REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

Le transit digestif chez les monogastriques.

III. — Comportement (prise de nourriture — cæcotrophie), motricité et transit digestifs, et pathogénie des diarrhées chez le Lapin

J. P. LAPLACE

*Laboratoire de Physiologie de la Nutrition,
Centre national de Recherches zootechniques, I.N.R.A.,
78350 Jouy-en-Josas (France)*

Introduction

Dans le cadre d'un travail antérieur (LAPLACE, 1975) tendant à relier les données relatives à la motricité gastro-intestinale et au transit digestif chez diverses espèces de monogastriques, le cas du Lapin avait fait l'objet d'une première et brève analyse. Nous avons alors souligné quelques relations privilégiées entre le comportement alimentaire et les fonctions motrices du tube digestif. Cette orientation, susceptible d'en éclairer de façon beaucoup plus complète le fonctionnement, peut être aujourd'hui développée grâce à la conjonction de travaux réalisés pour la plupart au cours des 5 dernières années.

Nous tenterons donc ici de faire la synthèse des connaissances acquises en matière de comportement (prise de nourriture et cæcotrophie), de motricité et de transit digestifs. Nous nous efforcerons aussi d'en tirer certains éléments potentiels d'explication de la pathogénie des diarrhées. Sur ce point il ne saurait s'agir d'un tableau de relations entre troubles digestifs fonctionnels et manifestations cliniques de diarrhée. Une telle tentative, envisageable chez le Veau ou le Porcelet, serait en effet prématurée chez le Lapin, en l'état des connaissances sur les interactions des phénomènes digestifs. Il nous paraît néanmoins opportun de poser ou éventuellement de formuler sur de nouvelles bases les questions relatives à cet aspect.

1. — Prise d'aliment et de boisson, cæcotrophie et dualité d'excrétion fécale

Avant d'envisager les phénomènes moteurs, il est indispensable de rappeler les caractéristiques chronologiques et quantitatives des activités comportementales que sont prise d'aliment, abreuvement, et cæcotrophie — et quelle est la périodicité de l'excrétion fécale envisagée dans sa dualité — fèces dures et cæcotrophes — et dans sa relation avec les comportements. Nous verrons en effet que tous les phénomènes moteurs en sont étroitement tributaires ou leur sont en quelque façon liés.

I.I. — *Consommation d'aliment*

Les moyens d'une étude quantitative et chronologique de la prise d'aliment élaborés par PRUD'HON *et al.* (1972) et par PRUD'HON, CARLES et GOUSSOPOULOS (1973) ont permis à cette équipe de décrire l'évolution de la fréquence, de l'importance et de la répartition dans le nyctémère des prises d'aliment chez le Lapin entre la 5^e et la 18^e semaine d'âge (PRUD'HON *et al.*, 1975b). On sait en effet que le Lapin domestique a un comportement alimentaire à prédominance nocturne (CHEVILLARD, GASNIER et MAYER, 1939; PRUD'HON *et al.*, 1972; SANDERSON et VANDERWEELE, 1975). Cependant des variations importantes, relevant de divers facteurs, peuvent intervenir.

I.II. — *Aspects quantitatifs*

Chez des lapins d'une même portée, âgés de 28 à 34 semaines, PRUD'HON *et al.* (1972) enregistrent de 23 à 33 repas d'aliment granulé selon les individus, pour une consommation variant du simple au double (133 à 252 g par jour) et un temps total de prise d'aliment compris entre 93 et 127 mn par jour. Le poids moyen d'aliment ingéré à chaque prise est ainsi compris selon les lapins entre 5,4 et 8,9 g par repas moyen. Ces caractéristiques individuelles restent relativement stables d'un jour à l'autre.

Chez des sujets plus jeunes (5 à 18 semaines, PRUD'HON *et al.*, 1975b) une configuration analogue est obtenue, avec des prises successives, bien individualisées, irrégulièrement espacées (intervalles de 5 mn à 5 h). Cependant on constate une nette évolution avec l'âge, caractérisée par l'accroissement quantitatif de la consommation jusqu'à la quinzième semaine, puis sa diminution au-delà. Entre 6 et 9 semaines d'âge, pour un nombre stable de repas (39 par jour), la quantité ingérée quotidiennement passe de 98 à 168 g par l'augmentation de l'importance de chaque prise (de 2,6 à 4,4 g). Cette dernière valeur reste ensuite stable jusqu'à la 15^e semaine, alors que l'augmentation du nombre de repas (de 38,8 à 41,1 en moyenne) porte l'ingestion quotidienne totale à 184 g. La réduction, à la 18^e semaine, du nombre de repas à 34 par jour correspond à la diminution de l'ingéré quotidien (159 g).

Le nombre moyen de repas enregistré par HÖRNICKE *et al.* (1976) est un peu plus faible, pour des lapins de 3 à 4 kg de poids vif : 25 repas d'une durée moyenne de 5,7 mn, avec une vitesse d'ingestion constante au cours du repas (1,08 g/mn). La fréquence de mastication (3,5 à 5/s) est à peu près constante pour un même animal et un aliment donné, mais varie selon la nature de celui-ci.

1.12. — Répartition dans le nycthémère

Chez les mêmes sujets âgés de 5 à 18 semaines, il est observé (PRUD'HON *et al.*, 1975b) au cours des 24 heures une période diurne de faible consommation. La durée de celle-ci n'est que de 3 heures (approximativement de 9 à 12 h) chez le Lapin de 6 semaines; cette durée atteint 5 à 7 h (de 9 à 16 h) chez le Lapin de 18 semaines. Par ailleurs, une seconde période de faible consommation d'aliment n'est observée au cours de la nuit que chez les sujets les plus jeunes.

Dans le même laps de temps (6^e à 18^e semaine d'âge) la quantité d'aliment ingéré au cours de la nuit, initialement plus faible que la consommation diurne, devient prépondérante (97 g contre 62) en raison de l'accroissement de la fréquence nocturne des prises et de la réduction de leur fréquence diurne, en l'absence à ce stade de toute différence quant au poids d'ingéré par repas.

Chez des lapins de 28 à 34 semaines (PRUD'HON *et al.*, 1972) le nombre moyen horaire de repas est environ 2 fois plus élevé au cours de la photopériode obscure que pendant la photopériode claire, avec ingestion de près de 60 p. cent du granulé en 10 h d'obscurité. Enfin, il existe chez tous les sujets une période quotidienne de repos alimentaire plus ou moins continue et prolongée, au cours de la période diurne (fig. 1).

A noter que chez le Lapin de garenne élevé en captivité (PRUD'HON et GOUSSOPOULOS, 1976), la consommation d'aliment est pratiquement nulle entre l'heure qui précède l'éclairage et 2 à 3 h avant l'extinction de la lumière. Deux pics d'ingestion de granulé sont enregistrés, l'un 1 h après l'établissement de l'obscurité, le second en milieu de nuit.

1.2. — Prise de boisson

La consommation d'eau a été parallèlement précisée par les mêmes auteurs (PRUD'HON *et al.*, 1972, 1975b). L'évolution de celle-ci est analogue à celle de la prise d'aliment entre 5 et 18 semaines d'âge, avec 30 à 35 abreuvements par jour et une ingestion qui passe de 150 g/j à la 6^e semaine, à 300 g/j à la 18^e semaine. La quantité bue à chaque prise, de 5 g à la 6^e semaine, atteint ou dépasse 10 g à la 9^e semaine pour rester stable ultérieurement. Chez des lapins plus âgés (28 à 34 semaines) le nombre de prises d'eau est de 13 à 19 par jour, avec ingestion de 10 à 19 g à chaque fois.

Le nombre moyen d'abreuvements est analogue de jour et de nuit à l'âge de 6 semaines (16 dans les 2 cas) alors que les prises nocturnes deviennent progressivement prépondérantes (21 à la 18^e semaine contre 14 de jour). Le poids d'eau bue est en moyenne le même à chacun des abreuvements diurnes et nocturnes. Comme pour la prise d'aliment, il existe au cours de la période diurne quelques heures de très faible consommation d'eau, de mêmes durée et localisation dans le nycthémère. Chez les lapins de plus de 28 semaines d'âge, plus de 60 p. cent de la boisson sont consommés en 10 h d'obscurité.

Globalement on peut admettre que la quantité d'eau bue est deux fois plus importante que celle de matière sèche ingérée (CIZEK, 1961; PRUD'HON *et al.*, 1975b). La restriction hydrique conduit les lapins à réduire leur ingestion spontanée d'aliment de 14 à 24 p. cent pour une distribution d'eau durant 10 mn/j, et de 30 à 46 p. cent lors d'une seule distribution de 10 mn tous les deux jours (PRUD'HON *et al.*, 1975a).

FIG. 1. — Répartition des périodes horaires de consommation d'aliments et de repos alimentaire de six lapins âgés de 28 à 34 semaines et alimentés ad libitum (d'après PRUD'HON *et al.*, 1972).

repos alimentaire

consommation

Le nyctémère est divisé en 24 périodes horaires; chaque période est représentée en blanc ou en noir selon que l'animal y a effectué ou non des prises de nourriture.

Chaque ligne représente une journée d'enregistrement; le trait renforcé indique la période d'obscurité (21 h — 7 h).

*Distribution of hourly feed intake and « eating-pause » periods in 6 rabbits aged 28-34 weeks and fed ad libitum (according to PRUD'HON *et al.*, 1972).*

eating pause

feed intake

The circadian cycle is divided into 24 hourly periods; each period is represented by a white or black rectangle according as the animal has been eating or not.

Each line represents 1 day of recording; the thick line indicates the period of darkness (9.00 p.m.—7.00 a.m.).

1.3. — *Dualité d'excrétion fécale ; relation avec le comportement alimentaire*

Le Lapin excrète 2 types de fèces dont l'un (crottes dures) est normalement excrété et l'autre (cæcotrophes) réingéré par l'animal à l'occasion d'un comportement particulier dit de cæcotrophie (récupération des cæcotrophes à l'anus) (MOROT, 1882; EDEN, 1940; TAYLOR, 1940). Cette dualité d'excrétion, observée de très longue date, conduit par un transit répétitif à une prolongation du temps de rétention d'un marqueur par exemple. A la suite d'observations anciennes (BINET, CROSNIER et MARGUERITE, 1947; MANGOLD, 1951), le travail de PIEKARZ (1963) fournit sur ce point des données précises; l'excrétion d'un aliment ingéré le matin débute après 5, 6 h et se termine après 48,6 h (ou 5 h et 28 h seulement si l'on empêche la cæcotrophie); l'excrétion de l'aliment ingéré le soir débute après 3,6 h et se termine après 59,9 h (ou 4 et 38,4 h en l'absence de cæcotrophie). Le temps de rétention total est donc largement prolongé par ce comportement de cæcotrophie.

Un second phénomène est décelé dans le travail de PIEKARZ (1963) qui concerne la périodicité possible de ce comportement. Le temps de rétention est plus élevé lors d'ingestion au début de la période nocturne et correspond, dans les conditions de cet auteur, à une activité de cæcotrophie intense la nuit. Cette association n'est cependant pas de règle, la cæcotrophie étant observée en période diurne (BONNAFOUS et RAYNAUD, 1967; BEZILLE, GALLOUIN et LE BARS, 1973; LAPLACE, LEBAS et RIOPEREZ, 1974). Le comportement de cæcotrophie survenait ainsi, croyait-on, à la faveur de la tranquillité absolue de l'animal (à toute période favorable pour le Lapin domestique, et au terrier, de jour, pour le Lapin de garenne).

1.3.1. *Excrétion de fèces dures*

A la suite du travail de PROTO (1965) qui observait un maximum d'excrétion de crottes dures entre 12 h et 18 h et un minimum entre 24 h et 6 h, LEBAS et LAPLACE (1974) ont étudié l'excrétion fécale de matière sèche sur un groupe de lapins de 8 semaines alimentés *ad libitum* et totalement libres de leur comportement. Ils enregistrent une excrétion très faible entre 9 h et 17 h, puis une période d'émission la plus importante de 17 h à 1 h; un arrêt est ensuite observé chez la moitié des animaux, et dans ce cas une reprise d'excrétion est enregistrée entre 5 et 9 h. Cette répartition des périodes d'excrétion dans le nycthémère est illustrée par la figure 2. En moyenne, l'excrétion de matière sèche dans les crottes dures s'annule vers 12 h et passe par un maximum à 20 h, résultat opposé à celui de PROTO (1965). Toutefois, cette périodicité est largement confirmée sur une population de 40 lapins (LAPLACE et LEBAS, 1975). Il apparaît à l'évidence dans ce dernier travail que l'excrétion fécale de crottes dures est pratiquement négligeable entre 9 h 30 et 16 h 30, ce qui conduit selon toute vraisemblance à localiser entre ces limites horaires la période principale de cæcotrophie, en accord avec les données de JILGE (1974) et de FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1976).

Il est également important de souligner la superposition du rythme d'excrétion de fèces dures, celle-ci passant par un minimum à 12 h, et du rythme des prises d'aliment établi par PRUD'HON *et al.* (1972, 1975b), la période diurne de faible consommation se situant entre 9 h et 13 h chez des lapins de l'âge (8 semaines) de ceux utilisés par LEBAS et LAPLACE (1974). L'heure de la plus intense consommation d'aliment enregistrée par PRUD'HON *et al.* (1975b) — 20 h soit 1 h avant extinction

FIG. 2. — Diagramme représentatif de l'émission fécale de matière sèche (crottes dures) chez 10 lapins âgés de 8 semaines et alimentés ad libitum (d'après LEBAS et LAPLACE, 1974).

En noir, collectes positives de plus de 1 g de M.S. ; avec un point, collectes positives de moins de 1 g de M.S. Chaque ligne décrit un nycthémère.

Diagram representing the faecal excretion of dry matter (hard faeces) in 10 rabbits aged 8 weeks and fed ad libitum (according to LEBAS and LAPLACE, 1974).

Black, positive collections of more than 1 g DM; Point, positive collections of less than 1 g DM. Each line indicates a 24 h cycle.

de la lumière — est aussi l'heure du maximum d'excrétion de matière sèche sous forme de fèces dures selon LEBAS et LAPLACE (1974). Il y a donc chez le Lapin alimenté *ad libitum*, sans contrainte d'horaires de repas imposés et hors de la présence humaine, superposition des minimum et maximum de prise d'aliment granulé et d'excrétion de fèces dures, et association — tout comme chez le Lapin de garenne (SOUTHERN, 1942; MYERS, 1955) — de la photopériode obscure avec la part la plus importante de l'ingestion alimentaire et de l'excrétion de fèces dures.

1.32. Excrétion de cæcotrophes et cæcotrophie

Ainsi qu'il a été indiqué précédemment, les observations de JILGE (1974) confirment la localisation supposée de la cæcotrophie lors de la période de faible excrétion de fèces dures. Cet auteur collecte en effet, chez des lapins porteurs d'un carcan, les cæcotrophes au cours de la période diurne et en particulier durant la matinée.

Selon FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1976) chez les animaux alimentés *ad libitum*, l'émission des cæcotrophes survient, pour 70 p. 100 des sujets en une période unique dont la durée moyenne est de 7 heures. La localisation nycthémerale de cette émission de cæcotrophes présente d'importantes fluctuations inter-individuelles entre 5 h et 12 h. Aucune production de cæcotrophes n'est

observée entre 17 h et 23 h. Chez certains lapins, la période d'émission de cæcotrophes est interrompue par une émission plus ou moins prolongée de fèces dures.

Toujours selon ces mêmes auteurs, lorsque les animaux reçoivent une alimentation à heures fixes, le rythme d'émission des cæcotrophes est imposé par les repas. Lors de double distribution quotidienne, les cæcotrophes sont émis 4 à 5 h après le repas du matin, pendant environ 2 h, et 5 à 6 h après le repas du soir pendant 6 à 7 h. Dans le cas d'un seul repas quotidien, les cæcotrophes sont émis en une seule période de 5 à 6 h survenant 5 à 6 h après la fin du repas.

L'influence du jeûne alimentaire semble irrégulière. Selon FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1974b) le jeûne alimentaire limité à 48 h ne modifie pas le nombre et la durée des périodes de cæcotrophie. Ces mêmes auteurs (1976) notent pour un jeûne alimentaire de 72 h que la durée d'émission des cæcotrophes en situation de jeûne stercoral, le plus souvent localisée entre 0 et 8 h, n'excède généralement pas 3 heures. Enfin RUCKEBUSCH et FIORAMONTI (1976b) enregistrent simultanément chez le sujet laissé à jeun (jeûne alimentaire et stercoral) la disparition de la cæcotrophie et des modifications caractéristiques du profil moteur du côlon.

Quel que soit le mode de distribution des aliments, FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1976) notent que chaque période de cæcotrophie comporte de 30 à 40 ingestions de cæcotrophes, la fréquence horaire de ces ingestions s'espaçant progressivement de 10 à 3/h. Enfin, chez le Lapin alimenté *ad libitum*, ils confirment que le début d'une période de cæcotrophie coïncide avec l'arrêt de toute ingestion d'aliments, cependant que SANDERSON et VANDERWEELE (1975) situent l'ingestion maximale d'aliment 6 h avant le repos alimentaire qui correspond à la période de cæcotrophie.

