

119

Extrait des *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*,  
Tome 97, 1967, fascicule 1, pp. 9 à 29.

---

**LA DIGESTION STOMACALE CHEZ UN PARESSEUX :  
L'UNAU *CHOLOEPUS HOFFMANNI* PETERS**

par C. DENIS, Ch. JEUNIAUX, M.A. GEREBTZOFF et M. GOFFART.

Laboratoires de Biochimie, de Physiologie et d'Anatomie,  
Université de Liège, Belgique.

---

(Communication présentée le 17 décembre 1966.)

## LA DIGESTION STOMACALE CHEZ UN PARESSEUX : L'UNAU *CHOLOEPUS HOFFMANNI* PETERS

par C. DENIS, Ch. JEUNIAUX, M.A. GEREBTZOFF et M. GOFFART.

Laboratoires de Biochimie, de Physiologie et d'Anatomie,  
Université de Liège, Belgique.

*Résumé.* — 1. L'anatomie de l'estomac pluriloculé de *Choloepus hoffmanni* PETERS, Mammifère Edenté Xénarthre de la famille des *Bradipodidae*, ne se différencie guère de celle déjà décrite chez *Choloepus didactylus* L.

2. L'histologie des différentes poches gastriques correspond à celle du Paresseux tridactyle *Bradypus cuculliger* WAGL.

3. Les poches cardiaques et le « fundus » du Paresseux, communiquant largement entre elles, sont homologues de la panse des Ruminants, mais le « fundus » est mucipare. Dans l'estomac prépylorique glandulaire, qui correspond à la caillette des Ruminants, une toute petite portion de muqueuse sécrète de l'acide chlorhydrique et des pepsines. Le bonnet des Ruminants est sans équivalent chez *Choloepus*. L'estomac prépylorique musculaire de l'Unau exerce la même fonction de réabsorption d'eau que le feuillet des Ruminants.

4. Le contenu gastrique de l'Unau ne semble pas héberger de faune infusorienne.

5. La flore bactérienne de la « panse » du *Choloepus* est capable de synthétiser des exo-cellulases. Ces enzymes ont été décelés dans toutes les poches de l'estomac de l'Unau, où leur activité est du même ordre de grandeur que celle observée dans la panse du Mouton.

6. Les sucres réducteurs, résultant notamment de l'hydrolyse de la cellulose par les enzymes d'origine bactérienne, subissent une fermentation en acides gras volatils. Les taux d'acides gras volatils des contenus gastriques du *Choloepus* sont équivalents à ceux de la panse du Mouton et de *Setonix brachyurus*, un Marsupial herbivore.

7. L'augmentation du taux d'acides gras volatils au niveau de la veine gastrique suggère que ces acides gras sont absorbés par la muqueuse des poches cardiaques et du fundus, comme cela se passe au niveau du rumen du Mouton.

8. Le degré de convergence évolutive des estomacs du Paresseux, du Marsupial *Setonix brachyurus* et des Ruminants fait l'objet d'une discussion.

(English summary at the end of the article.)

## INTRODUCTION.

On attribue à DAUBENTON la première description de l'estomac pluriloculé des Paresseux, dans l'« Histoire naturelle générale et particulière » de BUFFON (1766). A ce propos, il émet les considérations suivantes : « Quoiqu'ils n'aient ni bois, ni cornes sur la tête, ni sabots aux pieds, ni dents incisives à la mâchoire inférieure, ils sont cependant du nombre des animaux ruminants et ont, comme eux, plusieurs estomacs... et, ce qui est encore extrêmement singulier, c'est qu'au lieu d'avoir, comme les ruminants, des intestins très longs, ils les ont très petits et plus courts que les animaux carnivores...; ils ont quatre estomacs et, en même temps, ils manquent de tous les caractères tant extérieurs qu'intérieurs qui appartiennent à tous les animaux ruminants ».

L'anatomie de l'estomac de *Bradypus* (l'Aï) a été précisée par divers auteurs, notamment par KLINCKOWSTRÖM (1895) et SONNTAG (1921). Celle du *Choloepus* (l'Unau) a fait l'objet d'études d'OWEN (1839, 1847), FLOWER (1872) et KLINCKOWSTRÖM (1895).

La structure histologique de l'estomac de *Bradypus cuculliger* a été décrite par KLINCKOWSTRÖM (1895) et celle de *Bradypus tridactylus* par SONNTAG et DUNCAN (1922). Mais, à notre connaissance, celle de l'Unau n'a pas retenu l'attention jusqu'à ce jour.

Quant à la digestion chez les Paresseux, on n'en connaît presque rien. Ces animaux se nourrissent de feuilles ou de fruits. Le contenu gastrique correspond à 14-16 % du poids corporel (WISLOCKI, 1928); l'estomac et son contenu constituent de 20 à 30 % du poids du corps (BRITTON, 1941). Ce dernier auteur a constaté que la muqueuse de la portion glandulaire de l'estomac prépylorique proximal — ne constituant qu'une toute petite portion de la surface gastrique — présente une forte réaction acide. Il a aussi vu aux rayons X que le transit gastro-intestinal est très lent : des bananes et des agrumes peuvent séjourner 70 à 90 heures, et plus, dans l'estomac. GRASSÉ (1955) suggère que, dans l'estomac toujours rempli d'aliments, les processus fermentaires bactériens doivent tenir une grande place, comme dans la panse des ruminants. C'est cette hypothèse que nous avons vérifiée expérimentalement (\*).

(\*) Une note préliminaire de Ch. Jeuniaux a paru dans les *Arch. int. Physiol. Bioch.*, 70, 407-408 (1962).

Sept spécimens de l'Unau ont été utilisés.

Le poids des Unaus, j... Ils ont été maintenus en... en assurant une humid... Leur nourriture compor... riz. De l'eau était mise... spécifiés dans le texte... ment du sacrifice.

Les estomacs de mou... diatement après la mor...

Les pièces histologi... Bouin. Nous avons util... éosine, mucicarmin, P.A... tin et bleu alcian.

Pour étudier la densi... férentes poches gastri... dence par la méthode... tions ont porté sur la... sous-muqueuse sur une... perpendiculaires à la surfac... tions perpendiculaires e...

La recherche des pro... le contenu d'estomacs... liquide physiologique à... par ml de contenu sto... Da Fano.

La flore bactérienne... ment, a été mise en c... glucose, contenant de... non d'extrait de viande...

L'activité cellulolyti... triques a été mesurée... partir de carboxyméth... d'acétate à pH 5,2 après... de la réaction par ébul... été réalisé suivant la m...

(\*) Les animaux ont été a... che Fondamentale Collectiv...

## MATÉRIEL ET TECHNIQUES.

Sept spécimens de l'Unau *Choloepus hoffmanni* PETERS et six moutons ont été utilisés pour ce travail (\*).

Le poids des Unaus, importés de Costa-Rica, était de 2 à 6 kg. Ils ont été maintenus en cage à une température de 25 à 29° C, en assurant une humidité relative de la chambre à 60-75 %. Leur nourriture comportait : laitues, pommes, bananes, carottes, riz. De l'eau était mise à leur disposition. Sauf dans deux cas, spécifiés dans le texte, les Unaus se sont nourris jusqu'au moment du sacrifice.

Les estomacs de mouton ont été prélevés à l'abattoir, immédiatement après la mort.

Les pièces histologiques fraîches ont été fixées au liquide de Bouin. Nous avons utilisé les techniques suivantes : hémalun-éosine, mucicarmin, P.A.S., trichrome de Masson, rouge florentin et bleu alcian.

Pour étudier la densité du réseau capillaire au niveau des différentes poches gastriques, les capillaires ont été mis en évidence par la méthode de CALLEJA (ROMEIS, 1948). Les numérations ont porté sur la quantité de capillaires observés dans la sous-muqueuse sur une longueur de 1 mm, sur des coupes perpendiculaires à la surface de l'organe, réalisées dans deux directions perpendiculaires entre elles.

La recherche des protozoaires a été faite au microscope sur le contenu d'estomacs plongés, dès leur prélèvement, dans du liquide physiologique à 37° C. La numération des protozoaires par ml de contenu stomacal a été effectuée après fixation au Da Fano.

La flore bactérienne du contenu gastrique, prélevé aseptiquement, a été mise en culture en milieu gélosé de Czapek, sans glucose, contenant de la cellulose colloïdale et additionné au non d'extrait de viande.

L'activité cellulolytique des contenus des diverses poches gastriques a été mesurée en dosant les sucres réducteurs libérés à partir de carboxyméthylcellulose à 1 % en milieu tamponné d'acétate à pH 5,2 après incubation d'une heure à 37° C et arrêt de la réaction par ébullition. Le dosage des sucres réducteurs a été réalisé suivant la méthode de SOMOCYI (1952). L'activité cellu-

(\*) Les animaux ont été acquis grâce à un subside du Fonds de la Recherche Fondamentale Collective.

