



HAL
open science

Approche agroécologique de la gestion du parasitisme : application en cuniculture biologique

Heloise Legendre

► To cite this version:

Heloise Legendre. Approche agroécologique de la gestion du parasitisme : application en cuniculture biologique. Autre [q-bio.OT]. Institut National Polytechnique (Toulouse), 2017. Français. NNT : . tel-04228464v1

HAL Id: tel-04228464

<https://hal.inrae.fr/tel-04228464v1>

Submitted on 5 Jun 2020 (v1), last revised 4 Oct 2023 (v2)

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0
International License



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (INP Toulouse)

Présentée et soutenue par :

Héloïse Legendre

le vendredi 24 novembre 2017

Titre :

Approche agro-écologique de la gestion du parasitisme en élevage :
application en cuniculture biologique

École doctorale et discipline ou spécialité :

ED SEVAB : Pathologie, Toxicologie, Génétique et Nutrition

Unité de recherche :

UMR 1388 GenPhySE et UMR 1225 IHAP

Directeur/trice(s) de Thèse :

Thierry GIDENNE (Directeur)

Hervé HOSTE (Co-Directeur)

Guillaume MARTIN (Co-Encadrant)

Jury :

Veronika MAURER, Research Institute of Organic Agriculture (FiBL) - Suisse (Rapporteuse)

Enrique BLAS FERRER, Universidad Politécnica de Valencia - Espagne (Rapporteur)

Sophie PRACHE, INRA Theix

Eliel GONZALEZ GARCIA, INRA Montpellier



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (INP Toulouse)

Présentée et soutenue par :

Héloïse Legendre

le vendredi 24 novembre 2017

Titre :

Approche agro-écologique de la gestion du parasitisme en élevage :
application en cuniculture biologique

École doctorale et discipline ou spécialité :

ED SEVAB : Pathologie, Toxicologie, Génétique et Nutrition

Unité de recherche :

UMR 1388 GenPhySE et UMR 1225 IHAP

Directeur/trice(s) de Thèse :

Thierry GIDENNE (Directeur)

Hervé HOSTE (Co-Directeur)

Guillaume MARTIN (Co-Encadrant)

Jury :

Veronika MAURER, Research Institute of Organic Agriculture (FiBL) - Suisse (Rapporteure)

Enrique BLAS FERRER, Universidad Politécnica de Valencia - Espagne (Rapporteur)

Sophie PRACHE, INRA Theix

Eliel GONZALEZ GARCIA, INRA Montpellier

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Veronika Maurer du FIBL, et Enrique Blas de l'Université Polytechnique de Valence pour avoir accepté d'évaluer mon travail en tant que rapporteurs de cette thèse, et Eliel González de l'UMR Selmec de l'INRA de Montpellier et Sophie Prache de l'UMRH de l'INRA de Theix pour avoir accepté de rejoindre mon jury.

Un grand Merci à Thierry Gidenne, Hervé Hoste et Guillaume Martin, le trio de choc à la direction de ma thèse, de m'avoir accordé votre confiance. Merci pour votre encadrement et le temps consacré au suivi de mon travail. Merci de m'avoir soutenue tout au long de ce périple cunicole, plus particulièrement encore dans les derniers jours de rédaction. Je tiens ensuite à remercier les membres de mon comité de thèse : Jean-Pierre Goby, Remy Delagarde, Jacques Cabaret ; pour leurs conseils avisés, toujours constructifs et instructifs, et pour le temps qu'ils ont consacré lors des réunions du comité mais également à d'autres occasions.

