

# Analyse comparée des écosystèmes digestifs du rumen de la vache et du caecum du lapin

Rory Michelland, Sylvie Combes, Valérie Monteils, Corine Bayourthe, Laurent L. Cauquil, Francis Enjalbert, Christine Julien, Moussa Kimse, Annabelle Troegeler-Meynadier, Asma Zened, et al.

▶ **To cite this version:**

Rory Michelland, Sylvie Combes, Valérie Monteils, Corine Bayourthe, Laurent L. Cauquil, et al.. Analyse comparée des écosystèmes digestifs du rumen de la vache et du caecum du lapin. INRA Productions Animales, 2012, 25 (5), pp.395-406. hal-02642370

**HAL Id: hal-02642370**
**https://hal.inrae.fr/hal-02642370**

Submitted on 28 May 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

*INRA Prod. Anim.,*
*2012, 25 (5), 395-406*

# Analyse comparée des écosystèmes digestifs du rumen de la vache et du caecum du lapin

*R. MICHELLAND[1,2,3], S. COMBES[1,2,3], V. MONTEILS[2,1,3], C. BAYOURTHE[2,1,3], L. CAUQUIL[1,2,3], F. ENJALBERT[3,1,2] , C. JULIEN[2,1,3], M. KIMSÉ[1,2,3], A. TROEGELER-MEYNADIER[3,1,2], A. ZENED[3,1,2], T. GIDENNE[1,2,3], L. FORTUN-LAMOTHE[1,2,3]*

*[1] INRA, UMR1289 Tissus Animaux Nutrition Digestion Ecosystème et Métabolisme, F-31326 Castanet-Tolosan, France*

*[2] Université de Toulouse INPT ENSAT, UMR Tissus Animaux Nutrition Digestion Ecosystème et Métabolisme, F-31326 Castanet-Tolosan, France*

*[3] Université de Toulouse INPT ENVT, UMR Tissus Animaux Nutrition Digestion Ecosystème et Métabolisme, F-31076 Toulouse, France*

*Courriel : sylvie.combes@toulouse.inra.fr*

Les fermenteurs digestifs des mammifères herbivores hébergent un microbiote symbiotique leur permettant d'utiliser l'énergie des fibres végétales. Ce microbiote est-il spécifique de l'espèce hôte, de l'individu ? Est-il stable dans le temps ? Quels sont les impacts d'une perturbation nutritionnelle ? Les réponses à ces questions sont essentielles pour améliorer l'efficacité et la santé digestive des animaux par le pilotage du microbiote digestif.

Dans un fermenteur digestif, un ensemble de processus mécaniques, chimiques et biologiques convertit l'énergie contenue dans les aliments sans utiliser le dioxygène. La particularité des fermenteurs digestifs comparativement à d'autres organes digestifs, réside dans la densité et la diversité des microorganismes présents. Par définition, les herbivores se nourrissent de matières végétales. La paroi des matières végétales est principalement composée de cellulose, d'hémicelluloses et de lignine qui assurent la structuration et la rigidité des végétaux. Or, l'énergie carbonée contenue dans ces polymères végétaux est difficilement accessible pour les consommateurs primaires. Seule l'action synergique d'un assemblage complexe de microorganismes permet d'hydrolyser les fibres alimentaires, puis de les fermenter. Cette action est capitale car l'énergie emmagasinée lors de la photosynthèse devient alors accessible et permet de boucler les réseaux trophiques et les flux de carbone. Le fermenteur digestif est donc non seulement indispensable à l'hôte pour sa digestion, mais il est un élément clé des transferts d'énergie et de carbone entre le règne végétal et animal (Mackie 2002).

Chez les mammifères herbivores, différents types de fermenteur sont observés. Un large fermenteur caecal en position distale caractérise les herbivores de petite taille (lagomorphes, daman, rongeurs herbivores, petits marsupiaux herbivores). Pour les grands herbivores, on distingue la stratégie du fermenteur colique (équidés, éléphant, wombat, sirénien, orang-outang, gorille) de celle du fermenteur stomacal (ruminants, camélidés, paresseux, marsupiaux macropodes). Parmi ces trois stratégies évolutives nous avons choisi dans cet article de nous focaliser sur une comparaison entre fermenteurs stomacal et caecal. En effet, ils sont représentatifs des deux principales stratégies évolutives rencontrées chez les principaux mammifères herbivores de rente. Le fermenteur stomacal, dont nous avons choisi la vache domestique (*Bos taurus*) comme représentant spécifique, est basé sur le mutualisme coopératif entre l'hôte et son microbiote : les microorganismes utilisent des sources fibreuses non concurrentielles avec l'hôte. L'inconvénient de ce mutualisme pour l'hôte est la digestion par les microorganismes de sources carbonées qui auraient pu être accessibles à la digestion de l'hôte. A l'opposé, le fermenteur caecal, dont nous avons choisi le lapin européen (*Oryctolagus cuniculus*) comme représentant spécifique, est basé sur le mutualisme compétitif coopératif entre l'hôte et son microbiote (Mackie 2002). En effet, la stratégie digestive du lapin repose sur un mutualisme combiné : le mutualisme est dit compétitif car le lapin, à l'instar des espèces carnivores, conserve un accès privilégié à l'aliment en retardant son accès aux microorganismes ; le mutualisme est dit coopératif car les microorganismes du caecum utilisent, à l'instar de ceux présents dans le rumen, des sources carbonées non concurrentielles pour le lapin.

Chez les bovins, la stratégie digestive est de favoriser le séjour des fibres alimentaires ingérées dans le rumen, jusqu'à aboutir à une réduction suffisante de la taille des particules, et donc à une dégradation poussée des fibres. Les microorganismes peuvent ainsi se multiplier dans le rumen, produire des nutriments absorbables par la paroi ruminale, puis transitent vers l'intestin grêle pour y être digérés. Certains microorganismes (protozoaires) cependant, peuvent être spécifiquement retenus dans le rumen. Chez l'herbivore monogastrique, comme le lapin, à l'inverse, la stratégie de l'hôte est de tirer parti des fractions rapidement digestibles des plantes (amidon, protéines…) dans l'intestin grêle. Dans le gros intestin du lapin (caecum et côlon) il s'agira de permettre aux particules les plus fines de séjourner plus longuement dans le fermenteur, tout en favorisant un transit plus rapide des particules les plus grossières, évacuées dans

les fèces. Les microorganismes, qui se multiplient dans le caecum et le côlon proximal et produisent des nutriments absorbables, sont en partie ingérés *via* le comportement de caecotrophie (Ruckebusch et Hörnicke 1977).

Aussi différents soient-ils, le principal service rendu par le fermenteur digestif de la vache et du lapin est la dégradation des composés peu digestibles (fibres) pour les rendre accessibles à l'hôte *via* la production d'Acides Gras Volatils (AGV) et de protéines bactériennes. La comparaison de ces deux modèles permet de décrire les caractéristiques communes des communautés microbiennes partagées par ces deux fermenteurs digestifs, mais aussi les particularités propres à chaque fermenteur en termes de diversité, richesse, stabilité et résilience. En outre, elle permet d'analyser les principes généraux de fonctionnement de l'écosystème digestif et de mieux comprendre la nature, le sens et l'ampleur des processus mis en jeux. Les enjeux pour la production animale sont les mêmes dans ces deux modèles, à savoir optimiser les services rendus par les écosystèmes en terme d'efficacité alimentaire et de santé digestive, et définir des moyens de contrôle.

L'objectif de cette synthèse est de réaliser une approche comparée de deux types de fermenteurs digestifs d'animaux herbivores : le réticulo-rumen de la vache et le caecum du lapin. Après avoir rappelé les caractéristiques anatomiques, physiologiques et physico-chimiques de ces deux fermenteurs, nous verrons comment celles-ci influent sur la structure, la composition et la variabilité de leur communauté procaryotique. Une analyse comparée de leur capacité à répondre à une perturbation sera également réalisée.

## 1 / Caractéristiques comparées du rumen de la vache et du caecum du lapin

### 1.1 / Anatomie et physiologie

Le fermenteur digestif de la vache est le réticulo-rumen. Ce fermenteur, constitué de deux parties, le reticulum de petite taille et le rumen de grande taille, se situe en amont de l'estomac (abomasum ou caillette). Entre le réticulo-rumen et l'abomasum se trouve un autre compartiment pré-stomacal : l'omasum ou feuillet. Le rumen pèse environ 100 kg et représente 60 à 70% du volume du tube digestif chez la vache adulte. Il se subdivise en plusieurs poches : ventrale, dorsale, caudo-dorsale et caudo-ventrale (figure 1). La muqueuse du rumen est plissée et couverte de papilles aplaties plus ou moins denses de 5 × 3 mm en moyenne (hauteur × largeur). Les papilles les plus hautes et les plus nombreuses sont au contact de la phase liquide, c'est-à-dire au niveau des sacs ventral, caudo-dorsal et caudo-ventral. Au niveau du sac dorsal, les papilles sont peu nombreuses et petites. Le contenu du rumen n'est pas homogène ; on peut distinguer trois phases : *i)* la phase liquide dans la partie ventrale qui contient les fines particules alimentaires dispersées dans une solution aqueuse, *ii)* la phase solide dans la partie intermédiaire, essentiellement composée de grosses particules et de gaz et *iii)* la phase gazeuse dans la partie dorsale du rumen (Welch 1982). Le réticulum (ou réseau ou bonnet – filet en latin) est un fermenteur de plus petite taille (figure 1). Il est accolé au rumen et son contenu est en communication permanente avec celui-ci ce qui justifie l'utilisation courante du terme réticulo-rumen. D'un point de vue anatomique, son épithélium est tapissé d'alvéoles hexagonales (0,2mm x 5mm x 2-5cm, épaisseur x hauteur x largeur) ressemblant à des nids d'abeille, recouvertes de papilles cornées. A l'inverse du rumen, le contenu du réticulum n'est pas stratifié et présente une seule phase liquide composée de fines particules dispersées dans une solution aqueuse.

