

- LE COMPORTEMENT DE CAECOTROPHIE CHEZ LE LAPIN -

FRANÇOIS GALLOUIN

DR MED. VET. ; DR BIOL. HUM. ; DR SC.

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE PARIS-GRIGNON

16, RUE CL. BERNARD 75231 PARIS-CEDEX 05

SUMMARY

The organisation and physiology of the rabbit digestive tract is very adapted to a high fibre diet. Moreover, this diet is dominated by the ingestion of specific feces or caecotrophes.

The fabrication and ingestion of caecotrophes by the rabbit is called caecotrophia or caecophagia. It is not synonymous with coprophagia, which is a deviation from normal behavior, most often corresponding to a dietary deficiency either in quality or quantity. Coprophagia is observed in several animal species and it is possible to produce it by the administration of unbalanced diets (for example, pica in poultry or coprophagia in swine or dogs.

Caecophagia as seen in the rabbit as well as the hare, the rhone beaver, the koala, the Madagascar lemur, the Scandinavian lemming etc..), is of an entirely different significance. These species produce two types of stools : hard stools and caecotrophes.

In the rabbit hard stools are dull spheres 1 cm in diameter, rich in rough vegetable matter. These stools are never ingested by the animal. They are easily visible at the entrance to warrens or in the cage litter. On the other hand, caecotrophes, or soft stools, are rarely observed, since they are immediately ingested as soon as they emerge from the anus, providing the animal is undisturbed (continuous presence of a human leads the animal to alter its behavior). Caecotrophes are collections of tiny spheres, 0,4 cm in diameter amassed in mucus. They contain only fine particles and their initial greenish colour changes very quickly with oxidation to dark brown.

In the majority of animals who practice it, caecotrophia takes place in the early morning. It is a true alimentary behavior, since the caecotrophes are rich in proteins, vitamins and water and their caloric value is close to that of glucide. These nutritive elements are elaborated by micro-organisms in the caecum and the colon (vitamins) and by their ingestion, the animal prevents vitamin deficiency. Such is not the case in the horse, which despite a digestive tract like that of the rabbit, is very dependant on dietary vitamins. The rabbit, therefore, from a nutritional point of view is quite like a ruminant in whom microbial phenomena of nutritional import take place in the rumen. Caecotrophia and its exact physiological significance were discovered in 1982 by the french veterinary, Charles Morot.

I N T R O D U C T I O N

Le lapin possède une organisation et une physiologie du tube digestif très spéciale, adaptées à un régime alimentaire composée essentiellement de végétaux à haute teneur en fibres. De plus, son comportement alimentaire est dominé par l'ingestion en grande quantité, de fèces particulières ou caecotrophes.

La fabrication des caecotrophes par le lapin et leur ingestion porte le nom de caecotrophie ou caecophagie. Il ne s'agit pas de coprophagie qui est une déviation du comportement correspondant, le plus souvent, à une carence des apports alimentaires qualitatifs ou quantitatifs. La coprophagie est observée chez un certain nombre d'espèces animales et il est possible de la déclencher par l'administration de régimes alimentaires déséquilibrés (pica des volailles, coprophagie du porc ou du chien par exemple).

Le comportement de caecotrophie réalisé par le lapin, le lièvre, le castor du Rhône, le Koala, le lépilémur de Madagascar (Primate), le lemming de Scandinavie, etc...est d'une signification très différente. Ces espèces produisent deux types de fèces : les crottes dures et les caecotrophes.

Chez le lapin les crottes dures sont sphériques, d'un diamètre de 1 cm, peu brillantes, riches en débris végétaux grossiers; elles ne sont jamais ingérées par l'animal. Ces crottes dures sont très facilement observables à l'entrée des terriers ou sur la litière des animaux.

Au contraire, les caecotrophes, ou crottes molles, sont difficiles à percevoir car elles sont obligatoirement récupérées directement lors de leur émission à l'anus par l'animal, quand celui-ci est au calme (la présence trop insistante de l'homme amène le lapin à différer momentanément l'ingestion). Les caecotrophes sont formés d'amas de petites sphères de 4mm de diamètre, collées entre elles par du mucus, leur surface est brillante. Ils ne contiennent que des particules fines. Leur couleur est verdâtre au moment de leur émission et très rapidement, si on les laisse s'oxyder en présence de l'air, ils deviennent brun foncé.

La caecotrophie est réalisée le matin de bonne heure chez la majorité des espèces animales qui la pratiquent. C'est un véritable comportement alimentaire car les caecotrophes sont riches en matières protéiques, en vitamines, en eau. Leur valeur énergétique est voisine de celle d'un glucide, ces éléments nutritifs sont élaborés par les microorganismes du caecum et du côlon (vitamines) et, de fait, l'animal en les ingérant prévient les avitaminoses. Tel n'est pas le cas du cheval qui, avec une organisation du tube digestif comparable à celle du lapin, est très dépendant des vitamines alimentaires. Le lapin est donc, d'un point de vue nutritionnel, assez proche d'un ruminant, chez lequel les phénomènes microbiens ont lieu dans le rumen.

Le comportement de caecotrophie a été très bien observé et sa signification physiologique exacte a été découverte par le vétérinaire français Charles Morot (1882). De son important mémoire consacré aux "Recherches expérimentales sur la nature et l'origine des pelotes stomacales des lapins domestiques", nous tirerons cette excellente description du comportement de caecotrophie :

"....Après un préambule qui paraît témoigner d'une sorte d'hésitation, et qui consiste à flairer les objets qui sont à sa portée, à se lécher ou à se gratter, le lapin redresse la partie antérieure du corps; la colonne vertébrale se vousse peu à peu; la tête est portée de côté, en dehors du membre antérieur, puis elle passe entre les cuisses, pendant que le bassin est projeté en avant. Il semble que l'animal veuille se lécher, puis brusquement il reprend sa position normale et on voit ses mâchoires entrer en mouvement, comme s'il s'agissait d'une mastication véritable. Qu'à ce moment on lui ouvre la bouche, on en fera sortir une crotte, quelquefois deux, trois ou même quatre, que l'animal vient de recueillir directement au sortir de l'anus. Mais ces crottes, contrairement à ce qu'on doit supposer, ne sont en aucune façon broyées ni même déformées; le mouvement des mâchoires n'a probablement d'autre but que de faciliter l'enrobage salivaire des crottes et leur ingestion".

Les crottes particulières, ou caecotrophes, que le lapin vient d'avaler restent donc intactes dans l'estomac pendant plusieurs heures, entourées de leur mucus. Morot les appelle, pour cette raison, les "pelotes stomacales" ou crottes pelliculées.

Dans la description de Morot, trois idées méritent d'être soulignées. Première idée : "Le lapin passe sa tête entre ses cuisses et se lèche l'anus" : phénomène sans doute observé depuis la plus haute antiquité qui aurait placé le lièvre parmi les animaux impurs. D'autant plus qu'on avait sans doute déjà vu qu'il ingérait des crottes à cette occasion.

Deuxième idée : "On voit ses mâchoires entrer en mouvement comme s'il s'agissait d'une mastication véritable". Or l'animal n'a rien ingéré comme aliment visible : par conséquent, certains naturalistes ont considéré depuis très longtemps le lapin comme un ruminant.

Troisième idée : "Contrairement à ce qu'on doit supposer, ces crottes ne sont en aucune façon broyées". De ce fait, on les retrouve intactes dans l'estomac, ce qui avait été constaté depuis longtemps et avait donné lieu à des interprétations assez "particulières" (Peyer).

Un, deux ou les trois points particuliers que nous venons de mettre en évidence, avaient été observés depuis très longtemps mais les savants d'alors n'ont jamais réussi à les réunir et à découvrir ainsi le comportement de caecotrophie.

Dans le tableau suivant nous avons mentionné le nom des auteurs scientifiques et la (ou les) composantes du comportement qu'ils avaient observé.

AUTEURS	ONT OBSERVE	LA :	
	MASTICATION SANS ALIMENT : LE LAPIN EST CONSIDERE COMME UN RUMINANT	PRÉSENCE DES " CAECOTROPHES " DANS L'ESTOMAC	RECHERCHE ET INGESTION DE FÈCES. LE LAPIN EST COPROPHAGE.
ANCIEN TESTAMENT (PENTATEUQUE)	X	-	X
C. GESNER (1516)	X	-	X
J.C. PEYER (ED.1695)	X	X	-
V. ALDROVANDI (1522-1605)	X	-	-
C. PERRAULT (1721)	X	-	-
G.L. BUFFON - L.DAUBENTON (1756)	O	X	-
J.G. DUVERNEY (1761)	X	X	-
P. CAMPER (1803)	X	-	-
G. COLIN (1871)	-	X	-
CHARLES MOROT (1932)	CAECOTROPHIE	X	X

Après cette introduction qui nous a permis de définir le comportement de caecotrophie, nous utiliserons le plan suivant.

1. Etude du rythme de la production et de l'ingestion des caecotrophes
 - 1.1. Mise en évidence d'un rythme
 - 1.2. Déterminisme
 - 1.2.1. Rôle de l'hypothalamus
 - 1.2.2. Rôle de l'olfaction
 - 1.2.3. déterminisme de la recherche des caecotrophes à l'anus

2. Etude du déterminisme de la formation des caecotrophes
 - 2.1. Origine des éléments constitutifs des caecotrophes : rôle du caecum
 - 2.2. Lieu de la formation des caecotrophes
 - 2.3. Déterminisme de la différenciation des fèces au niveau du colon proximal
 - 2.3.1. Déterminisme de la formation de la pellicule de mucus
 - 2.3.2. Déterminisme du tri des particules grossières des fèces dures et des particules fines des caecotrophes.

3. Intérêt nutritionnel de la caecotrophie
 - 3.1. Origine des matières azotées des caecotrophes
 - 3.2. Apport énergétique des caecotrophes
 - 3.3. Apport d'eau des caecotrophes
 - 3.4. Effets de la privation prolongée de la caecotrophie sur la croissance et l'ingestion alimentaire

CONCLUSION

1 - ETUDE DU RYTHME DE LA PRODUCTION ET DE L'INGESTION DES CAECOTROPHES

1.1. Mise en évidence

La production et l'ingestion rythmique des caecotrophes a été constatée depuis MOROT (1882) qui, le premier observe que des fèces normales et des caecotrophes ne peuvent pas être émis - en même temps - Myers (1955) suppose que les caecotrophes sont ingérés, chez le lapin sauvage, quand celui-ci est au repos dans son terrier - c'est-à-dire pendant la période diurne - Le problème se précise avec BONNAFOUS et RAYNAUD (1963) qui notent et étudient le rythme nycthéméral de l'excrétion de l'azote fécal. Ces auteurs parlent de "crottes de nuit" ou caecotrophes et de "crottes de jour" ou fèces normales. A la même époque, mais avec une approche très différente l'équipe de FAURE, VINCENT et BENSCH (1965-1966-1968-1969) établissent une relation entre le comportement de caecotrophie et le comportement sexuel. Toutefois, pour ces auteurs, le terme de caecotrophie est donné à un comportement parfois limité à du flairage de la région ano-génitale. Dans le chapitre suivant nous reviendrons sur l'analyse de ces travaux extrêmement originaux et très largement méconnus. Les chercheurs utilisaient, pour obtenir des caecotrophes, la technique préconisée par MOROT (1882). Elle consiste en la pose d'un collier de grand diamètre, en bois, empêchant le lapin de récupérer les caecotrophes lors de leur sortie à l'anus. Un tel dispositif, même réalisé avec des matériaux plus légers que le bois, est un stress non négligeable pour l'animal. De ce fait on doit douter de la valeur des résultats expérimentaux obtenus. Il nous a semblé préférable d'étudier l'éventuel rythme d'émission par la réalisation chirurgicale d'anus artificiels. Nous pensions (GALLOUIN, 1972, BEZILLE, GALLOUIN, LE BARS 1973) qu'une telle opération, en mettant hors circuit le rectum, ne permettrait plus au lapin d'être renseigné sur le passage des caecotrophes dans le rectum et par l'anus et qu'il perdrait ainsi les caecotrophes. Les animaux étaient alors placés dans des cages à métabolismes disposés sur des collecteurs de fèces par fraction. Un tel dispositif expérimental nous a permis de préciser que l'émission des fèces dures se produisait pendant l'après midi et une grande partie de la nuit, l'émission des caecotrophes ayant lieu de 5 h à 12 h avec une période maximale centrée entre 7 et 10 h (G.M.T.)

Ces résultats, furent confirmés par la suite par LAPLACE, LEBAS, RIOPEREZ (1974) ; LAPLACE et LEBAS (1975) ; FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1976) ; PROTO, ANGELINI, GIOFFRE (1975) ; HÖRNICKE et BATSCH (1977).

Une étude fine, et très complète, de ce rythme d'émission fécale, a été réalisée par JILGE (1980 a et b) et JILGE (1983) en relation avec les périodes diurnes et nocturnes.

Nous pouvons déjà conclure ce premier paragraphe en indiquant que la caecotrophie obéit à un rythme endogène qui est entraîné par la lumière et dépend sans doute d'autres événements comme le repas. Ce dernier point sera repris au chapitre (1.2.4).

1.2. Déterminisme

Ce chapitre a pour but de résumer les travaux qui ont mis en évidence le déterminisme de la production et de l'ingestion des caecotrophes. Comme nous le verrons la composition chimique des caecotrophes en fait un véritable aliment : leur ingestion fait partie intégrante du comportement alimentaire du lapin.

Un ensemble de travaux très complexes, et rarement analysés dans les revues bibliographiques, a été effectué par FAURE et son équipe. Nous allons tenter de les résumer ici et nous constaterons que, malgré leur valeur, ils ne permettent pas de répondre à cette simple question : quel est le déterminisme nerveux de l'ingestion des caecotrophes ? Pour FAURE (1965) ; FAURE, VINCENT et BENSCH (1966) ; FAURE, BENSCH, VINCENT, DUFY (1969) ; FAURE (1968), la caecotrophie fait partie d'un ensemble de comportements qu'ils interprètent comme un processus de défense et d'épargne dépendant d'une autorégulation. Pour ces auteurs la caecotrophie survient au cours d'un repos qu'elle interromp mais qui reprend. Elle peut aussi se situer juste après ou juste avant une période de repos en position couchée.

MOROT, le premier, a mentionné l'existence d'un préambule à la caecotrophie consistant en conduites de flairage de la région périnéale, de léchage, de grattage. Cette même observation fait écrire à FAURE que "la caecotrophie entre dans un ensemble de conduites organisées en deux comportements structurés". Le premier, qualifié par FAURE d'olfacto-bucco-ano-génito sexuel (O.B.A.G.S.), est caractérisé par du flairage, du léchage et se termine par l'ingestion de caecotrophes. Le second comprend la succession des phases suivantes : sommeil à ondes lentes, sommeil paradoxal (R.E.M.S.) et O.B.A.G.S. Observé pour la première fois après le coït, FAURE le dénomme la post-réaction électroencéphalographique (P.R.E.E.G.). FAURE remarque, en outre, que si la caecotrophie apparaît comme l'acte terminal "forcé" et "obstiné" des activités de flairage et de léchage, la prise alimentaire peut lui être substituée ou alterner avec elle au cours d'une même O.B.A.G.S., notamment pour celui survenant comme troisième étape de la P.R.E.E.G.

