temps de transit total avec divers régimes alimentaires. Ainsi, une étude sur les tortues vertes (*Chelonia mydas*) avec l'administration d'un colorant dans la ration alimentaire montre que le temps de transit total est de 110 ± 11 h (temps entre la prise alimentaire jusqu'à satiété et l'arrêt d'émission de selles colorées). Dans la même étude, le temps de vidange gastrique estimé par transit baryté a été de 72 h avec un aliment constitué de croquettes pour poisson d'élevage, dans un environnement à 25°C (Hadjichristophorou et Grove, 1983).

Une comparaison entre deux régimes différents sur des tortues léopards (*Stigmochelys pardalis*) montre qu'il existe une nette différence entre un régime pauvre en eau mais riche en fibres (luzerne) et un régime plus riche en eau et pauvre en fibres (tomates) bien que d'énergie brute équivalent. Avec une ration de luzerne, le temps de transit minimal (apparition des premières fèces) a été de 3 à 5,5 jours (avec une moyenne de 4.25 ± 0,5 jours), mais il faut attendre 8,75 jours en moyenne pour que 50% des selles soient émises. En revanche, avec une ration de tomates , le temps de transit minimal a été de 1,19 ± 0.31 jours en moyenne, avec seulement 2.25 ± 0.3 jours pour que 50% des selles soient évacuées (Mc Master et Downs 2008).

Sur un groupe de tortues grecques (*Testudo graeca*), maintenues à une température constante de 28°C et nourries uniquement avec de la laitue, le temps de transit total observé par l'utilisation de marqueurs colorés, a été de 3 à 8 jours (avec une moyenne de 6,5 jours), tandis que les mêmes tortues nourries avec de l'herbe et du laiteron des champs ainsi qu'avec de la pâtée pour chien déshydratée (ration moins riche en eau) ont eu un temps de transit augmenté de 16 à 28 jours (avec une moyenne de 23 jours) (Lawrence et Jackson, 1982)

Une autre étude, menée sur des tortues des Galápagos (*Chelonoidis nigra*), avec des individus de grande taille (100 cm de longueur en moyenne) nourris avec des

espèces herbacées locales, a présenté un temps de rétention moyen de 12 jours avec des valeurs allant de 6 à 28 jours (Sadeghayobi *et al.* 2011).

D'autres études se sont intéressées à l'influence de l'alimentation sur la durée du transit et montrent que la durée du transit digestif est inversement proportionnelle à la taille des particules alimentaires (Tableau 6 : Temps de transit (en jours) de différentes espèces de tortues en fonction de la teneur en eau et en fibre des aliments.

Tableau 6 : Temps de transit (en jours) de différentes espèces de tortues en fonction de la teneur en eau et en fibre des aliments (% NDF) (compilation de données)

Aliment	% NDF	%Eau	n	Marqueur	Temps d'apparition du marqueur	Temps d'appartition du pic d'excrétion	Temps moyen de rétention
Gopherus agassizii (Barboza, 1995a)							
Schismus barbatus	64,6	48,1	8	Grandes particules		14,9 ± 2,4 j	14,2 ± 1,8 j
				Fines particules		5,2 ± 1,4 j	9,6 ± 1,1 j
				Fluides		4,8 ± 1,8 j	6,8 ± 0,8 j
Aliment industriel riche en fibres	48,4	3,9	4	Grandes particules		12,7 ± 5,6 j	14,8 ± 4,8 j
				Fines particules		9,7 ± 3,7 j	13,2 ± 3,1 j
				Fluides		6,9 ± 3,6 j	7,8 ± 3,8 j
Sphaeralcea ambigua	29,1	71,8	8	Particules (grandes)		9,6 ± 1,5 j	9,5 ± 1,3 j
Aliment industriel pauvre en fibres	18,1	5,7	2	Particules (grandes)		5,3 ± 0,01 j	6,7 ± 0,2 j
Gopherus agassizii (Meienberger *et al.*, 1993b)							
Schismus barbatus	72,4	6,6	20	Particules	21,8 j		
Erodium circutarium	25,7	75,4	19	Particules	17,8 j		
Geochelone pardalis (McMaster et Downs, 2008)							
Medicago sativa (luzerne)	19,36	12,22	9	Fleurs et tige	4,25 ± 0,5 j		8,75 j
Solanum lycopersicum (tomate)	9,55	95,48	9	Peau et graines	1,19 ± 0,31 j		2,25 ± 0,3 j

L'observation de ce phénomène permet de mieux comprendre comment l'efficacité digestive des tortues peut être similaire à l'efficacité digestive des mammifères. En effet, les tortues, comme la plupart des reptiles herbivores, ont de faibles possibilités pour réduire la taille des particules alimentaires car elles ne peuvent pas mastiquer leurs aliments. Or, la vitesse de dégradation des glucides pariétaux par la flore microbienne est proportionnelle à la taille des particules. Mais, en conservant plus longtemps les grosses particules en contact avec la flore bactérienne, les tortues compensent le défaut de mastication et optimisent la digestibilité de ces fragments (Bjorndal *et al.*, 1990; Barboza, 1995a).

Cette faible vitesse de transit permettrait également de conserver un système de fermentation active, même en l'absence de structures anatomiques, comme des plis au niveau du colon, permettant de retenir la faune et la flore digestive et de brasser le contenu colique (Barboza, 1995a).

Dans toutes les études, on retrouve le même mécanisme : une ration riche en eau et très digeste (plantes succulentes, légumes, fruits…) entraine une augmentation de la vitesse de transit digestif (à l'origine d'une diminution du temps de transit) et par, conséquent, provoque une augmentation de l'ingestion. *A contrario*, une ration sèche (foin, plantes de milieu semi-aride) entraine une augmentation du temps de transit et donc une diminution de l'ingestion, ce qui a pour avantage de limiter la quantité d'eau corporelle dépensée pour réhydrater le bol alimentaire, tout en optimisant la digestibilité de la ration (McMaster et Downs, 2008; Meienberger *et al.*, 1993a; Barboza, 1995a)

4. Transit et poids corporel

La durée du transit est proportionnelle au poids de l'animal, les animaux avec une masse corporelle plus importante ayant un temps de rétention du bol alimentaire proportionnellement plus important.

Une étude a montré que le temps moyen de rétention est de 131 x (Poids Vif) $^{0.17}$ (en heures) chez des tortues de poids et d'espèces différentes (n=28 sur 5 espèces différents) (Franz *et al.* 2011).Cependant, dans cette même étude, les tortues ont été nourries à volonté avec un mélange de laitue et de foin d'herbe et les auteurs ont constaté que les animaux les plus lourds consommaient une part de foin journalière plus importante. Ce serait donc l'alimentation et non le poids de l'animal qui aurait une action directe sur la motricité digestive.

5. Mécanique des flux digestifs

Une étude menée sur *Gopherus agassizii* avec différents types de marqueurs de différentes tailles tend à prouver que le flux digestif est variable en fonction de la

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

taille des particules. En effet, les auteurs constatent une séparation des particules marquées en fonction de leur taille ainsi qu'une durée d'excrétion variable (Meienberger *et al.*, 1993a; Barboza, 1995a).

Le pattern d'excrétion des marqueurs des particules larges (environ 2mm de diamètre), retrouvés dans les fèces de façon relativement regroupée correspond à un flux laminaire (Meienberger *et al.*, 1993a; Barboza, 1995a). Ces particules de grande taille sont retenues plus longtemps que les fines particules ou que les fluides (Barboza, 1995a).

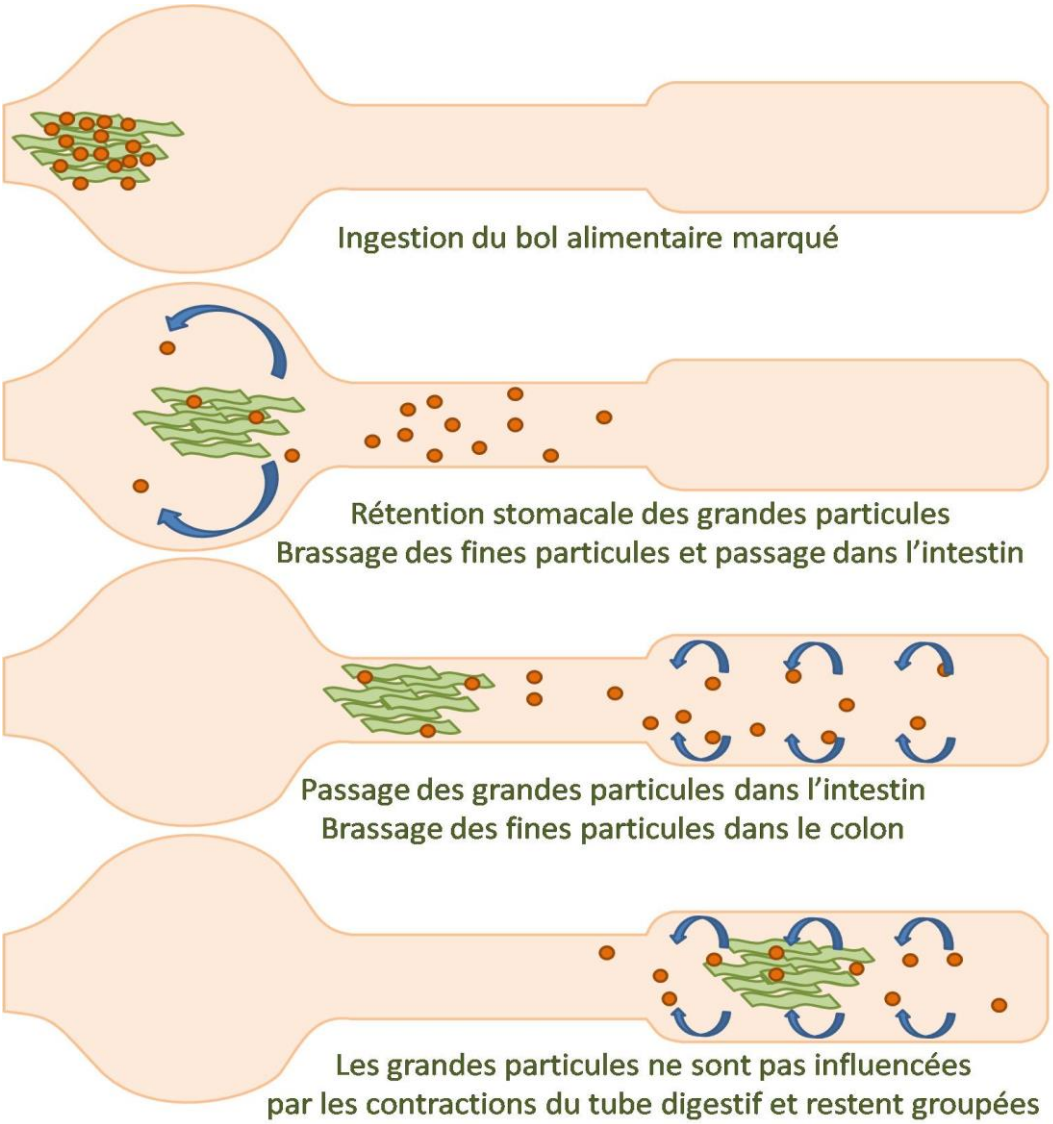

Figure 12 : Comportement des différentes particules en fonction de leur taille (schéma construit d'après Meienberger *et al.* 1993a; Barboza, 1995a)

Le fait que la durée d'excrétion des fines particules et des fluides marqués soit plus longue suggère que le contenu digestif n'est pas homogène le long du tube digestif. Des vagues antipéristaltiques intermittentes au niveau du colon (figure 12), ayant pour fonction probable de retenir le bol alimentaire, formeraient des mouvements de

circonvolution touchant les fines particules et les fluides sans véritable impact sur les particules plus larges (Barboza, 1995a).

Cet anti péristaltisme permet aux tortues de s'adapter aux différents types d'aliments en ajustant la vitesse de transit en fonction de la digestibilité, de la taille des fibres ou de la teneur en eau des végétaux ingérés (Bjorndal 1989).

Un avantage évolutif relatif à ce flux particulier, illustré ci-dessous, pourrait être la rétention plus longue des grandes particules dans le colon où la flore bactérienne peut fermenter les fibres. Tandis que le brassage des fluides et des fines particules permettrait une répartition homogène de l'eau et des nutriments, créant ainsi un milieu favorable à flore bactérienne.

D. Digestibilité

1. Coût hydrique de la digestion

Une étude menée sur des tortues du désert (*Gopherus agassizii*) nourries selon deux régimes différents, l'un à base de plantes succulentes riches en eau (75% de la matière brute) et l'autre à base de foin pauvre en eau (7% de la matière brute) n'a mis en évidence aucune différence quant à la teneur en eau des selles (66% dans les deux cas). Cela signifie qu'une alimentation sèche, outre le fait de ne pas apporter d'eau à l'animal, occasionne des dépenses en eau corporelle afin d'hydrater le contenu digestif. Ici, cette perte a été évaluée à 1 gramme d'eau par gramme de matière sèche ingérée (0,93 g/g MB) alors qu'avec une ration composée de plantes succulentes, les pertes fécales en eau ne représentent que 25% de l'apport en eau fourni par l'alimentation (Meienberger *et al.* 1993a).

Une étude menée sur la même espèce de tortues avec des plantes sèches : *Schismus barbatus* (humidité : 6,6%) ou *Achnatherum hymenoides* (humidité : 23,7%), sans accès à un point d'eau, est arrivée aux mêmes conclusions avec un apport en eau apparent négatif. Dans ce cas, le déficit en eau a été estimé à 0,93 et 0,91 gramme d'eau par gramme d'aliment frais ingéré respectivement (Nagy *et al.*, 1998).

Le suivi des valeurs biochimiques sanguines avant et après la période d'expérimentation, a montré une augmentation de la pression osmotique de 80 mOsm et une concentration plasmatique en potassium multipliée par un facteur trois, chez des tortues nourries avec *Achnatherum* pendant environ deux mois (Nagy *et al.*, 1998). Ces modifications biochimiques sont les signes d'une forte déshydratation.

2. Sources d'énergie et digestibilité

a) Source d'énergie

Donoghue et Langenberg ont proposé de répartir l'énergie métabolisable fournie par la digestion des carbohydrates, des lipides ou des protéines chez la tortue, selon le tableau suivant (Tableau 7 : Part recommandée des glucides, protéines et lipides pour fournir l'énergie métabolisable (d'après Donoghue et Langenberg, 1996). Cette répartition a été estimée à partir de données recueillies sur les habitudes alimentaires de plusieurs espèces dans leur habitat naturel, de la morphologie digestive de ces espèces ainsi quedes données disponibles sur la physiologie des reptiles herbivores (Donoghue et Langenberg, 1996).

Tableau 7 : Part recommandée des glucides, protéines et lipides pour fournir l'énergie métabolisable (d'après Donoghue et Langenberg, 1996)

Nutriment	% du Besoin Energétique
Carbohydrates	55 à 75 %
Protéines	15 à 30 %
Lipides	<10 %

Ces différentes sources sont utilisées par l'organisme et fournissent plus ou moins d'énergie en fonction de leur nature (Tableau 8 : Energie métabolisable des différents constituants de la ration chez la tortue (d'après Donoghue, Langenberg, 1996). Il est à noter que la fermentation des fibres dans le gros intestin des Reptiles herbivores produit des acides gras à courte chaine qui forment une source à part entière d'énergie métabolisable (Gross *et al.* 2010).

Chez certaines espèces, comme *Gopherus agassizii* qui, en été, se nourrit de fourrages riches en fibres, la fermentation des fibres est une source majeure d'énergie. L'énergie fournie par la métabolisation d'acides gras volatils issus de la fermentation des parois cellulaires au niveau du colon représente 15 à 47% de la couverture des besoins énergétiques(Barboza, 1995b).

Afin d'estimer la distribution de l'énergie métabolisable d'un aliment, Donoghue propose le tableau suivant (tableau 8).

Tableau 8 : Energie métabolisable des différents constituants de la ration chez la tortue (d'après Donoghue, Langenberg, 1996)

Nutriment	Energie disponible	
	kcal/g	kJ/g
Carbohydrates	3,5	14,6
Protéines	3,5	14,6
Lipides	8,5	35,6
Fibres	2	8,4

Ces valeurs, identiques à celles que l'on trouve chez les Carnivores domestiques (à l'exception de l'apport énergétique lié à la fermentation des fibres), représentent certainement une extrapolation aux reptiles d'études effectuées sur ces mammifères monogastriques.

Chez les carnivores domestiques, cette énergie métabolisable est déterminée par la différence entre l'énergie brute ingérée et l'énergie non absorbée (pertes fécales) ou directement éliminée dans les urines ou sous forme de gaz. Ainsi, les valeurs présentées dans le Tableau 8 : Energie métabolisable des différents constituants de la ration chez la tortue (d'après Donoghue, Langenberg, 1996) sont calculées à partir de l'énergie brute en estimant la digestibilité apparente des protéines à 80%, 90% pour les matières grasses et 84% pour les carbohydrates (Gross *et al.* 2010). On peut donc se demander si l'énergie métabolisable d'un végétal, à la fois riche en fibres et très pauvre en lipide, calculée avec les coefficients du Tableau 8 : Energie métabolisable des différents constituants de la ration chez la tortue (d'après Donoghue, Langenberg, 1996)8 est bien conforme à la réalité physiologique chez les chéloniens.

Pour répondre à cette question, il faudrait connaitre la digestibilité apparente effective des glucides, des protéines, des graisses d'un aliment « standard », chez les tortues terrestres herbivores

b) Digestibilité apparente de l'énergie

La digestibilité apparente d'un nutriment correspond au ratio « aliment apparemment absorbé sur aliment ingéré », soit :

$$\text{Digestibilité apparente d'un nutriment} = \frac{\text{nutriment ingéré} - \text{nutriment excrété dans les selles}}{\text{nutriment ingéré}}$$

Les différentes expériences disponibles dans la littérature et mesurant l'énergie digestible chez les tortues, ont été résumés sur le tableau suivant (tableau 9).

Tableau 9 : Digestibilité apparente l'énergie de différents aliments chez *Gopherus agassizii* (compilation de données)

Plante (période de récolte)	Teneur en eau (%)	Energie disponible (kJ/g MS)	Digestibilité de l'énergie (kJ $_{absorbés}$ / kJ $_{disponibles}$)	Energie absorbable (kJ $_{absorbés}$ / g MS $_{ingérés}$)	Energie absorbable (kJ $_{absorbés}$ / g MB $_{ingérés}$)	Source
Schismus barbatus (été)		17,4	45 %	7,7		(Hazard *et al.*, 2009)
Achnactherum hyménoides (été)	23,7	16,8	46,3 %	7,78	5,94	(Nagy *et al.*, 1998)
Achnactherum hyménoides (été)		17,2	48 %	8,3		(Hazard *et al.*, 2009)
Schismus barbatus (été)	6,6	17,1	48,3 %	8,26	7,71	(Meienberger *et al.* 1993b)
Malacothrix glabrata (printemps)		16,6	57 %	9,4		(Hazard *et al.*, 2009)
Schismus barbatus (printemps)	48,1	17,9	59,1 %	10,6		(Barboza, 1995b)
Erodium circutarium (printemps)	75,4	17,2	68,8 %	10,9	2,68	(Meienberger *et al.* 1993b)
Erodium circutarium (printemps)		17,5	69 %	12,1		(Hazard *et al.*, 2009)
Malacothrix glabrata (printemps)	82,9	15,6	72,6 %	11,4	1,94	(Nagy *et al.*, 1998)
Sphaeralcea ambigua	71,8		73,4 %			(Barboza, 1995b)

On constate que, si la densité énergétique des plantes testées lors de ces essais est relativement constante (17 kJ/kg MS en moyenne dans les plantes testées), la digestibilité de l'énergie semble corrélée à la teneur en eau des végétaux distribués.

