

# Alimentation des tortues terrestres herbivores

N. MORIN<sup>1</sup>, N. PRIYMENKO<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>7ter rue du Bac, F-31520 Ramonville Saint Agne, FRANCE

<sup>2</sup>UMR1331 Toxalim INRA/INP/UPS-ENVT, Ecole Nationale Vétérinaire, BP 87614, F-31076 Toulouse cedex 3, FRANCE.

\*Auteur chargé de la correspondance : n.priymenko@envt.fr

## RESUME

L'alimentation présente une importance cruciale dans l'entretien d'un individu, tout particulièrement dans le cas d'espèces ayant une longue espérance de vie comme les chéloniens. Toute erreur ou inadéquation aux besoins nutritionnels engendre à long terme des troubles de la croissance ou prédispose à certaines affections, souvent mortelles. Les recommandations alimentaires à la disposition des propriétaires se résument généralement à une liste de matières premières utilisables et sélectionnées sur la seule base de leur rapport phosphocalcique. Afin d'élaborer une ration alimentaire adaptée, il est nécessaire de prendre en compte les particularités de la digestion des tortues terrestres herbivores et leurs besoins alimentaires.

**Mots-clés : Tortues terrestres - Alimentation - Physiologie digestive - Apports recommandés**

## SUMMARY

### Feeding the herbivorous tortoises

Feeding is of crucial importance in the maintenance of a species, especially in the case of long life expectancy species as Chelonian. A mistake or an inadequacy of feeding supply with nutritional needs can lead to growth disorders or life-threatening disease predisposition. The only recommendations available to owners generally consist of a list of fruit and vegetables, selected on the basis of their calcium/phosphorus ratio. To develop a diet that meets herbivorous tortoises needs, it is necessary to take into account the characteristic of digestion and their adequate requirements in nutrients.

**Keywords: Tortoises - Feeding - Digestive physiology - Requirements**

## Introduction

L'alimentation revêt une importance toute particulière dans la médecine des « nouveaux animaux de compagnie » (NAC), bien que souvent sous-estimée par les professionnels comme par les particuliers. La grande majorité des affections est directement ou indirectement liée à des erreurs alimentaires, à l'origine de lésions parfois irréversibles ainsi que de maladies chroniques [13].

Les chéloniens représentent un ordre des reptiles qui est généralement divisé en fonction du milieu auquel sont inféodés leurs membres : tortues terrestres, herbivores, et tortues aquatiques, généralement omnivores (dulçaquicoles ou marines) [11]. Par rapport à certains autres NAC, les tortues terrestres sont depuis longtemps maintenues en captivité par l'homme ; néanmoins, les connaissances sur leur alimentation restent fragmentaires à ce jour [11].

## Les bases de l'alimentation des tortues terrestres herbivores

### CROISSANCE ET POIDS IDÉAL

Afin d'évaluer l'adéquation d'un régime alimentaire aux besoins des animaux, il est utile de pouvoir quantifier l'état d'embonpoint et la croissance de l'animal afin de repérer, par exemple, un retard de croissance provoqué par d'éventuelles carences.

Dans un premier temps, le poids idéal peut être estimé à partir de la taille de la carapace de la tortue, avec [11]:

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

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 1).

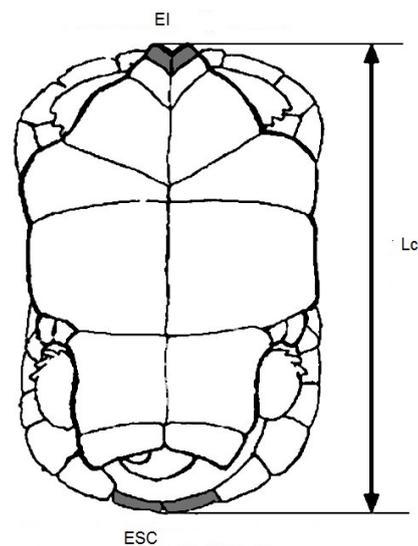


FIGURE 1 : Schéma montrant comment mesurer la longueur de la carapace (Lc). EI : écailles intergulaires ; ESC : écailles supra-caudales.

Lors de l'estimation de la vitesse de croissance d'une tortue terrestre, la taille d'un individu est un indicateur plus fiable que son poids [30]. Une étude de terrain, menée sur *Gopherus polyphemus* une espèce endémique du sud-est des Etats Unis vivant dans des pinèdes, montre que la longueur

de la carapace (en cm) évolue au cours du temps selon les équations suivantes [1]:

$$L_c \text{ (mâle)} = 271 - 220 e^{-0,07 \times \text{âge (années)}}$$

$$L_c \text{ (femelle)} = 323 - 272 e^{-0,05 \times \text{âge (années)}}$$

La croissance des tortues en captivité est généralement plus rapide que dans la nature, ce qui peut être en relation avec le fait que les aliments, riches en énergie et en protéines, sont donnés à volonté [30]. Cette croissance rapide est généralement associée à une mortalité élevée, avec une plus forte incidence de maladies rénales et de troubles de la croissance [24].

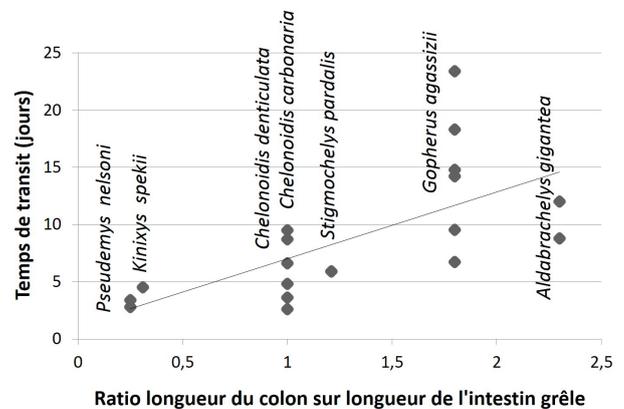
**PARTICULARITÉS PHYSIOLOGIQUES DU TUBE DIGESTIF**

Les chéloniens sont ectothermes et poïkilothermes, ce qui signifie que leur température corporelle est directement dépendante de la température de leur environnement. De nombreux paramètres physiologiques varient en fonction de la température, comme l'ingestion et la digestion. A chaque espèce correspond une fourchette de température à l'intérieur de laquelle le métabolisme est optimal, on parle de température préférentielle optimale de l'espèce [25]. De ce fait, les conditions d'entretien telles que la température, la luminosité et l'humidité doivent être paramétrées avec attention afin de correspondre aux caractéristiques de l'espèce (tableau I).