La caecotrophie, précédée ou non d'O.B.A.G.S., a été obtenue par FAURE après stimulation stéréotaxique chronique de différents centres nerveux situés au niveau hypothalamique ou rhinencéphalique, et parmi les structures hypothalamiques latérales : le faisceau olfactif basal du télencéphale, et l'hypothalamus ventromédian. Nous remarquons que les structures classiquement impliquées dans la régulation de la prise alimentaire, comme l'hypothalamus latéral (H.L.) et le noyau ventromédian hypothalamique (H.V.M.) sont également capables de donner une réponse d'ingestion des caecotrophes ; la caecotrophie fait donc partie du comportement alimentaire du lapin. L'amygdale rhinencéphalique et la corne d'Ammon donnent aussi la même réponse. Or ces structures modulent également le comportement alimentaire.

D'après FAURE et al, le comportement de caecotrophie peut être également provoqué par stimulation endocrine administrée par voie générale. Effectivement, plusieurs stimulines hypophysaires (L.H., L.T.H.), les gonadostimulines chorioniques et placentaires comme H.C.G. et P.M.S., donnent naissance à la "caecotrophie" ; l'hormone antidiurétique (A.D.H.) et l'ocytocine la provoquent aussi. Malheureusement

les auteurs ne donnent aucune précision sur leurs conditions expérimentales.

Il en va de même avec des microinjections stéréotaxiques de F.S.H., L.H., L.T.H A.D.H., ocytocine au niveau du noyau tegmento-mésencéphalique ou avec des micro-implants d'oestrogènes dans l'hypothalamus tubéro-basal, l'habénula, la substance grise périaqueducule.

Ces expériences de FAURE et al. précisent donc le lien unissant la caecotrophie à la fonction sexuelle, au comportement alimentaire et au métabolisme de l'eau et des électrolytes. De plus, la caecotrophie ne se produit que sur un animal au repos ou somnolent : en cela, elle est comparable à la rumination. Nos travaux (GALLOUÏN 1972 et 1981) ont essayé de résoudre trois problèmes.

Si la stimulation du noyau ventro-médian hypothalamique (H.V.M.) provoque, d'après FAURE et al., la caecotrophie, son élimination par stéréotaxie ou son blocage chimique conduisent-ils à la suppression du phénomène ?

La suppression de l'olfaction, première composante du réflexe olfacto-bucco-ano-genito-sexuel (O.B.A.G.S.) abolit-elle la caecotrophie ?

Quelle est l'origine des sensations qui renseignent le lapin du passage d'un caecotrophe au niveau du côlon et qui leur permettent de l'ingérer avant qu'il ne tombe sur le sol ?

1.2.1. Rôle de l'hypothalamus

Effet de lésions ou de blocage des noyaux ventro-médians hypothalamiques sur le comportement de caecotrophie du lapin

On sait d'après les travaux de KELLER et NOBLE (1935), qu'une lésion de l'hypophyse postérieure et de l'hypothalamus, chez le chien, se traduit par une obésité consécutive à une hyperphagie. Dès 1940, HETERINGTON et RANSON, après lésion expérimentale, symétrique, des noyaux hypothalamiques ventro-médians chez le rat, constatent et décrivent avec précision l'hyperphagie expérimentale.

A partir de cette époque, de nombreux auteurs observèrent le même phénomène dans d'autres espèces animales. Toutefois, un certain nombre d'espèces animales ne réagissent pas de cette façon. C'est le cas du cobaye d'après JOSEPH et KNIGGE (1968) et, dans une certaine mesure, de la chèvre et du mouton (BAILE, 1968). Chez le lapin le problème de la signification du noyau ventro-médian a été abordé par un ensemble d'auteurs : ROMANIUK (1962), LEWINSKA (1964), BALINSKA (1967). Tous ces auteurs mesurent l'ingestion alimentaire au cours de séances de conditionnement de type instrumental et après lésions des H.V.M. Le choix alimentaire de l'animal semble perturbé puisqu'il choisit de préférence les aliments les plus secs.

Nous avons réalisé des lésions systématiques des noyaux ventromédians sur des lapins alimentés à l'aide d'un régime équilibré et n'avons

constaté aucune augmentation significative de la prise de nourriture. Les lésions ont été contrôlées à l'aide de coupes histologiques et la destruction, dans la plupart des cas, se faisait sous contrôle radiologique - GALLOUIN (1972).

Nous savions, de plus, que la 6 hydroxy-dopamine, inhibiteur stéréo-chimique de la noradrénaline, provoquait une très importante hyperphagie chez l'oie (AUFFRAY, GALLOUIN, 1971). Une injection unique de 500 µg de 6.OH. Dopamine dans le troisième ventricule cérébral de l'oie déclenche une hyperphagie durable pouvant conduire, si le régime est approprié, à la formation d'un foie gras. Avec la collaboration d'AUFFRAY, nous avons injecté la même substance dans le troisième ventricule du lapin. L'animal augmente légèrement sa prise alimentaire (+ 8 %), mais nous sommes loin de la réaction obtenue chez l'oie (+ 400 %).

Il n'y a donc pas d'hyperphagie nette chez le lapin après lésion ou blocage du noyau ventromédian.

Par contre, avec Jeanine LOUIS-SILVESTRE, nous avons pu constater que nos expériences modifiaient la vitesse d'utilisation du glucose chez ces animaux. Dans cette expérience des lapins étaient porteurs de lésions des H.V.M., d'autres ont reçu 500 µg de 6.OH.Dopamine dans le troisième ventricule. La vitesse d'utilisation du glucose, (K) après surcharge expérimentale au niveau sanguin, est considérablement plus élevée chez les animaux opérés que chez les témoins.

Kc (H.V.M.)	2,82	±	0,16
K' (6 OH.Dopamine)	3,07	±	0,184
K" (Témoins)	1,36	±	0,144

Cette réponse est donc comparable à celle obtenue chez le rat à H.V.M. lésés, mais cet animal présente une hyperphagie comportementale, non observée chez le lapin (GALLOUIN, 1972). Cette différence de réponse était intéressante à noter et nous nous sommes demandés, puisque la caecotrophie est une composante du comportement, si la lésion des noyaux ventro-médians ou leur blocage par le 6.OH.Dopamine se traduisaient par une augmentation ou une baisse de l'injection des caecotrophes. La mesure de la quantité de caecotrophes ingérés nous a paru difficile à obtenir : il faut, en effet, pouvoir les compter, donc les prélever et, dans ce cas, le lapin ne peut les ingérer ; les résultats sont donc sûrement faussés par la méthode. Par contre, une diminution ou une absence de consommation des caecotrophes, sont faciles à observer car les lapins étant placés dans des cages à métabolisme individuelles, on retrouve les fèces sur les grilles collectrices. Dans tous les cas, et sur un effectif de 40 lapins, nous n'avons jamais observé une augmentation de la quantité de caecotrophes non consommés.

Nos résultats semblent donc contredire FAURE et al., qui provoquaient la caecotrophie après stimulation du noyau ventromédian hypothalamique. En fait, à la lecture de leurs travaux, on constate que ces auteurs confondent souvent caecotrophie et comportement d'O.B.A.G.S. Le flairage de la région périnéale, accompagné ou non de comportement

oral, n'est pas, pour nous, un comportement de caecotrophie. Il faut, en effet, que le lapin ingère un caecotrophe. D'après les travaux de FAURE la production et l'ingestion des caecotrophes se fait le matin et parfois, bien que rarement, l'après-midi. FAURE décrit 14 ou 15 périodes de "caecotrophie", et à des heures très inhabituelles. Il semble donc que l'O.B.A.G.S. ne soit pas, à chaque fois, de la caecotrophie.

En conclusion : on peut donc affirmer que la signification du noyau ventromédian chez le lapin est en partie différente de celle des autres monogastriques (comme le rat). En partie seulement, car comme chez le rat, après destruction ou blocage à la 6.OH.Dopamine, on modifie les facultés d'utilisation du glucose par l'animal : une surcharge en glucose est corrigée plus rapidement. Les travaux de Jeanine LOUIS-SYLVESTRE (1980) ont bien montré que dans ce cas les rats sont hyperinsuliniques ; nous n'avons pas eu l'occasion de vérifier ce même point chez nos lapins.

Pourquoi, dans ces conditions, le lapin n'est-il pas hyperphagique ?

Plusieurs interprétations sont possibles :

. Le lapin est comparable aux ruminants. Or, dans ces espèces, l'injection d'insuline ne donne pas d'hyperphagie mais stimule la rumination (LE BARS, NITESCU, SIMONNET, 1953).

. L'hyperinsulinémie induite par ces lésions est trop légère et ne suffit pas à mettre en jeu les mécanismes de la prise alimentaire. En ce qui concerne la caecotrophie, nous n'avons pas pu établir de relation entre la destruction des noyaux ventro-médians et une diminution ou une augmentation du comportement de caecotrophie. Compte tenu des travaux de FAURE et al., après lésions de ces structures, les lapins auraient dû diminuer ou arrêter d'ingérer leurs caecotrophes. Cette divergence peut s'expliquer, comme nous l'avons souligné ci-dessus, par le fait que le terme "caecotrophie" ne correspond pas toujours chez FAURE et al. à l'ingestion de caecotrophes, mais recouvre simplement un comportement oral. En tout état de cause, s'il y a un "centre de la caecotrophie ou de caecotropher" chez le lapin, il ne correspond pas aux noyaux ventro-médians hypothalamiques. De même que RUCKEBUSCH (1963) a pu mettre en évidence un centre hypothalamique de la rumination distinct des H.V.M. chez les ruminants, des expériences complémentaires permettraient, peut-être, de trouver la structure analogue chez le lapin.

1.2.2. Rôle de l'olfaction

Les travaux de FAURE et al., que nous avons analysés dans l'introduction de ce chapitre, insistaient sur le rôle de l'olfaction dans le réflexe olfacto-bucco-ano-génito-sexuel (O.B.A.G.S.). Il nous a semblé intéressant de chercher ce que deviendrait le comportement de caecotrophie en absence de l'olfaction.

Nous avons réalisé des expériences complémentaires, les unes des autres, toutes caractérisées par la suppression de l'olfaction par ablation chirurgicale des bulbes olfactifs après trépanation.

Chez les animaux dont les bulbes olfactifs ont été détruits, la présence des caecotrophes n'a pas été notée plus fréquemment que chez les animaux témoins. Les quantités récoltées sur deux semaines, en moyenne inférieure à 1 g de poids frais, ont été de l'ordre de celles déjà observées sur d'autres animaux indemnes de toute manipulation.

Les résultats obtenus chez les lapins témoins sont superposables aux précédentes. L'intégrité des bulbes olfactifs ne semble donc pas nécessaire au maintien de la caecotrophie ; la suppression du premier élément de l'O.B.A.G.S. n'entraînant pas la disparition du comportement final : la caecotrophie.

En outre, la destruction des bulbes olfactifs, pas plus d'ailleurs que la création d'un anus artificiel, ne modifient le rythme nycthé-méral, comme le montrent les résultats obtenus à l'occasion de la mise en place des animaux dans le dispositif expérimental comportant un collecteur de fraction et qui ont déjà été commentés au chapitre 1.1.

1.2.3. Déterminisme de la recherche des caecotrophes à l'an

Rappelons que le lapin ingère les caecotrophes recueillis directement à l'an

MOROT, en 1882, avait déjà postulé que la morphologie particulière des caecotrophes, comparée à celle des fèces dures, devait être un signal significatif de leur transit pour le lapin.

Pour démontrer cette hypothèse, nous avons réalisé un anus artificiel afin de mettre hors circuit le rectum, sans doute, à l'origine des sensations de réplétion fécale.

Nous avons constaté (1972) qu'à la suite de l'opération, l'animal perd, à son insu, une partie des caecotrophes formés. Une partie seulement, car lorsque ces mêmes animaux sont munis de carcans les empêchant de "caecotropher", les quantités de fèces molles recueillies sont plus grandes chez quelques animaux, peu différentes pour les autres. A moins que la mise en place du collier, par la gêne qu'elle présente, n'entraîne une formation plus importante de fèces molles.

La seule conclusion possible est donc l'existence probable, au niveau du rectum, de terminaisons nerveuses sensibles permettant au lapin de différencier les deux types de fèces dont la mise en jeu est nécessaire au déroulement normal de la caecotrophie.

Une confirmation de ce fait est apportée après le rétablissement du transit par le rectum aux environs du 7ème jour après l'opération, nous observons l'absence à peu près constante des caecotrophes sur la grille à mesure que la cicatrisation se développe. Des lapins porteurs d'an

tion anatomique de l'anus artificiel permet à son niveau l'éventuelle ingestion directe des caecotrophes.

Nous avons pensé que dans ces conditions, le lapin pouvait être alerté par l'odeur des premiers caecotrophes échappés sur la grille. L'attrait qu'exerce chez cet animal l'odeur des caecotrophes, très proche de celle du contenu caecal, se trouve donc souligné. Aussi, avons-nous opéré des lapins, en réalisant simultanément l'anus artificiel et la destruction des bulbes olfactifs.

Cette double intervention ne modifie en rien le rythme et la quantité de caecotrophes produits.

La persistance, de la caecotrophie chez les animaux, privés, d'une part, des informations olfactives, d'autre part, de celles recueillies au niveau du rectum, nous amène, comme BONNAFOUS et RAYNAUD, à invoquer l'intervention de messages hormonaux, peut-être même de stimuli métaboliques, dont l'intégration au niveau du système nerveux central entraînerait la sensation du besoin de "caecotropher". (action d'ingérer des caecotrophes). Dans ces conditions, la perte des premiers caecotrophes émis, pourrait s'expliquer par un retard de la perception du besoin sur l'émission à l'anus.

Les expériences que nous venons de décrire, ont été reprises par PROTO, ANGELINI et GIOFFRE (1975). Ces auteurs arrivent à des conclusions très voisines des nôtres.

Il fallait toutefois vérifier que le rectum du lapin était sensible à des variations morphologiques de son contenu. C'est la raison pour laquelle nous avons réalisé une expérience permettant de faire ressentir au lapin une sensation de réplétion rectale, par gonflement d'un ballonnet placé à ce niveau.

Le gonflement rapide (en une seconde) déclenche très souvent une réaction d'attention de la part du lapin, mais il est rarement suivi d'un comportement de recherche à l'anus. Par contre, on obtient, dans tous les cas, une réaction de recherche à l'anus quand la décompression du ballon est pratiquée très rapidement. On observe alors un pseudocomportement de caecotrophie avec léchage, flairage... qui dure environ 15 à 20 secondes.