En reprenant ces données, on peut construire la figure suivante (figure 13) :

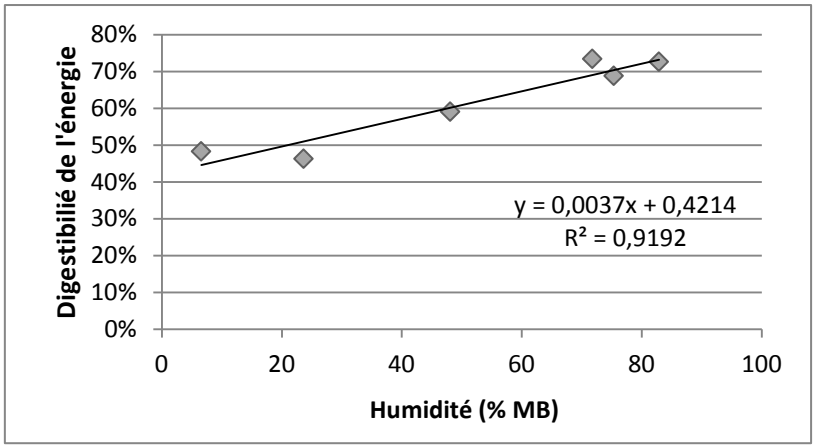

Figure 13: Digestibilité de l'énergie en fonction de l'humidité (graphique construit à partir du tableau 9)

On remarque de plus que pour des végétaux ayant une humidité de 80 à 90%, la digestibilité de l'énergie présente dans la plante semble être de l'ordre de 70 à 80% ce qui pourrait justifier l'utilisation des coefficients proposées par Donoghue dans le Tableau 8 : Energie métabolisable des différents constituants de la ration chez la tortue (d'après Donoghue, Langenberg, 1996).

En revanche pour des aliments plus secs, la digestibilité apparente de l'énergie semble être bien inférieure. Le calcul de l'énergie métabolisable de ce type d'aliment à l'aide de ces mêmes coefficients conduirait à une surestimation importante de l'énergie réelle des aliments.

3. Digestibilité de la matière azotée

De nombreuses études (tableau 10) menées notamment sur les tortues du désert (*Gopherus agassizii*) ont mis en évidence que le bilan azoté est négatif chez des sujets nourris exclusivement avec du foin de *Schismus barbatus* ou de *Achnatherum hymenoides*) (Hazard *et al.*, 2009; Barboza, 1995b; Meienberger *et al.* 1993a).

Dans l'une de ces études, cette perte en matière azotée est d'ailleurs associée à une perte de poids significative (en moyenne entre 0,044% du poids vif perdu par jour) (Hazard *et al.*, 2009).

Cependant, le fait que ce type de végétaux, consommés à l'état sauvage par les tortues du désert, entraine de telles pertes de matière azotée, pourrait être imputé à la période de l'année où ces plantes sont consommées. En effet dans leur milieu de vie, les tortues du désert vont préférer manger au printemps les plantes feuillues aux poacées et ne se tourneront vers les poacées qu'au cours de l'été, quand les plantes

plus appétentes auront disparu et qu'il ne restera que de l'herbe sèche (Hazard *et al.*, 2009).

La digestibilité de ces mêmes poacées, lorsqu'elles sont ingérée au printemps, est bien meilleure et permet un apport en azote non négligeable (Hazard *et al.*, 2009).

Tableau 10: Digestibilité apparente de l'azote contenu dans différents végétaux chez *Gopherus agassizii* (compilation de données)

Plante (période de récolte)	Teneur en eau (%)	Azote disponible (mg/g MS)	Digestibilité (mg $_{absorbé}$ / mg $_{disponible}$)	Azote absorbable (mg $_{absorbé}$ / g MS $_{ingéré}$)	Azote absorbable (mg $_{absorbé}$ / g MB $_{ingéré}$)	Source
Achnactherum hyménoides (été)		6,5	- 23 %	- 1,7		(Hazard *et al.*, 2009)
Achnactherum hyménoides (été)	23,7	8,7	7,2 %	0,3	0,23	(Nagy *et al.*, 1998)
Schismus barbatus (été)		8,6	- 83 %	- 7,1		(Hazard *et al.*, 2009)
Schismus barbatus (été)	6,6	8,0	- 6,9 %	- 0,55	- 0,56	(Meienberger *et al.* 1993b)
Schismus barbatus (printemps)	48,1	17,2	53,6 %	10,2		(Barboza, 1995b)
Malacothrix glabrata (printemps)		29,3	67 %	19,9		(Hazard *et al.*, 2009)
Malacothrix glabrata (printemps)	82,9	26,9	79 %	21,3	3,64	(Nagy *et al.*, 1998)
Erodium circutarium (printemps)		42,2	73 %	30,8		(Hazard *et al.*, 2009)
Erodium circutarium (printemps)	75,4	25	72,4 %	18,1	4,45	(Meienberger *et al.* 1993b)
Sphaeralcea ambigua	71,8		80,7 %			(Barboza, 1995b)

Les auteurs supposent cependant que ce déficit en azote dû à l'ingestion d'herbage en été est suffisamment faible par rapport aux réserves faites au cours du printemps pour que cette prise alimentaire reste intéressante en tant qu'apport en énergie (Hazard *et al.*, 2009). Les tortues du désert en milieu naturel équilibreraient donc leur bilan nutritionnel, non sur 24h, mais sur l'année entière.

On note ici que la digestibilité apparente de l'azote des végétaux les plus riches en eau est du même ordre de grandeur que celle des protéines utilisées dans l'alimentation des Carnivores domestiques (cf paragraphe II.D.2 p.57).

4. Facteurs de variation de la digestibilité de la matière brute

a) Digestibilité et teneur en fibres

Les fibres, autrement dit les composants des parois cellulaires, ne sont pas dégradables directement par l'animal, qui ne possèdent pas les enzymes capables de lyser la cellulose. Comme les autres herbivores, cette dégradation est effectuée par la flore digestive qui y trouve une source d'énergie tandis qu'une partie des produits de cette dégradation sont absorbés par leur hôte.

En plus de ce petit apport d'énergie, cette fermentation est source supposée d'autres nutriments, comme des vitamines aussi absorbées par l'hôte (Hazard *et al.*, 2009).

Cependant, la relative difficulté à digérer les fibres contenues dans la ration peut devenir un inconvénient dans le cas d'une ration trop riche en fibres (Hazard *et al.*, 2009).

Il apparait ainsi dans différentes études qu'il existe une corrélation négative entre la teneur en fibres d'une ration, c'est à dire entre les composantes des parois cellulaires (NDF) comprenant la cellulose (CB), l'hémicellulose et la lignocellulose (ADF), et la digestibilité apparente de cette même ration alimentaire (Hatt *et al.* 2005).

Dans le tableau 11, les données sur la digestibilité de diverses rations ont été compilées. Les données de ce tableau sont les moyennes présentées par les auteurs comme résultats de leurs expériences.

Rapport-Gratuit.com

Tableau 11 : Digestibilité apparente de différents aliments en fonction de leur teneur en fibres chez différentes espèces (compilation de données)

Espèce de Tortue	Aliment	Composition			Digestibilité apparente				Source
		NDF % MS	ADF % MS	CF % MS	MS	Matière organique	NDF	Cellulose brute	
Gopherus agassizii	Low fiber pellets	**18,1**			**76%**		57%		Barboza 1995
	E. circutarium	**19,2**			**70%**		42%		(Hazard *et al.*, 2009)
	E. circutarium	**25,7**			**63%**		37%		Meienberger 1993
	Foliacée indéf.	**29,1**			**69%**		54%		Barboza 1995
	M. glabrata	**36,7**			**58%**		76%		(Hazard *et al.*, 2009)
	Hight fiber pellets	**48,4**			**53%**		30%		Barboza 1995
	A. hymenoides	**49,8**			**49%**		46%		(Hazard *et al.*, 2009)
	S. barbatus	**50,1**			**50%**		52%		(Hazard *et al.*, 2009)
	Herbeindéf.	**64,6**			**63%**		67%		Barboza 1995
	S. barbatus	**72,4**			**50%**		59%		Meienberger 1993
Geochelone carbonaria	Mangue	27,4	18,1			69%	40%		Bjorndal 1989
	Feuille de lantana	48,9	37,2			38%	37%		Bjorndal 1989
	Goyave	55,8	44,6			36%	7%		Barboza 1995
Geochelone denticulate	Mangue	27,4	18,1			71%	42%		Bjorndal 1989
	Feuille de lantana	48,9	37,2			41%	41%		Bjorndal 1989
	Goyave	55,8	44,6			36%	7%		Bjorndal 1989
Geochelone Nigra	Zoo mix			6,4		96%		75%	Liesegang 2001
	Zoo mix			12,1		74%		95%	Liesegangun publ.
	Zoo mix			14,9		91%		93%	Liesegang 2001
	Zoo mix			15,3		93%		82%	Liesegang 2001
	Zoo mix			17,3		95%		82%	Liesegangun publ.
	Zoo mix		22,6	20,5	65%	67%		55%	Hatt 2005

Les données concernant la digestibilité apparente de la matière sèche ont été reportées dans le graphique suivant (figure 14) et exprimées en fonction du pourcentage de fibres (NDF %MS) que contenait la ration de départ. Les seules données collectées dans la littérature exposant clairement ces deux paramètres sont issues d'expériences menées sur *Gopherus agassizii.*

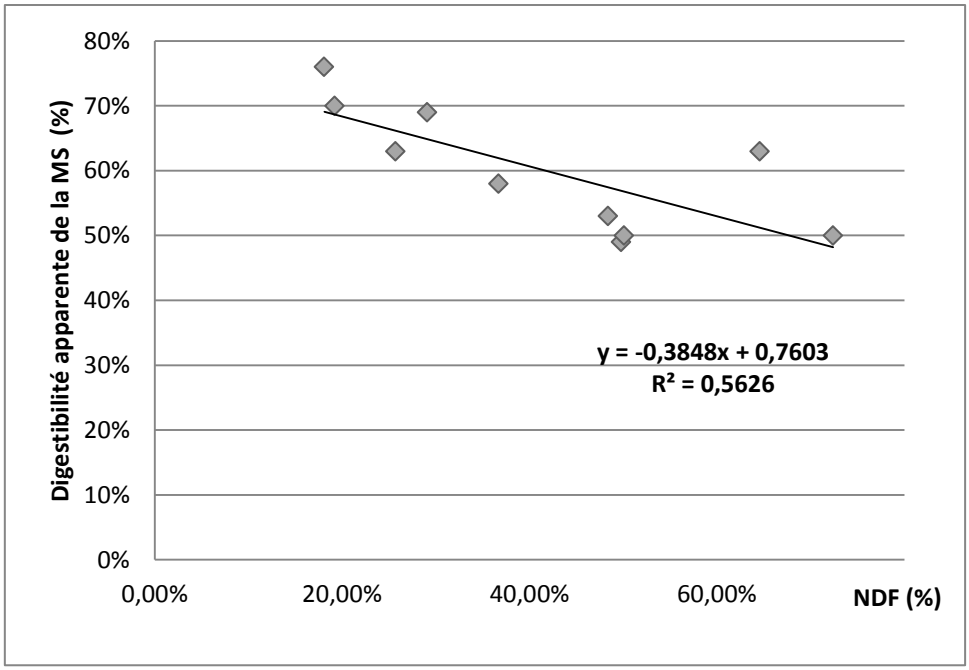

Figure 14 : Digestibilité apparente la matière sèche de différents aliments en fonction de leur teneur en fibres (graphique construit à partir du tableau 11)

En exprimant la digestibilité apparente de la matière sèche en fonction de la part de fibres présentes dans la ration dans les données précédemment collectées, on obtient la relation suivante :

$$CUD_a \text{ MS } (\%) = 76 - 0{,}38 \times \text{NDF } (\%MS) \qquad R^2 = 0{,}562$$

Ce résultat est tout a fait cohérent avec les conclusions de différents rapports (Tableau 12 : Digestibilité apparente de la matière organique exprimée en fonction de la teneur en NDF, chez différentes espèces herbivores (d'après Franz *et al.* 2011)) qui montre que la digestibilité d'une ration chez les herbivores, tant reptiles que mammifères, est négativement impactée par l'abondance des fibres (Franz *et al.* 2011).

Tableau 12 : Digestibilité apparente de la matière organique exprimée en fonction de la teneur en NDF, chez différentes espèces herbivores (d'après Franz *et al.* 2011)

Espèce	Equation
Tortues	aD MO(%) = 126 – 1,02 x NDF(%)
Iguanes verts	aD MO(%) = 96 – 1,15 x NDF(%)
Reptiles herbivores	aD MO(%) = 88 – 0,47 x NDF(%)
Rhinocéros (feuilles)	aD MO(%) = 101 – 0,98 x NDF(%)
Rhinocéros (herbe)	aD MO(%) = 81 – 0,42 x NDF(%)

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

b) Digestibilité et humidité de l'aliment

Plusieurs études ont mis en évidence que les plantes feuillues étaient plus digestibles que les graminées, chez les tortues du désert en plus d'une plus grande ingestion par les animaux (Barboza 1995; Hazard *et al.*, 2009; Nagy *et al.*, 1998) . La principale différence entre ces deux types de plante est leur teneur en eau, beaucoup plus importante dans les plantes feuillues, qui sont consommées dans la nature plutôt au printemps, que dans les graminées qui sont quant à elles consommés essentiellement au cours de l'été.

En effet, il a été remarqué que les tortues se nourrissant de *Schismus barbatus* sous forme verte et fraiche au printemps, plus riche en eau que la forme consommée en été (48,1% VS 6,6% d'humidité), étaient capables de digérer et d'assimiler plus facilement la matière sèche et l'azote (Hazard *et al.*, 2009).

La teneur en eau serait donc non seulement un facteur augmentant la capacité d'ingestion chez les tortues, mais également favorisant la digestibilité de cet aliment. En effet, en utilisant les données collectées dans le tableau regroupant la digestibilité de différentes plantes chez *Gopherus agassizii* pour exprimer la digestibilité de l'énergie présente dans les différentes plantes en fonction de la teneur en eau de ces mêmes plantes on constate qu'il semble exister une corrélation linéaire entre ces deux paramètres (figure 15)

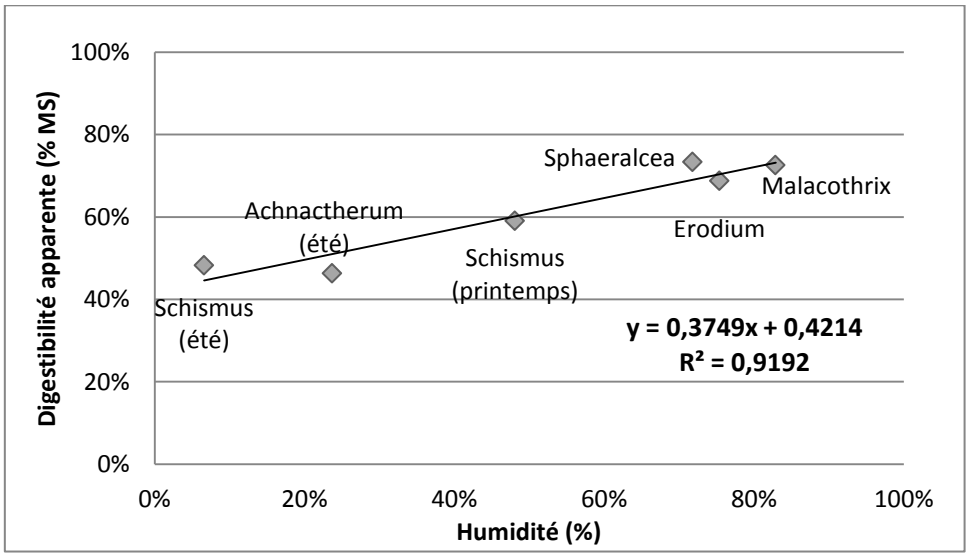

Figure 15: Digestibilité apparente de l'énergie de différentes rations en fonction de l'humidité (graphique construit à partir du tableau 9)

On remarque qu'il existe également une corrélation entre la digestibilité de l'azote et l'humidité des plantes ingérées. Si cette relation était vérifiée avec d'autres aliments

et avec d'autres espèces de Chéloniens herbivores, notamment à ceux de milieux tempérés, cela permettrait de prévoir les apports réels d'une ration alimentaire.

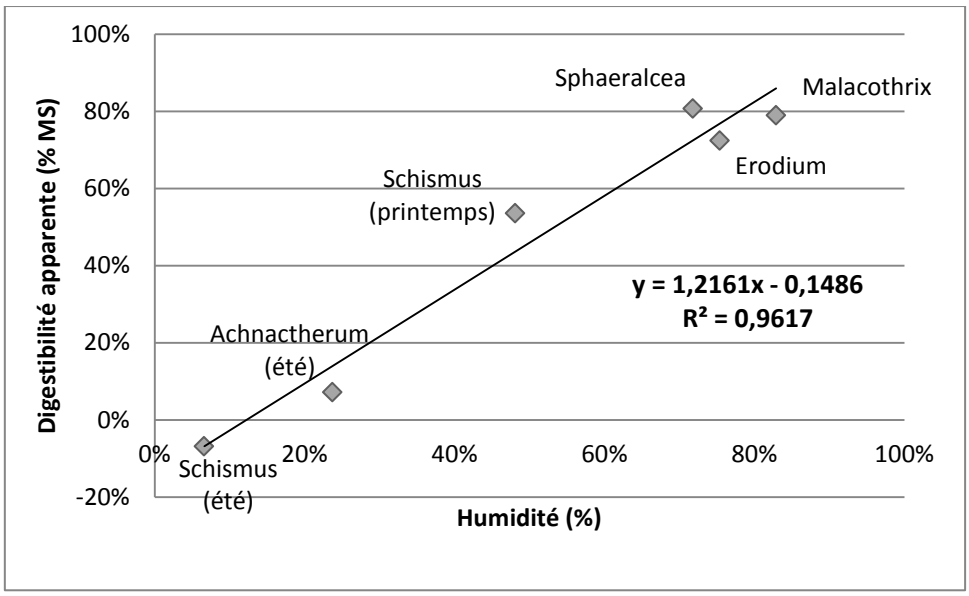

Figure 16: Digestibilité apparente de l'azote de différentes rations en fonction de l'humidité (graphique construit à partir du tableau 10)

Ce dernier résultat est d'autant plus étonnant que l'on aurait pu s'attendre au contraire. En effet, une faible teneur en eau est en premier lieu à l'origine d'un ralentissement du transit digestif chez les tortues du désert, qui a pour avantage de limiter l'ingestion et donc de limiter la quantité d'eau corporelle dépensée pour réhydrater le bol alimentaire (Barboza, 1995b ; Meienberger *et al.*, 1993b ; Mc Master et Downs, 2008). Les fragments végétaux pauvre en eau restent donc plus longtemps en contact avec la flore et les sucs digestifs, ce qui en toute logique devrait augmenter et non diminuer la digestibilité.