Le caecum, fermenteur digestif principal du lapin représente un compartiment en dérivation sur l'axe intestin grêle-côlon. Il pèse 150 g et représente 45-50% du volume total du tube digestif (Gidenne et Fortun-Lamothe 2002). Les digesta transitent à 90% directement de l'iléon vers la base du caecum par le *sacculus rotondus* et seuls 10% des digesta transitent directement vers le côlon proximal. Il est en forme de spirale comprenant 22 à 25 spires (figure 2). A son extrémité se trouve l'appendice caecal ou vermiforme de diamètre nettement plus faible (1 cm contre 4-5 cm), et constitué de tissu lymphoïde. Près de l'abouchement de l'intestin grêle se trouve le départ du côlon, au niveau de l'*ampulla coli*. La muqueuse caecale ne forme pas de villosités, à l'opposé du fermenteur digestif des ruminants, mais présente des cryptes (Snipes *et al* 1982). La surface luminale est composée d'un épithélium prismatique simple, présentant une bordure de microvillosités bien développée et tapissée d'un glycocalyx.

Le lapin produit deux types d'excréments (tableau 1) : les crottes dures et les crottes molles appelées caecotrophes. Les crottes dures qui sont assimilables aux excréments des autres animaux sont éliminées dans le milieu environnant. D'un point de vue morphologique, les crottes dures ressemblent à des agrégats de taille moyenne (8 à 12 mm), bruns, durs et secs. Les caecotrophes se présentent toujours sous forme de grappes composées d'agrégats de petite taille (5 mm), foncés, mous et entourés de mucus. L'ingestion des caecotrophes permet au lapin d'utiliser l'énergie et les nutriments issus de la fermentation caecale ainsi qu'une partie du contenu des organismes microbiens. Ces microorganismes sont alors majoritairement lysés dans l'estomac et absorbés dans l'intestin grêle. Cependant, une part importante de l'énergie et des nutriments contenus dans les microorganismes microbiens sont perdus lors de l'excrétion des crottes dures. Lors de la production de caecotrophes, le côlon proximal présente une activité péristaltique simple, conduisant au transit du contenu caecal directement vers le côlon distal (Ruckebusch et Hörnicke 1977). Ainsi, la composition des caecotrophes est proche de celle des digesta du caecum, mais diffère de celle des

**Figure 1.** *Anatomie du réticulo-rumen (d'après Barone* et al *1984).*

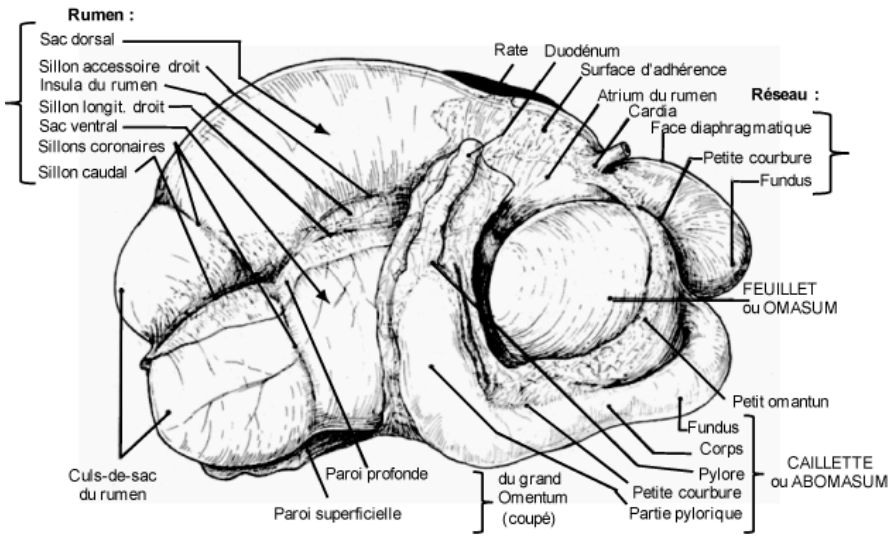


**Figure 2.** *Anatomie du caecum du lapin (d'après Barone* et al *1984).*

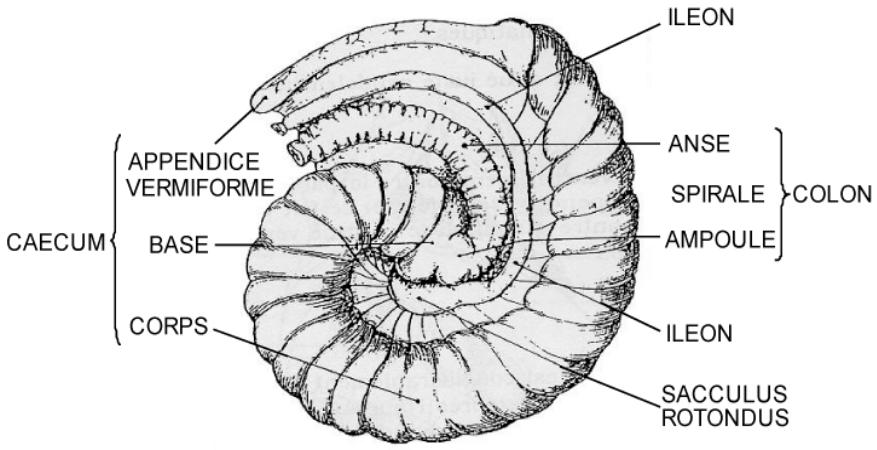



**Tableau 1.** *Comparaison de la composition des crottes dures et des caecotrophes du lapin (d'après Fekete et Bokori 1985, Fraga* et al *1991, Carabaño* et al *2010).*

| | Crottes dures | Caecotrophes |
|---|---|---|
| Eau (%) | 43 - 48 | 61 - 71 |
| Protéines brutes (% MS) | 11 - 15 | 26 - 32 |
| Lipides (% MS) | 2,7 | 2,2 |
| Cellulose brute (% MS) | 29 - 30 | 17 - 18 |
| Minéraux (% MS) | 5 - 14 | 8 - 15 |

crottes dures (tableau 1, Carabaño *et al* 2010). Les caecotrophes sont riches en protéines, vitamine K et B et en minéraux, tandis que les crottes dures sont majoritairement constituées de fibres. Les caecotrophes constituent 9 à 15% de l'ingéré journalier soit 15-20% des apports azotés journaliers (Gidenne et Lebas 1987, Garcia *et al* 1995, Belenguer *et al* 2005).

## 1.2 / Nature des intrants et efficacité digestive

Les fermenteurs digestifs sont des écosystèmes ouverts dans le sens où l'apport de substrats (intrants), *via* l'ingestion de l'individu hôte est un phénomène relativement régulier. Aussi, la nature et la fréquence d'arrivée des intrants dans les fermenteurs digestifs sont des paramètres capitaux qui peuvent influencer le microbiote et le biotope. Ces deux paramètres sont plus variables dans les fermenteurs prémstomacaux (rumen) que dans les fermenteurs distaux (caecum, colon). En effet, dans ce dernier cas, la digestion dans l'intestin grêle régule la nature et la fréquence des intrants.

Le rumen de la vache et le caecum du lapin possèdent une fonctionnalité commune : la dégradation des fibres végétales. Le caecum du lapin assure essentiellement cette fonction tandis que le rumen de la vache permet également la dégradation des composés glucidiques non fibreux et des protéines. En effet, situé juste après l'œsophage, le rumen reçoit l'ensemble des constituants d'origine alimentaire, très peu remaniés. L'amidon, les glucides rapidement fermentescibles, les protéines et les lipides sont présents dans le rumen de la vache car ils proviennent de l'aliment ingéré. En revanche, ces nutriments sont quasiment absents du caecum du lapin car ils sont digérés et absorbés dans la partie amont du tube digestif. Les nutriments restants sont essentiellement des fibres végétales (70% de la matière sèche, Gidenne 1992), et des composés azotés (15% de la matière sèche, Villamide *et al* 2010). Les particules fibreuses du rumen sont environ 6 fois plus grosses que celle du caecum (Uden et Van Soest 1982). L'intrant qui arrive dans le fermenteur caecal est donc assez homogène et régulier tandis que celui du rumen subit les variations dues à la composition de la ration, et au comportement alimentaire (ingestion, rumination, abreuvement) de l'animal.

Le fermenteur digestif de la vache est deux fois plus efficace que celui du lapin pour la digestion des fibres pour 3 raisons principales (Hintz 1969, Slade et Hintz 1969) : *i)* les conditions écologiques du rumen sont plus favorables pour le microbiote que celles du caecum. Le rumen est environ 650 fois plus volumineux que le caecum (tableau 2). Le transit des polymères végétaux est ralenti et le temps de rétention des particules fibreuses est plus long (Pickard et Stevens 1972). Un temps de contact élevé des particules avec les microorganismes favorise leur dégradation. Par ailleurs, le caecum se situant en aval des sites de digestion et d'absorption des nutriments, son contenu est appauvri en matières azotées et minéraux compara-

**Tableau 2.** *Physiologie comparée des fermenteurs de la vache et du lapin.*

| | Rumen de la vache | Caecum du lapin | Références |
|---|---|---|---|
| CUDa de la cellulose brute[1] | 35 - 45% | 16 - 18% | Hintz (1969) |
| Poids | 120 - 200 L | 0,35 - 0,40 L | Fonty et Chaucheyras Durand (2007) |
| Volume en pourcentage du volume total du tube digestif | 60 - 70% | 45 - 50% | Fonty et Chaucheyras Durand (2007) |
| Temps de rétention des particules | 28 - 38 h | Grosses : 7 - 16 h<br>Fines : 16 - 42 h | Hartnell et Scatter (1979),<br>Gidenne (1992) |
| Utilisation de l'énergie produite par les microorganismes | oui | oui | Mackie (2002) |
| Utilisation de l'énergie contenue dans les microorganismes | oui | partielle | Mackie (2002) |
| Mutualisme symbiotique | coopératif | compétitif-coopératif | Mackie (2002) |

[1]CUDa : Coefficient d'Utilisation Digestive apparent.

tivement au rumen ; *ii)* la rumination permet un broyage mécanique des grosses particules et «fissure» les fibres végétales rendant ainsi le contenu végétal plus accessible au microbiote ; *iii)* tous les nutriments contenus dans les microorganismes peuvent être utilisés chez le ruminant alors que seule la partie excrétée dans les caecotrophes peut l'être chez le lapin (tableau 2). En effet, chez la vache les microorganismes transitent dans l'estomac (la caillette), sont lysés sous l'action du lysozyme stomacal et sont ensuite digérés dans l'intestin. Chez le lapin, seuls les microorganismes présents dans les caecotrophes lors de leurs émissions ponctuelles sont utilisés comme source de nutriment et d'énergie.