Fig. 3. (3/3)

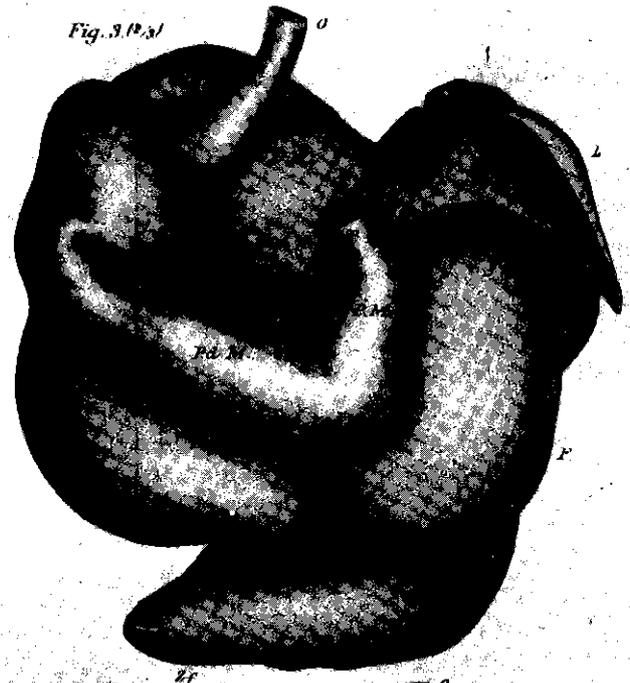
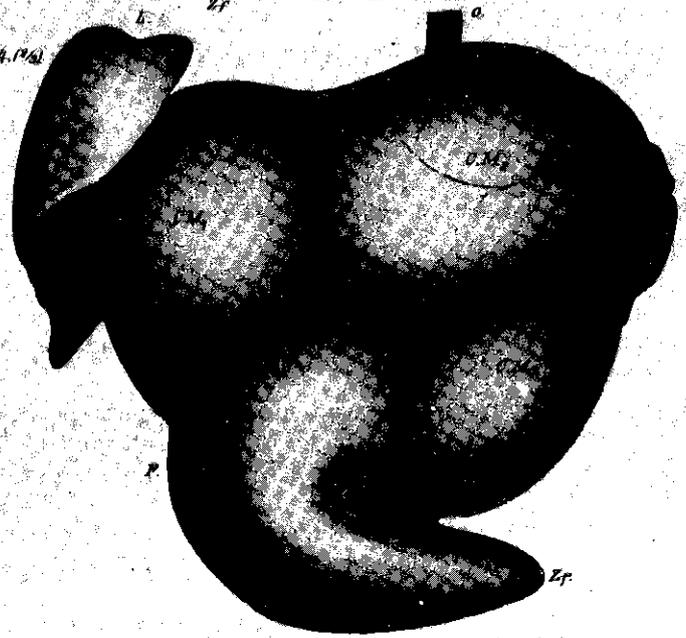


Fig. 4. (4/4)



lytique est exprimée  
liquide stomacal et par  
et de l'Unau étant rela  
sommés contentés de  
précipitées à l'ébullition  
nageant et de filtrer su  
après addition du réac

Les acides gras volat  
duits par la fermentat  
digestion de la cellulose  
dosés par la méthode d  
et JEUNIAUX (1960). La  
tée est de titrer les acid  
au lieu de deux distilla  
une récupération de go  
la distillation.

Les acides gras volat  
même façon. Des contr  
tache la méthode d'au

Le dosage des pepsi  
HUNT (1948). On dose  
FOLIN les peptides libé  
à pH 2 sous l'influenc  
la muqueuse glandulai

La production d'acide  
en évidence en utilis  
survie de la muqueu  
SCHOFFENIELS et JEUNIAUX

Remarquons que les  
ont été prélevés après  
table de ligatures si ce  
dénom. En effet, les p  
rent à la face postérie  
tomique qui s'oppose à



FIG. 1. — Estomac de C  
En haut : vue dorsale.  
CM<sub>1</sub>, CM<sub>2</sub> et CM<sub>3</sub> (Card  
ber); foie; O: œsophage;  
prépylorique glandulaire;  
culaire; Zf (Zlpfelförmige  
coecum du fundus.

lolytique est exprimée en  $\mu\text{g}$  de « glucose » libéré par ml de liquide stomacal et par heure. Le contenu stomacal du Mouton et de l'Unau étant relativement pauvre en protéines, nous sommes contentés de séparer par centrifugation les protéines précipitées à l'ébullition, d'ajouter le réactif de SOMOCYI au surnageant et de filtrer sur papier les solutions légèrement troubles après addition du réactif arséno-molybdique.

Les acides gras volatils (acétique, propionique, butyrique) produits par la fermentation des sucres réducteurs résultant de la digestion de la cellulose par les cellulases bactériennes, ont été dosés par la méthode de MAC ANALLY (1944), modifiée par COOLS et JEUNIAUX (1960). La seule modification que nous avons apportée est de titrer les acides gras distillés en trois fractions de 75 ml au lieu de deux distillats de 50 ml. Ceci nous a permis d'obtenir une récupération de 90 à 95 % des acides gras volatils soumis à la distillation.

Les acides gras volatils de sang hépariné ont été dosés de la même façon. Des contrôles nous ont montré que l'héparine n'entache la méthode d'aucune erreur.

Le dosage des pepsines a été effectué suivant la méthode de HUNT (1948). On dose colorimétriquement par la méthode de FOLIN les peptides libérés par l'hydrolyse de la sérum-albumine à pH 2 sous l'influence des enzymes contenus dans l'extrait de la muqueuse glandulaire ou du contenu gastrique.

La production d'acide par la muqueuse gastrique a été mise en évidence en utilisant le dispositif expérimental de mise en survie de la muqueuse glandulaire, décrit par DANDRIFOSSE, SCHOFFENIELS et JEUNIAUX (1965).

Remarquons que les contenus des diverses poches stomacales ont été prélevés après ablation de l'estomac, mais sans pose préalable de ligatures si ce n'est au niveau de l'œsophage et du duodénum. En effet, les portions prépyloriques de l'estomac adhèrent à la face postérieure de cet organe (fig. 1), disposition anatomique qui s'oppose à la pose de ligatures *in situ*.

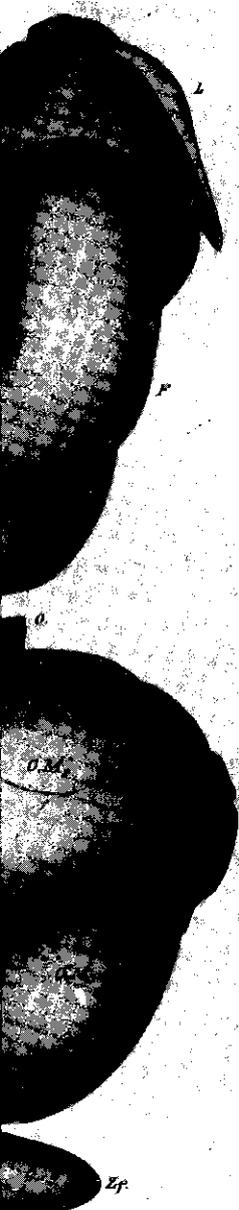


FIG. 1. — Estomac de *Choloepus didactylus* (Klinckowström, 1895).

En haut : vue dorsale. En bas : vue ventrale.

CM<sub>1</sub>, CM<sub>2</sub> et CM<sub>3</sub> (Cardiamagen) : poches cardiaques; F : fundus; L (Leber) : foie; O : œsophage; P : pylore; PdM (Pylorusdrüsenmagen) : estomac prépylorique glandulaire; PM (Pylorusmagen) : estomac prépylorique musculaire; Zf (Zipfelförmiger Blindsack des Fundusmagens) : appendice ou coecum du fundus.

## RÉSULTATS.

*Anatomie et histologie.*

D'après nos observations, l'excellente description anatomique de l'estomac de *Choloepus didactylus* par KLINCKOWSTRÖM (1895) vaut aussi pour *Choloepus hoffmanni* PETERS. Nous croyons utile de la rappeler pour la clarté de l'exposé (fig. 1).

La structure de l'estomac du *Choloepus* est moins compliquée que chez *Bradypus cuculliger*, mais s'en rapproche dans les

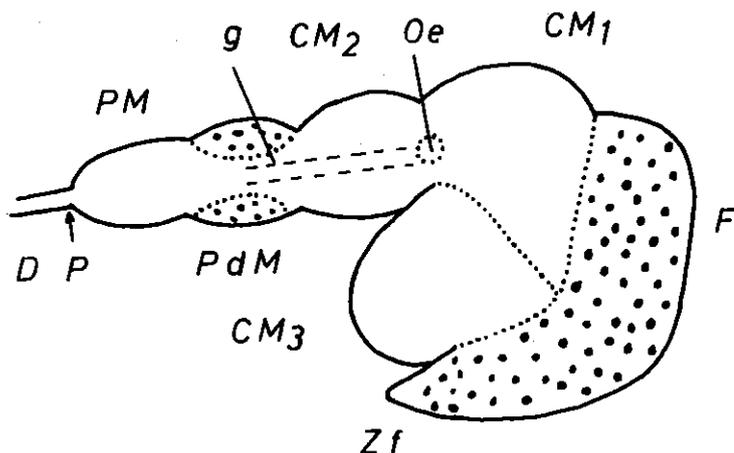


FIG. 2. — Schéma de l'estomac ouvert et étalé, chez *Choloepus hoffmanni* Peters.