L'ordre des chéloniens regroupe des espèces herbivores tout comme des espèces dont le régime alimentaire est essentiellement basé sur une alimentation carnée. Anatomiquement, toutes les espèces de tortue sont des monogastriques au tractus digestif très simple, ne possédant pas de caecum développé qui pourrait faire office de « cuve de fermentation », comme chez les mammifères herbivores monogastriques. De plus, les tortues n'ont pas la possibilité de réduire mécaniquement la taille des fragments végétaux

ingérés : leur bec corné (rhamphothèque) leur permet uniquement de découper des morceaux qui sont directement déglutis sans être broyés [7].

Les seules adaptations anatomiques correspondantes à une alimentation riche en fibres chez la tortue terrestre sont un pH stomacal bas (pH = 1 à 3 chez *Gopherus agassizii* [2]), ainsi qu'un colon proportionnellement plus long chez les tortues herbivores que chez les tortues ayant un régime omnivore dit mixte, c'est-à-dire associant autant de végétaux que de proies (figure 2). Ces dernières ont d'ailleurs un ratio longueur du colon/longueur de l'intestin grêle plus élevé que les tortues plutôt carnivores (consommant davantage de proies que de végétaux) [2, 5, 6, 16, 27]. La digestion microbienne des débris végétaux chez les chéloniens herbivores est permise par un transit digestif très lent, et d'autant plus lent que l'alimentation est peu digeste et pauvre en eau [14, 26].



**FIGURE 2 :** Relation entre le temps de transit total (en jours) et le ratio entre la longueur du colon et de l'intestin grêle, chez diverses espèces de chéloniens [2, 5, 6, 16, 27, 28].  
 Tortue aquatique et omnivore : *Pseudemys nelsoni*  
 Tortue terrestre vivant en milieu humide et omnivore : *Kinixys spekii*  
 Tortue terrestre vivant en milieu humide et herbivore : *Chelonoidis denticulata*  
 Tortues terrestres vivant en milieu sec et herbivores : *Chelonoidis carbonaria*, *Stigmochelys pardalis*, *Gopherus agassizii*, *Aldabrachelys gigantea*

Espèces	Températures recommandées (en °C)		Humidité relative recommandée (en %)
	Minimum	Maximum	
<i>Testudo hermanni</i>	20	32	35 à 55
<i>Testudo graeca graeca</i>	20	32	35 à 55
<i>Testudo graeca ibera</i>	20	32	35 à 55
<i>Testudo graeca whitei</i>	20	32	35 à 55
<i>Testudo marginata</i>	20	32	35 à 55
<i>Testudo horsfieldi</i>	20	30	< 50
<i>Stigmochelys pardalis</i>	20	32	< 35
<i>Centrochelys sulcata</i>	20	32	< 35
<i>Chelonoidis carbonaria</i>	23	29	> 40
<i>Chelonoidis denticulata</i>	23	29	> 55
<i>Gopherus agassizii</i>	20	32	< 35

TABLEAU I : Températures et humidité recommandées pour l'entretien et l'hospitalisation d'espèces herbivores et terrestres de chéloniens [23].

Les tortues terrestres herbivores présentent un péristaltisme particulier qui leur permet 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. Ce mécanisme favorise la rétention des grandes particules, d'abord dans l'estomac, puis dans le colon où la flore digestive peut fermenter les fibres, tandis que le brassage des fluides et des fines particules permet une répartition homogène de l'eau et des nutriments, créant ainsi un milieu favorable à la flore digestive (figure 3). Cette adaptation permet également à des animaux vivant dans des milieux secs d'épargner leur eau corporelle lors de la digestion de végétaux relativement secs [2, 27, 28].

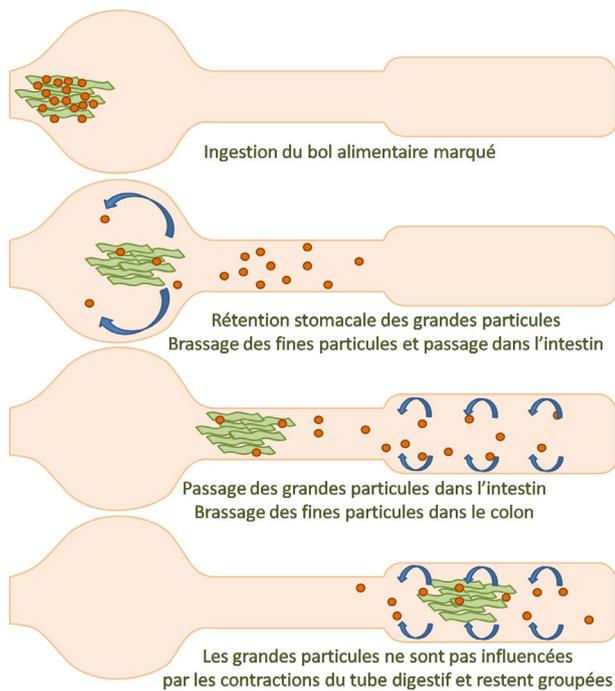


FIGURE 3 : Comportement des différentes particules en fonction de leur taille, chez la tortue du Désert (*Gopherus agassizii*) [2, 27, 28].

La capacité d'ingestion d'une tortue terrestre dépend de son poids corporel, mais également de la température ambiante, qui peut limiter l'activité et le métabolisme. A ces deux facteurs doivent être ajoutées les caractéristiques de l'aliment : un aliment riche en eau et particulièrement digeste sera plus facilement ingéré et le transit sera plus rapide qu'avec un aliment plus sec et/ou plus riche en fibres [26, 27].

Enfin, un éventuel effet masse (comme la présence d'œufs) peut diminuer la capacité d'ingestion de l'animal [27]. La relation suivante, construite à partir d'une compilation des données de la littérature [14, 27], permet d'estimer la quantité d'aliment spontanément ingéré en fonction des paramètres exposés précédemment, à la température optimale de l'espèce [28] :

$$\text{Quantité d'aliment ingéré (g MS/j)} = E_A \times 3 \times PC^{0,85} / M$$

avec PC, le poids corporel en kg ;  $E_A$ , l'encombrement de l'aliment, allant de 0,5 pour un aliment de type fourrage

sec à 2 pour une plante fraîche très digeste (ex : endive) ; M, la correction pour l'effet masse abdominale ( $M = (\text{nombre d'œufs})^{0,072}$  [27]).