On voit ici l'apparition d'un biais majeur : les plantes testées les plus riches en eau sont celles qui présentent la plus faible proportion de leur masse sèche en fibres et, réciproquement, les plantes sèches sont également les plantes présentant une proportion plus importante de leur masse en composants des parois cellulaires (cf paragraphe suivant). Les plantes ayant la moins bonne digestibilité sont donc les plantes ayant à la fois une faible humidité et une teneur en fibres élevée.

Ce fait est d'autant plus marquant quand on observe la composition et la digestibilité de *Schismus barbatus* à deux stades physiologiques différents. En effet, au cours de la croissance, les propriétés physicochimiques des plantes changent, avec un développement des parois cellulaires associées à une déshydratation. Ainsi,

Schismus barbatus est bien plus digeste quand il est cueilli au printemps qu'en plein été.

Il faudrait, pour pouvoir aller plus loin, recueillir des données supplémentaires sur un plus large panel de plantes ou bien de façon plus spécifique, comparer la digestibilité d'une même plante distribuée fraiche ou après avoir été séchée.

c) Digestibilité et diversité de la ration

Il existerait chez les herbivores domestiques un avantage à privilégier une ration composée de différentes plantes. En effet, cela améliorerait la digestibilité des nutriments. Cependant, ceci ne se vérifie pas chez les tortues du désert (*Gopherus agassizii*) mangeant au printemps un mélange de plantes riche en eau. A priori, l'avantage d'une ration diversifiée serait plutôt d'éviter des déséquilibres, notamment ioniques (Nagy *et al.*, 1998).

Cependant, cette situation ne se retrouvant normalement pas dans la nature, aucune étude à ce jour ne s'est intéressée à la digestibilité apparente d'un mélange de végétaux frais (ex : mélange de légumes) et de plantes sèches (ex : foin).

5. Digestibilité du calcium

Chez les herbivores, l'absorption du calcium et du phosphore, a lieu au niveau du *duodenum* selon des mécanismes à la fois d'absorption active et de diffusion passive. Chez la plupart des espèces, il a été noté que les tortues ayant des besoins augmentés en calcium (par exemple les jeunes) présentent une plus grande digestibilité de cet élément que des individus avec de plus faibles besoins (Liesegang *et al.* 2007; Liesegang *et al.* 2001).

Deux études menées sur des tortues géantes des Galápagos juvéniles (*Geochelone nigra*) et des tortues d'Hermann adultes (*Testudo hermanni*) ont cherché à comparer la digestibilité apparente du calcium, du phosphore et du magnésium dans différentes rations. Il ressort de cette étude qu'une augmentation de l'apport en calcium dans la ration se traduit par une augmentation de la digestibilité apparente (Liesegang, Hatt, Wanner 2007; Liesegang *et al.* 2001).

Chez la tortue d'Hermann, une ration deux fois plus concentrée en calcium (1,29 % de la MS de la ration par rapport à 0,64 % de la MS) augmente la digestibilité de 57 ± 5 % à 79 ± 6 %, soit une augmentation significative de la digestibilité de 22 % ($p < 0,05$) (Liesegang, Hatt, Wanner 2007).

L'absorption du calcium chez les Chéloniens serait donc plus proche de celle du lapin et du cheval que de celle des autres espèces. En effet chez ces deux mammifères, l'élimination calcique par le tractus digestif ne joue qu'un faible rôle. Le

calcium est absorbé essentiellement par diffusion avant d'être éliminé par le rein en cas d'apport excédentaire, en majorité sous forme de complexes d'oxalates ou d'urates de calcium (Liesegang *et al.*, 2007; Liesegang *et al.,* 2001).

Aussi, il est théoriquement nécessaire lors de l'adjonction de calcium à une ration de prendre en compte le risque existant de formation de concrétions calciques au niveau du rein ou de la vessie (Liesegang *et al.*, 2007; Liesegang *et al.* 2001).

Ces informations sont en contradiction avec les postulats de certains auteurs pour qui l'absorption du calcium est essentiellement sous contrôle hormonal chez la tortue. Si c'était le cas, la digestibilité apparente devrait donc être moindre chez une tortue nourrie avec une ration riche en calcium que chez une tortue alimentée uniquement avec des aliments pauvres en en calcium ce qui n'est pas le cas dans les études de Liesegang.

a) Homéostasie phosphocalcique

Chez les reptiles, l'absorption du calcium est fonction du type de calcium, de la teneur en phosphore dans l'alimentation, de l'état du tractus digestif ainsi que de la concentration plasmatique des différentes hormones agissant sur l'absorption, l'élimination et la fixation du calcium (figure 17). Comme chez les Mammifères, il est possible que le magnésium joue un rôle dans la régulation du calcium (Klaphake 2010)

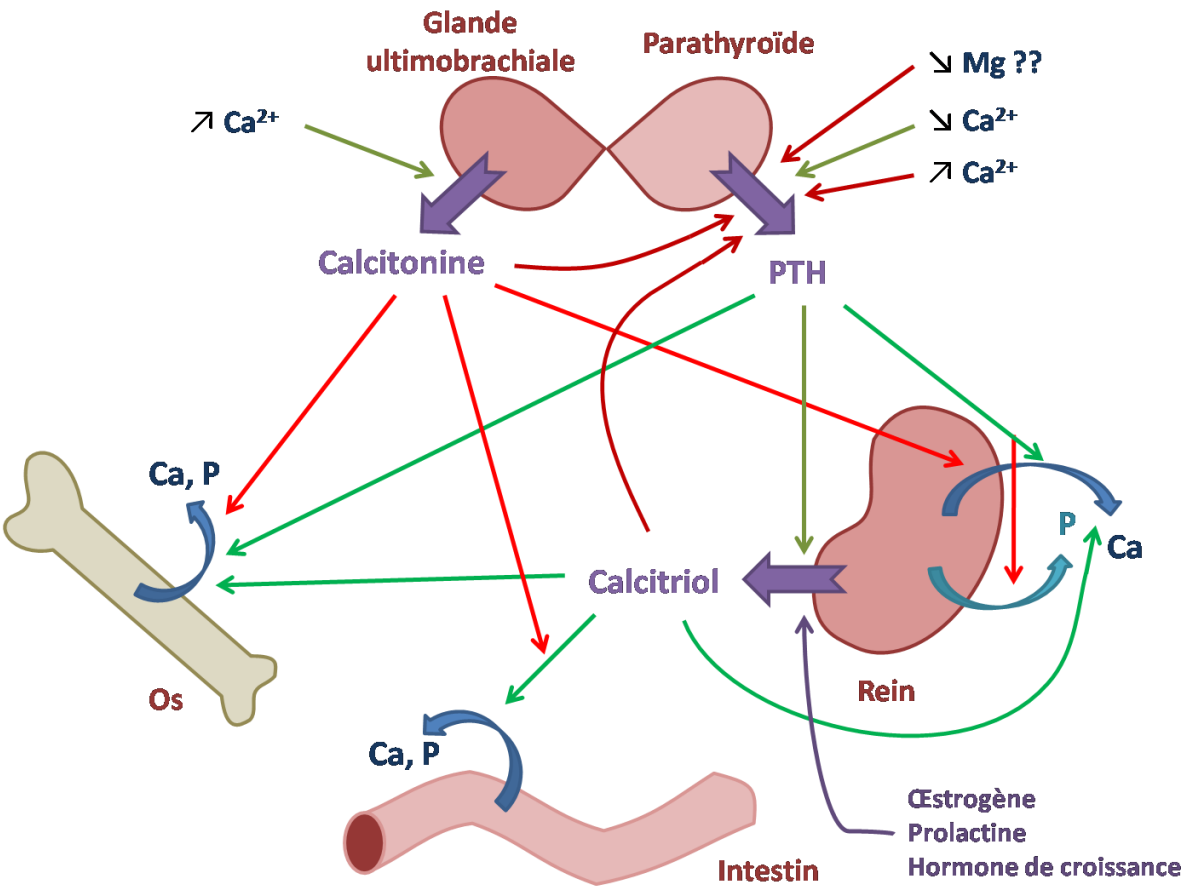

Figure 17 : Schéma récapitulatif de l'homéostasie calcique, prenant pour modèle l'homéostasie calcique des Mammifères (schéma construit d'après la bibliographie).

Les phénomènes inhibiteurs sont représentés par des flèches rouges tandis que les phénomènes activateurs sont symbolisés par des flèches vertes

(1) Calcitriol

Le calcitriol, forme active de la vitamine D_3 augmente l'absorption du calcium et du phosphore au niveau du tractus digestif, stimule la libération du calcium osseux. Cette hormone agit également au niveau des tubules rénaux en favorisant la réabsorption de calcium (Klaphake 2010).

La dernière étape de la synthèse de calcitriol se fait au niveau du rein. Cette synthèse peut être stimulée par l'action de la parathormone et potentiellement soumise à l'action des œstrogènes, de la prolactine ou de l'hormones de croissance (Klaphake 2010).

(2) Parathormone

La parathormone (PTH) est une hormone peptidique hypercalcémiante sécrétée par la parathyroïde, située, chez les reptiles, au niveau de l'arc carotidien et sans rapport anatomique avec la thyroïde. Au niveau des os, la parathormone stimule la production et l'activation des ostéoclastes ce qui entraine une augmentation de la

résorption osseuse à l'origine d'un déstockage osseux de calcium et de phosphore. Elle agit également au niveau des tubules rénaux en favorisant la réabsorption de calcium tout en inhibant la réabsorption de phosphore (Klaphake 2010).

La parathormone a également une action sur le rein en augmentant l'hydroxylation du calcidiol en calcitriol. Cette activité est régulée par un rétrocontrôle négatif du calcitriol sur la synthèse de PTH.

Une diminution de la concentration de la fraction ionisée du calcium dans le sang entraine l'augmentation de la production de PTH et réciproquement une calcémie élevée inhibe cette synthèse. Chez le rat, une carence en magnésium peut être à l'origine d'une diminution synthèse de PTH (Rude *et al.* 1999; Jones, Schwartz, Krook 1980).

(3) Calcitonine

La calcitonine est une hormone peptidique hypocalcémiante et hypophosphatémiante sécrétée par les corps ultimobrachiaux, dont les ébauches embryonnaires migrent chez les mammifères dans la thyroïde alors que chez les reptiles, ces deux glandes restent distinctes. L'action principale de cette hormone se situe au niveau osseux : elle inhibe les ostéoclastes et favorise la fixation de calcium dans les os en diminuant la résorption osseuse. Elle a également une action au niveau rénal en limitant la réabsorption de calcium.

La calcitonine agit également sur la parathyroïde en diminuant la synthèse de PTH et au niveau du tractus digestif où elle diminue l'absorption de calcium en diminuant la sensibilité des tissus au calcitriol.

b) Absorption du calcium et alimentation

(1) Teneur en fibres et en matières grasses

Au cours d'une étude sur la digestibilité du calcium chez des tortues des Galápagos (*Geochelones nigra*) nourries avec divers aliments, Liesegang note que la digestibilité du calcium est maximale sur la ration la plus riche en matière grasse (3,8% MS) (Liesegang *et al.*, 2001).

Il a pourtant été prouvé chez le poulet qu'une ration riche en matières grasses avait un effet délétère sur l'absorption du calcium chez des jeunes en croissance (Wohl *et al.* 1998). Mais chez l'homme, une étude menée sur l'absorption du calcium a mis en évidence une corrélation positive entre le ratio matières grasses présent dans l'alimentation et l'absorption calcique: une ration riche en matières grasses et plutôt pauvre en fibres permettrait une meilleure absorption du calcium (Wolf *et al.* 2000) ce qui irait dans le sens de l'observation de Liesegang.

Les auteurs précisent cependant que seules les fibres issues du son de blé, insolubles, ont une influence significative sur l'absorption de calcium, ce qui va dans le même sens qu'une autre étude ayant testé la diminution de la digestibilité apparente de divers minéraux suite à l'ingestion de pain de blé complet, riche en fibres insolubles (Wolf *et al.* 2000; Reinhold *et al.* 1976).

Il est probable que cette relation observée chez l'homme entre la composition en matières grasses et en fibres d'un repas et la digestibilité du calcium soit liée directement au transit digestif. En effet, une ration riche en matière lipidique ralenti la vitesse de transit, ce qui augmente d'autant le temps de contact avec les surfaces d'absorption au niveau du *duodenum*. A contrario les fibres insolubles tendent à stimuler le péristaltisme des anses intestinales (Wolf *et al.* 2000).

La présence d'une proportion importante en fibres dans le bol alimentaire étant, contrairement à ce qui est observé chez l'homme, corrélée chez les Chéloniens à un ralentissement du transit, il on s'attendrait à observer dans cette espèce une corrélation positive entre digestibilité des minéraux et teneur en fibres, bien que cela n'ait jamais été clairement mis en évidence.

(2) Oxalates

La présence d'une quantité importante d'oxalates dans certains végétaux diminue l'absorption du calcium présent dans l'alimentation (Barboza, 1995b; Donoghue 1998). Ceci est très certainement dû à la formation de complexes insolubles, et donc non absorbables, entre ces deux ions.

c) Excrétion du calcium et alimentation

L'excrétion du calcium et du potassium est influencée par la production et l'excrétion d'acide urique. En effet ces ions se complexent avec l'acide urique pour former des sels d'urates. Chez les Chéloniens, cette particularité est importante à prendre en compte lors de la distribution de fourrages riches en ces minéraux mais pauvres en protéines et en eau. Dans ce cas, les cations sont moins bien éliminés et on peut s'attendre à observer une hypercalcémie et une hyperkaliémie, plutôt bien tolérées à court terme chez la tortue (Barboza, 1995).

d) Sources de complément en calcium

Il existe de nombreuses formes de calcium pouvant être utilisées afin de compléter la ration. Le carbonate de calcium $CaCO_3$ (os de seiche, corail, coquille…) est la forme la moins chère que l'on puisse trouver. Il doit être pris avec de la nourriture et nécessite un pH relativement acide afin de passer sous forme soluble et être absorbé par la muqueuse intestinale (ce qui est le cas chez les tortues en bonne santé). Le

carbonate de calcium comporte 40% de calcium (pour 1g de $CaCO_3$, on obtient 400mg de calcium) (Klaphake 2010).

Il semble que l'ajout d'un complément minéral, sous forme de poudre, sur les végétaux diminue l'appétence de la ration et diminue l'ingestion de celle-ci (Klaphake, 2010). Il est donc plus pertinent d'utiliser comme complément minéral une forme concentrée de calcium afin de limiter la quantité ajoutée à la ration.

6. Digestibilité des autres minéraux

Il semble que chez les tortues d'Hermann (*Testudo hermanni*) ou les tortues des Galapagos (*Geochelone nigra*), la digestibilité du magnésium comme du phosphore augmente avec une ration plus riche en calcium, tout en restant cependant dans des valeurs proches de 50% (Liesegang *et al.* 2001; Liesegang, Hatt, Wanner 2007; Barboza, 1995b).

Certains résultats suggèrent qu'un fort apport alimentaire en potassium pourrait limiter l'absorption d'autres minéraux, chez les tortues. En effet, avec un aliment riche en potassium deux fois plus riche en potassium, il a été noté une diminution significative de l'absorption apparente de magnésium (Barboza, 1995b). Des études plus ciblées seraient nécessaires pour confirmer cette remarque mais cela pourait être lié a une diurèse plus importante lors d'apport excessif en potassium, à l'origine d'une perte en sodium et en magnésium, comme c'est le cas chez les ruminants.

Chez la tortue grecque, la teneur corporelle en potassium est de 1,5 à 2 mg/g de poids vif, sans modification significative au cours de la vie de l'animal (Lapid *et al.*, 2005). Au vu de la teneur relativement haute en ce minéral dans la plupart des végétaux et en l'absence de besoins importants, ce minéral est toujours en excès dans les rations proposées aux tortues herbivores.

La teneur corporelle en sodium, en revanche, augmente pour passer de 2 mg/g chez les jeunes tout justes éclos à 2,5-3 mg/g chez les individus plus âgés, tandis que le magnésium passe de 0,2 mg/g à l'éclosion à une teneur de 0,6 mg/g chez les individus de plus de 100 g. Vingt à 50 % de ces deux minéraux sont concentrés dans les structures osseuses, sous forme non organique. Leur augmentation avec l'âge serait donc à corréler à l'ossification des structures de la carapace (Lapid *et al.*, 2005).

Rapport-Gratuit.com

III. Besoins nutritionnels et apports recommandés

Chez les Reptiles, la plupart des affections rencontrées sont directement ou indirectement liées à un défaut dans les conditions d'entretien (Mader 2006). Il a été estimé qu'aux Etats Unis, les affections d'origine nutritionnelle représentent plus de 40% des causes de mortalité, chez les reptiles détenus en captivité, et que l'importance de l'alimentation est souvent sous-estimée par les professionnels, comme par les particuliers (Fledelius *et al.* 2005).

Quelques études ont été menées sur les régimes alimentaires des Reptiles herbivores mais les espèces étudiées sont rares. Seules les espèces menacées ou utilisées comme modèle expérimental, comme l'iguane vert, ont fait l'objet de recherches poussées. Ainsi, le clinicien est contraint en pratique de faire de nombreuses extrapolations quant à la nature des aliments et à la quantité d'aliments à distribuer à une espèce commune(Girling, Raiti 2004) . Bien souvent, lorsqu'elle est connue, l'alimentation et le comportement alimentaire des individus sauvages sont pris comme références.

L'alimentation des tortues détenues en captivité est un domaine plein d'incertitudes et d'approximations. Les tortues sauvages utilisent souvent des fourrages de relativement faible valeur nutritionnelle et à l'inverse, en captivité, celles-ci sont plutôt nourries avec des rations de forte valeur nutritionnelle ce qui, à long terme, peut s'avérer néfaste pour l'animal (Boyer, Boyer 2006).

A. Evolution des recommandations

On recommande aujourd'hui de nourrir les tortues herbivores de façon modérée avec une ration riche en fibres, afin de se rapprocher du comportement alimentaire des individus sauvages. Historiquement et jusqu'à récemment, des rations avec des protéines animales étaient couramment utilisées et parfois même recommandées même chez les tortues herbivores (tableau 13) (Ritz *et al.* 2012).

Tableau 13 : Evolution des recommandations issues de livres d'alimentation pour les tortues herbivores (d'après Ritz *et al.* 2012)

Périodes-Dates	Recommandations	Sources
1980 à 1993	80% de fruits : pomme, poire, orange, banane, tomates, légumes verts (herbe fraiche, trèfle, salade) Les fruits peuvent être remplacés en partie par des flocons d'avoine, du riz ou des pommes de terre cuites à la vapeur. 19% de viande : muscle et/ou cœur coupés haché ou croquettes pour chien 1% de compléments minéraux	Meyer *et al.* 1980 Meyer *et al.* 1989 Meyer *et al.* 1993
1994	85% de légumes 10% de fruits 5% de protéines animales	Boyer, Boyer 1994 (D'après Boyer et Boyer 1996)
1999	Végétaux feuillus, légumes Fruits : pomme, poire, banane, raisins, kiwi De temps à autre : pâtée pour carnivores domestiques ainsi que des produits céréaliers	Kamphues *et al.* 1999
2004 à 2009	Foin à volonté Végétaux : herbe Quantité limitée de légumes et de salade Fruits en faible quantité Sources de calcium : coquilles d'œufs A limiter: Pâtée pour carnivores domestiques Lait Céréales	Kamphues *et al.* 2004 Kamphues *et al.* 2009

Encore en 2005, une étude scientifique étudiant la composition chimique du corps de tortues grecques (*Testudo graeca*) proposait une ration à base de pâtée pour chat afin d'obtenir une croissance rapide, sans pour autant mentionner d'effet négatif sur la croissance des tortues juvéniles (Lapid *et al.*, 2005; Ritz *et al.,* 2012).