Il semble donc démontré que des mécanorécepteurs renseignent le lapin sur l'état physique du contenu du rectum. Notre expérience révèle que le volume du rectum n'a pas un effet stimulant prépondérant (stimulation lente). Il paraît probable que la vitesse de stimulation (ou de disparition) soit plus efficace ce qui suggère que le lapin serait peut-être sensible à la vitesse de passage des caecotrophes dans la région rectocolique. L'hypothèse demanderait à être confirmée par un enregistrement de la vitesse du transit des caecotrophes à ce niveau, en relation avec le comportement de caecotrophie.

Nous pensons que le problème ne doit pas être ramené à la simple étude de la vitesse de transit. Il est vraisemblable que le volume de réplétion intervient en même temps. C'est ainsi que, si l'on perfuse de l'air à grande vitesse (300 ml en 3 secondes), à l'aide d'un catheter placé de la même façon que précédemment au niveau du rectum

on déclenche rarement la réaction d'attention du lapin, et encore plus rarement, un comportement de recherche à l'anus.

Les caecotrophes pourraient également intervenir au niveau du rectum par leur composition chimique = ceux-ci sont caractérisés par leur richesse en acides gras volatils - LE BARS, GUEMON, DEMAUX (1971).

Il nous a paru important de perfuser ces acides gras volatils directement au niveau du rectum, de façon à savoir s'ils ne contribueraient pas à renforcer la sensation permettant la reconnaissance des caecotrophes.

En accord avec les auteurs précédents, nous avons perfusé directement dans le rectum des solutions ayant une teneur en acides gras volatils identique à celle des caecotrophes. La solution de perfusion, dans le sérum physiologique, a la composition suivante :

- . acide acétique : 40 mEq/l ; acide propionique : 6 m Eq/l ;
- acide butyrique : 20 m Eq/l ; ph : 5,8

La perfusion d'une telle solution d'A.G.V., au niveau du rectum, est incapable de provoquer un comportement de recherche à l'anus. Devant ces résultats négatifs, nous avons doublé, puis triplé les concentrations. Ces deux nouvelles perfusions sont restées sans effet. Cette expérience semble donc prouver que la reconnaissance du passage des caecotrophes au niveau du rectum ne s'effectue pas par un processus de détection de la composition chimique de ceux-ci. Mais elle ne signifie pas pour autant qu'il n'y ait pas de chémorécepteurs au niveau du rectum ; leur mise en évidence serait à rechercher par la mise en oeuvre de méthodes électrophysiologiques.

2 - ETUDE DU DETERMINISME DE LA FORMATION DES CAECOTROPHES

La dualité de production des deux types de fèces est restée un mystère jusqu'à une période récente.

L'analyse comparée des deux types de fèces montre que les fèces dures sont beaucoup plus riches en fibres grossières que les caecotrophes qui sont, au contraire, caractérisés par leur granulométrie fine. Cette différence a fait penser à HERNDON et HOVE (1955) qu'il pourrait exister deux transits digestifs distincts chez le lapin.

Grâce à un premier transit rapide, les aliments éviteraient le caecum et il y aurait production de fèces dures. Les fibres végétales grossières ne seraient pas digérées par les microorganismes du caecum, donc resteraient pratiquement intactes lors de ce transit. Un deuxième transit plus long, impliquant la vidange du caecum, permettrait l'apparition des caecotrophes. Cette manière d'envisager la dualité de formation des deux types de fèces était très logique et séduisante. Malheureusement, les faits expérimentaux ultérieurs démontrèrent que cette hypothèse de HERNDON et HOVE n'était pas fondée. Il n'existe qu'un seul transit mais il est très particulier chez le lapin, il est caractérisé par la présence de péristaltisme normal et d'ondes antipéristaltiques qui permettent le tri des particules fines et des particules grossières.

Les premiers, HERNDON et HOVE démontraient en 1955, que la présence du caecum était indispensable à la formation des caecotrophes normaux, mais que ce n'est pas à ce niveau que les deux types de fèces sont différenciés. Puis, BONNAFOUS et RAYNAUD, 1967, purent mettre en évidence que l'intégrité du côlon est nécessaire à la formation des caecotrophes.

Les expériences de HERNDON et HOVE ou celles de BONNAFOUS et RAYNAUD laissaient cependant beaucoup d'incertitudes et leurs conclusions étaient le plus souvent du domaine de l'hypothèse. De plus, de nombreux points restaient encore obscurs. Pour tenter de les éclairer, nous allons reprendre ces expériences et y ajouter des travaux récents.

2.1. Origine des éléments constitutifs des caecotrophes : rôle du caecum

La composition chimique des caecotrophes, voisine de celle du contenu du caecum, laissait supposer que cet organe joue un rôle fondamental dans la formation des caecotrophes.

Pour HUANG, ULRICH et MC CAY (1954), les caecotrophes sont formés par les résidus du contenu caecal qui passent à travers le gros intestin très rapidement sans perdre beaucoup d'eau.

L'année suivante, HERNDON et HOVE (1955) réalisèrent la caecumectomie sub-totale chez 5 lapins qui vécurent 9 mois. A la suite de cette intervention, les lapins continuent à croître. Par contre, ils ne font plus de caecotrophes typiques, et, surtout, ils ne les ingèrent

pas.

Pour ces auteurs, si les lapins n'ingèrent pas les caecotrophes atypiques formés c'est que les chimio ou les mécanorécepteurs, qui leur permettaient de les détecter ont disparu, du fait de la caecumectomie. Ils remarquent de plus que les lapins qui survivent, développent un côlon proximal de façon à réaliser un réservoir équivalent au caecum initial. Comme on peut le remarquer, beaucoup d'hypothèses restent posées à la suite de ces travaux. En 1971, BACQUES, DEMIGNE et VAITON, puis, en 1972, BACQUES et PERRET, réalisent à leur tour des caecumectomies sur un effectif élevé de lapins. Leur objectif est d'analyser le devenir des constituants alimentaires (les lipides) en l'absence de digestion caecale. Leur technique chirurgicale laisse persister précisément le carrefour iléo-caeco-colique. Dans ces conditions, en accord avec HERNDON et HOVE, les lapins n'ingèrent plus les caecotrophes atypiques produits, bien que l'endroit des hypothétiques chémo ou mécanorécepteurs soit conservé. BACQUES et PERRET remarquent aussi que le côlon proximal se développe de façon importante chez les animaux caecumectomisés.

De plus, dans le travail de LE BARS, MALRIEU, TOURNIER, 1973, il a été observé que la caecectomie totale réalisée chez le lapin Fauve-de-Bourgogne se traduisait par des modifications du comportement alimentaire. Leurs observations ont montré une diminution de la prise alimentaire marquée en ce qui concerne les aliments granulés équilibrés. Par contre, leurs animaux semblaient préférer le foin de luzerne. Ce nouveau choix alimentaire paraît curieux car l'absence de caecum supprime pratiquement toute possibilité de digérer la cellulose. Ces auteurs ont émis l'hypothèse que cette absence de digestion de la cellulose entraîne une diminution du taux sanguin des substances caractéristiques de la digestion microbienne, c'est-à-dire les acides gras volatils et notamment l'acide acétique. Cette diminution pourrait déclencher, au niveau des systèmes régulateurs centraux du comportement alimentaire, une "faim-spécifique" de cellulose. Trente-cinq jours environ après l'opération, la consommation alimentaire est revenue à la normale. Ce fait est dû vraisemblablement à la formation rapide d'un néo-caecum dont la capacité :

- . au 15ème jour représente 27 % du volume initial,
- . au 25ème jour représente 47 % du volume initial,
- . au 35ème jour représente 106 % du volume initial.

Ces diverses expériences sont difficilement comparables entre elles. Leur seul point commun est qu'elles sont traumatisantes. Nous avons essayé une technique plus "douce" par mise hors-fonction du caecum (le caecum restant en place), et avons étudié les perturbations de la production des caecotrophes. GALLOUIN, DEMAUX, LE BARS (1977-1978)

La très faible mortalité opératoire et post-opératoire semble indiquer que le lapin supporte assez bien l'intervention. Si on compare nos résultats à ceux de HERNDON et HOVE ou à ceux de LE BARS et al., qui pratiquent une caecectomie totale, la méthode utilisée ici est effectivement moins traumatisante;

Est-elle aussi démonstrative ? Une réponse positive pourra être donnée si nous aboutissons aux mêmes résultats que les auteurs précédents

La croissance de nos animaux à caecum isolé, bien que de reprise précoce (5 à 15 jours), est sensiblement ralentie. Ce phénomène est très facilement explicable et correspond à une consommation alimentaire réduite. Or une telle réduction semble paradoxale. En effet, on sait que le comportement de caecotrophie permet à l'animal de recycler une partie de l'énergie de la ration ; or ce comportement est aboli. La réaction du lapin devrait donc se traduire, sur le plan du comportement alimentaire, par une prise d'aliments accrue, ce qui n'est pas le cas. Ce résultat est d'ailleurs partiellement en accord avec celui obtenu par LE BARS et al. (1973) sur des animaux complètement caeectomisés, leurs lapins devenant même anorexiques. Une explication peut être avancée. La caeectomie ou la mise hors-circuit du caecum ne permettent peut-être plus à certains mécano et chémorécepteurs caeaux de fonctionner correctement. On peut imaginer que ces récepteurs, à l'état physiologique, commandent la motricité colique et jéjunale. Puisque nous connaissons d'autre part, le lien unissant la motricité intestinale et la prise alimentaire, un ralentissement du transit se traduisant par une baisse de la consommation, il serait intéressant de mesurer la motricité après caeectomie ou après mise hors-circuit du caecum. En définitive, l'anorexie partielle observée sur nos animaux peut être le résultat d'une modification du transit.

Notre expérience, de même que celles de nos prédécesseurs, n'abolit pas la dualité de l'excrétion fécale. Deux analyses le montrent de façon claire. Les teneurs en matière sèche des fèces dures et des fèces molles sont notablement différentes et les teneurs en matières protéiques brutes le sont encore plus. Il est vrai que, chez nos animaux, le caecum, en se dilatant ou en se reformant, explique, en partie, que la dualité de l'excrétion fécale se maintienne. Toutefois, les "caecotrophes" formés par ces animaux, bien que d'une morphologie comparable à des caecotrophes normaux, sont moins brillants et plus pauvres en mucus. L'analyse des teneurs relatives en acides gras volatils montre une plus grande richesse en acide propionique dans ces "caecotrophes" que dans ces caecotrophes normaux, qui, eux, contiennent relativement plus d'acide acétique. Ces modifications de la composition chimique permettent-elles d'expliquer pourquoi les animaux ne consomment plus leurs caecotrophes ?

Cette expérience, en laissant persister la dualité de l'excrétion fécale laisse supposer, par conséquent, que le lieu de formation des caecotrophes est situé plus en aval.

Mais après "récupération" et formation d'un néocaecum, il peut y avoir deux transits différents qui permettraient de rendre compte de la dualité de l'excrétion fécale persistante.

Pour répondre à cette question, il faut donc rechercher qu'elle est l'origine des éléments constitutifs des caecotrophes. Nous avons postulé, à l'inverse de HERNDON et HOVE, que les caecotrophes et les fèces dures sont formés à partir du matériel caecal et ne sont pas l'objet de deux transits séparés.

Pour vérifier cette hypothèse, nous avons placé le caecum en "série" dans le transit digestif : les résidus alimentaires, au lieu d'arriver au carrefour iléo-caeco-colique, sont déversés dans le caecum au niveau de la pointe, juste au-dessus de l'appendice.

A la suite de cette opération la dualité de l'excrétion fécale est conservée. L'observation de la période d'émission des caecotrophes montre de plus que le rythme nyctéméral de la caecotrophie n'est pas modifié. Enfin, l'autopsie des animaux après sacrifice, réalisée 1 ou 2 ou 3 mois après l'opération, à la fin de la matinée (fin de l'ingestion habituelle des caecotrophes) montre que l'estomac contient des caecotrophes. Les caecotrophes sont, par conséquent, ingérés normalement par les lapins à "caecum en ligne".

Nous pouvons donc conclure que les caecotrophes et les fèces dures sont tous deux produits à partir du même matériel caecal. Il n'y a donc pas deux transits séparés comme le supposaient HERNDON et HOVE en 1955. De nombreux auteurs, à l'aide d'autres techniques (marqueurs) arrivent à la même conclusion que nous. Nous reprendrons leurs expériences dans une discussion générale relative à ce chapitre 2. Notre expérience montre de plus que "l'horloge" qui commande la formation des caecotrophes n'est pas située au niveau de l'iléon. En effet, ce segment de l'intestin n'est plus fonctionnel à la suite de l'opération. L'ordre de synthèse des caecotrophes est peut-être situé plus en amont. Des expériences décrites plus loin confirment bien cette hypothèse. Cherchons maintenant le lieu de formation des caecotrophes.

2.2. Lieu de la formation des caecotrophes

Comme nous l'avons déjà précisé, BONNAFOUS et RAYNAUD (1967) ont insisté les premiers sur le rôle fondamental du côlon proximal dans la fabrication des caecotrophes. Ces auteurs réalisent des colectomies partielles (7 à 8 cm) limitées à la portion aborale du côlon proximal ; le lapin excrète alors des fèces de type intermédiaire entre les caecotrophes et les fèces dures. Mais ce phénomène est transitoire : la dualité de l'excrétion fécale réapparaît 15 jours après l'opération. Ces auteurs interprètent ce retour à la normale par le fait que la partie voisine du segment enlevé s'allonge et permet ainsi la vicariance. On pourrait également penser au rétablissement d'un transit normal après levée du choc opératoire et de ce fait leur conclusion serait sans effet.

Il fallait donc faire l'excrète de la totalité du côlon proximal de façon à abolir définitivement la production des caecotrophes.

L'ablation totale du côlon proximal (GALLOUIN, DEMAUX, LE BARS, 1979) chez le lapin supprime de façon définitive la dualité de l'excrétion fécale (durée testée : 2,5 mois). Nos résultats montrent qu'il n'y a pas de vicariance possible à partir du côlon distal ou du caecum, tout au moins pendant deux mois et demi. Mais, après un temps d'observation beaucoup plus long (7 mois), lors du sacrifice des lapins colectomisés on peut observer une reprise de la caecotrophie. Les caecotrophes sont alors de nouveau ingérés puisqu'on les retrouve dans l'estomac. Il n'y a pas de régénération

du côlon proximal. Il faut donc admettre que le côlon distal est capable de produire des caecotrophes à son tour. Cette constatation infirme bon nombre de théories, relatives à la formation des caecotrophes, que nous exposerons aux chapitres suivants. Il n'en reste pas moins vrai que dans les conditions normales, physiologiques, le côlon proximal joue le rôle essentiel.