1.4. — La cæcotrophie : rythme endogène ou induit?

De l'ensemble des travaux analysés jusqu'ici il ressort, dans une situation d'alimentation *ad libitum*, l'évidente superposition de la période de cæcotrophie à la période de consommation faible ou nulle d'aliment, associée à la non excrétion de fèces dures (fig. 3). Les observations en situation de restriction du temps d'accès

FIG. 3. — Description d'un nycthémère type d'un lapin âgé de 12 semaines et alimenté *ad libitum* (d'après CORPET et LAPLACE, 1976).

— Émissions de crottes dures (hauteur des colonnes proportionnelle à la quantité de fèces collectées)
— Prises de nourriture et épisodes de cæcotrophie (durée proportionnelle à la largeur des colonnes).

Description of a typical 24 h cycle in a 12 week old rabbit fed *ad libitum* (according to CORPET and LAPLACE, 1976).

— Emission of hard faeces (height of the columns proportional to the amount of faeces collected).
— Feed intake and caecotrophy (duration proportional to the width of columns).

à la mangeoire (*meal eating*) suggèrent que la prise de nourriture pourrait être l'inducteur primaire des rythmes d'excrétion et de cæcotrophie. Le très récent travail de HÖRNICKE et BATSCH (1977) montre que le rythme de la cæcotrophie, remarquablement stable (à 30 mn près) dans des conditions d'alternance lumière obscurité 12/12, se décale en situation d'éclairage continu durant 24 h. La cæcotrophie débute ainsi 30 mn plus tôt chaque jour, avec une période comprise entre 23,7 et 25,1 h selon les lapins, et en moyenne de $24,5 \pm 0,3$ h. Par conséquent, la cæcotrophie répond à une périodicité circadienne endogène, n'exigeant pas comme préalable un rythme circadien de prise de nourriture puisque celui-ci est très atténué voire absent en éclairage permanent.

Cependant, l'application du *meal eating* en lumière continue induit la réapparition d'un rythme de 24 h d'émission de cæcotrophes. Ce fait ne peut être interprété comme traduisant le rôle d'horloge de la prise de nourriture à l'égard de la cæcotrophie : pour HÖRNICKE et BATSCH (1977) la prise de nourriture entraînerait un ensemble de phénomènes digestifs, mécaniques et chimiques, provoquant l'apparition de la cæcotrophie environ 8 h après le début du repas.

2. — Motricité digestive chez le lapin

Tous les phénomènes moteurs seront envisagés au travers des phénomènes électriques survenant au niveau de la musculature gastro-intestinale, qui permettent une approche particulièrement précise et actuellement très répandue. La nature de ces phénomènes, et la terminologie usuelle ont été rappelées brièvement dans le précédent travail (LAPLACE, 1975). Leur description dans diverses circonstances comportementales nous permettra ensuite d'aborder les travaux qui tendent à étudier l'hypothèse globale de HÖRNICKE et BATSCH (1977) formulée ci-dessus. La figure 4 rappelle l'anatomie digestive du lapin et la terminologie qui s'y rapporte, afin d'éviter toute ambiguïté.

2.1. — Motricité gastrique

Trois caractéristiques essentielles dominent la motricité de l'estomac du Lapin selon ROCHE et SANTINI (1970) : 1) Activité réduite au niveau de la grosse tubérosité et d'une large fraction du fundus (phénomène commun chez les monogastriques); 2) Absence de toute activité fondamentale lente, c'est-à-dire de ces variations rythmiques de potentiel habituellement générées par la couche longitudinale et qui coordonnent l'activité de la couche circulaire en fixant la fréquence maximale de ses contractions et en déterminant la vitesse de propagation de celles-ci; 3) Irrégularité de la fréquence des activités électromyographiques, qui résulte peut-être de la particularité précédente.

Sur l'antrum pylorique et la petite courbure, les activités sont uniformément représentées par des bouffées de potentiels dont la durée et l'amplitude sont liées à l'intensité de contraction de la paroi gastrique. L'activité qui peut être dérivée au niveau du cardia est généralement intense; elle est maximale avant et pendant le développement d'une contraction se déplaçant sur l'antrum pylorique. De fait ces bouffées partent de l'œsophage et franchissent le cardia pour traverser ensuite l'estomac, et dans un certain nombre de cas atteindre le duodénum au-delà du

FIG. 4. — Tractus gastro-intestinal d'un Lapin après désinsertion des mésos et étalement : 1, ventriculus (gaster) — 2, duodenum — 3, jejunum — 4, ileum — 5, ampulla ilei (sacculus rotundus) — 6, ampulla coli — 7, caecum — 8, appendix vermiformis caeci — 9, ansa spiralis coli (colon ascendens) — 10, fusus coli — 11, colon transversum — 12, colon descendens — 13, colon sigmoideum — 14, rectum.

Dans le texte, la dénomination usuelle de côlon proximal s'applique à *ansa spiralis coli*, et celle de côlon distal à l'ensemble situé en aval du *fusus coli*, c'est-à-dire *colon transversum*, *descendens* et *sigmoideum*.

Gastro-intestinal tract in a Rabbit after removal of the mesos and unrolling : 1, ventriculus (gaster) — 2, duodenum — 3, jejunum — 4, ileum — 5, ampulla ilei (Sacculus rotundus) — 6, ampulla coli — 7, caecum — 8, appendix vermiformis caeci — 9, ansa spiralis coli (colon ascendens) — 10, fusus coli — 11, colon transversum — 12, colon descendens — 13, colon sigmoideum — 14, rectum.

In the text, the proximal colon signifies *Ansa spiralis coli* and the distal colon, *Colon transversum*, *descendens* and *sigmoideum* located distal to *Fusus coli*.

pylore. Cependant la contraction antrale est susceptible de se dérouler en dehors de cette activité coordonnée de l'œsophage distal au duodénum proximal.

Il serait évidemment séduisant d'envisager un rôle particulier de cette propagation de l'œsophage au duodénum à l'égard de l'évacuation gastrique. Malheureusement toute information fait défaut sur ce point.

2.2. — Motricité de l'intestin grêle

A la différence de l'estomac, l'intestin grêle du Lapin présente comme celui des autres espèces une activité électrique lente qui décrit un gradient de fréquence décroissante dans le sens oral-aboral, avec des valeurs de l'ordre de 23/mn (RUCKEBUSCH, GRIVEL, SANTINI, 1969) ou 20/mn (RUCKEBUSCH, GRIVEL, FARGEAS, 1971) au niveau duodénal, et de 16,6/mn selon ces mêmes auteurs (1971) ou 15,9 selon COUTURIER *et al.* (1969a) au niveau iléal. Alors que la présence des seules ondes

lentes, en l'absence d'activité de la couche circulaire, n'est assortie d'aucune variation de pression ou mouvement visible de l'intestin chez la plupart des espèces, on observe chez le Lapin des oscillations régulières de la pression endoluminale, survenant au même rythme que les ondes lentes et correspondant à des mouvements longitudinaux visibles de la paroi intestinale (GRIVEL, RUCKEBUSCH, 1972). L'importance fonctionnelle et l'efficacité de ces mouvements restent à ce jour non précisées.

Les activités électriques rapides (potentiels d'action issus de la couche circulaire) sont organisées selon un mode commun aux diverses espèces :

1) bouffées de potentiels surchargeant irrégulièrement les ondes lentes et coïncidant avec des mouvements irréguliers et peu puissants de l'intestin;

2) groupes de bouffées très fournies, surchargeant plusieurs ondes lentes consécutives et se propageant très rapidement (8 à 15 cm/s), qui accompagnent des ondes contractiles péristaltiques propulsant 2 à 5 ml de contenu. Alors que l'intestin se relâche totalement entre chaque bouffée dans bien des espèces, on note que chez le Lapin, les bouffées tendent à fusionner très fréquemment conduisant à une élévation de pression particulièrement soutenue (GRIVEL, RUCKEBUSCH, 1972);

3) périodes prolongées (4 à 10 mn) durant lesquelles chaque onde lente est surchargée d'une bouffée de pointes, coïncidant avec une activité de type segmentation qui fait l'objet d'une lente migration du pylore à la jonction iléocœcale (10 à 4 cm/mn) en l'espace de 90 à 110 mn.

Ce dernier type d'activité rapide existe chez le Lapin de façon indépendante de ses habitudes alimentaires, ce qui n'est pas le cas de toutes les espèces. Sa fonction reste à ce jour encore incomplètement précisée, mais semble néanmoins liée au transit des contenus digestifs dans la mesure où il constitue l'une des phases d'une séquence motrice de récurrence cyclique (connue sous le nom de complexe myoélectrique migrant) comportant : quiescence — activité dispersée et ondes propulsives — activité régulière de segmentation. Une particularité du Lapin par rapport à d'autres espèces tient au fait que la longueur du segment intestinal soumis à l'activité régulière de segmentation à un instant donné est de plus en plus importante au fur et à mesure qu'elle affecte un segment plus distal (GRIVEL, RUCKEBUSCH, 1972).

A noter enfin que l'activité du *sacculus rotundus* diffère sensiblement de celle de l'iléon adjacent, en l'absence à ce niveau d'ondes lentes. L'activité rapide de cette formation terminale consiste en bouffées isolées (4 à 5 s) de potentiels de grande amplitude (500 μ V contre 200 μ V sur l'iléon). Une inhibition de l'activité rapide iléale correspond au déclenchement d'une onde cœcale base-pointe. Dans quelques cas une propagation directe de l'iléon au côlon proximal à travers l'*ampulla cecalis coli* peut être observée (RUCKEBUSCH, HÖRNICKE, 1977).

2.3. — Motricité cœcale et relations avec les activités iléales et coliques

La description de la motricité cœcale du Lapin et de ses relations avec les motricités iléale et colique résulte des travaux de RUHLAND et EHRLEIN (1972) décrivant l'alternance de mouvements péristaltiques et antipéristaltiques, de FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1974a) et CORPET et LAPLACE (1976). L'électromyogramme du cæcum ne présente que des salves de potentiels survenant le plus souvent par groupes de 2 à 4, en l'absence d'ondes lentes.

Il apparaît au niveau cæcal, toutes les 0,5 à 2 mn, des ondes de pression de 30 à 40 mm Hg, d'une durée de 2 à 5 s. La fréquence de ces contractions est plus élevée (de 25 p. cent) au niveau de la base qu'au niveau de la pointe cæcale en raison de l'existence de contractions nées à la base et ne se propageant qu'incomplètement au long de l'organe. Indépendamment de cette caractéristique, la propagation des contractions est remarquable par l'alternance de son sens, péristaltique (base-pointe, 25 mm/s) puis antipéristaltique (pointe-base, 20 mm/s).

Ces ondes contractiles concernent à la fois l'enveloppe externe au niveau des anneaux d'haustration et la lame spirale interne au niveau de laquelle la vitesse de propagation est plus élevée (FIORAMONTI et RUCKEBUSCH, 1974a). Enfin, les auteurs notent quelques relations plus particulièrement remarquables avec les activités iléale et colique : 75 p. cent environ des ondes péristaltiques cæcales seraient précédées d'une activité de l'iléon terminal; en présence d'activité segmentaire iléale aboutissant à la valvule iléo-cæco-colique, la motricité cæcale est inhibée durant une dizaine de minutes; une onde antipéristaltique cæcale se propage toutes les 10 à 15 mn sur le côlon proximal (40 à 70 mm/s) puis jusqu'au côlon distal (7-13 mm/s); des contractions antipéristaltiques coliques (6-10 mm/s) se propagent pour la moitié d'entre elles sur toute la longueur du cæcum sous la forme d'ondes cæcales directes.

2.4. — Motricité colique

A la différence du cæcum, le côlon fournit un électromyogramme comportant à la fois des ondes lentes et des bouffées de potentiels. Les principales données concernant ce compartiment résultent des travaux de COUTURIER *et al.* (1969b), FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1976), RUCKEBUSCH et FIORAMONTI (1976) et RUCKEBUSCH et HÖRNICKE (1977).

La fréquence des ondes lentes augmente au long du côlon proximal de 13,8/mn à la jonction cæco-colique à 16,3 sur le segment oral et 17,4 sur le segment aboral. Elle atteint ensuite 19,3 au niveau du *usus coli* et 22,6 sur le côlon distal. Ces ondes lentes sont cependant absentes sur l'*ampulla cecalis coli*.

L'activité rapide se présente sous la forme de séries de bouffées de potentiels, survenant à la même fréquence que les ondes lentes, durant 10 à 60 s, ou sous la forme d'une décharge unique très prolongée de potentiels d'action. Cette dernière forme d'activité rapide naît soit au niveau de l'*ampulla cecalis coli* pour se propager alors à travers le côlon proximal, soit à mi-longueur du côlon proximal pour se diriger vers la base du cæcum (anti-péristaltisme). Dans les 2 cas ces ondes coliques sont associées à une contraction cæcale propagée dans le sens base-pointe. Par ailleurs, à une onde cæcale directe (pointe-base) succède une onde propagée sur le côlon proximal.

Si l'on rapporte à cent le nombre total des contractions parcourant le côlon proximal, il ressort des données de RUCKEBUSCH et HÖRNICKE (1977) que, chez le Lapin ne recevant qu'un seul repas par jour, 36 p. cent d'entre elles sont indépendantes de toute activité cæcale, 35 à 40 p. cent sont des ondes péristaltiques nées à la jonction cæco-colique en même temps qu'une onde cæcale base-pointe, 6 à 10 p. cent sont des ondes péristaltiques précédant une activité cæcale base-pointe, et 14 à 23 p. cent sont des ondes péristaltiques succédant à une activité cæcale pointe-base. Cependant ce dernier type d'association qui représente en moyenne 18 p. cent des cas chez le Lapin recevant un repas, constitue 32 p. cent de la totalité des contractions chez le sujet alimenté *ad libitum*.

Le *fusus coli* joue le rôle particulier d'entraîneur ou pacemaker (RUCKEBUSCH et FIORAMONTI, 1976) à l'égard du rythme colique à ondes lentes. Lors de transsection colique court-circuitant le *fusus coli* avec anastomose termino-latérale 3 à 4 cm en aval de la section, la fréquence des ondes lentes se trouve réduite en amont de la section; elle reste inchangée sur le *fusus coli* et le côlon distal. A noter que dans cette situation, la dualité d'excrétion fécale est maintenue, mais avec une moins bonne différenciation entre fèces dures et cécotrophes (FIORAMONTI et RUCKEBUSCH, 1976). Dans des conditions normales, chez le Lapin en période interdigestive, le *fusus coli* présente des bouffées ou séries de bouffées de potentiels qui se propagent ensuite sur le côlon distal à la vitesse relativement lente de 0,4 cm/s. Ces activités peuvent représenter le travail de moulage des fèces dures et de leur lente propulsion au long du côlon distal.

2.5. — Effets de la prise de nourriture et de la cécotrophie sur les phénomènes moteurs

2.5.1. Estomac et intestin grêle

Les effets excito-moteurs liés à la prise de nourriture conditionnelle, c'est-à-dire impliquant par apprentissage l'ingestion d'une quantité importante dans un temps limité, ont été décrits par RUCKEBUSCH, GRIVEL et FARGEAS (1971). Ces effets sont pour une part d'origine psychique puisque la fréquence des salves au niveau du pylore est doublée chez le Lapin en attente du repas, tandis qu'elle est presque triplée pour le duodénum. Par contre, l'intestin grêle distal ne présente à ce stade aucune modification. La prise de nourriture effective augmente la fréquence et l'intensité des salves de potentiels pyloriques. Elle accroît également l'activité segmentaire aux niveaux duodénal et iléal. Ces effets excito-moteurs se prolongent pendant 2 h après la fin du repas pour la zone iléo-cæcale et pendant 5 h pour la zone gastro-duodénale. Ils seraient directement proportionnels à la quantité ingérée. Simultanément le rythme électrique de base de l'intestin se trouve significativement accéléré (de 5 à 8 p. cent pour le duodénum et de 20 p. cent pour l'iléon). Il est à noter que l'hyperactivité gastro-duodénale comme l'accélération du rythme iléal sont supprimées par la vagotomie.

