

La limitation post-sevrage de l'ingestion, une pratique favorable à la santé et à l'efficacité alimentaire: des mécanismes physiologiques à l'impact économique.

C. KNUDSEN¹, S. COMBES¹, C. BRIENS², J. DUPERRAY³, G. REBOURS⁴, J-M. SALAUN⁵, A. TRAVEL⁶, D. WEISSMAN⁷, T. GIDENNE¹

¹ INRA, UMR1388 GenPhySE, Ch. Borderouge, BP52627, 31326 Castanet-Tolosan.

² CCPA, ZA du Bois de Teillay, 35150 Janzé.

³ Evalis, Talhouet BP234, 56006 Vannes.

⁴ TECHNA, BP10, rte de St Etienne de Montluc, 44220 Coueron.

⁵ MixScience, Centre d'affaires l'Odyssée, ZAC Cicé Blossac, 35170 Bruz.

⁶ ITAVI, Unité Rech. Avicoles, Centre INRA de Tours, BP1, 37380 Nouzilly.

⁷ INZO, Rue de l'église, BP50019, 02407 Chierry.

Résumé – En cuniculture, la restriction alimentaire transitoire après le sevrage est une stratégie efficace pour réduire les risques de troubles digestifs, en particulier liés à l'entéocolite epizootique du lapin. Ces stratégies, utilisées depuis plus de 10 ans dans la quasi-totalité des élevages cunicoles commerciaux en France, permettent d'améliorer l'efficacité alimentaire, réduisant ainsi les coûts alimentaires. L'objectif de cette synthèse est de présenter les mécanismes physiologiques, potentiels ou avérés, permettant d'expliquer les effets bénéfiques d'une ingestion restreinte sur la santé digestive et l'efficacité alimentaire. L'amélioration de la santé sera abordée par le biais du triptyque : aliment – microbiote digestif – immunité de l'hôte. Les pistes explorées concerneront la modulation de l'immunité digestive, via notamment la physiologie digestive, la réponse spécifique et les phénomènes inflammatoires, et la modulation de la composition et de l'activité du microbiote digestif. Pour expliquer l'amélioration de l'efficacité alimentaire, la digestibilité globale des aliments, l'assimilation des nutriments par l'hôte et leur prise en charge par le microbiote digestif seront discutés. Il s'agit également d'évaluer les impacts économiques, environnementaux et sur le bien-être animal des stratégies de restriction post-sevrage.

Abstract – **Post-weaning feed intake limitation, a favourable practice for feed efficiency and health: from the physiological mechanisms to the economic impacts.** In rabbit breeding, post-weaning short term feed restriction is an efficient strategy to reduce digestive disorders, mainly associated with REE (Rabbit Epizootic Enteropathy). These strategies, used for over 10 years in the vast majority of French rabbit farms, also enable to improve feed efficiency, resulting in reduced feed costs. The aim of this review is to present the physiological mechanisms that could explain the beneficial effects of feed restriction upon digestive health and feed efficiency. The improvement of health will be addressed through the study of the interactions between the diet, the digestive microbiota and the host's immune system. This will be done through an exploration of the digestive physiology, the specific and inflammatory response and the modulation of the activity and composition of the digestive microbiota. To explain the beneficial effects upon feed efficiency, global digestibility, the absorption of the nutrients by the host and their uptake by the microbiota will be discussed. This paper also aims to evaluate the impacts of post-weaning restriction strategies upon economic and environmental variables and upon animal welfare.

Introduction

Les professionnels de la filière cunicole se sont engagés, fin 2011, dans une démarche nationale de réduction de l'utilisation des médicaments vétérinaires. En conséquence, l'application de stratégies alternatives à l'emploi de traitements antibiotiques de type métaphylactique est nécessaire, en particulier chez le jeune lapin en période de sevrage où il est exposé à des risques élevés de troubles digestifs. En cuniculture, la limitation de l'ingestion post-sevrage est une méthode efficace pour réduire les troubles digestifs, en particulier liés à l'entéocolite epizootique du lapin (EEL) (Gidenne et al., 2012a). Par conséquent, depuis plus de 10 ans, diverses stratégies de restriction de l'ingestion après le sevrage sont appliquées dans la quasi-totalité des élevages cunicoles français, contribuant ainsi à

réduire la fréquence d'utilisation des antibiotiques. De plus, les stratégies de limitation de l'ingestion permettent d'augmenter l'efficacité alimentaire, réduisant ainsi les coûts alimentaires, ce qui présente un fort intérêt dans le contexte actuel de flambée des prix des matières premières (Coutelet, 2012). Cependant, ces stratégies d'alimentation induisent inévitablement une croissance moins rapide, et, dans la plupart des cas, une baisse du rendement à l'abattage.

Différentes stratégies de restriction cohabitent au niveau expérimental et en élevage commercial: la distribution d'une quantité fixe (et réduite par rapport à l'ingestion volontaire) d'aliment et la limitation du temps d'accès à l'eau de boisson ou du temps d'accès à la mangeoire (Gidenne et al., 2012a). Cette période de restriction peut être suivie, ou non, d'une période

de retour à une alimentation à volonté pour favoriser la croissance compensatrice. La durée et l'intensité de la restriction sera fonction du niveau technique de l'atelier, en particulier le niveau sanitaire, ou de l'objectif à atteindre pour le poids à la vente.

L'objectif de cette synthèse est de présenter les mécanismes physiologiques, potentiels ou avérés, permettant d'expliquer les effets bénéfiques d'une ingestion restreinte sur la santé et l'efficacité

alimentaire. Nous discuterons principalement des résultats obtenus lors d'expérimentations où la restriction est de 20 à 40% (par rapport à l'ingestion libre), avec ou sans retour à volonté. Les effets des interactions entre restriction et qualité nutritionnelle de l'aliment sur les performances seront discutés, ainsi que les impacts économiques, environnementaux et sur le bien-être animal.

Tableau 1 : Limiter l'ingestion du lapin sevré réduit la mortalité et la morbidité induites par des troubles digestifs.

Niveau ¹ d'ingestion	Conditions expérimentales	Période de restriction (R)		Période totale (R+AL)		Références
		Mortalité, %	Morbidité, %	Mortalité %	Morbidité %	
100	R1: 34 ² à 58j	28,1 ^a	56,3 ^a	28,1		
80	AL : 58 à 70j	20,8 ^{ab}	39,6 ^b	26,0		(Boisot et al., 2003) ³
60	n = 96 lapins/lot 80/60 ; n = 64 lapins/lot 100	12,5 ^b	29,2 ^b	18,1		
100	R1: 35 ² à 54j	12,2 ^a	12,0 ^a	17,6 ^a	11,9 ^a	
80	AL: 54 à 70j	5,5 ^b	11,2 ^a	12,4 ^b	11,2 ^{ab}	(Gidenne et al., 2009c)
70	n = 496 lapins/lot	5,4 ^b	5,4 ^b	15,0 ^{ab}	6,7 ^b	
60		2,8 ^b	6,7 ^b	11,9 ^b	5,6 ^b	
100	R1: 35 ² à 63j	19,9 ^a	15,3 ^a	21,6 ^a	18,7 ^a	
75	AL: 63 à 70j n = 503 lapins/lot	10,7 ^b	10,2 ^b	11,9 ^b	14,0 ^b	(Gidenne et al., 2009b)
100	R1: 35 ² à 63j	30,6 ^a	21,1			(Gidenne et al., 2009a)
80	n = 170 lapins/lot	25,3 ^b	19,4			
100	R2: 28 ² à 51j	5,6	13,8			(Martignon et al., 2009)
70	n = 160 lapins/lot	3,8	17,5			
100	R3: 35 ² à 49j	22,9 ^a	33,3 ^a	25,6 ^a	41,4 ^a	
85	AL: 49 à 63j n = 96 lapins/lot	4,2 ^b	8,1 ^b	6,3 ^b	12,7 ^b	(Romero et al., 2010)
100	R1: 35 à 84j	29,5 ^a				
90	n = 40 lapins/lot	28,1 ^a				(Szendro et al., 2008)
80		4,8 ^b				
100	R1: 35 ² à 63j			12,5		
87	AL: 63 à 77j			0		(El Maghraby, 2011)
73	n = 32 lapins/lot			3,1		
100	R1: 35 ² à 63j	7,0 ^a	8,9 ^a	8,2 ^a	11,5	
75	AL: 63 à 70j n = 541 lapins/lot	2,4 ^b	6,2 ^b	3,3 ^b	12,4	(Gidenne et al., 2012b)
100	R1: 35 ² à 63j AL: 63 à 70j	23,0 / 0,4	25,4 / 4,2 ^{a,b}	23,0 / 0,4	25,8 / 4,2 ^{a,b}	
75	Aliment témoin n = 212 / 260 lapins/lot	16,1 / 0,4	19,9 / 0,4 ^a	16,6 / 0,8	19,0 / 0,8 ^a	(Knudsen et al., 2014) ⁴
100	R1: 35 ² à 63j AL: 63 à 70j	20,4 / 3,1	17,5 / 5,4 ^b	22,3 / 3,5	17,5 / 6,2 ^b	
75	Aliment énergétique n = 212 / 260 lapins/lot	17,9 / 0,8	17,5 / 2,7 ^{a,b}	19,3 / 0,8	17,5 / 3,1 ^{a,b}	
100	R1: 35 ² à 63j AL: 63 à 70j			15,4	24,3	
75	Aliment riche en amidon n = 272 lapins/lot			8,8	19,5	(Knudsen et al., 2015a)
100	R1: 35 ² à 63j AL: 63 à 70j			14,0	17,3	
75	Aliment riche en FD n = 272 lapins/lot			9,9	22,1	

Abréviations : AL : A volonté ; R1: limitation de l'ingestion par distribution quotidienne d'une quantité fixe d'aliment granulé ; R2 : limitation de l'ingestion par distribution quotidienne d'une quantité fixe d'aliment granulé en 1 ou 13 repas ; R3 : limitation de l'ingestion par réduction du temps d'accès à la mangeoire ; FD : Fibres Digestibles ; ¹ en pourcentage de l'ingestion à volonté (100%= à volonté) ; ² âge au sevrage ; ³ animaux inoculés à l'EEL ; ⁴ données séparées selon l'état sanitaire pour cet essai : (mauvaises conditions sanitaires) / (bonnes conditions sanitaires) ; ^{a, b}: écart significatif (P<0,05) entre les moyennes par lots pour une même étude.