La preuve en est apportée par l'expérience qui a consisté à mettre hors circuit le côlon distal ce qui représente un court-circuit de 90 cm d'intestin (GALLOUIN - 1981). L'opération laisse en place l'organe. Pour cela, une ligature est placée in situ juste en amont du fusus coli et le côlon proximal est raccordé directement au rectum à l'aide d'une fistule latéro-latérale.

Le rythme nycthéméral de l'excrétion fécale existe toujours, il n'est pas, ou peu, modifié par le raccourcissement effectif de 90 cm de transit. Les "caecotrophes" produits par les lapins n'ont pas leur morphologie particulière. A l'autopsie on trouve toujours, dans l'estomac, deux masses séparées, d'aspect différent, mais la présence des vésicules en voie de digestion caractéristiques des caecotrophes fait défaut. Cette constatation laisse supposer que les lapins pratiquent encore le comportement de caecotrophie. La seule présence du côlon proximal et du rectum suffit donc pour la production des caecotrophes. Le côlon distal joue cependant un rôle non négligeable.

En conclusion, nous pouvons affirmer que le côlon proximal est bien le lieu de différenciation de deux types de fèces. Il reste à connaître maintenant quel est le déterminisme de cette différenciation et notamment comment s'effectue le tri des particules grossières et des particules fines, et pourquoi les caecotrophes sont plus riches en azote que les fèces dures. La réponse à ces questions fait l'objet du chapitre suivant.

2.3. Déterminisme de la différenciation des fèces au niveau du côlon proximal

2.3.1. Déterminisme de la formation de la pellicule de mucus

Nous avons déjà précisé que les caecotrophes sont entourés d'une pellicule de mucus. Le terme de "pellicule" convient particulièrement bien puisqu'il est possible de la séparer du contenu central. Nous avons vu, d'ailleurs, lors de l'exposé relatif à l'histoire de la découverte de ce comportement ingestif, que la majorité des auteurs, de la Renaissance à nos jours, avaient été frappés par cette particularité (cf. Tableau).

Le problème qui se pose à nous est de rechercher quelle est la structure responsable de la sécrétion du mucus.

BONNAFOUS et RAYNAUD (1966), par des techniques chirurgicales, avaient déjà observé que le côlon proximal était le siège d'une sécrétion faible et continue de mucus en l'absence de stimulation. Pendant la nuit, ils observent que le mucus est plus riche en azote : le côlon proximal résorberait alors certains éléments constitutifs du contenu intestinal. Ces auteurs envisagent, à ce sujet,

la possibilité de l'existence d'un facteur à activité lysante. Ce principe demeure encore hypothétique. Ils précisent ensuite "la pellicule de mucus des crottes de nuit (caecotrophes) ne semble pas, par sa seule présence, pouvoir expliquer l'origine ou la formation des caecotrophes... Elle ne paraît jouer qu'un rôle négligeable dans la physiologie de cette double excrétion".

Depuis 1976, nos expériences nous permettaient, au contraire, d'affirmer que le déterminisme de la sécrétion de mucus semblait fondamental pour la production des caecotrophes. Pour tenter de vérifier notre hypothèse, nous avons été amenés à réaliser quatre séries d'expériences en utilisant des techniques très différentes.

a) Réalisation d'une fistule portant sur la totalité du côlon proximal.

La technique utilisée est inspirée de celle de THIRY-VELLA. Une anse représentant la totalité du côlon proximal est mise en fistule. Le côlon proximal est abouché à la peau à ses deux extrémités, mais, contrairement à la fistule de THIRY-VELLA, il n'est pas isolé. Les relations vasculaires et nerveuses sont intégralement conservées, seuls les aliments ne passent plus à travers sa lumière et transitent directement du caecum au fusus-coli, puis au côlon distal.

Notons que cette intervention chirurgicale revient à réaliser une colectomie identique à celle précédemment décrite. Ses conséquences sont donc les mêmes: le lapin ne fait plus de caecotrophes.

Il est possible, grâce à cette technique, d'observer la production du mucus et d'en effectuer l'analyse. Dans certains cas, on peut obtenir jusqu'à 5,5 g de mucus frais. Ce mucus est riche en eau et en matières protéiques. Après lyophilisation et dosage de l'azote, on trouve que le mucus contient 60 % de matière protéique par rapport à la matière sèche. Le mucus produit par ce genre de fistule se présente sous forme de perles transparentes, très régulières, d'un diamètre voisin de 5 mm. Ce qui est remarquable c'est que ce diamètre de 5 mm correspond très exactement à celui des caecotrophes. Cette analogie a donc confirmé notre hypothèse (caecotrophes = mucus) et nous a incité à rechercher par des techniques histologiques le lieu de sécrétion du mucus.

b) Recherche histologique sur les cellules à mucus de l'intestin du lapin

Il existe un travail assez complet sur le sujet : "Atlas d'Histologie de l'intestin du lapin de ARVY et MORE (1974)", mais le texte en est absent : donc l'analyse comparée fait défaut, et, de plus, il n'est pas précisé à quel moment de la journée les prélèvements histologiques ont été effectués. Il est donc impossible de rapporter leurs images à la physiologie digestive du lapin. Nous avons réalisé une étude histologique (GALLOUIN, DEMAUX - 1980)

Parmi les faits les plus surprenants, on note que le côlon proximal ne ressemble pas à un côlon classique : il présente de grandes analogies de structures avec le duodénum des mammifères. Par contre,

le caecum et le cœlon distal sont semblables au gros intestin de tous les mammifères. Le caecum et le cœlon distal possèdent un épithélium de revêtement et des glandes de Lieberkühn disposées sur une épaisseur de 2 à 6 couches, formées de cellules en gobelets alternant en nombre variable avec des entérocytes. Le cœlon proximal est macroscopiquement très différent. Des haustrations, sortes de diverticules de la lumière colique, sont tapissées de nombreux replis de la muqueuse. Au niveau des replis, la muqueuse s'épaissit pour comporter une vingtaine de couches de glandes à mucus. Cette considérable hyperplasie est très atypique pour une muqueuse colique, de plus elle porte sur le fond des glandes.

Les travaux d'histochimie de ARVY et MORE (1974) ont démontré une variation des mucosubstances suivant le niveau du cœlon. Nous ne répéterons pas cette étude ; par contre, nous essayerons de déterminer les variations quantitatives et qualitatives du mucus dans le temps et en fonction des repas (Voir également le travail de ANDREOZZI et PROTO - 1970).

Le fusus coli est également très particulier. Contrairement à son aspect, il n'a rien de musculéux. La muqueuse est extrêmement épaisse, sans reliefs, et elle est constituée de tubes glandulaires très allongés et très différents des glandes de Lieberkühn. Ces tubes sont bordés de cellules en gobelet et d'entérocytes.

Remarquons également que, comme le duodénum vis-à-vis de l'estomac, le cœlon distal est situé en aval d'un réservoir. Cette similitude est-elle fortuite ? Nous pensons que la sortie du mucus, qui a un rôle protecteur, pourrait aider à contrôler le pH du carrefour iléo-caeco-colique.

Une étude en microscopie électronique (4 lapins) n'ayant pas apporté de renseignements exploitables sur l'origine du mucus, nous avons été amenés à réaliser une étude histologique du cœlon proximal en fonction du temps et en relation avec le repas.

c) Etude histologique du rythme de la sécrétion du mucus

Grâce aux travaux de FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1974), FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1976), SANDERSON et VANDERWERLE (1975), HÖRNICKE et BATSCH (1977), BEZILLE, GALLOUIN, LE BARS, on savait que la caecotrophie dépendait d'un rythme nyctéméral. Ce rythme est-il endogène ou exogène ? Or, comme après le jeûne alimentaire, le rythme persiste mais se décale dans le temps, on peut penser à un rythme endogène. En réalité, si on limite au matin le temps d'accès à la mangeoire, alors que le lapin ingère naturellement un repas le soir, on constate que la période de caecotrophie est décalée et se produit le soir au lieu du lendemain matin. Le rythme de la caecotrophie est donc commandé par le repas. Un effet de la lumière sur la caecotrophie a également été mis en évidence par HÖRNICKE et BATSCH (1977). En éclairage réglé à 12 h sur 24, le rythme de production des caecotrophes est très constant. En éclairage permanent (24h/24), il se produit un décalage de la caecotrophie de 30 mn : la production débute plus tôt chaque jour (JILGE, 1980).

Ces trois faits laissent donc penser que la caecotrophie dépend d'une "horloge" endogène synchronisée par les repas.

Pour vérifier cette hypothèse, nous avons réalisé l'expérience suivante.

Les lapins sont placés en alimentation limitée par un temps d'accès à la mangeoire de 3 heures. Ils sont alimentés tous les jours (y compris pendant le week-end) de 8 h 30 à 11 h 30 pendant 17 jours. Ils reçoivent de l'eau ad libitum. De temps en temps et sur plusieurs lapins, nous plaçons un collier l'après-midi pour nous assurer qu'ils produisent bien des caecotrophes ou nous les plaçons sur le collecteur de fèces par fraction, pour connaître le rythme de production des caecotrophes. Les lapins sont alimentés une dernière fois à 8 h 30, puis sont sacrifiés en fonction du temps au cours d'une journée. Les contenus stomacaux sont observés et la présence des caecotrophes notée. Les côlons proximaux sont prélevés et sont étudiés en histologie.

Deux colorations ont été faites : a) coloration au bleu alcyan, et b) coloration au P.A.S.

La coloration au bleu alcyan met en évidence les mucopolysaccharides acides, alors que le P.A.S. révèle les mucopolysaccharides neutres.

De cette étude (GALLOUIN 1981) nous pouvons tirer les conclusions suivantes : les cellules des cryptes et les glandes augmentent leur charge en mucus 5 heures après le début du repas, mais de façon irrégulière. Après cette période, vers 17 h, tous les lapins présentent une grande quantité de mucus dans les glandes et les cryptes.

On peut observer aussi que pour un même lapin et pour une heure donnée, la qualité du mucus change, puisque les colorations au P.A.S. ou/et au bleu alcyan varient aussi.

Enfin, la présence des caecotrophes dans le côlon proximal et la sortie du mucus sont synchrones.

En conclusion, ces résultats histologiques démontrent le rôle fondamental joué par le mucus dans la dualité de l'excrétion fécale du lapin puisqu'il y a un parallélisme rigoureux entre la production du mucus et celle des caecotrophes qui en sont entourés.

Dans notre expérience, nous avons décalé l'heure du repas des lapins. On peut donc penser que la perturbation causée fausse les résultats de cette étude. En fait, ce que nous voulions mettre en évidence, c'est le lien qui existe entre le repas et la sortie du mucus (donc la production des caecotrophes). Notre expérience ne met pas en évidence l'origine de la régulation endogène de la caecotrophie.

Une expérience de BONNAFOUS et RAYNAUD (1963) avait été entreprise pour rechercher si les glandes surrénales, et, en particulier, la médullo-surrénale ne commanderait pas le rythme. Pour ces auteurs, les perturbations de la journée permettraient une hyper-sécrétion d'adrénaline et la formation de fèces dures, alors que la nuit, l'animal étant au calme, les phénomènes parasympathiques domineraient. Leurs expériences ont permis de voir, qu'après surrénalectomie, le rythme disparaît mais qu'il est rétabli par l'injection d'hydrocorti-

sone. A la lumière d'expériences récentes, il conviendrait de préciser l'origine du rythme endogène.

Le problème qui se pose maintenant est de rechercher quel est le déterminisme de la production du mucus. Si on arrivait à préciser les facteurs de production et de sortie du mucus des cellules épithéliales, on connaîtrait le déterminisme de la production des caecotrophes.

d) Déterminisme de la sécrétion du mucus

On peut penser, à priori, que les nutriments, l'ensemble des sécrétions digestives et le système nerveux interviennent.

D'après deux articles de synthèse (HÖRNICKE et BATSCH, 1977), LAPLACE (1978), ces auteurs estiment que la caecotrophie résulte bien d'un ensemble de phénomènes digestifs, mécaniques, et/ou chimiques qui la provoquent, environ 8 heures après le début du repas.

. Rôle des sels biliaires :

HERNDON et HOVE (1955) insistaient déjà sur la richesse des caecotrophes en pigments biliaires. On sait que tous les sels biliaires ne sont pas réabsorbés par cycle entéro-hépatique. Il en arrive 15 % au niveau du côlon proximal. Ils y jouent un certain nombre de rôles. CAMILLERI, MURPHY et CHADWICK (1980) mettent en évidence les effets de l'acide chenodeoxycholique sur le transport de l'eau et du mucus à travers le côlon du lapin. La "sortie" du mucus dépend de la dose de l'acide biliaire injecté. Le travail de SHIFF, SOLOWAY et SNAPE (1980) précise que l'acide déoxycholique agit également sur la mobilité du côlon. Un mécanisme nerveux serait stimulé par l'acide biliaire et les neurones impliqués seraient cholinergiques.

Il existe donc sans doute, une relation entre la physiologie du côlon et l'arrivée, à ce niveau, des sels biliaires. La différenciation des caecotrophes en dépend donc aussi vraisemblablement. On pourrait le confirmer en abouchant le cholédoque directement dans le côlon.

Comme nous le verrons dans un chapitre ultérieur, une relation entre motilité et production des caecotrophes a pu être constatée également.

. Rôle des éventuels acides gras volatils :

Depuis MOROT (1882), on sait que la nature et la quantité des caecotrophes est liée à l'alimentation. La caecotrophie n'apparaît, d'après MYERS (1955), qu'au moment du sevrage, c'est-à-dire après l'implantation d'une flore caecale autochtone stable. Il a été démontré, en outre, que le lapin axénique, (YOSHIDA et al., 1968 et 1971), c'est-à-dire privé de tout germe microbien pathogène ou non, bien que produisant deux types de fèces, n'ingère plus ses "caecotrophes". Sa survie brève (15 à 20 jours), conditionnée par le développement du caecum, ne permet pas de mener une étude plus approfondie de sa physiologie. On sait également, depuis LE BARS, GUEMON et DEMAUX (1971) ; HENNING et HIRD (1972) puis BEAUVILLE, RAYNAUD et VERNAY

(1974) et VERNAY et RAYNAUD (1975), Mc MILLAN et al. (1975) que le lapin produit des acides gras volatils (A.G.V.) au niveau du caecum où ils sont en partie absorbés. Enfin les travaux de LENG et HÖRNICKE (1975) démontrent que la concentration en acides gras volatils est maximale entre 24 heures et 3 heures, au moment où débute la formation des caecotrophes. Une expérience de FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1976) consistant à perfuser des acides gras volatils directement dans le caecum, à la place du repas du soir normal, fait apparaître dans 80 % des cas une émission de caecotrophes deux heures après, alors que chez les lapins privés du même repas, ce phénomène n'est pas observé.