Oe: œsophage; CM<sub>1</sub>, CM<sub>2</sub> et CM<sub>3</sub>: poches cardiaques; F: fundus; Zf: coecum du fundus; g: gouttière œsophagienne; PdM: poche prépylorique glandulaire; PM: poche prépylorique musculaire; P: pylore; D: duodenum.

grandes lignes. On peut y distinguer 6 parties. D'abord les trois portions cardiaques CM<sub>1</sub>, CM<sub>2</sub>, CM<sub>3</sub>, dont la paroi est plus mince que chez *Bradypus* et où les plis musculaux sont peu développés. La face interne de ces poches est grisâtre. L'œsophage s'abouche entre les poches cardiaques CM<sub>1</sub> et CM<sub>2</sub>. Cette dernière se prolonge par une gouttière plissée longitudinalement vers l'estomac prépylorique proximal glandulaire, PdM, qu'il traverse jusqu'à PM, l'estomac prépylorique distal musculaire. Le fundus, F, non cloisonné et moins développé que chez *Bradypus*, possède un appendice cône court. Alors que l'appendice stomacal de *Bradypus*, très long, est divisé par une cloison longitudinale et des plis, sa lumière est libre chez *Choloepus*. L'estomac prépylorique glandulaire, PdM, est plus développé

que chez *Bradypus*. Il est plus haut, une portion g... aux bords nettement... PM, a une couche musculaire

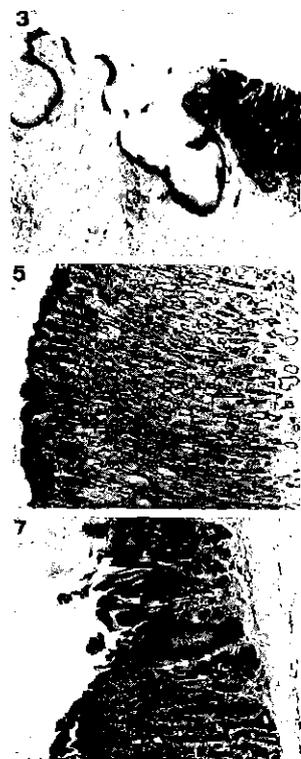


FIG. 3. — Zone de transition cardiaque (CM) et la muqueuse. Mucicarmin-hémalum.

FIG. 4. — Même zone. Ré-

FIG. 5. — Muqueuse de l'estomac prépylorique. Hémalum-hémalum. Gross. 45x.

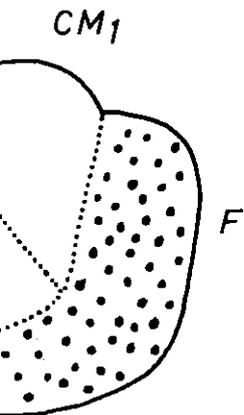
FIG. 6. — Détail de la muqueuse montrant les deux types de cellules. Gross. 250x.

FIG. 7. — Zone de transition cardiaque montrant la muqueuse et la musculature.

FIG. 8. — Estomac prépylorique montrant la muqueuse et la musculature. Hémalum-éosine. Gross. 45x.

Les Fig. 3 à 8 ont été réalisées par M. Goffart.

Description anatomique  
 KLINCKOWSTRÖM (1895)  
 ERS. Nous croyons utile  
 (fig. 1).  
 est moins compliquée  
 rapproche dans les



alé, chez *Choloepus hoff-*  
 cardiaques; F: fundus; Zf:  
 PdM: poche prépylorique  
 P: pylore; D: duodenum.

parties. D'abord les trois  
 dont la paroi est plus  
 musculaux sont peu déve-  
 est grisâtre. L'œsophage  
 CM<sub>1</sub> et CM<sub>2</sub>. Cette der-  
 ssée longitudinalement  
 glandulaire, PdM, qu'il  
 ique distal musculaire.  
 développé que chez *Bra-*  
 urt. Alors que l'appen-  
 divisé par une cloison  
 libre chez *Choloepus*.  
 M, est plus développé

que chez *Bradypus*. Il comporte, outre la gouttière mentionnée plus haut, une portion glandulaire succulente, rouge brun, ovale, aux bords nettement tranchés. L'estomac prépylorique distal, PM, a une couche musculaire moins épaisse que chez *Bradypus*.

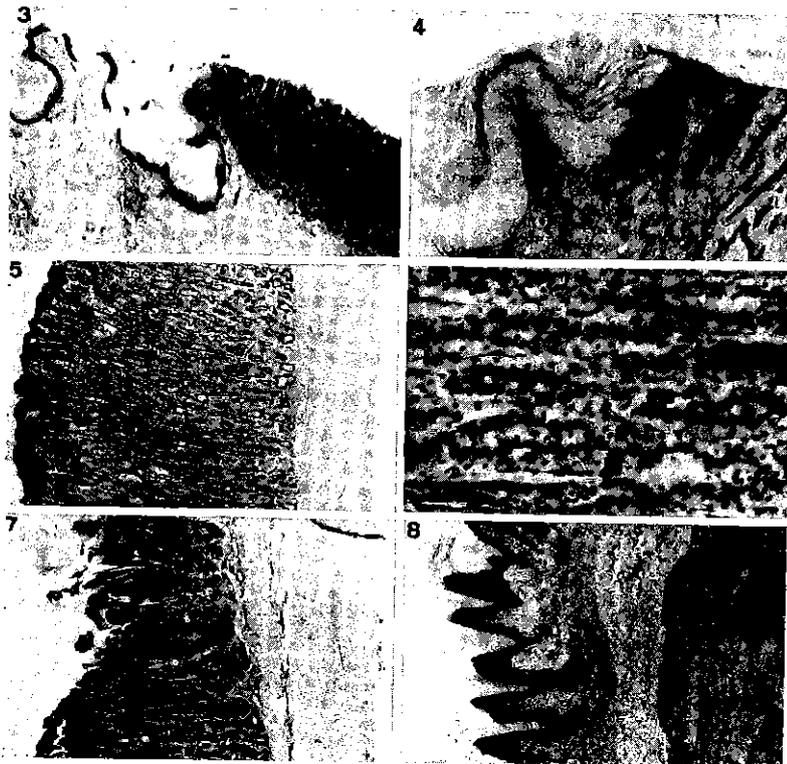


FIG. 3. — Zone de transition entre l'épithélium kératinisé de l'estomac cardiaque (CM) et la muqueuse fundique (F) à glandes tubuleuses mucipares. Mucicarmin-hémalun. Gross. 60 x.

FIG. 4. — Même zone. Réaction au P.A.S. Gross. 100 x.

FIG. 5. — Muqueuse de l'estomac prépylorique glandulaire (PdM). Mucicarmin-hémalun. Gross. 45 x.

FIG. 6. — Détail de la portion profonde de cette muqueuse, montrant les deux types de cellules (principales et bordantes). Hémalun-éosine. Gross. 250 x.

FIG. 7. — Zone de transition à glandes mucipares entre l'épithélium kératinisé de la gouttière prolongeant l'estomac cardiaque et l'épaisse muqueuse de l'estomac prépylorique glandulaire. Mucicarmin-hémalun. Gross. 45 x.

FIG. 8. — Estomac prépylorique musculaire (PM), à papilles kératinisées. Hémalun-éosine. Gross. 45 x.

Les Fig. 3 à 8 ont été réduites de moitié à l'impression.

La figure 2 montre un schéma de l'estomac de *Choloepus*, permettant une comparaison plus aisée avec l'anatomie bien connue de l'estomac des ruminants.

Un examen histologique montre que la paroi de l'estomac cardiaque est mince; son épithélium kératinisé est peu épais. Il ne présente pas de papilles kératinisées telles qu'on en observe dans le rumen du Mouton. La musculature à deux couches est mince. Au voisinage du fundus, l'épithélium kératinisé est ondulé, sa couche cornée est plus épaisse et la desquamation y est très marquée. La transition entre l'épithélium cardiaque et la muqueuse fundique est abrupte (fig. 3).

La muqueuse fundique, assez mince, est formée de glandes tubuleuses juxtaposées (fig. 3 et 4). La réaction au mucicarmin et au P.A.S. indique que l'épithélium superficiel et la moitié adjacente des glandes tubuleuses sont mucipares. La *muscularis mucosae*, très rudimentaire, n'est constituée que de quelques couches de cellules musculaires lisses. On remarque dans la sous-muqueuse de nombreux vaisseaux. La couche musculaire est bien développée.

La portion proximale de l'estomac prépylorique, PdM, possède une muqueuse trois fois plus épaisse que la musculieuse. Elle est formée de glandes tubuleuses de type mucipare dans le tiers proche de la lumière gastrique, de cellules principales et de cellules bordantes dans les deux tiers profonds (fig. 5 et 6). La *muscularis mucosae* est très épaisse, contrastant avec la pauvreté de la couche musculaire externe. La périphérie de cette zone ovale est constituée d'une bordure de 0,6 mm environ de glandes tubuleuses muqueuses rappelant les glandes de la partie fundique. La transition entre cette bordure et l'épithélium kératinisé de la gouttière longitudinale est abrupte. L'épithélium kératinisé de cette gouttière est très épais; il dessine des papilles proéminent dans la lumière. La desquamation y est intense (fig. 7).

La portion distale de l'estomac prépylorique possède une très grosse couche musculaire. La *muscularis mucosae* est bien développée. La couche cornée de l'épithélium kératinisé est énorme, desquamante et garnie de papilles (fig. 8).

En somme, la structure histologique de l'estomac de *Choloepus* correspond étroitement à celle qu'a décrite KLINCKOWSTRÖM chez *Bradypus cuculliger*. Nous n'apportons de précision nouvelle que sur le caractère muqueux des glandes du fundus et de la mince couronne périphérique de glandes tubuleuses de l'estomac prépylorique proximal. L'histologie de l'estomac de *Choloepus* nous fait aussi comprendre l'hésitation d'OPPEL (1897) à adopter la

terminologie anatomique » n'est pas tapie bien de glandes de et le « Pylorusdrüse queuse de type fund par souci de clarté.