Pour la plupart des végétaux frais utilisés dans les rations ménagères, qui ont une teneur en eau de 80 à 90% et une faible teneur en fibres (< 20% MS), la digestibilité apparente de l'énergie brute peut être estimée, chez la tortue terrestre, à environ 70% (figures 4 et 5). En revanche, pour un aliment plus pauvre en eau ou plus riche en fibres, comme un foin de graminée ou une plante récoltée après le début d'épiaison, la digestibilité de la matière organique, et donc de l'énergie, semble moindre, chez la tortue du désert (*Gopherus agassizii*) [3, 17, 28, 29]. L'utilisation de fourrages secs dans une ration diminue donc à la fois l'ingestion de la ration et la digestibilité de celle-ci, ce qui pourrait être un moyen de limiter les troubles de croissance imputables à une alimentation trop riche et/ou distribuée à volonté en captivité.

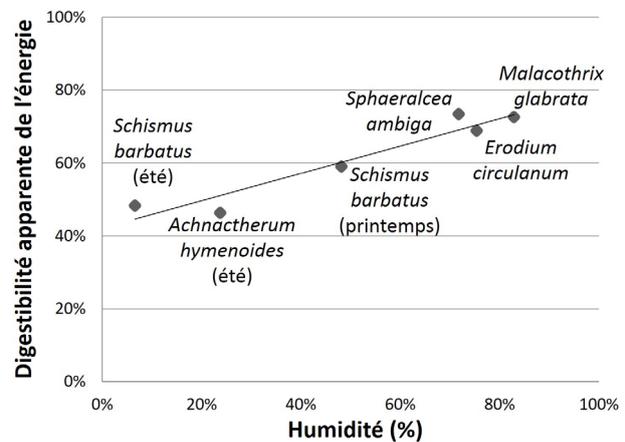


FIGURE 4 : Digestibilité apparente de l'énergie de différentes matières premières en fonction de leur teneur en eau, chez la tortue du Désert (*Gopherus agassizii*) [3, 17, 27, 28, 29].

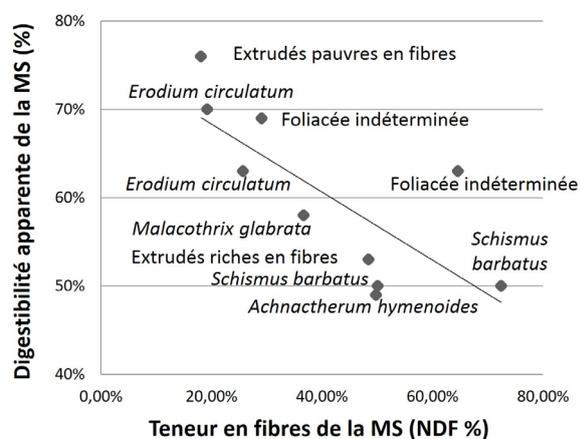


FIGURE 5 : Digestibilité apparente la matière sèche de différentes matières premières en fonction de leur teneur en fibres NDF, chez la tortue du Désert (*Gopherus agassizii*) [3, 17, 27, 28]. NDF : Neutral detergent Fiber

La digestibilité apparente de la matière azotée augmente avec la teneur en eau de l'aliment ingéré (figure 6). Une alimentation exclusivement composée de plantes pauvres en eau (*Shismus barbatus*) se traduit même par une perte nette d'azote chez *Gopherus agassizii*, l'azote absorbé ne compensant pas, dans ce cas, les pertes endogènes [3, 17, 28].

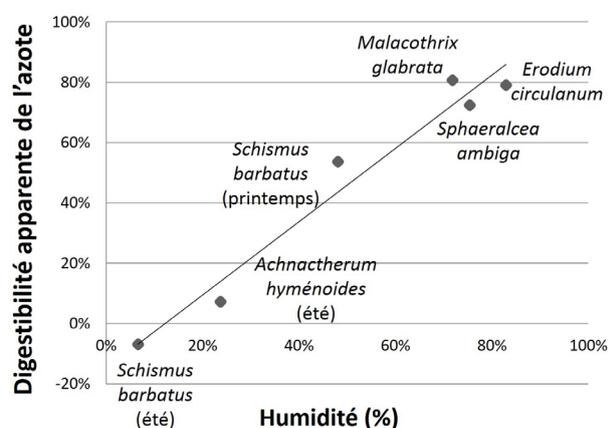


FIGURE 6 : Digestibilité apparente de l'azote (en %) de différentes matières premières en fonction de leur teneur en eau, chez la tortue du Désert (*Gopherus agassizii*) [3, 17, 27, 28, 29].

## Besoins alimentaires et apports recommandés

### BESOINS EN EAU ET COÛT HYDRIQUE DE LA DIGESTION

L'apport d'eau est un élément extrêmement important dans l'entretien d'un reptile bien que souvent négligé par les propriétaires. Le turnover de l'eau, mesuré chez plusieurs espèces de tortues en milieu naturel, donne une relation entre les pertes en eau et le poids de l'animal qui permet d'estimer le besoin quotidien en eau (poids en kg) à [15]:

$$\text{Besoin en eau (mL/j)} = 20,6 \times \text{PC}^{0,84}$$

où PC : poids corporel. Ce besoin est du même ordre que les quantités recommandées d'eau à administrer par voie parentérale pour l'entretien d'un reptile, qui sont de 10 à 25 mL d'eau par kilogramme de poids corporel et par jour [32]. Cette base est à adapter en fonction de l'espèce, de l'environnement (température extérieure), de l'alimentation ainsi que de l'état physiologique (période de ponte) du reptile. En effet, les espèces désertiques semblent avoir des besoins en eau moins élevés que les espèces de climat tempéré [32].

Les espèces terrestres couvrent généralement leurs besoins en eau grâce à l'eau contenue dans leurs aliments. Cependant, il a été calculé qu'une tortue perdait dans les fèces environ un gramme d'eau par gramme de matière sèche ingérée, quelle que soit la teneur en eau de l'aliment [27, 29]. Ainsi, si la teneur en eau de l'aliment est inférieure à 50% de la matière brute, le bilan hydrique devient négatif et la tortue dépense son eau corporelle pour hydrater son contenu digestif. Il est donc essentiel de fournir aux tortues maintenues en captivité un bac d'eau propre suffisamment profond pour qu'elles puissent immerger leur tête pour boire [8].