Pour LE BARS, GUEMON, DEMAUX (1971), les taux d'A.G.V. totaux sont maximum le matin ($246,7 \pm 17,8$ m Eq/g M.S.) et minimum à 15 heures ($181,8 \pm 11,5$ m Eq/g de M.S.). De façon à préciser le rôle éventuel des A.G.V. sur la sécrétion des caecotrophes, nous avons, après installation à demeure d'un cathéter dans le caecum, perfusé un cocktail composé des trois principaux A.G.V. (GALLOUIN, 1981). Les acides gras volatils sont en solution à pH 5,8 dans les proportions relatives suivantes :

. acide acétique	69,77 %	60 m Eq/l
. acide propionique	6,98 %	6 m Eq/l
. acide butyrique	23,26 %	18 m Eq/l

Ces proportions correspondent à la composition du contenu normal du caecum. Nous avons adopté le pH de 5,8 car c'est celui qui correspond le mieux aux conditions naturelles. Nous avons mesuré le pH du caecum au cours de sacrifices de lapins et avons trouvé les variations suivantes :

Matin	pH	$5,8 \pm 0,1$	n = 11
11 à 16 h	pH	$6,2 \pm 0,1$	n = 16
18 à 19 h	pH	$6,2 \pm 0,1$	n = 9

Pour réaliser une expérience complémentaire de celle de FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1976), nous avons perfusé les A.G.V. le matin, alors que les auteurs précédents procédaient le soir. Nous nous attendions, dans ces conditions expérimentales, à voir apparaître des caecotrophes le soir au lieu du matin. Les perfusions se sont révélées sans effet : les lapins n'ont pas produit de caecotrophes le soir.

Notre travail n'est donc pas en accord avec celui de FIORAMONTI et RUCKEBUSCH. Par contre, il rejoint les conclusions d'un certain nombre de travaux antérieurs. C'est ainsi que PARKER et Mc MILLAN (1976) expérimentant sur des lapins alimentés ad libitum ne trouvent pas de variations dans la production des acides gras volatils au long du nyctémère. Mais, sur des lapins ingérant 100 g d'aliments entre 9 h et 18 h, les taux d'A.G.V. sont comparables. De plus, pour des sujets vivant dans des conditions naturelles, HENNING et HIRD (1972) ne constatent pas de différence dans les taux d'A.G.V. des caecums de lapins de garenne sacrifiés pendant la journée ou le matin. Il en est de même pour Mc MILLAN et al. (1975) en ce qui concerne le lapin de Laboratoire.

Enfin, chez le lapin ingérant sa nourriture tout au long du nyctémère (2/3 la "nuit", 1/3 de 12 h à 18 h), l'arrivée des aliments, donc la production des A.G.V. est discontinue et il devrait y avoir deux périodes de caecotrophie très éloignées l'une de l'autre au

cours du nycthémère, ce qui n'a jamais été mis en évidence dans les conditions normales. Néanmoins, on peut souvent observer une petite période de caecotrophie l'après-midi (BEZILLE, GALLOUIN, LE BARS, 1973), résultat confirmé par HÖRNICKE et BATSCHE (1977). Ce rythme monomodal ou bi-modal dépendrait, pour ces derniers auteurs, du rythme lumineux.

En conclusion, ces résultats divergents montrent combien il est difficile d'étudier un phénomène complexe en ne suivant qu'un seul paramètre. Nous avons vu que le rythme de production des caecotrophes dépend d'une horloge interne synchronisée par les repas. Il y a donc vraisemblablement des conflits ou des synergies entre ces deux commandes du déterminisme de la caecotrophie. Dans certains cas, il est alors plus facile que dans d'autres de déclencher le phénomène.

2.3.2. Déterminisme du tri des particules grossières des fèces dures et des particules fines des caecotrophes

Tous les auteurs, après MOROT (1882), sont d'accord pour constater que la "fibrosité" des deux types de fèces est très différente. Les caecotrophes contiennent des particules fines et les fèces dures sont riches en éléments grossiers. Rappelons aussi que les caecotrophes sont plus riches en eau que les fèces dures. Cette dernière constatation avait permis successivement à TAYLOR (1940), HUANG, ULRICH et Mc KAY (1954), puis YOSHIHARA et KANDATSU (1960), d'avancer l'hypothèse d'un écoulement lent et régulier du contenu caecal dans le côlon proximal lors de production de fèces dures, permettant une absorption de l'eau et d'un transit rapide lors de l'élaboration des caecotrophes. Si ces vitesses différentes dans les transits permettaient d'expliquer le contenu plus ou moins aqueux du côlon, elles n'expliqueraient nullement la différence des granulométries des fèces. Or nous avons mis en évidence que les deux types de fèces sont bien produits à partir du même matériel caecal. Il convenait donc de rechercher le déterminisme du tri des particules.

Dès 1904, ELLIOTT et BARCLAY-SMITH, cités par LAPLACE (1978), avaient remarqué l'existence d'antipéristaltisme au niveau du côlon proximal. Puis, en 1972, BJÖRNHAG mettait en évidence un antipéristaltisme, au niveau du côlon proximal, qui sépare les phases solides et liquides. Lors de la traversée du côlon proximal, les particules de diamètre supérieur à 300 μ transitent intégralement, alors que les particules de taille inférieure à 100 μ passent pour une proportion de 14 % à 62 % seulement au cours du même trajet. L'activité antipéristaltique intéresse la région du côlon proximal possédant trois bandes d'haustrations. Mais comme nous l'avons déjà précisé, au paragraphe 2.2. il peut aussi exister un tri de particules, sans la présence du côlon proximal après un temps voisin de 7 mois.

A la même époque, (1972), PICKARD et STEVENS, en utilisant des indicateurs de vitesse de transit marquant spécifiquement les phases solides ou liquides, ont confirmé, chez le lapin placé en expéri-

mentation chronique, qu'il y a un net reflux des liquides depuis le côlon proximal vers le caecum. Ce reflux liquide entraîne vers le caecum les particules fines en suspension. Ces mêmes auteurs ont observé, par des techniques radiographiques, la réalité de ce reflux. Nous avons pu, nous-même, à la même époque, avec la collaboration de BEZILLE et DEMAUX (travail non publié), suivre le transit de bouillie barytée en utilisant la télécinématographie. L'envahissement du caecum, à partir de l'iléon, se fait en quelques secondes (20 à 30), une faible fraction quitte le caecum en direction du côlon proximal et retourne presque aussitôt dans le caecum. Des conclusions identiques ont été proposées par LENG et HÖRNICKE (1974).

Enfin, JILGE (1980) a pu démontrer, par l'étude des vitesses de transit et de la répartition le long du tube digestif de particules solides, que ce tri s'effectue au niveau du côlon proximal. Cet auteur constate que des particules de styrol sphérique de taille 100-200 μ et 800-1 000 μ , de densité $d = 1.065$, sont retrouvées en concentration très différente dans les caecotrophes et les fèces dures. De manière évidente, les caecotrophes sont considérablement plus riches en particules fines que les fèces dures.

Il restait à étudier le déterminisme de l'apparition de cet antipéristaltisme et de son extinction. Dans ce sens, RUCKEBUSCH et FIORAMONTI (1976), ont émis l'hypothèse que le fusus coli serait le pacemaker de cette motricité particulière. Leur travail reposait sur une étude anatomique de AUER (1925) qui assimilait le fusus coli à un sphincter.

De même l'activité du fusus coli suit celle du côlon proximal et décroît lors de l'élaboration des caecotrophes comme l'ont montré CORPET et LAPLACE (1976), dans le cas d'animaux libres de leur comportement. Selon ces auteurs, l'intensification de l'activité du fusus coli précède d'environ une heure l'émission des fèces dures.

De façon à mettre en évidence le rôle exact du fusus coli, RUCKEBUSCH et FIORAMONTI (1976) ont placé ce segment intestinal en position de "caecum" en abouchant le côlon proximal en aval du fusus coli. Dans un premier temps, leurs animaux sont implantés avec des électrodes, de façon à enregistrer la motricité du côlon et du fusus coli, puis l'opération illustrée ci-dessus est réalisée. La section du côlon à proximité du fusus coli est suivie par une baisse importante des activités à ondes lentes sur le même côlon proximal, alors que la motricité du côlon distal est inchangée. Le fusus coli serait donc le "pace maker" de cette activité lente sur le côlon proximal. L'activité antipéristaltique permettrait de "préparer" les matériels nécessaires à l'élaboration des deux types de fèces. Pour ces auteurs il resterait à expliquer la dynamique de la ségrégation des fèces dures et des caecotrophes.

Nous avons, dans cet esprit, GALLOUIN (1981), réalisé trois expériences complémentaires, visant à perturber, gravement ou faiblement, la motricité du côlon pour en étudier les répercussions sur la dualité d'excrétion fécale. Si le fusus coli prépare les

matériels constituant les fèces, son ablation devrait supprimer la formation des caecotrophes. Il s'agit d'abord d'une section et d'une restauration immédiate par suture termino-terminales en amont ou en aval du fusus coli, ou de l'ablation totale du fusus coli. Cette dernière opération est particulièrement périlleuse pour le lapin, puisque c'est à cet endroit que se divisent les artères mésentériques.

Dans l'ensemble, la récupération est rapide. Le retour à un transit normal est très variable selon la qualité de la suture, mais ne dépend pas du type d'opération réalisée. Les lapins sont conservés pendant un mois environ et sacrifiés pour réaliser les autopsies. En règle générale, il y a toujours une dilatation importante de la partie de l'intestin qui se trouve en amont de la suture. Les fèces émises sont très irrégulières, parfois elles sont de petite taille mais ressemblent à des fèces dures typiques, parfois elles sont plus aqueuses et de grande taille. On trouve parfois des caecotrophes plus ou moins typiques dans les plateaux des cages à métabolisme et, assez souvent, du mucus en perles. A l'autopsie, réalisée en fin de matinée, on constate la présence de mucus ou de caecotrophes typiques mélangés à des aliments au niveau de l'estomac. Quelques animaux ont été observés à l'aide d'un circuit de télévision montrant qu'ils pratiquent le comportement de caecotrophie dans la matinée. Enfin, signalons que la plupart des lapins opérés continuent à prendre du poids.

Les résultats de cette expérience confirment donc en partie ceux de RUCKEBUSCH et FIORAMONTI (1976). Comme ces auteurs, nous ne pouvons pas affirmer que la présence du fusus coli soit indispensable à l'élaboration des caecotrophes puisque son excrèse ne supprime pas la dualité de l'excrétion fécale. Une section, au milieu du côlon proximal, produit d'ailleurs le même effet.

L'entérectomie, en coupant les plexus intramuraux de MEISSNER et d'AUERBACH, doit abolir totalement "l'ordre" d'antipéristaltisme, s'il existe, et dans ce cas, il ne devrait y avoir aucune formation de caecotrophes, ou bien cet ordre ne chemine pas par les plexus sensitifs et moteurs. Nous avons pris soin de sectionner également les vaisseaux sanguins qui cheminent le long de l'intestin. On sait que le système nerveux extrinsèque de l'intestin chemine le long des artérioles mésentériques. Dans ce cas encore "l'ordre" est bien supprimé.

De plus, comme nous l'avons indiqué au chapitre 2.2., le côlon distal peut permettre l'élaboration des caecotrophes, dans ce cas, le fusus coli est en amont du lieu de la production. Son rôle comme "pace maker" éventuel devient nul. On peut donc admettre que le fusus coli a un rôle bien faible dans l'élaboration des caecotrophes.

L'antipéristaltisme existe pourtant, puisque de nombreux auteurs l'ont vu et enregistré, mais son origine n'est pas encore mise en évidence. Remarquons ici que s'il est possible d'établir des corrélations entre motricité colique et apparition des caecotrophes, il faut établir, également, les liens de dépendance entre cette motricité et la sortie du mucus. Rien ne prouve, en effet, que la motricité commande cette sortie, les deux phénomènes pouvant obéir au même ordre mais rester indépendants.

3 - INTERET NUTRITIONNEL DE LA CAECOTROPHIE

Rappelons que les auteurs anciens ont considéré, jusqu'à MOROT (1882), que le lapin est un ruminant. Pour eux, l'intérêt de la caecotrophie était donc celui de la rumination. Il est clair que, depuis 1882, la caecotrophie est apparue comme une composante du comportement alimentaire, le caecotrophe étant considéré comme un aliment. D'après LE MAGNEN, on peut définir le comportement alimentaire comme étant "l'ensemble des actes de l'animal par lequel il ingère des substances propres à satisfaire ses besoins organiques et refuse les substances non alimentaires ou toxiques." Pour que le comportement de caecotrophie soit considéré comme une composante du comportement alimentaire, il faut tout d'abord prouver que la pelote stercorale ou caecotrophe est bien un aliment. Il faudra ensuite démontrer que ce comportement se reproduit d'une façon répétitive et non occasionnelle.

EDEN A. (1940) a fait l'analyse des caecotrophes et trouve que leur composition est très voisine de celle du contenu caecal et, pour cette raison, il leur donne le nom de caecotrophes.

De nombreux auteurs, dont PROTO (1965), ou BATTAGLINI (1968) insistent sur leur grande richesse en matière azotées

	HERNDON ET HOVE 1955		BATTAGLINI 1968			PROTO 1965	
	F.D.	F.M.	Aliment	F.D.	F.M.	F.D.	F.M.
H ₂ O	-	-	12	36	67	40,1	70,7
Mat. azotées brutes	14,8	41,86	16	18	43	10,7	32,3
Ext. Ethéré	2,69	3,39	3,5	1,3	1,4	2,7	2,2
E.N.A.	-	-	61	40	30	-	-
Cellulose Wende	36,9	25,7	11,6	21,5	10	51,1	28,5
Cendres	14,8	14,3	7,6	19	16	5,2	7,9

COMPOSITION DES FECES DURES (F.D.) ET CAECOTROPHES (F.M.)
EXPRIMEE EN POUR CENT DE LA MATIERE SECHE

Du tableau ci-dessus, nous pouvons tirer les remarques suivantes : les caecotrophes sont riches en matières azotées, en eau, et pauvres en "celluloses". Ils peuvent donc être considérés comme un véritable aliment. Les caecotrophes sont également riches en vitamines.

Le travail de KULWICH et al. insiste sur la richesse des caecotrophes en vitamines.

COMPARAISON DE LA TENEUR EN VITAMINES
DES FECES DURES (F.D.) ET DES CAECOTROPHES (F.M.)