1. La limitation de l'ingestion préserve la santé digestive chez le lapin après sevrage

Dans un cadre expérimental, une réduction de l'ingéré de plus de 20% par rapport à l'ingestion libre permet de réduire la mortalité et la morbidité post-sevrage de près de la moitié (Gidenne et al., 2009c). Cette réduction semble liée à la baisse de la masse d'aliment ingéré, et non à la réduction de l'ingestion d'énergie comme le montrent Knudsen et al. (2014). Cependant, si la majorité des études montre un effet favorable d'une restriction sur la santé digestive (Tableau 1), l'ampleur de cet effet est très variable d'une étude à une autre. Celle-ci varie selon l'intensité de la restriction et sa durée d'application, selon les conditions sanitaires et les pathologies rencontrées, ou encore selon la composition chimique des aliments. Dans les élevages commerciaux, où l'intensité de restriction est souvent moins élevée qu'au niveau expérimental, la réduction de la mortalité serait de 2 à 3%, voire 7% dans certains cas, correspondant à une réduction d'un tiers de la mortalité sevrage-vente (Lebas, 2007).

La santé digestive du mammifère repose sur l'interaction entre trois principaux acteurs : l'immunité digestive de l'hôte, le microbiote digestif et enfin la qualité de l'aliment (Montagne et al., 2003). Une modulation de la réponse immunitaire, de la composition et/ou de l'activité du microbiote pourrait permettre d'expliquer les effets bénéfiques d'une limitation de l'ingestion sur la santé du lapin en croissance, et par ce biais offrir des pistes d'optimisation de la santé chez le jeune lapin.

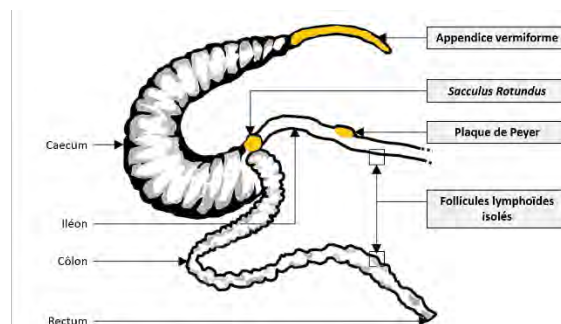
1.1. Flux alimentaire et immunité

Le tube digestif constitue une grande surface d'échange en contact permanent avec une multitude d'antigènes, que le système immunitaire se doit de discriminer entre inoffensifs et nocifs (Mowat, 2003). De ce fait, le GALT, pour Gut-Associated Lymphoid Tissue, est l'ensemble contenant le plus de cellules immunitaires dans l'organisme. Celui-ci comprend tous les tissus lymphoïdes associés au tube digestif (Figure 1) : les plaques de Peyer, les follicules lymphoïdes isolés, ainsi que deux tissus lymphoïdes organisés propres à l'ordre des lagomorphes, l'appendice vermiforme (extrémité distale du caecum) et le *sacculus rotundus* à la jonction iléo-caecale. L'appendice vermiforme constituerait à lui seul la moitié du GALT, soulignant la singularité du système immunitaire digestif du lapin (Perey et al., 1968).

Une limitation de l'ingestion quantitative de l'ordre de 25% ou qualitative, via l'apport d'un aliment moins concentré en énergie digestible "ED" (-250 kcal d'ED), ne semblent pas pénaliser la croissance des organes lymphoïdes secondaires, à savoir la rate, l'appendice caecale et les plaques de Peyer chez le lapin. En effet, malgré un poids brut diminué, le poids ou la taille relative (rapporté au poids vif) de ces organes ne semble pas affectée par la limitation de

l'ingestion (Knudsen et al., 2015b). De même le nombre de plaques de Peyer ne semble pas affecté pas une limitation de l'ingestion de l'ordre de 25% (Martignon, 2010). Le développement des organes lymphoïdes ne serait donc pas, ou peu, pénalisé par des réductions modérées de la masse d'aliment ingéré ou de sa concentration en ED. Toutefois, l'absence d'effet sur la croissance relative de ces organes n'exclut pas une réduction de l'activité de ces organes avec, par exemple, une réduction du nombre de cellules immunitaires comme observée chez la souris (Rogers et al., 2008).

Figure 1 : Morphologie des tissus lymphoïdes du tube digestif du lapin.



D'après Fortun-Lamothe et Boullier (2007)

1.1.1. Limitation de l'ingestion et inflammation

L'inflammation constitue un élément important de la première ligne de défense de l'organisme contre les agents infectieux : la réponse innée. La fièvre et les cytokines pro-inflammatoires telles que TNF α , IL-1 β , IL-6 et IL-8 et anti-inflammatoires telles que IL-10 en sont des marqueurs reconnus. Une réaction inflammatoire excessive peut s'avérer néfaste au niveau de la muqueuse digestive et peut engendrer des lésions. La régulation de l'inflammation revêt donc une grande importance afin de maintenir la santé digestive.

Sans stimulation de l'inflammation, chez le lapin sain, l'expression de cytokines pro (TNF α , IL-1 β et IL-8) et anti-inflammatoires (IL-10), au niveau de l'iléon, est très faiblement affectée lors d'une restriction quantitative ou énergétique durant 1 ou 2 semaines après le sevrage (Knudsen et al., 2015b).

La plupart des études utilisent le LPS (Lipopolysaccharide), comme modèle d'une infection bactérienne (Redl et al., 1993) pour stimuler une inflammation. En effet le LPS est un composé structural de la paroi des bactéries Gram- et puissant inducteur de la réponse inflammatoire. Injecté par voie intraveineuse ou intra-péritonéale, ce type de stimulation enclenche principalement la cascade inflammatoire au niveau systémique. Les études menées sur les rongeurs montrent que la limitation de l'ingestion réduirait, voir supprimerait, les manifestations cliniques de l'inflammation induites par le LPS. La durée de la fièvre serait ainsi diminuée

avec une limitation de l'ingestion de 25 à 50%, et les animaux n'exprimeraient pas de comportements d'anorexie classiquement observés chez les animaux nourris à volonté (MacDonald et al., 2012; MacDonald et al., 2011). Au niveau physiologique, la limitation de l'ingestion augmenterait l'expression (ARNm) de cytokines anti-inflammatoires au niveau de l'hypothalamus (IL-10 notamment et SOCS3 (Suppressor of cytokine signaling 3) qui favorise les effets anti-inflammatoires d'IL-10 et réduit la production d'IL-6) (MacDonald et al., 2011); et réduirait les concentrations plasmatiques de cytokines pro-inflammatoires (TNF- α , IL-1 β , IL-6) (Matsuzaki et al., 2001). Chez le lapin en croissance, une seule étude indique qu'une restriction de 25% ne semble pas affecter la réponse inflammatoire, stimulée avec le LPS, en termes de fièvre ou de niveaux plasmatiques de TNF- α (Knudsen et al., article soumis). Cette divergence de résultats entre souris et lapin pourrait résulter de la plus forte variabilité observée chez le lapin. En effet les lignées de souris utilisées en expérimentation ont un haut niveau de consanguinité, réduisant la variabilité interindividuelle. Toutefois, le modèle LPS, tel qu'utilisé ici, est d'avantage un stimulant de la cascade inflammatoire systémique que digestive. Une stimulation des muqueuses digestive permettrait d'avoir une image plus précise de l'effet de la restriction sur la régulation de l'inflammation digestive.

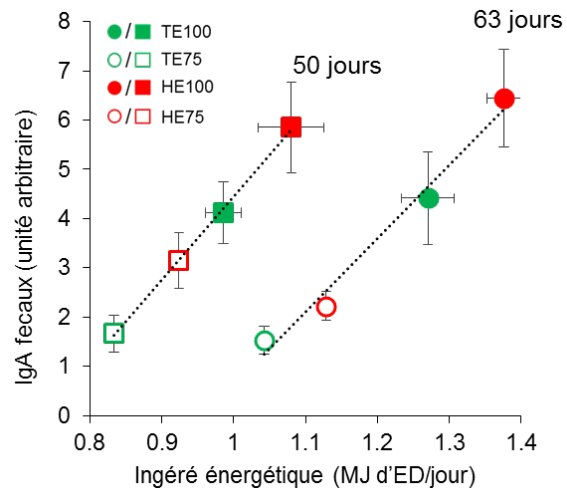
1.1.2. Limitation de l'ingestion et réponse immunitaire spécifique

La réponse immunitaire spécifique est basée sur la reconnaissance de macromolécules spécifiques (les antigènes) à la surface des agents pathogènes rencontrés. Cette reconnaissance s'effectue par le biais d'anticorps, aussi appelées les immunoglobulines (Ig). La réponse spécifique peut être divisée entre la réponse locale (au niveau des muqueuses essentiellement) et systémique (à l'échelle de l'organisme).

Les IgA constituent les anticorps majoritaires au niveau du tractus digestif et forment ainsi la première ligne de défense spécifique de l'épithélium digestif. Knudsen et al. (2015b) ont montré que la limitation de l'ingestion ainsi que le niveau d'ED de l'aliment modulent la réponse immunitaire spécifique du lapin en croissance. La réduction de l'ingéré et de l'ED réduit ainsi la concentration en IgA fécaux confirmant les résultats obtenus précédemment chez la souris soumise à une restriction de longue durée (Lara-Padilla et al., 2011; Muthukumar et al., 2000). Dans le cadre d'une restriction longue (17 semaines) chez la souris, la diminution des sécrétions d'IgA serait due à une diminution du nombre de cellules productrices d'IgA, et non à une réduction du transport vers le lumen (Lara-Padilla et al., 2011). Chez le lapin, soumis à restriction courte (2 à 4 semaines), Knudsen et al. (2015b) ont également mis en évidence une corrélation entre l'ingéré d'ED et les niveaux d'IgA

fécaux à 50 et 63 jours d'âge (Figure 2). Ceci suggère que la sécrétion d'IgA serait d'abord modulée par la quantité d'ED ingérée, et donc potentiellement assimilée, et non par la masse d'aliment ingéré.

