

Article original

Apports de cellulose dans l'alimentation du lapin en croissance. I. Conséquences sur la digestion et le transit

T Gidenne, JM Perez

avec la collaboration technique d'A Lapanouse et M Ségura

Station de recherches cynicoles, Inra, BP 27, 31326 Castanet-Tolosan cedex, France

(Reçu le 13 novembre 1995 ; accepté le 23 février 1996)

Résumé — L'effet de la teneur et de l'origine botanique de la cellulose VS (Van Soest, ADF-ADL) sur la digestibilité fécale et le transit chez le lapin en croissance (31 à 53 jours d'âge) a été étudié à l'aide de 5 aliments : un aliment de référence (R0) à faible teneur en cellulose (9,3 %) et des aliments à taux croissants de cellulose (12,4 et 15,9 %) provenant principalement soit de paille et de luzerne (régimes P1 et P2), soit de coques de soja et de luzerne (régimes CS1 et CS2). La cellulose a été remplacée principalement par de l'amidon, sans variations du taux de lignines ou d'hémicelluloses. La réduction du taux de cellulose VS, conduit à une hausse linéaire de la digestibilité fécale de la matière organique (+1,7 point par point de cellulose VS en moins). La digestibilité des protéines (N x 6,25) est inchangée entre P2 et R0 (78 % en moyenne), mais elle augmente de 12 points entre CS2 et R0 ($p < 0,01$). La baisse du taux de cellulose (-40%) réduit de moitié la quantité quotidienne de cellulose ingérée, et entraîne une hausse (+ 25 %) de la digestibilité des fibres (NDF). Cependant, la quantité quotidienne de NDF digérée (9 g/jour en moyenne) n'est pas affectée par le taux ou l'origine de la cellulose. La réduction de l'apport de cellulose allonge le temps de séjour moyen total, plus fortement ($p < 0,06$) pour les régimes P (+5 heures entre P2 et R0) que pour les régimes CS (+3 heures). Le transit cæcal des fines particules n'est pas significativement affecté par l'origine ou la teneur en cellulose, alors que le transit cæcal des grosses particules tend ($p = 0,10$) à être plus bref dans le cas du régime CS2. Le temps de transit minimum (TTm) est significativement allongé (+2 heures en moyenne) lors de la baisse de la teneur en cellulose.

lapin / digestion / transit / fibres alimentaires / cellulose

Summary — **Dietary cellulose in the growing rabbit. Consequences on digestion and rate of passage.** The effect of the level and botanical origin of the dietary cellulose VS (Van Soest, ADF-ADL) on the faecal digestibility and rate of passage in growing rabbits (31–53 days of age) was studied using five diets (table I): a control diet (R0) with a low cellulose content (9.3%) and four diets with increasing cellulose content (12.4 and 15.9%) (table III) provided either by wheat straw and alfalfa (diets P1 and P2) or by soya bean hulls and alfalfa (diets CS1 and CS2). Cellulose was replaced mainly by starch without

change in the dietary lignin and hemicellulose levels. Organic matter digestibility (%) increased linearly as the level of cellulose decreased (+1.7 point per point of cellulose). Crude protein digestibility was similar between P2 and R0 (mean 78%) but increased by 12 points (P < 0.01) between CS2 and R0. Reducing the level of cellulose (-40%) decreased by 50% the intake of cellulose and led to a higher neutral detergent fibre (NDF) digestibility (+25%). However, the quantity of NDF digested daily (mean 9 g/day) was unchanged either by the level or by the origin of the cellulose. As the intake of cellulose was reduced, the whole tract mean retention time increased (mean, +3 h), but more for the diets P (13.4 to 18.5 for diets P2 and R0, respectively) than for the diets CS (15.4 h for CS2). In the caecocolic compartments, the rate of passage of the fine particles was unaffected, while the transit of raw particles tended to be shorter (P = 0.10) for the diet CS2. The minimum transit time (Ttm) was longer (+2 h) according to the reduction of the level of cellulose without a significant effect of the cellulose origin.

rabbit / digestion / rate of passage / cellulose / dietary fibre

INTRODUCTION

La cellulose, premier polymère isolé parmi les différents constituants de la paroi végétale, est au plan chimique une molécule désormais bien identifiée (Barnoud, 1980). Cependant, il n'existe pas de méthode spécifique de dosage de la cellulose utilisable en routine. Ainsi, la méthode de Weende, d'utilisation très courante en alimentation cunicole, permet d'isoler un résidu fibreux, «la cellulose brute», qui correspond à un ensemble variable de lignines et de cellulose. Malgré cette imprécision, les recommandations d'apport de fibres alimentaires pour le lapin sont toujours basées sur cette méthode, en raison de sa simplicité et de sa rapidité de mise en œuvre. La technique de fractionnement des constituants pariétaux des aliments pour animaux selon Van Soest marque un progrès certain, puisqu'elle permet l'isolement de résidus fibreux mieux identifiés au plan chimique. La cellulose peut ainsi être estimée par différence entre la fraction lignocellulosique (ADF) et la fraction lignines (ADL).