(en mg par g. de matière sèche)

KULWICH et al. 1953

VITAMINES	FECES DURES	CAECOTROPHES
Niacine	39,7	139,1
Riboflavine	9,4	30,2
Ac. pantothénique	8,4	51,6
Vitamine B 12	892,0	2 933,0

De ce tableau, il ressort que les caecotrophes contiennent environ 4 fois plus de niacine et de riboflavine que les fèces dures, 6 fois plus d'acide pantothénique et deux fois plus de vitamine B 12. Il est vraisemblable que d'autres vitamines sont encore synthétisées par les microorganismes et qu'elles se retrouvent donc dans les caecotrophes. C'est d'ailleurs vrai pour la vitamine K (PORTIER et RANDOIN, 1920 - OLCESE et al. 1948). Il est intéressant de remarquer que, du fait de l'ingestion des caecotrophes, le lapin se met à l'abri des avitaminoses. Il est cependant vrai que, dans certains cas, la production est insuffisante : le lapin doit trouver alors les vitamines dans son régime. C'est le cas de la vitamine B 6 ou Pyridoxine dont la production couvrirait 1/3 des besoins. HERNDON et HOVE (1955) ont reproduit un tableau clinique typique d'avitaminose B 6, avec apparition d'anémie, acrodynie, et excrétion d'acide xanthurénique chez des lapins alimentés à l'aide d'un régime carencé en vitamine B 6.

3.1. Origine des matières azotées des caecotrophes

Des acides aminés intéressants sont synthétisés par la flore du gros intestin (caecum et côlon proximal). BONNAFOUS et RAYNAUD (1968) ont estimé, par comptage, que le caecum renferme 14×10^{11} microorganisme par gramme de matière sèche. Des travaux ultérieurs

confirment bien ces chiffres, qui peuvent néanmoins varier facilement du simple au triple. Le livre de DUCLUZEAU et RAIBAUD (1979) reprend la plupart de ces travaux. Nous ne pensons donc pas nécessaire d'analyser ici les publications scientifiques qui traitent de ces problèmes.

Les acides aminés peuvent être synthétisés à partir des copules hydrocarbonnées détachées par les microorganismes eux-mêmes à partir des restes de la cellulose en voie de dégradation. Rappelons, en effet, que seuls les microorganismes cellulolytiques sont capables de scinder les liaisons β 1-4 glucosidiques qui se rencontrent dans les molécules de cellulose. Cette digestion de la cellulose est, curieusement chez une espèce herbivore, limitée. ROSSILET (1977) estime à 7 ou 8 % la fraction de cellulose brute digérée par le lapin.

Les acides aminés peuvent aussi être synthétisés à partir de l'azote non protéique (NH_3 - Urée) qui peut se trouver dans le caecum. L'importance de cette production est intéressante : les caecotrophes renferment deux à trois fois plus de chacun des acides aminés présents que les fèces dures. Toutefois, les synthèses bactériennes sont insuffisantes pour combler un déficit en certains acides aminés soufrés (méthionine) quand il existe. La caecotrophie ne permet pas, à elle seule, d'assurer une auto-supplémentation en acides aminés facteurs limitants.

Le comportement de caecotrophie permet, par contre, de réaliser une supplémentation non négligeable en acides aminés banaux qui pourront être hydrolysés et absorbés après recyclage dans les portions antérieures du tube digestif. L'absorption de ces acides aminés est d'ailleurs partiellement possible déjà au niveau du côlon proximal et du côlon distal. En accord avec LEBAS (1980) et les travaux de ROSSILET (1977), on peut donc dire que "si le lapin valorise mal la cellulose, il valorise bien l'azote. Il est logique de penser que c'est la nutrition azotée du lapin qu'il convient maintenant de travailler pour améliorer les performances alimentaires du lapin. Pour les travaux conduits dans cette voie, il conviendra en particulier de déterminer les interactions entre acides aminés qui obligent encore à maintenir certaines normes pratiques nettement au-dessus du besoin strict". Dans des conditions extrêmes de régimes carencés en protéines tels qu'on les distribue dans les élevages familiaux, le comportement de caecotrophie peut permettre une auto-supplémentation protéique. Cet apport peut également exister dans les conditions naturelles et varier en fonction des saisons et par conséquent des disponibilités alimentaires. C'est ainsi que MYERS (1955) indique que le lapin de garenne ingère plus de caecotrophes durant l'été, période pendant laquelle les aliments sont relativement rares, que pendant l'hiver, où la flore est plus abondante en raison de l'humidité. (N.B. la flore est plus abondante l'hiver car il s'agit de régions sub-désertiques de l'Australie.

3.2. Apport énergétique des caecotrophes

Nous avons pu, grâce à la collaboration de Madame CHARLET-LERY,

nous faire une idée de leur valeur énergétique par mesure à la bombe calorimétrique. Leur valeur énergétique brute est de 4,1 Kcal/g/M.S. La masse quotidienne totale ingérée, très variable, est comprise entre 15 et 60 g. de produits frais. L'énergie brute ingérée, grâce aux caecotrophes, est donc elle-même comprise entre 28 et 120 Kcalories. En accord avec les travaux de MAC EWEN et HEATH (1973), la valeur du métabolisme de base est de 53,1 Kcal/kg/jour (17°C). Le comportement de caecotrophie couvrirait donc, dans les meilleures conditions, la moitié du métabolisme basal d'un lapin de 4 kg. En fait on peut estimer que la caecotrophie apporte moins de 10% du métabolisme de base. En réalité, ce calcul est fallacieux car les caecotrophes ne sont pas utilisés avec un rendement de 100 p. 100. (aucun travail, à l'heure actuelle, ne permet de préciser quelle est la digestibilité vraie des caecotrophes). En effet, après leur ingestion, ils séjournent dans l'estomac pendant plusieurs heures. Ils sont stockés, au-dessus des aliments, dans le fundus. L'estomac secrète pratiquement de façon continue (BEAUVILLE et RAYNAUD, 1963) et le pH, selon ces mêmes auteurs est compris entre 1 et 2. Le pH interne de chaque caecotrophe est beaucoup plus près de la neutralité. Selon les travaux de GRIFFITHS et DAVIES (1963), grâce à leur pouvoir tampon phosphorique, le pH interne est compris entre 6 et 6,5. Dans ces conditions, les microorganismes peuvent encore avoir une activité biologique importante et, selon ces mêmes auteurs, les lactobacilles (douteux) et les stéptocoques produisent, par exemple, de l'acide lactique.

Les travaux de HÖRNICKE et MACKIEWICZ (1976) présentent une hypothèse explicative de la formation de l'acide lactique au niveau de l'estomac du lapin. Les caecotrophes ont une activité amylolytique intense. L'amylase sortirait des caecotrophes, par diffusion à travers la pellicule de mucus, et décomposerait l'amidon alimentaire en glucose. Par un autre phénomène de diffusion, le glucose pénétrerait dans les caecotrophes où il serait transformé en acide lactique. Par la suite, lors de la vidange de l'estomac, qui commence au moment où le lapin recommence à manger, l'acide lactique serait absorbé par l'intestin grêle et utilisé à des fins métaboliques. Il existerait d'ailleurs un véritable cycle entérohépatique de l'acide lactique selon les travaux de MAHBOUB (1968).

La digestion caecale et colique, de même que l'ingestion des caecotrophes apporte certainement de l'acide lactique sous ses deux formes, dextrogyre ou levogyre. Il est encore difficile de préciser quelle est la proportion de lactate apportée au niveau gastrique par la présence des caecotrophes comparée au lactate directement absorbé au niveau caecal que l'on peut donc, par la suite, doser au niveau sanguin.

3.3. L'apport d'eau des caecotrophes

Les analyses nous montrent que les caecotrophes contiennent 70 % d'eau environ. La masse totale des caecotrophes permet donc, au maximum, de recycler environ 45 g d'eau de boisson par jour chez

un lapin adulte. Dans des conditions particulièrement dures, (climat sub-désertique), ce recyclage n'est pas négligeable. Notons, de plus, que le lapin en liberté (lapin "physiologique") vit, pendant la journée où les températures sont élevées, dans des terriers. Les gaz expirés sont riches en eau qui reste dans l'atmosphère du terrier et limite ainsi les pertes hydriques. MYERS (1955) déjà cité, souligne que le lapin européen (*Cuniculus oryctolagus*), introduit dans des régions sub-désertiques de l'Australie, passe beaucoup plus de temps à la caecotrophie au cours des mois secs et chauds, pendant lesquels la nourriture verte se fait rare. La caecotrophie permet donc une épargne de l'eau. Notons à ce sujet que le lapin est remarquablement résistant à la privation d'eau : les travaux de CIZEK (1961) démontrent que le lapin supporte très bien le jeûne alimentaire et hydrique pendant 7 jours au moins. Il existe d'ailleurs une relation évidente entre comportement alimentaire et prise hydrique : la privation d'eau se traduit par une baisse de 70 % de l'ingestion d'aliment dès le premier jour de privation d'eau. Des travaux personnels conduits avec la collaboration de JOUGLAR (1980) ont d'ailleurs été entrepris pour préciser certains de ces points.

Cette revue bibliographique, volontairement limitée à l'essentiel, concernant l'intérêt nutritionnel de la caecotrophie, laisserait penser que ce comportement est absolument indispensable à la survie du lapin et des autres espèces qui la pratiquent.

En fait, son importance nutritionnelle est encore très mal connue par suite du défaut d'étude systématique et quantitative, avec des régimes différents et sous des conditions d'ambiance variées.

3.4. Effets de la privation prolongée de la caecotrophie avec la croissance et l'ingestion alimentaire

Dans son mémoire, MOROT (1882) rapporte qu'un lapin est mort, au bout d'un mois, de privation de caecotrophie. Il est vrai que l'animal était fixé par les oreilles dans lesquelles passait un lien de façon à lui interdire de baisser la tête pour chercher les caecotrophes à l'anus. Depuis cette époque, beaucoup d'auteurs ont placé des colliers à des lapins de façon à leur interdire le comportement et afin de récupérer des caecotrophes pour en faire l'analyse.

A notre connaissance, aucun travail systématique n'avait été conduit jusqu'alors et le problème du caractère indispensable de la caecotrophie restait posé. Il convenait d'entreprendre des expériences pour connaître les répercussions comportementales et métaboliques de cette privation.

C'est ce que nous avons fait en imposant le port d'un collier par des lapins pendant 45 jours pour les uns et 120 pour les autres.

La suppression totale et prolongée de la caecotrophie n'est pas incompatible avec la survie des lapins, contrairement à l'opinion avancée par MOROT en 1882, puisque nos animaux ont vécu de

façon sensiblement normale pendant 45 et 120 jours.

A la suite du jeûne stercoral prolongé, THACKER et BRANDT (1955) avaient conclu à l'absence de modification de la digestion de la cellulose. Nous constatons cependant des perturbations des métabolismes des acides gras volatils : le taux d'acide acétique et propionique caecal est plus élevé dans cette expérience chez les lapins soumis au jeûne stercoral que chez les témoins. Ce résultat est en accord avec ce qui avait été mis en évidence en 1971 (LE BARS, DEMAUX, GUEMON) : le contenu du caecum est plus riche en acides gras volatils totaux chez des lapins soumis au jeûne stercoral.

Une explication de ce fait expérimental est très difficile à donner car il y a plus de raisons pour que l'inverse se produise. Nous retiendrons deux arguments :

- a - En effet, on admet que le recyclage d'une partie des aliments sous forme de caecotrophes a pour conséquence de réensemencer le tube digestif, donc de maintenir constant le taux et les espèces de microorganismes présents dans le caecum et le côlon. Or ce sont ces microorganismes qui produisent les acides gras volatils. Il est donc logique de penser que la suppression de la caecotrophie, en abaissant les taux de microorganismes, devrait également abaisser les concentrations en acides gras volatils.
- b - De plus, il a été démontré de façon évidente, grâce aux travaux de LAPLACE, LEBAS, RIOPEREZ (1974), mêmes auteurs, (1975), et surtout LAPLACE et LEBAS (1975b) que l'ingestion des caecotrophes est responsable d'un allongement de 3 à 4 heures du temps de rétention moyen des aliments dans le tube digestif. Parfois même ce temps peut atteindre 7 heures. Il est clair que ce ralentissement est favorable aux processus de digestion et surtout aux phénomènes microbiens. Il est de nouveau évident, dans ces conditions, que la caecotrophie doit favoriser une élévation du taux des A.G.V. et non une diminution. Notons encore que si le lapin, en raison de la caecotrophie, a été comparé à un "pseudoruminant", la signification de la rumination est tout autre puisqu'elle raccourcit, au contraire, le temps de rétention dans le rumen. Les travaux de BOST et al (1968) démontrent que l'inhibition de la rumination améliore la dégradation en A.G.V. et l'utilisation des aliments. Il en est donc de même chez le lapin.

Nous avons noté la remarquable stabilité de la composition des caecotrophes en ce qui concerne l'azote total et la matière organique. Ce résultat concorde avec celui de PROTO (1967) obtenu sur des lapins nourris exclusivement d'aliments concentrés et soumis au jeûne stercoral.

Par contre les caecotrophes obtenus sur nos lapins sont plus riches en matière sèche que ceux de lapins témoins. Ce qui semble indiquer une perturbation du métabolisme de l'eau. Nous avons, en fin d'expérimentation, prélevé les glandes surrénales, le rein,

le foie, pour les soumettre à l'examen histologique. Au niveau hépatique, on observe des images d'imbibition hydrique des hépatocytes. Le rein présente des images d'hyperactivité de filtration, ce qui est confirmé au niveau de la surrénale, qui présente une zone glomérulée en hyper-activité. L'ensemble de ces observations traduirait bien une perturbation du métabolisme de l'eau.

En résumé, nous pouvons dire que la privation prolongée de la caecotrophie :

- . est compatible avec la survie du lapin,
- . n'empêche pas la croissance totalement, mais la freine,
- . entraîne des modifications des taux sanguins des acides lactique, acétique, propionique, et butyrique qui pourraient être la traduction de perturbations de la motricité ou/et des fermentations microbiennes, tant au niveau de l'estomac que du caecum,
- . modifie les teneurs en eau des caecotrophes, ce qui semble être la conséquence d'une perturbation du métabolisme de l'eau.

L'ensemble de ces perturbations sont sans doute la cause de la diminution de la croissance des lapins privés de caecotrophes pendant une longue période.

DUREE DE RECYCLAGE DES CAECOTROPHES DANS LE CAS DE JEUNE ALIMENTAIRE : LE LAPIN DEVIENT-IL COPROPHAGE ?

Nous avons pu observer, de façon constante, que l'élimination des fèces dures est nettement inférieure à la normale et se tarit très rapidement à la suite de la mise à jeun et, en particulier, après la pose des colliers, qui semble déterminer une vidange du tube digestif. Mais les lapins peuvent produire des caecotrophes pendant 8 jours.

Ces résultats nous amènent à poser les questions suivantes :

- a - Le jeûne a-t-il pour conséquence un arrêt du transit ?
Ce qui expliquerait que l'on ne retrouve pas de fèces dures.
- b - ou bien, le lapin soumis à un jeûne alimentaire et non contraint par un collier, recycle-t-il une grande quantité de matière sèche sous forme de caecotrophes, ce qui lui permet d'épargner ainsi une quantité appréciable de nutriments ?