Figure 2 : Corrélations entre l'ingéré en ED et les niveaux d'IgA fécaux selon l'âge.



D'après Knudsen et al. (2015b)

Abréviations : TE : Aliment témoin en énergie; HE : aliment haut en énergie; 100 : alimentation à volonté ; 75 : alimentation restreinte à 75% de l'ingestion à volonté. Chaque point correspond à la moyenne de 10 animaux d'un lot à un âge donné.

Une diminution de la concentration en IgA fécaux n'est pas intuitivement associée à un effet bénéfique sur la santé digestive. Muthukumar et al (2000) ont cependant montré que la réduction en IgA sous-mandibulaires induite par la limitation de l'ingestion était associée à une diminution de l'apparition de maladies chez les souris auto-immunes. Ceci pourrait donc indiquer un effet positif sur la santé de la réduction des IgA fécaux. Cette hypothèse reste cependant à valider.

La limitation de l'ingestion (pendant 4 semaines) réduit également la réponse immunitaire systémique pour les IgA, et lors d'un retour à une alimentation à volonté pour les IgG (Knudsen et al., 2015b). Ceci semble indiquer que la réduction de l'ingestion affecte tout d'abord l'immunité digestive locale, puis la réponse systémique de façon plus tardive, comme l'indiquent Zhu et al. (2013). De plus, comme expliqué par Metcalfe et al. (2001), la croissance compensatrice observée lors du retour à volonté peut avoir des conséquences délétères sur d'autres paramètres physiologiques. On peut donc émettre l'hypothèse que lors du retour à volonté la proportion de l'énergie allouée à l'immunité systémique est réduite au profit de la croissance. Afin d'étudier la réponse immunitaire spécifique systémique à un antigène donné, des protocoles « vaccinaux » sont régulièrement utilisés avec des antigènes a priori inconnus pour l'animal. Ainsi le KLH (Keyhole limpet hemocyanin) et l'OVA (Ovalbumine) sont couramment utilisés pour stimuler la réponse

immunitaire systémique sans inflammation associée (Ksiazek and Konarzewski, 2012). Chez le lapin, la réponse spécifique à l'OVA est fortement réduite après quatre semaines de limitation de l'ingestion (Knudsen et al., 2015b), en accord avec les résultats de Martin et al. (2007) chez les souris immunisées au KLH (Keyhole limpet hemocyanin) et soumise à une restriction de 30%. Ces résultats semblent donc indiquer que la réponse, et la mémoire immunitaire sont des processus coûteux en énergie (Figure 2). En effet, les besoins énergétiques d'entretien seraient augmentés de 30% chez la souris pour répondre à un challenge type KLH ou ovalbumine (Lochmiller and Deerenberg, 2000).

La limitation de l'ingestion pourrait également avoir une action indirecte, via des variations en nutriments ou signaux métaboliques, sur la réponse spécifique. En effet, la limitation de l'ingestion provoque chez le lapin en croissance une consommation de la ration en un temps limité (Martignon, 2010), induisant une augmentation de la durée du jeûne et de la sensation de faim, et par conséquent une modification des sécrétions hormonales. La leptine, par exemple, est une hormone produite proportionnellement à l'ingéré, responsable de la sensation de satiété. En conditions d'ingestion restreinte sa concentration diminue, engendrant une réduction des dépenses métaboliques, mais aussi une réduction de la prolifération des cellules T naïves et de la production des cytokines de la réponse Th1, responsable de l'inflammation (IFN γ , IL-2 et TNF β) (Demas and Sakaria, 2005; Kau et al., 2011; Matarese and La Cava, 2004). De façon analogue des hormones comme la ghréline ou l'insuline modulent aussi la réponse immunitaire (Matarese and La Cava, 2004; Xia et al., 2004). Il a ainsi été montré chez la souris que la ghréline, sécrétée durant le jeûne, permettait de réduire l'inflammation du tractus digestif (observations macroscopiques et histologiques), via une régulation des médiateurs de l'inflammation (cytokines et chemokines), lors d'un épisode diarrhéique (Gonzalez-Rey et al., 2006). Ces éléments nous donnent une piste supplémentaire pour expliquer l'effet bénéfique de la limitation de l'ingestion sur la santé digestive, mais ils restent à étudier chez le lapin en croissance.

En conclusion, les effets bénéfiques de la restriction alimentaire sur la santé digestive seraient davantage liés à la diminution de la masse d'aliment ingéré, qu'à une diminution de l'ingéré d'ED. Il semblerait en revanche que l'immunité spécifique soit plus affectée par le niveau d'ingéré d'ED. La limitation de l'ingestion réduirait la production d'IgA intestinaux et inhiberait également l'immunité systémique via une réduction des IgA et IgG circulants. Toutefois la réponse inflammatoire systémique ne serait pas affectée par le niveau d'ingestion. D'autres éléments de régulation du métabolisme, comme la ghréline ou la leptine, pourraient intervenir comme médiateur

entre le niveau d'ingestion et les effecteurs immunitaires.

1.2. Limitation de l'ingestion et modulation du microbiote digestif

En interaction symbiotique avec son hôte, le microbiote digestif intervient dans de nombreuses fonctions physiologiques. Outre le service de nutrition en tirant partie de l'énergie des fibres non accessible à l'hôte, le microbiote digestif joue un rôle trophique sur le tractus digestif (angiogenèse et développement de la muqueuse), participe à l'immunité innée de l'hôte (rôle barrière), et stimule le système immunitaire inné et acquis. L'interaction du microbiote avec son hôte peut être envisagée par les effets de son activité ou par sa composition.

La limitation de l'ingestion modifie le rythme d'ingestion du lapin, avec une consommation rapide (<7 heures) de la ration quotidienne (Martignon, 2010). Dès lors, le cycle circadien des fermentations microbiennes caecales s'en trouve bousculé, mais sans modification forte de la concentration moyenne en AGV. En revanche, une limitation de l'ingestion de 25% modifierait le profil fermentaire, avec une augmentation de la proportion d'acétate et une diminution de celle en butyrate (Martignon, 2010). Ces effets sur le profil fermentaire s'observent également lorsque la ration, réduite de 25%, est répartie en 13 distributions sur la journée. L'activité fermentaire caecale serait donc modifiée par la masse d'aliment ingéré, et non pas par la durée du jeûne. De plus, les modifications de profils fermentaires observées avec la limitation de l'ingestion sont analogues à celles observées avec une augmentation du taux de fibres alimentaires (Trocinio et al., 2013) induisant une réduction des troubles digestifs chez le lapin sevré (Gidenne, 2015). L'effet bénéfique de la limitation de l'ingestion sur la santé digestive pourrait donc être associé à une modification de l'activité microbienne.

Malgré une modulation de l'activité microbienne caecale, la structure, la diversité et la richesse des populations bactériennes majoritaires de l'écosystème caecal semblent peu affectées par la limitation de l'ingestion. En effet, chez le lapin en croissance, une limitation de l'ingestion de l'ordre de 25% appliquée pendant deux semaines (52 jours d'âge) ou quatre semaines (63 jours d'âge) ne semble pas affecter la structure et la diversité du microbiote caecal quel que soit la précision de la méthode utilisée, via une analyse CE-SSCP (Martignon et al., 2010) ou par séquençage haut débit 454 (Massip et al., 2012). Cependant, le microbiote se stabilise à partir de 49 jours d'âge (Combes et al., 2011). Dès lors, la limitation de l'ingestion pourrait avoir un effet précoce sur la maturation du microbiote, avec une stabilisation ultérieure équivalente à celle des animaux nourris à volonté. Des études de l'effet de la limitation de l'ingestion avant 49 jours mériteraient donc d'être effectuées. Enfin, l'étude du microbiote

caecal par séquençage 454 ne permet « que » d'évaluer l'effet d'une limitation de l'ingestion sur l'abondance des taxons majoritaires, sans indication de leur activité. Des études récentes du microbiote humain (D'Auria et al., 2013) ont montré l'importance d'analyser les populations bactériennes actives, à savoir les bactéries produisant de l'ARN. En effet, ces auteurs ont montré une grande dissemblance de distribution taxonomique entre l'évaluation des populations actives et celle de la population bactérienne totale. De plus, jusqu'à 20% de la population active serait représentée par des taxons minoritaires (abondance relative <1%), dont la diversité est masquée par les taxons majoritaires dans le cadre d'une analyse de pyroséquençage classique. Une étude des populations actives, et donc par la même occasion des taxons minoritaires, pourrait donc apporter une meilleure visibilité sur l'effet de la limitation de l'ingestion sur la composition du microbiote digestif.

2. La limitation de l'ingestion pénalise les performances de croissance mais favorise l'efficacité alimentaire

2.1. l'IC, la croissance et le rendement à l'abattage

Limiter l'ingestion réduit naturellement la vitesse de croissance. Cependant, cette réduction n'est pas complètement proportionnelle à la réduction de l'ingéré (Figure 3). Ainsi, pour une réduction de l'ingéré de 20% la croissance est réduite en moyenne de 15,6% (Gidenne et al., 2012a). Ceci explique l'amélioration de l'efficacité alimentaire, de l'ordre de 5 à 10%, avec une réduction de l'ingéré de 25% (Gidenne et al., 2012a). Il existe cependant des variations importantes selon les études, via notamment la composition nutritionnelle des aliments ou l'intensité et la durée de restriction (Figure 3). Knudsen et al. ont ainsi montré que, dans le cadre d'une stratégie 4+1 (4 semaines de restriction + 1 semaine à volonté) d'ingestion restreinte de 25%, un aliment riche en énergie digestible permet d'optimiser la croissance et l'indice de consommation (2014). De plus, un aliment riche en amidon serait favorable à la vitesse de croissance de ces animaux, mais affecterait peu l'efficacité alimentaire (2015a). En élevage commercial, l'amélioration de l'indice de consommation est d'environ 0,1 à 0,2 points (Lebas, 2007).