### BESOINS EN ÉNERGIE

Le besoin énergétique des tortues terrestres n'est pas bien connu. Il est considéré par certains auteurs être de valeur identique au besoin énergétique des autres reptiles herbivores, dont le modèle en la matière est *Iguana iguana* [10, 12]. Cependant, cette analogie surestime grandement les besoins énergétiques des tortues terrestres. En effet, un apport de seulement 15 à 30% de l'apport énergétique recommandé pour la croissance d'iguanes verts (*Iguana iguana*) est suffisant pour permettre la croissance de *Testudo hermanni* juvéniles de même poids [9].

Le tableau II présente les besoins énergétiques liés au métabolisme de base, c'est-à-dire le besoin journalier en énergie d'un individu à jeun et inactif, tels que fournis par diverses études [3, 4, 9, 10].

Les besoins énergétiques des reptiles augmentent avec la température ambiante, et avec les dépenses énergétiques 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 température, 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...). Afin de prendre en compte cette augmentation, le besoin énergétique lié au métabolisme de base est multiplié par un facteur k, allant de 1,1 à 3 ou 4 en fonction de l'activité, pour obtenir le besoin énergétique d'entretien [10, 12].

A titre d'exemple, pour les tortues du désert *Gopherus agassizii*, le besoin énergétique d'entretien (en énergie

Espèces	Température	Besoin lié MB (kJ/j)
Reptiles & tortues herbivores [10]	30°C	134 x PC <sup>0,77</sup>
<i>Gopherus agassizii</i> [4]	23°C	6,4 à 6,9 x PC <sup>0,75</sup>
<i>Gopherus agassizii</i> [4]	35°C	11,6 à 12,5 x PC <sup>0,75</sup>
<i>Gopherus agassizii</i> [3]	31°C	9,4 x PC <sup>0,75</sup>
<i>Testudo hermanni</i> [9]	22 à 32°C	10 à 20 x PC <sup>0,77</sup>

PC : Poids corporel ; MB : Métabolisme de base

TABLEAU II : Besoins en énergie métabolisable liés au métabolisme de base, à différentes températures chez les Chéloniens terrestres et herbivores [3, 4, 9, 10]

métabolisable) devient égal, selon Barboza *et al.* [3], à température préférentielle, à :

$$\text{Besoin énergétique journalier} = k \times 9,4 \times \text{PC}^{0,75} \text{ (kJ/j)}$$

où PC : poids corporel. Dans la nature, le besoin énergétique d'entretien est de 1,5 à 2 fois supérieur au besoin énergétique lié au métabolisme de base [15]. Cependant, les reptiles en captivité dépensent moins d'énergie dans la recherche de nourriture.

## BESOINS EN PROTÉINES

Les besoins en protéines des reptiles herbivores (tableau III) sont moins bien connus que ceux de leurs homologues omnivores. Les besoins protéiques d'entretien doivent permettre de compenser les pertes azotées endogènes. Une étude réalisée par la méthode des bilans azotés a permis de déterminer les besoins quotidiens en protéines de tortues du désert (*Gopherus agassizii*) adultes à [3, 28] :

$$56 \times \text{PC}^{0,8} \text{ mg d'azote, soit } 350 \times \text{PC}^{0,8} \text{ mg de protéines}$$

où PC : poids corporel. Ce besoin en azote est environ trois fois plus faible chez ces tortues que chez les autres reptiles, tels que les iguanes verts (*Iguana iguana*) avec  $150,6 \times \text{PC}^{0,8}$  mg d'azote par jour, ou d'autres espèces désertiques comme le chuckwalla (*Sauromalus obesus*) avec  $160 \times \text{PC}^{0,75}$  mg d'azote par jour [3]. Ainsi, des essais effectués sur des iguanes verts (*Iguana iguana*) ont suggéré qu'un aliment comportant 25% de l'énergie de la ration sous forme de protéines était nécessaire pour une croissance optimale, ce qui correspond à 70 g de protéines par Mcal environ [10]. Chez les Chéloniens, ce besoin reviendrait à 24 g de protéines par Mcal [3].

Il est important de couvrir les besoins en protéines sans induire une balance azotée positive ; en effet, étant donné que les Chéloniens terrestres éliminent leur azote majoritairement (pour environ 60%) sous forme d'acide urique, l'excès de protéines prédispose ceux-ci à la formation de goutte viscérale et/ou à une insuffisance rénale [10].

## BESOINS 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 qu'une ration pauvre en fibres NDF (< 12% par rapport à la matière sèche ; NDF= Neutral Detergent Fiber, c'est-à-dire les fibres insolubles dans

les détergents neutres ou les fibres totales sans les pectines) générerait des selles molles. De plus, bien 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 glucides [32]. Cependant, un excès de fibres réduit à la fois la digestibilité de l'énergie et des minéraux. Un apport de fibres de 20 à 30% par rapport à la matière sèche serait optimal, chez les reptiles herbivores adultes [12].

## APPORTS RECOMMANDÉS EN CALCIUM

Il est habituel, pour la plupart des reptiles vivant en captivité, de compléter la ration en calcium. Cette habitude est 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 [21, 22]. Les recommandations générales sont d'apporter 1,8-3 g de Ca/Mcal ou 0,6-1,5% de la MS dans la ration, avec un maximum toléré de 2,5% de la MS [12].

Il existe cependant peu d'études évaluant la pertinence de ces recommandations, qui sont extrapolées de travaux réalisés chez l'Homme [19]. Chez la tortue léopard (*Stigmochelys pardalis*), l'ajout d'un complément calcique (Flydende calcium®, Diafarm Copenhague) à une ration de végétaux pauvres en calcium a été étudié sur la croissance de juvéniles. Cette étude a montré qu'un taux d'incorporation total de 0,4 g de calcium par kg d'aliment (MB-Matière Brute) a été insuffisant pour éviter une ostéofibrose d'origine alimentaire chez les jeunes sujets ; à l'inverse, une dose élevée (> 8 g/kg MB) a également eu des effets délétères sur la santé des jeunes tortues tels que des retards de croissance et l'apparition de foyers ectopiques de calcification (les teneurs de Ca en g/kg MS ne sont pas disponibles ni calculables) [13].