Pour répondre de façon évidente à ces questions il faudrait suivre les transits respectifs des deux types de fèces. On sait, toutefois, grâce aux travaux de LE BARS, MOLLÉ, SIMONNET (1957), que l'activité motrice peut être fortement stimulée par la prise d'un repas. Il est vrai que ces repas sont réalisés après un apprentissage des lapins et que, dans ce cas, il y a une part de

stimulation "psychique" non négligeable. Des travaux plus récents de CORPET et LAPLACE (1976) confirment ceux des précédents auteurs ; les mesures étant effectuées sur des lapins alimentés naturellement, la stimulation de la motricité due au repas est toutefois plus faible. Mais, à l'inverse, le jeûne alimentaire ne supprime pas non plus la motricité. Les expériences de FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1974) ont montré qu'un jeûne de 48 heures ne modifie ni le nombre, ni la durée des périodes de caecotrophie. Notre deuxième hypothèse est vraisemblable : le lapin, soumis au jeûne alimentaire seul, recyclerait une grande quantité de matière sèche pour en faire des caecotrophes, donc un aliment, et éviter ainsi de perdre inutilement ses nutriments. Il faudrait, bien sûr, vérifier cette hypothèse par une expérimentation appropriée.

Une expérience a été conduite pour essayer de répondre à l'hypothèse ci-dessus et pour savoir si le lapin soumis à un jeûne sévère ingère également ses fèces dures et devient ainsi coprophage, comme l'écrivait MOROT en 1882. "Cette ingestion des crottes, limitée, partielle, acte habituel à tous les lapins domestiques (la caecotrophie) est bien différente de l'ingestion des crottes, illimitée, exagérée, extraordinaire, que ces animaux effectuent lorsqu'ils n'ont pas d'aliments à leur disposition pendant un temps plus ou moins long. Celle-ci peut apparaître à tous les instants du jour et de la nuit ; elle a lieu pour toutes les crottes, pelliculées (caecotrophes) et non pelliculées sortant du rectum pendant la durée du jeûne".

Nous avons placé des lapins de telle façon qu'il puissent éventuellement récupérer toutes les fèces qu'ils produisent pendant toute la durée du jeûne alimentaire. Ils ont émis des fèces dures le premier jour du jeûne. Ces fèces ont été laissées à la disposition des lapins qui n'y ont pas touché pendant les 8 jours de l'expérience. On peut donc affirmer, qu'après 8 jours de jeûne alimentaire total, les lapins ne sont pas coprophages. La vidange de l'intestin et sa vacuité se traduisent par un arrêt du transit, il n'est pas étonnant que ce fait ait pu induire MOROT en erreur.

Au terme de ce chapitre 3 on peut donc s'interroger sur l'intérêt nutritionnel réel de ce comportement de caecotrophie. En fait, il est beaucoup plus important que ne le laisse supposer cet exposé, volontairement limité à l'étude comportementale et au déterminisme de la formation des caecotrophes. Pour plus de précisions nous renvoyons le lecteur au très complet exposé de NORDIO-BALDISSERA publié à l'occasion du IIème Congrès Mondial de Cuniculture qui s'est tenu à Barcelone en Avril 1980 et aux articles de SALSE (1983) et de LEBAS (1983) qui dégagent davantage les aspects alimentaires et nutritionnels.

CONCLUSION

Le comportement alimentaire du lapin est largement dominé par le phénomène de caecotrophie. Cette particularité nutritionnelle permet de comparer cet animal à un pseudoruminant. Comme les ruminants, grâce à l'action de la micropopulation du caecum et du côlon il utilise ses aliments avec un bon rendement. De plus il profite des synthèses vitaminiques en ingérant ses caecotrophes. Le cheval, animal herbivore, a une organisation anatomique comparable à celle du lapin, mais, il ne réingère pas ses excréments et il est, par conséquent, assez dépendant de son apport vitaminique.

On peut également émettre une hypothèse, non encore vérifiée, relative à la signification nutritionnelle de ce comportement.

La caecotrophie a été décrite chez le lièvre (MOROT, 1882). Depuis cette époque, elle a été observée chez le castor du Rhône par R.P. RICHARD, 1959, un primate = le Lépilemur de Madagascar par CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK en 1971, chez le Lemming de Scandinavie et le Chinchilla par BJÖRNHAG et SJÖBLOM en 1977. Elle est également décrite chez un marsupial *Phascolarctos cinereus* par MISICHIN (1937) et un Insectivore dépourvu de caecum par CROWCROFT en 1952. (In HLADIK et al - 1971). A part cette dernière espèce, il est remarquable de constater que tous les animaux cités sont caractérisés par un régime alimentaire très voisin. Ce régime est de type herbacé ou foliacé, donc pauvre en énergie et riche en fibres. Pour certaines espèces comme le Lépilemur, le régime est très spécifique : il est composé des feuillages de deux Didiéracées du genre *Alleandria*. Le Koala est dans la même situation vis-à-vis de certaines espèces d'*Eucalyptus* qui poussent sur la côte est de l'Australie. Le castor du Rhône a un régime également herbivore et le Père RICHARD souligne qu'il recherche de préférence certaines Salicacées.

Il est donc intéressant de faire cette première remarque : la caecotrophie est réalisée par des herbivores au régime particulier et très riche en fibres. Deuxième remarque : tous ces animaux sont de moeurs nocturnes ou crépusculaires. Ils vivent tous dans des abris construits ou spécifiques (certains arbres seulement pour le Lépilemur ou le Koala). La période de caecotrophie se produit toujours le matin chez toutes ces espèces.

La caecotrophie ou caecophagie peut avoir encore une autre signification. Les animaux herbivores peuvent être mis en présence, lors de leur prise alimentaire, avec des plantes toxiques. La caecotrophie, par sa nature, ou par la présence des bactéries qu'elle apporte, peut avoir un rôle de détoxification. PESSON (1980) insiste sur ce point dans une revue générale consacrée aux insectes. "La sélection par les insectes phytophages de plantes-hôtes ayant une certaine parenté botanique (instinct botanique) serait essentiellement conditionnée par la présence ou l'absence de composés chimiques spécifiques (glucosides,

alcaloïdes, terpènes, etc.) .. Cette complexité des rapports plante-insecte conduit à rechercher les bases explicatives de cette co-évolution, sorte d'équilibre entre une stratégie de défense chimique des plantes à l'égard des herbivores et les réponses adaptatives des insectes à l'encontre de ces armes chimiques".

Biologiquement le comportement de caecotrophie serait donc une adaptation parfaite à des conditions alimentaires très particulières. C'est peut être ce fait qui permet au lapin sauvage de se développer si facilement dans le milieu extérieur. Le phénomène était d'ailleurs connu depuis la plus haute antiquité puisque PLINE l'ANCIEN rapporte que les habitants des îles Baléares demandèrent à Jules Caesar d'envoyer les légions romaines pour lutter contre ce prédateur.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUFFRAY P., CALLOUIN F. (1971) - Obésité et hyperstéatose hépatique provoquée par injection de 6 hydroxy-dopamine au niveau du cerveau de l'oise. Xème Congrès International de Zootechnie. VERSAILLES - Juil.1971
- ALDROVANDI U. (vers 1553) - De quadrupedibus digitatis viviparis. BONONIAE, Ed. de 1645 DE CUNICOLO p. 384.
- ANDREOZZI Giuliana, PROTO V. (1976) - Anatomie microscopica del Cieco e del colon di coniglio. Acta. Med. Vet, 22, 3-18
- ARVY I. et MORE J. (1974) - Atlas d'Histologie du Lapin. Maloine, Paris, 308 pages.
- AUER J. (1925) - Fusus coli of the Rabbit. Proc. Soc. exp. Biol.Med. 22, 301-303.
- BACQUES Claude, DEMIGNE C., et VAITON Christiane (1970) Influence de la ligature du canal pancréatique et de la caecumectomie sur l'excrétion fécale des lipides chez le Lapin. Soc.Biol.LYON 11 Mai 1970.
- BACQUES C. et PERRET J.-P. (1971) - Modifications apportées par la caecumectomie à la répartition et à la nature des constituants lipidiques du contenu digestif du Lapin. Ann.Biol.anim.Bioch.Biophys 11, 113-127.
- BAILE C.A. (1968) - Regulation of food intake in ruminants. Fed. Proc., 27, 1361-1366.
- BALINSKA H. (1967) - Studies on feeding behavior in Rabbits - Activas nervosa superior (Praha) 9-(1) - 11-18.
- BEAUVILLE M. et RAYNAUD P. (1963) - Recherches sur l'activité peptique du contenu stomacal du Lapin pendant le nyctémère. J.Physiol.55, 625-629.
- BEZILLE P., GALLOUIN F., LE BARS H. (1973) - Réalisation d'anus artificiels chez le Lapin : mise en évidence du déterminisme et étude du rythme nycthémeral de la caecotrophie. Ann.Biol.anim.Bioch.Biophys.13, 710-711.
- BJÖRNHAG G. (1972) - Separation and delay of contents in the rabbit colon. Swedish J. agric.Res. 2, 125-136.
- BJÖRNHAG G. and SJÖBLOM L. (1977) Demonstration of coprophagy in some rodents. Swedish J. agric. Res. 7, 105-113.
- BONNAFOUS R. (1973) - Quelques aspects de la physiologie colique en relation avec la dualité de l'excrétion fécale chez le lapin. Thèse Doctorat es Sciences - TOULOUSE n° 528 - 309 p. (419 réf.).
- BONNAFOUS R. et RAYNAUD P. (1963) Recherches sur le rythme nycthémeral 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. et Raynaud P. (1967) Recherches sur le rôle du colon dans la dualité de l'excrétion fécale du Lapin. Arch.Sc.Physiol.; 21,261-279.

BONNAFOUS R. et Raynaud P. (1966) - Recherches sur la sécrétion du mucus par un segment de colon isolé chez le Lapin domestique. Arch.Sc.Physiol. Vol.XX(n°2) p.181-187.

BOST Y, Mc CARTHY L.E. COLBY E.D., BORISON H.C. (1968) - Rumination in sheep : effects of morphine, deslanoside and ablation of area postrema. Physiol. Behav 3, 877-881.

BUFFON (Leclerc de) G.-L. et DAUBENTON (1980) - Histoire naturelle, générale et particulière avec la description du cabinet du Roi . A Paris l'Imprimerie Royale, 6, 246-302.

CAMILLERI M., MURPHY R., CHADWICK V.S. (1980) - Dose related effects of chenodeoxycholic acid in the rabbit colon. Dig.Dis.Sci.(6), 443-438.

CAMPER P. (1803) - Oeuvres qui ont pour objet l'histoire naturelle, la physiologie et l'anatomie comparée. Paris t. 3, p.49 An XI chez H.J. JANSEN, rue des Postes n°6.

COLIN G. (1871) - Physiologie comparée des animaux - Ed.Baillièrè (Paris) - 2e Ed.(1) p.757.

CORPET D., LAPLACE J.-P. (1976) - Motricité iléo-caeco-colique et dualité de l'excrétion fécale chez le Lapin. Ann.Zootech., 25, 149-153.

CIZEK J. (1961) - Relationship between food and water ingestion in the rabbit Am J. Physiol. 201(A), 557-566.

DAUBENTON L.J.M. (1768) - Mémoire sur la rumination et sur le tempérament des bêtes à laine. Histoire de l'Académie Royale des Sciences 389-398.

DEMAUX G., GALLOUIN F., GUEMON L., PAPANTONAKIS C. (1980) - Effets de la privation prolongée du comportement de caecotrophie. Reprod.Nutr. Dév.20 (5 B). 1651-1659.

DU CLUZEAU R. et RAIBAUD P. (1975) - Ecologie microbienne du tube digestif I.N.R.A. Actualités Scientifiques et Agronomiques. MASSON (Paris) 95 p. (60 réf.).

DUVERNEY J.C. (1761) - Oeuvres anatomiques. A Paris chez Ch.Antoine JOMBERT Librairie du Roi rue Dauphine, à l'image de Notre-Dame Tome 2, Observations sur l'estomac des Animaux p.434 - 445.

EDEN A. (1940) - Coprophagy in the rabbit - Origin of "Night" Faeces April 20, Vol. 145, 628-629.

EDEN A; (1940) - Coprophagy in the Rabbit Jan.6 vol.145.

ELLIOTT T.R., BARCLAY-SMITH E. (1904) Antiperistalsis and other muscular activities of the colon. J.Physiol.London.31, 272-304. Cités par LAPLACE (1978).

FAURE J., (1963) - Le sommeil "paradoxal" du Lapin dans ses aspects anatomo-fonctionnels et hormonaux (LYON, 1963) Ed, C.N.R.S. 1965.

- FAURE J., VINCENT J.D., (1964) - Bulbe olfactif chez le Lapin au cours de la veille et du sommeil - C.R. Soc. Biol. CLVIII (3), 515-519.
- FAURE J., VINCENT J.D., BENSCH Cl. (1967) - Sur des relations observées entre sommeil, rythmes alimentaires et état hormonal. Cah.Nutr.et diététiques 1 (4), 19-32.
- FAURE J. M.A. (1968) - Etats de veille et de sommeil dans la régulation neuro-endocrinienne. Extraits des actualités neurophysiologiques. Ed. Masson Paris.
- FIORAMONT J., RUCKBUSCH Y. (1974) - La motricité caecale chez le Lapin 2) Variations d'origine alimentaire. Ann. Rech. Vét. 5; 201-212.
- FIORAMONT J. et RUCKEBUSCH Y. (1976) - La motricité caecale chez le Lapin. III. Dualité de l'excrétion fécale. Ann. Rech.Vétér. 7 (3), 281-295.
- GALLOUIN F. (1972) - Contribution à l'étude du comportement alimentaire Données sur les limites d'utilisation des recherches réalisées chez le Lapin. Thèse Doctorat en Biologie Humaine. BORDEAUX - Faculté de Médecine 1972 - n° 3 - 105 p. 138 réf.
- GALLOUIN F., DEMAUX G., LE BARS H. (1977) - A few aspects of the determinism of caecotrophy in the Rabbit. Vème Congrès International de Physiologie. JOUY-EN-JOSAS - Juillet 1977.
- GALLOUIN F., DEMAUX G., LE BARS H. (1978) - Le comportement de caecotrophie du Lapin. Cuniculture 5(5). 193-198 (50 réf.)
- GALLOUIN F., DEMAUX G., LE BARS H. (1979) - Déterminisme de la dualité de l'excrétion fécale chez le Lapin : effets de l'ablation totale du colon proximal. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys. 19 (3B) 975-981.
- GALLOUIN F., DEMAUX G. (1980) - Rôle du mucus dans la production de caecotrophes du Lapin. IIème Congrès International de Cuniculture. BARCELONE (ESPAGNE) 15.18 Avril 1980.
- GALLOUIN F. et FOCANT M. (1980) - Bases physiologiques du comportement alimentaire chez les Ruminants. Reprod. Nutr. Dévelop. 20 (5B), 1563-1614.
- GESNER C. (1602) - Historiae animalium, liber primus, de quadrupdibus viviparis. De Lepore p. 608. et p. 363. FRANCFORT 1602.
- CRIFFITHS M. et DAVIES D. (1963) - The role of soft pellets in the production of lactic acid. in the rabbit stomach. J.Nutr. 80, 171-180.
- HARDER W. (1949) - On the morphology and physiology of the caecum of rodents. Zoo. Anz. Supp. 14, 95-109.
- HARDER W. (1949) - Zurmorphologie und Physiologie des Blinddarmes des Nagetiere. Verh. Deutsch. Zool. Mainz. 2, 95-109.
- HAYWARD J.S. (1961) - The ability of the wild rabbit to survive conditions of water restriction. C.S.I.R.O. Wild. Res. 6, 160-175.