En fin d'engraissement, lorsque les animaux reviennent à une alimentation à volonté, une forte croissance compensatrice est observée (Figure 4). Elle est accompagnée d'une légère surconsommation par rapport aux animaux nourris à volonté depuis le sevrage (Gidenne et al., 2012a; Szendro et al., 2008), ce qui ne compense pas entièrement le retard de croissance induit par la restriction. Ceci induit donc une forte amélioration de l'efficacité alimentaire (Gidenne et al., 2009c; Perrier, 1998), avec cependant

des effets d'amplitudes variés selon les études (Figure 4).

Conjointement à la baisse de croissance, la limitation de l'ingestion, souvent suivie d'une période d'ingestion libre, tend à réduire le rendement à l'abattage à âge équivalent (Xiccato, 1999). Cette baisse s'explique principalement par une proportion relative plus importante des organes internes. Ainsi, le poids relatif du tractus digestif vide, ainsi que celui du foie, du cœur et des reins, est plus important chez les animaux restreints que chez ceux nourris à volonté (Bovera et al., 2008; Tumova et al., 2007; Tumova et al., 2006). De même le poids du tractus plein est augmenté après une période de retour à une alimentation à volonté, en lien avec une consommation accrue, pénalisant ainsi le rendement, malgré une diminution du poids relatif de la peau (Metzger et al., 2009; Perrier, 1998). Cependant, à poids d'abattage équivalent, le rendement est nettement amélioré chez les animaux à ingestion limitée continue ; ce n'est pas le cas chez les animaux ayant bénéficié d'une période de retour à volonté (Ledin, 1984b; Perrier, 1998). La restriction modifie également la qualité de la carcasse : réduction de l'adiposité de 15 à 30% pour une réduction d'ingestion de 20 à 30% (Bovera et al., 2008; Foubert et al., 2008; Knudsen et al., 2014; Perrier, 1998), et réduction de la concentration énergétique de la viande de 15% pour une réduction de l'ingestion de 20% alors que le taux protéique ne serait pas affecté (Xiccato, 1999).

Figure 3 : Variations de la croissance et de l'indice de consommation chez le lapin, selon l'intensité de la limitation de l'ingestion durant son application.

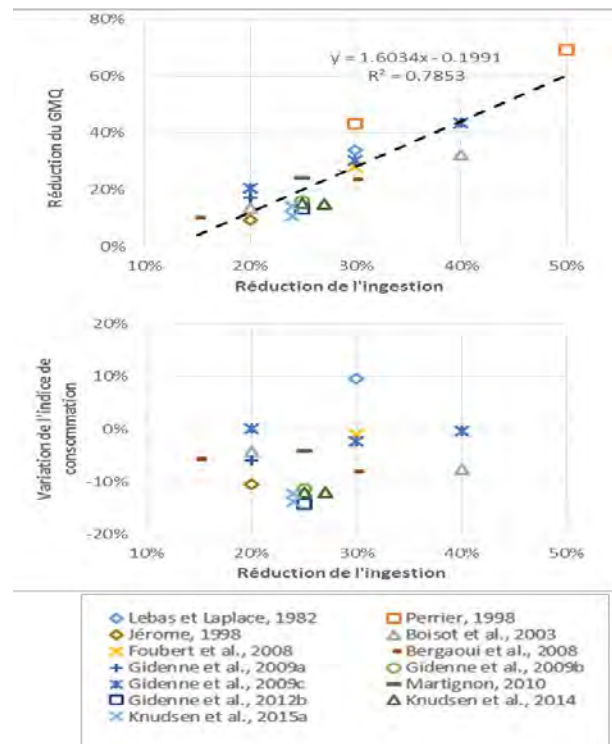
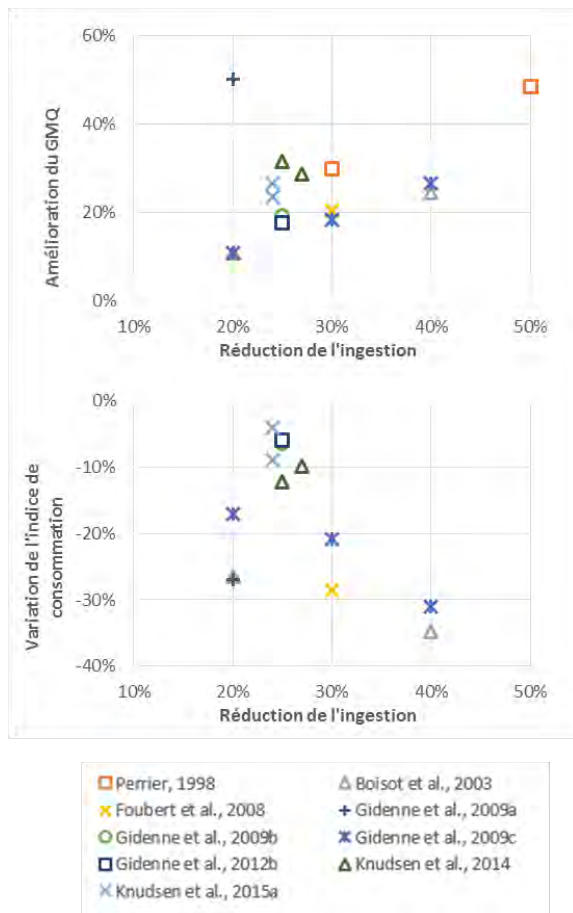


Figure 4 : Variations de la croissance et de l'indice de consommation selon l'intensité de la limitation de l'ingestion lors du retour à volonté.



2.2. Limitation de l'ingestion et efficacité de digestion

La limitation de l'ingestion réduit la quantité de nutriments ingérés, modifiant par conséquent la physiologie et les mécanismes de digestion mis en place par l'animal. Comme précisé précédemment, la limitation de l'ingestion augmente le poids relatif du tractus digestif vide (Bovera et al., 2008; Xu et al., 2011), indiquant un développement préférentiel des organes internes. Le développement préférentiel du tractus digestif est-il accompagné d'une amélioration des fonctions digestives ?

De nombreux auteurs ont observé une amélioration de la digestibilité de certains nutriments chez le lapin en croissance soumis à une restriction (

Tableau 2). Celle-ci concerne principalement la digestion de l'énergie et des protéines (2 à 10% d'amélioration selon les études), alors que la digestion des fibres n'est que peu affectée. Ceci explique partiellement l'amélioration de l'efficacité alimentaire du lapin restreint. Cependant, cet effet favorable de la restriction sur la digestion est sujet à de fortes variations selon les études, mais sans relations directes avec la durée ou l'intensité de la restriction. Deux facteurs principaux permettraient d'expliquer les variations observées : la durée et l'âge à la mesure

et la composition nutritionnelle des aliments. Ce dernier facteur semble interagir avec la stratégie de restriction. Gidenne et al. (2009a) et Knudsen et al. (2014) ont, par exemple, montré une amélioration de l'efficacité digestive plus importante avec un aliment riche en énergie digestible en comparaison avec un aliment témoin. Les animaux restreints tirent donc mieux profit de l'énergie disponible dans l'aliment. Le seuil jusqu'auquel ceci s'observe, sans effets délétères sur la santé, reste à déterminer afin d'optimiser les performances des lapins restreints.

L'amélioration de l'efficacité digestive pourrait s'effectuer via une augmentation de la digestion enzymatique dans l'intestin grêle et/ou via une plus forte digestion bactérienne dans le caecum.

2.3. Une activité enzymatique et/ou microbienne stimulée?

L'amélioration de la digestibilité avec la limitation de l'ingestion ne serait pas due à une modification de la physiologie intestinale. En effet, la surface d'échange ne serait pas amplifiée avec la limitation de l'ingestion chez le jeune lapin comme observé chez la souris (Ferraris et al., 2001). La hauteur des villosités et la profondeur des cryptes seraient ainsi similaires entre les animaux nourris à volonté et ceux ayant une ingestion réduite de 25% (Martignon et al., 2010).

Aucune étude n'a, à ce jour, été menée chez le lapin pour évaluer l'effet d'une limitation de l'ingestion sur l'activité enzymatique au niveau de l'estomac. En revanche, l'activité de la maltase iléale ne semble pas affectée par la restriction, alors que les sécrétions enzymatiques sont habituellement dépendante du rythme et du niveau d'ingestion (Martignon et al., 2010). Des résultats similaires ont été obtenus au niveau duodéal et jéjunal chez le poulet après une semaine de restriction sévère (45 à 70% de l'à volonté) (Duarte et al., 2011; Fassbinder-Orth and Karasov, 2006). En revanche, l'activité et l'expression de l'aminopeptidase seraient augmentées chez le poulet. Ces mesures pourraient cependant être affectées par le moment de prélèvement et sa position relative face au pic d'ingestion de l'animal. Des études dynamiques mériteraient donc d'être menées sur les activités enzymatiques intestinales chez le lapin restreint. Enfin, la limitation de l'ingestion augmenterait l'absorption intestinale de certains nutriments chez la souris adulte. Une ingestion réduite de 30% pendant 24 jours induirait ainsi une amélioration de l'absorption de fructose, et sur une durée prolongée (270 jours) cela permettrait d'améliorer l'absorption du glucose et de la proline de 20 à 100% (Ferraris et al., 2001). De même, chez le poulet, la restriction augmenterait l'expression de certains transporteurs membranaires de peptides (PepT1, SGLT1) (Duarte et al., 2011; Gilbert et al., 2008). Ces résultats indiqueraient donc que la limitation de l'ingestion améliorerait l'absorption intestinale des nutriments disponibles.

Tableau 2 : Une stratégie de limitation de l'ingestion chez le lapin en post-sevrage permet d'améliorer l'efficacité digestive.