Cependant, par rapport à ces informations obtenues dans une situation très particulière de prise de nourriture conditionnelle, on constate (CORPET, LAPLACE, 1976) que l'accélération du rythme électrique de base iléal n'est que de 5 p. cent lors d'une prise de nourriture spontanée chez l'animal en situation normale. Par ailleurs, le pourcentage d'ondes lentes surchargées de potentiels de pointe, de l'ordre de 20-25 p. cent lors du repos interprandial est significativement accru durant les épisodes de prise de nourriture spontanée (26 à 31 p. cent). Mais cet effet excito moteur n'est pas prolongé comme l'est celui qui suit une prise de nourriture conditionnelle (RUCKEBUSCH, GRIVEL, FARGEAS, 1971). Les épisodes d'émission-réingestion de cécotrophes ou de repos de 5 à 30 mn entre 2 émissions de cécotrophes s'accompagnent d'une augmentation plus grande encore de cette fréquence d'apparition d'activités rapides (32-37 p. cent). Il s'y ajoute des épisodes d'activité intense soutenue durant 4 à 8 mn, principalement observés durant la période du nycthémerie essentiellement consacrée à la cécotrophie.

2.52. *Cæcum*

Selon RUHLAND et EHRLEIN (1972), le nombre de contractions par heure varie au cours des 24 h, évoluant d'un minimum de 50 à 80/h lors des premières heures de la matinée à un maximum (2 à 3 fois supérieur) alentour de minuit. De plus, ce rythme concerne également dans une certaine mesure l'amplitude des contractions, qui est la plus faible lors du maximum de fréquence et la plus élevée lors du minimum de fréquence. On constate enfin, selon ces auteurs, que la proportion des ondes péristaltiques et antipéristaltiques, de l'ordre de 1/1 dans la phase de fréquence minimale, évolue jusqu'à prédominance des ondes propagées de la base à la pointe cæcale dans la phase de fréquence maximale. On peut ainsi déduire de ces informations que la période nocturne de prise d'aliment et d'excrétion de fèces dures coïncide avec celle de fréquence maximale d'activité cæcale tendant au remplissage de ce compartiment (base-pointe). De plus, RUHLAND et EHRLEIN (1972) notent que l'émission de cæcotrophes survient environ 6 h après une période d'hyperactivité cæcale, ce qui conduit aux premières heures de la matinée associant cæcotrophie, fréquence réduite des contractions cæcales et augmentation relative des ondes pointe-base sur le cæcum.

L'interférence du rythme spontané prise de nourriture et cæcotrophie, vis-à-vis de la fréquence des contractions, est confirmée par FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1974b). Cette répartition des fréquences de contractions au cours des 24 h est totalement modifiée par la distribution de 2 repas à horaires fixes dans le cadre d'un rationnement à 80 g/j : le rythme observé en alimentation *ad libitum* cède alors la place à 2 périodes d'hyperactivité consécutives aux 2 repas, d'une durée de 3 h chacune et au cours desquelles la fréquence des contractions est triplée. On peut encore relever dans les observations de FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1974b) le fait que l'interdiction de la cæcotrophie par le port du carcan n'entraîne aucune modification de la motricité. Ceci n'est pas pour surprendre puisque la non ingestion n'implique nullement la non émission normale des cæcotrophes dans la mesure où le « stress » ne semble pas affecter directement les phénomènes moteurs. Il est par contre plus intéressant de remarquer qu'un jeûne alimentaire de 48 h ne modifie ni le nombre ni la durée des périodes de cæcotrophie. Par ailleurs, l'effet dynamogène manifeste de l'ingestion d'aliment vis-à-vis de la motricité cæcale, effet qui peut être assimilé au réflexe gastro-colique, n'est pas observé au cours de l'ingestion des cæcotrophes selon FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1974b).

Face aux données de ces auteurs qui considèrent qu'il n'existe pas de réponse motrice du cæcum pour chacun des repas chez le sujet nourri *ad libitum* (absence attribuée à une réplétion quasi permanente de l'estomac), CORPET et LAPLACE (1976) observent (fig. 5) que la fréquence moyenne des salves de potentiels au niveau cæcal est la plus faible (1,5 /mn) lors des épisodes de repos entre deux cæcotrophies. Celles-ci entraînent une accélération significative jusqu'à une fréquence moyenne de 2,1 /mn, soit une valeur analogue à celle obtenue lors du repos entre deux prises de nourriture spontanée (2,3 /mn). La prise de nourriture elle-même est accompagnée de la fréquence maximale de contraction cæcale (2,9 /mn). L'effet dynamogène de la prise d'aliment est donc bien important, mais celui de la cæcotrophie n'est pas nul. Globalement cependant la fréquence des contractions cæcales est moindre au cours des heures du nyctémère essentiellement consacrées à la cæcotrophie, en accord avec les observations de RUHLAND et EHRLEIN (1972) : contractions cæcales 2 à 3 fois plus fréquentes de nuit (prises de nourriture) que pendant la matinée (cæcotrophies).

FIG. 5. — *Activités électriques iléo-cæcales chez un Lapin de 12 semaines alimenté ad libitum*
(d'après CORPET et LAPLACE, 1976).

T = Base de temps de 1 mn.

1 = Œsophage cervical (électromyogramme témoin des déglutitions liées à la prise d'aliment ou à la cæcotrophie).

2 = Iléon terminal. 3 et 4 = Base du cæcum.

5 = Jonction cæco-colique.

En haut à gauche : repos entre 2 prises d'aliment.

En haut à droite : repos entre 2 cæcotrophies.

En bas à gauche : prise de nourriture.

En bas à droite : cæcotrophie.

Ileo-caecal electrical activities in a 12 week old rabbit fed ad libitum
(according to CORPET and LAPLACE, 1976).

T = Time basis of 1 min.

1 = Cervical oesophagus (control electromyogram of swallowings in connection with feed intake or caecotrophy).

2 = Terminal ileum. 3 and 4 = Basis of the caecum.

5 = Caeco-colic junction.

Above left : pause between 2 feed intakes.

Above right : pause between 2 caecotrophies.

Below left : feed intake.

Below right : caecotrophy.

L'effet excito-moteur majeur de la prise de nourriture à l'égard de la motilité cœcale paraît relever pour une part de facteurs psychiques, mais de façon essentielle de facteurs d'origine gastrique : en l'absence d'effet du repas fictif, il peut être suscité directement par l'introduction d'aliments dans l'estomac d'après FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1974b). Ces mêmes auteurs notent par ailleurs lors d'alimentation *ad libitum* une absence de variation lors du passage d'un régime granulé de faible encombrement à un régime foin volumineux. Ni l'intensité ni la vitesse de propagation des contractions ne sont modifiées ce qui souligne le rôle secondaire du volume de contenu cœcal (accru de 30 p. cent lors de passage d'un régime à 17 p. cent à un régime à 34 p. cent de matières cellulosesques selon HOOVER et HEITMANN (1972)) à l'égard des contractions du cœcum.

FIG. 6. — Motricité cœco-colique et cœcotrophie (d'après FIORAMONTI et RUCKEBUSCH, 1976).

Sont représentées : l'activité électrique de la base du cœcum, du côlon proximal à 20 cm et du côlon distal à 70 cm de la jonction cœco-colique, intégrée de 20 en 20 s durant 8 h chez le sujet nourri à volonté, l'ingestion de cœcotrophes et celle des aliments, détectées à partir de l'électromyogramme de l'œsophage et des muscles masticateurs. Noter une légère inhibition de la motricité cœcale et celle très nette du côlon proximal dans les 60 min précédant une période de cœcotrophie. L'arrêt de l'ingestion alimentaire et l'augmentation de la motricité du côlon distal persistent durant toute la période de cœcotrophie.

Caeco-colic motility and caecotrophy (according to FIORAMONTI and RUCKEBUSCH, 1976).

Electrical activity over an 8 h period of the caecal base, and the proximal and distal colon at 20 and 70 cm from the caeco-colic junction summed at 20 sec intervals in a subject fed *ad libitum*. Food ingestion and caecotrophy were monitored from electrodes implanted on the œsophagus and masseter muscle. Note the inhibition, slight for the caecal motility and marked for the proximal colon, commencing 60 min prior to the period of caecotrophy. In contrast a marked increase in activity of the distal colon coincides with the caecotrophy period exclusive of food intake.

2.53. *Côlon*

La prise de nourriture est associée à une augmentation des activités rapides coliques, surtout pour le côlon proximal (FIORAMONTI et RUCKEBUSCH, 1976; RUCKEBUSCH et HÖRNICKE, 1977). Lors d'émission de fèces dures, l'activité rapide du côlon proximal est pratiquement continue, alors que celle du côlon distal est représentée par des salves de 15 à 20 s pendant environ 30 p. cent du temps. Au cours des 2 h consécutives à un repas limité à 4 h, l'activité du côlon proximal est à peu près double de celle du côlon distal. La vitesse de propagation de certaines bouffées de potentiels est accrue de 25 p. cent en l'absence de modification de la fréquence des ondes lentes.

Préalablement à la cæcotrophie et à l'émission des cæcotrophes, ces mêmes auteurs observent (fig. 6) que l'activité du côlon proximal est réduite à quelques salves de potentiels le plus souvent groupées en périodes de 1 à 3 mn. A l'inverse l'activité rapide du côlon distal est fortement accrue avec des salves prolongées (10 s) occupant au total 70 à 90 p. cent du temps. La vitesse de propagation des bouffées de potentiels est accrue d'environ 50 p. cent sans changement de fréquence des ondes lentes. Ces diverses caractéristiques semblent donc répondre à une propulsion rapide des cæcotrophes tout au long du côlon distal.

La transition entre ces 2 types de motricité peut intervenir en l'espace de 5 mn. Parallèlement, la transition entre les 2 types de crottes dans le côlon s'effectue sur une vingtaine de cm (MYERS, 1955) ou sur 4 à 5 cm (BONNAFOUS et RAYNAUD, 1967). L'activité du *fusus coli* suit celle du côlon proximal et décroît lors d'élaboration des cæcotrophes en accord avec CORPET et LAPLACE (1976) dans le cas d'animaux libres de leur comportement. Selon CORPET et LAPLACE (1976) l'intensification de l'activité du *fusus coli* précède d'environ 1 h l'émission de fèces dures. Selon FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1976) l'ingestion de cæcotrophes commence 30 à 60 mn après le début de l'inhibition du côlon proximal.

A noter enfin que chez les sujets nourris *ad libitum*, l'arrêt de l'ingestion d'aliment correspond au début de la cæcotrophie et non à un changement préalable de motricité colique; les dernières ingestions de cæcotrophes sont observées alors que la motricité du côlon proximal augmente à nouveau et que celle du côlon distal cesse d'être intense.

3. — Déterminisme de la dualité d'excrétion fécale

L'ensemble des informations expérimentales rassemblées jusqu'ici conduit à attribuer à l'influence de la prise d'aliment, spontanée ou plus nettement encore lors d'horaires imposés par une distribution limitée, un rôle capital dans l'alternance : émission de cæcotrophes-excrétion de crottes dures. Il paraît ainsi douteux que la tranquillité de l'animal soit déterminante de l'heure à laquelle s'effectue la cæcotrophie. On sait au demeurant que si les corticostéroïdes y jouent un rôle, la médullo-surrénale ne paraît pas impliquée dans le déterminisme de ce rythme (BONNAFOUS et RAYNAUD, 1963).

3.1. — Provenance respective des cæcotrophes et fèces dures

En dépit de la dualité de l'excrétion fécale, le contenu cæcal semble bien être, de l'avis de tous les auteurs, la source commune à partir de laquelle sont constitués fèces dures et cæcotrophes. Cependant, il subirait dans le cas de ces derniers une

moindre modification, d'où résulteraient les teneurs plus élevées en eau, électrolytes, vitamines et azote enregistrées pour les cécotrophes (BONNAFOUS et RAYNAUD, 1963, 1967; FERRANDO *et al.*, 1970; COPPOLA, PERCUOCO et PROTO, 1973; PROTO, 1976).

Par exemple, BONNAFOUS et RAYNAUD (1963) observent une teneur en azote de 46 mg/g de matière sèche pour les cécotrophes, et de 18 mg/g pour les crottes dures. Dans leur travail de 1967, ces mêmes auteurs décrivent l'évolution de la teneur en azote du contenu du côlon tout au long de ce viscère selon le type de fèces élaborées. Cette teneur en azote tend à croître légèrement dans le cas des cécotrophes, probablement par un apport endogène (mucus) au cours d'un transit qui serait alors rapide selon HUANG, ULRICH et McCAY (1954). Lors de la formation de crottes dures, une chute brutale de la teneur en azote est par contre observée approximativement au milieu du côlon proximal, cependant que la teneur en eau ne diminue que très progressivement. L'interprétation de ce phénomène de disparition d'azote peut être recherchée selon deux hypothèses : *absorption* massive en ce site médian du côlon proximal lors de la formation de fèces dures, ou intervention de phénomènes moteurs particuliers, de type antipéristaltique, conduisant à la *rétropulsion* d'une partie du matériel cæcal. On peut ici rappeler la conception résultant du travail de HÖRNICKE et BATSCH (1977) selon laquelle la prise de nourriture entraînerait un ensemble de phénomènes digestifs, mécaniques et/ou chimiques provoquant la cécotrophie environ 8 h après le début du repas.

YOSHIDA et KANDATSU (1964) admettent également la provenance cæcale des cécotrophes et en expliquent (1967) la production différentielle par des rythmes d'absorption distincts au niveau du côlon. Mais à ce jour la notion d'absorption intensifiée lors de la formation de fèces dures n'a reçu aucun commencement de preuve directe. De surcroît, l'ablation du segment colique où survient la chute de la teneur en azote conduit à la production d'un seul type de fèces dont la teneur en azote est intermédiaire entre celle des fèces dures et celle des cécotrophes (BONNAFOUS et RAYNAUD, 1967) démontrant ainsi un rôle déterminant du côlon proximal quelle qu'en soit la nature. La dualité d'excrétion réapparaît cependant au bout de 15 jours à la faveur d'un développement compensateur des portions contiguës à la zone d'exérèse. On sait par ailleurs que selon PROTO (1965) le coefficient de digestibilité des protéines, calculé sur la base de l'excrétion des crottes dures et cécotrophes chez le Lapin porteur d'un carcan, est de l'ordre de 46,6; la pratique de la cécotrophie, conduisant à la seule excrétion de fait des crottes dures améliore ce coefficient d'une manière importante (68,3). Cette amélioration est également très sensible pour la matière organique (40,4 à 46,1) et pour la matière sèche (42,3 à 48,9). Tout se passe donc globalement comme si le mécanisme responsable de la dualité d'excrétion fécale conduisait à une mise en réserve de matériaux nutritifs dont le recyclage par cécotrophie autorise une forte amélioration de la digestibilité apparente des aliments déjà soulignée pour la matière sèche et les protéines par THACKER et BRANDT (1955) et confirmée récemment pour les protéines par STEPHENS (1977).

La question est donc posée de la nature des phénomènes ou associations de phénomènes déterminant la transition d'un type à l'autre de fèces.

3.2. — Corrélations d'ordre biochimique

Il a été observé de longue date que la quantité de cécotrophes émise est fonction de la nature de l'alimentation (HARDER, 1949). Par ailleurs, l'apparition de la cécotrophie correspond à l'implantation de la flore cæcale (MYERS, 1955;

DABARD *et al.*, 1976) et toute cæcotrophie est absente chez le Lapin axénique, quoiqu'il produise des cæcotrophes en quantité accrue par rapport au Lapin conventionnel (YOSHIDA *et al.*, 1968, 1971).

On sait l'importance de la production d'acides gras volatils et de leur absorption au niveau du cæcum (BEAUVILLE, RAYNAUD et VERNAY, 1974; LE BARS, GUEMON et DEMAUX, 1971; VERNAY et RAYNAUD, 1975a et b). L'élévation postprandiale de la teneur en acides gras volatils paraît susceptible de jouer un rôle important dans le déterminisme de la dualité d'excrétion. En effet, selon les travaux de FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1976), pour un temps de transit de 40 à 60 mn des cæcotrophes à travers le côlon distal, on peut déduire que leur formation dans le côlon proximal se situe environ 4 h après la fin du repas, c'est-à-dire alors que la concentration en acides gras volatils est la plus élevée dans le cæcum. Et c'est environ 5 h après le repas (en situation de *meal eating*) que se déclenche la cæcotrophie.

Cette coïncidence a été enregistrée également par BONNAFOUS (1973) chez des lapins alimentés *ad libitum*, avec acidité volatile la plus élevée dans le cæcum lorsque les cæcotrophes se trouvent en voie de formation dans le côlon. De la même façon, la concentration cæcale en acides gras volatils est toujours minimale de jour vers 12 h et maximale pendant la nuit entre 24 h et 3 h, au moment où débute la formation des cæcotrophes (LENG et HÖRNICKE, 1975). Enfin, selon FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1976), l'administration dans le cæcum, en guise de repas du soir, d'un mélange à pH 7 des acides acétique (78 p. cent), propionique (10 p. cent) et butyrique (12 p. cent) induit dans 80 p. cent des cas une émission de cæcotrophes 2 heures plus tard qui n'est, hors ce cas, jamais observée en l'absence de repas du soir.