Je remercie Xavier Fernandez, Martine Bouissou-Matet Yerle et Christèle Robert-Granie pour leur accueil au sein de l'UMR GenPhySE. Je remercie les financeurs de cette thèse : le métaprogramme GISA et le département PHASE de l'INRA, et des projets de recherche qui y sont associés : le métaprogramme GISA, le département PHASE et le programme AgriBio4 de l'INRA. Je tiens également à remercier Pascale Gombault de Multifolia/Sainfolia, pour la fourniture et l'expédition des bouchons de sainfoin jusqu'à Rethymnon, mais aussi pour son soutien et son enthousiasme contagieux. Un grand merci également à l'association AVEM pour la fourniture des graines de sainfoin AB si nécessaires aux essais de cette thèse. De même, cette thèse n'aurait pas été permise sans l'investissement de l'IUT de Perpignan, de ses employés et ses étudiants dans la station cunicole expérimentale au pâturage. Merci à l'école doctorale SEVAB et l'école internationale de recherche - Agreenium pour le support de ma thèse, et les opportunités fournies. Je remercie la DARESE de l'INRA pour avoir financé mes frais de déplacement en Grèce.



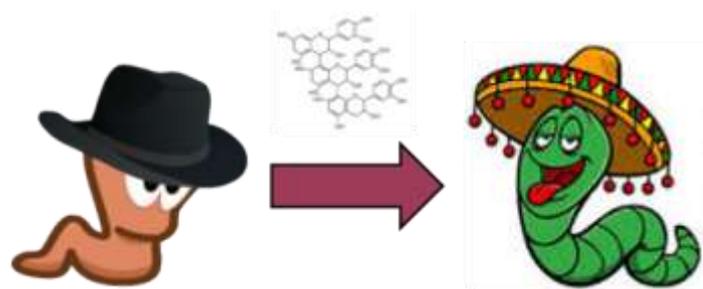
Je tiens spécialement à remercier du fond du cœur Smaro Sotiraki pour m'avoir permis d'intégrer son équipe pendant ces quelques semaines passées en Grèce, et sa bienveillance envers moi (ευχαριστώ). Je remercie le Dr Stephanakis et sa famille pour leur accueil merveilleux en Crète, et la mise à disposition des moyens nécessaires à notre étude. Merci à Nikos d'avoir réglé tant de problèmes d'intendance, ainsi qu'à sa famille pour leur accueil pendant mon séjour. Un grand merci à Carmen et Stelios, pour leur gout du travail bien fait et leur gentillesse (et merci aux enfants pour les parties endiablées d'UNO). J'espère qu'un jour on se reverra au pied de la Tour Eiffel (qui mesure 300 m).

Egalement merci, à tout le personnel du VRI pour leur accueil, c'était une expérience formidable. Un gros bisou à Nelly, Giota et Katerina : vous êtes les meilleures. Merci Nelly de m'avoir fait découvrir ses meilleures expressions grecques (très utiles en voyage) : Nous avons les Grecs ! Carrefour Purpan ! Merci Katerina, pour m'avoir lancé mes premières centrifugeuses et pour toutes ces fécès broyées. Merci Giota pour ta bonne humeur et le réglage du microscope de compet. Merci Tasos, pour tous tes conseils lors des manip. Merci Maria, Marianna et Hélias pour votre soutien de fin d'après-midi, et merci Dimitris pour le wifi à la guest-house.



Un immense merci du fond du cœur à Jean Lestum et Jean-Pierre Goby pour le temps qu'ils ont consacré aux mini cages-mobiles (surtout quand on a aspiré des crottes pendant 24h), pour leurs conseils et leur soutien tout au long de ces pâturages. Merci également à tout le personnel de l'IUT pour leur implication dans le projet, ainsi qu'à Chloris, Angélique, Emmanuelle et tous les étudiants de l'IUT qui ont participé aux mesures au pâturage, déplacé les cages, pesé des lapins, ... Merci Fabienne pour ton accueil.

Un immense merci à Ramzi, Elodie, Jessica, Eric Pardo et Guillaume pour vos introductions à différentes techniques de parasito et à l'aide pendant les abattages, à votre passion pour le sainfoin et les petits vers, et d'avoir partagé un peu de votre temps



à m'aider dans les analyses coproscopiques. Un immense merci à Cédric Lacassagne pour la conception des tamis, et pour son implication pendant la manip à l'ENVT. Merci également à Noémie, et Béatrice Rocques d'avoir fait en sorte que tout se passe bien pendant cet essai. Je tiens à remercier l'équipe de l'UE de Pectoul, pour la fourniture de lapins (garantis sans coccidies) et des aliments. Le sujet de ma thèse a fait que, malheureusement, je n'ai pas eu l'occasion de beaucoup travailler avec vous.