Niveau ¹ d'ingestion	Conditions expérimentales	Digestibilité fécale (%)			Références
		Matière organique	Protéines brutes	NDF	
100	R: 35 ² à 72j	66,8 ^a	77,9 ^a		Ledin (1984a)
60		68,2 ^b	82,0 ^b		
50		71,0 ^c	84,0 ^c		
100	R: ≈45 à 75j	57,5 ^a	64,6 ^a	27,8	Ledin (1984b)
60		66,8 ^b	74,3 ^b	52,3	
100	R:40 à 64j	63,7 ^a	70,0 ^a	19,6	Xiccato et al. (1992)
75		64,7 ^b	72,5 ^b	20,0	
100	R: 45 à 60j digestibilité calculée pour une période de 15j	76	85	25	Diar Arca et al. (1999)
60		75	87	23	
40		74	86	21	
10		73	85		
100	R: 35 ² à 85j	63,5 ^a	79,8	19,1 ^a	Di Meo et al. (2007) ³
90		66,0 ^b	79,9	24,5 ^b	
100	R 42 à 49j	39,2	68,6 ^a		Tumova et al. (2007)
≈60		44,2	70,6 ^b		
100	R:35 ² à 54j	71,9	82,1	29,9	Gidenne et Feugier (2009)
80		71,7	82,1	29,3	
70		72,7	83,5	30,1	
60		72,8	83,7	30,1	
100	R: 35 ² à 63j aliment témoin	63,7 ^a	71,4 ^a	29,1 ^a	Gidenne et al. (2009a)
80		66,2 ^b	76,6 ^b	32,9 ^a	
100	R: 35 ² à 63j aliment riche en énergie	63,8 ^a	73,7 ^{a,b}	32,5 ^a	
80		68,9 ^c	80,8 ^c	40,9 ^b	
100	R: 35 ² à 63j	60,3 ^a	70,1 ^a	14,5	Gidenne et al. (2009d)
75		62,7 ^b	76,2 ^b	17,3	
100	R: 35 ² à 63j aliment témoin	59,3 ^a	62,6 ^a	33,1 ^{a,b}	Gidenne et al. (2011)
75		64,3 ^b	71,9 ^b	39,0 ^c	
100	R: 35 ² à 63j aliment riche en protéines	60,6 ^a	71,0 ^b	29,9 ^a	
75		64,1 ^b	74,7 ^b	36,2 ^{b,c}	
100	R: 35 ² à 63j aliment témoin	58,2 ^a	67,1 ^a	30,3 ^a	Knudsen et al. (2014)
75		60,8 ^b	71,2 ^b	34,0 ^{a,b}	
100	R: 35 ² à 63j aliment riche en énergie	63,0 ^b	70,5 ^{a,b}	35,6 ^b	
75		68,3 ^c	77,3 ^c	43,1 ^c	

Abréviations : NDF : Neutral detergent fibre ; R: limitation de l'ingestion par distribution quotidienne d'une quantité fixe d'aliment granulé ; ¹ en pourcentage de l'ingestion à volonté (100%= à volonté) ; ² âge au sevrage ; ³ digestibilité calculée à 77j d'âge, avec une méthode de marquage (acid insoluble ash); a, b, c : écart significatif (P<0,05) entre les moyennes par lots pour une même étude.

Comme précisé précédemment, lorsque les rythmes d'ingestion sont synchronisés entre animaux restreint ou nourris librement, le pH caecal et la quantité totale d'AGV sont peu modifiés. En revanche, chez le lapin restreint (-25%) le potentiel redox serait diminué d'environ 10% et le profil fermentaire modifié avec une augmentation de la proportion d'acétate et une

diminution de celle en butyrate (Martignon, 2010). L'activité fibrolytique des bactéries caecales ne semble pas non plus affectée par la limitation de l'ingestion (Gidenne and Feugier, 2009; Martignon et al., 2010). Des modifications de la composition du microbiote caecal pourraient elles aussi permettre d'expliquer l'amélioration de l'efficacité digestive.

Les premiers résultats indiquent cependant une faible modification de la composition du microbiote caecal pour les communautés bactériennes majoritaires (Martignon et al., 2010; Massip et al., 2012). Ces différentes hypothèses restent donc à vérifier avec des méthodes plus précises qui permettraient d'évaluer à quels niveaux du tube digestif les améliorations de la digestibilité s'opèrent (intestin grêle *vs* caecum).

2.4. Une durée de contact avec les enzymes digestives et le microbiote prolongée ?

Chez le lapin en croissance, la restriction augmente le temps de rétention des aliments dans le segment caeco-colique. En effet, une limitation de l'ingestion comprise entre 20 et 40% augmente le temps de rétention des particules de l'ordre de 45 à 65% (Gidenne and Feugier, 2009; Ledin, 1984b). De plus, l'activité motrice du caecum et de l'intestin est augmentée chez les animaux soumis à une limitation de l'ingestion (Fioramonti and Ruckebusch, 1974). Ces modifications de motricité et de vitesse de transit pourraient dès lors favoriser la digestion des nutriments simplement via une augmentation de la durée de contact des enzymes endogènes et microbiennes avec l'aliment, mais aussi via un meilleur brassage du bol alimentaire.

2.5. Une origine métabolique ?

L'amélioration de la digestibilité ne serait cependant pas le seul mécanisme permettant l'amélioration de l'efficacité alimentaire. En effet, lors d'un retour à volonté, les niveaux d'ingestion antérieurs n'affectent plus la digestibilité, malgré une amélioration forte de l'efficacité alimentaire chez les animaux auparavant restreints (Knudsen et al., 2014). D'autres mécanismes rentrent donc en ligne de compte dans l'amélioration de l'efficacité alimentaire induite par la limitation de l'ingestion. En effet, l'énergie digérée ne correspond pas à l'énergie disponible pour les besoins de l'animal, une partie de l'énergie étant perdue dans les urines et l'extra-chaaleur. Une hypothèse serait alors que l'amélioration de l'efficacité alimentaire serait également d'origine métabolique avec une réduction de l'extra-chaaleur comme montrée chez la souris par MacDonald et al. (2011).

En conclusion, la morphologie intestinale ne semble pas modifiée par la restriction alimentaire. En revanche, au niveau de l'intestin grêle, l'expression de certains enzymes digestives et l'efficacité du transport transmembranaire sont augmentés par la restriction chez la souris et le poulet, mais cela reste à vérifier chez le lapin. Au niveau caecal, la restriction modifie le profil fermentaire, et donc l'activité du microbiote, alors que la composition globale de celui-ci reste inchangée. L'efficacité du transfert d'AGV est

susceptible d'être modifiée par la restriction, mais reste à vérifier. Enfin, des modifications de paramètres métaboliques pourraient également expliquer l'amélioration de l'efficacité digestive avec la restriction.

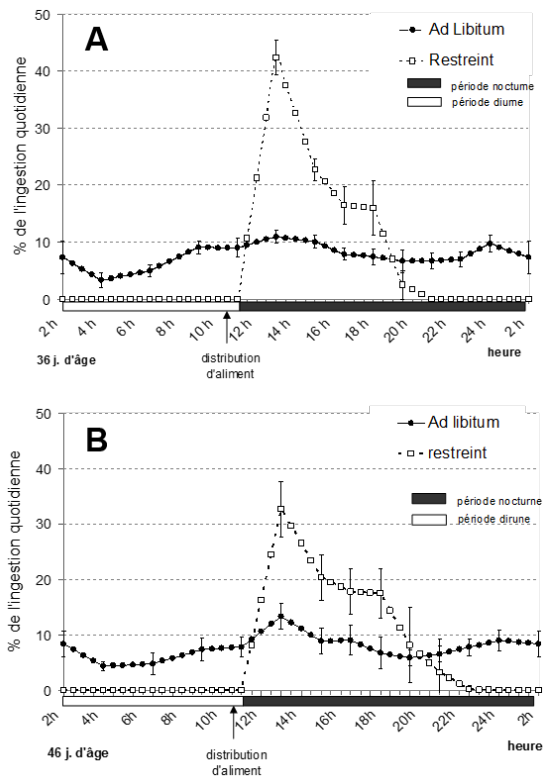
3. Limitation de l'ingestion : contraintes et impacts économiques, écologiques et sur le bien-être animal

Selon une enquête menée en 2007 par l'ASFC (Association Scientifique Française de Cuniculture), la limitation de l'ingestion est conseillée et utilisée par la grande majorité des groupements de producteurs en France (Lebas, 2007). En revanche, dans les autres pays producteurs européens, l'Italie et l'Espagne principalement, cette pratique était encore peu rependue avant 2005, mais tend à se développer. Ainsi, en 2007, cette pratique aurait été appliquée chez 20 à 40% des éleveurs italiens et espagnols (Lebas, 2007).

3.1. Impacts d'une limitation de l'ingestion sur le comportement d'ingestion « naturel » et le bien-être animal

La restriction modifie drastiquement le comportement alimentaire du lapin. Le lapin nourri librement a une consommation relativement étalée sur la journée, même si celle-ci a préférentiellement lieu la nuit (Martignon, 2010; Prud'hon et al., 1975). Chez le lapin soumis à une restriction, l'ingestion ne suit plus le rythme nyctéméral, mais a lieu dans les heures suivant la distribution (Figure 5). Ainsi un pic de consommation est observé dans l'heure qui suit la distribution, puis la totalité de l'aliment est consommé dans les 6 à 10h suivantes selon le niveau de limitation de l'ingestion appliqué (Gidenne and Feugier, 2009; Martignon et al., 2011). Ce nouveau rythme d'ingestion est également accompagné d'un comportement d'anticipation du moment de la distribution. En effet, durant cette période, chez de nombreuses espèces, l'activité locomotrice, la température corporelle et la stimulation du système digestif sont augmentés (pour synthèse, Froy, 2007). Enfin, les animaux semblent compenser la réduction de l'ingestion via une consommation en eau accrue. Martignon (2010) a ainsi montré une augmentation de la consommation hydrique de l'ordre de 10% pour une réduction de l'ingestion de 20% alors que Boisot et al. (2005) ont observé un accroissement proportionnel de la consommation en eau (+35%) au niveau de restriction (-35%). Lorsque les animaux sont remis à volonté après une période de 4 semaines de limitation de l'ingestion, ils maintiennent pendant deux à trois jours cette habitude d'ingestion rapide puis retrouvent un rythme d'ingestion classique (Martignon, 2010).

Figure 5 : Profils d'ingestion du lapin nourri à volonté (Ad libitum) ou en ingestion limitée à 75% de l'à volonté.