- 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.
- HERNDON J.F. and HOVE E.L. (1955) - Surgical removal of the cecum and its effects on digestion and growth in Rabbits. *J. of Nutrition* 1955, 57, 261-270.
- HETERINGTON A.W., RANSON S.W. (1940) - Hypothalamic lesions and adiposity in the rat. *Anat. Record.*, 78, 149-172.
- HLADIK C.M., CHARLES-DOMINIQUE P., Melle VALDEBOUZE P. DELORT-LAVAL J., FLANZY J. (1971) - La caecotrophie chez un Primate phyllophage du genre *Lepilemur* et les correlations avec les particularités de son appareil digestif. *C.R. Acad Sci.* 272, 3191-3194.
- HÖRNICKE H. et MACKIEWICZ A. (1976) - Production d'amylase, décomposition d'amidon et formation d'acides D et L lactique par les caecotrophes du Lapin. *Congrès International Cunicole. Comm. n° 56*.
- HORNICKE H. et BATSCH F. (1977) - Caecotrophy in rabbits. A circadian function. *J.Mammalogy*, 58, 240-242.
- HOTZEL (D) BARNES (R) (1966) - *Vitam. Horm.* 24, 115-171.
- HOVE E.L., COPELAND D.H. and SALMON W.D. (1954) - Choline deficiency in the rabbit. *J. Nutrition* 53-377.
- HUANG T.C., ULRICH H.E. and McCAY C.M. (1954) - Antibiotics, growth, food utilization and the use of chromic oxide in studies with rabbits. *J. Nutrition* 54, 621-630.
- JILGE B. (1974) - Soft Faeces excretion and passage time in the Laboratory rabbit. *Lab. anim.*, 8, 337-346.
- JILGE B. (1980 a) - Selective cumulation of small-sized marker particles during hard faeces excretion. *IIème Congrès Mondial de Cuniculture BARCELONE*, 15-18 Avril 1980.
- JILGE B. (1980 b) - The monophasic and diphasic pattern of the circadian caecotrophy rhythm. *IIème Congrès Mondial Cuniculture - BARCELONE*. 15-18 Avril 1980.
- JILGE B. (1983) - La caecotrophie circadienne du Lapin - Groupes d'étude des rythmes biologiques - 27-28 Janvier - Paris - 1p.
- JOSEPH S.A. et KNIGGE K.M. (1968) - Effects of V.M.H. lesions in adult and newborn guinea pigs. *Neuro-endocrinology*, 3, 309-331.
- JOLIVET E., LAPLACE J.-P. et 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.*, 21, 83-105.
- KANDATSU M., YOSHIHARA I. and YOSHIDA T. (1959) - Studies on cecal digestion, II Excretion of hard and soft feces and fecal composition in rabbits. *Jap. Journal Zootech. Sci*, 29 (6) 365.

KELLER A.D., NOBLE W. (1935) - Adiposity with normal sex function following extirpation of the posterior lobe of hypophysis in the dog. *Am. Physiol. Soc.*, 113, 79-80.

KON S.K. (1945) - Synthesis of vitamine by microorganismus of the alimentary canal. *Proc. Nutr. Soc.* 3, 217-229.

Kulwich r.;, STRUCLIA L. and PEARSON P.B. (1953) - The effect of Coprophagy on the excretion of B. Vitamins by the rabbit. *J. Nutrition* 49, 639-645.

LAPLACE J.-P., LEBAS F., RIOPEREZ J. (1974) - Le transit digestif chez le Lapin. 1) Utilisation du cérim 141 = étude méthodologique et description *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.

LAPLACE J.-P., et 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. (1978) - Le transit digestif chez les monogastriques. III Comportement (prise de nourriture, caecotrophie), motricité et transit digestifs, et pathogénie des diarrhées chez le Lapin. *Ann. Zootech.*, 27 (2), 225-265.

LAPLACE J.-P. et LEBAS F. (1977) - Le transit digestif chez le Lapin. VII Influence de la finesse du broyage des constituants d'un aliment granulé. *Ann. Zootech.*, 26 (3), 413-420.

LE BARS H., GUEMON L., DEMAUX G. (1971) - Production d'acides gras volatils dans le caecum de Lapin. *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.* 11, 301-302.

LE BARS H., MALRIEU F., TOURNIER F. (1973) - Influence de l'ablation du caecum sur le comportement alimentaire du Lapin. *J. Physiol. PARIS*, 67, 286-287.

LE BARS H., NITESCU R., SIMONNET (1953) - Recherches sur la motricité du rumen chez les petits ruminants. 2) Relation entre la motricité et la glycémie. *Bull. Acad. Vét.* 26, 351-359.

LEBAS F. (1980) - Les recherches sur l'alimentation du Lapin : évolution au cours des 20 dernières années et perspectives d'avenir. II Congrès Mondial de Cuniculture, Avril 1980.

LEBAS F. et LAPLACE J.-P. (1974) - Sur l'excrétion fécale chez le Lapin. *Ann. Zootech.*, D, 23, 57-581.

LEBAS F. (1983) - Bases physiologiques du besoin protéique des Lapins. Analyse critique de recommandations. *Cunisciences* 1(1) 16-27.

LENG E. et HORNICKE H. (1975) - Tagesrhythmische Unterschiede in der Zusammensetzung des Blinddarminhalts von Kaninchen. *Z. Versuchstierk.* 17, 285-209.

- LEWINSKA M.K. (1964) - The effect of food deprivation on blood sugar level, food intake at conditioning in rabbits with medial hypothalamic lesions. *Acta. Biol. Exper. (Warsaw)* XXIV (4), 219-246.
- LOUIS - SYLVESTRE Jeanine (1980) - Neuroendocrinologie of hyperphagia and obesities - *Reprod. Nutr. Dév.* 20(SB), 1545-1562.
- Mac EVEN G.N., HEATH J.E. (1973) - Resting metabolism and thermoregulation in the unrestrained rabbit. *J.Appl.Physiol.*, 35, 884-886.
- MADSEN H. (1939) - Does the rabbit chew the cud ? *Nature* June 10, (143), 981-983.
- MacMILLIAN 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, 21 A 22 A.
- MOROT Ch. (1882) - Recherches expérimentales sur la nature et l'origine des pelotes stomacales des lapins domestiques. *Mém.Soc.Centrale de Med. Vét.* 12, 139-239.
- MYERS K. (1955) - Coprophagy in the european rabbit (*Cuniculus oryctolagus*) in Australia. *Austr. J. of Zoo*, 3, 336-345.
- NORDIO-BALDISSERA C. (1980) - Recent advances on Rabbit physiology- II^e Congrès Mondial de Cuniculture - BARCELONA April. 1-37
- de NOBLEVILLE A. et SALERNE F. (1957) - Suite de la Matière Médicale de M. GEOFFROY - Règne Animal. Paris 1757, T.V. - Cinquième et dernière classe de quadrupèdes.
- PARKER D.S., McMILLIAN R.T. (1976) - The determination of volatile fatty acids in the caecum of the conscious rabbit. *Br.J.Nutr.* 35, 365-371.
- PESSON P. (1980) - A propos de l'instinct botanique des insectes : un aspect de la co-évolution des Plantes et des Insectes. *Annlo.Soc.ent. Ir. (N.S.)* 16(3), 435-452.
- PEYER J.-C. (1685) - *Merycologia-sive de Ruminantibus et Ruminatione commentarius*.p.150 et Suite. *Liber II Caput VI. De Leporum et Cuniculorum ventriculo sinplici*.p.150-155. Basilea Apud Jeh Ludovicum Koenig.
- PLINE L'ANCIEN 23-29 après Jésus-Christ. *Histoire Naturelle de PLINE*. PARIS CLF Panckoucke (12 Vol.) 1824
- PROTO V. (1967) - Coprofagia del coniglio sottoposto a differenti diete. *Prod.anim.* 7, 157-171.
- PORTIER P., RANDOUIN L. (1920) - Création de vitamines dans l'intestin des Lapins recevant une nourriture stérilisée à haute température.C.R. Acad. Sci, 170, 478-480.
- PROTO V. (1965) - Esperienze di corpofagia nel coniglio. *Produzione di animale* 4 (1), 1-21.
- PROTO V., ANGELINA A. et GIOFFRE F. (1975) - La ciecotrofia nel coniglio

- PRUD'HON M. , CARLES Y., GOUSSOPOULOS J., KOEHLF F., 1972 Enregistrement graphique des consommations d'aliments solides et liquides du lapin domestique nourri ad libitum. Ann. Zoot. 21, 451-460.
- PRUD'HON M. (1973) - Comportement alimentaire du Lapin en croissance. Mise au point d'une méthode et premières observations. 5è Congrès Int. Cuniculture. Côme. Erba. 7-9 Septembre 1973.
- OLCESE O. - PEARSON P.B., et SCHWEIGERT B.S. (1948) - The synthesis of certain B. Vitamin by the rabbit. J. Nutrition. 35-573.
- PICKARD D.W., STEVENS C.E. (1972) - Digesta flow through the rabbit large intestine. Amer. J. Physiol., 222 (5), 1161-1166.
- ROSSILET A. (1977) - La cellulose dans l'alimentation du Lapin : utilisation digestive et aspects nutritionnels. Thèse Dr -Ing. PARIS VI. 214 p. (170 réf.).
- ROMANIUK A. (1962) - The effect of lesions of the medial hypothalamus on the conditional reflexes type II and emotional behaviour. Acta.Biol.Exper. (Warsaw) XXII (1), 59-67.
- Père RICHARD P.B. (1959) - La caecotrophie chez le Castor du Rhône (Castor fiber) C.R. Acad. Sc. 248, p. 1424-1426.
- RUCKEBUSCH Y. (1963) - Recherches sur la régulation centrale du comportement alimentaire chez les Ruminants. Thèse Doct. Sc. Nat. LYON.
- RUCKEBUSCH Y., CRIVEL M.L., FARGEAS M.J. (1971) - Activité électrique de l'intestin et prise de nourriture conditionnelle chez le Lapin. Physiol. Behav. 6; 359-365.
- RUHLAND H., EHRLEIN H.J. (1972) - Bewegungsvorgänge am Blinddarm des Kaninchens und ihre circadiane Rhythmik. Z. Tierphysiol. Tierernähr. Futternuttelkde, 30, : 22-123.
- SALSE A., (1983) Particularités digestives du Lapin : conséquences sur sa nutrition. Cuni-science 1-(1) 28-45.
- SANDERSON J.D., VANDERWERLE D.A. (1975) - Analysis of feeding patterns in normal and vagotomized rabbits. Physiol. Behav. 15, 357-364.
- SHIFF S.J., SOLOWAY R.D., SNAPE W.J. (1980) - Effect of Deoxycholic acid on colonic mobility in rabbit. A neural mechanism. Gastroenterology 78 (5,2) 1258.
- SOUTHERN H.N. (1940) - Coprophagy in the wild Rabbit. Nature 145, 262.
- SOUTHERN H.N. (1942) - Periodicity of refection in the wild Rabbit. Nature May 16, 149, 554.
- TAYLOR E.L. (1940) - The demonstration of a peculiar kind of coprophagy normally practised by the rabbit. Nature 14, 52, 259-263.
- TAYLOR E.L. (1939) - Nature 143, 982-983.
- THACKER Edw. J. and BRANDT S.C. (1955) - Coprophagy in the Rabbit. J.Nutrition 55, 375-385.
- VERNAY Michèle et RAYNAUD P. (1975) - Répartition des A.G.V. dans le T.D.

tube digestif du Lapin domestique I Lapins alimentés en luzerne et en avoine. Ann. Rech. Vétée. 6 (4), 357-368.

VERNAY Michèle et RAYNAUD P. (1975) - Répartition des acides gras volatils dans le tube digestif du Lapin domestique. II Lapins soumis au jeûne. Ann. Rech. Vétér., 6(4), 369-377.

WOOLEY J.-G. (1945) - Niacine deficiency in rabbits and response to tryptophan and niacine. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 65-315.

YOSHIDA T., PLEASANTS J.-R., REDDY B.S., WOSTMANN B.S. (1971) - Amino acid composition of cecal contents and feces in germfree and conventional rabbits. J. Nutrition 101, 1423-1430.

YOSHIDA T. et KANDATSU M. (1959) - Studies on cecum digestion : III nitrogen distribution in cecal contents, hard feces, and soft feces of the rabbit. Jap. J. Zootech. Sc. 30, (3), 151-158.

WILLE A.V. (1932) - "Does the hare chew the cud ?" cité par MADSEN (1939)

YOSHIHARA T., KANDATSU M. (1960) - Studies on cecum digestion. IV. On the movement of cecal contents in the rabbit (1) Bull. Agric. Chem. Soc. JAPAN 24, 543-547.

YOSHIDA T. and KANDATSU M. (1960) - Studies on cecum digestion. V. Nitrogen in the water-soluble fraction of cecal contents, hard feces, and soft feces of the rabbit. Jap. J. Zootech. Sci. 31 (4) 181-187.

YOSHIDA T. and KANDATSU M. (1964) - Studies on cecum digestion. VI. Free amino acids in the cecal contents, hard feces, and soft feces of the rabbit. Jap. J. of Zootech. Sci. 35 (1) 64-69.

YOSHIDA T. and KANDATSU M. (1968) - Studies on cecum digestion. IX Time course changes in the chemical composition of rabbit's cecal contents. Jap. Journal Zootech. Sci., 39, 220-227.

YOSHIDA T., PLEASANTS J.-R., REDDY B.S. and WOSTMANN B.S. (1968) Efficiency of digestion in germ-free and conventional rabbits. Br.J.Nutr., 22, 723-737.

WILLIAMS-SMITH H. (1965) - Observations on the flora of the alimentary tract of animals and factors affecting its composition. Pathol. Bacteriol. J. 89, 95-122.