Merci à toute l'équipe de parasitologie de l'INRA de Tours pour votre accueil, en particulier à Alisson Niepceron : notamment pour les lames de McMaster faites sur mesures, mais surtout pour le temps consacré à l'introduction à l'identification des coccidies du lapin. Je remercie également le Dr Licois pour ses précieux conseils dans l'identification des oocystes. Je tiens

également à remercier les membres d'AGIR qui ont contribué à cette thèse ou facilité l'accès à des moyens techniques : Jean-Pierre Theau, Eric Lecloux, Céline Colombet.



Un immense merci à Audrey, Anaïs, Alice, et Charline qui ont passé du temps (entre autres) à broyer tous mes échantillons de fourrage, et chapeau à Louise J. et Audrey pour la mise en valeur des résultats des essais de Perpignan ! Merci à tous les stagiaires et temporaires NED/SYSED pour leur bonne humeur (heureusement qu'il y en a qui bossent l'été☺). Big up aux petits derniers : Marie-Léa (Vive Foix, on apprend plein de choses en y allant), Marie, Océane, Mathilde, Matteo, Bruno ; sans oublier les anciens : Katia, Killian, Carène (Hello from the outside ...). Une pensée émue pour les stagiaires de 3^{ème} traumatisés à vie.

Un grand merci à tous les membres de GenPhySE qui m'ont accueilli et soutenue, et qui ont supporté mes petits vers à sombrero. Merci à Viviane d'avoir géré tout le temps notamment quand j'abimais les voitures de l'INRA, à Nancy d'avoir assuré tous mes ordres de missions (j'en ai vu du pays grâce à toi), merci à Valérie G., Manuela (je peux garder la CB du labo, stp ?☺), Florence, Evelyne, Valérie L., aux GUs d'IHAP et Dominique Pantalacci de l'ED SEVAB pour tout le reste.

Un immense merci à Carole (et Anaïs) pour les analyses des aliments et des digesto, la gestion de tous ces échantillons d'herbe (je crois qu'on est prêtes pour lancer le business maintenant), pour avoir répondu à toutes mes questions toujours dans la bonne humeur. Merci Laurence pour ton accueil chez SYSED et pour tous tes bon gâteaux (il m'en reste encore un peu sur les hanches). Merci Michèle d'avoir toujours veillé sur les petits doctorants de l'équipe. Merci Mumu, Béa, Géraldine et Laurent pour votre disponibilité et pour tous ces moments de convivialité à la cantine ou aux pauses « café ». Un grand merci à Sylvie pour m'avoir accompagnée lors de mon tout premier vol en avion, si tu n'étais pas aussi douée pour le microbiote, tu aurais pu faire hôtesse de l'air. Merci à Olivier et Caroline pour leur soutien notamment en période estivale, mais bon la piscine s'est fait attendre quand même ☺ !



Un gros merci à Tehya, Clémentine, Malo (tu vas pouvoir repiquer ma chaise maintenant), Yuyu (« Bien-être animaaaaal »), Christelle, Charlotte P., Céline B. (Félinra), Davi (la terreur de tous les chats du Sicoval), Ivan, Amandine, Juliette, Vincent : pour les petites promenades (sentier des poules et de la grange), les pauses bassins (merci Elodie B., Clémentine et moi-même d'avoir tenté son nettoyage), les parties de Mølky enflammées (pardon bout de bois n°3 pour tous ces chocs violents), les repas à dimension philosophique à la cantine, les sorties culturelles, les virées shopping aux Emmaüs, les conversations de bureau toujours productives

(enfin ...), les ateliers ludiques ... le fun quoi. Merci à Morgane (et Maël), Pauline, Mathilde, Charlotte A, Marjorie C., Marjorie M., Louise C., Sophie, Claire, Noémie, Marc, Hung pour tous ces moments conviviaux entre djeun's du labo. Et merci les filles, qu'aurait été cette fin de thèse sans les soirées l'Amour est dans