Néanmoins d'autres données concordent mal avec ces constatations. PARKER et McMILLAN (1976) chez des lapins alimentés *ad libitum* concluent à un niveau constant de production d'acides gras volatils tout au long des 24 h. Par contre chez les lapins ingérant une ration de 100 g entre 9 h et 18 h, les taux d'acides gras volatils dans le cæcum reflètent le rythme des mouvements des digesta. HENNING et HIRD (1972) n'enregistrent pas de différence des concentrations chez des lapins de garenne sacrifiés le jour ou la nuit. La même situation est observée par McMILLAN *et al.* (1975) chez l'animal de laboratoire, sans aucune indication que la cæcotrophie ait une quelconque relation avec la production d'acides gras volatils.

3.3. — *Corrélations d'ordre moteur*

L'idée émise dès 1925 d'un rôle du *fusus coli* (AUER, 1925) dont l'activité serait réduite pour permettre l'émission de cæcotrophes, ne peut apporter la réponse puisque la production des cæcotrophes est maintenue après court-circuit de ce bref segment particulier.

L'hypothèse proposée successivement par TAYLOR (1940), HUANG, ULRICH et McCAY (1954) d'un transit colique plus rapide lors de la formation des cæcotrophes, est également reprise par YOSHIHARA et KANDATSU (1960) qui admettent un écoulement lent et régulier du contenu cæcal dans le côlon lors de production de crottes dures, et un transit rapide de ce même matériel cæcal lors de l'élaboration des cæcotrophes.

Ces conceptions nous ramènent aux divers résultats rapportés lors de l'étude de la motricité cæco-colique, et à l'intervention des facteurs d'origine alimentaire,

les périodes de cæcotrophie succédant généralement aux périodes d'ingestion alimentaire maximale. Ce phénomène est nettement révélé par le décalage à peu près constant entre la cæcotrophie et le repas préalable en situation de *meal eating*, ou entre l'hypermotilité cæcale liée au repas et la cæcotrophie, ou encore entre l'ingestion maximale d'aliment et la cæcotrophie, selon les auteurs. L'hypothèse d'un rôle essentiel de la motricité colique différenciée, conduisant à une rétro-pulsion et à une certaine séparation des contenus, s'avère donc ici particulièrement intéressante.

3.31. *Existence d'un reflux sélectif dans le côlon proximal*

Un premier travail de BJÖRNHAG (1972) met en évidence un processus de séparation physique des phases solide et liquide dans le côlon proximal chez le Lapin au cours de la période de production de fèces dures. Au cours de la traversée du côlon proximal, la proportion de particules grossières ($> 300 \mu$) dans le contenu colique croît de 23 à 52 p. cent, tandis que celle de particules fines ($< 100 \mu$) et de substances solubles décroît de 62 à 14 p. cent. Ce phénomène est interprété comme le résultat d'une séparation des contenus au niveau colique lors de l'élaboration des crottes dures. Les particules fines et substances solubles, de transit retardé, seraient refoulées vers le cæcum par une activité antipéristaltique, tandis que les particules grossières iraient constituer les crottes dures. Ces activités antipéristaltiques impliquent uniquement la partie orale à 3 bandelettes du côlon proximal, mais pas sa partie aborale à 1 seule bandelette.

Dans un travail déjà ancien mais toujours digne du plus grand intérêt, ELLIOT et BARCLAY-SMITH (1904) concluaient que le côlon, dans plusieurs espèces, pouvait être subdivisé en 3 zones : un segment proximal dont les contenus de consistance analogue à celle des contenus cæcaux font l'objet d'un anti-péristaltisme prédominant; un segment dit intermédiaire, à activité surtout péristaltique, dans lequel commencent à se mouler les fèces; un segment terminal chargé de l'évacuation. Selon eux, l'activité anti-péristaltique de la portion proximale aurait pour fonction d'assurer le remplissage du cæcum.

Repasant de ces notions, PICKARD et STEVENS (1972), par l'usage conjugué de techniques radiographiques et de la récupération de marqueurs particuliers solides ou de marqueurs liquides, démontrent sans équivoque chez l'animal éveillé l'existence d'un important reflux du côlon proximal vers le cæcum. Leurs résultats suggèrent aussi que la fonction dominante de cet antipéristaltisme colique serait de permettre la rétention sélective de l'eau et des microorganismes. Cette séparation des matériaux solides et liquides fournit une base d'explication de la dualité d'excrétion fécale.

L'élément qui exclut définitivement l'hypothèse d'une résorption accrue d'eau lors de l'élaboration des fèces dures est que, dans ce cas, ces fèces devraient présenter une concentration extrêmement élevée du marqueur de la phase liquide. L'activité spécifique beaucoup plus grande (marqueur radioactif) des cæcotrophes témoigne du fait que l'eau a été exprimée mécaniquement des contenus (et refoulée vers le cæcum) lors d'élaboration des fèces dures. Une conclusion identique est atteinte plus récemment par LENG et HÖRNICKE (1974).

Le phénomène responsable de la dualité fèces dures — cæcotrophes étant ainsi identifié, la question se pose de la chronologie de succession de leur production et surtout de ce qui déclenche la transition d'un type à l'autre de production fécale.

3.32. *Phénomènes moteurs responsables de la dualité*

Les ondes lentes présentent un gradient réverse de fréquence sur le côlon avec pour zone pacemaker le *fusus coli* (RUCKEBUSCH, FIORAMONTI, 1976). Des contractions modérées survenant de façon continue à la fréquence imposée par les ondes lentes peuvent donc normalement exprimer les liquides et fines particules des contenus coliques en les refoulant progressivement vers le cæcum par activité antipéristaltique. Pourtant la production des cæcotrophes ne correspond à aucune modification de fréquence des ondes lentes. Le déterminisme primaire de la formation des cæcotrophes ne réside donc pas à ce niveau, mais seulement celui de la préparation des contenus qui les constitueront.

Chez le Lapin ingérant un repas dans un temps limité, les corrélations motrices des 2 types d'excrétion sont plus claires que chez l'animal alimenté *ad libitum*. Lorsque va débiter la production de cæcotrophes, il y a soudaine réduction d'activité de la partie aborale du côlon proximal et du *fusus coli* alors que la motricité du côlon distal augmente considérablement. Ceci correspond à l'évacuation des contenus du côlon proximal et peut-être du cæcum. Ces éléments, tels qu'apportés de façon plus détaillée précédemment (paragr. 2.5.3.), permettent donc de comprendre comment sont respectivement élaborés et excrétés fèces dures et cæcotrophes.

3.4. — *Déclenchement de la transition fèces dures — cæcotrophes*

Si l'on dresse le bilan des acquisitions qui viennent d'être passées en revue, on peut schématiquement admettre que l'activité normale du côlon proximal (chez le Lapin comme dans bon nombre d'espèces) aboutit à une rétention des liquides et fines particules, ne laissant passer que les particules grossières qui, progressivement compactées et lentement propulsées, constituent les fèces dures.

L'originalité du Lapin est que, à un certain moment, « quelque chose » induit la suspension ou réduction relative de cette fonction du côlon proximal. Celui-ci laisse alors échapper les contenus cæco-coliques fluides riches en fines particules et corps microbiens. Simultanément ce même « quelque chose » déclenche à partir de la région du *fusus coli* d'intenses activités dont la migration rapide sur le côlon distal conduit pendant une période de temps limitée à l'excrétion de ces contenus plus riches en eau et principes nutritifs divers qui constituent les cæcotrophes.

Toute la question est donc d'identifier le déclencheur de cette organisation particulière de la motricité colique. Sur la base des relations temporelles constantes enregistrées entre cæcotrophie et repas (*meal eating*), excrétion de fèces dures et cæcotrophie, RUCKEBUSCH et HÖRNICKE (1977) considèrent que l'évacuation des fèces dures hors du côlon distal pendant les heures de prise alimentaire est le préalable nécessaire à la propulsion rapide des contenus constitutifs des cæcotrophes. Ils suggèrent donc que l'élimination des fèces dures (ou l'achèvement de leur élimination?) constitue le déclencheur des intenses activités rapides traversant le côlon distal pour l'excrétion de cæcotrophes. De même, BEZILLE, GALLOUIN et LE BARS (1973) concluent à une vidange complète des fèces dures avant le passage des cæcotrophes.

On pourrait évidemment, dans le sens de cette hypothèse, rechercher un support au stimulus déclencheur dans l'intervention de mécano-récepteurs et une possible sommation d'afférences durant l'évacuation des fèces dures, ou inversement dans une stimulation par vacuité après cette excrétion. Mais cela n'est *a priori*

guère satisfaisant dans la mesure où lors du début de la formation des cæcotrophes dans la partie aborale du côlon proximal, le côlon distal contient encore des fèces dures; la transition d'un type à l'autre de fèces survient en l'espace de quelques cm; la vacuité colique n'a jamais été observée au cours de l'abattage de 200 lapins en croissance et 65 lapines en reproduction (LEBAS et LAPLACE, 1972-1974) ou de 120 lapins âgés de 8 semaines (LAPLACE, LEBAS et RIOPEREZ, 1974, 1975) certains d'entre eux présentant simultanément dans le côlon fèces dures et cæcotrophes.

Il est donc nécessaire de rechercher une autre hypothèse explicative. Celle-ci est suggérée par la notion — qui est assurément un lieu commun — du bénéfice que retire le Lapin de la pratique de la cæcotropie, celle-ci autorisant l'animal à utiliser au plan nutritionnel le fruit de la digestion microbienne dans le cæcum. Les valeurs de digestibilité apparente rappelées plus haut (paragr. 3.1.) en témoignent. Selon la périodicité des épisodes de prise alimentaire, la digestion microbienne dans le cæcum subit des fluctuations dans son intensité. Le pic de concentration des acides gras volatils traduit d'une certaine façon un optimum de digestion qui coïncide avec le début de la formation des cæcotrophes. L'hypothèse d'un rôle de déclencheur de la concentration de l'acidité volatile, par l'intermédiaire de chémorécepteurs, à l'égard de l'organisation particulière de la motricité colique conduisant à l'émission de cæcotrophes, nous semble donc particulièrement séduisante dans sa finalité nutritionnelle et en dépit des informations divergentes répertoriées antérieurement.

Quoiqu'il en soit et en l'état actuel d'avancement des travaux, il est permis de penser que la réponse à l'ultime question du déclenchement de la production de cæcotrophes surgira de l'une de ces deux hypothèses ou de leur combinaison.

4. — Transit des contenus digestifs

Au-delà de cette exploration des phénomènes moteurs gastro-intestinaux, de leurs variations ou relations avec le comportement alimentaire et des mécanismes responsables de la production de cæcotrophes, il est souhaitable d'évaluer la rapidité des déplacements de contenus qui en résultent et l'intérêt éventuel qu'il peut y avoir à faciliter certains processus normaux par la composition chimique ou la structure physique des régimes ou par des modes d'alimentation particuliers.

4.1. — Chronologie du transit d'un marqueur

LAPLACE, LEBAS et RIOPEREZ (1974) ont apporté des informations sur la chronologie de déplacement du front d'un marqueur radioactif, Cérium-141, administré sous forme liquide le matin au cours d'une période diurne d'accomplissement de la cæcotrophie, ainsi que des informations quantitatives sur les transferts de contenus d'un compartiment digestif à l'autre. L'évacuation gastrique et le transit dans l'intestin grêle, qui se présente sous la forme de vagues successives, sont d'une extrême rapidité puisque 30 mn après administration orale du marqueur, 3,6 p. 100 de la radioactivité totale sont déjà retrouvés à la base du cæcum. Ce dernier paraît faire l'objet d'un remplissage préférentiel, retardant relativement l'apparition de la radioactivité dans le côlon. Il est curieusement observé une répartition particulière de la radioactivité à l'intérieur du cæcum puisque son tiers médian en contient approximativement 3 fois plus que sa base ou sa pointe.

Cette information contraste avec l'homogénéité du matériel cæcal affirmée par YOSHIHARA et KANDATSU (1960) sur la base de la distribution uniforme de la radioactivité d'un sulfate de baryum- ^{35}S , résultat qui est cependant entaché de la possibilité de redistribution du marqueur par les bactéries.

La radioactivité administrée est, après 120 mn, présente dans tout le cæcum et atteint la base de l'appendice. Ensuite, elle envahit progressivement le côlon dont elle atteint l'extrémité distale 240 mn après l'intubation. Il est à noter que 14 animaux sur 20, sacrifiés entre 0 et 120 mn présentaient des cæcotrophes dans le côlon, tandis que 12 des 20 lapins sacrifiés entre 120 et 240 mn présentaient des crottes dures. Les données quantitatives apportent des informations nouvelles particulièrement importantes : 30 mn après l'administration, il ne reste dans l'estomac que 60,6 p. cent de la radioactivité totale. L'intestin grêle ne contient pratiquement jamais plus de 10 à 20 p. cent de la radioactivité totale. Enfin, il est remarquable que la somme de la radioactivité de l'estomac et du cæcum représente une proportion pratiquement constante (76 à 82 p. cent) de la radioactivité totale. Cette constance est maintenue en dépit d'importants mouvements de masse (représentant le déplacement de 14 à 20 p. cent de la radioactivité totale) du caecum vers l'estomac, qui ne peuvent être interprétés que comme la conséquence de la cæcotrophie. L'ensemble des résultats conduit donc à constater que le front de la radioactivité administrée sous forme liquide par voie orale est susceptible, au cours d'une période d'élaboration et réingestion de cæcotrophes, de traverser la totalité du tube digestif en quelques 120 mn; il ne franchit apparemment cette même longueur qu'en 240 mn lorsqu'il parcourt le gros intestin dans les crottes dures.

Un travail analogue de LAPLACE, LEBAS et RIOPEREZ (1975) a eu recours à l'administration de la radioactivité après fixation préalable de celle-ci sur l'aliment granulé. Cette fois l'expérimentation est réalisée dans un intervalle de temps au cours duquel aucune preuve indirecte de cæcotrophie n'est constatée, mais pendant lequel se déroulait l'élaboration des cæcotrophes, retrouvés à l'abattage dans le côlon de tous les lapins. Ce travail confirme la rapidité du transit dans l'intestin grêle avec cependant une certaine accumulation de radioactivité au niveau iléal. L'évacuation gastrique apparaît plus lente après 30 mn, il reste près de 80 p. cent (au lieu de 60) de la radioactivité dans l'estomac. De plus, le caecum n'est pas atteint à ce stade par le marqueur alors qu'il en contenait près de 4 p. cent lors d'administration du marqueur sous forme liquide. Mais par la suite, le remplissage cæcal paraît accru puisqu'il contient 61 p. cent de la radioactivité contre 49 après 240 mn. Le front de la radioactivité atteint le côlon distal dès 120 mn, soit plus précocement que pour le mode d'administration liquide du marqueur. La constance relative de la somme de la radioactivité présente dans l'estomac et le cæcum est encore confirmée.

Globalement, le marqueur radioactif fixé sur les particules alimentaires ingérées peut donc réapparaître dans les fèces 2 à 4 h après son ingestion dans l'aliment, valeur qui diffère peu des 4 à 5 h observées par JILGE (1974) avec de l'oxyde de chrome dont YOSHIDA et KANDATSU (1967) ont souligné la récupération préférentielle dans les fèces dures.

L'interprétation de ces résultats doit être recherchée au travers du marquage différentiel réalisé selon le mode d'administration de la radioactivité. En effet, administré sous forme liquide, le cérium, dont on connaît la particulière aptitude à se fixer sur les constituants membranaires de la phase solide des contenus digestifs (LAPLACE, 1972), marque une proportion relativement importante de particules fines, d'autant plus que dans la période du nyctémère considérée les lapins ont

ingéré des cæcotrophes. Comparativement, l'imprégnation du granulé préalable-ment à son ingestion conduit à marquer une grande quantité de particules grossières. Compte tenu de la ségrégation physique des particules fines et grossières démontrée par BJÖRNHAG (1972), on conçoit que la radioactivité véhiculée par de grosses particules parvienne assez rapidement jusqu'au côlon distal, alors que sa concentration dans le cæcum n'est assurée que plus tardivement, réalisant ainsi l'étape préparatoire à la cæcotrophie (présence de cæcotrophes dans le côlon).

4.2. — *Les mouvements de contenus au niveau du carrefour iléo-cæco-colique*

Les observations radioscopiques de PICKARD et STEVENS (1972), obtenues après injection de baryum dans l'iléon fistulé, montrent la rapidité des mouvements du contenu cæcal qui parcourt l'organe dans les 2 sens de façon quasi continue. Il n'y a jamais de reflux du territoire cæco-colique vers l'iléon. Le baryum provenant de l'iléon se dirige en général vers le cæcum, parfois vers le côlon. Un reflux de contenu colique vers le cæcum a également été observé. Par ailleurs l'utilisation de marqueurs des phases liquide (^{14}C -polyéthylène glycol et ^{51}Cr -éthylène diamine tétraacétique acide) et solide (particules de plastique de tailles diverses) leur a permis de montrer que, lors d'injection dans l'estomac, les marqueurs de la phase liquide quittent l'estomac plus rapidement (en accord avec les observations de LAPLACE, LEBAS et RIOPEREZ, 1974-1975) mais s'accumulent rapidement dans le cæcum (32 p. cent après 1 h). Lorsque les mêmes marqueurs sont directement injectés dans le cæcum, les particules solides quittent très rapidement ce compartiment (80 p. cent en 2 h) et apparaissent en quasi-totalité dans les fèces en l'espace de 24 h contre seulement 30 p. cent des marqueurs de la phase liquide.