Il résulte de cette l'histologie suggère petite partie de l'endo dulaire de la poche ques kératinisées pe fundus qui, en outre à penser que la dige rit le *Choloepus* doit sécrétion des sucs g

TABLEAU I. — N par mm

Mouton
panse dorsale
panse ventrale
bonnet
feuille
caillotte

En rapport avec le taines substances dis étudié la densité du des différentes poche l'Unau. Le tableau I capillaires est plus é bonnet (reticulum) (abomasum). Chez l ques et du fundus e pyloriques. Enfin, il dus de l'Unau sont panse et le bonnet e

estomac de *Choloepus*,  
l'anatomie bien con-

paroi de l'estomac car-  
nisé est peu épais. Il  
elles qu'on en observe  
re à deux couches est  
um kératinisé est on-  
la desquamation y est  
élium cardiaque et la

est formée de glandes  
action au mucicarmin  
ficiel et la moitié adja-  
pares. La *muscularis*  
uée que de quelques  
remarque dans la sous-  
che musculaire est bien

pylorique, PdM, possède  
la musculuse. Elle est  
nucipare dans le tiers  
s principales et de cel-  
ls (fig. 5 et 6). La *mus-*  
nt avec la pauvreté de  
rie de cette zone ovale  
viron de glandes tubu-  
la partie fundique. La  
élium kératinisé de la  
ithélium kératinisé de  
es papilles proéminent  
tense (fig. 7).

rique possède une très  
*mucosae* est bien déve-  
kératinisé est énorme,

l'estomac de *Choloepus*  
e KLINCKOWSTRÖM chez  
e précision nouvelle que  
e fundus et de la mince  
ses de l'estomac prépy-  
nac de *Choloepus* nous  
EL (1897) à adopter la

terminologie anatomique de KLINCKOWSTRÖM : la région « fundi-  
que » n'est pas tapissée d'un épithélium de type fundique, mais  
bien de glandes de type cardiaque chez les autres Mammifères,  
et le « Pylorusdrüsenmagen », PdM, est, lui, pourvu d'une mu-  
queuse de type fundique classique. Nous conserverons néanmoins,  
par souci de clarté, la nomenclature de KLINCKOWSTRÖM.

Il résulte de cette étude que la seule portion glandulaire, dont  
l'histologie suggère un pouvoir digestif, correspond à une très  
petite partie de l'énorme surface de l'estomac : le petit ovale glandu-  
laire de la poche prépylorique proximale. Les portions cardia-  
ques kératinisées peuvent jouer le rôle de réservoir, comme le  
fundus qui, en outre, est apte à sécréter du mucus. Ceci donne  
à penser que la digestion des feuilles et des fruits dont se nour-  
rit le *Choloepus* doit avoir une autre origine que celle due à la  
sécrétion des sucs gastriques.

TABLEAU I. — Nombre de capillaires de la sous-muqueuse  
par mm (moyenne de 30 numérations).

Mouton		<i>Choloepus hoffmanni</i>	
panse dorsale	3.1	poches cardiaques CM <sub>1</sub>	7
panse ventrale	3.2	CM <sub>2</sub>	7.1
bonnet	4.9	CM <sub>3</sub>	4
feuille	2.6	fundus	6.7
caillette	2.4	est. prépyloriques	
		glandulaire	1.4
		musculaire	2.9

En rapport avec le problème de la réabsorption d'eau et de cer-  
taines substances dissoutes, qui sera discuté plus loin, nous avons  
étudié la densité du réseau capillaire sous-muqueux au niveau  
des différentes poches gastriques, tant chez le Mouton que chez  
l'Unau. Le tableau I montre que, chez le Mouton, la densité des  
capillaires est plus élevée au niveau de la panse (rumen) et du  
bonnet (reticulum) que dans le feuillet (omasum) et la caillette  
(abomasum). Chez l'Unau, la vascularisation des poches cardia-  
ques et du fundus est plus riche que celle des deux poches pré-  
pyloriques. Enfin, il apparaît que les poches cardiaques et le fun-  
dus de l'Unau sont dotés d'un lit capillaire plus dense que la  
panse et le bonnet du Mouton.

*Micro-organismes de l'estomac.*

Chez aucun des quatre Unaus examinés à ce point de vue, nous n'avons pu déceler la présence de protozoaires ciliés symbiotiques du type de ceux que l'on observe aisément dans le liquide ruminique du Mouton, où nous en avons dénombré 3.000 par ml. Peut-être pourrait-on objecter à ce résultat négatif que les *Choloepus* examinés n'avaient pas à leur disposition des feuilles de *Cecropia* qui constituent leur alimentation naturelle.

Par contre, le simple examen microscopique de frottis du contenu gastrique de l'Unau permet de constater l'abondance de bactéries. Certaines de ces bactéries sont douées de pouvoir cellulolytique. Leurs exo-enzymes digèrent la cellulose, comme le montre la clarification d'un milieu de culture gélosé autour de certaines colonies de bactéries (JEUNIAUX, 1962). Nous n'avons pas cherché à identifier ces bactéries.

*Activité et localisation des cellulases des contenus gastriques.*

L'absence de pouvoir cellulolytique des extraits aqueux des muqueuses du diverticule cône du fundus et de l'estomac prépylorique glandulaire de l'Unau (JEUNIAUX, 1962), ainsi que l'absence de protozoaires dans le contenu gastrique suggèrent que les bactéries cellulolytiques sont seules responsables de la digestion de la cellulose dans l'estomac. L'activité des cellulases d'origine microbienne a été mesurée par le dosage des sucres réducteurs libérés par le contenu gastrique à partir de carboxyméthylcellulose à 1 %.

Les cellulases sont adsorbées en faible quantité sur les particules alimentaires. En effet, la quantité de substances réductrices libérées après une heure d'incubation en présence de 1 ml de contenu gastrique total homogénéisé au « mixer » est égale ou légèrement inférieure à la quantité libérée en présence de 1 ml de liquide surnageant de ce contenu après centrifugation de 10 min à 4.000 tours/min. Tous les dosages ont donc été réalisés en utilisant, comme solution enzymatique, le liquide surnageant de chaque contenu gastrique après centrifugation à 4.000 tours/min pendant 10 min. La différence entre les valeurs obtenues après une heure d'incubation en présence et en l'absence de carboxyméthylcellulose, exprimée en  $\mu$ moles de glucose libéré par ml de surnageant du contenu gastrique, est utilisée pour exprimer l'activité cellulolytique des extraits étudiés.

Les résultats d'une étude comparée de l'activité et de la dis-

tribution des cellulases sont présentés dans le

1° l'activité cellulolytique de l'autre, tant chez le Mouton du même ordre de grandeur comprise entre 0,1 et 0,2 surnageant du contenu

TABLEAU II. — Distribution des cellulases dans les poches de l'estomac.

"Glucose"	
Panse dorsale	
Panse ventrale	
Bonnet	
Feuillet	
Caillotte	
Poches cardiaques	CM
	CM
	CM
Fundus	
Est. prépyl. gland.	
Est. prépyl. muscul.	
Intestin	

2° chez un même individu, l'activité cellulolytique est homogène dans les trois poches, confirmant que le Mouton est un ruminant à trois poches;

3° chez l'Unau, l'activité cellulolytique est également assez élevée dans les poches cardiaques et du fundus, le bonnet étant le seul réservoir;

4° la très faible activité cellulolytique de l'estomac du Mouton est probablement due à la destruction par le pH du contenu à ce niveau;

tribution des cellulases dans l'estomac du Mouton et de l'Unau sont présentés dans le tableau II. Ce tableau montre que :

1° l'activité cellulolytique est assez variable d'un animal à l'autre, tant chez le Mouton que chez l'Unau. Elle est toutefois du même ordre de grandeur dans les deux cas (généralement comprise entre 0,1 et 1 mmole de glucose libéré/h/ml de liquide surnageant du contenu gastrique);

TABLEAU II. — *Distribution des cellulases dans le contenu des poches de l'estomac chez le Mouton et l'Unau.*

	"Glucose" libéré, en $\mu\text{M}/\text{h}/\text{ml}$ de surnageant			
	Mouton 1	Mouton 2	Mouton 4	
Panse dorsale	704	178	231	
Panse ventrale	1000	268	289	
Bonnet	547	219	429	
Feuillet	856	3160		
Caillette	11	49	6	
	Unau 49	Unau 50	Unau 51	Unau 52
Poches cardiaques $\text{CM}_1$	191	138	1367	366
$\text{CM}_2$	155	65	1179	299
$\text{CM}_3$	93	119	1011	312
Fundus	152	691	1309	493
Est. prépyl. gland.	224	645	234	354
Est. prépyl. muscul.	869	38	564	
Intestin			284	

2° chez un même mouton, l'activité cellulolytique est assez homogène dans les deux parties de la panse et dans le bonnet, confirmant que le matériel alimentaire est en circuit entre ces trois poches;

3° chez l'Unau, l'activité des cellulases est, chez un même animal, également assez uniforme au niveau des trois poches cardiaques et du fundus qui ne forment fonctionnellement qu'un seul réservoir;

4° la très faible activité des cellulases dans la caillette du Mouton est probablement due à leur inactivation, voire à leur destruction par le pH acide et l'action protéolytique des pepsines à ce niveau;

5° au contraire, l'activité cellulolytique reste élevée, chez l'Unau, au niveau des poches prépyloriques glandulaire et musculaire, et même dans l'intestin.

*Production d'acides gras volatils dans l'estomac.*

Comme l'a montré PHILLIPSON (1942), après introduction d'aliments riches en hydrates de carbone dans l'estomac du Mouton, le contenu ruminique s'acidifie fortement. Cette acidification est due à la production d'acide lactique, évanescent, et d'acides gras volatils (essentiellement les acides acétique, propionique et buty-

TABLEAU III. — Taux d'acides gras volatils, en  $\mu\text{M}$  d'acide acétique par 10 ml de contenu gastrique.