### 1.3 / Paramètres physico-chimiques

Les microorganismes présents dans les fermenteurs digestifs sont sélectionnés par leur environnement et leur activité affecte ce dernier en retour. Les paramètres du milieu agissent sur l'occurrence des espèces microbiennes mais aussi sur leur activité, leur taux de multiplication, leur physiologie et leur mode de vie. De plus, par rétroaction, l'activité microbienne peut participer à la sélection microbienne dans les fermenteurs digestifs. En effet, l'activité microbienne aboutit à l'utilisation des ressources et à la formation de nouvelles molécules qui peuvent à leur tour jouer un rôle dans la sélection microbienne (Fonty et Chaucheyras-Durand 2007). Les facteurs physico-chimiques qui jouent un rôle majeur dans la sélection des microorganismes au sein d'un écosystème microbien sont l'absence d'énergie lumineuse, la température relativement constante et élevée 37-40°C, le statut fortement réducteur et donc la forte anaérobiose (potentiel d'oxydo-réduction très bas : - 150 à - 250 mV), un pH légèrement acide à neutre (pH = 5 à 7) (tableau 3).

L'écosystème caecal du lapin est plus acide, plus réducteur et plus anaérobie que le rumen de la vache (Marden *et al* 2005, Kimsé *et al* 2008). L'analyse comparée semble montrer cependant que les différences de pH entre espèces s'estompent si la ration est déficiente en fibres (tableau 3, Michelland *et al* 2011a, Michelland *et al* 2011b). De même, les mesures de potentiel redox montrent une forte interaction entre l'espèce hôte et le régime. Ces variations s'expliquent vraisemblablement par le fait que le pH et le potentiel redox du rumen de la vache sont variables au cours de la journée et notamment en fonction des cycles prandiaux (Marden *et al* 2005). On remarque également que les concentrations en AGV sont proches (tableau 3) et que l'acétate est l'AGV dominant dans les deux fermenteurs digestifs. Cependant, chez les ruminants la quantité de propionate est supérieure à celle du butyrate alors que ces proportions sont inversées chez le lapin adulte.

## 2 / Comparaison des communautés microbiennes du rumen de la vache et du caecum du lapin

### 2.1 / Composition des communautés microbiennes

Les microorganismes qui peuplent les fermenteurs digestifs appartiennent aux trois domaines du vivant : *Bacteria*, *Archaea* et *Eucarya* (tableau 4). Les virus, qui ne sont pas considérés comme des êtres vivants mais comme des entités biologiques, sont également présents. Le rumen de la vache contient $10^{10}$ à $10^{11}$ bactéries, $10^{8}$ à $10^{10}$ archées, $10^{3}$ à $10^{6}$ protozoaires (ciliés et flagellés), $10^{2}$ à $10^{4}$ zoospores de champignons et $10^{9}$ à $10^{10}$ particules virales par millilitre (Klieve et Swain 1993, Fonty et Chaucheyras-Durand 2007). La population bactérienne du caecum est largement majoritaire et estimée à $10^{10}$ à $10^{12}$ bactéries par g de contenu (Gouet et Fonty 1979, Forsythe et Parker 1985, Combes *et al* 2011)

**Tableau 3.** *Paramètres physico-chimiques des fermenteurs digestifs de la vache et du lapin recevant un régime témoin pendant 21 jours puis soumis à une perturbation nutritionnelle (augmentation du ratio amidon/fibre) appliquée pendant 21 jours. Les données ont été extraites de Michelland* et al *(2011a et b).*

| | Rumen | | Caecum | | Effets [5] | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Régime | Témoin [1] (n = 28) | Perturbation [2] (n = 28) | Témoin [3] (n = 35) | Pertubation [4] (n = 35) | Hôte | Régime | Temps | Hôte × Régime |
| pH | 6,7 ± 0,1 | 6,2 ± 0,2 | 6,1 ± 0,3 | 6,3 ± 0,3 | P < 0,001 | P < 0,01 | NS | P < 0,001 |
| Potentiel redox (mV) | - 224 ± 15 | - 170 ± 31 | - 192 ± 27 | - 205 ± 22 | NS | P < 0,001 | NS | P < 0,001 |
| Acide acetique (mmol $L^{-1}$) | 53,9 ± 10,5 | 62,2 ± 6,5 | 73,2 ± 15,7 | 54,5 ± 15,3 | P < 0,05 | P < 0,01 | NS | P < 0,001 |
| Acide propionique (mmol $L^{-1}$) | 12,4 ± 2,6 | 16,8 ± 2,5 | 4,9 ± 1,5 | 4,5 ± 1,8 | P < 0,001 | P < 0,001 | P < 0,05 | P < 0,001 |
| Acide butyrique (mmol $L^{-1}$) | 7,1 ± 1,7 | 11,9 ± 1,7 | 13,9 ± 4,3 | 13,8 ± 5,9 | P < 0,001 | P < 0,01 | NS | P < 0,001 |
| $AGV_{total}$ (mmol $L^{-1}$) | 76,5 ± 15,2 | 94,5 ± 9,3 | 94,0 ± 18,2 | 75,2 ± 19,6 | NS | NS | NS | P < 0,001 |
| $NH_3$-N (mmol $L^{-1}$) | 146,9 ± 46,2 | 71,4 ± 34,8 | 6,4 ± 3,4 | 101,1 ± 5,8 | P < 0,001 | P < 0,001 | P < 0,001 | P < 0,001 |

[1] Composition du régime Témoin distribué aux vaches : ration à base de foin (cellulose 13,1%, hémicellulose 13,3%, amidon 12,3% et protéine 11,5%).
[2] Composition du régime Perturbation distribué aux vaches : ration à base d'ensilage de maïs (cellulose 16,2%, hémicellulose 17,0%, amidon 26,7% et protéine 6,2%).
[3] Composition du régime Témoin distribué aux lapins : cellulose 15,6%, hémicellulose 19,9%, amidon 15,6% et protéine 18,4%.
[4] Composition du régime Perturbation distribué aux lapins : cellulose 7,8%, hémicellulose 9,6%, amidon 36,2% et protéine 19,6%.
[5] L'effet hôte désigne vache *vs* lapin, l'effet régime désigne le régime témoin *vs* perturbation, l'effet temps désigne les 21 jours avant et pendant l'application de la perturbation.

tandis que la population des archées est estimée à $10^7$ par g de contenu (Combes *et al* 2011). En ce qui concerne le domaine des eucaryotes, l'écosystème digestif caecal du lapin semble dépourvu de champignons anaérobies (Bennegadi *et al* 2003) et de levures (Kimsé *et al* 2012) bien que la présence de levures «commensales» ait été observée dans le caecum ($10^6$ par g, Forsythe et Parker 1985). Les protozoaires sont absents de l'écosystème caecal (Bennegadi *et al* 2003). A notre connaissance aucune étude ne s'est attachée à mettre en évidence la présence de virus dans le caecum du lapin. Des travaux complémentaires seraient nécessaires chez le lapin pour confirmer l'absence de champignons et de protozoaires.

La réalisation de manière simultanée d'un inventaire moléculaire chez un animal adulte des deux espèces (200 clones pour chaque espèce hôte, Cauquil *et al* 2007) montre que la communauté bactérienne diffère en terme d'abondance relative au niveau des phyla (tableau 4). Dans le rumen, les proportions de *Firmicutes* et de *Bacteroidetes* sont similaires (41 *vs* 47%) ; à l'inverse, chez le lapin une large prédominance des *Firmicutes* est observée (92,5%), les *Bacteroidetes* ne représentant que 3%. Par ailleurs, au grain de l'espèce (similarité à 97%) les bactéries présentes sont spécifiques de chaque espèce hôte puisqu'aucune espèce en commun n'a pu être trouvée entre ces deux écosystèmes. Chez le lapin ce type d'étude a mis en lumière le faible niveau de connaissance des espèces hébergées dans le caecum puisque 80 à 90% d'entre elles sont considérées comme de nouvelles espèces jamais référencées dans les bases de données (90% d'après Abecia *et al* 2005 ; 80% d'après Monteils *et al* 2008). Enfin, la réalisation d'empreintes moléculaires des communautés bactériennes, *«Capillary Electrophoresis Single Strand Conformation Polymorphism»* (CE-SSCP), montre que la diversité de la communauté bactérienne est plus élevée dans le rumen que dans le caecum (Indice de Simpson de 6,2 ± 0,8 *vs* 5,6 ± 0,8, figure 3).