Un apport insuffisant de fibres altère la fonction de digestion chez le lapin. C'est pourquoi plusieurs auteurs ont étudié les effets du taux et de l'origine botanique de la cellulose sur la digestion et le transit du lapin (Colin et al, 1976 ; Lebas et Laplace, 1977 ; Randall 1977 ; Scholtyssek et al, 1993), à l'aide de diverses sources de cel-

lulose (naturelle, purifiée ou extraite du bois). Cependant, ces travaux se sont généralement référés à la cellulose brute, et, du fait de la faible signification biochimique de ce critère, le rôle nutritionnel de la cellulose demeure encore peu clair. L'intérêt des critères Van Soest pour prévoir les conséquences digestives de l'ingestion de fibres par le lapin a fait l'objet d'études plus récentes, et l'incidence favorable d'apports de lignocellulose sur la mortalité des lapins en engraissement a été démontrée (Maître et al, 1990). Aussi, pour préciser les rôles respectifs des lignines et de la cellulose au sein de la fraction ADF, nous avons d'abord étudié l'incidence des lignines (Gidenne et Perez, 1994 ; Perez et al, 1994).

Pour compléter l'étude de la lignocellulose, ce travail a pour objet d'étudier les effets respectifs d'une réduction de la teneur en cellulose «VS» (méthode séquentielle de Van Soest, ADF-ADL) et de son origine botanique, sur la digestion et le transit chez le lapin en croissance.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Alimentation et animaux

Les formules alimentaires ont pour objectif de combiner une réduction du taux de cellulose VS et deux «origines botaniques» de la cellulose,

sans variation des autres fractions pariétales (hémicelluloses et lignines Van Soest, pectines) ou des apports de protéines. En conséquence, la réduction de l'apport de cellulose correspond principalement à un enrichissement en amidon des régimes (hausse du ratio amidon/cellulose). Cinq aliments ont été fabriqués en une seule fois, sous forme de granulés, dans le même atelier (ITCF, Boigneville), à partir de matières premières courantes (tableau I) : un aliment (R0) dont la faible teneur en cellulose conduit à un taux de lignocellulose (14 %) inférieur aux recommandations récentes (Maertens, 1992) ; et deux séries de deux aliments à taux croissants de cellulose, afin d'atteindre pour les régimes CS2 et P2 un apport de lignocellulose (20 %) correspondant aux recommandations. Les sources majeures de cellulose (tableau II) sont d'une part la paille de blé (1/3) et la luzerne (1/4) pour les régimes P1 et P2, et d'autre part les coques de soja (25 à 40%) et la luzerne (40%) pour les régimes CS1 et CS2. En outre, ces aliments ont une base amylicée commune (blé et orge), et ils présentent un ratio théorique protéines digestibles/énergie digestible similaire.

Les aliments ont été distribués ad libitum à cinq lots de neuf lapereaux (mâles Néo-zélandais), depuis le sevrage (31 jours d'âge) jusqu'à 8 semaines d'âge. Les animaux ont été maintenus en cage à digestibilité pendant toute l'expérience. Les poids vifs et la consommation ont été mesurés individuellement chaque semaine.

Mesures de digestibilité et de transit

Après une phase d'adaptation à l'aliment couvrant la période 31–42 jours d'âge, la digestibilité apparente fécale a été mesurée entre 6 et 8 semaines d'âge pendant deux périodes de quatre jours (Colin et Lebas, 1976), sur un effectif initial de neuf lapereaux par régime. Seuls les animaux n'ayant pas présenté d'anomalie d'ingestion ou d'excrétion ont été retenus pour l'analyse statistique.

Parallèlement, les mesures de transit digestif ont été réalisées pour chaque régime sur six lapereaux âgés de 7 semaines. La cinétique d'excrétion fécale d'une dose de particules fibreuses marquées au $^{141}\text{Cérium}$ (2kBq/dose) a été suivie pendant 4 jours, selon la méthode décrite par Gidenne (1993). Le temps de séjour moyen (TSM) des aliments est calculé selon la formule générale proposée par Faichney (1975) : $TSM = \frac{\sum M_i T_i}{\sum M_i}$, où T_i représente le temps moyen écoulé entre T0 (administration du marqueur) et la i^{e} récolte, et M_i la masse de marqueur excrété entre T_{i-1} et T_i .

Le temps de transit minimum (TTm) est le délai (temps moyen) de première apparition du marqueur dans les fèces, qui est assimilable dans le cas du lapin au temps de passage dans l'intestin grêle et le côlon distal (Gidenne, 1994).