Il est évidemment difficile de quantifier les divers mouvements de contenus qui s'entrecroisent au niveau du carrefour iléo-cæco-colique et à la faveur desquels se réalise la ségrégation des phases liquide et solide ou des particules fines et grossières. L'évaluation de ces mouvements a été recherchée par JOLIVET, LAPLACE et LEBAS (1975) par la modélisation des transferts d'un marqueur entre les différents compartiments digestifs. Le modèle utilisé est de type déterministe avec des compartiments spatiaux correspondant aux segments digestifs : estomac, intestin grêle, cæcum, côlon proximal, côlon distal. Le modèle répond aussi à un certain nombre de contraintes et d'hypothèses : modèle clos, les données expérimentales ayant été obtenues hors de toute excrétion fécale mais avec probable cæcotrophie; hypothèses de linéarité et de stationnarité; possibilité d'échanges réciproques.

Cette forme d'exploitation mathématique des données expérimentales conduit à identifier et à évaluer les transferts suivants : une faible quantité du contenu iléal — 2,6 p. cent (marqueur adsorbé) ou 4,8 p. cent (marqueur en solution) — se dirige directement vers le côlon proximal. Selon le cas 97,4 ou 95,2 p. cent de ce même matériel iléal pénètrent dans le cæcum. La fraction des contenus du côlon proximal faisant l'objet d'une propulsion est pour partie refoulée vers le cæcum (16,2 à 18 p. cent) et pour partie évacuée vers le côlon distal (83,8 à 82 p. cent). Il faut ici souligner la coïncidence de ces estimations quantitatives des mouvements de digesta dans le cadre du modèle compatible avec les résultats expérimentaux ponctuels, et des données rapportées antérieurement pour la motricité des compartiments concernés : rareté des propagations directes de l'iléon au côlon proximal; activité de l'iléon terminal précédant 75 p. cent des ondes cæcales base-pointe; 10 p. cent des ondes coliques sont de nature antipéristaltique et sont

FIG. 7. — Quantités de matière sèche excrétée en moyenne par heure et quantités moyennes de radioactivité excrétée, cumulées d'heure en heure, en p. cent de la radioactivité totale, selon l'heure et la forme d'administration du radio-élément à des lapins alimentés ad libitum (d'après LAPLACE et LEBAS, 1975).

(suite de la figure 7 page 249)

suivies d'une onde cœcale base-pointe; 35 à 40 p. cent d'ondes coliques sont de type péristaltique et succèdent à une onde cœcale pointe-base, tandis que 36 p. cent, de nature également péristaltique, se développent isolément.

4.3. — *Temps de rétention : influence de la cœcotrophie*

Compte tenu de l'ensemble des données développées jusqu'ici, il paraît souhaitable d'évaluer globalement l'importance de la cœcotrophie à l'égard des temps de rétention dans le tube digestif. Cet aspect est précisé chez le lapin alimenté *ad libitum* par LAPLACE et LEBAS (1975) en usant comme facteurs expérimentaux à la fois du mode d'administration du marqueur (liquide/fines particules — adsorbé/particules grossières) et de l'heure de son administration (9 h 30 en début de période de cœcotrophie — 16 h 30 à la fin de cette même période).

On peut observer dans ces conditions que le marquage par la solution radioactive conduit à une excrétion significativement plus faible de radioactivité au cours des premières 24 h (70 ou 66 p. cent du total respectivement pour une administration le matin ou le soir) que le marquage avec un granulé imprégné du radioélément (79 ou 73 p. cent). Par ailleurs, si l'influence du mode d'administration n'est pas perceptible à l'égard du temps d'excrétion de 5 p. cent du marqueur, l'influence de l'heure est considérable : administré à 9 h 30 au début de l'épisode de cœcotrophie, le front de radioactivité (5 p. cent) n'est récupéré qu'après environ 8 h, alors qu'il l'est après seulement 5 h lorsque le marqueur est administré à 16 h 30 lors de la reprise de l'excrétion de fèces dures. Ces divers éléments sont illustrés par la figure 7.

Globalement, les temps moyens de rétention (coefficient R de CASTLE et CASTLE, 1956), compris entre 14 h 44 mn et 21 h 26 mn, sont plus longs de 3 à 4 h pour l'administration du marqueur sous forme liquide par rapport à la forme adsorbée sur granulé; ils sont également plus longs de 3 à 4 h lorsque le marqueur est administré le matin à 9 h 30 par rapport à l'administration à 16 h 30. Enfin, on peut constater qu'après 72 h la radioactivité viscérale résiduelle est significativement plus élevée lorsqu'elle a été apportée en solution, donc lorsqu'elle s'est fixée sur des particules plus aisément recyclables. On note aussi qu'elle est plus importante dans le cæcum et plus faible dans le côlon pour l'administration à 9 h 30 (abattage au terme de la période nocturne d'excrétion de fèces dures), par rapport à l'administration à 16 h 30 (abattage au terme de la période diurne de cœcotrophie).

En définitive, on peut donc retenir de ce travail de LAPLACE et LEBAS (1975), qui démontre encore de façon incidente la parfaite superposition des rythmes d'excrétion et de comportement alimentaire, que la cœcotrophie est responsable d'un allongement de 3 à 4 h du temps de rétention moyen dans le tube digestif, ce qui est considérable. Cet effet est d'autant plus important que, selon la combi-

A = Solution radioactive (liquide) à 9 h 30; B = Solution radioactive à 16 h 30; C = Granulé imprégné du radioélément (solide) à 9 h 30; D = Granulé imprégné à 16 h 30.

Average dry matter excretion per hour and average excretion of radioactivity, cumulated hour by hour, in per cent of total radioactivity, according to the hour and mode of administration of the radioactive tracer to ad libitum fed rabbits (according to LAPLACE and LEBAS, 1975).

A = Radioactive solution (liquid) at 9.30 a.m.; B = Radioactive solution at 4.30 p.m.; C = Pellet impregnated with the radioactive tracer (solid) at 9.30 a.m.; D = Impregnated pellet at 4.30 p.m.

naison adoptée de mode de marquage et d'heure d'administration, c'est un écart de 7 h qui peut être induit. Il est donc tentant d'en rechercher l'exploitation au plan nutritionnel.

4.4. — *Modifications provoquées des temps de rétention et performances des lapins*

Une tentative d'exploitation, au bénéfice de la croissance des Lapins, de l'allongement provoqué des temps de rétention, a été réalisée selon deux voies : en suscitant des « repas » à heure variable par l'application du rationnement; en faisant varier la structure physique de l'aliment.

4.4.1. *Effets à court terme du rationnement*

La combinaison factorielle de 2 niveaux de rationnement (70 ou 100 g d'aliment/j) et de 2 horaires de distribution (9 h 30 ou 16 h 30), ainsi que l'application d'un rationnement à 100 g fournis en 2 distributions quotidiennes de 50 g ont été mises en œuvre par LEBAS et LAPLACE (1975) afin d'évaluer directement l'influence d'horaires de repas induits par la distribution chez l'animal rationné et la faculté d'adaptation à court terme des lapins.

Il apparaît qu'en l'espace de 5 jours, les Lapins parviennent à ingérer 82 à 87 p. cent de la ration quotidienne en 7 h environ, quel que soit le niveau de rationnement, du fait d'une vitesse d'ingestion plus rapide (11,7 g/h) lors de rationnement à 100 g/j que lors de rationnement à 70 g/j (8,7 g/h). La quantité de matière sèche excrétée dans les crottes dures se stabilise, dès le second jour d'application du rationnement, à 21 g ou 33 g/24 h respectivement pour les allocations de 70 ou 100 g/j contre 45 g chez des sujets de même âge alimentés *ad libitum*. La durée de la période d'excrétion de fèces dures se stabilise, approximativement au troisième jour, à une valeur réduite de 2,2 à 3,3 h lors de rationnement à 70 g, ou de 2,3 h (100 g à 16 h 30), ou de 1 h (100 g en 2 fois); elle n'est pas affectée par l'allocation de 100 g à 9 h 30. Enfin la localisation moyenne de la période d'excrétion de fèces dures par rapport au cycle de 24 h ne se stabilise pas avant le quatrième jour d'application du rationnement, de façon indépendante de la quantité d'aliment consommée. Cette période est ainsi centrée en moyenne autour de 16 h pour une seule distribution à 9 h 30, à un peu plus de 17 h pour deux distributions par j (70 ou 100 g) et à 21 ou 22 h pour une seule distribution à 16 h 30.

Ces diverses données montrent à l'évidence combien le déplacement spontané de son horaire d'ingestion par le Lapin conduit rapidement au déplacement de la période d'excrétion fécale, dans une situation distincte du repas imposé de 4 h (*meal eating*) par apprentissage. Mais il apparaît aussi que cette modification des rythmes normaux est lourde de conséquences à l'égard de la croissance des lapins. En effet, le rationnement à 70 g/j (soit 54 p. cent de la consommation *ad libitum*) entraîne un bilan de poids vif largement négatif après 5 jours. Ce fait est curieux dans la mesure où une ingestion d'aliment réduite à 50-55 p. cent du niveau *ad libitum* par la seule restriction du temps d'accès à la boisson (LEBAS, DELAVEAU, 1975) autorise un gain de poids de 20 g/j pendant les 4 premiers jours. Par ailleurs, le rationnement à 100 g/j, soit 77 p. cent de la consommation *ad libitum*, permet un retour à un bilan positif plus ou moins rapide (2^e jour pour une distribution à 16 h 30, 4^e jour pour une distribution à 9 h 30, 5^e jour pour deux distributions).

La perturbation de l'animal par 2 « repas » est donc plus grande que pour un seul et dans ce cas la distribution matinale, dont on escomptait le bénéfice d'un allongement du temps de rétention, s'avère la moins favorable.

En somme l'usage de repas limités chez le Lapin constitue un outil expérimental commode, mais dont les conséquences à l'égard du temps de rétention selon l'heure d'ingestion sont inexploitablement au bénéfice de l'animal en raison de la perturbation de ses rythmes.

4.42. *Influence de la forme de présentation de l'aliment*

Une autre tentative d'exploitation des modifications provoquées du temps de rétention des aliments a été réalisée par la distribution de l'aliment sous forme de farine comparativement à la forme usuelle de granulés (LEBAS et LAPLACE, 1977a).

LEBAS (1973) a montré qu'il est effectivement possible d'alimenter des lapins avec un aliment distribué sous forme de farine, mais que les animaux présentent une croissance plus faible. La moindre efficacité alimentaire obtenue avec la forme farine est-elle le seul fait de son effet classiquement défavorable à l'ingestion alimentaire par rapport à la forme granulée, ou résulte-t-elle d'une modification du transit digestif? L'utilisation comparative (LEBAS et LAPLACE, 1977a) d'un granulé standard (A) et d'un autre aliment (B) offert sous forme de farine ou de granulé montre que la quantité ingérée de farine B (coefficient d'utilisation digestive apparente de la matière sèche = 79,1 p. cent) est supérieure à celle du granulé B de même composition (C.U.D. — M.S. = 78,4 p. cent). Cet effet est encore plus net relativement aux résultats obtenus avec le granulé A qui permet la meilleure croissance tout en étant le moins digestible (C.U.D. — M.S. = 63,9 p. cent). En définitive, la quantité de matière sèche digérée par jour est la plus élevée avec la farine B (90,4 g) par rapport aux granulés (A = 75,7 — B = 75,4 g). Or c'est avec cet aliment présenté sous forme de farine qu'est obtenue la croissance pondérale la plus faible. Ces faits suggèrent donc qu'il est moins bien valorisé au niveau métabolique. Il est cependant dommage pour l'interprétation de cet effet que l'influence du traitement thermique impliqué par la granulation ne soit pas explorée au travers d'un second lot de farine B obtenue par broyage de l'aliment granulé.

Les effets néfastes de la distribution sous forme de farine peuvent être reliés principalement à une perturbation des rythmes. En effet, pour une même forme granulée, l'aliment B qui est le plus digestible et qui est ingéré en plus faible quantité que l'aliment A, est retenu plus longtemps dans le tube digestif (temps de rétention moyen de l'ordre de 30 h contre 23 h). Pour le même aliment B, le temps moyen de rétention observé avec la farine (29 h 27 mn) ne diffère pas significativement de celui mesuré avec le granulé (31 h 24 mn). Mais l'ingestion de farine conduit à un étalement de la prise d'aliment dans les 24 h avec élévation de la consommation en période diurne. Ce décalage est associé à une modification du rythme d'excrétion de fèces dures qui devient biphasique avec deux minimums à 4 h et à 13 h, et qui est également déplacé dans le cycle de 24 heures puisque l'heure moyenne pondérée d'excrétion fécale est avancée d'environ 2 heures.

Par conséquent, comme pour les « repas » induits par un rationnement, l'utilisation de farine à la place de granulé n'est d'aucun bénéfice nutritionnel en raison de la perturbation des rythmes normaux des lapins.

4.43. Effets liés à la finesse de broyage des constituants de l'aliment

La distribution à des lapins d'un même aliment granulé dont les constituants ont préalablement subi soit une mouture grossière, soit une mouture fine, soit encore une mouture fine de la seule fraction luzerne (50 p. cent) permet d'obtenir (LAPLACE et LEBAS, 1977) des gains de poids comparables dans les trois cas, en l'absence de toute modification du rythme spontané d'ingestion d'aliment.

Cependant, le broyage très fin de la totalité des constituants de l'aliment granulé permet l'obtention d'un indice de consommation significativement meilleur (3,28 contre 3,92), tandis que, en l'absence de tout décalage du rythme d'excrétion de fèces dures, l'excrétion de matière sèche fécale en 24 h est réduite dans sa durée (10,2 h contre 13,6 h) et sa quantité (25,4 contre 33,2 g). Parallèlement le C.U.D. de la matière sèche est amélioré (77,3 contre 69,7 p. cent).

Ces particularités sont associées à un allongement important du temps moyen de rétention (30 h 20 mn contre 24 h 02 mn); la radioactivité résiduelle après 72 h est aussi plus élevée dans le cæcum et plus faible dans l'estomac. Dans tous les cas, le broyage fin de la seule fraction luzerne fournit des résultats intermédiaires.

En somme, le broyage très fin des constituants d'un aliment avant sa granulation permet, à la différence des tentatives précédemment relatées, d'obtenir une rétention digestive, et notamment cæcale, accrue avec augmentation de la digestibilité apparente, en l'absence de toute perturbation des rythmes. Il en résulte cette fois une amélioration de l'efficacité alimentaire. Ce résultat, cohérent avec les données de BJÖRNHAG (1972), est *a priori* fort intéressant. Sa portée pratique se trouve cependant amoindrie par l'apparition d'une pathologie sur laquelle nous reviendrons plus avant.

4.5. — Évaluation du rôle de la cellulose

Au premier rang des facteurs potentiels de variation du temps de rétention, liés à la composition du régime et non plus à sa distribution, sa forme de présentation ou sa structure physique, se trouve la fraction communément englobée sous le vocable de fibres alimentaires (*dietary fiber*). Le rôle de celle-ci peut être suspecté à la fois au plan quantitatif et au plan qualitatif (origine botanique, composition chimique...). Une première approche a été tentée, sur la base élémentaire du taux de cellulose brute (cellulose de Weende), pour évaluer l'importance du taux et de la nature de la cellulose de la ration.

4.51. Importance du lest cellulosique

La notion d'un rôle bénéfique ou régulateur de la cellulose à l'égard du transit digestif est un lieu commun dont nous avons voulu évaluer la portée chez le Lapin. La distribution d'un régime sans cellulose, par rapport à l'aliment standard usuel (taux de cellulose brute : 15 p. cent) ou à un aliment soja-manioc comportant 12 p. cent de cellulose de bois purifiée, montre (LEBAS et LAPLACE, 1977b) que l'ingestion est respectivement de 73, 124 et 90 g/j, tandis que les gains de poids moyens quotidiens sont dans ce même ordre de 20,7-36,7 et 29,1 g. Les C.U.D. de la matière sèche étant respectivement de 92, 64 et 83 p. cent, la quantité de matière sèche digérée par jour est, toujours dans le même ordre, de 68, 79 et 75 g.