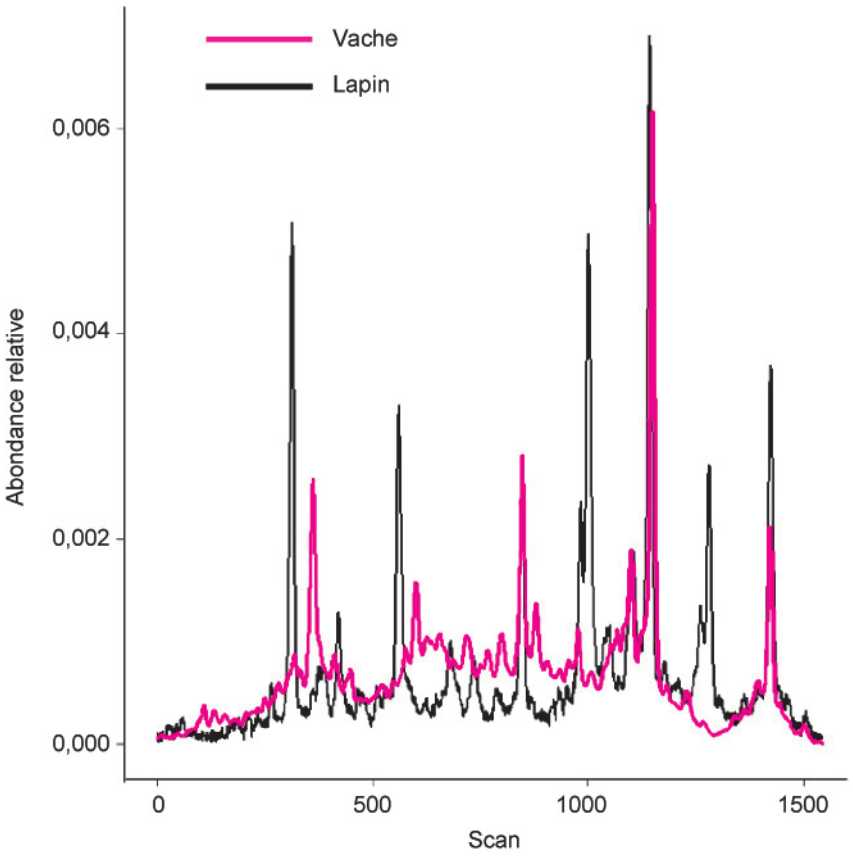
Les paramètres environnementaux sélectionnent les espèces microbiennes en fonction de leurs contraintes écologiques spécifiques et expliquent en partie les différences de structure et de composition des communautés entre les deux fermenteurs. De plus, la spécificité espèce hôte/microbiote résulte également d'une co-évolution entre chaque espèce hôte et son microbiote. Ainsi, la plus grande diversité et la plus grande richesse de la communauté bactérienne ruminale par rapport à la communauté caecale pourraient être attribuées à la plus grande hétérogénéité des substrats entrant dans le rumen que dans le cae-

**Tableau 4.** *Abondances relatives (%) des groupes microbiens présents dans le rumen de vache et le caecum de lapin (d'après Crociani* et al *1984, Forsythe et Parker 1985, Biavati* et al *1988, Bennegadi* et al *2003, Cauquil* et al *2007, Fonty et Chaucheyras-Durand 2007, Kimsé* et al *2012, Monteils* et al *2008, Kušar et Avguštin 2010).*

| | | Rumen | Caecum |
|---|---|---|---|
| Bactéries | *Firmicutes* | 41 | 92,5 |
| | *Bacteroidetes* | 47 | 3,1 |
| | *Actinobacteria* | 4 | + |
| | *Proteobacteria* | 6,1 | 0,4 |
| | *Fibrobacter* | 0,5 | + |
| | *Spirochaetes* | + | NE |
| | *Fusobacteria* | + | + |
| | *Verrucomicrobia* | + | + |
| Archées | *Methanobacteriales* | + | + |
| | *Méthanomicrobiales* | + | - |
| | *Methanosarcinales* | + | - |
| Eucaryotes | Protozoaires | + | - |
| | Champignons | -/+ | - |
| | Levures | + | +/- |
| Virus | | + | NE |

+ : présence ; - : absence ; NE : Non Etudié.

**Figure 3.** *Empreinte moléculaire de la communauté bactérienne ruminale (rouge) et caecale (noire) obtenue par* «Capillary Electrophoresis Single Strand Conformation Polymorphism» *(CE-SSCP).*



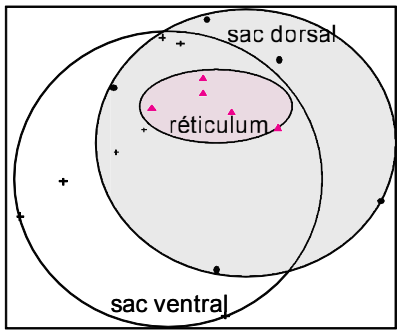
cum et donc, à la plus grande hétérogénéité du contenu ruminal que du contenu caecal. En effet, l'hétérogénéité est source d'une importante diversité de conditions environnementales qui fournissent une grande variété de micro-niches favorables à l'apparition d'espèces différentes, spécifiques de chaque micro-niche (Fonty et Chaucheyras-Durand 2007). Cette relation entre l'hétérogénéité environnementale et la diversité biologique est classiquement observée en macro-écologie et semble également intervenir dans les écosystèmes microbiens (à l'instar des marais salants, Horner-Devine *et al* 2004).

## 2.2 / Différences entre individus hôtes

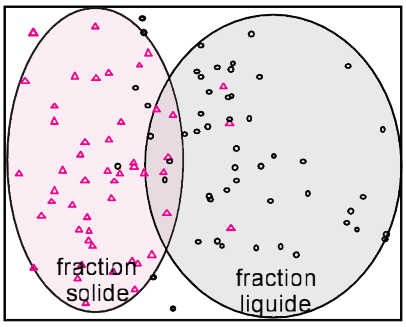
Comme les communautés bactériennes des fermenteurs digestifs abritent plusieurs centaines d'espèces, il est probable que les espèces présentes et leurs abondances respectives diffèrent d'un individu à l'autre au sein d'une même espèce de mammifère herbivore. L'analyse du microbiote par empreinte moléculaire (CE-SSCP) ne détecte pas, dans le rumen de vache ou dans le caecum de lapin, l'existence d'un patron spécifique à chaque individu, stable dans le temps ou dans l'espace (au sein d'un même compartiment et entre différents compartiments) pour la communauté bactérienne (Michelland *et al* 2009a et b) comme pour la communauté archée, (Michelland *et al* 2010). En effet, la variabilité inter- et intra-individuelle des communautés bactériennes et archées sont de même ampleur. Une forte variabilité interindividuelle de la composition de la communauté bactérienne a déjà été observée dans les différents compartiments du tube digestif du poulet (Wielen *et al* 2002) ; cependant rares sont les études qui évaluent la variabilité intra-individu (répétition d'un même individu dans le temps ou dans l'espace). Welkie *et al* (2010) montrent une variabilité interindividuelle supérieure à celle intra-individu au cours de 4 cycles d'alimentation de 2 vaches. De même, une expérience de changement massif du microbiote ruminal par vidange et implantation d'un microbiote d'une autre vache suggère que la communauté bactérienne présente une spécificité pour l'hôte. En effet, après un temps qui varie selon la vache receveuse, la communauté bactérienne est plus proche de la communauté initiale que de celle de la vache donneuse (Weimer *et al* 2010). Chez l'Homme, un patron spécifique à chaque individu est retrouvé au sein des différents segments du colon (ascendant, descendant et transverse) (Zoetendal *et al* 2002) ou au cours du temps dans les fèces (Vanhoutte *et al* 2004). L'absence de patron spécifique de l'individu hôte pourrait trouver son origine dans la similarité génétique entre animaux et la forte standardisation des conditions d'élevage et d'alimentation surtout chez le lapin. Cela tendrait à uniformiser l'influence de l'hôte sur la composition de sa communauté bactérienne. Cependant, on ne peut exclure que la résolution insuffisante des outils d'empreinte moléculaire (CE-SSCP) de nos études n'ait pas permis de mettre en évidence cette spécificité liée à l'individu hôte. Récemment chez l'Homme, le séquençage complet de l'ADN bactérien présent dans les fèces de 200 sujets, a permis d'identifier trois types de microbiote digestif ou entérotypes (Arumugam *et al* 2011). A l'instar des quatre groupes sanguins, ces entérotypes ne sont pas spécifiques de l'origine ethnique des sujets (européens, américains, japonais) et sans lien avec le sexe, le poids, l'âge ou l'état de santé. Ils se distinguent par leur composition taxonomique et leur fonctionnement (équipement enzymatique). S'il reste à mettre en relation les entérotypes avec la prédisposition à certaines maladies, l'existence de ces entérotypes permet d'envisager une prophylaxie ou une action thérapeutique adaptée spécifiquement à l'entérotype du patient. Des études similaires sont en cours chez l'animal de rente.

**Figure 4.** *Analyse de similarité des profils CE-SSCP des communautés bactériennes entre les compartiments du rumen (+ : sac ventral, ● : sac dorsal, ▲: réticulum) (A) et entre les fractions (Δ: liquide, ○ : solide) au sein du sac ventral du rumen (B). (Michelland 2009).*
Chaque communauté est représentée par un point. Plus les points sont éloignés sur le graphique, plus les communautés bactériennes diffèrent.

**A- Communautés bactériennes de différentes zones du rumen de la vache**




**B- Communautés bactériennes des fractions liquide et solide du sac ventral du rumen de la vache**



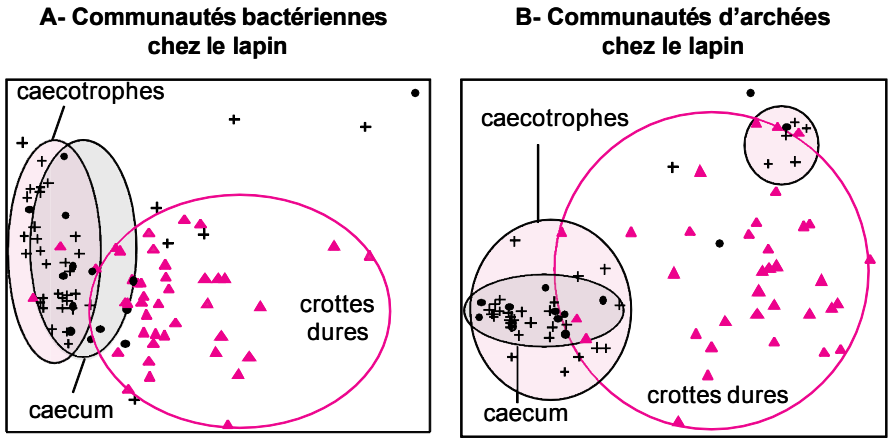

## 2.3 / Différences entre compartiments digestifs

Les communautés procaryotiques sont spécifiques de chaque compartiment du tube digestif, que ce soit chez la vache, le lapin (Michelland *et al* 2009a et b) ou chez d'autres mammifères d'élevage (mouton, chèvre, porc : Lin *et al* 1997, Simpson *et al* 1999) et l'Homme (Marteau *et al* 2001, Zoetendal *et al* 2002). Ainsi, chez la vache, les communautés de bactéries et d'archées du rumen et des fèces ont des structures différentes. A l'inverse, dans le réticulo-rumen, que le prélèvement soit réalisé en partie ventrale ou dorsale du rumen ou dans le réticulum, les communautés microbiennes sont similaires (Michelland *et al* 2009b, Michelland *et al* 2010) (figure 4). Chez le lapin, la richesse des communautés de bactéries et d'archées, la diversité bactérienne et la structure des communautés d'archées du contenu caecal, des caecotrophes et des crottes dures sont similaires mais la structure des communautés bactériennes diffère (Michelland *et al* 2009a et b). De plus, si la structure des communautés bactériennes diffère entre les trois types d'échantillons, celle du caecum est plus proche de celle des caecotrophes que de celle des crottes dures (figure 5). Ce résultat montre ainsi que la proximité physiologique des sites de prélèvements entraîne une proximité dans les communautés qu'ils hébergent.