De plus, la cœcotrophie a pour effet d'infléchir la décroissance de la concentration (Ct) fécale en marqueur (Laplace, 1978; Gidenne et

Tableau I. Composition centésimale des aliments expérimentaux.

	Régimes				
	P2	P1	R0	CS1	CS2
Blé tendre	17,70	19,15	20,60	16,20	11,80
Orge	17,60	18,80	20,00	15,75	11,50
Son fin de blé	2,00	8,50	15,00	12,00	9,00
Luzerne déshydratée	20,00	18,00	16,00	25,50	35,00
Paille de blé	14,40	7,20	—	—	—
Pulpes de betterave	2,50	4,75	7,00	3,50	—
Coques de cacao	—	—	—	4,50	9,00
Coques de soja	7,00	3,50	—	7,50	15,00
Tourteau de tournesol	10,00	9,50	9,00	4,50	—
Tourteau de soja	4,90	5,70	6,50	6,50	6,50
Tourteau de pépins de raisin	1,20	2,20	3,20	1,60	—
Minéraux et vitamines	2,70	2,70	2,70	2,45	2,20

Tableau II. Proportions de cellulose (%) apportée selon les régimes par les principales matières premières.

	P2	P1	Régimes R0	CS1	CS2
Son fin de blé	0,6	3,6	9,4	5,2	3,0
Luzerne déshydratée	24,1	28,7	37,7	41,6	43,8
Paille de blé	37,0	24,5	—	—	—
Pulpes de betterave	2,6	6,5	14,0	4,9	—
Coques de cacao	—	—	—	5,3	8,1
Coques de soja	17,6	11,6	—	25,5	39,1
Tourteau de tournesol	9,6	12,1	16,9	5,9	—

Perez, 1994), du fait d'un recyclage de particules marquées. Nous avons donc réalisé un double ajustement de la partie décroissante de la cinétique avant et après la cæcotrophie, par régression non linéaire selon une loi exponentielle ($Ct = Co.exp^{-kt}$). Nous avons défini deux index TCgp et TCpp comme l'inverse des constantes de temps des deux équations, représentant chacun un temps de séjour dans le compartiment «cæcum-côlon proximal». En accord avec les travaux antérieurs (Bjørnhag, 1972 ; Jilge, 1982), TCgp correspondrait au temps de séjour des particules marquées grossières (> 0,3 mm) excrétées rapidement dans les fèces dures. TCpp correspondrait aux particules marquées plus fines, refoulées par le côlon proximal en période de formation de crottes dures, et qui sont donc susceptibles d'être incorporées dans les cæcotrophes et réingérées.

Analyses chimiques

Les analyses suivantes ont été réalisées sur les aliments et les fèces : matière sèche (MS) par dessiccation durant 24 heures à 103 °C, cendres par calcination durant 5 heures à 550 °C, matières azotées totales (méthode Kjeldhal, $N \times 6,25$), énergie brute (calorimètre adiabatique Parr) ; les constituants pariétaux (NDF, ADF, et lignine ADL) ont été analysés séquentiellement selon la méthode de Van Soest et al (1991), après un prétraitement avec une amylase thermostable (Termamyl 120L, Novo Nordisk, Fontenay, France). La cellulose a été déterminée selon deux méthodes. La cellulose VS correspond à la différence entre la lignocellulose (ADF) et le résidu *acid detergent lignin* (ADL) ; et la cellulose permanganate correspond au résidu cellulose obtenu

après action du permanganate de potassium sur la fraction ADF (dissolution de la lignine) selon la technique de Van Soest et Wine (1968). La teneur en constituants cellulaires non azotés (CCNA), qui inclut aussi la majeure partie des pectines, a été estimée par différence selon la relation : $CCNA(\%) = MO(\%) - MAT(\%) - NDF(\%)$.

Analyse statistique

Le traitement statistique des données a tout d'abord été réalisé par analyse de variance à un facteur de classification (effet régime) selon la procédure GLM du logiciel Sas (Sas, 1988). La comparaison multiple des moyennes a été effectuée à l'aide du test de Bonferroni. De plus, nous avons réalisé une analyse de contraste entre les régimes de type P et CS, afin d'estimer l'effet de l'origine de la cellulose. Les taux de cellulose étant égaux entre les régimes P et CS, cette analyse permet en fait de tester l'interaction entre l'effet du taux et l'effet de l'origine de la cellulose. De plus, dans les cas où l'analyse de contraste (P vs CS) ne révélait pas d'écart significatifs entre les régimes de type P et CS, l'effet du taux de cellulose (15,9 - 12,4 - 9,3%) a été analysé selon la procédure GLM de Sas. Les ajustements de la phase décroissante des courbes de concentration en marqueur ont été calculés par régression non linéaire (procédure NLIN, Sas 1988).