	Mouton 5		Choloepus 49	Choloepus 50	Choloepus 51
panse dorsale	501.7	poches card. $\text{CM}_1$	590.6	873.0	706
panse ventrale	522.2	$\text{CM}_2$	416.0	933.0	920
bonnet	473.1	$\text{CM}_3$	565.6	948.0	820
feuillet	-	fundus	370.4	792.0	947
cailliette	81.9	est. prépyl. glandul.	309.1	495.0	713
		est. prépyl. muscul.	183.6	390.0	785
		intestin	-	16.9	100

rique) (ELSDEN, 1945; ELSDEN *et al.*, 1946). Comme nous le montrerons, les sucres réducteurs produits par l'action de la cellulase sur le contenu gastrique de l'Unau subissent le même sort, si bien que chez un *Choloepus* le pH du contenu des trois poches cardiaques et du fundus varie de 5,2 à 5,8, et chez un autre spécimen, de 6,4 à 6,7. Au niveau de la portion prépylorique glandulaire et dans l'estomac prépylorique musculaire, la production d'acide chlorhydrique fait tomber le pH à 4,6-4,8, voire, dans un cas, à 1,6. Dans le duodénum, nous avons mesuré un pH de 6,5-6,9.

Dans deux cas où les *Choloepus*, en mauvais état général, ne s'étaient plus nourris depuis 24 et 48 heures, nous avons mesuré dans la « panse » un pH de 7 à 7,7. Cette valeur correspond bien

à celle du pH du Mouton au pH du « rumen » de *Chyrius* (MOIR *et al.*, 1944).

Les dosages des acides chez un Mouton correspondents (1945). Les taux sont énumérés dans les publications de PHILLIPSON *et al.*

Chez l'Unau, nous avons mesuré les taux d'acides gras volatils dans le fundus et dans le contenu ruminique chez le Mouton. D'ailleurs, le pH du contenu ruminique est relativement bas, surtout au niveau des poches cardiaques glandulaire, et surtout dans le duodénum. En conséquence, la teneur en acides gras volatils dans la cailliette du Mouton, comparée à celle dans la cailliette du Mouton, est élevée dans le duodénum (tableau IV).

*Absorption d'acides gras volatils.*

Chez le Mouton, les acides gras volatils sont absorbés et du feuillet sont réabsorbés dans le sang veineux (PHILLIPSON, 1944).

TABLEAU IV. — Teneur en acides gras volatils dans le contenu ruminique et dans le duodénum.

	Moyenne des 3 poches cardiaques et du fundus
Unau 50	886
Unau 51	848

Les résultats du tableau IV sont comparés à ceux de l'Unau. La teneur en acides gras volatils dans le duodénum postérieure est près de 100%. Elle est plus élevée que dans le duodénum antérieur mélangé à du sang dérivé de la veine porte. Le taux en acides gras volatils dans le duodénum est certes imputable, en

le reste élevée, chez  
es glandulaire et mus-

tomac.

près introduction d'ali-  
l'estomac du Mouton,

Cette acidification est  
escent, et d'acides gras  
, propionique et buty-

atils, en  $\mu M$  d'acide  
gastrique.

Choloe- pus 49	Choloe- pus 50	Choloe- pus 51
590.6	873.0	706
416.0	933.0	920
665.6	948.0	820
370.4	792.0	947
309.1	495.0	713
183.6	390.0	785
-	16.9	100

Comme nous le mon-  
r l'action de la cellu-  
bissent le même sort,  
ontenu des trois poches  
, et chez un autre spé-  
ion prépylorique glan-  
sculaire, la production  
à 4,6-4,8, voire, dans  
ons mesuré un pH de

mauvais état général, ne  
es, nous avons mesuré  
valeur correspond bien

à celle du pH du Mouton à jeun : 7-7,48 (PHILLIPSON, 1942), et au pH du « rumen » d'un Marsupial phytophage, *Setonix brachyurus* (MOIR *et al.*, 1956) qui n'a pas été nourri : 7,05-8,0.

Les dosages des acides gras volatils que nous avons effectués chez un Mouton correspondent aux valeurs publiées par ELSDEN (1945). Les taux sont élevés dans la panse et le bonnet et diminuent fortement dans la caillette, conformément aux observations de PHILLIPSON et MAC ANALLY (1942) (tableau III).

Chez l'Unau, nous avons mesuré dans les trois poches cardiaques et dans le fundus des taux d'acides gras volatils aussi élevés que chez le Mouton. Dans ces poches, le taux d'acides gras volatils est relativement homogène. Dans l'estomac prépylorique glandulaire, et surtout dans la poche musculaire qui lui fait suite, la teneur en acides gras diminue, mais moins que dans la caillette du Mouton. On trouve encore des acides gras volatils dans le duodénum (tableau III).

*Absorption d'acides gras volatils au niveau de l'estomac.*

Chez le Mouton, les acides gras volatils de la panse, du bonnet et du feuillet sont réabsorbés par la muqueuse gastrique et déversés dans le sang veineux de l'organe (BARCROFT, MAC ANALLY et PHILLIPSON, 1944).

TABLEAU IV. — Teneur en acides gras volatils, en  $\mu M/10$  ml, du contenu gastrique et du sang.

	Moyenne des 3 poches cardiaques et du fundus	Veine gastrique	Veine porte	Veine sus-hépatique	Coeur	Veine brachio-céphalique
Unau 50	886	36.0	18.3	6.5		23.5
Unau 51	848	67.4	23.0		8.5	14.0

Les résultats du tableau IV montrent qu'il en est de même chez l'Unau. La teneur en acides gras volatils de la veine gastrique postérieure est près de 8 fois plus élevée qu'au niveau du cœur. Elle est plus élevée que dans le sang de la veine porte, lequel est mélangé à du sang dérivé de la rate, du pancréas et de l'intestin. Le taux en acides gras volatils subit une nouvelle diminution entre la veine porte et la veine sus-hépatique. Cette diminution est certes imputable, en partie, au mélange que subit le sang

porte avec le sang provenant de l'artère hépatique. Mais la chute du taux en acides gras volatils lors de la traversée du foie est si importante qu'il est vraisemblable qu'ils y sont métabolisés.

A notre surprise, nous avons enregistré un taux d'acides gras volatils relativement élevé dans le sang veineux ayant drainé la tête et le bras. Nous n'avons pas d'explication à proposer pour l'origine des acides gras dérivés de cette aire (tableau IV).

Au niveau du sang de la veine gastrique, la teneur en acides gras volatils est 12 à 14 fois plus faible qu'au niveau des contenus des poches cardiaques et du fundus (tableau IV).

*Processus sécrétoires dans l'estomac prépylorique glandulaire.*

L'histologie de la petite zone muqueuse ovale rouge brun, contrastant avec le revêtement kératinisé grisâtre de l'estomac prépylorique glandulaire du *Choloepus*, montre des types cellulaires qui, chez d'autres espèces, sécrètent du pepsinogène et de l'acide chlorhydrique. En 1941, BRITTON a constaté que le contenu de la poche CM<sub>2</sub> et des deux poches prépyloriques présentent une forte réaction acide au papier de tournesol. L'activité peptique de la muqueuse et du contenu gastrique n'a jamais été démontrée, ni évaluée quantitativement.

TABLEAU V. — *Activité protéolytique à pH 2. Unités peptiques (selon Hunt) par g de broyat de muqueuse ou par ml de contenu gastrique.*

	Unau 50	Unau 51	Mouton
caillotte			
muqueuse			64.6
contenu			11.8
fundus			
muqueuse	0		
contenu	0		
poche prépylorique glandulaire			
muqueuse	134.6	166.0	
contenu	54.6	10.6	
poche prépylorique musculaire			
contenu	8.6	1.8	

Le tableau V nous montre que le contenu gastrique et des différents compartiments. La muqueuse et le contenu possèdent pas d'activité peptique dans la caillotte muqueuse et dans le contenu gastrique. Elle est encore décelable dans le contenu gastrique. L'activité peptique est plus élevée que celle du contenu gastrique. Elle est plus élevée que celle du contenu gastrique. Elle est plus élevée que celle du contenu gastrique.

L'acidité du contenu gastrique et du contenu musculaire, varie de 1,6 à 6,5 et du fundus varie de 6,5-6,9.

Une expérience nous a permis de constater que la muqueuse glandulaire présente une forte réaction acide à l'administration d'hydrochlorure de sodium baignant sa face muqueuse. Le processus sécrétoire est séreux. Cette observation nous a permis de constater que l'activité protéolytique de la muqueuse glandulaire peut être constatée chez les Ruminants. Comme chez les Ruminants, la muqueuse de nourriture (BRITTON) présente une manence en état de digestion continue comme chez les Ruminants.

*Réabsorption de l'eau.*

On sait que, chez les Ruminants, l'épithélium kératinisé de la muqueuse, est le siège d'une absorption d'eau mentale.

L'anatomie de l'estomac prépylorique a une structure semblable, nous avons constaté que l'eau du contenu des différents compartiments.

Les résultats du tableau V nous montrent que le rapport poids sec/poids frais est la plus élevée dans le contenu gastrique. Le phénomène s'observe au niveau de la muqueuse. Une simple observation nous a permis de constater que l'activité protéolytique de la muqueuse glandulaire peut être constatée chez les Ruminants.

hépatique. Mais la chute de la traversée du foie est telle qu'ils y sont métabolisés. On a mesuré un taux d'acides gras veineux ayant drainé la circulation à proposer pour l'analyse (tableau IV). En outre, la teneur en acides gras qu'on trouve au niveau des contenus (tableau IV).