La composition chimique du contenu de ces différents compartiments peut expliquer ces résultats. Ainsi, le pH, le niveau d'anaérobiose et la composition du substrat entrant dans le rumen et le côlon de la vache diffèrent de façon importante. Chez le lapin, la composition chimique des caecotrophes est proche de celle du contenu caecal mais diffère de celle des crottes dures. D'un point de vue pratique, les caecotrophes peuvent être utilisés comme matrice alternative d'échantillonnage du contenu caecal. Cette alternative peut permettre de collecter des échantillons, à moindre coût, sans perturbation des animaux, et de réaliser ainsi un suivi dynamique des communautés pour un même individu.

La structure des communautés bactériennes des fractions solide et liquide de la zone ventrale du rumen sont différentes (figures 4). La fraction solide abrite une communauté bactérienne plus riche

**Figure 5.** *Analyse de similarité des profils CE-SSCP des communautés de bactéries (A) et d'archées (B) entre le cæcum (●), les caecotrophes (+) et les crottes dures (▲) du lapin. (Michelland 2009).*
Chaque communauté est représentée par un point. Plus les points sont éloignés sur le graphique, plus les communautés bactériennes diffèrent.




et plus diverse que la fraction liquide (Michelland *et al* 2011b). De plus, la fraction solide du rumen contient une densité plus importante de bactéries que la fraction liquide. Ces différences ont déjà été observées dans le rumen de la vache (Tajima *et al* 1999, Cho *et al* 2006, Welkie *et al* 2010) et dans le rumen du mouton (Tajima *et al* 1999, Larue *et al* 2005). Par ailleurs, les communautés microbiennes de la lumière du rumen (phase solide et liquide, dite luminale) diffèrent de celles de la paroi ruminale (dite épimurale, Cho *et al* 2006, Sadet *et al* 2007). Les bactéries de la fraction solide du rumen sont en contact avec un substrat hétérogène qui fournit aux bactéries de nombreuses conditions environnementales à l'échelle microscopique. Ceci permettrait la colonisation d'un plus grand nombre d'espèces dans la fraction solide que dans la fraction liquide.

En résumé, les différents compartiments du tube digestif abritent des communautés de bactéries et d'archées qui sont d'autant plus distinctes qu'ils sont distants et qu'ils présentent une physiologie différente et un contenu de composition différente.

### 2.4 / Dynamique des communautés microbiennes dans le temps

En l'absence de perturbations induites, la position du fermenteur sur le tube digestif semble influencer sa dynamique naturelle. Ainsi, dans un écosystème digestif proximal, tel que le rumen de la vache, toutes les caractéristiques bactériennes étudiées (richesse, diversité, structure, quantification des bactéries) fluctuent de manière sporadique et imprévisible entre les semaines successives de prélèvement alors même qu'il n'y a aucun changement de ration (Michelland *et al* 2009b, Michelland *et al* 2011b, Monteils *et al* 2011). En revanche, au cours de la journée, les communautés bactériennes du rumen (diversité et structure) restent stables jusqu'à 6 heures après le repas. A l'inverse, dans un écosystème digestif distal, tel que le caecum, la communauté bactérienne (diversité, structure, quantification des bactéries) reste stable au cours des semaines (Michelland *et al* 2009a). Une telle stabilité a déjà été observée chez d'autres mammifères qui possèdent, comme le lapin, un fermenteur situé en position distale du tractus, l'Homme (Zoetendal *et al* 1998, Abell et McOrist 2007, Abell *et al* 2008), le porc (Leser *et al* 2000) et le chien (Simpson *et al* 2002). Ainsi en l'absence de perturbation, la communauté bactérienne du caecum est en état d'équilibre stable alors que celle du rumen est en état d'équilibre dynamique. Un état d'équilibre dynamique est classiquement observé dans d'autres écosystèmes microbiens (réacteur de méthanisation, Fernandez *et al* 1999), mais n'a pas été observé pour l'écosystème ruminal de mouton (Edwards *et al* 2005). Il a été montré qu'un tel état de stabilité dynamique n'engendre pas forcément d'évolution dans les fonctionnalités de l'écosystème (Fernandez *et al* 1999).

La stabilité d'un écosystème serait favorisée lorsque le flux et la composition des nutriments entrant dans le fermenteur est plus constante, comme dans le cas du caecum du lapin. A l'opposé, les communautés seraient plutôt en équilibre dynamique lorsque le flux et la composition des nutriments ainsi que les conditions environnementales (température, dioxygène) sont plus variables. Ainsi, chez la vache, l'ingestion alimentaire entraîne une entrée brusque de matières premières végétales et de dioxygène qui sont à une température plus faible que la température de l'écosystème ou de l'hôte. Toutefois, l'absence d'évolution post-prandiale ne corrobore pas cette explication.

A l'inverse de la communauté bactérienne, la communauté d'archées semble être stable dans le temps dans les deux fermenteurs étudiés : rumen et caecum (Michelland *et al* 2010). Des résultats similaires ont été observés chez l'Homme et le rat (Florin *et al* 2000). Cette absence d'évolution temporelle peut être expliquée par la faible richesse des communautés d'archées dans les systèmes digestifs (Janssen et Kirs 2008, Kušar et Avguštin 2010), qui par conséquent ne peuvent pas faire de «réajustements» permanents de leur microbiote par redondance fonctionnelle (Cardinale *et al* 2002).

## 3 / Réponses des communautés microbiennes à une perturbation

Un intérêt croissant est porté à la capacité de réponse des écosystèmes aux perturbations induites par des facteurs qui peuvent être abiotiques ou biotiques. Chez la vache, comme chez le lapin, les perturbations étudiées ont concerné le changement du ratio amidon/fibres de la ration (Tajima *et al* 2000, Badiola *et al* 2004, Michelland *et al* 2011a et b, Monteils *et al* 2012), l'addition d'huile et/ou d'amidon (Zened *et al* 2011, Zened *et al* 2012), l'ajout de probiotiques (Brossard *et al* 2006, Marden 2007, Julien *et al* 2010, Kimsé *et al* 2012), ou d'antibiotiques (Edwards *et al* 2005, Abecia *et al* 2007) ou encore l'inoculation de pathogènes (Dewrée *et al* 2007, Combes *et al* 2009). En réponse à ces perturbations, l'écosystème peut alors (Ives et Carpenter 2007) : *i)* rester constant, c'est-à-dire ne pas répondre (ou de façon modérée) aux perturbations. On parle alors de résistance, de persistance, de rémanence ou d'inertie de l'écosystème ; *ii)* être affecté par la perturbation mais retrouver son état initial. On parle alors de résilience ou d'homéostasie de l'écosystème ; *iii)* être affecté par la perturbation et ne pas retrouver son état initial. On parle alors de seuil de réversibilité pour étudier les limites de la capacité de réaction de l'écosystème.

L'étude de la dynamique des communautés bactériennes suite à une perturbation maintenue dans le temps, permet d'apprécier la réactivité et le temps d'adaptation nécessaire à un écosystème pour faire face aux nouvelles conditions qui lui sont imposées ou bien, permettent au contraire d'apprécier son pouvoir de résistance à une perturbation (Fonty et

Chaucheyras-Durand 2007, Ives et Carpenter 2007).

### 3.1 / Facteurs abiotiques : changement de régime

Lorsque l'augmentation du ratio amidon/fibres est de faible ampleur, c'est-à-dire que l'apport d'amidon n'entraîne pas d'acidose ruminale, la communauté bactérienne n'est pas ou faiblement (diminution de l'indice de diversité) affectée (Michelland *et al* 2011b). L'étude de la bibliographie montre cependant des résultats contradictoires qui peuvent être attribués à l'intensité et à la durée de la perturbation notamment par un apport important d'amidon dans la ration (Tajima *et al* 2000, Kocherginskaya *et al* 2001, Tajima *et al* 2001, Sadet *et al* 2007). Un apport d'amidon élevé dans la ration modifie donc de façon majeure la population microbienne du rumen. Si un apport d'huile seule n'a pas d'effet, lorsque de l'huile est ajoutée au régime en plus de l'amidon, une modification de la communauté microbienne est observée qui de plus est différente de celle observée, avec un apport d'amidon seul (Zened *et al* 2011). Dans le caecum, une augmentation du ratio amidon/fibre qui n'entraîne pas de trouble digestif engendre toutefois des modifications de la communauté bactérienne (structure, quantité de bactéries) dès le deuxième jour. Ces modifications se maintiennent durant les 39 jours d'application de la perturbation (Michelland *et al* 2011a). Chez la vache comme chez le lapin, ces perturbations nutritionnelles entraînent une altération des paramètres physico-chimiques et fermentaires des fermenteurs digestifs (tableau 3).