RÉSULTATS

Conformément aux objectifs de la formulation, les résultats d'analyse (tableau III) des

Tableau III. Composition chimique moyenne des aliments expérimentaux (% brut).

	n	Régimes				
		P2	P1	R0	CS1	CS2
Matière sèche	6	89,2	88,9	88,1	88,2	88,8
Cendres	5	7,3	7,1	6,9	7,4	7,9
Matières grasses	4	1,6	1,8	2,0	2,2	2,6
MAT (N x 6,25)	6	15,6 (± 0,4)	16,4 (± 0,3)	16,8 (± 0,3)	16,8 (± 0,4)	16,2 (± 0,6)
Amidon	5	21,3	24,6	28,1	22,6	17,5
CCNA ^a	5	32,1	35,8	37,1	34,3	30,9
Cellulose brute	6	17,3 (± 0,9)	14,2 (± 0,5)	11,0 (± 0,8)	13,6 (± 0,6)	16,4 (± 0,7)
NDF	6	34,1 (± 1,8)	29,5 (± 1,6)	26,9 (± 1,8)	29,3 (± 1,0)	33,6 (± 2,7)
ADF	6	20,1 (± 0,8)	16,8 (± 0,7)	13,8 (0,9)	16,8 (± 0,4)	20,4 (± 0,7)
Cellulose selon Van Soest						
VS (ADF-ADL)	6	15,9 (± 0,6)	12,4 (± 0,5)	9,3 (± 0,8)	12,4 (± 0,4)	16,0 (± 0,6)
Permanganate (KMnO ₄)	1	16,5	13,9	10,3	13,4	16,6
Hémicelluloses (NDF-ADF)	6	14,0	12,7	13,1	12,5	13,2
Lignines (ADL)	6	4,2	4,4	4,5	4,4	4,4
Pectines ^b		4,1	4,1	4,1	4,3	4,6
amidon / cellulose VS		1,3	2,0	3,0	1,8	1,1

n = nombre de sites d'analyse. ^a CCNA = MO – MAT – NDF ; ^b valeurs calculées ; entre parenthèses : ± écart type.

aliments (répétition dans six sites) montrent que le ratio amidon/cellulose est la source de variation essentielle : entre 1,2 (CS2, P2) et 3 (R0). Les apports de protéines, d'hémicelluloses (NDF-ADF) et de lignines (ADL) demeurent similaires entre les régimes. La détermination d'un résidu cellulose (un seul site d'analyse) après action du permanganate (KMnO₄) aboutit à des valeurs supérieures (1 à 2 points) à celle de la cellulose «Van Soest (VS)» obtenue par différence entre les résidus ADF et ADL, et ce quel que soit le type de régime (P ou CS). Les valeurs de cellulose brute sont classiquement plus élevées que celles de la cellulose VS, mais cet effet est plus marqué dans le cas des régimes P (+1,6 point)

que dans le cas des régimes CS (+0,8 point). Par ailleurs, bien que la cellulose VS soit déterminée par différence entre deux résidus (ADF et ADL), la précision de la mesure apparaît similaire à la détermination de la cellulose brute.

Du sevrage (31j) à 53 jours d'âge, la vitesse de croissance des animaux ne diffère pas significativement entre les traitements (en moyenne 40 g/jour, $p = 0,42$), et présentent une consommation d'énergie digestible quasi identique (1 MJ ED/jour, $p = 0,28$). En revanche, indépendamment de l'origine de la cellulose (P ou CS), la consommation d'aliment est significativement supérieure ($p = 0,033$) pour les

régimes contenant 16 % de cellulose (en moyenne 101 g/jour), par rapport aux régimes ayant 12 ou 9 % de cellulose (en moyenne 91 g/jour). Par ailleurs, l'ingestion de cellulose est réduite de moitié entre P2 ou CS2 (16,5 g/jour) et R0 (8,4 g/jour), tandis que l'ingestion d'amidon s'élève de seulement 25%.

La digestibilité apparente fécale de la matière organique (dMO), comme celle de l'énergie, n'est pas affectée par l'origine de la cellulose (tableau IV), mais elle dépend du taux de cellulose : elle diminue linéairement de 1,7 point par point supplémentaire de cellulose VS (Cell):

$$\text{dMO (\%)} = 89,0 - 1,71 \text{ Cell (\%)} \\ r^2 = 0,998 \quad \text{ETR} = 0,24 \quad \text{CV} = 0,4\%$$