On observe aussi que le temps de rétention de l'aliment dans le tube digestif,

sensiblement accru par l'usage de cellulose de bois purifiée au lieu de luzerne, devient particulièrement long pour l'aliment sans cellulose. Par conséquent, l'aliment le plus digestible, ingéré en quantité plus faible, est retenu le plus longtemps, confirmant ce qui avait été obtenu avec la farine (LEBAS et LAPLACE, 1977a). Mais la digestion d'une même quantité de matière sèche n'est possible que si le régime contient une quantité de cellulose suffisante, sa suppression conduisant à un allongement du temps de rétention avec réduction de la vitesse de croissance. L'importance du taux de cellulose de la ration (et, secondairement ici, de sa nature) paraît donc au moins aussi grande que celle de la forme de présentation de l'aliment.

4.52. *Source de cellulose et teneur en énergie du régime*

Certaines des différences précédemment constatées ont amené LEBAS et LAPLACE (1977c) à rechercher une influence particulière de la source de cellulose. L'incorporation dans des aliments isocellulosiques (20 p. cent de cellulose brute) de paille d'orge, ou de sciure de chêne, ou de cellulose de bois purifiée, montre que c'est dans cet ordre que peuvent être classées ces trois sources sur la base de leurs effets : consommation quotidienne d'aliment (136-123-107 g), quantités de matière sèche excrétée (41-39-23 g/j), nombre d'heures d'excrétion (14-13-9 h), rétention digestive croissante (radioactivités viscérales résiduelles après 72 h : 1-4-14 p. cent).

Trois ordres d'explication sont ici plausibles, qui devront être dissociés expérimentalement :

L'un concerne des différences de nature chimique de la « cellulose » (degré de polymérisation — proportion d'hémicellulose). Une approche correcte de ce facteur pose tout le problème de la précision des dosages de cellulose, hémicellulose et lignine, les diverses techniques existantes ne conduisant pas toujours à des résultats semblables pour une même matière première. Il faut à ce sujet remarquer que, si les différents régimes permettent des performances de croissance non significativement différentes, l'indice de consommation des lapins du lot sciure de chêne a été nettement plus médiocre, particularité qu'il serait possible de relier à une plus forte teneur en lignine et tanins de la source cellulosique en cause. Par ailleurs, on peut s'interroger sur le caractère réellement isocellulosique des régimes, fondé sur l'indication de la cellulose brute.

Une seconde hypothèse explicative tient à la structure physique de la cellulose : fibres longues pour la paille, particules très fines pour la cellulose de bois purifiée et de taille intermédiaire pour la sciure de chêne. On pourrait ainsi concevoir un effet d'autant plus favorable que les fibres de cellulose sont plus longues. Mais la vérification de cette possibilité se heurte à une difficulté méthodologique que ne résoudrait pas la comparaison de divers degrés de broyage de la source de cellulose (en l'occurrence la paille). Une telle solution rejoindrait l'étude de la structure physique de l'aliment envisagée précédemment (paragr. 4.4.3. — broyage de la fraction luzerne).

Enfin, un troisième ordre d'idées résulte du parallélisme entre le ralentissement du transit et l'augmentation de la teneur en amidon du régime. Cette relation peut encore être envisagée sous l'angle de la teneur en énergie de l'aliment. La formulation de l'aliment cellulose purifiée (cellulose 18,5 p. cent — amidon de maïs 44,4 p. cent) fournit un aliment à forte teneur en énergie digestible, alors que celle de l'aliment paille (paille d'orge 33 p. cent, amidon de maïs 29,9 p. cent) conduit à une dilution énergétique de la ration. La question se pose donc de savoir quel est le

facteur déterminant de l'augmentation du temps de rétention dans le tube digestif : réduction du taux de cellulose ou augmentation de la teneur en énergie du régime ?

Cette dernière expérimentation, par l'ambiguïté des hypothèses explicatives exprimées ci-dessus, conduit en définitive à multiplier les interrogations. On notera cependant une fois de plus que l'aliment le plus énergétique, qui est aussi le plus digestible (75,7 p. cent contre 66,5 ou 65,1), est ingéré en quantité moindre. Il ne nous appartient pas ici d'en envisager le mécanisme dans le cadre de la régulation du comportement alimentaire ou du bilan d'énergie. Nous nous bornerons à souligner l'association de cet ensemble de caractéristiques avec un transit digestif lent.

Abstraction faite de ce cas particulier, on enregistre malgré tout, pour les deux régimes les mieux consommés (paille et sciure de bois) et présentant une digestibilité apparente analogue de la matière sèche, l'existence d'une corrélation positive entre la vitesse du transit digestif et l'importance de la prise de nourriture. Par conséquent, il semble que le transit digestif soit d'autant plus rapide que le niveau de consommation est plus élevé, ou inversement qu'il soit d'autant plus lent que l'ingéré est plus faible. Cette interdépendance pourrait être le fait d'une influence directe de la réplétion digestive ou d'une stimulation mécanique du tractus gastro-intestinal (par le lest relativement grossier que constitue la paille ou la sciure de bois); elle pourrait éventuellement résulter aussi d'une influence indirecte de la composition du régime et en particulier de sa teneur en amidon. Il y a donc là un champ très large de recherches, chez le Lapin comme pour d'autres espèces du reste, sur les aspects quantitatifs et qualitatifs de l'influence des fibres alimentaires, et sur les mécanismes en cause.

4.6. — *Bilan des tentatives de modification des temps de rétention*

De l'ensemble des travaux expérimentaux réunis ci-dessus (4-4 et 4-5), il ressort qu'il est effectivement possible de prolonger le temps de rétention d'un aliment dans le tube digestif. Mais il est bien difficile en pratique d'exploiter cette possibilité au bénéfice de l'animal puisque ce but n'est atteint que par le broyage très fin des constituants d'un aliment granulé.

S'il fallait procéder ici à une comparaison interspécifique, c'est avec les Équidés, herbivores monogastriques dotés de volumineux compartiments cæcocoliques comme le Lapin, qu'il conviendrait de la faire. Les données apportées par WOLTER, DURIX et LETOURNEAU (1974) montrent que le temps moyen de rétention, chez le poney en situation de rationnement, est de 36 h 50 mn lors d'ingestion d'un foin de graminées, en accord avec les résultats de VAN DER NOOT *et al.* (1967); il est abaissé à 25 h 52 mn après broyage du même fourrage et à 31 h 13 mn lorsqu'il est distribué sous forme granulée (broyage — agglomération). Parallèlement est constatée (WOLTER, DURIX, LETOURNEAU, 1975) une relation négative entre la vitesse du transit digestif et le coefficient d'utilisation digestive de la fraction cellulosique (41,3-31,5 et 33,7 p. cent respectivement pour les formes longue, broyée et condensée). Ces phénomènes sont à rapprocher du fait que la condensation des fourrages (broyage — agglomération) augmente nettement la consommation volontaire chez le Cheval (HAENLEIN, HOLDREN et YOON, 1966). En somme, on enregistre chez les Équidés l'équation suivante : le broyage du fourrage accélère le transit digestif, permet l'augmentation de la consommation alimentaire et en dernier ressort l'amélioration des performances zootechniques, l'influence de la taille des particules alimentaires à l'égard du transit s'avérant plus importante que celle du conditionnement de la ration (WOLTER, DURIX, LETOURNEAU, 1976).

Nous constatons donc que le Lapin réagit de façon diamétralement opposée aux Équidés puisque le broyage de l'aliment (ou éventuellement de sa seule fraction luzerne) conduit chez le Lapin à un ralentissement du transit digestif (au lieu d'une accélération chez le Poney). Cette particularité est néanmoins associée à une amélioration des performances zootechniques qui passe, chez le Lapin, par une amélioration de l'efficacité alimentaire (sans accroissement de la consommation spontanée) et non par une augmentation de l'ingestion d'aliment (cas des Équidés).

Cette simple opposition souligne l'originalité du fonctionnement digestif chez le Lapin. Son exploitation au profit de la croissance des animaux s'est heurtée, dans tous les cas envisagés autres que le broyage des constituants de l'aliment granulé, à la fragilité des mécanismes en cause, à leur sensibilité à toute perturbation des rythmes, et au rôle probablement très complexe des fibres. Ces quelques faits, joints aux observations relatives à l'état sanitaire des animaux, nous amènent à envisager maintenant la pathogénie des diarrhées sous l'angle des phénomènes moteurs du tube digestif.

5. — Hypothèses relatives à la pathogénie des diarrhées

Les troubles digestifs constituent assurément une dominante de la pathologie du Lapin. Parmi ces affections, RENAULT (1975) reconnaît trois catégories : des maladies parasitaires (coccidioses), microbiennes primaires (salmonelloses, pseudotuberculose), et microbiennes secondaires (staphylococcie, pasteurellose). Ces diverses maladies digestives, parasitaires et microbiennes, entrent dans le cadre d'une pathologie connue face à laquelle traitement et prophylaxie sont disponibles. On connaît par ailleurs d'autres entités pathologiques moins bien définies, telles que l'entérotoxémie, l'entérite mucoïde, et la colibacillose, pour lesquelles s'affrontent les théories infectieuses et les théories nutritionnelles.

Dans la synthèse pathogénique tentée par RENAULT (1975), il est bien souligné à propos de ces entités pathologiques que, quelles que soient l'étiologie et l'appellation, les troubles digestifs se manifestent par des signes cliniques et lésionnels voisins, parfois même superposables. Deux dominantes peuvent être relevées dans le tableau qui en est dressé : parésie ou paralysie gastro-intestinale, et phénomènes diarrhéiques.

Sans prétendre ramener ces diverses affections à un commun dénominateur, il nous paraît utile de rechercher ce qui pourrait être le fait d'une perturbation fonctionnelle non spécifique du tube digestif.

5.1. — Particularités des troubles diarrhéiques chez le Lapin

D'une manière générale, mais l'étude en a été faite plus particulièrement dans le cas de la diarrhée induite par infestation expérimentale avec des coccidies (LICOIS et COUDERT, 1976), la diarrhée du Lapin n'est guère comparable à celle de l'enfant ou du veau (LICOIS, 1977). En effet l'émission de fèces est chez le Lapin quantitativement réduite et leur hydratation n'est que très modérément accrue. Il y a déshydratation cutanée (pli de peau persistant) mais hémodilution (hématocrite significativement réduit). Bien que la teneur en eau des fèces ne soit que faiblement augmentée, le pourcentage d'eau passe d'environ 80 p. cent à environ 90 p. cent dans les contenus d'estomac, de cæcum et de côlon proximal en particulier. A

noter aussi que le pH du contenu cæcal tend très significativement vers la neutralité. Sur le plan comportemental il apparaît une réduction des deux tiers de l'ingestion de matière sèche mais de un tiers seulement de la quantité d'eau bue quotidiennement.

Une autre particularité doit être soulignée. Chez le Lapin plus clairement que dans toute autre espèce, diverses manifestations pathologiques d'ordre parasitaire ou infectieux apparaissent souvent comme secondaires. Elles s'installeraient en fait sur un tube digestif atteint d'anomalie fonctionnelle.

Ainsi le travail d'enquête de VOROS (1976), chez des lapins en croissance atteints de diarrhée dans un élevage de production intensive, fait-il état d'une élévation de la concentration d'*Escherichia Coli* ou d'une révélation inconstante de coccidies. Mais les diverses thérapeutiques antibiotiques ou coccidiostatiques n'ont qu'une efficacité très partielle démontrant le caractère fréquent d'épiphénomène, au moins des affections microbiennes. Cela est moins évident dans le cas de l'infestation coccidienne dont on sait par ailleurs le caractère très rebelle à la chimioprévention et à la chimiothérapie (COUDERT, LICOIS et PROVOST, 1976). Mais COUDERT (1975) souligne que le diagnostic de cette affection parasitaire n'en explique pas les raisons dans la mesure où les lapins sont des porteurs permanents de coccidies, et que, par conséquent, ce n'est pas dans leur présence, mais dans des phénomènes extérieurs à l'animal que doit être recherché le facteur déclenchant.

5.2. — *Diarrhées et perturbations comportementales et digestives*

Les divers travaux dont nous avons précédemment tenté la synthèse ont fait apparaître la complexité de l'imbrication et de l'interdépendance des rythmes comportementaux (prise de nourriture — cæcotrophie) et des rythmes d'excrétion (fèces dures, cæcotrophes) tant au plan des relations temporelles qu'en ce qui concerne leur déterminisme.

5.2.1. *Troubles fonctionnels d'origine alimentaire*

Dans un cas (aliment présenté sous forme de farine; LEBAS et LAPLACE, 1977a) la perturbation du rythme de prise de nourriture s'avère réduire l'utilisation métabolique des nutriments.

Dans la plupart des autres cas le calcul consistant à espérer une plus grande efficacité nutritionnelle de l'aliment par l'allongement des temps de rétention, que ce soit par le choix d'un horaire de repas (supposé permettre un recyclage plus important de l'ingéré), ou par l'apport d'un aliment dont les particules sont susceptibles d'une incorporation préférentielle dans les cæcotrophes, conduit à un échec. La raison tient à la perturbation des rythmes comportementaux répercutée dans une modification de la périodicité des phénomènes moteurs et partant des rythmes d'excrétion. En somme *tout allongement provoqué des temps de rétention s'avère en dernier ressort défavorable pour la croissance des lapins, en raison d'une perturbation fonctionnelle*. La relation de cause à effet est ici évidente dans la mesure où le procédé mis en œuvre pour augmenter le temps de rétention est également responsable de la modification des rythmes comportementaux et d'excrétion.

L'exception apparente dans le cas d'un aliment granulé dont les constituants ont été finement broyés (LAPLACE et LEBAS, 1977) n'en est pas une. En effet pour 20 lapins expérimentaux ayant consommé les aliments de mouture fine totale ou

partielle sans trouble digestif apparent (ce qui rend possible la collecte fécale), 20 autres lapins recevant les mêmes aliments ont présenté diarrhée et perte de poids. Dans cette situation particulière, *l'allongement du temps de rétention* des aliments dans le tube digestif apparaît comme le *préliminaire probable de la diarrhée* dont la révélation inconstante répondrait à la susceptibilité variable des animaux.

Cette relation devient évidente chez les sujets recevant un aliment sans cellulose. Il est en effet rare d'obtenir avec ce régime des animaux exempts de diarrhée à court terme. Ces rares lapins sont ceux chez lesquels ont été mesurés des temps de rétention particulièrement longs (LEBAS et LAPLACE, 1977b) et pour lesquels l'apparition de la diarrhée n'était que différée.

Enfin si la cellulose s'avère indispensable comme l'a déjà souligné COLIN (1975), rappelant la fréquence des diarrhées, des troubles de croissance et de la mortalité pour des taux faibles dans la ration, sa nature chimique et /ou sa structure physique ne sont pas indifférentes. Lors de la comparaison de régimes isocelluloseux incorporant paille, sciure de bois ou cellulose purifiée (LEBAS et LAPLACE, 1977c), ce sont 19 lapins qui ont dû être éliminés (sur 43 initialement soumis aux régimes expérimentaux) dont 13 pour défaut de croissance (9 dans le seul lot cellulose purifiée) et 6 pour état diarrhéique caractérisé (avec l'aliment cellulose dans tous les cas).

5.22. *Troubles fonctionnels chez la lapine parturiente*

Les relations entre comportements et excrétion fécale sont, selon LEBAS, LAPLACE et OGER (1978), maintenues chez la lapine en période *peri partum*, au moins pour ce qui concerne les aspects quantitatifs de la prise d'aliment et de l'excrétion de matière sèche dans les fèces dures. Cependant, la répercussion sur l'excrétion fécale de matière sèche de la réduction spontanée de 33 p. cent de la prise de nourriture, dans les 3 à 4 jours précédant la mise-bas, n'est observée qu'après un délai de 24 h. Ce décalage ne peut être interprété comme le fait du temps moyen de rétention des aliments dans le tube digestif. On sait en effet qu'une restriction alimentaire équivalente conduit, chez le sujet normal, à une réduction très significative de l'excrétion fécale le jour même de la première application du rationnement (LEBAS, LAPLACE, 1975). Il apparaît en fait que les fonctions motrices du tube digestif de la lapine subissent un ralentissement dans les jours qui précèdent la mise bas.

A cette modification s'ajoute, à la veille du part, une perturbation des processus d'absorption de l'eau, avec dissociation de la relation entre ingestion d'eau et ingestion d'aliment granulé (le rapport eau/aliment passe de 2 à 4) et augmentation de la teneur en eau des fèces dures (LEBAS, LAPLACE, OGER, 1978).

On notera l'analogie de ces troubles fonctionnels digestifs précédant la parturition et du tableau dressé par LICOIS (1977) de la diarrhée du Lapin : émission plus réduite de fèces, augmentation modérée de l'hydratation fécale, élévation de 2 à 7 du rapport eau bue /matière sèche ingérée.

5.3. — *La diarrhée du Lapin : une hypomotilité*

De l'ensemble de ces données recueillies en situation expérimentale contrôlée, il ressort que le ralentissement du transit digestif est la constante anomalie fonctionnelle préluant à la diarrhée chez le Lapin, qu'elle soit d'origine alimentaire

comme nous l'avons observée pour certains régimes expérimentaux, ou d'origine mal définie comme c'est le cas pour les entités pathologiques étudiées par RENAULT (1975). C'est aussi l'anomalie sous-jacente à la dysfonction digestive *ante partum*. Il semble bien qu'il n'y ait là que des différences de degré et des nuances dans les troubles associés.