D'après Martignon et al. (2009).

A, B: mesures réalisées 8 jours (A) et 16 jours (B) après le début d'application de la limitation de l'ingestion depuis le sevrage (28 jours d'âge)

L'absence de faim et de soif fait partie des cinq principes du bien-être animal établis par le Farm Animal Welfare Council (1992). Cependant, la limitation temporaire de l'ingestion réduit les problèmes sanitaires permettant de répondre à un autre de ces cinq principes : la bonne santé et l'absence de blessures ou de douleur. L'utilisation de stratégies de restriction soulève donc des questions d'éthique contradictoires. En effet, une durée quotidienne prolongée du jeûne pourrait induire le développement de comportements anormaux liés à l'ennui tels que les stéréotypies. De même, la réduction de la quantité d'aliment disponible pourrait provoquer des comportements d'agressivité au sein d'une même cage. Peu d'études se sont intéressées à ce sujet, mais les travaux de Martignon et al. (2011) n'indiquent pas d'augmentation des phénomènes d'agressivité ou de stéréotypie, ni du nombre de blessures en fin d'engraissement chez les animaux soumis à une limitation de l'ingestion de l'ordre de 25%. De façon analogue, les travaux de Bignon et al. (2012) n'ont pas mis en évidence de stéréotypies (toilette excessive, environnement rongé,...) chez les lapins soumis à une restriction de 20%. Dalmau et al. (2015) ont cependant observé une augmentation des comportements agressifs (morsures, déplacements,...)

avec un niveau de restriction similaire mais une densité animale nettement plus élevée (24,6 lapins/m² vs 15,5 lapins/m²). La densité animale en élevage commercial (15-18 lapins/m²) est plus proche de celle utilisée dans l'étude de Martignon et al., mais des études comportementales supplémentaires en élevages commerciaux mériteraient d'être effectuées. L'homogénéité de poids intra-cage ne semble cependant pas affectée par la limitation de l'ingestion, indiquant une consommation relativement homogène et donc une répartition équitable du temps d'accès à la mangeoire entre les animaux. Ceci pourrait principalement s'expliquer par le nombre important de repas journaliers caractéristique du lapin. Enfin, en accord avec les demandes sociétales, un enrichissement du milieu avec, par exemple, des blocs à ronger pourrait également être envisagé comme proposé par Bignon et al. (2012).

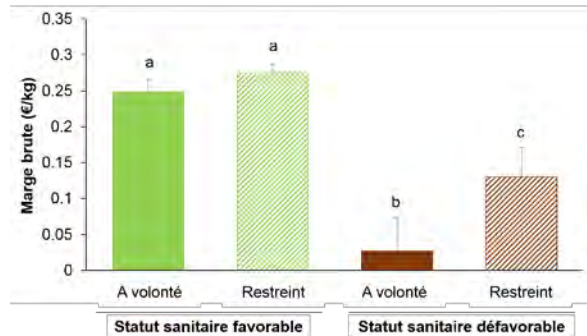
3.2. Une solution économiquement rentable

D'un point de vue économique l'application de stratégies de restriction permettent d'augmenter la rentabilité via l'amélioration de l'état sanitaire, et l'amélioration de l'IC. La réduction des problèmes sanitaires (mortalité et morbidité) avec une réduction, voire suppression, des apports médicamenteux, permet aussi de réduire les frais vétérinaires. De plus, la réduction de l'indice de consommation induit un coût alimentaire plus faible. Or, l'aliment constitue le poste principal de dépenses dans un élevage et représentait 53% du prix de vente d'un lapin en 2012 (Coutelet, 2012). Ce dernier point revêt aujourd'hui une grande importance avec la hausse du prix des matières premières, et donc de l'aliment (Coutelet, 2012).

Martignon (2010) a ainsi estimé que la limitation de l'ingestion permettait d'améliorer la marge sur coût alimentaire d'environ 23 centimes d'euros par lapin sur la base économique de 2008. L'analyse intégrée de deux essais GEC (Groupe d'Expérimentation Cunicole) (Knudsen et al., 2014; Knudsen et al., 2015a) a permis d'estimer plus précisément les impacts économiques, pour une stratégie employant 4 semaines de restriction à 25% suivies d'une semaine de retour à volonté. Cette stratégie permet d'augmenter fortement la marge économique lorsque les conditions sanitaires sont défavorables (0,13 vs 0,03 €/kg), alors que dans des conditions sanitaires favorables la marge, bien que numériquement plus élevée (0,27 vs 0,25 €/kg), est similaire avec ou sans restriction (Figure 6). Ces résultats confirment l'intérêt économique d'une stratégie de restriction dans des conditions sanitaires défavorables, alors qu'elle constitue une mesure préventive et économiquement non pénalisante dans des conditions sanitaires favorables. Pour cette estimation, les dépenses médicamenteuses n'ont pas été mesurées, le bénéfice de la limitation de l'ingestion est donc probablement sous-estimé, sachant que Lebas (2007)

estime la réduction des dépenses médicamenteuses à 15 centimes d'euros par IA (Insémination Artificielle). Le coût supplémentaire lié à la mise en place de la limitation de l'ingestion (temps de travail ou mise en place d'une chaîne d'alimentation automatique) reste également à évaluer.

Figure 6 : Impact économique de la limitation de l'ingestion selon le statut sanitaire.



Les valeurs présentées sont les moyennes \pm SEM pour deux études (données provenant de 6 répétitions de 66 à 140 lapins/niveau d'ingestion/statut sanitaire). Le coût des aliments a été évalué à prix de matières premières constant (novembre 2011).

Les moyennes ayant une lettre en commun ne diffèrent pas au seuil P de 5%, dans des conditions sanitaires favorables (<2% de mortalité et 6% de morbidité) et défavorables (10 à 25% de mortalité et 11 à 25% de morbidité).

Enfin, il est important de préciser que ce type de stratégie alimentaire a un impact économique favorable dans le contexte français, et ne peut être extrapolé directement aux autres pays producteurs. En effet, le poids, et donc l'âge à l'abattage varie fortement d'un pays à un autre, engendrant des contraintes particulières. Par exemple, en Espagne, les lapins sont abattus plus jeunes (1,9 kg à l'abattage contre 2,5 kg en France) (Corrent, 2002), ce qui amplifie l'impact négatif de la restriction sur la croissance et le rendement à l'abattage dans le cas de l'application d'une restriction durant 4 semaines. A l'inverse, en Italie, les lapins sont abattus plus tardivement (2,6 kg à l'abattage). Aussi, pour abattre les animaux à poids équivalents, les stratégies de restrictions alimentaires imposent une durée d'élevage plus longue, ce qui pourrait pénaliser le système d'élevage (durée courte du vide sanitaire). Les stratégies de restrictions alimentaires doivent donc être optimisées selon les systèmes d'élevage.

3.3. Une solution écologiquement avantageuse

Dans un contexte de recherche de systèmes d'élevages durables, il a été montré que l'alimentation et les effluents sont les postes contribuant le plus aux impacts environnementaux. Or, la limitation de l'ingestion permet de réduire ces deux postes (Gidenne et al., 2011). Une analyse de cycle de vie a ainsi permis de montrer une réduction des impacts

environnementaux (-11% de potentiel d'eutrophisation, -12% d'acidification et -10% d'occupation des surfaces agricoles notamment) avec les stratégies de limitation de l'ingestion liée principalement à l'amélioration de l'efficacité du système (Zened et al., 2013).

Conclusions et perspectives

Dans un contexte de pathologies digestives (diarrhées aiguës et EEL), les effets bénéfiques de la restriction alimentaire sur la santé seraient principalement induits par la baisse de la masse d'aliment ingéré et non une diminution de l'ingéré énergétique. La restriction alimentaire réduirait la réponse immunitaire spécifique digestive et inhiberait également l'immunité systémique alors que la réponse inflammatoire ne serait pas affectée. L'activité du microbiote caecal serait quant à elle modulée par la masse d'aliment ingéré alors que le profil de la communauté bactérienne caecale, sa diversité et sa richesse ne sembleraient pas modifiés par la restriction alimentaire. L'ensemble de ces résultats indiquent que les relations entre les mesures physiologiques et les effets bénéfiques de la restriction alimentaire sur la santé digestive restent complexes et suggèrent l'implication d'autres paramètres métaboliques qu'il conviendrait d'évaluer.

L'amélioration de l'efficacité alimentaire serait due à une modulation de l'activité fermentaire mais pourrait également être associée à une meilleure absorption des nutriments au niveau de l'intestin grêle et à une amélioration du transfert des métabolites fermentaires vers l'hôte. Ces hypothèses restent cependant à vérifier. D'autres mécanismes, tels qu'une amélioration du rendement d'utilisation de l'énergie par le biais d'une réduction de l'extra-chaaleur, peuvent également être envisagés.

La restriction alimentaire, conjointement à ses effets bénéfiques sur la santé et l'efficacité alimentaire, présente également un intérêt économique et écologique non négligeable, quel que soit le contexte sanitaire, bien que ce dernier soit un facteur de variation important. De nouvelles stratégies d'optimisation peuvent d'ores et déjà être envisagées afin d'améliorer la croissance et le rendement, via une modulation de la durée de restriction et de la qualité nutritionnelle des aliments notamment. Enfin, il serait intéressant d'effectuer un travail de sélection sur la réponse à la restriction afin de limiter la variabilité de réponses observées au niveau expérimental et en élevage commercial sur l'efficacité alimentaire principalement.

Remerciements

Les auteurs remercient Guillaume Coutelet pour son aide en analyse économique.