Ainsi, les communautés bactériennes du caecum et du rumen d'individus matures présentent des comportements différents face à une perturbation nutritionnelle d'ampleur modérée : une relative inertie est observée pour le rumen qu'il faut vraisemblablement mettre en relation avec l'équilibre dynamique de cet écosystème observé en absence de perturbation. En effet, avant et pendant la période de perturbation, des fluctuations sporadiques de la communauté bactérienne ruminale sont observées (*e.g.* un effet du temps est observé sur les profils CE-SSCP avant et pendant l'application de la perturbation), cependant la succession, l'ampleur et la fréquence de ces fluctuations ne permettent pas d'identifier une tendance évolutive particulière (Michelland *et al* 2011b). A l'inverse, l'écosystème caecal semble capable de réagir et d'atteindre rapidement (48 h) un nouvel état de stabilité pendant toute la période d'application de la perturbation. Cette différence de comportement entre les deux écosystèmes pourrait résulter de la différence de diversité. En effet, un écosystème est d'autant plus résistant face aux perturbations qu'il est diversifié, notamment en raison de la redondance fonctionnelle et de l'occupation maximale de toutes les niches que cette diversité entraîne. Fonty *et al* (1983a et b), Fonty et Gouet (1989) ont démontré l'effet favorable d'une plus grande diversité biologique sur le fonctionnement des fermenteurs digestifs.

Enfin, lorsque des vaches sont soumises à un stress alimentaire répété (3 alternances successives entre une ration riche en fibres et une ration riche en amidon) une altération croissante de la capacité fermentaire est observée au fur et mesure de la répétition des stress (diminution de la concentration en AGV produits, diminution des activités enzymatiques de fibrolyse) tandis que la structure de la communauté bactérienne est fortement modifiée à chaque retour à la ration fibreuse (Monteils *et al* accepté). Dans cette situation, il semblerait que l'écosystème ruminal ne retrouve pas un équilibre dynamique permettant d'assurer une fermentation optimale. Dans cette expérience, l'écosystème semble avoir atteint les limites de sa capacité de réponse à cette perturbation ou de résilience.

### 3.2 / Facteurs biotiques : conséquences de la présence d'une flore exogène sur l'écosystème digestif

Dans le cas de rations acidogènes, les conditions réductrices du milieu ruminal sont renforcées par l'addition d'une flore exogène, telles que les levures vivantes *Saccharomyces cerevisiae* (Marden *et al* 2008), qui favoriserait les bactéries fibrolytiques (Pinloche *et al* 2008). L'abondance relative des espèces majeures de ce groupe fonctionnel augmente en présence de levures vivantes pour une dose de $5\times10^{10}$ UFC/tête/jour. Les populations protéolytiques voient leur abondance relative diminuer en présence de levures vivantes alors que les populations utilisatrices de lactate (*Megasphaera* et *Selenomonas*) augmentent significativement. Dans le caecum, le potentiel redox du milieu caecal augmente avec la présence de levures vivantes (Kimsé *et al* 2012). En parallèle, ni la concentration en AGV ni le pH caecal ne varient. A l'inverse, dans le rumen de la vache laitière en lactation souffrant d'acidose ruminale, l'apport de levures vivantes conduit à une baisse du potentiel d'oxydoréduction ($E_h$), tandis que l'acidité est moins importante, malgré une concentration ruminale supérieure en AGV totaux (Marden *et al* 2008). Dans le rumen comme dans le caecum la structure de la communauté bactérienne (empreinte moléculaire par SSCP) n'est pas significativement modifiée par la présence de levures vivantes. L'indice de biodiversité ainsi que l'empreinte moléculaire de la communauté bactérienne du rumen sont peu modifiés par les levures vivantes (Julien 2010), alors que la biodiversité bactérienne caecale tendrait à s'accroître (Kimsé *et al* 2012).

## Conclusion

Dans cette revue nous avons synthétisé les données obtenues par notre équipe et celles de la bibliographie afin de contribuer à une meilleure connaissance de l'écologie des communautés procaryotiques des fermenteurs digestifs de deux modèles animaux, la vache et le lapin, représentatifs des deux principales stratégies évolutives rencontrées chez les mammifères herbivores actuels. Cette approche présente l'avantage de contribuer à identifier les caractéristiques écologiques des communautés procaryotiques qui sont communes et celles qui sont spécifiques de chaque stratégie évolutive. Cette analyse comparée englobe la caractérisation de la variabilité taxonomique (entre espèces animales), individuelle, spatiale (inter- et intra-fermenteurs digestifs) et temporelle (dynamique journalière et hebdomadaire avec ou sans perturbation induite, dynamique post-prandiale) des communautés procaryotiques.

Une spécificité du couple espèce hôte/microbiote chez la vache comme chez le lapin suggère un rôle déterminant de la physiologie digestive de l'hôte et des phénomènes de co-évolution hôte/microbiote. Notre analyse comparée n'a pas permis d'observer de spécificité individuelle. Ce résultat peut être expliqué par la proximité génétique des individus utilisés et/ou par la forte standardisation de leurs conditions d'élevage ou encore par le manque de résolution des techniques utilisées. La comparaison des microbiotes chez des individus homozygotes (vrais jumeaux) ou encore d'individus appartenant à la même espèce mais à des races différentes, permettrait de mieux comprendre l'importance respective du génotype de l'hôte et de son environnement dans le déterminisme de son microbiote. La réponse à cette question présente un intérêt particulier en élevage car cela permettrait par exemple de sélectionner les individus ayant les microbiotes les plus robustes et/ou les plus efficaces. Par ailleurs, les communautés microbiennes évoluent le long du tractus digestif de sorte que plus les compartiments sont éloignés spatialement et physiologiquement, plus leur microbiote est différent. De la même façon, il existe une différence entre la commu-

nauté présente de façon planctonique dans la fraction liquide du contenu ruminal et celle attachée ou associée aux particules alimentaires dans la fraction solide. A l'état basal, la communauté bactérienne du rumen montre une fluctuation continue qui suggère un état d'équilibre dynamique. En revanche, dans le caecum et sans perturbation, la communauté bactérienne semble en équilibre statique. Cette différence trouve son origine dans la situation du fermenteur sur le tractus digestif et donc dans la composition du contenu digestif et les paramètres physico-chimiques qui le caractérisent. En position proximale, le fermenteur est soumis au moment de l'ingestion à des variations de paramètres du milieu (dioxygène, température) et de flux de nutriments (vitesse d'entrée et nature) qui peuvent modifier le microbiote sans remettre en cause ni sa fonction ni son équilibre. A l'opposé, dans les fermenteurs en position distale, les paramètres du milieu et les nutriments entrants sont plus constants. Le type d'équilibre, *e.g.* statique *vs* dynamique, pourrait expliquer la différence de réponse de ces deux écosystèmes à une perturbation nutritionnelle modérée. En effet, en cas de perturbation nutritionnelle modérée, la communauté bactérienne des fermenteurs digestifs en position proximale, tel le rumen de la vache, montre une relative inertie. A l'opposé, celle des fermenteurs en position distale, tel le caecum de lapin, semble réagir rapidement pour aboutir à un nouvel état d'équilibre, suggérant une importante capacité d'adaptation.

L'analyse comparée de ces deux écosystèmes matures a permis de mieux comprendre leur structuration spatiale et temporelle ainsi que leur stabilité et leur capacité de réponse à une perturbation. Ceci doit aider à mieux choisir les leviers d'action qu'il est opportun d'utiliser pour satisfaire des objectifs de santé digestive et de production animale. D'un point de vue finalisé, l'alternative à l'utilisation des antibiotiques pour la prévention des maladies digestives chez les animaux d'élevage nécessite la mise en place de nouvelles stratégies alimentaires, notamment dans la filière cunicole puisque l'on observe chez les lapins une forte mortalité causée par des maladies digestives. Par ailleurs, dans la filière bovine laitière, les systèmes intensifs nécessitent des rations à forte densité énergétique, riches en glucides rapidement fermentescibles qui peuvent entrainer une acidification du rumen (acidose), associée à une diminution de la teneur en matière grasse du lait et un risque d'altération des performances zootechniques et de la santé de l'animal. L'alimentation, notamment par la teneur en fibres de la ration pour ces deux modèles d'herbivores, est une voie de modulation possible pour ces écosystèmes matures en vue d'améliorer leur résistance. Toutefois, il pourrait être plus efficace d'orienter précocement les communautés microbiennes au cours de leur implantation dans le tractus digestif pour améliorer la santé digestive chez le lapin et l'efficacité digestive chez la vache. En effet, durant cette période, le microbiote est particulièrement réceptif aux facteurs biotiques et abiotiques. Cependant, si les modalités de réorientation du microbiote au bénéfice de l'hôte restent à déterminer, compte tenu des éléments présentés ici, la nutrition constituerait probablement un levier de choix pour orienter précocement le microbiote.

## Références


Abecia L., Fondevila M., Balcells J., Edwards J.E., Newbold C.J., Mcewan N.R., 2005. Molecular profiling of bacterial species in the rabbit caecum. FEMS Microbiol. Lett., 244, 111-115.

Abecia L., Fondevila M., Balcells J., Edwards J.E., Newbold C.J., Mcewan N.R., 2007. Effect of antibiotics on the bacterial population of the rabbit caecum. FEMS Microbiol. Lett., 272, 144-153.

Abell G.C.J., Mcorist A.L., 2007. Assessment of the diversity and stability of faecal bacteria from healthy adults using molecular methods. Microbial Ecol. Health Dis., 19, 229-240.

Abell G.C.J., Cooke C.M., Bennett C.N., Conlon M.A., Mcorist A.L., 2008. Phylotypes related to Ruminococcus bromii are abundant in the large bowel of humans and increase in response to a diet high in resistant starch. FEMS Microbiol. Ecol., 66, 505-515.

Arumugam M., Raes J., Pelletier E., Le Paslier D., Yamada T., Mende D.R., Fernandes G.R., Tap J., Bruls T., Batto J.M., Bertalan M., Borruel N., Casellas F., Fernandez L., Gautier L., Hansen T., Hattori M., Hayashi T., Kleerebezem M., Kurokawa K., Leclerc M., Levenez F., Manichanh C., Nielsen H.B., Nielsen T., Pons N., Poulain J., Qin J., Sicheritz-Ponten T., Tims S., Torrents D., Ugarte E., Zoetendal E.G., Wang J., Guarner F., Pedersen O., De Vos W.M., Brunak S., Dore J., Weissenbach J., Ehrlich S.D., Bork P., 2011. Enterotypes of the human gut microbiome. Nature, 473, 174-180.