A ce jour, on considère que des changements de ration alimentaire, un confinement ou une croissance trop rapide sont en effet les trois causes responsables des

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

troubles de la croissance chez les Chéloniens, à savoir : une carapace molle (symptôme d'une ostéomalacie due à un déficit en calcium), des déformations de la carapace (tortue tobleron = pyramiding) et de la goutte viscérale due à un apport trop important en protéines (Lapid *et al.*, 2005).

B. Besoins hydriques

L'apport d'eau est un élément extrêmement important dans l'entretien d'un reptile et souvent négligé par les propriétaires. Déshydratation chronique, hyper uricémie associée ou non à une insuffisance rénale sont des maladies courantes chez les reptiles vivant en captivité. La déshydratation est dangereuse chez les Reptiles herbivores étant donné que les végétaux contiennent une forte concentration en ions potassium et que leur accumulation en cas d'insuffisance rénale peut mener à des troubles cardiaques (Girling, Raiti 2004).

L'eau représente près de 66% du poids des tortues, ce qui est bien moins élevé que la proportion d'eau présente chez les autres reptiles, où elle représente 70 à 75% du poids vif (Mader 2006). Cette différence serait due à la présence chez les chéloniens de la carapace et du plastron qui augmentent la masse sèche de l'animal et qui représentent près de 30% du poids d'une tortue adulte (Boyer, Boyer 2006; Mc Arthur, Wilkinson, Meyer 2004).

En effet, on remarque que chez les jeunes tortues grecques, juste après l'éclosion, l'eau représente 70% de la masse des animaux. Cette proportion augmente légèrement sur les 4 premières semaines de vie (potentiellement due à la consommation sur les premiers jours de vie du vitellus, qui diminue les réserves lipidiques du jeune, sans avoir encore d'élimination fécale ou urinaires d'eau) pour décliner ensuite graduellement jusqu'à se stabiliser autour de 60% une fois atteint un poids de 170 g, ce qui correspond environ à 15 semaines de vie. A contrario, la masse sèche non organique (cendres) augmente progressivement, pour passer de 5% du poids vif à 15% du poids vif vers 9 semaines (Lapid *et al.*, 2005).

Le turnover de l'eau a été mesuré chez des tortues et lézards en milieu naturel et les résultats permettent de mettre en évidence une relation entre les pertes en eau et le poids de l'animal selon la formule $\mathbf{W = 20{,}6\ PV^{0{,}84}}$en mL par jour (Girling et Raiti, 2004).

Cette valeur mesurée est du même ordre que les quantités d'eau à administrer par voie parentérale, qui sont de 10 à 25 mL d'eau par kilogramme de poids vif et par jour (Stahl et Donoghue, 2010). Cette base est bien entendu à adapter à en fonction de l'espèce, de son environnement, de son alimentation ou de son état

physiologique. En effet, les espèces désertiques semblent avoir des besoins en eau moins élevés que les espèces de climat tempéré (Stahl, Donoghue 2010).

C. Les besoins énergétiques

Chez les mammifères et les oiseaux, le besoin énergétique est basé sur la mesure du besoin énergétique lié au métabolisme de base qui est défini comme étant la dépense en énergie dans un environnement thermiquement neutre, à jeun et dans le noir. Les reptiles étant ectothermes (leur température corporelle dépendant de la température du milieu dans lequel ils vivent), on part d'un **besoin métabolique standard (BMS)** qui est mesuré à une température donnée (Donoghue, Langenberg 1996; Donoghue 1998).

Parce qu'ils n'utilisent pas d'énergie pour maintenir leur température corporelle, les reptiles ont des besoins caloriques inférieurs à ceux des oiseaux et des mammifères. Comme les mammifères, l'intensité du métabolisme d'un individu est lié à son poids métabolique donc plus un animal est petit, plus l'intensité du métabolisme par unité de poids est élevée(Stahl, Donoghue 2010).

Selon Donoghue, les équations présentant les besoins liés aux besoins métaboliques standard pour les tortues sont les mêmes que pour les autres reptiles, et ce, bien que les structures osseuses de la carapace et du plastron représentent entre 15 et 30% du poids vif de l'animal. En effet, bien que l'on ne sache pas exactement quelle est la part de ce type de tissu dans les besoins en énergie, il est sans nul doute métaboliquement actif et doit être pris en compte dans le calcul des besoins énergétiques (Donoghue, Langenberg 1996).

Cette assertion est en contradiction avec les mesures faites au cours d'études menées sur certaines espèces de tortues, présentées dans le tableau 14, qui présentent un besoin énergétique au repos bien inférieur à celui des autres reptiles, vivant dans des conditions identiques, comme le chuck-walla (*Sauromalus obesus*) ou l'iguane vert (*Iguana iguana*) (Barboza, 1995b). Ce fait se vérifierait dans la nature, où le besoin métabolique journalier des tortues (environ 35,9 kJ/kg/j) est deux fois moins élevé que celui des iguanes verts (71,7 kJ/kg/j en moyenne) (Barboza, 1995b).

Tableau 14 : Besoins métaboliques de standard en fonction du poids (PV : poids vif en kg) (d'après Barboza, 1995b; Donoghue, 2006)

Espèce	Température	BMS (kJ/j)	Références
Sauromalus obesus	23°C	10,6 à 11,4 x $PV^{0,75}$	Barboza, 1995b
Gopherus agassizii	23°C	6,4 à 6,9 x $PV^{0,75}$	Bentley et Schmidt-Nielsen 1966
Iguana iguana	29-37°C	30,1 x PV	Barboza, 1995b
Reptiles & Tortues	30°C	134 x $PV^{0,77}$	Donoghue 2006
Chrysemys picta	30°C	5,28 x $PV^{0,33}$	Kepenis et McManus 1974
Gopherus agassizii	31°C	9,4 x $PV^{0,75}$	Barboza, 1995b
Gopherus agassizii	35°C	11,6 à 12,5 x $PV^{0,75}$	Bentley et Schmidt-Nielsen 1966

Il a été estimé que 48% du besoin énergétique journalier (BE) d'une tortue du désert (*Gopherus agassizii*), vivant à l'état sauvage, était requis pour assurer les dépenses liées au métabolisme de base (Barboza, 1995b). Aussi, le besoin métabolique journalier (mesuré à 19,9 x $PV^{0,75}$ kJ/j à une température moyenne de 31°C) est pour cette espèce le double du besoin métabolique standard.

Par la suite, la relation entre poids vif et BMS, calculée par Barboza sur *Gopherus agassizii*, sera utilisé comme référence :

$$\mathbf{BMS = 9,4 \times PV^{0,75}\ kJ/j \qquad et \qquad BE = 2 \times BMS}$$

Compte tenu de ces valeurs, les recommandations de Donoghue semblent excessives. Une étude, menée sur des tortues de Hermann (*Testudo hermanni boettgeri*) juvénile, montre qu'une croissance normale est possible avec un apport d'énergie brute de 0,15 à 0,3 fois l'apport recommandé par Donoghue (134 x $PV^{0,77}$ kJ/j) (Diez, Vanstrazeele 2009).

Ainsi, en estimant que le besoin métabolique d'un jeune en croissance est le double du besoin métabolique standard, on obtient un BMS théorique de 10 à 20 x $PV^{0,77}$ kJ/j sur cette expérience (BMS = 134 $PV^{0,77}$ / 2 x (0,15 ou 0,3)). Cela donne une valeur cohérente avec les BMS mesurés sur les autres espèces.

1. Besoins énergétiques et température

Les reptiles sont ectothermes et hétérothermes (pouvant expérimenter un large panel de températures). La température ambiante du milieu de vie de l'animal affecte donc la température corporelle de celui-ci mais aussi l'activité du reptile (y compris la recherche et la prise de nourriture), son métabolisme et donc ses besoins énergétiques (Donoghue et Langenberg, 1996; Donoghue 2006).On remarque ainsi

que les reptiles malades recherchent la chaleur, induisant ainsi une fièvre comportementale qui augmente le métabolisme, ce qui renforce les défenses de l'organisme et accélère le processus de guérison (Donoghue 2006).

Tableau 15 : Variation des besoins métabolique de base avec la température (Barboza, 1995b)

Espèce	Température	BMS (kJ/jrs)	Références
Gopherus agassizii	23°C	6,4 à 6,9 x $PV^{0,75}$	Bentley et Schmidt-Nielsen 1966*
Gopherus agassizii	31°C	9,4 x $PV^{0,75}$	Barboza, 1995b
Gopherus agassizii	35°C	11,6 à 12,5 x $PV^{0,75}$	Bentley et Schmidt-Nielsen 1966*

*D'après Barboza, 1995b

Une tortue dans un environnement froid a donc une activité et un métabolisme plus bas que la même tortue dans un environnement plus chaud et, par conséquent, un besoin métabolique plus bas. Dans le tableau 15, on constate que les auteurs ayant étudié la même espèce à des températures différentes trouvent des besoins métaboliques standards variables en fonction de la température du milieu.

2. Amplitude des variations du besoin énergétique

Dans la nature, le besoin énergétique journalier est environ de 1,5 à 2 fois le besoin métabolique standard (BMS) en fonction du degré d'activité du reptile (Girling, Raiti 2004). Cependant, les reptiles en captivité dépensent moins d'énergie dans la recherche d'alimentation et les propriétaires surestiment souvent grandement les besoins énergétiques réels de leurs compagnons.

Les besoins énergétiques des reptiles augmentent avec la température ambiante, les dépenses caloriques liées à la prise du repas, le degré d'activité, la gestation ou l'ovogenèse, la croissance, la synthèse protéique (mue, cicatrisation), les maladies (stimulations antigéniques) et le stress (manipulations trop fréquentes, brusques variations de températures, transports effectués dans de mauvaises conditions, nourriture inadaptée, éclairage insuffisant ou dépourvu d'ultraviolets, absence de cachettes dans le terrarium, passage d'un mode de vie sauvage à la captivité, etc...). Le besoin métabolique standard doit être multiplié par un facteur allant de 1,1 à 3 ou 4 en fonction de l'activité (Donoghue et Langenberg, 1996; Donoghue, 2006).

Par exemple, chez le crocodile, la digestion d'un bol alimentaire représentant 7,5% du poids vif multiple par 4 son besoin énergétique métabolique (Donoghue 2006).

1. Besoins énergétiques chez les nouveaux nés

Il a été noté qu'une différence notable dans la distribution des aliments (2,8% du poids vif, 5,6% du poids vif ou bien des végétaux laissés *ad-libitum*) n'avait pas d'effet significatif sur la croissance de tortues d'Hermann pendant les 5 premiers mois de vie. L'explication la plus probable est que durant cette période, les chéloniens ne consomment que l'énergie puisée dans leurs réserves corporelles pour assurer leur croissance (Diez, Vanstrazeele 2009).

En effet, à l'éclosion, la teneur en matière grasse corporelle de la tortue greques (*Testudo graeca*) est de 7% du poids vif, puis de 2,8% à 94 g ce qui correspond à la 20ème semaine, pour remonter et se stabiliser à 7% du poids vif vers la 90ème semaine de vie chez des tortues nourries avec une ration riche en protéines et en énergie. Cette baisse initiale correspond à la consommation du vitellus résiduel. (Lapid *et al.*, 2005).

D. Les besoins en protéines

Les besoins en protéines des reptiles herbivores sont moins bien connus que ceux de leurs homologues carnivores. Des essais effectués sur des iguanes verts ont suggéré qu'un aliment comportant 28% de la MS en protéines était nécessaire pour une croissance optimale. Il a été proposé pour les reptiles herbivores en général un apport protéique représentant 14 à 35% de la matière sèche en réservant les taux les plus hauts aux juvéniles en croissance et aux animaux en état de stress (Donoghue 1998; Donoghue et Langenberg 1996).

1. Estimation des besoins en protéine à partir des recommandations énergétiques

Sur la base de l'énergie, les recommandations sont de fournir 25% de l'énergie de la ration sous forme de protéines (Donoghue 1998), soit 0,07g de protéines (%MS) par kcal.

En reprenant l'équation fournie par Barboza pour le besoin énergétique, on trouve l'équation suivante :

Besoin PB (g) $= 0,07 \times (k \times 9,4) / 4,1868$

$= \mathbf{k \times 0,157\ PV^{0,75}}$

Avec un coefficient k correspondant au facteur d'activité, pour un animal en bonne santé et dans de bonnes conditions, k = 2.

2. Estimation des besoins en protéine par le calcul de la balance azotée

Une étude a été menée en 1995 par Barboza pour tenter de mesurer plus précisément la balance azotée des tortues du désert (*Gopherusagassizi*) afin de définir les besoins d'entretien en azote de ces tortues. La balance azotée d'un individu est définie comme étant la quantité d'azote ingérée et effectivement absorbée moins les pertes azotées. Ces pertes sont urinaires et fécales, formées d'une part des pertes endogènes (cellules desquamées, enzymes et mucus…) et d'autre part de l'azote exogène apporté par l'alimentation et non absorbé (Barboza, 1995b) (figure 18).

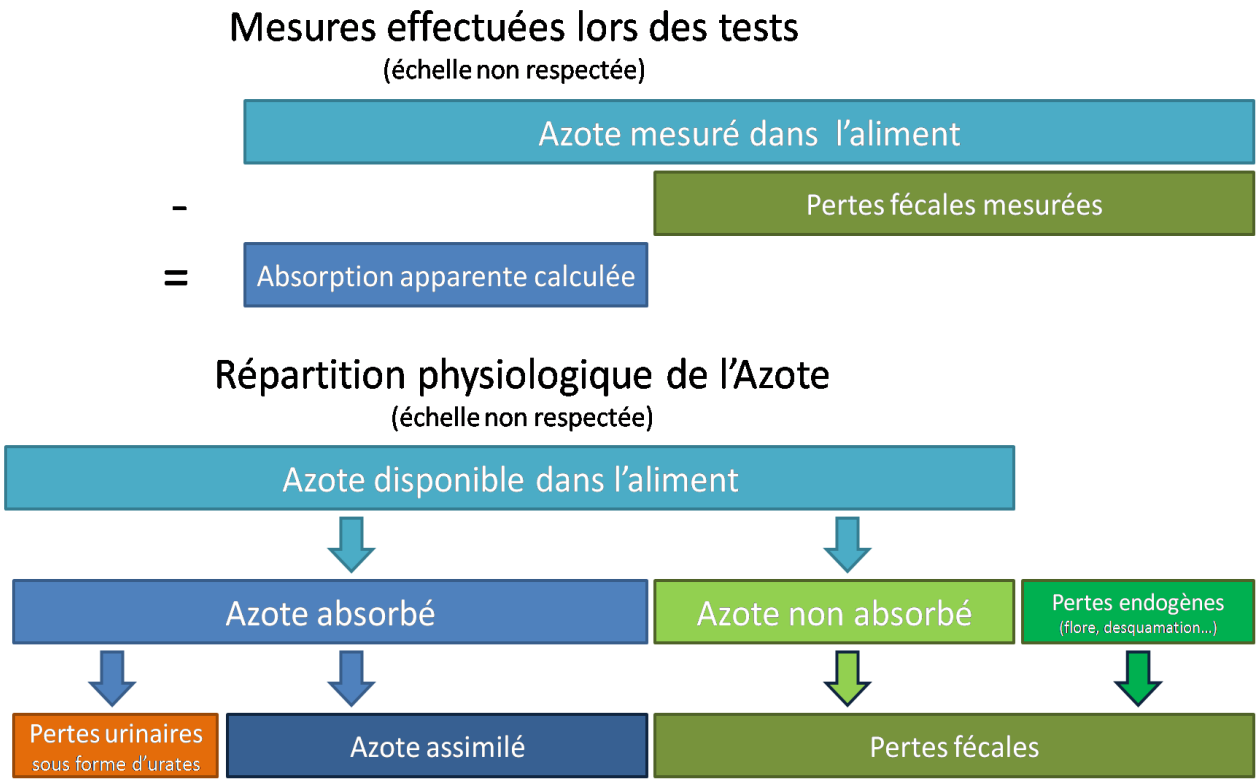

Figure 18 : Représentation schématique du calcul de la balance azotée

La fraction d'azote réellement absorbée au cours d'un repas ne correspond pas à l'absorption apparente calculée. De même, l'azote effectivement fixé ne correspond qu'à une fraction de l'azote absorbé. Afin d'extrapoler les besoins en azote des tortues, ils faut prendre en compte le devenir réel de l'azote lors de sa digestion.

a) Pertes urinaires

En décomposant les apports et les pertes d'azote moyens fournis par l'auteur de cette étude sur 8 individus d'un poids moyen de 2,3 kg, on constate qu'environ 60% de l'azote absorbé est éliminé sous forme d'urine (Barboza, 1995b). Il est intéressant

de remarquer (tableau 16) que les pertes urinaires sont du même ordre de grandeur avec deux régimes très différents au niveau de l'apport et de la digestibilité de la matière azotée. Il serait intéressant de vérifier par d'autres études si l'azote éliminé par voie urinaire est bien une fraction fixe de l'azote absorbé au cours de la digestion des aliments.

Tableau 16 : Absorption et pertes de matière azotée sous deux régimes alimentaires d'après (Barboza, 1995b)

Aliment	Azote ingéré	Azote absorbé		Pertes urinaires		Azote assimilé	
	mg/j	*mg/j*	*% N_i*	*mg/j*	*% N_a*	*mg/j*	*% N_i*
Sphaeralcea	381,8	308,1	80,7	184,3	60	123,8	32
Schismus	103,0	55,2	53,6	30,7	56	24,5	24

(N_i = Azote ingéré et N_a = Azote absorbé)

Dans les urines, 58 à 69% de l'azote est retrouvé sous forme de précipités, d'acide urique qui, avec des ions calcium ou potassium forment des cristaux d'urates insolubles (Barboza, 1995b).

b) Pertes fécales

Cette même étude a permit de définir les pertes fécales endogènes par régression linéaire en exprimant les pertes fécales par rapport à l'azote ingéré. A un apport nul d'azote, les pertes fécales endogènes ont été de 27,1 mg d'azote par jour pour des individus adultes de 2,3 kg (Barboza, 1995b), donc :

Pertes fécales endogènes (N) = 11,9 mg N /kg /j

c) Calcul de la balance azotée

L' étude fournit également une équation reliant l'apport d'azote digestible (DNI = digestible N intake = apport azoté – pertes fécales) et la balance azotée chez des tortues du désert adultes nourries avec du fourrage (Barboza, 1995b) :

N balance (mg/jr) = -8,59 + 0,34 x DNI (mg/j)

Cependant cette équation ne prend pas en compte les pertes fécales endogènes qui sont plus ou moins indépendantes de l'apport alimentaire en azote. Une nouvelle équation permet de prendre en compte ce facteur en calculant l'azote absorbé, noté ici TDNI (TDNI = true digestible N intake = apport azoté – (pertes fécales – pertes endogènes)) (Barboza, 1995b)

N balance (mg/jr) = -9,26 + 0,4 x TDNI (mg/j)

En couvrant strictement les besoins d'entretien, c'est-à-dire en ayant ni gain ni perte de matière azotée, cette balance azotée doit être égale à zéro. On obtient alors un

TDNI égal à 23,4 mg/jour pour un individu de 2,3 kg, donne un besoin d'entretien en azote digestible de 40,6 mg/kg^{0,8}/jour (Barboza, 1995b).