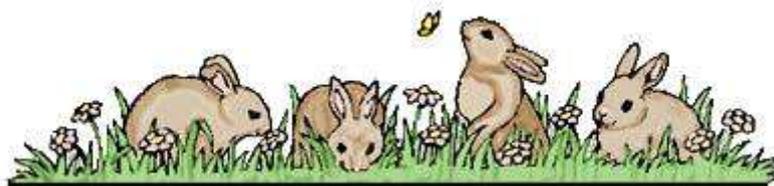
le Pré ? Coucou à tous les conscrits EIR-A et les anciens d'AgroSupDijon, allez courage on y est presque. Merci Clémentine pour ton soutien moral tout au long de la thèse, ce lavage de linge sale en commun (enfin le partage de la machine à laver, je veux dire) : Nakache en force (n'en déplaise à CK). Christelle t'es la plus forte en spéléo/tissu aérien : Tu peux le faire ce petit post-doc ! Merci Yayu, Tehya et Malo d'avoir veillé au bureau E212 post-Vincent et Christelle avec moi ; et par la présente je remets solennellement les clés du musée à Charlotte P., qu'elle en fasse bon usage...



Merci aux organisateurs et aux participants du voyage ITAVI organisé pour les WRC, en Chine. Je n'oublierais jamais ces instants partagés sur la Grande muraille, et dans l'aéroport de Beijing en plein orage. Je vous souhaite un superbe congrès à Nantes ...

Merci à toute ma famille, en particulier à mes parents, pour le soutien tout au long de ma vie et l'amour qu'ils m'ont porté (je vous aime aussi). Merci à Laëtitia et Guillaume de toujours m'avoir montré le bon chemin dans la vie, vous êtes les meilleurs frère et sœur que j'ai jamais eu.

Je dédie cette thèse à ma grand-mère Neyney, qui distribuait déjà du sainfoin aux lapins avant que ça soit cool.



PS : Mes doigts tiennent à remercier l'inventeur du système anti-bourrage de la mini-tondeuse.

Promise me you will not spend so much time treading water and trying to keep you head above the waves that you forget, truly forget, how much you have always loved to swim.

Tyler Knott Gregson

Liste des publications

Publications scientifiques dans des revues à comité de lecture de rang A

Acceptées

H. Legendre, H. Hoste, and T. Gidenne. 2017. **Nutritive value and anthelmintic effect of sainfoin pellets fed to experimentally infected growing rabbits.** *Animal*, 11-9, 1464-1471.

G. Martin, A. Duprat, J-P. Goby, J-P. Theau, A. Roinsard, M. Descombes, H. Legendre and T. Gidenne, 2016. **Herbage intake regulation and growth of rabbits raised on grasslands: Back to basics and looking forward.** *Animal*, 10-10, 1609-1618.

L. Joly, J-P. Goby, A. Duprat, H. Legendre, D. Savietto, T. Gidenne and G. Martin. 2017. **PASTRAB - a model for simulating intake regulation and growth of rabbits raised on pastures.** In press. *Animal*.

En préparation

H. Legendre, J-P. Goby, A. Duprat, G. Martin, and T. Gidenne. **Herbage and crude protein allowances required to fatten rabbits on pastures in organic rabbit production.** Soumis *Animal*.

H. Legendre, K. Saratsi, N. Voutzourakis, A. Saratsis., A. Stefanakis, P. Gombault, H. Hoste., T. Gidenne, and S. Sotiraki. **Coccidiostatic effect of tannin rich diet in rabbit.** In prep. *Veterinary Research*.

Communications en congrès scientifiques

H. Legendre, H. Hoste and T. Gidenne, Juin 2016 **Sainfoin in rabbit diet: impact on performances and on a nematode challenge.** In 11th World Rabbit Congress, Qingdao, China.

H. Legendre, P. Gombault, H. Hoste, M. Routier, C. Bannelier, and T. Gidenne, Août 2017. **Sainfoin as a replacement of alfalfa: nutritive value and performances in the rabbit** In 68th Annual meeting of EAAP, Tallinn, Estonia.