*prépylorique glandulaire.*

La muqueuse ovaire rouge brun, la muqueuse grisâtre de l'estomac montre des types cellulaires du pepsinogène et de l'acide. On a constaté que les cellules prépyloriques présentent des tournesols. L'activité gastrique n'a jamais été

pH 2. Unités peptiques muqueuse ou par ml

Unau 51	Mouton
	64,6
	11,8
06,0	
10,6	
1,8	

Le tableau V nous renseigne sur l'activité protéolytique du contenu gastrique et des broyats de muqueuse de différents compartiments. La muqueuse et le contenu du fundus de l'Unau ne possèdent pas d'activité peptique. Celle-ci est élevée dans la muqueuse et dans le contenu de la poche prépylorique glandulaire. Elle est encore décelable dans le contenu du compartiment suivant. L'activité peptique de la muqueuse glandulaire est plus élevée que celle du contenu de la poche. Ces taux sont plus élevés que dans la caillette du seul Mouton que nous ayons examiné à ce point de vue.

L'acidité du contenu des deux compartiments prépyloriques glandulaire et musculaire, mesurée au pH-mètre, chez trois spécimens, varie de 1,6 à 4,8, alors que le pH des poches cardiaques et du fundus varie de 5,2 à 6,7 et que celui du duodénum est de 6,5 - 6,9.

Une expérience nous a aussi montré qu'un fragment de muqueuse glandulaire prépylorique, maintenu en survie entre deux compartiments contenant du liquide de Ringer oxygéné, répond à l'administration d'histamine par une acidification du liquide baignant sa face muqueuse et par une alcalinisation de sa face séreuse. Le processus est donc le même que chez les autres mammifères. Cette observation, ainsi que les mesures du pH et de l'activité protéolytique montrent que l'estomac prépylorique glandulaire peut être considéré comme l'homologue de la caillette des Ruminants. Comme l'estomac de l'Unau est toujours plein de nourriture (BRITTON, 1941), on peut supposer qu'il est en permanence en état de digestion et que la sécrétion gastrique y est continue comme chez le Mouton (POPOV et KUDRIAVZEV, 1932).

*Réabsorption de l'eau.*

On sait que, chez les Ruminants, le feuillet, dont la surface épithéliale kératinisée est considérablement augmentée par des plis, est le siège d'une intense réabsorption de l'eau du bol alimentaire.

L'anatomie de l'estomac du *Choloepus* ne révélant aucune structure semblable, nous avons déterminé la teneur relative en eau du contenu des différentes poches de l'estomac.

Les résultats du tableau VI confirment que, chez le Mouton, le rapport poids sec/poids frais du contenu gastrique atteint sa valeur la plus élevée dans la caillette. Chez l'Unau, le même phénomène s'observe au niveau de l'estomac prépylorique musculaire. Une simple observation montre d'ailleurs déjà que c'est

*→ le feuillet*

dans cette poche que le contenu gastrique est le plus solide, comme nous l'avons constaté après BRITTON (1941).

TABLEAU VI. — Variations de la teneur en eau du bol alimentaire au niveau des différentes poches de l'estomac : poids sec en pourcent du poids frais.

Mouton		Unau	
panse dorsale	8.21	poches cardiales CM <sub>1</sub>	8.52
panse ventrale	7.96	CM <sub>2</sub>	5.74
bonnet	7.17	CM <sub>3</sub>	8.26
feuillet	16.41	fundus	5.45
caillette	7.25	est. prépyl. glandul.	3.63
		est. prépyl. muscul.	16.45

La densité du lit capillaire de l'estomac prépylorique musculaire est à peu près la même que celle du feuillet du Mouton (tableau I).

#### DISCUSSION.

Nous avons montré dans cette étude que l'estomac de l'Unau *Choloepus hoffmanni* PETERS est capable de réaliser la digestion de la cellulose comme celui des Ruminants (HENNEBERG et STOHMANN, 1864). Chez ceux-ci, des bactéries symbiotiques (VON TAPPEINER, 1883, 1884, 1888; ANKERSMIT, 1905; HENNEBERG, 1922) sécrètent des exo-cellulases qui transforment la cellulose en sucres réducteurs (VON TAPPEINER, 1883, 1884, 1888). Ces derniers subissent une fermentation en acides gras à courte chaîne (PHILLIPSON, 1942) qui sont résorbés par la muqueuse et entraînés par le sang veineux de l'organe (BARCROFT *et al.*, 1944). Nous avons retrouvé toutes ces étapes chez *Choloepus*.

Les Unaus appartiennent à l'ordre des Édentés, sous-ordre des Xénarthres. Exclusivement phytophages, les Paresseux ont développé une digestion gastrique fort semblable à celle des Ruminants dont ils sont phylogénétiquement très éloignés. On connaît encore un autre cas d'évolution convergente — anatomique et biochimique — du même type : chez *Setonix brachyurus*, un Marsupial macropode herbivore dont la digestion gastrique est

analogue à celle des Ruminants. Nous ne pouvons préciser jusqu'à quel point ces trois types de Mammifères se rapprochent du point de vue morphologique, biochimique et physiologique.

Le contenu gastrique de l'Unau représente 6,6 % (MOIR *et al.*, 1946). La grande taille de l'Unau, inspecté, après laparotomie, ne permet pas d'inspecter la cavité abdominale, et de constater l'absence de l'opération d'une digestion normale. Comme chez les Ruminants, la digestion dure 90 heures et plus (ATKINSON, 1938).

Les mesures du pH de l'estomac de l'Unau, d'acides gras volatils et de la teneur en eau des deux compartiments de l'estomac, le complexe poches cardiales et le fundus, que l'épithélium de la muqueuse, le fundus de la muqueuse, chez le Mouton, ne sont pas la caillette.

Anatomiquement, l'estomac de l'Unau est plus lent chez l'Unau qui est plus lent.

La sécrétion des sucres dans la caillette, n'est assurée que dans la zone de l'estomac prépylorique. Nous avons mesuré l'activité des cellulases dans la caillette, les tozoaires et les bactéries dans la caillette, détruits et digérés dans la caillette, cellulose, chez *Choloepus*.

La réabsorption de l'eau dans l'estomac musculaire qui lui fait défaut, continue dans l'estomac musculaire qui lui fait défaut. La réabsorption de l'eau dans le feuillet, dans la muqueuse de l'estomac musculaire, dans ces deux espèces, l'épithélium de la muqueuse réabsorbante n'est pas la même. On en observe dans le feuillet, la taille du feuillet va

ue est le plus solide,  
N (1941).

eau du bol alimentaire  
de l'estomac :  
ids frais.

ales CM <sub>1</sub>	8.52
CM <sub>2</sub>	5.74
CM <sub>3</sub>	8.26
	5.45
glandul.	3.63
muscul.	16.45

c prépylorique muscu-  
du feuillet du Mouton

de l'estomac de l'Unau  
de réaliser la digestion  
ts (HENNEBERG et STOHL-  
ymbiotiques (VON TAP-  
905; HENNEBERG, 1922)  
nt la cellulose en sucres  
88). Ces derniers subis-  
courte chaîne (PHILLIP-  
euse et entraînés par le  
al., 1944). Nous avons  
s.

Edentés, sous-ordre des  
les Paresseux ont déve-  
able à celle des Rumi-  
ès éloignés. On connaît  
ente — anatomique et  
etonia brachyurus, un  
digestion gastrique est

analogue à celle des Ruminants. Il devient dès lors intéressant de préciser jusqu'à quel point cette convergence a été poussée chez ces trois types de Mammifères, du point de vue anatomique, histologique, biochimique et physiologique.

Le contenu gastrique des Paresseux correspond à 14 à 16 % du poids du corps. Cette valeur se situe entre celle de *Setonix* : 6,6 % (MOIR *et al.*, 1956) et des Ruminants : 10 à 25 % (ELSDEN *et al.*, 1946). La grande taille de leur estomac qui, à la simple inspection, après laparotomie, occupe la majeure partie de la cavité abdominale, fait déjà présumer de leur aptitude à développer une digestion de la cellulose semblable à celle des Ruminants. Comme chez ceux-ci, le transit gastrique des Paresseux dure 90 heures et plus (BRITTON, 1941). Il règne dans l'estomac du *Choloepus* une température moyenne de 34°5 C (BRITTON et ATKINSON, 1938).

Les mesures du pH, de l'activité cellulolytique et du taux d'acides gras volatils sont relativement homogènes, tant dans les deux compartiments de la panse du Mouton que dans le complexe poches cardiaques-fundus du *Choloepus*. Mais alors que l'épithélium de la panse des Ruminants est entièrement kératinisé, le fundus de la « panse » de l'Unau sécrète du mucus qui, chez le Mouton, ne sera incorporé au bol alimentaire que dans la caillette.

Anatomiquement, le bonnet des Ruminants n'a pas d'équivalent chez l'Unau qui, d'ailleurs, ne rumine pas.

La sécrétion des sucs digestifs qui, chez le Mouton, a lieu dans la caillette, n'est assurée chez *Choloepus* que par une toute petite zone de l'estomac prépylorique glandulaire. Dans cette poche, nous avons mesuré un pH de 1,6 à 4,8, ce qui doit diminuer l'activité des cellulases. Alors que chez les Ruminants, les protozoaires et les bactéries symbiotiques, et leurs exo-cellulases, sont détruits et digérés dans la caillette où cesse l'hydrolyse de la cellulose, chez *Choloepus* la digestion de la cellulose semble pouvoir continuer dans l'estomac prépylorique glandulaire et la poche musculaire qui lui fait suite ainsi que dans le duodenum.

La réabsorption d'eau qui, chez le Mouton, a lieu principalement dans le feuillet, s'opère, chez l'Unau, dans la portion musculieuse de l'estomac qui précède immédiatement le pylore. Chez ces deux espèces, l'épithélium de la région spécialisée dans la réabsorption de l'eau est kératinisé; mais chez l'Unau, la surface résorbante n'est pas augmentée par l'existence de plis comme on en observe dans le feuillet des Ruminants. Chez ces derniers, la taille du feuillet varie d'après l'écologie de l'animal : chez les

*Tragulidae* (Chevrotains) vivant en pays chaud et humide, le feuillet est très réduit et à peine ébauché, tandis que chez les *Camelidae*, le feuillet est très développé. L'Unau vivant dans un climat subtropical chaud et humide se conformerait à cette disposition en résorbant l'eau dans une poche de petites dimensions.