Soit de 253,75 mg de protéines /k g^{0,8}/jour en supposant que les protéines végétales sont composées de 16% d'azote (Barboza, 1995b).

d) Correction par les variations de poids

Cependant, une telle méthode de calcul par la balance azotée tend à sous-estimer les besoins en protéines des animaux. En effet, dans l'étude de Barboza, une balance positive en azote avec une ration de *Schismus* était associée à une légère perte de poids et, donc, vraisemblablement à une perte de matière azotée. Une nouvelle régression linéaire tenant compte cette fois des variations de poids et à l'ingestion d'azote a permis de réévaluer **le besoin d'entretien en azote digestible à 56 mg/kg/jour** (Barboza, 1995b) soit de :

Soit 350 mg de protéines / kg ^{0,8} / jour.

Ce résultat n'est pas très éloigné de l'équation trouvée en combinant les recommandations de Donoghue et de Barboza (314 mg / kg ^{0,75} / j en prenant k = 2)**.**

Au vu de ces résultats, les besoins en matière azotée des tortues du désert sont significativement plus faibles que ceux des autres reptiles comme les iguanes verts avec 150,6 x PV ^{0,8} mg d'azote par jour, ou comme certaines espèces désertiques comme le chuckwalla (*Sauromalus obesus*) avec 160 x PV ^{0,75} mg d'azote par jour (Barboza, 1995b). Ce résultat, si on le généralise aux tortues terrestres herbivores, va à l'encontre des recommandations de certains auteurs comme Donoghue, qui considèrent ces besoins comme étant identiques aux besoins des autres reptiles herbivores.

3. Estimation des besoins protéiques par le gain de poids chez un animal en croissance

Un autre moyen d'estimer les besoins en azote d'un animal en croissance est de pouvoir mesurer le gain de poids d'un individu tout en connaissant la proportion d'azote de ce gain de poids. En effet, en considérant la tortue comme un système ouvert ayant augmenté sa masse tissulaire, le gain net de matière azotée sur cette période est équivalent à la quantité d'azote nécessaire pour former la masse des tissus correspondant au gain de poids.

Au cours de la deuxième année de vie, il a été calculé que la masse totale d'une tortue du désert augmente en moyenne de 35 à 54 g (soit de 0,10 à 0,15 g par jour en lissant sur une année), avec une augmentation de la masse sèche de 6,1 à 12,6 g (Hazard *et al.*, 2009).

Sans étude sur la part des protéines dans la masse corporelle des chéloniens, l'auteur est parti du fait que les protéines chez les reptiles représentaient 74,7% de la masse sèche. Comme l'azote participe pour environ à un sixième de la masse des protéines animales, il arrive ainsi à un besoin net d'environ 817mg d'azote pour couvrir les besoins de croissance sur un an (Hazard *et al.*, 2009).

Cependant, les protéines corporelles de la tortue grecque (*Testudo graeca*) représentent 18% du poids vif (Lapid *et al.*, 2005), soit environ 53% de la matière sèche. Cette part est bien inférieure aux 74,7% des autres reptiles et est liée à la structure osseuse de la carapace des chéloniens.

En reprenant les données de l'étude précédente ainsi que la croissance calculée à partir des données fournies par l'équipe de Lapid pour la tortue grecque, on réalise le calcul ci-dessous (tableau 17):

Tableau 17 : Gains de poids et de matière azotée au cours de la croissance (compilation de données)

Espèce	Gain de poids *g/j*	Gain de protéines *mg/j*	Gain d'azote *mg/j*
X. agassizii (milieu naturel)	0,10	17,26	2,88
X. agassizii (milieu naturel)	0,15	26,63	4,44
T. graeca (ration riche en énergie)	0,26	46,80	7,80

En estimant que les tortues de 1 à 2 ans, qui ont un poids moyen de 100g sur cette période, on obtient pour *X. agassizii* un **gain net d'azote** compris entre **28,8 et 44,4 mg/kg/jour**.

En développant cet élément ainsi qu'en reprenant les données de Barboza sur les pertes fécales endogènes et les pertes urinaires :

Gain net d'azote = N assimilé

= N absorbé – pertes urinaires

= (1- 60%) N absorbé

= 40% x (N ration- N non absorbé)

= 40% x [N ration- (Pertes fécales - Pertes endogènes)]

= 40% x [N ration - ((N ration - Absorption apparente) – Pertes endogènes)]

= 40% x [Absorption apparente+ Pertes endogènes]

= 40% x [N ration x Digestibilité apparente + Pertes endogènes]

Donc N ration $= \dfrac{\frac{\text{Gain net d'azote(mg/kg/j)}}{0{,}4} - 11{,}9\ (\text{mg/kg/jour})}{\text{Digestibilité apparente (\%)}}$

En considérant une ration dont la digestibilité apparente de la matière azotée serait de 80%, ce qui correspond à la digestibilité en azote d'une ration contenant 80-85% d'humidité et à relativement faible teneur en fibres (cf figure 16 p.66), comme c'est le cas avec la plupart des aliments utilisés en captivité chez les jeunes, on obtient un apport nécessaire de75 à 124mg d'azote par kg et par jour en moyenne de 1 à 2 ans.

Soit **469 à 774 mg de protéines par kg et par jour**.

Il faut bien entendu prendre en compte le fait que la croissance des chéloniens est encore loin d'être parfaitement modélisée et que le calcul ci-dessus dépend de nombreux facteurs et ne peut être pris qu'à titre indicatif.

Cependant, pour une tortue de 100 g, cette méthode de calcul donne un besoin protéique compris entre 46,9 et 77,4 mg de protéines par jour, ce qui est très proche du besoin en protéines calculé avec les données de Barboza : 350 x $0{,}1^{0{,}8}$= 55 mg de protéines par jour.

4. Apports recommandés en acides aminés

On suppose que les tortues, comme les autres animaux, n'ont pas la possibilité de synthétiser l'ensemble des 20 acides aminés à partir de précurseurs. Les acides aminés essentiels doivent être absorbés par l'animal via sa nourriture ou synthétisés par les micro-organismes avec lesquels il vit en symbiose. Les acides aminés considérés comme essentiels sont la valine, la leucine, la lysine, l'isoleucine, l'histidine, l'arginine, la phénylalanine, le tryptophane, la thréonine et la méthionine (Withers 1992).

Cependant, aucune étude n'a déterminé à ce jour quels sont les acides aminés essentiels chez les Chéloniens. Les oiseaux sont donc généralement pris comme modèle pour les reptiles (Lapid *et al.*, 2005). Chez ces derniers, les acides aminés essentiels sont l'isoleucine, la phénylalanine, leucine, lysine, méthionine, valine, tryptophane, thréonine ainsi que l'histidine et l'arginine en période de croissance (Sturkie 2014).

La composition moyenne en acides aminés des protéines corporelles (figure 19) a été étudiée chez *Testudo graeca* à partir d'individus d'âges divers nourris avec une

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

ration riche en énergie et supposée équilibrée en acides aminés (ration établie par rapport à un carnivore domestique) (Lapid *et al.*, 2005).

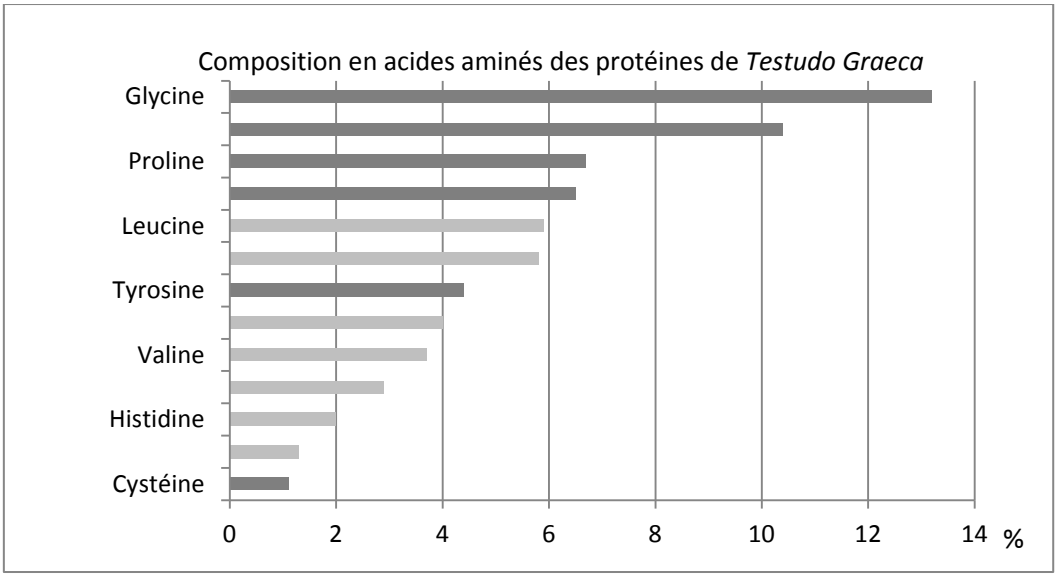

Figure 19: Composition en acides aminés des protéines corporelles chez *Testudo Graeca* (d'après Lapid *et al.*, 2005)

Les protéines végétales sont souvent pauvres en certains acides aminés essentiels, comme la lysine, la méthionine, la cystéine, le tryptophane et la thréonine. C'est pour cette raison qu'il a été recommandé, par le passé, de fournir au moins une source de protéines d'origine animale aux tortues élevées en captivité. Cependant, bien que ces protéines aient généralement une meilleure valeur biologique que les protéines végétales, les produits d'origine animale sont riches en phosphore et en purines qui, apportées en excès, se révèlent désastreuses pour la santé des reptiles. Ainsi, depuis une vingtaine d'années, les recommandations concernant l'équilibre en acides aminés d'une ration consistent à faire varier les sources de protéines végétales afin de réduire au maximum les risques de carence (Donoghue, Langenberg 1996).

E. Apports recommandés en fibres

Les fibres présentes dans l'alimentation sont importantes dans le processus de digestion du fait de leur rôle dans le maintien de la motricité intestinale et dans la production d'acides gras volatils. Il a été noté que les tortues nourries avec une alimentation pauvre en fibres (NDF inférieur à 12% de la matière sèche ingérée) généraient des selles molles. Bien que cela ne soit que peu documenté, les rations pauvres en fibres prédisposeraient les tortues herbivores aux ballonnements et aux diarrhées osmotiques, du fait d'une fermentation trop rapide des carbohydrates (Stahl et Donoghue, 2010).

Cependant, un excès de fibres réduit à la fois la digestibilité de l'énergie et des minéraux. Une proportion en fibres de 20 à 30% de la matière sèche serait optimale chez les reptiles herbivores adultes (Donoghue et Langenberg, 1996).

Il a été constaté que l'alimentation distribuée en captivité aux tortues est à l'origine d'un transit plus rapide que celui que les tortues présentent avec des aliments issus de leur milieu naturel. Cette observation est à mettre en relation avec les différences de quantité et de qualité des fibres apportées par la ration alimentaire (Boyer, Boyer 2006)

F. Les apports recommandés en minéraux

L'apport de minéraux par l'alimentation joue un rôle important pour obtenir une croissance optimale chez les chéloniens, notamment pour le bon développement du squelette et de la carapace.

1. Calcium

Les besoins en calcium ne sont pas déterminés pour la plupart des reptiles. Les recommandations générales sont de maintenir un apport de 1,8 à 3 mg de calcium/kcal ou bien de 0,6% à 1,5% de la MS dans la ration avec un maximum toléré de 2,5% de la MS (Donoghue 2006).

Il est recommandé pour la plupart des reptiles vivant en captivité de supplémenter la ration en calcium, sous une forme ou une autre. Il existe cependant peu d'études évaluant la pertinence de ces compléments et les recommandations sont extrapolées de recherches faites sur l'ostéoporose humaine où sur les cas de l'ostéofibrose (également connu sous le terme de Metabolic Bone Disease) diagnostiqué chez l'enfant (Klaphake 2010). L'ajout de suppléments en calcium à la ration de base est une pratique courante motivée par l'idée qu'un apport important de ce nutriment est nécessaire afin de prévenir l'apparition de troubles de l'ossification et la formation d'une carapace molle (Liesegang, Hatt, Wanner 2007; Liesegang *et al.* 2001).

En effet, l'ostéofibrose est une des affections les plus couramment chez les chéloniens vivant en captivité. Elle est souvent d'origine nutritionnelle et apparait le plus souvent chez les jeunes sujets en croissance ou bien chez les femelles sexuellement actives du fait d'un besoin accru en calcium, d'un rapport phospho-calcique défavorable, ou bien, en cas de déficit en vitamine D (Fledelius *et al.* 2005).

En revanche, les ostéofibroses apparaissant chez les individus âgés, sont en général dues à une insuffisance rénale chronique dont l'une des causes est une alimentation trop riche en protéines (Fledelius *et al.* 2005).

Une étude a été menée en 2005 chez la tortue léopard (*Geochelone pardalis*) afin d'étudier l'influence d'une adjonction de complément en calcium dans une ration de végétaux pauvres en calcium sur la croissance de juvéniles. Au cours de cette étude qui est une des seules références existant sur la supplémentation calcique, 24 tortues de 6 à 18 mois d'âge ont été séparées en 4 groupes homogènes avant d'être nourris pendant 6 mois avec une ration de légumes de faible teneur en calcium (environ 0,4 g Ca par kg de mélange de légumes) auquel était ajouté une dose plus ou moins importante de calcium ainsi qu'un complément vitaminé. Pour le premier groupe de tortues (1) la dose de calcium ajouté était de 2,55 g/kg de nourriture (MB), soit la dose recommandée à priori par l'auteur, pour le second groupe (2) cette dose était triplée et multipliée par 9 pour le dernier groupe (3). Un groupe a été gardé comme témoin (T) (Tableau 18) (Fledelius *et al.* 2005).

Tableau 18 : Effets de différentes supplémentation en calcium sur la croissance de tortues léopard (d'après Fledelius *et al.* 2005)

Calcium total *(g/kg MB)*	**Ratio Ca / P**	**Croissance** *Gain de poids en 6 mois*	**Modifications histologiques** *Nécropsie (un individu/ groupe)*
(T) 0,4	1 : 4	+ 7,5% Retard de croissance	Carapace molle Fémur = minces corticales ➔Défaut majeur de calcification
(1) 2,9	2 : 1	+ 11,8% Léger retard de croissance parrapport au lot (3) /!\ infection	Carapace molle Fémur = corticales modérément développées ➔Défaut de calcification Calcifications focales : - tubules rénaux - tissu conjonctif pulmonaire
(1) 8,0	5 : 1	+ 14,5%	Carapace normale Fémur = corticales normales Calcifications focales : - tissus conjonctif pulmonaire - cardiaque Stéatose hépatique ➔Signes d'hypercalcémie chronique
(3) 23,3	15 : 1	+ 8,1% Forte croissance sur les premiers mois puis fort retard de croissance	Carapace normale Fémur = corticales normales Calcifications focales : - tissu conjonctif pulmonaire - péricarde, associé à une sclérose péricardique - tissu conjonctif péri-rénal - tubules rénaux - muqueuse gastrique ➔Signes d'hypercalcémie chronique

Les besoins en calcium tels qu'estimés dans cette étude paraissent démesurés. Lorsque l'on compare la densité en calcium de l'aliment qui, suivant l'expérience de Fledeluis, devrait être supérieur à 3 g/kg MB à la densité en calcium que l'on trouve dans les végétaux non cultivés, il semble impossible à une tortue de subvenir à ses besoins dans la nature. En effet, le pissenlit, qui est l'un des végétaux relativement riche en calcium par rapport aux autres plantes herbacées que l'on trouve dans un jardin, n'a une teneur en calcium que de 1,7 g/kg de plante fraiche.

Il est intéressant par ailleurs de noter que le groupe (1) de cette étude (ayant un apport total en calcium de 2,9 mg / kg MB), bien que présentant des signes de carence en calcium (carapace molle, retard de croissance, plastron fin et corticales fémorales peu épaisses), a présenté également des foyers focaux de calcification viscérale (Fledelius *et al.* 2005). Il est donc logique de penser que si ce lot présente ces signes d'hypercalcémie chronique, alors l'ostéofibrose décrite chez ces sujets est due à une autre cause qu'un manque de calcium.

En effet, au cours de cet essai, ce groupe (1) s'est avéré être infecté par *Hexamita parvas*, un flagellé ayant infecté les jeunes avant le début du protocole. Malgré un traitement adapté, 3 tortues sur 6 sont mortes des suites de la maladie. Il est plus que probable que le faible retard de croissance estimé sur ce lot (par rapport à la croissance moyenne maximale observée) soit dû à cet épisode infectieux (Fledelius *et al.* 2005). Il est également possible que cet épisode infectieux ait eu un impact non négligeable sur la calcification du squelette des jeunes tortues.

D'autre part, il existe d'autres causes de calcification focale viscérale que l'hypercalcémie chronique. On sait déjà qu'une supplémentation trop importante en vitamine D3 peut être à l'origine de calcifications ectopiques chez les reptiles (Klaphake 2010). Ce pourrait avoir été le cas dans cette étude : le complément vitaminé utilisé ajoute 400 UI de vitamine D_3 / kg MB à la ration, soit 2 000 à 4 000 UI / kg MS, ce qui est supérieur aux doses recommandées qui sont de 200 à 2 000 UI / kg MS chez des reptiles adultes.

Il ressort de cette étude qu'une supplémentation en calcium est indispensable, avec des aliments aussi pauvre en calcium, afin d'éviter de provoquer une ostéofibrose d'origine alimentaire chez les jeunes sujets. Tandis qu'une dose trop élevée, comme dans le cas du lot (3) à un effet délétère sur la santé des jeunes tortues (Fledelius *et al.* 2005).

a) Besoins en calcium et en magnésium

Chez le rat, il a été démontré qu'une carence en magnésium pouvait être à l'origine de dépôts de calcium, notamment au niveau du cœur et des reins (Heggtveit,

Herman, Mishra 1964). Le mécanisme à l'origine de ce phénomène serait lié à une diminution significative de l'activité et du nombre d'ostéoblastes, associées à une diminution de la concentration sérique en parathormone (PTH), ce qui induit une augmentation de la calcémie du fait du découplage entre ostéolyse et ostéosynthèse (Jones *et al.*, 1980; Rude *et al.* 1999).

Dans l'expérience décrite ci-dessus, les tortues étaient supplémentées avec un supplément minéral contenant 0,05g de magnésium par kg de végétaux (MB), ce qui équivaut à la quantité de magnésium présent dans les rations proposées par certains auteurs et présentées comme étant équilibrées (Boyer et Boyer 2006).