Cette relation est plus précise que celle faisant appel à la cellulose KMnO_4 ou à la cellulose brute (CV = 1,4 et 1,2 % respectivement pour Cell KMnO_4 et pour CB). La digestibilité de l'azote ne diffère pas signifi-

cativement entre les régimes R0 et P2, en revanche elle baisse de 12 points entre R0 et CS2 ($p < 0,01$ pour les effets taux et origine de cellulose). La fraction CCNA (contenant de 55 à 75 % d'amidon) est digérée en quasi-totalité; cependant un effet négatif (-2,5 points) significatif de l'apport de cellulose est observé dans le cas des régimes P. La digestibilité de la fraction NDF s'accroît avec la réduction du taux de cellulose, mais la quantité quotidienne de NDF digérée est peu affectée entre CS2 ou P2 (9,2 g/jour) et R0 (8,4 g/jour). La fraction lignine apparaît indigestible à plus de 90 %, en particulier dans le cas des régimes CS. De plus, l'origine botanique de la cellulose affecte significativement la dégradation des hémicelluloses dont la digestibilité est réduite seulement dans les régimes P1 et P2.

Le temps de séjour moyen «TSM» dans l'ensemble du tube digestif s'allonge avec la baisse de l'ingestion de cellulose (tableau V), mais de manière plus marquée ($p = 0,06$) entre les régimes P et R0 (+5 heures).

Tableau IV. Digestibilité apparente fécale (%) et valeur nutritive des aliments expérimentaux.

Régimes :	P2	P1	R0	CS1	CS2	ETR	Effet régime	Effet * origine cellulose
Cellulose VS (%) :	15,9 (n=7)	12,4 (n=7)	9,3 (n=8)	12,4 (n=9)	16,0 (n=8)			
Mat organique	62,0 ^c	67,8 ^b	73,0 ^a	67,9 ^b	61,3 ^c	1,7	< 0,001	0,66
Énergie	60,9 ^c	66,3 ^b	71,4 ^a	66,9 ^b	60,1 ^c	1,8	< 0,001	0,81
MAT	75,5 ^{ab}	79,4 ^a	78,5 ^a	73,2 ^b	66,1 ^c	2,8	< 0,001	< 0,001
CCNA **	95,5 ^b	97,0 ^a	98,1 ^a	97,0 ^a	97,8 ^a	1,0	< 0,001	0,002
NDF	27,1 ^c	28,4 ^{bc}	34,3 ^a	32,8 ^{ab}	26,9 ^c	3,3	< 0,001	0,080
ADF	15,8 ^{ab}	19,5 ^a	19,2 ^a	16,5 ^{ab}	11,9 ^b	4,0	0,004	0,021
ADL	9,1 ^a	9,2 ^a	8,8 ^a	7,8 ^{ab}	0,1 ^b	5,5	0,096	0,012
Hémicelluloses ***	42,1 ^{bc}	40,3 ^c	48,9 ^a	51,4 ^a	47,6 ^{ab}	4,0	< 0,001	< 0,001
Cellulose ****	17,8 ^{ab}	23,5 ^a	24,8 ^a	19,9 ^{ab}	15,8 ^b	4,8	0,003	0,11
ED (MJ/kg brut)	9,84	10,67	11,43	10,82	9,72			
MAD (g/kg brut)	118	130	132	123	107			
MAD/ED (g/MJ)	12,0	12,2	11,5	11,4	11,0			

n : Nombre de lapereaux retenus pour le calcul de digestibilité. * contraste «P1+P2» vs «CS1+CS2» ; ** CCNA = MO - MAT - NDF ; *** résidu NDF-ADF ; **** résidu ADF-ADL. ^{a,b} Les moyennes ayant une lettre en commun ne diffèrent pas au seuil $p < 0,05$. ETR : écart type résiduel.

Cette variation de TSM est évidemment bien corrélée avec la quantité de cellulose ingérée ($r^2 = 0,71$). Mais signalons qu'elle est peu liée aux variations d'ingestion d'aliment ($r^2 = 0,39$), et l'utilisation d'une covariable consommation d'aliment (g/kg $P^{0.75}$) ne modifie pas les conclusions de l'analyse de variance pour l'effet du régime. De plus, dans le cas des régimes P, la réduction du TSM total proviendrait pour moitié d'une réduction du temps de transit minimum (TTm). En revanche, pour les régimes CS, la réduction de TSM semble (écarts non significatifs liés au faible nombre de mesures) plutôt associée à un transit cæcal plus bref, en particulier dans le cas des grosses particules : TCgp est réduit de 3 heures entre R0 et CS2. Le temps de transit minimum n'est pas affecté significativement par l'origine de la cellulose; mais il décroît ($p = 0,004$) avec le taux de cellulose, quoique seules les valeurs correspondant au taux le plus élevé de cellulose (16 %) soient significativement plus faibles (-2 heures en moyenne). En revanche, la variation du taux ou de l'origine de la cellulose ne modifie pas le transit cæcal des fines particules, excrétées après la première phase de cæcotrophie.