En définitive, la diarrhée du Lapin, dont LICOIS (1977) a bien souligné l'originalité par rapport à celle du Veau ou de l'Enfant, peut donc être considérée comme une *diarrhée par hypomotilité*. Cette conception du déterminisme de la diarrhée du Lapin coïncide, il convient de le souligner, avec la conclusion retenue comme hautement probable par PICKARD et STEVENS dès 1972.

Il reste évidemment à dresser un inventaire étiologique des causes de l'hypomotilité. Un premier ordre de causes potentielles englobe toutes les agressions, climatiques (température, hygrométrie, orage), émotionnelles (visites, manipulations, transports...), microbiennes (affections respiratoires, septicémies...). A ces multiples causes de choc, il convient de joindre toutes celles qui résultent de l'éleveur (erreurs techniques, changements qualitatifs ou chronologiques dans l'alimentation, modification du matériel d'élevage). Cet ensemble de phénomènes répond très certainement à un mécanisme unique mettant en jeu le système nerveux neurovégétatif comme l'a fort bien exposé RENAULT (1975). D'un tout autre ordre nous paraît être l'influence de la composition de l'aliment et plus particulièrement de sa fraction énergétique et/ou cellulosique.

5.4. — Indigestible, teneur en énergie et cellulose

Il a été précédemment souligné que la source de cellulose n'est pas indifférente. Ce fait peut être relié à la nature chimique de la « cellulose brute » telle que l'évalue le dosage. Selon le degré de polymérisation, selon les proportions respectives de lignine, cellulose, hémicellulose et pectine, les fibres alimentaires seront plus ou moins digestibles; elles conduiront éventuellement dans le tube digestif à une production d'acides gras volatils quantitativement et/ou qualitativement différente selon les cas.

Un régime comportant 16 p. cent de cellulose brute, soit un taux légèrement supérieur aux normes, provoque diarrhées et mortalité lorsqu'il s'agit d'une cellulose digestible (COLIN, 1975) apportée par des pulpes de betteraves. La digestibilité de la cellulose étant faible chez le Lapin (FONNESBECK, HARRIS et KEARL, 1974; LEBAS, 1975) on peut admettre, étant donné l'inefficacité d'une cellulose très digestible, que les fibres alimentaires interviennent principalement en tant que lest ou indigestible. Le travail de COLIN *et al.* (1976) confirme cette hypothèse en montrant qu'un lest minéral inerte tel que la vermiculite (mais non le sable, trop abrasif) est susceptible de prévenir les diarrhées d'une façon relativement satisfaisante quoiqu'imparfaite.

Les conséquences éventuelles de la nature et de l'importance respective des diverses fractions constituant les fibres alimentaires, à l'égard de la production d'acides gras volatils méritent une attention particulière dans l'avenir. Les corrélations biochimiques de la dualité d'excrétion fécale (paragr. 3.2.) rendent en effet très plausible une telle étiologie de troubles moteurs digestifs.

Un autre aspect de l'influence du rôle de la cellulose peut être le fait de la structure physique de celle-ci, c'est-à-dire de la taille des particules ou de la longueur des fibres, ainsi qu'il ressort du travail de LEBAS et LAPLACE (1977c). Il paraît ainsi probable qu'une source de cellulose très grossière, telle que la paille,

ait un rôle excitomoteur particulièrement favorable grâce à la stimulation mécanique du tube digestif.

A ces éléments importants qui concernent spécifiquement les fibres alimentaires (nature chimique — structure physique — effet du lest) il convient enfin d'ajouter un aspect plus large évoqué par LEBAS (1975) et par LEBAS et LAPLACE (1977c) : la cellulose, relativement peu digestible par le Lapin, joue en effet le rôle de diluant énergétique de la ration. Il est évidemment difficile de dissocier l'effet d'une faible teneur en cellulose et celui d'une haute concentration en énergie, mais on ne peut exclure une action indirecte de cette dernière, par exemple par l'intermédiaire d'une libération accrue d'insuline.

5.5. — *Vers un paradoxe thérapeutique ou un système de production?*

Ce problème des régimes riches en énergie et pauvres en résidus indigestibles est d'actualité dans le cas de l'espèce humaine. C'est dans cet esprit particulier qu'a été réalisé le travail de HODGSON (1975) chez le Lapin : les animaux recevant durant 4 mois un régime très digestible présentent des fèces peu abondantes et un temps de transit allongé, ce que nous pouvons considérer comme le prélude à la diarrhée très particulière du Lapin; ils présentent aussi une hypersensibilité à l'effet excitomoteur de la néostigmine. Chez les lapins recevant un régime analogue avec addition de lactulose, connu pour son effet cathartique ou laxatif à l'égard d'autres espèces, l'auteur constate l'absence de diarrhée au sens usuel du terme, avec une excrétion fécale 3 à 4 fois plus importante et des temps de transit plus brefs, c'est-à-dire une normalisation de la fonction digestive de transfert et d'excrétion. Parallèlement la réponse motrice à la néostigmine s'avère très faible à l'égard d'un tube digestif normalement actif.

Le lactulose est un disaccharide synthétique (1-4- β -galactosidofructose), non hydrolysé par les disaccharidases intestinales (DAHLQUIST et GRYBOSKI, 1965), ni absorbé par l'intestin (BENNETT et ELEY, 1976). Il induit une diarrhée de type fermentaire analogue à celle induite par le lactose chez les sujets déficients en lactase (BOWN *et al.*, 1974). Il est ainsi utilisé chez l'homme pour lutter contre la constipation chronique. Son action relève pour partie d'un effet osmotique, mais surtout du fait de sa transformation dans le côlon, par diverses souches bactériennes, en acides lactique et acétique. Il en résulte une acidification prononcée des contenus du côlon proximal, chez l'homme par exemple (BOWN *et al.*, 1974). BENNETT et ELEY (1976) ont montré que cette acidification endoluminale exerçait un rôle excito-moteur, principalement de la musculature circulaire, sur l'iléon et le côlon isolé de cobaye. En outre, l'acidification des contenus coliques conduit à une altération de l'absorption de l'eau et du sodium (ROUSSEAU et SLADEN, 1971).

Si l'on examine les résultats de HODGSON (1975) à la lumière de ces informations, le paradoxe thérapeutique selon lequel une substance laxative pourrait constituer un agent antidiarrhéique chez le Lapin n'est qu'apparent. Dans une situation de diarrhée par hypomotilité, impliquant notamment chez le Lapin une insuffisance d'activité du côlon proximal responsable par son activité antipéristaltique de la préservation de l'eau et des fines particules (paragr. 3.3.), l'augmentation de l'acidité volatile par fermentation du lactulose, et l'acidification du contenu du côlon proximal, sont susceptibles de restaurer une organisation normale de la motricité colique.

Enfin dans le domaine entièrement hypothétique de la prospective et sachant

que le Lapin est un mauvais transformateur de la cellulose, il est envisageable de rechercher une production accélérée de Lapin de chair par l'usage d'un aliment concentré, pauvre en cellulose peu digestible, incorporant un additif adéquat pour éviter l'hypomotilité et le ralentissement du transit digestif. L'addition de lactulose au régime pendant 4 mois dans le travail de HODGSON (1975) est un élément encourageant dans cette voie. Cette substance est d'autant plus intéressante qu'elle n'est pas susceptible d'effets secondaires indésirables, n'étant pas absorbée en l'état et sa fermentation ne produisant que des métabolites usuels. Il convient néanmoins de ne pas oublier qu'il serait alors nécessaire de suppléer le rôle de lest non spécifique joué par la cellulose.

Bilan et conclusion

La synthèse qui vient d'être tentée repose pour l'essentiel sur des travaux réalisés depuis 1972 et procède d'une évolution logique dans l'exploration et la compréhension de la physiologie digestive du Lapin.

La superposition des données obtenues, soit par l'étude du comportement alimentaire, soit par celle de l'excrétion fécale, aboutit à une description unanime de la périodicité des phénomènes et de l'étroite relation qui unit ces rythmes : association, chez l'animal alimenté *ad libitum*, de la prise d'aliment et de l'excrétion de fèces dures en période nocturne, de la production de cécotrophes avec accomplissement de la cécotrophie durant une période diurne plus ou moins prolongée au cours de laquelle la prise d'aliment est particulièrement faible ou nulle.

La modification du rythme d'éclairement, ou l'usage d'un temps d'accès limité à la mangeoire, mettent en évidence la possibilité de manipulation expérimentale de ces rythmes spontanés. Un fait essentiel ressort de ces observations : la cécotrophie survient au bout d'un délai relativement stable après la prise d'aliment.

Parallèlement, l'étude descriptive des phénomènes moteurs du tube digestif, tout en révélant un certain nombre de particularités spécifiques, permet de décrire, systématiser et quantifier les diverses contractions parcourant le cæcum et le côlon proximal. Ces informations apportent un support à la mécanique responsable des mouvements de contenus cæco-coliques mis en évidence dans deux travaux fondamentaux et complémentaires apportés en 1972 par BJÖRNHAG et par PICKARD et STEVENS. Il apparaît ainsi que le rôle essentiel du côlon proximal consiste à exprimer partiellement l'eau des contenus digestifs et à la refouler avec les fines particules en direction du cæcum. Du fait de la très grande analogie entre cécotrophes et contenus cæcaux, cette activité s'avère réaliser la préparation du matériel constitutif des cécotrophes.

La question se pose alors de la production des cécotrophes. Celle-ci trouve une explication, au plan de la mécanique qui en permet l'accomplissement, par la description récente (RUCKEBUSCH et HÖRNICKE, 1977) d'une organisation motrice particulière du côlon distal, corrélative d'une moindre activité du côlon proximal. Cette organisation permet l'évacuation rapide de contenus cæco-coliques sous la forme de cécotrophes.

Néanmoins, l'explication de la (ou des) cause (s) déclenchant l'apparition de cette organisation particulière n'est pas résolue. Deux hypothèses restent à explorer plus complètement. L'induction de la production et de l'émission des cécotrophes est-elle consécutive à une intéroception de l'évacuation massive

de fèces dures préalablement survenue au cours de la prise de nourriture? Est-elle la conséquence du profil biochimique particulier des contenus cœcaux en période post-prandiale (augmentation de l'acidité volatile)?

Une approche synthétique de ces divers problèmes, réalisés par LAPLACE et LEBAS (1974 à 1977), et visant l'exploitation, au bénéfice de la croissance des animaux, des rythmes digestifs et comportementaux et de la cœcotrophie, montre l'extrême fragilité de la mécanique digestive du Lapin et les conséquences néfastes de toute perturbation des rythmes normaux. L'élément dominant qui ressort de toutes les manipulations expérimentales mises en œuvre (rationnement, horaires de distribution, forme de présentation de l'aliment, finesse de broyage de ses constituants, teneur en cellulose, source de cellulose) est que l'allongement provoqué des temps de rétention n'est qu'exceptionnellement bénéfique pour la croissance des lapins, et assorti, même dans ce dernier cas, d'une aggravation du risque pathologique.

Sur ce plan de la pathologie digestive, la synthèse des observations sanitaires réalisées dans toutes ces circonstances, conduit à montrer que l'allongement du temps de rétention est le prélude à la « diarrhée » très particulière du Lapin. Dans cette espèce, la diarrhée répond en fait à une hypomotilité.

Accepté pour publication en février 1978.

Summary

Gastro-intestinal transit in monogastric animals.

III. — Feeding behavior (feed intake-caecotrophy), gastro-intestinal motility and transit, and pathogeny of diarrhoea in the Rabbit

The present paper gives a survey of the advances made the last 5 years in the knowledge of feeding behaviour (feed intake and caecotrophy), motility of the digestive tract and movements of digesta in the rabbit. The feeding behaviour rhythms are described and emphasis is laid on the fact that these rhythms can be superposed with those of the faecal excretion (hard faeces-caecotrophes). The biochemical and mechanical concomitants of these two types of excretion are established as well as their interdependency with feed intake. A synthesis of these data gives information about the mechanisms involved in the preparation of the caeco-colic material leading to caecotrophes, as well as in the production and excretion of the latter. Various attempts made to improve the nutritional efficiency of the feed by lengthening its retention time and by increasing the recycling by caecotrophy, show that in practice a favourable effect on growth is only exceptionally obtained. Any disturbance of the rhythms of feed intake and faecal excretion is generally deleterious. In addition, lengthening of the retention time of the feed in the digestive tract appears to be a precursory sign of diarrhoea. This very peculiar phenomenon of diarrhoea in the rabbit is analysed and it can be assumed that in this species, diarrhoea is brought about by a caeco-colic hypomotility. Its determinism is considered in connection with the role of the dietary cellulose.

Références bibliographiques

- AUER J., 1925. Further note on the fusus coli on the rabbit. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, **22**, 301-303.
 BEAUVILLE M., RAYNAUD P., VERNAY M., 1974. Concentration des acides gras volatils plasmatiques chez le Lapin. *Ann. Rech. Vet.*, **5**, 407-411.
 BENNETT A., ELEY K. G., 1976. Intestinal pH and propulsion: an explanation of diarrhoea in lactase deficiency and laxation by lactulose. *J. Pharm. Pharmac.*, **28**, 192-195.

- BEZILLE P., GALLOUIN F., LE BARS H., 1973. Réalisation d'anuses artificiels chez le Lapin mise en évidence du déterminisme et étude du rythme nycthéméral de la cæcotrophie. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **13**, 710-711.
- BINET L., CROSNIER R., MARGUERITE J., 1947. Le transit intestinal chez le Lapin en fonction de l'administration de farine simple, de farine calcique, et de farine calcique et vitaminée (D₂). *C. R. Acad. Sci.*, **224**, 1459-1461.
- BJÖRNHAG G., 1972. Separation and delay of contents in the Rabbit colon. *Swedish J. agric. Res.*, **2**, 125-136.
- BONNAFOUS R., 1973. Quelques aspects de la physiologie colique en relation avec la dualité de l'excrétion fécale chez le Lapin. *Th. Doct. Sci. nat.*, Toulouse, 309 p.
- BONNAFOUS R., RAYNAUD P., 1963. Recherches sur le rythme nycthéméral de l'excrétion de l'azote fécal chez le Lapin domestique (*Oryctolagus cuniculus*) : influence des glandes surrénales. *Comp. Biochem. Physiol.*, **8**, 321-326.
- BONNAFOUS R., RAYNAUD P., 1967. Recherches sur le rôle du côlon dans la dualité de l'excrétion fécale du Lapin. *Arch. Sci. Physiol.*, **21**, 261-270.
- BOWN R. L., GIBSON J. A., SLADEN G. E., HICKS B., DAWSON A. M., 1974. Effects of lactulose and other laxatives on ileal and colonic pH as measured by a radiotelemetry device. *Gut*, **15**, 999-1004.
- CASTLE E. J., CASTLE M. E., 1956. The rate of passage of food through the alimentary tract of pigs. *J. agric. Sci.*, **47**, 196-203.
- CIZEK L. J., 1961. Relationship between food and water ingestion in the rabbit. *Am. J. Physiol.*, **201**, 557-566.
- COLIN M., 1975. Besoins nutritionnels et alimentation pratique du lapin de chair. P. 47 à 67 in « *Le Lapin, règles d'élevage et d'hygiène* ». *Inf. Tech. Serv. Vet.*, n° 51 à 54.
- COLIN M., MAIRE CL., VAISSAIRE J., RENAULT L., 1976. Étude expérimentale du remplacement dans les aliments pour lapins de la cellulose par des lest minéraux : sable et vermiculite. *Rec. Med. Vet.*, **152**, 457-465.
- COPPOLA S., PERCUOCO G., PROTO V., 1973. Qualche aspetto del metabolismo della microflora ciecale nella nutrizione proteica del coniglio. *Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, **49**, 1253-1259.
- CORPET D., LAPLACE J. P., 1976. Motricité iléo-cæco-colique et dualité de l'excrétion fécale chez le Lapin. *Ann. Zootech.*, **25**, 149-153.
- COUDERT P., 1975. Les coccidioses du Lapin. P. 143 à 155 in « *Le Lapin, règles d'élevage et d'hygiène* ». *Inf. Tech. Serv. Vet.*, n° 51 à 54.
- COUDERT P., LICOIS D., PROVOT F., 1976. Étude comparée de quatre coccidioses intestinales du Lapin : pathogénicité, bilan économique, chimioprévention et chimiothérapie. N° 40 in : *1^{er} Congr. Int. cunicole*, Dijon.
- COUTURIER D., ROZE C., COUTURIER-TURPIN M. H., DEBRAY C., 1969a. Relation entre la consommation d'oxygène et la fréquence des ondes électriques lentes de l'iléon et du côlon distal au cours de l'hypothyroïdie expérimentale du Lapin. *J. Physiol.*, Paris, **61**, 461-474.
- COUTURIER D., ROZE C., COUTURIER-TURPIN M. H., DEBRAY C., 1969b. Electromyography of the colon in situ. An experimental study in man and in the rabbit. *Gastroenterology*, **58**, 317-322.
- DABARD J., NOEL A., CRIGNON P., DESBRUERES P., 1976. Obtention et conditions de maintien du Lapin dépourvu de germes pathogènes. N° 31 in : *1^{er} Congr. Int. cunicole*, Dijon.
- DAHLQUIST A., GRYBOSKI J. D., 1965. Inability of the human small intestinal lactase to hydrolyse lactulose. *Biochim. biophys. Acta*, **110**, 635-636.
- EDEN A., 1940. Coprophagy in the rabbit: origin of « night » feces. *Nature*, **145**, 628.
- ELLIOTT T. R., BARCLAY-SMITH E., 1904. Antiperistalsis and other muscular activities of the colon. *J. Physiol.*, Londres, **31**, 272-304.
- FERRANDO R., WOLTER R., VILAT J. C., MEGARD J. P., 1970. Teneur en acides aminés des deux catégories de fèces du Lapin : cæcotrophes et fèces dures. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **270D**, 2202-2205.
- FIORAMONTI J., RUCKEBUSCH Y., 1974a. La motricité cæcale chez le Lapin. 1) Nature des contractions. *Ann. Rech. Vet.*, **5**, 1-13.
- FIORAMONTI J., RUCKEBUSCH Y., 1974b. La motricité cæcale chez le Lapin. 2) Variations d'origine alimentaire. *Ann. Rech. Vet.*, **5**, 201-212.
- FIORAMONTI J., RUCKEBUSCH Y., 1976. La motricité cæcale chez le Lapin. 3) Dualité de l'excrétion fécale. *Ann. Rech. Vet.*, **7**, 281-295.
- FONNESBECK P. Y., HARRIS L. E., KEARL L. C., 1974. Comparative digestion of plant cell walls by animals. *Proc. Utah Acad. Sci. Arts*, **51**, 85-92.