Aussi, l'apport en magnésium dans cette expérience ne peut expliquer les résultats observés.

b) Besoins en calcium et hibernation

Une autre explication aux résultats de cette étude pourrait être dans les conditions d'entretiens des tortues. En effet, en comparant la densité osseuse de *Testudo hermanni boettgeri* juvéniles par radiographie, il a été noté qu'une tortue ayant hiberné durant son premier hiver présente une radio opacité osseuse plus marquée qu'une tortue n'ayant pas hiberné, avec un même apport d'environ 1,7 mg/kg de MB et un ratio Ca : P de 3,25 (Diez, Vanstrazeele 2009). Cette période de repos, au cours de laquelle le métabolisme des tortues est ralenti à son minimum pourrait donc favoriser une répartition adéquate du calcium même avec un apport moindre que dans l'expérience de Fledelius.

2. Apports recommandés en phosphore

Les apports recommandés en phosphore dans la ration des reptiles sont généralement de 0,5 à 0,8% de la MS, avec une limite haute à 1,6%. (Donoghue, 2006). Généralement, les apports en phosphore sont présentés en même temps que les apports en calcium, via le ratio phosphocalcique, du fait de la régulation de l'homéostasie calcique.

Cet équilibre serait idéalement à rapprocher, chez les individus en croissance, au ratio phosphocalcique corporel, soit un ratio Ca/P de 2,4 : 1 chez les tortues du désert (Barboza, 1995b). Chez les tortues grecques, ce ratio serait plus de l'ordre de 2 à 2,2 pour 1 à partir de la quatrième semaine en faveur du calcium, bien que chez les jeunes de moins de 30 g ce ratio soit inférieur à 2 (Lapid *et al.*, 2005).

D'autres auteurs recommandent une alimentation ayant un ratio phosphocalcique de 1,5 à 2,0 pour 1, afin de se rapprocher du ratio calcium phosphore de 2 pour 1 présent dans la matière osseuse, tout en précisant que les jeunes ainsi que les

femelles en ponte doivent avoir accès à une source de nourriture plus riche en calcium que la ration d'entretien d'un adulte (Fledelius *et al.* 2005).

En ce qui concerne les tortues sauvages, l'alimentation des tortues méditerranéennes dans la nature consiste selon les auteurs presque exclusivement en des plantes dont les feuilles, les fleurs ou parfois les baies ont un bon équilibre phosphocalcique (autour de 2 : 1) (Liesegang *et al.*, 2007).

3. Apports recommandés en potassium

Selon Oftedal et Allen, une ration riche en potassium (3,8% de la matière sèche) ne permet pas d'obtenir une balance azotée, même avec une ration riche en azote (3,2% de la matière sèche) positive chez de jeunes tortues (Oftedal et Allen, 1996).

De nombreuses plantes contiennent beaucoup de potassium. Or, à la différence des Mammifères herbivores, les reptiles n'ont pas la possibilité de concentrer leurs urines et contrairement aux iguanes et à certaines lézards, les tortues terrestres ne possèdent pas de glandes à sel permettant d'excréter ce potassium excédentaire. De ce fait, la seule possibilité pour les tortues d'éliminer cet ion est l'excrétion de potassium sous forme d'urates (Oftedal et Allen, 1996). La teneur en cet ion dans l'alimentation est donc à minorer au maximum.

4. Apports recommandés en iode

L'iode joue un rôle très important dans le métabolisme puisqu'il est un composant essentiel à la formation des hormones thyroïdiennes : la tyroxine (T_4) et la triiodothyronine (T_3). Un déficit en iode dans l'alimentation ou la présence d'éléments empêchant leur absorption peut être à l'origine d'un goitre hypothyroïdien d'origine nutritionnelle associé à des retards de croissance, à des troubles cutanés ou à une mortalité accrue (Donoghue et Langenberg, 1996; Donoghue, 2006).

Quelques cas rapportés de goitre hypothyroïdiens dus à une carence en iode semblent suggérer un besoin plus important en iode chez les tortues de race géantes comme les tortues des Galápagos (*Chelonoidis nigra*) ou de l'Aldabra (*Aldabra chelys*) (Donoghue, Langenberg 1996; Donoghue 2006).

Cependant, un excès d'apport en iode mène également à la formation d'un goitre en cas d'intoxication chronique (Donoghue et Langenberg, 1996; Donoghue, 2006).

Bien que l'intervalle de sécurité lors d'une complémentation en iode soit inconnu chez les Reptiles, la dose journalière recommandé par Donoghue est de 0,3 µg/kg, soit moins d'un tiers de la dose recommandée chez l'homme (Donoghue et Langenberg, 1996; Donoghue, 2006).

Chez les Mammifères, l'iode est absorbé au niveau de l'intestin grêle. Seuls 30% de l'iode absorbé sont utilisés par la thyroïde, le reste étant éliminé principalement par voie urinaire (Donoghue, 2006).

G. Les besoins en vitamines

1. Caroténoïdes et vitamine A

Les caroténoïdes représentés par la lutéine ou la zéaxanthine sont des pigments liposolubles jaunes ou oranges qui font partie des nutriments dit essentiels puisque ne pouvant pas être synthétisés par l'organisme. Issus de diverses plantes, algues et même de certaines bactéries ou champignons, ces pigments ont une place importante dans la croissance et la vie de l'animal, notamment en stimulant l'activité antioxydante et le système immunitaire, à la fois humoral et cellulaire. De plus, un apport suffisant permet le développement de la pigmentation de la carapace dont les ornements semblent jouer un rôle important dans le comportement sexuel des tortues (Pellitteri-Rosa *et al.* 2010).

Les caroténoïdes sont de plus des précurseurs essentiels pour la formation de vitamine A, nécessaire à de nombreuses fonctions vitales comme la différentiation cellulaire, la croissance de l'animal, la vision et la spermatogénèse (Pellitteri-Rosa *et al.* 2010).

Les besoins journaliers en vitamine A (en équivalent rétinol) sont estimés à 400 UI par kg de poids vif (Swart 2009) et les recommandations concernant la teneur en rétinol dans la ration d'un reptile sont de 1 500 à 10 000 UI/kg MS (Donoghue 2006).

L'hypovitaminose A est plus fréquente chez les tortues aquatiques que chez les tortues terrestres. Chez ces dernières, l'hypervitaminose est plus fréquente, les signes cliniques (anorexie, desquamation, amincissement cutané et érythème) apparaissent vers 200 000 UI/kg MS chez les tortues terrestres complémentées à tort en vitamine A (Donoghue 2006).

Par ailleurs, une adjonction bi-hebdomadaire d'un complément en vitamine A (dose non donnée par l'auteur) à la nourriture de jeunes *TuestudoHermanni* pendant 6 mois a été suffisante pour provoquer la mort de 85% des tortues (Swart 2009).

De ce fait, il est déconseillé de complémenter en vitamine A une tortue herbivore.

2. Vitamine D_3

La vitamine D_3 joue un rôle très important dans l'homéostasie calcique sous forme active de calcitriol (Figure 17 : Schéma récapitulatif de l'homéostasie calcique).

Les recommandations en vitamine D_3 pour les reptiles sont de 200 à 2000 UI/kg MS avec une dose maximale tolérée de 5000 UI/kg de MS. En effet, un excès de vitamine D3 entraine des calcifications ectopiques dans les tissus mous et notamment au niveau rénal (Donoghue 2006).

Cependant, les reptiles herbivores ne trouvent que peu de cholécalciférol dans leur alimentation (hors compléments) et la majeure partie de la vitamine D_3 nécessaire doit être synthétisée à partir de cholestérol (Figure 20 : Voie de formation de calcitriol).

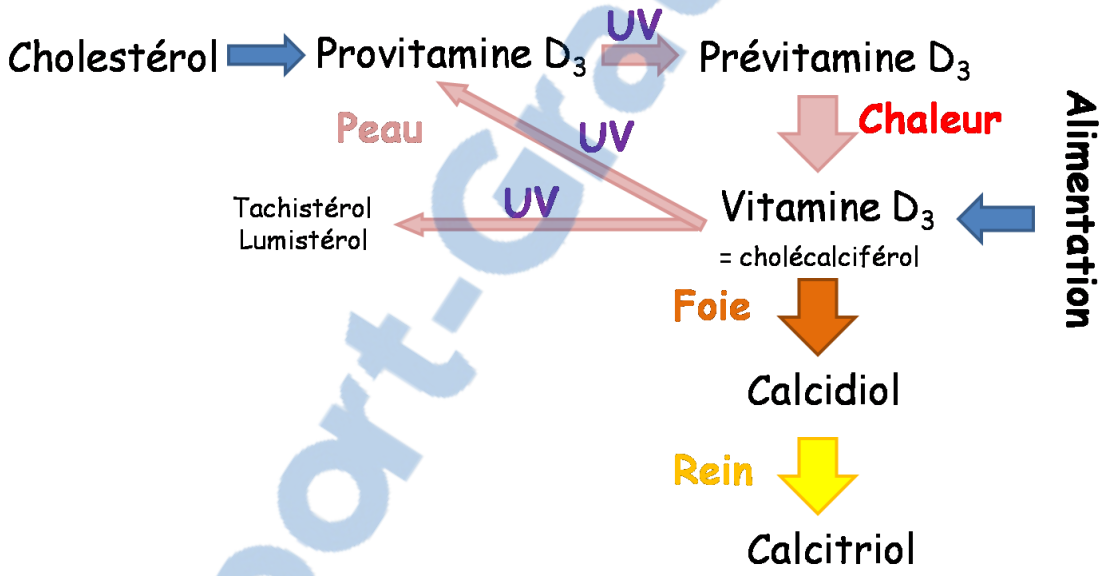

Figure 20 : Voie de formation de calcitriol chez les reptiles (schéma réalisé à partir de Klaphake 2010)

La provitamine D_3 (7-déhydrocholestérol) est convertie au niveau de la peau en prévitamine D_3 sous l'action de rayonnement ultra-violet B (longueur d'onde de 280 à 315 nm) et d'UVA (longueur d'onde de 315 à 400 nm). Toujours au niveau de la peau, cette prévitamine D_3 est isomérisée en cholécalciférol (Klaphake 2010). Cette étape essentielle est la raison pour laquelle l'usage d'une lampe UV fonctionnelle et bien orientée est aussi indispensable à l'entretien de tortues terrestres en captivité que le contrôle de la température avec, généralement, l'utilisation d'une lampe chauffante.

En cas d'excès d'apport en cholécalciférol, le processus inverse peut cataboliser cette vitamine D_3 excédentaire en provitamine D_3 ou bien en tachistérol et lumistérol qui sont éliminés comme déchets par l'organisme. Cependant cette voie

Rapport-Gratuit.com

d'échappement est limitée et ne peut suffire dans le cas d'un apport trop important en vitamine D3 par le biais de l'alimentation (Klaphake 2010).

Dans le foie, le cholécalciférol est hydrolysé en calcidiol (25-hydroxycholécalciférol) qui est lui-même hydrolysé au niveau du rein pour devenir le calcitriol (1,25-dihydroxycholécalciférol), forme active de la vitamine D_3.

IV. Application

Le tableau suivant (tableau 19) reprend les diverses relations obtenue d'après les diverses études sur les apports recommandés qui serviront dans cette dernière partie à l'élaboration d'une ration ménagère.

Tableau 19 : Tableau récapitulatif des besoins nutritionnels et des principales recommandations

Capacité d'ingestion *(g MS/ j)*	MS Ingérée (g/j) = k_A x 3 PV ^{0,85} (kg) / B Avec k_A = 0,5 à 2 en fonction de l'encombrement B = effet masse
Besoins en eau *(mL/ j)*	Besoin hydrique (mL) = 20,6 PV ^{0,84}(kg)
Besoin énergétique *(kcal/ j)*	= k x 9,4 PV ^{0,75}/ 4,1868 Avec k = 1 à 4 en fonction de l'activité (activité normale = 2)
Besoin protéique *(g PB/ j)*	= 0,07xBE (kcal) = 0,35PV ^{0,8} (kg) chez l'adulte } Valeurs sensiblement identiques = 0,60 PV (kg) chez les juvéniles
Besoin en calcium *(mg Ca/ j)*	= 3 x BE (kcal)
Teneur en calcium *(% MS)*	0,6% < % Ca < 1,5% (MS)
Ratio phosphocalcique	Ca/P > 1 Optimum à 2
Teneur en fibres *(% MS)*	> 12% MS Optimum à 20-30 % chez les adultes

A. Tableau de valeur nutritionnelles de divers aliments

Pour les données (A et B) issues d'études humaines (Gouvernement du Canada 2005; Souci *et al.*; 2007), la valeur énergétique de l'aliment est l'énergie métabolisable pour l'homme, calculée selon l'équation suivante :

Energie (kcal/g) = 4 x protéines + 4 x Glucides + 9 x Matière grasse +2 x Fibres.

Dans le cas des valeurs de plantes fourragères issus des tables INRA (C), la valeur énergétique est l'énergie brute de la plante (INRA 2010), soit :

Energie (kcal/g) = 5,7 x protéines + 4,2 x Glucides + 9,5 x Graisses.

Dans les deux cas, la valeur énergétique donnée surestime l'énergie métabolisable pour une tortue herbivore présente dans l'aliment. Pour cette raison, il parait judicieux d'appliquer un facteur correctif (0,9) aux valeurs énergétiques des végétaux lors du calcul d'une ration.

Tableau 20 : Valeurs nutritionnelles de différentes plantes (d'après Gouvernement du Canada 2005; Souci, Fachmann, Kraut 2007; INRA 2010)

Aliment	Energie *kcal/gMB*	Energie *kcal/g MS*	Protéines *%MS*	Fibres *%MS*	Calcium *mg/gMB*	Calcium *%MS*	rapport Ca/P	Humidité *%BM*	
Banane	0,89	3,49	3,32	6,98	0,05	0,02	0,23	74,5	(A)
Brocoli	0,35	3,14	19,61	21,57	0,48	0,43	0,67	88,9	(A)
Carotte	0,26	3,08	8,31	30,76	0,35	0,30	0,97	88,2	(B)
Céleri	0,15	2,08	16,67	35,42	0,8	1,11	1,67	92,8	(B)
Champignon	0,22	2,61	43,48	13,04	0,04	0,04	0,04	91,5	(A)
Chénopode Bon-Henri	0,38	2,15	36,89	38,59	1,3	0,73	1,26	82,3	(B)
Chicorée	0,16	2,71	20,68	21,36	0,26	0,44	1,00	94,1	(B)
Choufleur	0,25	2,65	20,41	18,37	0,23	0,24	0,52	90,8	(A)
Chou vert	0,24	2,43	27,03	18,92	0,46	0,46	1,89	90,0	(A)
Colza	0,49	3,86	19,80	16,90	2,03	1,60	4,00	87,3	(C)
Concombre	0,11	2,68	15,00	13,50	0,16	0,40	1,07	96,0	(B)
Courgette	0,20	3,08	31,23	16,62	0,25	0,38	0,86	93,5	(B)
Cresson	0,17	2,62	24,62	22,62	1,8	2,77	2,81	93,5	(B)
Endive	0,14	2,06	25,76	17,96	0,54	0,80	1,00	93,2	(B)
Epinard	0,22	2,59	37,04	25,93	0,97	1,15	1,94	91,6	(A)
Fenouil (feuilles)	0,24	1,71	17,36	29,93	1,09	0,78	2,14	86,0	(B)
Fraise	0,32	3,03	11,24	21,35	0,15	0,15	0,65	89,4	(A)
Haricot vert	0,33	3,14	22,76	18,00	0,64	0,61	1,78	89,5	(B)
Laitue	0,11	1,93	20,88	25,26	0,21	0,37	0,91	94,3	(B)
Laitue frisée	0,15	2,37	26,32	21,05	0,36	0,55	1,24	93,6	(A)
Laitue iceberg	0,14	2,16	27,03	18,92	0,17	0,27	0,83	93,6	(A)
Laitue romaine	0,17	2,38	23,81	28,57	0,34	0,48	1,11	92,9	(A)
Lamier blanc	0,30	1,81	32,17	23,25	1,66	1,00	2,72	83,4	(B)
Luzerne floraison	0,64	4,43	16,80	33,30	2,38	1,65	6,60	85,6	(C)
Luzerne jeune pousse	0,64	4,44	24,60	20,10	2,38	1,65	3,67	85,6	(C)
Mâche	0,14	1,46	19,17	15,83	0,35	0,36	0,71	90,4	(B)
Mangue	0,64	3,21	4,78	9,09	0,10	0,05	0,91	79,9	(A)
Mauve	0,37	1,81	35,74	17,01	5,05	2,48	4,21	79,6	(B)

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Aliment	Energie *kcal/gMB*	Energie *kcal/g MS*	Protéines *%MS*	Fibres *%MS*	Calcium *mg/gMB*	Calcium *%MS*	rapport Ca/P	Humidité *%BM*	
Mouron des oiseaux	0,07	0,80	20,57	32,30	1,5	1,72	3,33	91,3	(B)
Orange	0,47	3,39	5,46	12,57	0,40	0,28	2,89	86,0	(A)
Papaye	0,39	3,49	4,46	15,66	0,24	0,22	4,50	88,8	(A)
Persil	0,50	2,76	24,48	23,48	1,75	0,97	2,01	82,0	(B)
Pissenlit	0,44	3,14	18,00	11,00	1,68	1,20	3,00	86,0	(B)
Poire	0,58	3,00	3,13	15,63	0,09	0,05	0,83	80,7	(A)
Poivron jaune	0,27	3,21	12,82	10,26	0,11	0,13	0,45	91,6	(A)
Poivron rouge	0,25	2,59	17,24	13,79	0,07	0,07	0,27	90,3	(A)
Poivron vert	0,20	2,58	16,13	19,35	0,10	0,13	0,44	92,4	(A)
Pomme	0,52	3,33	2,17	12,04	0,06	0,04	0,53	84,3	(A)
RG anglais (floraison)	0,83	4,22	9,60	31,50	1,00	0,51	2,03	80,3	(C)
RG anglais (jeune pousse)	0,72	4,38	22,30	19,70	0,91	0,55	1,22	83,5	(C)
Roquette	0,25	3,01	31,33	19,28	1,6	1,93	3,08	91,7	(B)
Sainfoin floraison	0,73	4,28	15,90	15,90	1,62	0,95	3,17	83,0	(C)
Tomate	0,18	2,93	13,33	20,00	0,10	0,16	0,40	93,9	(A)
Trèfle blanc végétatif	0,44	4,49	24,90	17,50	1,31	1,35	4,50	90,3	(C)
Trèfle violet végétatif	0,54	4,28	21,90	15,20	1,78	1,40	3,50	87,3	(C)
Vesce floraison	0,56	4,42	24,20	24,40	1,59	1,25	3,13	87,3	(C)

En observant les valeurs nutritionnelles des plantes, on remarque que la teneur en protéines des végétaux présentés est globalement assez élevée.

De plus, les plantes riches en calcium sont généralement les plus riches en protéines (Figure 21: Teneur en calcium en fonction de la teneur en protéines sur une série de végétaux) et devront donc être considérées à la fois comme sources de calcium et de protéines.