Cependant, chez la tortue, l'apport nécessaire en calcium dans l'alimentation dépend des conditions d'entretien : par exemple, le spectre lumineux et la température d'entretien jouent un rôle prépondérant dans l'homéostasie du calcium, chez les reptiles herbivores, notamment via la synthèse de calcitriol [19]. L'hibernation joue également un rôle important dans la fixation du calcium. Une étude par radiographie de la densité osseuse de *Testudo hermanni boettgeri* juvéniles a mis en évidence que les tortues ayant hiberné durant leur premier hiver présentent une radio-opacité osseuse plus marquée que les tortues n'ayant pas hiberné, avec le même apport alimentaire de 1,3 % de calcium dans la matière sèche,

Méthode	Formulation
Analogie avec les autres reptiles herbivores [10, 28]	Les protéines de la ration doivent apporter 25% des besoins énergétiques journaliers, soit $0,32 \text{ PC}^{0,75}$ (kg)
Calcul avec le bilan azoté [3, 28]	$0,35 \text{ PC}^{0,8}$ (kg) chez l'adulte
Calcul avec le gain corporel durant la croissance [17, 28]	$0,47\text{-}0,77 \times \text{PC}$ (kg) chez des juvéniles

PC : Poids corporel

TABLEAU III : Besoins protéiques déterminés par différents auteurs (en g/j), chez les chéloniens [3, 10, 17, 28].

soit 1,7 g de calcium par kg d'aliment (MB) et un ratio Ca/P de 3,25 [9]. D'autre part, il est probable que l'incidence élevée des troubles de l'ossification chez les tortues maintenues en captivité (déformations irréversibles des rayons osseux, anomalies de la carapace avec apparition d'angulations) résulte plus souvent d'une accélération de la croissance induite par un apport énergétique trop important que d'une carence primaire en calcium [23].

### APPORTS RECOMMANDÉS EN PHOSPHORE

Les apports recommandés en phosphore dans la ration des reptiles sont de 0,5 à 0,8% de la MS, avec une limite supérieure à 1,6% [11]. Généralement, les apports en phosphore sont présentés en même temps que les apports en calcium, au travers du ratio phosphocalcique, en raison d'une régulation hormonale commune des métabolismes calcique et phosphorique. L'idéal est de fournir une alimentation ayant un ratio phosphocalcique de 1,5 à 2,0 pour 1, afin de se rapprocher au mieux du ratio phosphocalcique de 2 pour 1 présent dans la matière osseuse [3, 13], du ratio phosphocalcique corporel des tortues adultes [20] et des apports alimentaires des tortues méditerranéennes, dans la nature [22].

### APPORTS RECOMMANDÉS EN VITAMINE A

Les besoins journaliers en vitamine A sont estimés à 400 UI (équivalent rétinol) par kg de poids corporel [33] et les recommandations concernant la teneur en rétinol dans la ration d'un reptile sont de 1 500 à 10 000 UI/kg MS d'aliment [11, 33]. L'hypovitaminose A est plus fréquente chez les tortues aquatiques omnivores que chez les tortues terrestres herbivores. Ces dernières sont probablement capables d'utiliser le  $\beta$ -carotène de leur alimentation et des troubles liés à une hypervitaminose peuvent être observés : les signes cliniques (anorexie, desquamation, amincissement cutané et érythème) sont apparus avec un apport en vitamine A de 200 000 UI/kg MS d'aliment, chez des tortues terrestres adultes herbivores [11, 33]. Une adjonction bi-hebdomadaire d'un complément en vitamine A (dose non précisée par l'auteur) à la nourriture de jeunes *Testudo hermanni* pendant 6 mois a été suffisante pour provoquer la mort de 85% des tortues [33]. De ce fait, il est déconseillé de compléter une tortue herbivore en vitamine A.

### APPORTS RECOMMANDÉS EN VITAMINE D

Les recommandations en vitamine D<sub>3</sub> pour les reptiles sont de 200 à 2000 UI/kg MS dans l'aliment, avec une dose maximale tolérée de 5000 UI/kg de MS. En effet, un excès de vitamine D<sub>3</sub> entraîne des calcifications ectopiques des tissus mous, notamment au niveau rénal [11, 12]. Cependant, les reptiles herbivores ne trouvent que peu de cholécalférol dans leur alimentation de base et la majeure partie de la vitamine D<sub>3</sub> nécessaire est synthétisée à partir de 7-déhydrocholestérol. Cette provitamine D<sub>3</sub> est convertie au niveau de la peau en prévitamine D<sub>3</sub> 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), puis isomérisée en cholécalférol [19]. Cette synthèse justifie l'usage systématique d'une lampe UV fonctionnelle et bien orientée dans les vivariums, en plus d'une lampe chauffante.

En cas d'excès d'apport en cholécalférol, la vitamine D<sub>3</sub> excédentaire peut être reconvertie en prévitamine D<sub>3</sub> puis en catabolites tels que le lumistérol éliminés par l'organisme [19]. Cependant, cette voie d'échappement est limitée et ne peut suffire à réduire l'excédent de vitamine dans le cas d'un apport alimentaire trop important [19]. Aussi, il est conseillé de ne pas supplémenter les reptiles en vitamine D<sub>3</sub>, lorsqu'ils sont entretenus dans des conditions adaptées.

## Applications pratiques

### VALEUR ÉNERGÉTIQUE DES MATIÈRES PREMIÈRES, CHEZ LA TORTUE

Pour la tortue, la valeur nutritionnelle des plantes utilisées en alimentation humaine peut être relevée sur les tables de nutrition [18, 31]. Cependant, la valeur énergétique de ces plantes est surestimée pour les reptiles herbivores et doit être corrigée en appliquant un facteur correctif de 0,9 lors du calcul d'une ration ménagère, afin de tenir compte de l'efficacité de la digestion de la tortue terrestre [28].

### DISTRIBUTION

Les végétaux destinés à l'alimentation humaine sont généralement trop concentrés en énergie et en protéines brutes pour qu'une tortue alimentée *ad-libitum*, n'ayant à réaliser aucun effort de recherche, couvre ses besoins sans excès en énergie. Aussi, les aliments doivent être choisis en fonction de leurs qualités nutritionnelles et de leur encombrement chez les tortues en captivité (tableau IV). Ce choix doit aussi être modulé en fonction de l'âge de la tortue. Sinon, il est nécessaire de limiter les quantités distribuées et de fractionner leur apport au cours de la journée.