- GRIVEL M. L., RUCKEBUSCH Y., 1972. The propagation of segmental contractions along the small intestine. *J. Physiol.*, Londres, **227**, 611-625.
- HAENLEIN G. F. W., HOLDREN R. D., YOON Y. M., 1966. Comparative response of horses and sheep to different physical forms of alfalfa hay. *J. anim. Sci.*, **25**, 740-743.
- HARDER W., 1949. On the morphology and physiology of the caecum of rodents. *Zool. Anz.*, supp. **14**, 95-109.
- HENNING S. J., HIRD F. J. R., 1972. Diurnal variations in the concentrations of volatile fatty acids in the alimentary tracts of wild rabbits. *Br. J. Nutr.*, **27**, 57-64.
- HODGSON J., 1975. Effect of lactulose on rabbits fed on a low residue diet. *Am. J. Gastroenterol.*, **64**, 115-121.
- HOOVER W. H., HEITMANN R. N., 1972. Effects of dietary fiber levels on weight gain, cecal volume, and volatile fatty acids production in rabbits. *J. Nutr.*, **102**, 375-380.
- HÖRNICKE H., BATSCH F., 1977. Coecotrophy in rabbits. A circadian function. *J. Mammalogy* **58**, 240-242.
- HÖRNICKE H., DIETZEL F., AIGNER E., SCHULTE R., 1976. Das Nahrungsaufnahmeverhalten des Kaninchens unter verschiedenen Einflüssen. N° 13 in : *1^{er} Congr. Int. cunicole*, Dijon.
- HUANG T. C., ULRICH H. E., Mc CAY C. M., 1954. Antibiotics, growth, food utilization and the use of chromic oxide in studies with rabbits. *J. Nutr.*, **54**, 621-630.
- JILGE B., 1974. Soft faeces excretion and passage time in the laboratory rabbit. *Lab. anim.*, **8**, 337-346.
- JOLIVET E., LAPLACE J. P., LEBAS F., 1975. Le transit digestif chez le Lapin. 4) Essais de modélisation des transferts d'un marqueur radioactif entre les différents compartiments digestifs. *Ann. Zootech.*, **24**, 475-488.
- LAPLACE J. P., 1972. Le transit digestif chez les monogastriques. 1) Les techniques d'étude. *Ann. Zootech.*, **21**, 83-105.
- LAPLACE J. P., 1975. Le transit digestif chez les monogastriques. 2) Phénomènes moteurs et mouvements des digesta. *Ann. Zootech.*, **24**, 489-552.
- LAPLACE J. P., LEBAS F., 1975. Le transit digestif chez le Lapin. 3) Influence de l'heure et du mode d'administration sur l'excrétion fécale du Cérium 141 chez le Lapin alimenté *ad libitum*. *Ann. Zootech.*, **24**, 255-265.
- LAPLACE J. P., LEBAS F., 1977. Le transit digestif chez le Lapin. 7) Influence de la finesse du broyage des constituants d'un aliment granulé. *Ann. Zootech.*, **26**, 117-124.
- LAPLACE J. P., LEBAS F., RIOPEREZ J., 1974. Le transit digestif chez le Lapin. 1) Utilisation du Cérium 141 : étude méthodologique et descriptive. *Ann. Zootech.*, **23**, 555-576.
- LAPLACE J. P., LEBAS F., RIOPEREZ J., 1975. Le transit digestif chez le Lapin. 2) Répartition de la radioactivité après ingestion d'aliment marqué au Cérium 141. *Ann. Zootech.*, **24**, 59-68.
- LE BARS H., GUEMON L., DEMAUX G., 1971. Production d'acides gras volatils dans le caecum de Lapin. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **11**, 301-302.
- LEBAS F., 1973. Note : Possibilité d'alimentation du Lapin en croissance avec des régimes présentés sous forme de farine. *Ann. Zootech.*, **22**, 249-251.
- LEBAS F., 1975. Influence de la teneur en énergie de l'aliment sur les performances de croissance chez le Lapin. *Ann. Zootech.*, **24**, 281-288.
- LEBAS F., DELAVEAU A., 1975. Influence de la restriction du temps d'accès à la boisson sur la consommation alimentaire et la croissance du Lapin. *Ann. Zootech.*, **24**, 311-313.
- LEBAS F., LAPLACE J. P., 1972. Mensurations viscérales chez le Lapin. 1) Croissance du foie, des reins et des divers segments intestinaux entre 3 et 11 semaines d'âge. *Ann. Zootech.*, **21**, 37-47.
- LEBAS F., LAPLACE J. P., 1974a. Mensurations viscérales chez le Lapin. 3) Variations chez la femelle au cours d'un cycle de reproduction en fonction du niveau d'alimentation durant la gestation. *Ann. Zootech.*, **23**, 267-292.
- LEBAS F., LAPLACE J. P., 1974b. Sur l'excrétion fécale chez le Lapin. *Ann. Zootech.*, **23**, 577-581.
- LEBAS F., LAPLACE J. P., 1975. Le transit digestif chez le Lapin. 5) Évolution de l'excrétion fécale en fonction de l'heure de distribution de l'aliment et du niveau de rationnement durant les 5 jours qui suivent l'application de ce dernier. *Ann. Zootech.*, **24**, 613-627.
- LEBAS F., LAPLACE J. P., 1977a. Le transit digestif chez le Lapin. 6) Influence de la granulation des aliments. *Ann. Zootech.*, **26**, 83-91.
- LEBAS F., LAPLACE J. P., 1977b. Growth and digestive transit in the rabbit. Variations determined by physical form, composition and crude fiber content of the feed. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **17**, 535-538.

- LEBAS F., LAPLACE J. P., 1977c. Le transit digestif chez le Lapin. 8) Influence de la source de cellulose. *Ann. Zootech.*, **26**, 575-584.
- LEBAS F., LAPLACE J. P., OGER Marie-Agnès, 1978. Sur la relation entre ingestion et excrétion fécale chez la lapine parturiente. *Journées de la Recherche Cunicole en France*, Toulouse, 4-5 avril.
- LENG E., HÖRNICKE H., 1974. Dickdarmpassagezeiten und Blinddarmvolumen in bezug zur tagesrhythmischen Abgabe von Kot und Coecotrophe. *Z. Tierphysiol. Tierernähr. Futtermittelk.*, **33**, 223-224.
- LENG E., HÖRNICKE H., 1975. Tagesrhythmische Unterschiede in der Zusammensetzung des Blinddarminhalts von Kaninchen. *Z. Versuchstierk.*, **17**, 285-299.
- LICOIS D., 1977. Diarrhées du lapereau. P. 3-8 in : *Point sur la pathologie du Lapin*. Commission spécialisée Lapin I.N.R.A., Le Magneraud, 27-28 octobre.
- LICOIS D., COUDERT P., 1976. Modifications du profil hydroélectrolytique au cours de la diarrhée chez le Lapereau. N° 54 in : *1^{er} Congr. Int. Cunicole*, Dijon.
- MANGOLD E., 1951. Die Futter — Durchgangzeinten beim Kaninchen. *Arch. Tierernährung*, **1**, 136-147.
- Mc MILLIAN R. T., EDWARDS N. A., PARKER D. S., 1975. Observations on the volatile fatty acids present in the hind-gut and in the blood of the domestic rabbit. *Proc. Nutr. Soc.*, **34**, 21A-22A.
- MOROT C., 1882. Pelotes stomacales des léporidés. *Rec. Med. Vet.*, **59**, 635-645.
- MYERS K., 1955. Coprophagy in the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Australia. *Austr. J. Zool.*, **3**, 336-345.
- PARKER D. S., Mc MILLIAN R. T., 1976. The determination of volatile fatty acids in the caecum of the conscious rabbit. *Br. J. Nutr.*, **35**, 365-371.
- PICKARD D. W., STEVENS C. E., 1972. Digesta flow through the rabbit large intestine. *Amer. J. Physiol.*, **222**, 1161-1166.
- PIEKARZ R., 1963. Effet de la coprophagie sur le temps de transit digestif chez le Lapin domestique (en Polonais). *Acta physiol. Polon.*, **14**, 359-370.
- PROTO V., 1965. Esperienze di coprophagia nel coniglio. *Prod. Anim.*, **4**, 1-21.
- PROTO V., 1976. L'apport d'acides aminés par les cécotrophes dans la diète du Lapin. N° 16 in : *1^{er} Congr. Int. cunicole*, Dijon.
- PRUD'HON M., 1973. Comportement alimentaire du Lapin en croissance. Mise au point d'une méthode d'étude et premières observations. *5^e Congr. Int. Cuniculture*, Côme-Erba, 7-9 sept.
- PRUD'HON M., CARLES Y., GOUSSOPOULOS J., KOEHL P. F., 1972. Enregistrement graphique des consommations d'aliments solide et liquide du Lapin domestique nourri *ad libitum*. *Ann. Zootech.*, **21**, 451-460.
- PRUD'HON M., CHERUBIN M., CARLES Y., GOUSSOPOULOS J., 1975a. Effets de différents niveaux de restriction hydrique sur l'ingestion d'aliments solides par le Lapin. *Ann. Zootech.*, **24**, 299-310.
- PRUD'HON M., CHERUBIN M., GOUSSOPOULOS J., CARLES Y., 1975b. Évolution au cours de la croissance, des caractéristiques de la consommation d'aliments solide et liquide du Lapin domestique nourri *ad libitum*. *Ann. Zootech.*, **24**, 289-298.
- PRUD'HON M., GOUSSOPOULOS J., 1976. Note : Comportement alimentaire du Lapin de garenne en captivité. *Ann. Zootech.*, **25**, 407-410.
- RENAULT L., 1975. La pathologie digestive du Lapin, p. 129 à 141 in « Le Lapin, règles d'élevage et d'hygiène ». *Inf. Tech. Serv. Vet.*, n°s 51 à 54.
- ROCHE M., SANTINI R., 1970. Étude électrophysiologique de la motricité gastrique. 1) Électrogastromyographie comparée. *C. R. Soc. Biol.*, **164**, 1528-1534.
- ROUSSEAU B., SLADEN G. E., 1971. Effect of luminal pH on the absorption of water, Na⁺ and Cl⁻ by rat intestine *in vivo*. *Biochim. Biophys. Acta*, **233**, 591-593.
- RUCKEBUSCH Y., FIORAMONTI J., 1976a. The Fusus Coli of the rabbit as a pacemaker area. *Experientia*, **32**, 1023-1024.
- RUCKEBUSCH Y., FIORAMONTI J., 1976b. Sur le déterminisme de la cécotrophie chez le Lapin. N° 54 in : *1^{er} Congr. Int. cunicole*, Dijon.
- RUCKEBUSCH Y., GRIVEL M. L., FARGEAS M. J., 1971. Activité électrique de l'intestin et prise de nourriture conditionnelle chez le Lapin. *Physiol. Behav.*, **6**, 359-365.
- RUCKEBUSCH Y., GRIVEL M. L., SANTINI R., 1969. Étude comparée des corrélations anatomo-fonctionnelles de l'activité électrique de la musculature intestinale. *Arch. Sci. Physiol.*, **23**, 319-333.
- RUCKEBUSCH Y., HÖRNICKE H., 1977. Motility of the Rabbit's colon and cecotrophy. *Physiol. Behav.*, **18**, 871-878.

- RUHLAND H., EHRLEIN H. J., 1972. Bewegungsvorgänge am Blinddarm des Kaninchens und ihre circadiane Rhythmik. *Z. Tierphysiol. Tierernähr. Futtermittelk.*, **30**, 122-123.
- SANDERSON J. D., VANDERWEELE D. A., 1975. Analysis of feeding patterns in normal and vagotomized rabbits. *Physiol. Behav.*, **15**, 357-364.
- SOUTHERN H. N., 1942. Periodicity of refection in the wild rabbit. *Nature*, **149**, 553-554.
- STEPHENS A. G., 1977. Digestibility and coprophagy in the growing rabbit. *Proc. Nutr. Soc.*, **36**, 4A.
- TAYLOR E. L., 1940. The demonstration of a peculiar kind of coprophagy normally practised by the rabbit. *Vet. Rec.*, **52**, 259-262.
- THACKER E. J., BRANDT C. S., 1955. Coprophagy in the Rabbit. *J. Nutr.*, **55**, 375-385.
- VAN DER NOOT G. W., SYMONS L. D., LYDMAN R. K., FONNESBECK P. V., 1967. Rate of passage of various feedstuffs through the digestive tract of horses. *J. anim. Sci.*, **26**, 1309-1311.
- VERNAY M., RAYNAUD P., 1975a. Répartition des acides gras volatils dans le tube digestif du Lapin domestique. 1) Lapins alimentés en luzerne et avoine. *Ann. Rech. Vet.*, **6**, 357-368.
- VERNAY M., RAYNAUD P., 1975b. Répartition des acides gras volatils dans le tube digestif du lapin domestique. 2) Lapins soumis au jeûne. *Ann. Rech. Vet.*, **6**, 369-377.
- VOROS G., 1976. Recherches relatives aux maladies du tube digestif et de la nutrition des lapins. N° 42 in : 1^{er} Congr. Int. cunicole, Dijon.
- WOLTER R., DURIX Andrée, LETOURNEAU J. C., 1974. Influence du mode de présentation du fourrage sur la vitesse du transit digestif chez le poney. *Ann. Zootech.*, **23**, 293-300.
- WOLTER R., DURIX Andrée, LETOURNEAU J. C., 1975. Influence du mode de présentation du fourrage sur la digestibilité chez le poney. *Ann. Zootech.*, **24**, 237-242.
- WOLTER R., DURIX Andrée, LETOURNEAU J. C., 1976. Influence du mode de présentation d'un aliment complet sur la vitesse du transit digestif et la digestibilité chez le poney. *Ann. Zootech.*, **25**, 181-188.
- YOSHIDA T., KANDATSU M., 1964. Studies on caecum digestion. 6) Free amino acids in the caecal contents, hard feces and soft feces on the rabbit. *Jap. J. Zootech., Sci.*, **35**, 64-69.
- YOSHIDA T., KANDATSU M., 1967. Studies on caecum digestion. 7) On the operation for caecum fistula in rabbit, and excretion of orally administrated Cr₂O₃ to hard and soft feces. *Jap. J. Zootech. Sci.*, **38**, 358-363.
- YOSHIDA T., PLEASANTS J. R., REDDY B. S., WOSTMANN B. S., 1968. Efficiency of digestion in germ-free and conventional rabbits. *Br. J. Nutr.*, **22**, 723-737.
- YOSHIDA T., PLEASANTS J. R., REDDY B. S., WOSTMANN B. S., 1971. Amino acid composition of cecal contents and feces in germ free and conventional rabbits. *J. Nutr.*, **101**, 1423-1430.
- YOSHIMURA I., KANDATSU M., 1960. Studies on caecum digestion. 4) On the movement of caecal contents in the rabbit. *Bull. Agr. Chem. Soc. Japan*, **24**, 543-547.
-