Dans l'estomac des Ruminants, la portion musculuse prépylorique est garnie d'une muqueuse de type sécrétoire : elle ne constitue qu'une subdivision de la caillette.

L'adaptation de l'estomac à la digestion de la cellulose et à l'utilisation des produits de cette digestion semble toutefois moins poussée chez *Choloepus* que chez les Ruminants. Il en est de même chez le Marsupial phytophage *Setonix brachyurus* (BARKER, 1961). Les arguments suivants justifient cette manière de voir.

1°) Bien que possédant tous trois une gouttière œsophagienne, le Mouton rumine, *Choloepus* ne rumine pas, alors que les Kangourous régurgitent leur nourriture sans ruminer à proprement parler (MOIR *et al.*, 1956).

2°) Les Ruminants possèdent une riche flore bactérienne cellulolytique, qu'on retrouve chez *Choloepus* et *Setonix*, et une faune de protozoaires ciliés. Une telle phase ciliée n'a pu être mise en évidence ni chez le Paresseux, ni chez le Marsupial (MOIR *et al.*, 1956). L'importance du rôle cellulolytique de la faune infusorienne est d'ailleurs faible chez les Ruminants (BECKER *et al.*, 1929; WINOGRADOWA *et al.*, 1930; BAKER, 1942, 1944, 1946).

3°) Le taux de production d'acides gras volatils dans la chambre de fermentation gastrique est à peu près le même chez *Choloepus* (370 à 950  $\mu\text{M}/10$  ml) que chez le Mouton (200 à 1.800  $\mu\text{M}/10$  ml) (ELSDEN, 1945) et que chez *Setonix brachyurus* (200 à 1.400  $\mu\text{M}/10$  ml) (MOIR *et al.*, 1956). Le taux d'acides gras au niveau du sang veineux est à peu près équivalent pour les trois espèces : on a dosé dans la veine gastrique de la « panse » du Mouton et de *Choloepus* respectivement 17 à 75  $\mu\text{M}/10$  ml et 36 à 67,4  $\mu\text{M}/10$  ml et dans la veine porte de *Setonix* et de *Choloepus* respectivement 30 à 58 et 18 à 23  $\mu\text{M}/10$  ml.

Mais alors que l'absorption des acides gras est achevée chez le Mouton quand le bol alimentaire arrive à la caillette (PHILLIPSON, 1942), on trouve encore des acides gras volatils dans les poches prépyloriques et dans l'intestin du *Choloepus*, ce qui pourrait laisser supposer que le processus de résorption de ces dérivés est moins efficace que chez les Ruminants.

4° Les Ruminants et les Marsupiaux digèrent la cellulose au-delà de l'estomac. Les acides gras volatils ont été trouvés dans les poches de ces organes (BARCROFT, 1958).

Les Paresseux n'ont pas de poches gastriques; il est donc probable que l'étape gastrique est négligeable.

N'ayant pas effectué de mesure du transit digestif, CALABY (1958) a établi que le *Setonix brachyurus* est plus efficace que chez les Ruminants.

5° L'utilisation des acides gras conéogènes, semble moins efficace chez les Ruminants et chez les Marsupiaux. La glycémie normale est maintenue; l'hypoglycémie provoque des troubles majeurs (REID, 1961; BARKER, 1961). A l'état normal, le taux du glycogène hépatique est de 88 mg % — est la même que sa mobilisation par les ruminants. L'administration de glucose aux Paresseux chez qui elle est normale (BRITTON *et al.*, 1938; I

1. The anatomical structure of the stomach of *Choloepus hoffmanni* (Peromyscophidae) — family of Bradipodidae — *pus didactylus*.

2. The histological features of the stomach in *Choloepus hoffmanni* (Peromyscophidae) — *pus cuculliger*, a tridactylid.

3. The cardiac pouches of the stomach in sloth are homologous to the abomasum. The glandular part secretes mucus. The glandular part is homologous to the abomasum. The glandular part in the sloth. The re... which in Ruminants occurs in the prepyloric muscular...

chaud et humide, le  
é, tandis que chez les  
L'Unau vivant dans un  
nformerait à cette dis-  
de petites dimensions.  
ion musculuse prépy-  
pe sécrétoire : elle ne  
cte.

on de la cellulose et à  
semble toutefois moins  
uminants. Il en est de  
*Setonix brachyurus* (BAR-  
fient cette manière de

outtière œsophagienne,  
pas, alors que les Kan-  
ruminer à proprement

e flore bactérienne cel-  
ous et *Setonix*, et une  
hase ciliée n'a pu être  
ni chez le Marsupial  
le cellulolytique de la  
chez les Ruminants  
L., 1930; BAKER, 1942,

s volatils dans la cham-  
rès le même chez *Cho-*  
e Mouton (200 à 1.800  
*Setonix brachyurus* (200  
e taux d'acides gras au  
quivalent pour les trois  
que de la « panse » du  
17 à 75  $\mu$ M/10 ml et  
orte de *Setonix* et de  
à 23  $\mu$ M/10 ml.

gras est achevée chez le  
à la caillette (PHILLIP-  
gras volatils dans les  
*Choloepus*, ce qui pour-  
résorption de ces déri-  
inants.

4° Les Ruminants et *Setonix* poursuivent la digestion de la cellulose au-delà de l'estomac, dans le caecum et le côlon. Les acides gras volatils ont été mis en évidence dans le sang veineux de ces organes (BARCROFT *et al.*, 1944; MOIR *et al.*, 1956).

Les Paresseux n'ont pas de caecum et leur gros intestin est court; il est donc probable que la digestion de la cellulose après l'étape gastrique est négligeable.

N'ayant pas effectué de bilan de digestion de la cellulose au cours du transit digestif total, nous ne pouvons pas dire avec quel degré d'efficacité cette digestion est opérée chez *Choloepus*. CALABY (1958) a établi que la digestion de la cellulose chez *Setonix brachyurus* est plus efficace que chez le Lapin, mais moins que chez les Ruminants.

5° L'utilisation des acides gras volatils, en dehors de la gluconéogénèse, semble moins importante chez *Choloepus* que chez les Ruminants et chez *Setonix*. En effet, chez ces animaux, la glycémie normale est basse — de l'ordre de 35,5 mg % — et de l'hypoglycémie provoquée par l'insuline ne s'accompagne pas de troubles majeurs (REID, 1950, 1951; BUTTLE *et al.*, 1952; LEWIS, 1961; BARKER, 1961). Au contraire, chez le Paresseux, bien que le taux du glycogène du foie, du muscle et du cœur soit bas et que sa mobilisation par l'adrénaline soit faible, la glycémie — 88 mg % — est la même que celle des autres Mammifères non ruminants. L'administration d'insuline est mal tolérée par les Paresseux chez qui elle provoque des convulsions et la mort (BRITTON *et al.*, 1938; BRITTON, 1941).

SUMMARY.

1. *The anatomical structure of the stomach in the didactyl sloth Choloepus hoffmanni* PETERS — *Mammal of the sub-order of Xenarthra, family of Bradipodidae* — conforms to the description of that of *Choloepus didactylus*.

2. *The histological features of the various paunches of the stomach in Choloepus hoffmanni are similar to those already described in Bradypus cuculliger, a tridactyl sloth.*

3. *The cardiac paunches and the « fundus » of the stomach in the sloth are homologous to the rumen of Ruminants although the « fundus » secretes mucus. The glandular prepyloric paunch in the sloth is homologous to the abomasum. The reticulum has no anatomical counterpart in the sloth. The reabsorption of the water content of the stomach, which in Ruminants occurs mainly in the psalterium is performed by the prepyloric muscular paunch in the sloth.*

4. *Microscopical observations on stomach contents of the sloth showed the presence of a rich microbial population. No ciliates have been observed.*

5. *The bacteria hydrolyse cellulose into sugars.*

6. *Reducing sugars are in turn transformed into short chain volatile fatty acids, 370 - 950  $\mu$ M/10 ml, an amount similar to that found in the rumen of the Sheep and Setonix brachyurus, a macropod Marsupial.*

7. *These fatty acids are reabsorbed by the gastric mucosa and transferred to the gastric venous blood as found in Ruminants and in a herbivorous macropod Setonix brachyurus.*