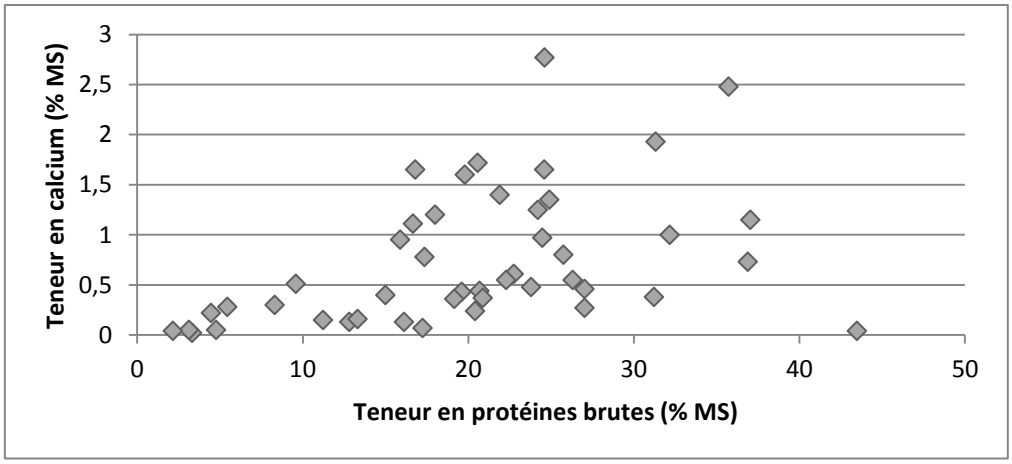

Figure 21: Teneur en calcium en fonction de la teneur en protéines sur une série de végétaux (graphique construit à partir des végétaux présentés dans le tableau 20)

Bien entendu, les valeurs reportées dans le Tableau 20 : Valeurs nutritionnelles de différentes plantes (d'après Gouvernement du Canada 2005; Souci, Fachmann, Kraut 2007; INRA 2010) ne sont données qu'à titre indicatif. Les valeurs nutritionnelles sont en effet extrêmement variables d'une plante à l'autre, en fonction de leur stade de maturité, des conditions dans lesquelles elles ont été cultivées ou bien des conditions de conservation (Hummel *et al.* 2009).

Par exemple, les pissenlits prélevés dans des rations d'un zoo allemand ont une teneur en fibres plus élevée que les pissenlits analysés par Souci en 2000 et qui étaient destinés à la consommation humaine. Cette différence est très probablement due au mode de production de ces deux plantes (Hummel *et al.* 2009).

B. Eléments à contrôler

Certaines plantes contiennent des éléments qui, en trop grande quantité, se révèlent néfastes pour la santé de l'animal. Cependant, on ne peut éviter toutes ces plantes lors de l'élaboration d'une ration. Il faudra donc en fonction de l'animal et de son état de santé faire des choix afin d'arriver à une ration équilibrée.

1. Plantes à oxalates

Les oxalates, en trop grande quantité, se lient au calcium et à d'autres minéraux (magnésium…), empêchant de ce fait leur absorption. Les végétaux riches en oxalates présentés dans le tableau 21 sont donc à limiter dans l'alimentation des tortues (Donoghue 2006).

Tableau 21 : Plantes contenant beaucoup d'oxalates (d'après Donoghue, 2006)

Plantes riches en oxalates
Epinard
Rhubarbe
Chou
Pommes de terre
Pois
Blettes
Persil
Chénopode blanc
Betterave (feuilles)

2. Plantes riches en substances goitrigènes

Certaines plantes sont riches en substances goitrigènes (tableau 22). Ces substances lient l'iode contenu dans l'alimentation et le rendent indisponible pour l'absorption, prédisposant ainsi, en cas de consommation trop fréquente de ces plantes, à un hypothyroïdisme d'origine nutritionnelle (Donoghue 2006).

Tableau 22 : plantes contenant des substances goitrigènes (d'après Donoghue, 2006)

Plantes riches en goitrigènes
Chou vert
Chou frisé
Moutarde (feuilles)
Navet
Rutabaga
Autres crucifères…

3. Plantes prédisposant à la formation de goutte

La goutte correspond au dépôt de cristaux d'urates au niveau des viscères et des surfaces articulaires. L'étiologie de cette affection comprend une alimentation trop riche en protéines et est souvent corrélée à une déshydratation (Donoghue et Langenberg, 1996; Stahl et Donoghue, 2010).

Chez les animaux prédisposés à cette affection ou en cours de traitement médical, un changement alimentaire est recommandé afin d'éviter les aliments riches en purines et à effet alcalinisant, afin de limiter le dépôt de nouveaux cristaux d'urates (Donoghue et Langenberg, 1996; Stahl et Donoghue, 2010).

Tableau 23 : Végétaux à éviter en cas de goutte

Aliments riches en purine	Aliments alcalins
Asperge Champignon	Betterave Choux frisé Epinards Feuilles de navet Fruits (excepté les prunes et cranberries) Pissenlit

C. Elaboration d'une ration ménagère

Afin d'illustrer les différentes étapes du calcul d'une ration ménagère, nous allons prendre pour exemple une tortue de 800g afin d'élaborer, pas à pas, sa ration.

1. Calcul des besoins nutritionnels

Les besoins nutritionnels ainsi que la capacité d'ingestion sont calculés dans le tableau suivant (tableau 24).

Tableau 24 : Calcul des besoins nutritionnels ainsi que de la capacité d'ingestion

Poids = 0,800 kg

Capacité d'ingestion (Ci)	k_a x 3 x PV ^{0,85} = 1 x 3 x 0,8 ^{0,85} = 2,48 g MS /j = 2,1 % PV
Besoin en énergie (bE)	k x 9,4 x PV ^{0,75} = 2 x 9,4 x 0,8 ^{0,75} = 15,90 kJ /j = 3,798 kcal/j
Besoin en protéines (bPB)	0,35 x PV ^{0,8} = 0,35 x 0,8 ^{0,8} = 0,293 g PB /j
Besoin en calcium (bCa)	3 x BE = 3 x 3,798 = 11,40mg Ca /j

2. Choix du mode de distribution

En utilisant la capacité d'ingestion calculée afin de prédire la quantité journalière d'aliment qui serait ingérée par les tortues si la nourriture était distribuée à volonté, on peut prévoir les caractéristiques que le mélange devra avoir (densité énergétique, densité protéique, densité calcique) afin qu'à saturation de la capacité d'ingestion, la couverture des besoins soit optimale.

Le tableau 25 présente les densités idéales en énergie, en protéine et en calcium afin de saturer la capacité d'ingestion pour différents poids de tortue, calculés suivant la formule suivante : Densité X (MS) = $\frac{\text{Besoin quotidien en X}}{\text{Capacité d'ingestion (MS)}}$

Tableau 25 : Densité idéal en nutriments calculée pour des tortues de poids croissant (calculs sur la base des équations reportés dans le tableau 19)

Poids	*kg*	0,100	0,500	1,000	1,500	2,000	2,500
Densité en énergie	*kcal/g MS*	1,88	1,60	1,50	1,44	1,40	1,37
Densité en protéine	*% MS*	13,1%	12,1%	11,7%	11,4%	11,3%	11,1%
Densité en calcium	*% MS*	0,57%	0,48%	0,45%	0,43%	0,42%	0,41%

En comparant ces caractéristiques avec la composition des plantes disponibles, on constate que des densités aussi basses en énergie et en protéines sont difficilement

atteignables si on cherche à couvrir de façon adéquate des besoins en calcium. En effet, comme vu dans le graphique 21 les végétaux riche en calcium (>0,57% de la MS) ont une densité en protéines également élevé (>15%).

Aussi, le choix est fait, dans cet exemple de création d'une ration, de privilégier la couverture stricte des besoins en limitant les quantités distribuées plutôt que de privilégier la saturation de la capacité d'ingestion en offrant une nourriture *ad libitum*.

3. Choix des aliments

Il s'agit de choisir maintenant parmi les aliments disponibles :

- une source de calcium et de protéines,

Aliment	Energie *kcal/g MB*	Energie *kcal/g MS*	Protéines *% MS*	Fibres *% MS*	Calcium *mg/g MB*	Calcium *% MS*	rapport Ca/P	Humidité *% BM*
Roquette	0,25	3,01	31,33	19,28	1,6	1,93	3,08	91,7

- une source de fibres pauvre en protéine,

Aliment	Energie *kcal/g MB*	Energie *kcal/g MS*	Protéines *% MS*	Fibres *% MS*	Calcium *mg/g MB*	Calcium *% MS*	rapport Ca/P	Humidité *% BM*
Carotte	0,26	3,08	8,31	30,76	0,35	0,30	0,97	88,2

- un aliment qui soit à la fois pauvre en protéines et en énergie afin d'augmenter la matière sèche ingérée.

Aliment	Energie *kcal/g MB*	Energie *kcal/g MS*	Protéines *% MS*	Fibres *% MS*	Calcium *mg/g MB*	Calcium *% MS*	rapport Ca/P	Humidité *% BM*
Concombre	0,11	2,68	15,00	13,50	0,16	0,40	1,07	96,0

Remarque : Ce calcul de ration est conçu pour une ration élaborée à partir de végétaux de qualité humaine. L'utilisation de fourrages sec, comme du foin de basse valeur énergétique, serait intéressante, dans la conception d'une ration ménagère, afin d'être plus proche de la densité énergétique idéale (Tableau 25 : . Cependant, avec de tels aliments, secs et riches en fibres, la digestibilité des protéines ainsi que de l'énergie métabolisable serait bien inférieure à celle des légumes utilisés ici.

De plus, on ne connait pas la digestibilité d'un mélange de végétaux frais et sec. Une étude menée sur la digestibilité d'un mélange de végétaux frais et de fourrage sec semble nécessaire afin de pouvoir estimer l'énergie métabolisable ainsi que la digestibilité apparente de la matière azotée d'un tel mélange.

4. Calcul de la ration

Dans les calculs suivants, pour simplifier la notation, les aliments seront identifiés par les abréviations suivantes :

- $\%A_i$ = proportion de l'aliment i dans la ration
- E_i = teneur en énergie de l'aliment i (kcal/g MS)
- PB_i = teneur en protéines brutes de l'aliment i (% MS)
- F_i = teneur en fibres de l'aliment i (% MS)
- Ca_i = teneur en calcium de l'aliment i (mg/g MB)
- $Ca\%_i$ = teneur en calcium de l'aliment i (% MS)
- CaP_i = rapport phosphocalcique de l'aliment i
- H_i = humidité de l'aliment i (%)

Le calcul de la quantité à distribuer a été basé sur l'apport strict en énergie pour satisfaire des besoins énergétiques. Les teneurs en énergie métabolique des végétaux ont été pondérés par un facteur 0,9 afin de prendre en compte le fait que la digestibilité de l'énergie estimée chez les reptiles est inférieure à celle estimée chez l'homme.

Cependant, afin de prendre en compte la possibilité que les aliments fournis soient plus digestes que ne le prévoient les coefficients donnés par Donoghue et, pour tenir compte le fait que les tortues ont souvent un apport trop important en énergie en captivité, il a été décidé arbitrairement de restreindre de 10% l'apport d'énergie par rapport aux besoins théoriques calculés.

Le mode de calcul proposé ici fonctionne par tâtonnement en jouant sur la proportion de chaque aliment (cases jaunes sur le tableau 26) tout en surveillant les excès de nutriment et la teneur en fibre, calcium et phosphore. Cette méthode est certes moins élégant que par l'élaboration d'un système d'équation à trois inconnues avec comme paramètre les besoins en énergie, en protéines et en calcium, mais permet plus facilement de faire des ajustements, en autorisant par exemple un excès de calcium.

Tableau 26 : Exemple d'une feuille de calcul permettant l'élaboration d'une ration pour une tortue de 800 g.

Poids	Besoin en énergie	Besoin en protéines	Besoin en énergie
0,8 kg	3,80 kcal/j	0,29 gPB/j	11,40 mg Ca/j

% A_n	Aliment	Energie *kcal/g MB*	Energie *kcal/g MS*	Protéines *% MS*	Fibres *% MS*	Calcium *mg/g MS*	Calcium *% MS*	Rapport Ca/P	Humidité *% BM*	Poids *g MB*
50%	Roquette	0,25	3,01	31,33	19,28	19,28	1,93	3,08	91,7	**8,0**
10%	Carotte	0,26	3,08	8,31	30,76	2,97	0,3	0,97	88,2	**1,1**
40%	Concombre	0,11	2,68	15	13,5	4,00	0,4	1,07	96	**13,1**
	pR = 1,32 g MS								**Total =**	**22,2 g MB**

Excès en énergie	Excès en protéines	Excès en calcium
-0,38 kcal	0,003 g	3,79 mg
Soit -10,0% bE	Soit 1,2% bPB	Soit 33,3% bCa

Teneur en Fibres	Teneur en Calcium	Ratio Ca / P
18%	1,16%	2,34
> 14%	*> 0,6% et < 1,2%*	*> 1*

Une fois qu'une série de proportions est entré dans le tableur, le poids de la ration (et donc de chaque aliments est calculé sur la base de l'énergie.

pR = Poids de la ration (g MS)
= (bE * 90%) / [(%A_1*E_1+%A_2*E_2+%A_3*E_3)*90%]

<u>Remarque</u> : La quantité d'aliment distribué a été fixée ici par calcul au poids (MS) de mélange de végétaux nécessaire pour couvrir les besoins en énergie. Il est bien entendu possible de modifier manuellement cette quantité, et par exemple de tolérer un léger excès d'énergie pour couvrir un autre besoin.

Sont calculés, en parallèle dans le même tableur (tableau 26), les paramètres suivants qui permettent de vérifier si la ration distribuée est ou non équilibrée.

Excès d'énergie de la ration (kcal)
= pR* (%A_1*E_1+ %A_2*E_2+ %A_3*E_3) * 90% - bE
= 10% bE [puisque l'énergie définit ici la quantité à apporter]

Excès de protéines de la ration (g MS)
= pR*(%A_1*PB_1+%A_2*PB_2+%A_3*PB_3) – bPB [à minimiser]

Excès de calcium de la ration (mg MS)
= pR*[%A_1*Ca_1 / (1 – H_1/100)+%A_2*Ca_2 / (1 – H_2/100) +%A_3*Ca_3 / (1 – H_3/100)] – bCa

Sont également calculés, à titre de vérification, la teneur en fibres, la teneur en calcium et le ratio phospho-calcique en faisant la moyenne pondérée du mélange.

Teneur en fibres de la ration (% MS)

$= \%A_1*F_1+\%A_2*F_2+\%A_3*F_3$

Teneur en calcium de la ration (% MS)
$= \%A_1*Ca\%_1+\%A_2*Ca\%_2+\%A_3*Ca\%_3$

Ratio phosphocalcique de la ration
$= (\%A_1*Ca_1+\%A_2*Ca_2+\%A_3*Ca_3) / (\%A_1*Ca_1 / CaP_1+\%A_2*Ca_2 / CaP_2 +\%A_3*Ca_3 / CaP_3)$

Il ne reste plus à modifier dans le **Erreur ! Source du renvoi introuvable.** les roportions des différents aliments (% A_n) afin de limiter l'excès de protéines tout en veillant à couvrir les besoins en calcium.

On vérifie enfin que la teneur en fibres est suffisante, de même que la teneur en calcium et que le ratio phosphocalcique est strictement supérieur à 1 et s'approche du ratio idéal Ca/P = 2.

Cela nous donne une ration journalière finale de 13,1 g de concombre, 8 g de roquette, et 1,1 g de carotte.

Bien entendu, cette méthode de calcul n'est qu'une proposition élaborée sur la base d'une compilation bibliographique. Il serait intéressant par la suite de mettre en pratique cette méthode afin notamment de vérifier l'impact d'un rationnement sur les tortues gardées en captivité. Il faudrait notamment pouvoir vérifier si la quantité distribuée est belle et bien ingérée dans sa totalité.

D. Aliments industriels pour tortues terrestres

Il est possible de trouver dans les animaleries des aliments industriels dits « pour tortues terrestres » qui semble intéressant de part leur praticité d'emploi. Le tableau ci-dessus donne la composition des différents aliments industriels que l'on peut trouver dans le commerce, et destinés aux tortues (Maccolini, 2010).

L'énergie métabolisable a été calculée d'après les composants avec l'équation suivante : Energie (kcal/g) = 3,5 x protéines +3,5 x Glucides +8,5 x Graisses +2 x Fibres (cf Tableau 8 : Energie métabolisable des différents constituants de la ration chez la tortue (d'après Donoghue, Langenberg, 1996) p.58).

Rapport-Gratuit.com

Tableau 27 : Valeurs nutritionnels d'aliments industriels vendus en animalerie en France (d'après Maccolini 2010)

Nom du produit	Energie métabolisable *kcal/g*	Protéines brutes *%MS*	Fibres brutes *%MS*	Humidité *%MB*	Ca%MS	Ca/P
BEAPHAR ® pour tortues terrestres adultes	3,50	10,9	13,1	8,5		
EXO TERRA ® Alimentation complète pour tortues terrestres et tortues boîtes adultes	3,22	20	12,2	10	1	1,5
MAZURI ® reptiles folivores	3,14	26,3	14,2	12,5	1,18	1,53
SERA ® Raffy Vital, aliment pour tortue terrestre et reptile herbivore	2,98	19,4	8,5	6	1,8 à 2,6	1,7 à 4,8
TETRA FAUNA ® tortoise	2,43	10	24,4	10		
T REX ® Super foodTortoiseDust	3,09	14,1	16,3	8	2,5 à 2,9	3,3 à 3,9
T REX ® Tortoise Dry Formula	2,85	8,9	15,5	10		
VITAKRAFT ® Vita Terra Turtle	3,41	14,5	11	9,5	1,5	1,8
ZOO MED ® Natural Grasslad Tortoise Food	2,76	10,3	29,9	13	1 à 1,5	2,25 à 3,25

Comme on peut le constater, la teneur en fibres est relativement faible. De plus, la densité énergétique des granulés est relativement élevée, ce qui est dû à la teneur importante en matières grasses de ces concentrés (Maccolini, 2010).

La teneur en protéines brutes est dans la plupart des cas en dessous des recommandations de Donoghue (14 à 35% de la MS). Cependant, compte tenu du fait que les besoins protéiques chez les chéloniens semblent bien inférieurs aux besoins calculés par Donoghue, la densité protéique de ces granulés parait tout à fait adéquate à condition toutefois d'être suffisamment appétents pour être ingérés à saturation de la capacité d'ingestion (tableau 25 p.99).

Enfin, l'auteur de cette thèse note que ces aliments sont excessivement complémentés en vitamine A, avec des valeurs dans la plupart des cas supérieures à 10 000 UI/kg MS, qui est la limite haute des apports recommandés et allant jusqu'à 30 000 UI/kg MS (Maccolini 2010).

V. Conclusion

La nutrition est une part très importante de l'entretien d'un animal en captivité. Pourtant, ce domaine est encore mal connu dans de nombreuses espèces nommées aujourd'hui « Nouveaux Animaux de Compagnie ».

Par rapport aux autres NAC, les tortues terrestres herbivores sont depuis longtemps maintenues en captivité par l'homme, cependant les connaissances sur leur alimentation restent fragmentaires et incomplètes à ce jour.