Références

- BERGAOUI, R., KAMMOUN, M., OUERDIANE, K. 2008. Effect of feed restriction on the performance and carcass of growing rabbits. 9th World Rabbit Congress, Verona, Italy. p 547-550.
- BIGNON, L., TRAVEL, A., GALLIOT, P., SOUCHET, C., DAVOUST, C., WEISSMAN, D. 2012. Gnawing blocks in rabbit cages: impact on the behaviour and performance of does and fattening rabbits. 10th World Rabbit Congress, Sharm El Sheik, Egypt. p 1051-1055.
- BOISOT, P., LICOIS, D., GIDENNE, T. 2003. Une restriction alimentaire réduit l'impact sanitaire d'une reproduction expérimentale de l'entéropathie épizootique (EEL) chez le lapin en croissance. 10èmes Journées de la Recherche Cunicole, Paris, France. p 267-270.
- BOISOT, P., DUPERRAY, J., GUYONVARCH, A. 2005. Intérêt d'une restriction hydrique en comparaison au rationnement alimentaire en bonnes conditions sanitaires et lors d'une reproduction expérimentale de l'Entéropathie Epizootique du lapin (EEL) 11èmes Journées de la Recherche Cunicole. p 133-136. ITAVI, Paris, France.
- BOVERA, F., PICCOLO, G., D'URSO, S., NIZZA, A., CUTRIGNELLI, M. I. 2008. Feed restriction during summer: effect on rabbit carcass traits and meat quality. 9th World Rabbit Congress, Verona, Italy. p 1325-1330.
- COMBES, S., MICHELLAND, R. J., MONTEILS, V., CAUQUIL, L., SOULIE, V., TRAN, N. U., GIDENNE, T., FORTUN-LAMOTHE, L. 2011. Postnatal development of the rabbit caecal microbiota composition and activity. *Fems Microbiology Ecology* 77: 680-689.
- CORRENT, D. E. 2002. An examination of rabbit production in Spain and Italy. Regard sur les filières en Espagne et Italie. *Cuniculture (Paris)*: 62-70.
- COUTELET, G. 2012. Gestion technico-économique des éleveurs de lapin de chair - RENACEB (Réseau National Cunicole d'Élevage en Bandes) et RENALAP (Réseau National Lapin) - résultats 2012. ITAVI (Institut Technique de l'Aviculture).
- D'AURIA, G., PERIS-BONDIA, F., DZUNKOVA, M., MIRA, A., CARMEN COLLADO, M., LATORRE, A., MOYA, A. 2013. Active and secreted IgA-coated bacterial fractions from the human gut reveal an under-represented microbiota core. *Scientific Reports* 3: 1-9.
- DALMAU, A., ABDEL-KHALEK, A. M., RAMON, J., PILES, M., SANCHEZ, J. P., VELARDE, A., RAFEL, O. 2015. Comparison of behaviour, performance and mortality in restricted and ad libitum-fed growing rabbits. *Animal* 9: 1172-1180.
- DEMAS, G. E., SAKARIA, S. 2005. Leptin regulates energetic tradeoffs between body fat and humoral immunity. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* 272: 1845-1850.
- DI MEO, C., BOVERA, F., MARONO, S., VELLA, N., NIZZA, A. 2007. Effect of feed restriction on performance and feed digestibility in rabbits. *Ital. J. Anim. Sci.* 6: 765-767.
- DIAZ ARCA, F., PEREZ ALBA, L. M., PEREZ HERNANDEZ, M. 1999. Digestibility and energy retention by young rabbits fed different levels of intake. *Annales de Zootechnie* 48: 289-295.
- DUARTE, C. R. A., VICENTINI-PAULINO, M. L. M., BURATINI, J., CASTILHO, A. C. S., PINHEIRO, D. F. 2011. Messenger ribonucleic acid abundance of intestinal enzymes and transporters in feed-restricted and refed chickens at different ages. *Poultry Science* 90: 863-868.
- EL MAGHRABY, M. M. A. 2011. Effect of restricted access to drinking water on growth, feed efficiency and carcass characteristics of fattening rabbits *Asian Journal of Animal Sciences* 5: 136-144.
- FARM ANIMAL WELFARE COUNCIL. 1992. FAWC updates the five freedoms. *Veterinary Record* 17: 357.
- FASSBINDER-ORTH, C. A., KARASOV, W. H. 2006. Effects of feed restriction and realimentation on digestive and immune function in the leghorn chick. *Poultry Science* 85: 1449-1456.
- FERRARIS, R. P., CAO, Q. X., PRABHAKARAM, S. 2001. Chronic but not acute energy restriction increases intestinal nutrient transport in mice. *J Nutr* 131: 779-786.
- FIORAMONTI, J., RUCKEBUSCH, Y. 1974. La motricité caecale chez le lapin. 2) Variations d'origine alimentaire. *Ann. Rech. Vet.* 5: 201-212.
- FORTUN-LAMOTHE, L., BOULLIER, S. 2007. A review on the interactions between gut microflora and digestive mucosal immunity. Possible ways to improve the health of rabbits. *Livest Sci* 107: 1-18.
- FOUBERT, C., DUPERRAY, J., GUYONVARCH, A. 2008. Intérêt d'un aliment fibreux concentré en énergie chez le lapin de chair rationné. Journée Nationale ITAVI – Elevage du lapin de chair, Pacé, France. p 1-8.
- FROY, O. 2007. The relationship between nutrition and circadian rhythms in mammals. *Frontiers in Neuroendocrinology* 28: 61-71.
- GIDENNE, T. 2015. Dietary fibres in the nutrition of the growing rabbit and recommendations to preserve digestive health: a review. *Animal* 9: 227-242.
- GIDENNE, T., FEUGIER, A. 2009. Feed restriction strategy in the growing rabbit. 1. Impact on digestion, rate of passage and microbial activity. *Animal* 3: 501-508.
- GIDENNE, T., COMBES, S., FORTUN-LAMOTHE, L. 2012a. Restreindre l'ingestion du jeune lapin: de nouvelles stratégies pour renforcer la santé digestive et améliorer son efficacité alimentaire. *INRA Prod. Anim.* 25: 323-336.
- GIDENNE, T., BANNELIER, C., COMBES, S., FORTUN-LAMOTHE, L. 2009a. Interaction between the energetic feed concentration and the restriction strategy - impact on feeding behaviour, growth and health of the rabbit 13èmes Journées de la Recherche Cunicole. p 63-66. ITAVI, Le Mans, France.
- GIDENNE, T., MURR, S., TRAVEL, A., CORRENT, E., FOUBERT, C., BEBIN, K., MEVEL, L., REBOURS, G., RENOUF, B. 2009b. Effets du niveau de rationnement et du mode de distribution de l'aliment sur les performances et les troubles digestifs post-sevrage du lapereau. Premiers résultats d'une étude concertée du réseau GEC Cuniculture Magazine No. 36. p 65-72.
- GIDENNE, T., COMBES, S., BRIENS, C., DUPERRAY, J., REBOURS, G., SALAUN, J. M., WEISSMAN, D., FORTUN-LAMOTHE, L., COMBE, Y., TRAVEL, A. 2011. Ingestion restreinte et concentration protéique de l'aliment: impact sur la digestion et les rejets azotés chez le lapin en croissance 14èmes Journées de la Recherche Cunicole. p 21-24. ITAVI, Le Mans, France.
- GIDENNE, T., COMBES, S., BRIENS, C., DUPERRAY, J., MEVEL, L., REBOURS, G., SALAUN, J. M., WEISSMAN, D., COMBE, Y., TRAVEL, A. 2012b. Intake limitation strategy and dietary protein concentration: effect on rabbit growth performance and health, from a large-scale study in a french network of experimental units (GEC). 10th World Rabbit Congress, Sharm El Sheik, Egypt. p 597-601.
- GIDENNE, T., COMBES, S., FEUGIER, A., JEHL, N., ARVEUX, P., BOISOT, P., BRIENS, C., CORRENT, E., FORTUNE, H., MONTESSUY, S., VERDELHAN, S. 2009c. Feed restriction strategy in the growing rabbit. 2. Impact on digestive health, growth and carcass characteristics. *Animal* 3: 509-515.
- GIDENNE, T., TRAVEL, A., MURR, S., OLIVEIRA, H., CORRENT, E., FOUBERT, C., BEBIN, K., MEVEL, L., REBOURS, G., RENOUF, B., GIGAUD, V. 2009d. Ingestion restreinte et mode de distribution de la ration. Conséquences sur le comportement alimentaire, la digestion et la qualité de la carcasse. 13ème J. Rech. Cunicoles, Le Mans, France. p 43-46.
- GILBERT, E. R., LI, H. F., EMMERSON, D. A., WEBB, K. E., WONG, E. A. 2008. Dietary protein quality and feed restriction influence abundance of nutrient transporter mRNA in the small intestine of broiler chicks. *J Nutr* 138: 262-271.
- GONZALEZ-REY, E., CHORNY, A., DELGADO, M. 2006. Therapeutic action of ghrelin in a mouse model of colitis. *Gastroenterology* 130: 1707-1720.
- JEROME, N., MOUSSET, J. L., MESSAGER, B., DEGLAIRE, I., MARIE, P. 1998. Influence de différentes méthodes de rationnement sur les performances de croissance et d'abattage du lapin. 7èmes Journées de la Recherche Cunicole, Lyon. p 175-178.
- KAU, A. L., AHERN, P. P., GRIFFIN, N. W., GOODMAN, A. L., GORDON, J. I. 2011. Human nutrition, the gut microbiome and the immune system. *Nature* 474: 327-336.
- KNUDSEN, C., COMBES, S., BRIENS, C., DUPERRAY, J., REBOURS, G., SALAUN, J. M., TRAVEL, A., WEISSMAN, D.,