### CHOIX DES ALIMENTS

Les légumes généralement recommandés pour l'alimentation des reptiles herbivores sont souvent riches en calcium et également en protéines comme l'illustre la figure 7, construite à partir des fruits et légumes communs couramment utilisés dans l'alimentation des tortues. Cette figure montre que le choix d'aliments relativement riches en calcium conduit souvent à apporter un excès de protéines brutes. Il apparaît donc pertinent de composer un mélange de plusieurs végétaux, les uns comblant les besoins calciques et apportant des protéines, les autres étant destinés à combler les apports énergétiques sans apporter un excès de protéines. A titre d'exemple, une ration ménagère équilibrée uniquement composée de végétaux humides doit associer un aliment couvrant pratiquement l'ensemble des besoins en calcium et partiellement ceux en protéines brutes (exemple :

le cresson), à un aliment riche en énergie et relativement pauvre en protéines (exemple : la fraise) et à un aliment très riche en eau et pauvre en nutriments pour atteindre un effet de satiété (exemple : la mâche).

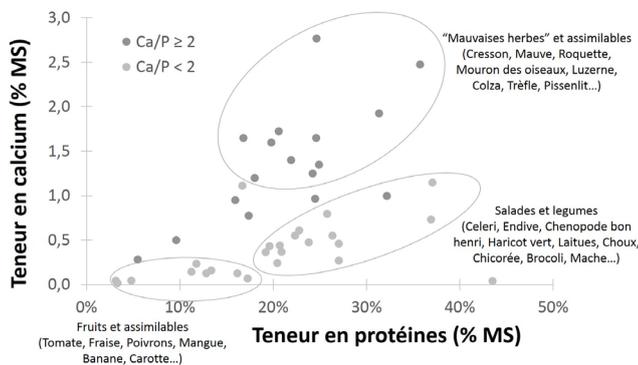


FIGURE 7 : Teneurs en calcium et en protéines (en % MS) de divers légumes et fruits destinés à l'alimentation humaine et de fourrages frais susceptibles d'être utilisés chez les tortues herbivores terrestres [18, 28, 31]

Une fois réalisé le choix des matières premières, les quantités doivent être calculées et ajustées de façon à couvrir les besoins énergétiques et calciques tout en limitant les excès en protéines. La création d'un tableur permet d'ajuster la

ration pas à pas, tout en vérifiant que la teneur en calcium, le ratio phosphocalcique et la teneur en fibres soient corrects (tableau V). Dans l'exemple précédent, la ration quotidienne et équilibrée d'une tortue de 200 g doit être constituée de 3 g (en matière brute) de cresson, 2,5 g de fraise et de 1,5 g de mâche.

En sus, le choix des aliments possibles dans l'élaboration de la ration quotidienne doit être réalisé en fonction de leur absence relative de toxicité. Certaines plantes contiennent des éléments qui, en trop grandes quantités, se révèlent néfastes pour la santé de l'animal (tableau VI [11]). Par exemple, les oxalates contenus dans certaines plantes peuvent se lier à certains minéraux (calcium, magnésium...) et empêcher, de ce fait, leur absorption. Les végétaux riches en oxalates sont donc à limiter dans l'alimentation des tortues. D'autres plantes comme les crucifères sont riches en substances goitrigènes (thiocyanates, perchlorates). Ces composés rentrent en compétition avec les iodures sur les symports  $\text{Na}^+/\text{I}^-$  des pôles basaux cellules thyroïdiennes folliculaires, empêchant ainsi les réactions d'halogénéation des résidus tyrosyles de la thyroglobuline qui sont indispensables à la biosynthèse des hormones thyroïdiennes iodées. Aussi, la consommation trop fréquente de telles plantes est susceptible de conduire à un hypothyroïdisme d'origine nutritionnelle. Enfin, chez les animaux présentant une uricémie élevée ou

PC (kg)	0,100	0,200	0,500	1,000	2,000	5,000
<b>Energie métabolisable</b>	1,88	1,76	1,60	1,50	1,40	1,27
<b>Protéines brutes</b>	13,09	12,64	12,08	11,67	11,27	10,76
<b>Calcium</b>	0,57	0,53	0,48	0,45	0,42	0,38

PC : Poids corporel

TABLEAU IV : Caractéristiques nutritionnelles (énergie métabolisable en kcal EM/g de MS, teneurs en protéines brutes en %MS et en calcium en %MS) d'aliments complets pouvant être distribués *ad-libitum* car permettant de diminuer la vitesse d'ingestion, en fonction du poids corporel (PC) de la tortue [28].

Capacité d'ingestion (g MS /j) [27]	MS ingérée (g/j) = $E_A \times 3 \text{ PC}^{0.85} / M$ avec $E_A$ : 0,5 à 2 en fonction de l'encombrement ; M : effet masse
<b>Apports recommandés</b>	
<b>Besoins hydriques</b> (mL/j) [15]	$20,6 \text{ PC}^{0.84}$
<b>Besoins énergétiques</b> (kcal/j) [3]	$k \times 9,4 \text{ PC}^{0.75} / 4,1868$ avec $k = 1$ à 4 en fonction de l'activité (activité normale $k = 2$ )
<b>Besoins protéiques</b> (g PB/j) [3, 28]	$0,35 \text{ PC}^{0.8}$ chez l'adulte
<b>Besoins en Calcium</b> (g Ca/j) [12]	3 x Besoin Énergétique (Mcal)
<b>Teneur en Calcium</b> (% MS) [3, 13]	$0,6 < \text{Ca} < 1,5$
<b>Ratio phosphocalcique</b> [3, 13]	$\text{Ca/P} > 1$ (Optimum : $\text{Ca/P} = 2$ )
<b>Teneur en fibres</b> (% MS) [12]	$20 < \text{Teneur en fibres} < 30$ , chez l'adulte

PC : Poids corporel

TABLEAU V : Résumé des principales recommandations alimentaires et caractéristiques des rations, chez les tortues herbivores, en fonction de leur poids corporel (PC en kg) ou en % de la matière sèche de l'aliment (% MS).

une goutte clinique, il est nécessaire d'éviter les aliments riches en purines et/ou à effet alcalinisant, afin de limiter la formation des cristaux d'urates (tableau VI) [12, 32].