Badiola I., Perez De Rozas A.M., Roca M., Carabano R., Gomez M., Garcia J., Blas C.D., 2004. Characterization of the microbial diversity of rabbit intestinal tract by restriction fragment length polymorphism. In: 8th World Rabbit Congress, Becerril C., Pro A. (Eds). Puebla, Mexico, September 7-10, 746-751.

Barone R., 1984. Anatomie comparée des Mammifères domestiques. In : Vigot (Ed). Splanchnologie, Tome 4, Paris, France, 896p.

Belenguer A., Balcells J., Guada J.A., Decoux M., Milne E., 2005. Protein recycling in growing rabbits: contribution of microbial lysine to amino acid metabolism. Br. J. Nutr., 94, 763-770.

Bennegadi N., Fonty G., Millet L., Gidenne T., Licois D., 2003. Effects of age and dietary fibre level on caecal microbial communities of conventional and specific pathogen-free rabbits. Microb. Ecol. Health Dis., 5, 23-32.

Biavati B., Vasta M., Ferry J., 1988. Isolation and characterization of methanosphaera cuniculi sp. nov. Appl. Environ. Microbiol., 54, 768-771.

Brossard L., Chaucheyras-Durand F., Michalet-Doreau B., Martin C., 2006. Dose effect of live yeasts on rumen microbial communities and fermentations during butyric latent acidosis in sheep: new type of interaction. Anim. Sci., 82, 829-836.

Carabaño R., Piquer J., Menoyo D., Badiola I., 2010. The digestive system of the rabbit. In: De Blas C., Wiseman J. (Eds). Nutrition of the rabbit, CABI, 1-18.

Cardinale B.J., Palmer M.A., Collins S.L., 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. Nature, 415, 426-429.

Cauquil L., Combes S., Monteils V., Gidenne T., 2007. Comparative molecular inventory of two microbial digestive ecosystems: the rabbit caecum and the dairy cow rumen: preliminary results. In: I reunion cientifica: Avances moetodologicos en el estudio de la microbiologia digestiva. Balcells J., Fondevila M. (Eds). Zaragoza, Spain.

Cho S.J., Cho K.M., Shin E.C., Lim W.J., Hong S.Y., Choi B.R., Kang J.M., Lee S.M., Kim Y.H., Kim H., 2006. 16S rDNA analysis of bacterial diversity in three fractions of cow rumen. J. Microbiol. Biotechnol., 16, 92-101.

Combes S., Nice F., Licois D., Cauquil L., Fortun-Lamothe L., Gidenne T., 2009. Réponse de l'écosystème digestif de lapins EOPS à une reproduction expérimentale de l'EEL par l'inoculum standard TEC4. In : 13èmes Journ. Rech. Cunicole, Bolet G. (Ed). Le Mans, France, 227-230.

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 Microbiol. Ecol., 77, 680-689.

Crociani F., Biavati B., Castagnoli P., Matteuzzi D., 1984. Anaerobic ureolytic bacteria from caecal content and soft faeces of rabbit. J. Appl. Bacteriology, 57, 83-88.

Dewrée R., Meulemans L., Lassence C., Desmecht D., Ducatelle R., Mast J., Licois D., Vindevogel H., Marlier D., 2007. Experimentally induced epizootic rabbit enteropathy: clinical, histopathological, ultrastructural, bacteriological and haematological findings. World Rabbit Sci., 15, 91-102.

Edwards J.E., Mcewan N.R., Mckain N., Walker N., Wallace R.J., 2005. Influence of

flavomycin on ruminal fermentation and microbial populations in sheep. Microbiology, 151, 717-725.

Fekete S., Bokori J., 1985. The effect of the fiber and protein level of the ration upon the cecotrophy of rabbit. J. Appl. Rabbit Res., 8, 68-71.

Fernandez A., Huang S., Seston S., Xing J., Hickey R., Criddle C., Tiedje J., 1999. How stable is stable? Function versus community composition. Appl. Environ. Microbiol., 65, 3697-3704.

Florin T.H.J., Gu Z., Kirk K.M., Martin N.G., 2000. Shared and unique environmental factors determine the ecology of methanogens in humans and rats. Am. J. Gastroenterol., 95, 2872-2879.

Fonty G., Chaucheyras-Durand F., 2007. Les écosystèmes digestifs. Editions Lavoisier, Paris, France, 310p.

Fonty G., Gouet P., 1989. Fibre-degrading microorganisms in the monogastric digestive tract. Anim. Feed Sci. Technol., 23, 91-107.

Fonty G., Gouet P., Jouany J.P., Senaud J., 1983a. Ecological factors determining establishment of cellulolytic bacteria and protozoa in the rumens of meroxenic lambs. J. Gen. Microbiol., 129, 213-223.

Fonty G., Jouany J.P., Thivend P., Gouet P., Senaud J., 1983b. A descriptive study of rumen digestion in meroxenic lambs according to the nature and complexity of the microflora. Reprod. Nutr. Dev., 23, 857-873.

Forsythe S.J., Parker D.S., 1985. Nitrogen metabolism by the microbial flora of the rabbit caecum. J. Appl. Bacteriol., 58, 363-369.

Fraga M.J., De Ayala P.P., Carabaño R., De Blas J.C., 1991. Effect of type of fiber on the rate of passage and on the contribution of soft feces to nutrient intake of finishing rabbits. J. Anim. Sci., 69, 1566-1574.

Garcia J., De Blas J.C., Carabaño R., Garcia P., 1995. Effect of type of lucerne hay on caecal fermentation and nitrogen contribution through caecotrophy in rabbits. Reprod. Nutr. Dev., 35, 267-275.

Gidenne T., 1992. Effect of fibre level, particle size and adaptation period on digestibility and rate of passage as measured at the ileum and in the faeces in the adult rabbit. Br. J. Nutr., 67, 133-146.

Gidenne T., Fortun-Lamothe L., 2002. Feeding strategy for young rabbit around weaning: a review of digestive capacity and nutritional needs. Anim. Sci., 75, 169-184.

Gidenne T., Lebas F., 1987. Estimation quantitative de la caecotrophie chez le lapin en croissance : variations en fonctions de l'âge. Ann. Zootech., 36, 225-236.

Gouet P., Fonty G., 1979. Changes in the digestive microflora of holoxenic rabbits from birth until adullthood. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 19, 553-566.

Hartnell G.F., Scatter L.D., 1979. Determination of rumen fill, retention time and ruminal turnover rates of ingesta at different stages of lactation in dairy cows. J. Anim. Sci., 48, 381-392.

Hintz H.F., 1969. Review article: comparison of digestion coefficients obtained with cattle, sheep, rabbits and horses. Veterinarian, 6, 45-51.

Horner-Devine M.C., Lage M., Hughes J.B., Bohannan B.J., 2004. A taxa-area relationship for bacteria. Nature, 432, 750-753.

Ives A., Carpenter S., 2007. Stability and diversity of ecosystems. Science, 317, 58-62.

Janssen P.H., Kirs M., 2008. Structure of the archaeal community of the rumen. Appl. Environ. Microbiol., 74, 3619-3625.

Julien C., 2010. Interactions entre la composition de la ration et la levure vivante Sc47 (ACTISAF®) : effets sur le statut oxydo-réducteur et l'activité fermentaire dans le rumen chez la vache laitière. Thèse de l'Institut National Polytechnique de Toulouse, France.

Julien C., Marden J.P., Enjalbert F., Bayourthe C., Troegeler-Meynadier A., 2010. Live yeast as a possible modulator of polyunsaturated fatty acid biohydrogenation in the rumen. Revue Med. Vet., 161, 391-400.

Kimsé M., Gidenne T., Bayourthe C., Monteils V., 2008. A new method to measure the redox potential (Eh) in rabbit caecum: relationship with pH and fermentation pattern. World Rabbit Sci., 17, 63-70.

Kimsé M., Bayourthe C., Monteils V., Fortun-Lamothe L., Cauquil L., Combes S., Gidenne T., 2012. Live yeast stability in rabbit digestive tract: Consequences on the caecal ecosystem, digestion, growth and digestive health. Anim. Feed Sci. Technol., 173, 235-243.

Klieve A.V., Swain R.A., 1993. Estimation of ruminal bacteriophage numbers by pulsed-field gel electrophoresis and laser densitometry. Appl. Environ. Microbiol., 59, 2299-2303.

Kocherginskaya S.A., Aminov R.I., White B.A., 2001. Analysis of the rumen bacterial diversity under two different diet conditions using denaturing gradient gel electrophoresis, random sequencing, and statistical ecology approaches. Anaerobe, 7, 119-134.

Kušar D., Avguštin G., 2010. Molecular profiling and identification of methanogenic archaeal species from rabbit caecum. FEMS Microbiol. Ecol., 74, 623-630.

Larue R., Yu Z., Parisi V.A., Egan A.R., Morrison M., 2005. Novel microbial diversity adherent to plant biomass in the herbivore gastrointestinal tract, as revealed by ribosomal intergenic spacer analysis and rrs gene sequencing. Environ. Microbiol., 7, 530-543.

Leser T.D., Lindecrona R.H., Jensen T.K., Jensen B.B., Moller K., 2000. Changes in bacterial community structure in the colon of pigs fed different experimental diets and after infection with Brachyspira hyodysenteriae. Appl. Environ. Microbiol., 66, 3290-3296.

Lin C., Raskin L., Stahl D.A., 1997. Microbial community structure in gastrointestinal tracts of domestic animals: comparative analyses using rRNA-targeted oligonucleotide probes. FEMS Microbiol. Ecol., 22, 281-294.

Mackie R.I., 2002. Mutualistic fermentative digestion in the gastrointestinal tract: diversity and evolution. Integr. Comp. Biol., 42, 319-326.

Marden J.P., 2007. Contribution à l'étude du mode d'action de la levure Saccharomyces cerevisiae Sc 47 chez le ruminant : approche thermodynamique chez la vache laitière. Thèse de l'Institut National Polytechnique de Toulouse, France, 195p

Marden J.P., Bayourthe C., Enjalbert F., Moncoulon R., 2005. A new device for measuring kinetics of ruminal pH and redox potential in dairy cattle. J. Dairy Sci., 88, 277-281.