DISCUSSION

L'estimation de la fraction cellulose d'un aliment par différence entre le résidu ADF et ADL est précise dans le cas d'une extraction séquentielle (Riquet et Tollier, 1981a ; Van Soest et al, 1991). Ainsi, nous obtenons une variabilité de cette mesure similaire à celle du résidu cellulose brute. Pour certains produits, tels que la paille de blé, la différence ADF-ADL (cellulose VS) correspond à la quasi-totalité de la cellulose (Riquet et Tollier, 1979). Il n'en est pas de même pour d'autres produits tels que la luzerne, pour laquelle la cellulose VS sur-estime quelque peu la quantité de cellulose, du fait de la présence d'hémicelluloses non hydrolysées par le détergent neutre (Riquet et Tollier, 1981a, b). Néanmoins, la signification biochimique de la cellulose VS est meilleure que celle de la cellulose brute. En effet, cette dernière est généralement comparable au résidu lignocellulose (ADF), bien qu'elle ne contienne pas la totalité de la cellulose ou des lignines (Jarrige, 1961 ; Kim et al, 1967), et qu'elle puisse être contaminée, selon les matières premières, par des hémicelluloses.

Tableau V. Mesures de transit digestif.

	Régimes : Cellulose VS (%) :	P2 15,9 (n=4)	P1 12,4 (n=5)	R0 9,3 (n=4)	CS1 12,4 (n=5)	CS2 16,0 (n=6)	ETR	Effet régime	Effet origine cellulose**
Ingéré (g/jour)*		119,5	113,6	103,2	118,2	120,6	13,3	0,35	0,65
TSM (h)		13,4 ^b	17,2 ^a	18,5 ^a	18,4 ^a	15,4 ^{ab}	1,6	0,003	0,060
TTm (h)		2,7 ^b	4,8 ^{ab}	5,2 ^a	4,7 ^{ab}	3,7 ^{ab}	1,0	0,014	0,34
TCgp		9,6	8,4	9,2	9,3	6,2	1,6	0,10	0,13
TCpp		19,1	20,5	21,0	19,9	16,4	2,9	0,52	0,33

TSM : Temps de séjour moyen total ($\sum Mi.Ti / \sum Mi$) ; TTm : Temps de transit minimum, ou délai de première apparition du marqueur dans les fèces ; TCgp : temps de séjour moyen cæcal des particules grossières (> 0,3 mm) ; TCpp : temps de séjour moyen cæcal des fines particules. * consommation d'aliment pendant les mesures de transit digestif (4 jours) ; ** contraste «P1+P2» vs «CS1+CS2» ; a,b : voir tableau IV.

La hausse de digestibilité (MO) des régimes est plus que proportionnelle (+ 1,7 point par point de cellulose) à la réduction du taux de cellulose. La cellulose présente donc un effet négatif propre sur la digestion, et ne joue donc pas un simple rôle de diluant. Cet effet négatif semble par ailleurs indépendant de l'origine botanique de la cellulose, et de moindre ampleur que celle mesurée lors d'apports croissants de lignines (Gidenne et Perez, 1994). Falcao e Cunha (1988) a cependant observé, chez des lapins de 6 semaines nourris avec des aliments sous forme de pâtée, une élévation de digestibilité des régimes quasi proportionnelle à la baisse du taux de cellulose VS (17 à 10 %), et sans interaction avec le taux de lignines (ADL). Cependant, cet effet pourrait dépendre de l'âge des animaux, puisque cet auteur observe que la baisse de digestibilité avec le taux de cellulose est d'autant plus importante à 10 semaines que le taux d'ADL est élevé. La dégradation des fibres fait également l'objet d'interactions significatives entre le taux et l'origine de la cellulose. Ainsi, la dégradation de la ligno-cellulose est plutôt affectée par l'apport de cellulose provenant de luzerne et de coques de soja (régimes CS), tandis que la dégradation de la fraction hémicelluloses est plutôt affectée par les apports de cellulose provenant de paille (régimes P). La digestion de la cellulose est elle-même réduite d'environ un point par point de cellulose supplémentaire, contrairement aux résultats de Falcao e Cunha (1988) qui n'a pas observé de variations majeures de dégradation des fibres.