L'inconvénient des rations à base de matières premières de qualité humaine, riches en eau mais très digestes, est de s'éloigner de l'alimentation naturelle des tortues terrestres en recommandant essentiellement des aliments riches en eau ou colorés. Afin de se rapprocher d'un mode alimentaire plus « naturel », il est intéressant d'introduire dans l'alimentation des fourrages secs qui ralentissent le transit intestinal et limitent les apports en protéines brutes. Si ce n'est pas réalisable, on peut aussi proposer des plantes sauvages aux tortues tous les jours, après les avoir préalablement rincées à l'eau claire, comme le chiendent, le pissenlit, le trèfle en petites quantités, le plantain, les chénopodes, le lamier, le laiteron, la mauve. A défaut, l'utilisation de légumes verts feuillus comme la chicorée, le cresson, les endives, les épinards, la salade (une cuillère à café pour une tortue de 200 g, ou une cuillère à soupe pour une tortue de 500 g) peut permettre une meilleure réplétion. Lorsqu'un passage à une alimentation plus naturelle est envisagé, il est nécessaire de réaliser une transition alimentaire car les tortues sont naturellement plus attirées par les légumes, riches en eau et souvent colorés. Une première solution consiste à remplacer petit à petit une partie des légumes verts par des « mauvaises herbes ». Pour les petites tortues, il peut être pertinent de découper aux ciseaux des morceaux de foin d'environ 1 cm que l'on mélange avec des « mauvaises herbes » ou des végétaux verts feuillus. Enfin, une dernière possibilité est de « teindre » la ration composée en ajoutant un colorant alimentaire rouge (ex: poudre de tomate) pour la rendre plus attrayante et plus uniforme.

Il est également envisageable de distribuer de temps à autre (une à deux fois par semaine) des aliments ayant des couleurs chaudes comme rouge, orange ou jaune, donc attractifs pour les tortues à titre de friandises tels qu'un petit morceau de fraise, de poivron ou bien certaines fleurs (pissenlit, mauve, capucine, ibiscus...). Ces « friandises » peuvent également être utiles pour stimuler des tortues anorexiques en hospitalisation ou au domicile du propriétaire.

On soulignera aussi que les tortues doivent avoir accès à une source d'eau propre en permanence. Comme la majorité des tortues boivent en plongeant leur tête dans l'eau, la gamelle d'eau doit être suffisamment profonde et accessible. Par ailleurs, il est intéressant de baigner les tortues terrestres 10-15 min, une fois à deux fois par semaine, dans une eau à environ 30°C, afin de favoriser l'hydratation.

Enfin, il existe des aliments préparés directement dans le commerce type Critical care® (Oxbow, Murdock, USA) ou Emerald® (Lafeber, Cornell, USA). Néanmoins, bien que ce type d'aliments assure une ration équilibrée en calcium, protéines et en énergie, leur utilisation quotidienne reste limitée dans la mesure où leur encombrement intestinal demeure méconnu, et en raison de leur coût (environ 3 euros/g d'aliment). Ces aliments sont utiles et faciles d'emploi, s'il est nécessaire d'alimenter une tortue terrestre hospitalisée par sonde œsophagienne. Pour couvrir les besoins d'entretien d'un animal (en bonne condition, activité normale, température optimale), on peut distribuer 10 à 15 ml de Critical Care® dilué à 25% (g/g) (soit une humidité d'environ 75%) ou 7 à 10 ml d'Emerald® dilué à 40% (g/g) (soit une humidité d'environ 60%) par kg de poids corporel et par jour. Lorsque l'animal est en convalescence, ces recommandations doivent être multipliées par un facteur de 1,5 pour couvrir l'augmentation des besoins anaboliques.

## Conclusion

En captivité, la distribution d'aliments, notamment destinés à l'homme, est le plus souvent réalisée *ad-libitum* ce qui conduit à des erreurs alimentaires qui peuvent expliquer la fréquence élevée des affections d'origine nutritionnelle chez la tortue terrestre herbivore. La ration alimentaire des tortues terrestres herbivores devrait être construite en tenant compte des connaissances en physiologie digestive et du métabolisme particulier des chéloniens herbivores. Par exemple, l'ajout de fourrages secs dans la ration permet d'augmenter l'encombrement de la ration et limiter les risques liés à un excès d'énergie. De même, l'apport de calcium exogène est rarement nécessaire en raison de la teneur en calcium de la ration de base. Aussi, une ration composée d'un mélange de plantes fraîches et de fourrages

Plantes riches en oxalates	Plantes riches en composés goïtrogènes	Plantes riches en purines et/ou alcalinisantes
Epinard Rhubarbe Chou Pommes de terre Pois Blettes Persil Chénopode blanc Betterave (feuilles)	Chou vert Chou frisé Moutarde (feuilles) Navet Rutabaga Autres crucifères	Asperge <sup>p</sup> Champignons <sup>p</sup>  Betterave <sup>a</sup> Chou frisé <sup>a</sup> Epinard <sup>a</sup> Navet (feuilles) <sup>a</sup> Fruits (sauf prunes et canneberges) <sup>a</sup> Pissenlit <sup>a</sup>

p : aliment riche en purines ; a : aliment alcalinisant

TABLEAU VI : Plantes à éviter chez les tortues terrestres herbivores [11].

secs, dite mixte, peut permettre de distribuer une ration équilibrée et suffisamment encombrante pour assurer la vie et une croissance plus harmonieuse des tortues terrestres conservées en captivité.