H. Legendre, J-P. Goby, J. Le Stum, G. Martin, and T. Gidenne, Août 2017. **How high is herbage intake of organic rabbits grazing fescue or sainfoin?** In 68th Annual meeting of EAAP, Tallinn, Estonia.

H. Legendre, J-P. Goby, J. Le Stum, G. Martin et T. Gidenne, Novembre 2017. **Quelle est la quantité d'herbe ingérée par un lapin AB pâturant de la féтуque ou du sainfoin ?** In 16èmes Journée de la Recherche Cunicole, Le Mans, France.

Liste des abréviations

AB : Agriculture biologique

ADF : Acid detergent fibre

ADL : Acid detergent lignin

AGVs : Acides gras volatils

AVEM : Association vétérinaires éleveurs du Millavois

CC : Cahier des charges

CCE : Commission des Communautés européennes

CTGREF : Centre technique du génie rural des eaux et des forêts

DA : Dalton, unité de masse atomique

DGPAAT : Direction Générale des Politiques Agricole, Agroalimentaire et des Territoires

GALT : Tissu lymphoïde associé au tube digestif (en anglais, *gut-associated lymphoid tissue*)

EEL : Entéropathie Epizootique du Lapin

EOPS : Exempt d'organisme pathogène spécifique

IgX : Immunoglobuline de type X

ITAB : Institut Technique de l'Agriculture Biologique

ITAVI : Institut Technique des filières Avicoles

L3s : Larves de stade 3

MAAF : Ministère de l'Agriculture de l'Agroalimentaire et de la Forêt

MAT : Matières azotées totales (N*6,25)

MF : Matière fraîche

MM : Matière minérale

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle

MS : Matière sèche

NDF : Neutral detergent fibre

OPG : œufs par gramme (de fèces) - EPG en anglais

OoPG : oocystes par gramme (de fèces) - OPG en anglais

PCR : Polymerase Chain Reaction

PEG : Polyéthylène glycol

PV : Poids vif en kg

PM : Poids vif métabolique en kg^{0,75}

Sp : abréviation de "species" (= traduction en anglais du mot "espèces"). Cette abréviation désigne un spécimen dont le genre a été déterminé mais pas l'espèce.

Spp : abréviation de "species" (= traduction en anglais du mot "espèces"), utilisée pour désigner toutes les espèces se référant à un genre

TCs : Tannins condensés

Table des matières

Remerciements	3
Liste des publications	7
Liste des abréviations	8
Liste des figures et tableaux	13
Liste des annexes	16
Introduction générale.....	17
Etude bibliographique.....	21
Chapitre I. La cuniculture en agriculture biologique en rupture avec le système conventionnel	23
1. Cahier des charges de la cuniculture AB	23
1.1. Alimentation.....	23
1.2. Gestion des animaux	23
1.3. Logement.....	23
1.4. Prophylaxie et traitements vétérinaires	24
2. Du lapin conventionnel au lapin AB.....	25
3. Etat de la filière cunicole AB en France.....	27
4. Freins à la production identifiés.....	30
4.1. Alimentation	30
4.2. Parasitisme.....	30
Chapitre II – Particularités du lapin et de ses parasites gastro-intestinaux.....	32
1. Le lapin, un herbivore	32
1.1. Le système digestif du lapin.....	32
1.1.1. De la bouche à l'estomac et à l'intestin grêle	33
1.1.2. Du caecum au rectum.....	34
1.1.3. Transition de l'alimentation lactée à l'alimentation solide	35
1.2. Comportement et préférences alimentaires	36
1.2.1. En captivité.....	36
1.2.2. A l'état sauvage	36
1.3. Définition de la capacité d'ingestion du lapin.....	39
1.3.1. Régulation par l'énergie.....	39
1.3.2. Rôle des fibres.....	40
2. Les parasites gastro-intestinaux du lapin	41
2.1. Nématodes	41