La formulation initiale des aliments avait pour but d'équilibrer les apports de protéines digestibles pour un même taux de cellulose. Cependant, nous observons un écart de 5 à 10 % en défaveur des régimes CS. Cet écart provient de la faible digestibilité de l'azote enregistrée pour les régimes CS ; et il peut s'expliquer en partie du fait d'une sur-estimation de la digestibilité des protéines de

la luzerne et des coques de soja (respectivement de l'ordre de 60 et 54 % ; Maertens et De Groote, 1987), par rapport à celle du tourteau de tournesol (76 %) incorporé dans les régimes P. Cependant entre P2 et CS2, la substitution du tournesol par de la luzerne ne correspond qu'à un quart des apports de protéines digestibles (les autres apports étant similaires), et ne peut expliquer totalement la baisse de digestibilité de 10 points entre ces deux régimes. On ne peut donc exclure un effet négatif propre de l'apport de cellulose (luzerne + coques de soja) sur la digestibilité des protéines, et qui dépendrait de l'origine botanique de la cellulose. En revanche, chez le lapin adulte, Falcao e Cunha (1988) n'a pas observé d'interaction entre le taux et l'origine botanique (paille de blé ou luzerne + peaux de tomate) de la cellulose VS sur la digestibilité des protéines, ni de modifications du recyclage des protéines par la cæcotrophie.

La plus faible digestibilité de la fraction CCNA, dans le cas des régimes P, pourrait provenir du fait que ces régimes contiennent un peu plus d'amidon que les régimes CS. L'origine de l'amidon étant identique entre les régimes, on peut donc supposer que les capacités d'hydrolyse de l'amidon dans l'intestin grêle ont été dépassées, sans compensation par l'activité fermentaire cæcale. En outre on ne peut exclure un effet du transit, très bref dans le cas du régime P2 (TTm = 2,7 h), qui induirait une réduction de digestibilité de l'amidon dans l'intestin grêle.

L'incidence de l'origine botanique et du taux de cellulose VS sur le transit digestif n'a pas fait, jusqu'alors, l'objet d'études chez le lapin en croissance. Globalement, nous constatons un transit total relativement rapide (< 18h). À taux équivalent de NDF ces valeurs sont similaires à celles obtenues par Gidenne et al (1991) ; mais elles sont inférieures (-5 heures) à celles mesurées antérieurement, dans des conditions expérimentales très proches, lors de varia-

tions d'apport de lignines (Gidenne et Perez, 1994). De même, les valeurs de temps de transit minimum (TTm) et de transit cæcal sont inférieures à celles obtenues antérieurement par Gidenne et Perez (1994). Ainsi, par rapport aux lignines, la cellulose conduirait à un transit plus bref. Cependant, comparativement à l'étude portant sur les lignines, le niveau d'ingestion de fibres (NDF) est ici supérieur d'environ 25 %, et correspond à une réduction de même ampleur du temps de séjour moyen. Malgré un transit plus bref, nous observons une digestibilité des régimes équivalente à celle mesurée par Gidenne et Perez (1994) pour des régimes à taux similaires de fibres (NDF) et d'amidon. Le temps de séjour ne semble donc pas, chez le lapin, un facteur majeur de variation de la digestibilité d'un aliment. En outre, il semblerait que l'origine botanique de la cellulose puisse avoir une action spécifique sur le transit. Ainsi l'apport de cellulose provenant pour l'essentiel de paille et de luzerne, semble affecter autant le transit intestinal (TTm) que le transit cæcal. À l'inverse, il semblerait que, lorsque la cellulose est fournie par la luzerne et les coques de soja, l'accélération du transit interviendrait plutôt au niveau cæcal. Cependant, compte tenu du faible nombre de mesures ces observations nécessitent d'être confirmées.

CONCLUSION

La réduction du taux de cellulose VS (ADF-ADL) conduit à une meilleure digestibilité globale de l'aliment et à un ralentissement du transit digestif chez le lapin en croissance. Le rôle nutritionnel de la cellulose va donc au-delà d'une simple action de lest. Il est d'autant plus complexe, qu'il dépend également de l'origine botanique de la cellulose, en particulier dans le cas de la dégradation des protéines et des fractions amy-lacées. La signification nutritionnelle du

critère cellulose VS sera précisée dans la seconde partie de cette étude sur la base de mesures de performances de croissance et de mortalité réalisées sur d'importants effectifs d'animaux.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé sous la responsabilité de l'Inra, avec le soutien financier du fonds Sypram. Le Sypram a été créé en 1990 avec des fonds apportés par les adhérents de l'Ameb (Association pour le maintien de l'élevage en Bretagne), du Snia (Syndicat national des industriels de la nutrition animale) et du Syncopac (Fédération nationale des coopératives de production et d'alimentation animales), en vue de faciliter toute action d'intérêt collectif au profit des entreprises du secteur de l'alimentation animale.