## Bibliographie

1. - ARESO M.J., GUYER C.: Growth of the tortoise *Gopherus polyphemus* in slash pine plantations of south central Alabama. *Herpetologica*, 1999, **55**, 499-506.
2. - BARBOZA P.: Digesta passage and functional anatomy of the digestive tract in the desert tortoise (*Xerobates agassizii*). *J. Comp. Physiol. B*, 1995, **165**, 193-202.
3. - BARBOZA P.: Nutrient balances and maintenance requirements for nitrogen and energy in desert tortoises (*Xerobates agassizii*) consuming forages. *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.*, 1995, **112**, 537-545.
4. - BENTLEY P.J., SCHMIDT-NIELSEN K.: Cutaneous water loss in reptiles. *Science*, 1966, **151**, 1547-1549.
5. - BJORN DAL K.A.: Flexibility of digestive responses in two generalist herbivores, the tortoises *Geochelone carbonaria* and *Geochelone denticulata*. *Oecologia*, 1989, **78**, 317-321.
6. - BJORN DAL K.A., BOLTON A.B.: Digestive efficiencies in herbivorous and omnivorous freshwater turtles on plant diets: do herbivores have a nutritional advantage? *Physiol. Zoology*, 1993, **66**, 384-395.
7. - BOYER T.H., BOYER, D. M.: Chapter 7-Turtles, Tortoises, and Terrapins. *In: Reptile Medicine and Surgery* (second edition). W.B. Saunders, Saint Louis, USA, 2006, 78-99.
8. - CHITTY J., RAFTERY A.: Husbandry. *In: Essentials of Tortoise Medicine and Surgery*. John Wiley & Sons, Ltd, 2013, 41-53.
9. - DIEZ M., VANSTRAZEELE B.: Effects of two levels of energy allowances and of hibernation on growth in hatchling *Testudo hermanni boettgeri*. *Zoo Anim. Nutr.*, 2009, **4**, 117-130.
10. - DONOGHUE S.: Nutrition of pet amphibians and reptiles. *Semin. Avian Exotic Pet Med.*, 1998, **7**, 148-153.
11. - DONOGHUE S.: Chapter 18-Nutrition. *In: Reptile Medicine and Surgery* (second edition). W.B. Saunders, Saint Louis, USA, 2006, 251-298.
12. - DONOGHUE S., LANGENBERG J.: Chapter 14-Nutrition. *In: Reptile Medicine and Surgery*. W.B. Saunders, Saint Louis, USA, 1996, 148-174.
13. - FLEDELIUS B., JØRGENSEN G.W., JENSEN H.E., BRIMER L.: Influence of the calcium content of the diet offered to leopard tortoises (*Geochelone pardalis*). *Vet. Rec.*, 2005, **156**, 831-835.
14. - FRANZ R., HUMMEL J., MÜLLER D.W.H., BAUERT M., HATT J.-M., CLAUSS M.: Herbivorous reptiles and body mass: Effects on food intake, digesta retention, digestibility and gut capacity, and a comparison with mammals. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.*, 2011, **158**, 94-101.
15. - GIRLING S.J., RAITI P.: BSAVA Manual of Reptiles. 350 pages (Second Edition). British Small Animal Veterinary Association, Quedgeley, England, 2004. 210-229.
16. - HAILEY A.: Digestive efficiency and gut morphology of omnivorous and herbivorous African tortoises. *Can. J. Zool.*, 1997, **75**, 787-794.
17. - HAZARD L.C., SHEMANSKI D.R., NAGY K.A.: Nutritional Quality of Natural Foods of Juvenile Desert Tortoises (*Gopherus agassizii*): Energy, Nitrogen, and Fiber Digestibility. *J. Herpetol.*, 2009, **43**, 38-48.
18. - INRA. Alimentation des bovins, ovins et caprins: besoin des animaux, valeurs des aliments. 312 pages (5<sup>th</sup> Edition). Editions Quae, Versailles, France, 2010.
19. - KLAPHAKE E.: A Fresh Look at Metabolic Bone Diseases in Reptiles and Amphibians. *Vet. Clin. North Am. Exot. Anim. Pract.*, 2010, **13**, 375-392.
20. - LAPID R.H., NIR I., ROBINZON B.: Growth and body composition in captive *Testudo graeca terrestris* fed with a high-energy diet. *Appl. Herpetol.*, 2005, **2**, 201-209.
21. - LIESEGANG A., HATT J.-M., NIJBOER J., FORRER R., WANNER M., ISENBÜGEL E.: Influence of different dietary calcium levels on the digestibility of Ca, Mg, and P in captive-born juvenile Galapagos giant tortoises (*Geochelone nigra*). *Zoo Biol.*, 2001, **20**, 367-374.
22. - LIESEGANG A., HATT J.-M., WANNER M.: Influence of different dietary calcium levels on the digestibility of Ca, Mg and P in Hermann's tortoises (*Testudo hermanni*). *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.*, 2007, **91**, 459-464.
23. - Mc ARTHUR S., WILKINSON R., MEYER J.: Medicine and surgery of tortoises and turtles. 600 pages. Blackwell Pub., Oxford; Malden, MA, Grande Bretagne, 2004. 46-51, 73-83 et 98.
24. - Mc ARTHUR S., BARROWS M.: Chapter 4-Nutrition. *In: Medicine and surgery of tortoises and turtles*. Blackwell Pub., Oxford; Malden, MA, Grande Bretagne, 2004. 73-85.
25. - Mc ARTHUR S., BARROWS M.: Chapter 5-General Care of Chelonians. *In: Medicine and surgery of tortoises and turtles*. Blackwell Pub., Oxford; Malden, MA, Grande Bretagne, 2004. 87-107.
26. - McMASTER M.K., DOWNS C.T.: Digestive parameters and water turnover of the leopard tortoise. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.*, 2008, **151**, 114-125.
27. - MEIENBERGER C., WALLIS I.R., NAGY K.A.: Food Intake Rate and Body Mass Influence Transit Time and Digestibility in the Desert Tortoise (*Xerobates agassizii*). *Physiol. Zool.*, 1993, **66**, 847-862.
28. - MORIN N.: Alimentation des tortues terrestres herbivores. Thèse de doctorat vétérinaire. 113 pages. ENVT, 2015, TOU 3, 4002.
29. - NAGY K.A., HENEN B.T., VYAS D.B.: Nutritional quality of native and introduced food plants of wild desert tortoises. *J. Herpetol.*, 1998, **32**, 260-267.

30. - RITZ J., CLAUSS M., STREICH W.J., HATT J.-M.: 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 Biol.*, 2012, **31**, 705-717.
31. - SOUCI S.W., FACHMANN W. et KRAUT H.: Food Composition Nutrition Tables Composition des Aliments Tableaux des Valeurs Nutritives. 7<sup>th</sup> Wissenschaftlic Publisher, Stuttgart, Allemagne 2007.
32. - STAHL S., DONOGHUE S.: Nutrition of Reptiles. *In: Small Animal Clinical Nutrition* (5<sup>th</sup> Edition). HAND MS, THATCHER CD, REMILLARD RL, ROUDEBUSH P, NOVOTNY BJ, eds. Mark Morris Institute, Topeka, USA, 2010, 1237-1254.
33. - SWART P.: Nutrition of Chelonians. *Zoo Anim. Nutr.*, 2009, **4**, 33-43.