2.1.1.	Graphidium strigosum (Dujardin 1845 ; super-famille des Trichostrongyloidea)	42
2.1.2.	Obeliscoides cuniculi (Graybill 1924, super-famille des Trichostrongyloidea)..	43
2.1.3.	Trichostrongylus spp. (super-famille des Trichostrongyloidea)	44
2.1.4.	Trichuris spp. (super-famille des Trichuroidea)	46
2.1.5.	Passalurus ambiguus (Rudolphi 1819, super-famille des Oxyuroidea)	46
2.1.6.	Réponse de l'hôte face aux nématodes	47
2.2.	Coccidies	49
2.2.1.	Cycle biologique des Eimeria	49
2.2.2.	Influences de l'environnement de l'hôte	53
2.2.3.	Coccidioses	54
2.3.	Prévalence des parasites gastro-intestinaux chez le lapin	58
2.3.1.	Dans les élevages commerciaux	58
2.3.2.	Rôle réservoir de la faune sauvage	60
2.3.3.	Contamination possible des pâturages par les ruminants	61
Chapitre III – Gestion du pâturage et du parasitisme, des compromis à l'échelle du système		62
1.	Gestion du pâturage	62
1.1.	Mécanismes de la croissance de l'herbe	62
1.2.	Evolution de la valeur nutritive	66
1.3.	Les différents types de système pâturant	68
1.3.1.	Pâturage rationné	68
1.3.2.	Pâturage continu	69
1.3.3.	Conséquences du surpâturage et sous-pâturage sur la production d'herbe	70
1.4.	Facteurs influençant l'ingestion au pâturage	71
1.4.1.	Influence de la disponibilité en fourrages et concentrés	71
1.4.2.	Préférences alimentaires au pâturage	73
2.	Gestion du parasitisme	75
2.1.	Approche de la gestion du parasitisme	75
2.2.	Limiter la contamination de l'environnement	75
2.2.1.	Logement et Hygiène	75
2.2.2.	Gestion du pâturage	76
2.3.	Stimuler la résistance et la résilience des animaux	79
2.3.1.	Sélection génétique	79
2.3.2.	Vaccins	79

2.3.3. Nutrition	80
2.4. Nutricaments	81
2.4.1. Tannins condensés.....	81
2.4.2. Facteur de variations de la teneur en tannins condensés	82
2.4.3. Activités antiparasitaires des tannins condensés	82
2.5. Alimentation.....	85
3. Cas de l'utilisation du sainfoin au pâturage	86
Objectifs et dispositifs expérimentaux.....	87
Objectifs	89
Dispositifs expérimentaux.....	90
1. Dispositif AB « Cage-mobile » (voir Figure 22).....	90
2. Dispositifs conventionnels : "Animalerie", "Elevage"	91
2.1. Dispositif « Animalerie » (voir Figure 23)	91
2.1. Dispositif « Elevage » (voir Figure 24)	91
Etudes expérimentales	97
Chapitre I - Le sainfoin, un nutriment à l'étude pour le lapin.....	99
1. ETUDE 1 : Valeur nutritive et effet anthelminthique d'un aliment complet sainfoin distribué sous forme de granulés à des lapins en croissance et infestés expérimentalement 99	
2. ETUDE 2 : Effet coccidiostatique d'aliments riche en tannins pour le lapin	108
Abstract	109
Introduction.....	109
Materials and Methods	110
Results	112
Discussion	117
Chapitre II – Mesures de l'ingestion au pâturage de lapins en croissance cages-mobiles	123
ETUDE 3 : Quantités d'herbe offerte et de protéines brutes nécessaires à la croissance de lapin au pâturage en élevage biologique.....	123
Abstract	124
Implications.....	125
Introduction.....	125
Materials and methods	125
Results	129
Discussion	138
Chapitre III – Le parasitisme gastro-intestinal et sa gestion au pâturage de lapins en cages-mobiles.....	144