Marden J.P., Julien C., Monteils V., Auclair E., Moncoulon R., Bayourthe C., 2008. How does live yeast differ from sodium bicarbonate to stabilize ruminal pH in high-yielding dairy cows? J. Dairy Sci., 91, 3528-3535.

Marteau P., Pochart P., Doré J., Béra-Maillet C., Bernalier A., Corthier G., 2001. Comparative study of bacterial groups within the human cecal and fecal microbiota. Appl. Environ. Microbiol., 67, 4939-4942.

Michelland R.J., 2009. Caractérisation moléculaire des procaryotes et facteurs de variation des écosystèmes digestifs chez deux mammifères herbivores : approche comparée vache/lapin, Thèse de l'Institut National Polytechnique de Toulouse, France, 362p.

Michelland R.J., Combes S., Monteils V., Cauquil L., Gidenne T., Fortun-Lamothe L., 2009a. Molecular analysis of the bacterial community in digestive tract of rabbit. Anaerobe, 16, 61-65.

Michelland R.J., Monteils V., Zened A., Combes S., Cauquil L., Gidenne T., Hamelin J., Fortun-Lamothe L., 2009b. Spatial and temporal variations of the bacterial community in the bovine digestive tract. J. Appl. Microbiol., 107, 1642-1650.

Michelland R.J., Monteils V., Combes S., Cauquil L., Gidenne T., Fortun-Lamothe L., 2010. Comparison of the archaeal community in the fermentative compartment and faeces of the cow and the rabbit. Anaerobe, 16, 396-401.

Michelland R., Combes S., Monteils V., Cauquil L., Gidenne T., Lamothe L., 2011a. Rapid adaptation of the bacterial community in the growing rabbit caecum after a change of dietary fibre supply. Animal, 5, 1761-1768.

Michelland R.J., Monteils V., Combes S., Cauquil L., Gidenne T., Fortun-Lamothe L., 2011b. Changes over time in the bacterial communities associated with fluid and food particles and the ruminal parameters in the bovine rumen before and after a dietary change. Can. J. Microbiol., 57, 629-637.

Monteils V., Cauquil L., Combes S., Godon J.J., Gidenne T., 2008. Potential core-species and satellite-species in the bacterial community within the rabbit caecum. FEMS Microbiol. Ecol., 66, 620-629.

Monteils V., Rey M., Cauquil L., Troegeler-Meynadier A., Silberberg M., Combes S., 2011. Random changes in the heifer rumen in bacterial community structure, physico-chemical and fermentation parameters, and in vitro fiber degradation. Livest. Sci., 141, 104-112.

Monteils V., Rey M., Silberberg M., Combes S. 2013. Modification of activities of the ruminal ecosystem and its bacterial and protozoan composition during repeated dietary changes in cows. J. Anim. Sci. jas.2011-4321; published ahead of print September 5, 2012, doi:10.2527/jas.2011-4321.

Pickard W.D., Stevens C.E., 1972. Digesta flow through the rabbit large intestine. Am. J. Physiol. 222, 1161-1166.

Pinloche E., Mcewan N., Marden J., Bayourthe C., Moncoulon R., Newbold C., 2008. Effects of yeast on the bacterial diversity of the rumen. In: VI$^{th}$ Joint INRA-RRI Symp. Gut Microbiome, Clermont-Ferrand, France.

Ruckebusch Y., Hörnicke H., 1977. Motility of the rabbit's colon and caecotrophy. Physiol. Behav., 18, 871-878.

Sadet S., Martina C., Meunier B., Morgavi D., 2007. PCR-DGGE analysis reveals a distinct diversity in the bacterial population attached to the rumen epithelium. Animal, 1, 939-944.

Simpson J.M., Mccracken V.J., White B.A., Gaskins H.R., Mackie R.I., 1999. Application of denaturant gradient gel electrophoresis for the analysis of the porcine gastrointestinal microbiota. J. Microbiol. Methods, 36, 167-179.

Simpson J.M., Martineau B., Jones W.E., Ballam J.M., Mackie R.I., 2002. Characterization of fecal bacterial populations in canines: effects of age, breed and dietary fiber. Microb. Ecol., 44, 186-197.

Slade L.M., Hintz H.F., 1969. Comparison of digestion in horses, ponies, rabbits and guinea pigs. J. Anim. Sci., 28, 842-843.

Snipes R.L., Clauss W., Weber A., Hörnicke H., 1982. Structural and functional differences in various divisions of rabbit colon. Cell Tissue Res., 225, 331-346.

Tajima K., Aminov R.I., Nagamine T., Ogata K., Nakamura M., Matsui H., Benno Y., 1999. Rumen bacterial diversity as determined by sequence analysis of 16S rDNA libraries. FEMS Microbiol. Ecol., 29, 159-169.

Tajima K., Arai S., Ogata K., Nagamine T., Mastui H., Nakamura M., Aminov R., Benno Y., 2000. Rumen bacterial community transition during adaptation to high-grain diet. Anaerobe, 6, 273-284.

Tajima K., Aminov R.I., Nagamine T., Matsui H., Nakamura M., Benno Y., 2001. Diet-dependent shifts in the bacterial population of the rumen revealed with Real-Time PCR. Appl. Environ. Microbiol., 67, 2766-2774.

Uden P, Van Soest P.J., 1982. The determination of digesta particle size in some herbivores. Anim. Feed Sci. Technol., 7, 35-44.

Vanhoutte T., Huys G., De Brandt E., Swings J., 2004. Temporal stability analysis of the microbiota in human feces by denaturing gradient gel electrophoresis using universal and group specific 16S rRNA primers. FEMS Microbiol. Ecol., 48, 437-446.

Villamide M.J., Nicodemus N., Fraga M.J., Carabano R., 2010. Protein digestion. In: De Blas C., Wiseman J. (Eds). Nutrition of the rabbit, CABI, 39-55.

Weimer P.J., Stevenson D.M., Mantovani H.C., Man S.L.C., 2010. Host specificity of the ruminal bacterial community in the dairy cow following near-total exchange of ruminal contents. J. Dairy Sci., 93, 5902-5912.

Welch J., 1982. Rumination, particle size and passage from the rumen. J. Anim. Sci., 54, 885-894.

Welkie D.G., Stevenson D.M., Weimer P.J., 2010. ARISA analysis of ruminal bacterial community dynamics in lactating dairy cows during the feeding cycle. Anaerobe, 16, 94-100.

Wielen P.W.J.J., Keuzenkamp D.A., Lipman L.J.A., Knapen F., Biesterveld S., 2002. Spatial and temporal variation of the intestinal bacterial community in commercially raised broiler chickens during growth. Microb. Ecol., 44, 286-293.

Zened A., Troegeler-Meynadier A., Nicot M.C., Combes S., Cauquil L., Farizon Y., Enjalbert F., 2011. Starch and oil in the donor cow diet and starch in substrate differently affect the in vitro ruminal biohydrogenation of linoleic and linolenic acids. J. Dairy Sci., 94, 5634-5645.

Zened A., Combes S., Cauquil L., Mariette J., Klopp C., Bouchez O., Troegeler-Meynadier A., Enjalbert F., 2012. Microbial ecology of the rumen evaluated by 454 GS FLX pyrosequencing is affected by starch and oil supplementation of diets. FEMS Microbiol. Ecol., doi: 10.1111/1574-6941.12011.

Zoetendal E.G., Akkermans A.D.L., De Vos W.M., 1998. Temperature gradient gel electrophoresis analysis of 16S rRNA from human fecal samples reveals stable and host-specific communities of active bacteria. Appl. Environ. Microbiol., 64, 3854-3859.

Zoetendal E.G., Von Wright A., Vilpponen-Salmela T., Ben-Amor K., Akkermans A.D.L., De Vos W.M., 2002. Mucosa-associated bacteria in the human gastrointestinal tract are uniformly distributed along the colon and differ from the community recovered from feces. Appl. Environ. Microbiol., 68, 3401-3407.

## Résumé

**Dans cette revue nous avons synthétisé les données obtenues dans notre équipe et celles de la bibliographie afin de contribuer à une meilleure connaissance de l'écologie des communautés bactériennes et archées des fermenteurs digestifs des mammifères herbivores. L'analyse a porté sur la comparaison des deux principales stratégies digestives rencontrées chez les mammifères herbivores actuels : un fermenteur en position proximale, le rumen, et un fermenteur en position distale, le caecum. Parmi les espèces d'intérêt agronomique, la vache et le lapin on été choisis comme animaux modèles. Après avoir rappelé les caractéristiques anatomiques et physico-chimiques de ces fermenteurs digestifs, nous avons analysé les spécificités de leurs communautés procaryotiques liées à l'hôte, la variabilité individuelle, la structuration spatiale (inter- et intra- fermenteurs digestifs) et la dynamique temporelle (journalière et hebdomadaire) avec ou sans perturbation nutritionnelle induite.**

## Abstract

***Comparative analysis of digestive ecosystems in the rumen of the cow and in the caecum of the rabbit***

**In this review we compiled the data obtained by our team and those found in the bibliography in order to improve understanding of the ecology of bacterial and archaeal communities of digestive fermenters from herbivorous mammals. We performed a comparative analysis of the fermenters of two animal models, the cow and rabbit, whose digestive physiologies are representative of the two major evolutionary strategies encountered in mammalian herbivores. After recalling the anatomical and physico-chemical properties of these digestive fermenters, we analyzed the specificities of their prokaryotic communities: related to the host, individual variability, spatial (inter-and intra- digestive fermenters) and temporal dynamics (daily and weekly) with or without induced nutritional perturbation.**

MICHELLAND R., COMBES S., MONTEILS V., BAYOURTHE C., CAUQUIL L., ENJALBERT F., JULIEN C., KIMSÉ M., TROEGELER-MEYNADIER A., ZENED A., GIDENNE T., FORTUN-LAMOTHE L. 2012. Analyse comparée des écosystèmes digestifs du rumen de la vache et du caecum du lapin. INRA Prod. Anim., 25, 5, 395-406.