La plupart des études disponibles à ce jour sur le sujet se concentrent sur une espèce en particulier : *Gopherus agassizii*. En effet, en 1989, face aux preuves d'une chute importante de la population de tortues du désert (*Gopherus agassizii*) dans le désert de Mojave, potentiellement due à un changement de la flore à la suite du pâturage par le bétail, le service « Fish and Wild life » aux Etats Unis a mis en place un programme de recherche sur les besoins nutritionnels de cette espèce.

Ce programme de recherche est à l'origine de la grande majorité des articles traitant de la physiologie digestive ainsi que des besoins nutritionnels chez les chéloniens. Cela implique malheureusement que les données utilisées dans ce travail de synthèse bibliographique ont, pour la plupart, été récoltée [2]dans des études concernant une unique espèce, vivant dans des conditions environnementales bien particulières, avec un nombre très limité de végétaux testés.

Avec les réserves susmentionnées, en extrapolant à d'autres tortues des données issues de ces études et d'autres d'études menées sur d'autres espèces de vertébrés, il a été possible d'esquisser un modèle de calcul de ration ménagère pour des tortues terrestres herbivores détenues en captivité. Le modèle devra néanmoins être mis en pratique afin de vérifier sa pertinence clinique.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE

Université Paul Sabatier TOULOUSE III

AGREMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussignée, ***Nathalie PRIYMENKO***, Enseignant-chercheur, de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de ***MORIN Nicolas*** intitulée ***« Alimentation des tortues terrestres herbivores »*** et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

Fait à Toulouse, le 17 Novembre 2014
Dr Nathalie PRIYMENKO
Enseignant chercheur
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Vu :
Le Directeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
Professeur Alain MILON

Vu :
Le Président du jury :
Professeur Claude MOULIS

Vu et autorisation de l'impression :
Le Président de l'Université Paul Sabatier
Professeur Bertrand MONTHUBERT
Par délégation, la Vice-Présidente du CEVU
Madame Régine ANDRÉ OBRECHT

M. MORIN Nicolas
a été admis(e) sur concours en : 2009
a obtenu son diplôme d'études fondamentales vétérinaires le : 25/06/2013
a validé son année d'approfondissement le : 23/10/2014
n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider.

VI. Bibliographie

ARESCO, Matthew J. et GUYER, Craig, 1999. Growth of the tortoise Gopherus polyphemus in slash pine plantations of southcentral Alabama. *Herpetologica*. pp. 499–506.

BARBOZA, P. S., 1995a. Digesta passage and functional anatomy of the digestive tract in the desert tortoise (Xerobates agassizii). *Journal of Comparative Physiology B*. Vol. 165, n° 3, pp. 193–202.

BARBOZA, Perry S., 1995b. Nutrient balances and maintenance requirements for nitrogen and energy in desert tortoises (*Xerobates agassizii*) consuming forages. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. Vol. 112, n° 3, pp. 537–545.

BAUMONT, R., PRACHE, S., MEURET, M. et MORAND-FEHR, P., 2000. How forage characteristics influence behaviour and intake in small ruminants: a review. *Livestock Production Science*. Vol. 64, n° 1, pp. 15–28.

BJORNDAL, Karen A., BOLTEN, Alan B. et MOORE, John E., 1990. Digestive Fermentation in Herbivores: Effect of Food Particle Size. *Physiological Zoology*. Vol. 63, n° 4, pp. 710‑721.

BJORNDAL, Karen A., 1989. Flexibility of digestive responses in two generalist herbivores, the tortoises Geochelone carbonaria and Geochelone denticulata. *Oecologia*. Vol. 78, n° 3, pp. 317–321.

BOYER, Thomas H. et BOYER, Donal M., 2006. Chapter 7 - Turtles, Tortoises, and Terrapins. In : *Reptile Medicine and Surgery (Second Edition)*. Saint Louis : W.B. Saunders. pp. 78‑99.

BUDÓ, Joan, CAPALLERAS, Xavier, FÈLIX, Jenar et FONT, Joan, 2009. Aportacions sobre l'estudi de l'alimentació de la tortuga mediterrània Testudo hermanni hermanni (Gmelin, 1789) a la serra de l'Albera (Catalunya). *Butlletí de la Societat Catatalana d'Herpetologia*. Vol. 18, pp. 109–115.

CAMPBELL, James W., 1995. Excretory nitrogen metabolisme in reptiles and birds. In : *Nitrogen Metabolism and Excretion*. pp. 147‑178.

CHITTY, John et RAFTERY, Aidan, 2013a. Biology. In : *Essentials of Tortoise Medicine and Surgery*. John Wiley & Sons, Ltd. pp. 1-40.

CHITTY, John et RAFTERY, Aidan, 2013b. Husbandry. In : *Essentials of Tortoise Medicine and Surgery*. John Wiley & Sons, Ltd. pp. 41-53.

COUDRAY, C, BELLANGER, J, CASTIGLIA-DELAVAUD, C, RÉMÉSY, C, VERMOREL, M et RAYSSIGNUIER, Y, 1997. Effect of soluble or partly soluble dietary fibres supplementation on absorption and balance of calcium, magnesium, iron and zinc in healthy young men. *European Journal of Clinical Nutrition*. Vol. 51, n° 6, pp. 375‑380.

DIEZ, M. et VANSTRAZEELE, B., 2009. Effects of two levels of energy allowances and of hibernation on growth in hatchling Testudo hermanni boettgeri. *Zoo Animal Nutrition*. Vol. 4, pp. 117‑130.

DONOGHUE, Susan et LANGENBERG, Julie, 1996. Chapter 14 - Nutrition. In : *Reptile Medicine and Surgery*. Saint Louis : W.B. Saunders. pp. 148‑174.

DONOGHUE, Susan, 1998. Nutrition of pet amphibians and reptiles. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine* Vol. 7. No. 3. pp. 148–153.

DONOGHUE, Susan, 2006. Chapter 18 - Nutrition. In : *Reptile Medicine and Surgery (Second Edition)*. Saint Louis : W.B. Saunders. pp. 251‑298.

FLEDELIUS, B., JØRGENSEN, G. W., JENSEN, H. E. et BRIMER, L., 2005. Influence of the calcium content of the diet offered to leopard tortoises (Geochelone pardalis). *The Veterinary Record*. Vol. 156, n° 26, pp. 831‑835.

FRANZ, Ragna, HUMMEL, Jürgen, MÜLLER, Dennis W.H., BAUERT, Martin, HATT, Jean-Michel et CLAUSS, Marcus, 2011. Herbivorous reptiles and body mass: Effects on food intake, digesta retention, digestibility and gut capacity, and a comparison with mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. Vol. 158, n° 1, pp. 94‑101.

GIRLING, Simon J. et RAITI, Paul, 2004. *BSAVA Manual of Reptiles*. 2nd Edition edition. Quedgeley England : British Small Animal Veterinary Association. 392 p.

GOUVERNEMENT DU CANADA, 2005. Valeur nutritive de quelques aliments usuels. Publication de Santé Canada

GROSS, Kathy L., YAMKA, Ryan M., KHOO, Christina, FRIENSEN, Kim G., JEWELL, Dennis E., SCHOENHERR, William D., DEBRAEKELEER, Jacques et ZICKER, Steven C., 2010. Macronutrients. In : *Small Animal Clinical Nutrition, 5th Edition*. 5th edition. Topeka, Kan. : Mark Morris Institute. pp. 49‑105.

HADJICHRISTOPHOROU, M. et GROVE, D.J., 1983. A study of appetite, digestion and growth in juvenile green turtle (Chelonia mydas L.) fed on artificial diets. *Aquaculture*. Vol. 30, n° 1–4, pp. 191‑201.

HAILEY, Adrian, 1997. Digestive efficiency and gut morphology of omnivorous and herbivorous African tortoises. *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 75, n° 5, pp. 787‑794.

HATT, Jean-Michel, CLAUSS, Marcus, GISLER, Ricarda, LIESEGANG, Annette et WANNER, Marcel, 2005. Fiber digestibility in juvenile Galapagos tortoises (Geochelone nigra) and implications for the development of captive animals. *Zoo Biology*. Vol. 24, n° 2, pp. 185‑191.

HAZARD, Lisa C., SHEMANSKI, Danielle R. et NAGY, Kenneth A., 2009. Nutritional Quality of Natural Foods of Juvenile Desert Tortoises (Gopherus agassizii): Energy, Nitrogen, and Fiber Digestibility. *Journal of Herpetology*. Vol. 43, n° 1, pp. 38‑48.

HEGGTVEIT, H. Alexander, HERMAN, Lawrence et MISHRA, Rajendra K., 1964. Cardiac Necrosis and Calcification in Experimental Magnesium Deficiency. *The American Journal of Pathology*. Vol. 45, n° 5, pp. 757‑782.

HUMMEL, Jürgen, BICKEL, D., ZIEGLER, T. et FIDGETT, A., 2009. Herbaceous forages as components in diets of herbivorous reptiles. *Zoo Animal Nutrition*. Vol. 4. pp. 105-115

IFTIME, Alexandru et IFTIME, Oana, 2012. Long term observations on the alimentation of wild Eastern Greek Tortoises Testudo graeca ibera (Reptilia: Testudines: Testudinidae) in Dobrogea, Romania. *Acta Herpetologica*. Vol. 7, n° 1, pp. 105–110.

INRA, 2010. *Alimentation des bovins, ovins et caprins: besoin des animaux, valeurs des aliments.*Versailles : Quae éditions. 312 p.

JACOBSON, Elliott, 2007. *Infectious Diseases and Pathology of Reptiles: Color Atlas and Text*. Édition : 1. Boca Raton, FL : CRC Press. 736 p.

JONES, J. E., SCHWARTZ, R. et KROOK, L., 1980. Calcium homeostasis and bone pathology in magnesium deficient rats. *Calcified Tissue International*. Vol. 31, n° 1, pp. 231‑238.

KLAPHAKE, Eric, 2010. A Fresh Look at Metabolic Bone Diseases in Reptiles and Amphibians. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*. Vol. 13, n° 3, pp. 375‑392.

LAGARDE, Frédéric, BONNET, Xavier, CORBIN, Johanna, HENEN, Brian, NAGY, Ken, MARDONOV, Baktjior et NAULLEAU, Guy, 2003. Foraging behaviour and diet of an ectothermic herbivore: Testudo horsfieldi. *Ecography*. Vol. 26, n° 2, pp. 236–242.

LAPID, Ran H., NIR, Israel et ROBINZON, Boaz, 2005. Growth and body composition in captive Testudo graeca terrestris fed with a high-energy diet. *Applied Herpetology*. Vol. 2, pp. 201–209.

LAWRENCE, K. et JACKSON, O. F., 1982. Passage of ingesta in tortoises. *Veterinary Record*. Vol. 111, n° 21, pp. 492‑493.

LIESEGANG, A., HATT, J.-M., NIJBOER, J., FORRER, R., WANNER, M. et ISENBÜGEL, E., 2001. Influence of different dietary calcium levels on the digestibility of Ca, Mg, and P in captive-born juvenile Galapagos giant tortoises (*Geochelone nigra*). *Zoo Biology*. Vol. 20, n° 5, pp. 367–374.

LIESEGANG, A., HATT, J.-M. et WANNER, M., 2007. Influence of different dietary calcium levels on the digestibility of Ca, Mg and P in Hermann's tortoises (Testudo hermanni). *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*. Vol. 91, n° 11-12, pp. 459‑464.

MACCOLINI, Edouard, 2010. *Etude comparative des aliments industriels pour Chéloniens disponibles en France*. Thèse de doctorat vétérinaire. Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon. pp.86-93.

MADER, Douglas R, 2006. *Reptile medicine and surgery*. St. Louis, Mo. : Saunders Elsevier. 1242 p.

MANS, Christoph, 2013. Clinical Update on Diagnosis and Management of Disorders of the Digestive System of Reptiles. *Journal of Exotic Pet Medicine*. Vol. 22, n° 2, pp. 141‑162.

MCARTHUR, Stuart, WILKINSON, Roger et MEYER, Jean, 2004. *Medicine and surgery of tortoises and turtles*. Oxford; Malden, MA : Blackwell Pub. 600 p.

MCMASTER, Megan K. et DOWNS, Colleen T., 2008. Digestive parameters and water turnover of the leopard tortoise. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. Vol. 151, n° 1, pp. 114‑125.

MEDICA, Philip A., BURY, R. Bruce et TURNER, Frederick B., 1975. Growth of the desert tortoise (Gopherus agassizi) in Nevada. *Copeia*. Vol. 1975, n°4, pp. 639–643.

MEIENBERGER, Christian, WALLIS, Ian R. et NAGY, Kenneth A., 1993. Food Intake Rate and Body Mass Influence Transit Time and Digestibility in the Desert Tortoise (Xerobates agassizii). *Physiological Zoology*. Vol. 66, n° 5, pp. 847‑862.

MUÑOZ, Anabel, SOLER, Joaquim et MARTÍNEZ-SILVESTRE, Albert, 2009. Aportaciones al estudio de la alimentación de Testudo hermanni hermannien el Parque Natural de la Sierra de Montsant. *Butlleti de la societat catalana d herpetologia*, n°18 pp. 109-132

NAGY, Kenneth A., HENEN, Brian T. et VYAS, Devesh B., 1998. Nutritional quality of native and introduced food plants of wild desert tortoises. *Journal of Herpetology*. pp. 260–267.

O'MALLEY, Bairbre, 2005. *Clinical Anatomy And Physiology Of Exotic Species: Struture and Function of Mammals, Birds, Reptiles, and Amphibians*. Edinburgh; New York : Saunders. 269 p.

OFTEDAL, Olav T. et ALLEN, Mary E., 1996. Nutrition as a major facet of reptile conservation. *Zoo Biology*. Vol. 15, n° 5, pp. 491‑497.

PELLITTERI-ROSA, D., SACCHI, R., GALEOTTI, P., MARCHESI, M. et FASOLA, M., 2010. Do Hermann's tortoises (*Testudo hermanni*) discriminate colours? An experiment with natural and artificial stimuli. *Italian Journal of Zoology*. Vol. 77, n° 4, pp. 481‑491.

PETERSON, Charles C., 1996. Ecological energetics of the desert tortoise (Gopherus agassizii): effects of rainfall and drought. *Ecology*. Vol. 77, No. 6 pp. 1831–1844.

REINHOLD, J., FARADJI, B., ABADI, P. et ISMAIL-BEIGI, F., 1976. Decreased absorption of calcium, magnesium, zinc and phosphorus by humans due to increased fiber and phosphorus consumption as wheat bread. *Journal of Nutrition*. Vol. 106, n° 4, pp. 493‑503.

RITZ, Julia, CLAUSS, Marcus, STREICH, W. Jürgen et HATT, Jean-Michel, 2012. Variation in Growth and Potentially Associated Health Status in Hermann's and Spur-Thighed Tortoise (*Testudo hermanni* and *Testudo graeca*): Growth and Health in Tortoises. *Zoo Biology*. Vol. 31, n° 6, pp. 705‑717.

RUDE, R., KIRCHEN, M., GRUBER, H., MEYER, M., LUCK, J. et CRAWFORD, D., 1999. Magnesium deficiency-induced osteoporosis in the rat: uncoupling of bone formation and bone resorption. *Magnesium research : official organ of the International Society for the Development of Research on Magnesium*. Vol. 12, n° 4, pp. 257‑267.

SADEGHAYOBI, Elham, BLAKE, Stephen, WIKELSKI, Martin, GIBBS, James, MACKIE, Roderick et CABRERA, Fredy, 2011. Digesta retention time in the Galápagos tortoise (Chelonoidis nigra). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. Vol. 160, n° 4, pp. 493‑497.

SCHILLIGER, Lionel, 2002. La corrélation « poids taille » chez les chéloniens. *Communication personnelle*. 17 décembre 2002

SOUCI, FACHMANN et KRAUT, 2007. *Food Composition Nutrition Tables Composition des Aliments Tableaux des Valeurs Nutritives* 7th edition. Stuttgart : Wissenschaftlic. 1364 p.

STAHL, Scott et DONOGHUE, Susan, 2010. Nutrition of Reptiles. In : *Small Animal Clinical Nutrition, 5th Edition*. Topeka, Kan. : Mark Morris Institute. pp. 1237‑1254.

STURKIE, Paul D., 2014. *Avian Physiology*. Springer New York. 423 p.

SWART, P., 2009. Nutrition of Chelonians. *Zoo Animal Nutrition*. 2009. Vol. 4, pp. 33‑43.

THEODOROU, M. K. et FRANCE, J., 2000. *Feeding systems and feed evaluation models*. CABI Pub. 486 p.

VON BERTALANFFY, ludwig, 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly Review of Biology*. pp. 217‑231.

WALDE, Andrew D., DELANEY, David K., HARLESS, Meagan L. et PATER, Larry L., 2007. Osteophagy by the desert tortoise (Gopherus agassizii). *The Southwestern Naturalist*. Vol. 52, n° 1, pp. 147‑149.

WITHERS, Philip Carew, 1992. *Comparative Animal Physiology*. Saunders College Pub. 949 p.

WOHL, G. R., LOEHRKE, L., WATKINS, B. A. et ZERNICKE, R. F., 1998. Effects of High-Fat Diet on Mature Bone Mineral Content, Structure, and Mechanical Properties. *Calcified Tissue International*. Vol. 63, n° 1, pp. 74‑79.

WOLF, Randi L., CAULEY, Jane A., BAKER, Carol E., FERRELL, Robert E., CHARRON, Martin, CAGGIULA, Arlene W., SALAMONE, Loran M., HEANEY, Robert P. et KULLER, Lewis H., 2000. Factors associated with calcium absorption

efficiency in pre- and perimenopausal women. *The American Journal of Clinical Nutrition*. Vol. 72, n° 2, pp. 466‑471.

NOM : MORIN **PRENOM :** Nicolas

TITRE : Alimentation des tortues terrestres herbivores

RESUME :

Chez les tortues, la plupart des affections rencontrées sont directement ou indirectement liées à un défaut dans les conditions d'entretien et notamment à une alimentation inadéquate. Les ouvrages de référence ne proposent généralement que des rations qualitatives déterminées empiriquement.

Ce travail se veut une synthèse bibliographique des différents travaux qui ont été menés sur les tortues terrestres herbivores, dont le but est de dégager les paramètres physiologiques sous jacent au processus de digestion de ces reptiles.

Dans un premier temps sera abordé les bases anatomiques et physiologiques de l'appareil digestif des Chéloniens avant de voir les caractéristiques de cette digestion. Finalement, nous verrons les besoins nutritionnels ainsi que les apports recommandées en vu d'élaborer une ration ménagère.

MOTS-CLEFS : Tortues terrestres - Alimentation – Anatomie digestive – Physiologie digestive – Besoins nutritionnels – Ration

---

TITLE : Alimentation in herbivorous tortoises

ABSTRACT :

Most of the illnesses encountered by tortoise are directly or indirectly related to a defect in the husbandry conditions, and in particular to an unbalanced diet. Generally, reference books only offer qualitative diet determined empirically.

Hereby you will find a review of various studies that have been conducted on herbivorous tortoises. Those previous studies helped to unravel the physiological parameters underlying the process of tortoise digestion.

Firstly anatomical and physiological description of the digestive system will be discussed. Then the digestion process will be analyzed. Finally, we will study the nutritional intake and recommended requirements in order to develop a homemade meal for tortoises.

KEY WORDS: Tortoises - Food - Digestive Anatomy - Digestive physiology - Nutritional Needs

Rapport-Gratuit.com