RÉFÉRENCES

- Barnoud F (1980) La cellulose. In : *Les polymères végétaux* (B Monties, ed), Gauthier-Villars, 67-86
- Björnhag G (1972) Separation and delay of contents in the rabbit colon. *Swed J Agric Res* 2, 125-136
- Colin M, Maire C, Vaissaire J, Renault L (1976) Étude expérimentale du remplacement dans les aliments pour lapins de la cellulose par des lests minéraux : sable, vermiculite. *Rec Med Vet* 152, 457-465
- Colin M, Lebas F (1976) Méthode d'étude de la digestibilité des aliments chez le lapin. 2. Périodicité des collectes. *Sci Tech Anim Labo* 1, 129-133
- Faichney GJ (1975) The use of markers to partition digestion within the gastro-intestinal tract of ruminants. In : *Digestion and Metabolism in the Ruminant* (IW Mc Donald, ACI Warner, eds), 227-241
- Falcao E Cunha L (1988) Os constituintes do parede celular no processo digestivo de coelho. Thèse docteur agronomie, Inst Sup Agronomia, Univ Tecnica, Lisbonne, 359 p
- Gidenne T (1993) Measurement of the rate of passage in restricted-fed rabbits : effect of dietary cell wall level on the transit of fibre particles of different sizes. *Anim Feed Sci Technol* 42, 151-163
- Gidenne T (1994) Effets d'une réduction de la teneur en fibres alimentaires sur le transit digestif du lapin. Comparaison et validation de modèles d'ajustement des cinétiques d'excrétion fécale des marqueurs. *Repr Nutr Develop* 34, 295-306

- Gidenne T, Perez JM (1994) Apports de lignines et alimentation du lapin en croissance. I. Conséquences sur la digestion et le transit. *Ann Zootech* 43, 313-322
- Gidenne T, Scalabrini F, Marchais C (1991) Adaptation digestive du lapin à la teneur en constituants pariétaux du régime. *Ann Zootech* 40, 73-84
- Jarrige R (1961) Analyse des constituants glucidiques des plantes fourragères. III. La lignocellulose : composition dosage et comparaison avec la cellulose brute. *Ann. Biol Anim Bioch Biophys* 1, 421-447
- Jilge B (1982) Rate of movement of marker particles in the digestive tract of the rabbit. *Lab Anim* 16, 7-11
- Kim JT, Gillingham JT, Loadholt CB (1967) Difference in composition between crude fiber and acid-detergent fiber. *J Assoc Off Anal Chem* 50, 340-343
- Laplace JP (1978) Le transit digestif chez les monogastriques. 3. Comportement (prise de nourriture, cœcotrophie), motricité et transit digestif et pathogénie des diarrhées chez le lapin. *Ann. Zootech* 27, 225-265
- Lebas F, Laplace JP (1977) Le transit digestif chez le lapin. 8. Influence de la source de cellulose. *Ann Zootech* 26, 575-584
- Maître I, Lebas F, Arveux P, Bourdillon A, Duperray J, Saint Cast Y (1990) Taux de lignocellulose (ADF de Van Soest) et performances de croissance du lapin de chair. *5^{es} Journ Rech Cunicole Fr, Paris, 12-13 décembre 1990*, communication n°56, 56.1-56.12 Itavi ed, Paris.
- Maertens L (1992) Rabbit nutrition and feeding : a review of some recent developments. *J Appl Rabbit Res* 15, 889-913
- Maertens L, Meormans R, De Groote G (1987) Estimation de la teneur en énergie digestible des aliments pour lapins. *Rev Agric* 5, 1205-1216
- Perez JM, Gidenne T, Lebas F, Caudron I, Arveux P, Bourdillon A, Duperray J, Messenger B (1994) Apports de lignines et alimentation du lapin en croissance. II. Conséquences sur les performances de croissance et la mortalité. *Ann Zootech* 43, 323-332
- Randall KE (1977) Digestion of dietary fibre and energy in the adult New Zealand White rabbit. Thèse, Aberdeen University, 26 p
- Riquet AM, Tollier MT (1979) Constituants membranaires de pailles traitées ou non à la soude. *Ann Tech Agric*, 28, 357-369
- Riquet AM, Tollier MT (1981a) Détermination des teneurs en polysides pariétaux et en lignine des cellules végétales selon différentes méthodes. I. Étude comparative. *Lebensm Wiss Technol* 14, 109-112
- Riquet AM, Tollier MT (1981b) Détermination des teneurs en polysides pariétaux et en lignine des cellules végétales selon différentes méthodes. II. Signification et limites d'utilisation de ces méthodes. *Lebensm Wiss Technol* 14, 113-117
- Scholtyssek S, Knorr R, Grun P (1993) The role of fiber in the feeding of rabbits. *Archiv Fur Geflügelkunde* 57, 155-160
- Sas (1988) Sas/Stat Guide for personal computers (release 6.03). Sas Institute Inc, Cary, NC, États-Unis, 1028 p
- Van Soest PJ, Wine RH (1968) Determination of lignin and cellulose in acid detergent fiber with permanganate. *J Ass Off Anal Chem* 51, 780-785
- Van Soest PJ, Robertson JB, Lewis BA (1991) Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and non starch polysaccharides in relation to animal nutrition. *J Dairy Sci* 74, 3583-3597