8. *The evolutionary convergence of this ruminant-like digestion is discussed.*

#### BIBLIOGRAPHIE.

- ANKERSMIT, P. (1905). — Untersuchungen über die Bakterien im Verdauungskanal des Rindes. *Centrb. f. Bakt.*, 1, 39, 359-369, 574-589, 687-695; 40, 100-118.
- BAKER, F. (1942, 1944, 1946). — Cité par Barcroft.
- BARCROFT, J. (1947). — The microflora of the alimentary canal. *Science News*, 3, 169-189.
- BARCROFT, J., MAC ANALLY, R.A. et PHILLIPSON, A.T. (1944). — Absorption of volatile acids from the alimentary tract of the sheep and other animals. *J. exp. Biol.*, 20, 120-129.
- BARKER, J.M. (1961). — The metabolism of carbohydrate and volatile fatty acids in the Marsupial *Setonix brachyurus*. *Quart. J. exp. Physiol.*, 46, 54-68.
- BECKER, E.R., SCHULZ, J.A. et EMERSON, M.A. (1929). — Experiments on the physiological relationship between the stomach infusoria of ruminants and their hosts. *Iowa State Coll. J. Sci.*, 4, 215-242.
- BRITTON, S.W. (1941). — Form and function in the sloth. *Quart. Rev. Biol.*, 16, 190-207.
- BRITTON, S.W. et ATKINSON, W.K. (1938). — Poikilothermism in the sloth. *J. Mammal.*, 19, 94-99.
- BRITTON, S.W., KLINE, R.F. et SILVETTE, H. (1938). — Blood-chemical and other conditions in normal and adrenalectomized sloths. *Amer. J. Physiol.*, 123, 701-704.
- BUFFON (G.L. LECLERC, comte de) (1766). — Œuvres complètes mises en ordre par le comte de Lacépède, 1829, 13, 409-425.
- BUTTLE, J.M., KIRK, R.L. et WARING, H. (1952). — Cité par MOIR et al.
- CALABY, J.H. (1958). — Studies on Marsupial nutrition. II. The rate of passage of food residues and digestibility of crude fibre and protein by the Quokka, *Setonix brachyurus* (Quoy and Gaimard). *Austral. J. Biol. Sci.*, 11, 571-580.
- COOLS, A. et JEUNIAUX, C. (1961). — Fermentation de la cellulose et absorption d'acides gras volatils au niveau du caecum de lapin. *Arch. int. Physiol. Bioch.*, 69, 1-8.
- DANDRIFOSSE, G., SCHOFFENIELS, E. et JEUNIAUX, C. (1965). — Sécrétion de chitinase par la muqueuse gastrique isolée. *Bioch. Biophys. Acta*, 94, 153-164.
- ELSDEN, S.R. (1945). — The fermentation of carbohydrates in the rumen of the sheep. *J. exp. Biol.*, 22, 51-62.

- ELSDEN, S.R., HITCHCOCK (1945). — Volatile acid. *J. exp. Biol.*, 22, 191-202.
- FLOWER (1872). — Cité par GRASSÉ, P.P. (1955). — C. 1246. Masson, éd. Paris.
- HENNEBERG, W. (1922). — schein mit besonderer Menschen- und Tierdarm 242-281.
- HENNEBERG, W. et STONE einer rationellen Fütterung
- HUNT, J.N. (1948). — A contents. *Biochem. J.*, 41
- JEUNIAUX, C. (1962). — d'un Paresseux (*Choloep* 70, 407-408.
- KLINCKOWSTRÖM, A. (1888) zur Anatomie des Magen 8, 481-499.
- LEWIS, D. (1961). — *Diges* Butterworth, London, p.
- MAC ANALLY, R.A. (1944) in blood. *J. exp. Biol.*, 2
- MOIR, R.J., SOMERS, M. nutrition. I. Ruminant-li *brachyurus* Quoy and G
- OPPEL, A. (1897). — *Lehr* tomie der Wirbeltiere. G
- OWEN (1838 et 1847). — (
- PHILLIPSON, A.T. (1942). the rumen of the sheep.
- PHILLIPSON, A.T. et MAC carbohydrates in the rum
- POPOV et KUDRIAVZEV. sheep. Moscow. Cité par *digestive glands*. Hoeber
- REID, R.L. (1950). — Cité
- ROMEIS, B. (1948). — *Mil*
- SOMOGYI, M. (1952). — No 19-23.
- SONNTAG, C.F. (1921). — A sloth (*Bradypus tridactyl*
- SONNTAG, C.F. et DUNCAN of the three-toed sloth 37-46.
- von TAPPEINER, H. (1883) Pflanzenfresser. *Zeitschr.*
- von TAPPEINER, H. (1884). ulose in besondere über 20, 52-134.
- von TAPPEINER, H. (1888). Gärung der Cellulose. *Zeit*
- WINOGRADOWA, M., WINO (1930). — Zur Frage nach Verdauung der Wiederkäu
- WISLOCKI, G.B. (1928). — tomy of the sloths (*Brad manni* Peters). *J. Morphol*

ients of the sloth showed  
No ciliates have been

ars.

l into short chain volatile  
milar to that found in the  
a macropod Marsupial.

gastric mucosa and trans-  
Ruminants and in a her-

inant-like digestion is dis-

ber die Bakterien im Ver-  
g, 359-369, 574-589, 687-695;

roft.

e alimentary canal. *Science*

SON, A.T. (1944). — Absorp-  
tact of the sheep and other

carbohydrate and volatile  
urus. *Quart. J. exp. Physiol.*,

(1929). — Experiments on  
stomach infusoria of rumi-  
., 4, 215-242.

in the sloth. *Quart. Rev.*

— Poikilothermism in the

(1938). — Blood-chemical  
lectomized sloths. *Amer. J.*

Oeuvres complètes mises en  
9-425.

(1922). — Cité par MOIR *et al.*  
nutrition. II. The rate of  
crude fibre and protein by  
aimard). *Austral. J. Biol. Sci.*,

mentation de la cellulose et  
du caecum de lapin. *Arch.*

UNIAUX, C. (1965). — Sécré-  
isolée. *Bioch. Biophys. Acta*,

carbohydrates in the rumen

- ELSDEN, S.R., HITCHCOCK, M.W.S., MARSHALL, R. A. et PHILLIPSON, A.T. (1945). — Volatile acid in the digesta of ruminants and other animals. *J. exp. Biol.*, **22**, 191-202.
- FLOWER (1872). — Cité par OPPEL, p. 569.
- GRASSÉ, P.P. (1955). — Ordre des Edentés. *Traité de Zoologie*, 17/II, 1182-1246. Masson, éd. Paris.
- HENNEBERG, W. (1922). — Untersuchungen über die Darmflora des Menschen mit besonderer Berücksichtigung der Iodophilen Bakterien im Menschen- und Tierdarm sowie im Kompostdünger. *Centb. f. Bakt.*, **II**, 55, 242-281.
- HENNEBERG, W. et STOHMANN, F. (1864). — Beiträge zur Begründung einer rationellen Fütterung der Wiederkäuer. Braunschweig.
- HUNT, J.N. (1948). — A method for estimating peptic activity in gastric contents. *Biochem. J.*, **42**, 104-109.
- JEUNIAUX, C. (1962). — Recherche de polysaccharidases dans l'estomac d'un Paresseux (*Choloepus hoffmanni* Pet.). *Arch. int. Physiol. Bioch.*, **70**, 407-408.
- KLINCKOWSTRÖM, A. (1895). — Zur Anatomie der Edentaten. I. Beiträge zur Anatomie des Magens der Edentaten. *Zool. Jahrb. (Abt. f. Morphol.)*, **8**, 481-499.
- LEWIS, D. (1961). — *Digestive physiology and nutrition of the ruminants*. Butterworth, London, p. 235.
- MAC ANALLY, R.A. (1944). — The determination of total volatile acids in blood. *J. exp. Biol.*, **20**, 130-131.
- MOIR, R.J., SOMERS, M. et WARING, H. (1956). — Studies in Marsupial nutrition. I. Ruminant-like digestion in a herbivorous Marsupial (*Setonix brachyurus* Quoy and Gaimard). *Austral. J. Biol. Sci.*, **9**, 293-304.
- OPPEL, A. (1897). — *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere*. G. Fischer Verlag, Iena.
- OWEN (1838 et 1847). — Cité par OPPEL, p. 569.
- PHILLIPSON, A.T. (1942). — The fluctuation of pH and organic acids in the rumen of the sheep. *J. exp. Biol.*, **19**, 186-198.
- PHILLIPSON, A.T. et MAC ANALLY, R.A. (1942). — Studies on the fate of carbohydrates in the rumen of the sheep. *J. exp. Biol.*, **19**, 199-214.
- POPOV et KUDRIAVZEV, in POPOV, N.A. (1932). — Physiology of the sheep. Moscow. Cité par BABKIN, B.P. — *Secretory mechanisms of the digestive glands*. Hoeber Inc., New York, 1950.
- REID, R.L. (1950). — Cité par MOIR *et al.*
- ROMEIS, B. (1948). — *Mikroskopische Technik*. Leibniz Verlag, München.
- SOMOGYI, M. (1952). — Notes on sugar determination. *J. Biol. Chem.*, **195**, 19-23.
- SONNTAG, C.F. (1921). — A contribution to the anatomy of the three-toed sloth (*Bradypus tridactylus*). *Proc. Zool. Soc. London*, Part 1, 157-177.
- SONNTAG, C.F. et DUNCAN, F.M. (1922). — Contribution to the histology of the three-toed sloth (*Bradypus tridactylus*). *J. Roy. Microscop. Soc.*, **37**-46.
- von TAPPEINER, H. (1883). — Die Base der Verdauungsschlauchen der Pflanzenfresser. *Zeitschr. f. Biol.*, **19**, 228-279.
- von TAPPEINER, H. (1884). — Untersuchungen über die Gärung der Cellulose in besondere über deren Lösung im Darmkanal. *Zeitschr. f. Biol.*, **20**, 52-134.
- von TAPPEINER, H. (1888). — Nachträge zu den Untersuchungen über die Gärung der Cellulose. *Zeitschr. f. Biol.*, **24**, 105.
- WINOGRADOWA, M., WINOGRADOWA-FEDEROWA, T. et WERENINOV, A. (1930). — Zur Frage nach der Einwirkung der Panseninfusorien auf die Verdauung der Wiederkäuer. *Centrb. f. Bakt.*, **II**, **81**, 230-244.
- WISLOCKI, G.B. (1928). — Observations on the gross and microscopic Anatomy of the sloths (*Bradypus griseus griseus* Gray and *Choloepus hoffmanni* Peters). *J. Morphol. Physiol.*, **46**, 317-377.