- GIDENNE, T. 2015a. Performances de croissance et santé des lapins lors d'une restriction alimentaire post sevrage par substitution de l'amidon par des fibres digestibles, dans un aliment énergétique. 16ème J. Rech. Cunicoles, Le Mans
- KNUDSEN, C., COMBES, S., BRIENS, C., COULETEL, G., DUPERRAY, J., REBOURS, G., SALAUN, J. M., TRAVEL, A., WEISSMAN, D., GIDENNE, T. 2014. Increasing the digestible energy intake under a restriction strategy improves the feed conversion ratio of the growing rabbit without negatively impacting the health status. *Livest Sci* 169: 96-105.
- KNUDSEN, C., COMBES, S., BRIENS, C., DUPERRAY, J., REBOURS, G., SALAUN, J.-M., TRAVEL, A., WEISSMAN, D., GIDENNE, T., OSWALD, I. P. 2015b. Quantitative feed restriction rather than caloric restriction modulates the immune response of growing rabbits. *The Journal of nutrition* 145: 483-489.
- KSIAZEK, A., KONARZEWSKI, M. 2012. Effect of Dietary Restriction on Immune Response of Laboratory Mice Divergently Selected for Basal Metabolic Rate. *Physiol. Biochem. Zool.* 85: 51-61.
- LARA-PADILLA, E., CAMPOS-RODRIGUEZ, R., JARILLO-LUNA, A., REYNA-GARFIAS, H., RIVERA-AGUILAR, V., MILIAR, A., DE LA ROSA, F. J. B., NAVAS, P., LOPEZ-LLUCH, G. 2011. Caloric restriction reduces IgA levels and modifies cytokine mRNA expression in mouse small intestine. *J. Nutr. Biochem.* 22: 560-566.
- LEBAS, F. 2007. L'utilisation de la restriction alimentaire dans la filière cynicole et les différents modes de contrôle utilisés sur le terrain. Table ronde 2007 de l'Association Scientifique Française de Cuniculture tenue à l'occasion des 12èmes JRC, au Mans. Accessed Date Accessed. | doi:DOI|
- LEBAS, F., LAPLACE, J. P. 1982. Mensurations viscérales chez le lapin. 4. Effets de divers modes de restriction alimentaire sur la croissance corporelle et viscérale. *Annales de Zootechnie* 31: 391-430.
- LEDIN, I. 1984a. Effect of restricted feeding and realimentation on growth, carcass composition and organ growth during the first seven days of realimentation in rabbit. *Acta Agriculturae Scandinavica* 34: 54-66.
- LEDIN, I. 1984b. Effect of restricted feeding and realimentation on compensatory growth and organ growth in rabbit. *Ann. Zootech.* 33: 33-50.
- LOCHMILLER, R. L., DEERENBERG, C. 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos* 88: 87-98.
- MACDONALD, L., RADLER, M., PAOLINI, A. G., KENT, S. 2011. Calorie restriction attenuates LPS-induced sickness behavior and shifts hypothalamic signaling pathways to an anti-inflammatory bias. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 301: 172-184.
- MACDONALD, L., BEGG, D., WEISINGER, R. S., KENT, S. 2012. Calorie restricted rats do not increase metabolic rate post-LPS, but do seek out warmer ambient temperatures to behaviourally induce a fever. *Physiology & Behavior* 107: 762-772.
- MARTIGNON, M. H. 2010. Conséquences d'un contrôle de l'ingestion sur la physiopathologie digestive et le comportement alimentaire du lapin en croissance, Université de Toulouse, Toulouse.
- MARTIGNON, M. H., COMBES, S., GIDENNE, T. 2009. Role du mode distribution de l'aliment dans une stratégie de rationnement : conséquences sur le profil d'ingestion, la croissance et la santé digestive du lapin 13èmes Journées de la Recherche Cunicole, Le Mans, France. p 39-42.
- MARTIGNON, M. H., COMBES, S., GIDENNE, T. 2010. Digestive physiology and hindgut bacterial community of the young rabbit (*Oryctolagus cuniculus*): Effects of age and short-term intake limitation. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology* 156: 156-162.
- MARTIGNON, M. H., GUINEBRETIERE, M., POSTOLLEC, G., HUONNIC, D., BOILLETOT, E., JOURDEN, A., MARIE, F., BUREL, C., GIDENNE, T., MICHEL, V. 2011. Conséquences d'une restriction alimentaire sur le comportement et le bien-être des lapins en engraissement. 14èmes journées de la Recherche Cunicole, Le Mans. p 25-28.
- MARTIN, L. B., NAVARA, K. J., WEIL, Z. M., NELSON, R. J. 2007. Immunological memory is compromised by food restriction in deer mice *Peromyscus maniculatus*. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 292: R316-R320.
- MASSIP, K., COMBES, S., CAUQUIL, L., ZEMB, O., GIDENNE, T. 2012. High throughput 16S-DNA sequencing for phylogenetic affiliation of the caecal bacterial community in the rabbit – impact of the hygiene of housing and of the intake level. 8th INRA-RRI Symposium on Gut Microbiology. Gut microbiota: friend or foe?, Clermont-Ferrand, France. p 57.
- MATARESE, G., LA CAVA, A. 2004. The intricate interface between immune system and metabolism. *Trends Immunol.* 25: 193-200.
- MATSUZAKI, J., KUWAMURA, M., YAMAJI, R., INUI, H., NAKANO, Y. 2001. Inflammatory responses to lipopolysaccharide are suppressed in 40% energy-restricted mice. *J Nutr* 131: 2139-2144.
- METCALFE, N. B., MONAGHAN, P. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends Ecol. Evol.* 16: 254-260.
- METZGER, S., SZENDRO, Z., BIANCHI, M., HULLAR, I., FEBEL, H., MAERTENS, L., CAVANI, C., PETRACCI, M., RADNAI, I., BIRO-NEMETH, E. 2009. Effect of energy restriction in interaction with genotype on the performance of growing rabbits: II. Carcass traits and meat quality. *Livest. Sci.* 126: 221-228.
- MONTAGNE, L., PLUSKE, J. R., HAMPSON, D. J. 2003. A review of interactions between dietary fibre and the intestinal mucosa, and their consequences on digestive health in young non-ruminant animals. *Anim. Feed Sci. Technol.* 108: 95-117.
- MOWAT, A. M. 2003. Anatomical basis of tolerance and immunity to intestinal antigens. *Nature Reviews Immunology* 3: 331-341.
- MUTHUKUMAR, A. R., JOLLY, C. A., ZAMAN, K., FERNANDES, G. 2000. Calorie restriction decreases proinflammatory cytokines and polymorphic receptor expression in the submandibular glands of autoimmune prone (NZB X NZW)F-1 mice. *J Clin Immunol* 20: 354-361.
- PEREY, D. Y., COOPER, M. D., GOOD, R. A. 1968. The mammalian homologue of the avian bursa of Fabricius. I. Neonatal extirpation of Peyer's patch-type lymphoepithelial tissues in rabbits: methods and inhibition of development of humoral immunity. *Surgery* 64: 614-621.
- PERRIER, G. 1998. Influence de deux niveaux et de deux durées de restriction alimentaire sur l'efficacité productive du lapin et les caractéristiques bouchères de la carcasse 7èmes Journées de la Recherche Cunicole. p 179-182. ITAVI, Lyon, France.
- PRUD'HON, M., CHERUBIN, M., GOUSSOPOULOS, J., CARLES, Y. 1975. Evolution au cours de la croissance des caractéristiques de la consommation d'aliments solides et liquides du lapin domestique nourri ad libitum. *Annales de Zootechnie* 24: 289-298.
- REDL, H., BAHRAMI, S., SCHLAG, G., TRABER, D. L. 1993. Clinical detection of LPS and LPS and animal models of endotoxemia. *Immunobiology* 187: 330-345.
- ROGERS, C. J., BERRIGAN, D., ZAHAROFF, D. A., HANCE, K. W., PATEL, A. C., PERKINS, S. N., SCHLUM, J., GREINER, J. W., HURSTING, S. D. 2008. Energy restriction and exercise differentially enhance components of systemic and mucosal immunity in mice. *J Nutr* 138: 115-122.
- ROMERO, C., CUESTA, S., ASTILLERO, J. R., NICODEMUS, N., DE BLAS, C. 2010. Effect of early feed restriction on performance and health status in growing rabbits slaughtered at 2kg live-weight. *World Rabbit Sci.* 18: 211-218.
- SZENDRO, Z., METZGER, S., FEBEL, H., HULLAR, I., MAERTENS, L., BIANCHI, M., CAVANI, C., PETRACCI, M., BIRO-NEMETH, E., RADNAI, I. 2008. Effect of energy restriction in interaction with genotype on the performance of growing rabbits I: Productive traits. *Livest. Sci.* 118: 123-131.
- TROCINO, A., GARCIA, J., CARABANO, R., XICCATO, G. 2013. A meta-analysis on the role of soluble fibre in diets for growing rabbits. *World Rabbit Sci.* 21: 1-15.
- TUMOVA, E., ZITA, L., STOLC, L. 2006. Carcass quality in restricted and ad libitum fed rabbits. *Czech Journal of Animal Science* 51: 214-219.

- TUMOVA, E., ZITA, L., SKRIVANOVA, V., FUCIKOVA, A., SKRIVAN, M., BURESOVA, M. 2007. Digestibility of nutrients, organ development and blood picture in restricted and ad libitum fed broiler rabbits. *Archiv Fur Geflugelkunde* 71: 6-12.
- XIA, Q., PANG, W., PAN, H., ZHENG, Y., KANG, J. S., ZHU, S. G. 2004. Effects of ghrelin on the proliferation and secretion of splenic T lymphocytes in mice. *Regulatory Peptides* 122: 173-178.
- XICCATO, G. 1999. Feeding and meat quality in rabbits: a review. *World Rabbit Sci.* 7: 75-86.
- XICCATO, G., CINETTO, M., DALLE ZOTTE, A. 1992. Effect of feeding plane and category of rabbit on digestive efficiency and nitrogen balance. *Zootecnia e Nutrizione Animale* 181: 35-43.
- XU, D. L., LIU, X. Y., WANG, D. H. 2011. Food Restriction and Refeeding Have No Effect on Cellular and Humoral Immunity in Mongolian Gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Physiol. Biochem. Zool.* 84: 87-98.
- ZENED, A., MEDA, B., PONCHANT, P., WILFART, A., ARROYO, J., GIDENNE, T., BRACHET, M., COMBES, S., FORTUN-LAMOTHE, L. 2013. Conséquences d'une restriction alimentaire chez le lapereau sevré sur les impacts environnementaux de la production de viande de lapin. 15èmes journées de la Recherche Cunicole, Le Mans. p 141-144.
- ZHU, Y. L., WANG, C. Y., WANG, X. P., LI, B., SUN, L. Z., LI, F. C. 2013. Effects of dietary fiber and starch levels on the non-specific immune response of growing rabbits. *Livest Sci* 155: 285-293.