ETUDE 4 : Effet de la saison de pâturage et du type de prairie sur le parasitisme gastro-intestinal du lapin	144
Matériels et méthodes	144
Gestion des parcelles pâturées.....	144
Suivi parasitaire	144
Dosage des tannins	146
Analyses statistiques	146
Résultats	147
Ingestion au pâturage	147
Nématodes gastro-intestinaux	147
Coccidies	150
Discussion	153
Influence des conditions de pâturage sur le risque parasitaire	153
Effets antiparasitaires des tannins condensés du sainfoin	153
Conséquence du parasitisme par des nématodes pour les lapins au pâturage	154
Discussion générale	157
1. Intérêts et limites de plantes riches en tannins condensés en alimentation cunicole	159
1.1. Ingestion et performances zootechniques.....	159
1.2. Valeurs nutritives du sainfoin	159
1.3. Effets anthelminthiques.....	160
1.4. Effets coccidiostatiques	160
2. Intérêts et limites de l'utilisation du pâturage sur la croissance du lapin	164
2.1. Régulation de l'ingestion au pâturage	164
2.2. Risque parasitaire au pâturage - interaction avec l'alimentation.....	165
2.3. Pâturage et potentiel de croissance du lapin.....	166
2.4. Gestion du pâturage et de l'alimentation complémentaire.....	167
Conclusion et perspectives.....	172
Références bibliographiques	176

Liste des figures et tableaux

Figure 1 - Mobilisation des principes agro-écologiques en production cunicole conventionnelle (gauche) et en production cunicole biologique (cages-mobiles, droite), d'après FORTUN-LAMOTHE <i>et al.</i> (2013).....	26
Figure 2 - Evolution de la production cunicole AB entre 2007 et 2014, d'après ROINSARD <i>et al.</i> (2016).....	27
Figure 3 - En partant du haut : parcs maternité (élevage de Loire-Atlantique), parc engraissement et cages-mobiles maternité (élevage de l'IUT de Perpignan).....	29
Figure 4 - Morphologie générale du tube digestif du lapin à 12 semaines d'âge, d'après LEBAS <i>et al.</i> (1996).....	32
Figure 5 - Schéma général de fonctionnement de la digestion chez le lapin, d'après LEBAS (2002).....	33
Figure 6 - Temps de séjour dans les différents segments digestifs après ingestion de quantités contrôlées de fibres (NDF), d'après GIDENNE (1994).....	34
Figure 7 - Mouvements du contenu digestif au niveau du caecum et du côlon, adapté d'après GIDENNE (1997).....	35
Figure 8 - Occurrence (%) de végétaux par catégorie dans le régime de lapins sauvages au sein d'un habitat de type méditerranéen (Cape Naturaliste, Australie), d'après MARTIN <i>et al.</i> (2007).....	38
Figure 9 - Cycle biologique des Trichostrongyloidea (L : larves, [L] larve engainée).....	42
Figure 10 – Chronologie des cycles biologiques de <i>Graphidium strigosum</i> chez le lapin selon la dose de larves infestantes (L3) inoculée, d'après MASSONI <i>et al.</i> (2011).....	43
Figure 11 - Chronologie des cycles biologiques de <i>Trichostrongylus spp.</i> chez le lapin, d'après AUDEBERT <i>et al.</i> (2003a).....	44
Figure 12 - Cycle des <i>Eimeria spp.</i> du lapin d'après COUDERT <i>et al.</i> (2007).....	50
Figure 13 - Coupe de l'intestin grêle d'un lapin non-inoculé (gauche) et d'un lapin inoculé avec <i>E. magna</i> 156 heures post-inoculation (droite), d'après RYLEY et ROBINSON (1976).....	54
Figure 14 - Foie normal (gauche) et foie présentant des nodules dus à la présence d' <i>Eimeria stiedai</i> (droite).....	55
Figure 15 - Dissection d'un brin d'herbe, d'après GILLET (1980) et LAFARGE et DURAND (2011).....	63
Figure 16 - Exemple de feuilles adultes et de feuille émergente avant et après coupe ou un broutage d'après GILLET (1980); LAFARGE et DURAND (2011).....	65
Figure 17 - Croissance de l'herbe en Bretagne selon la zone et la période (source : Pâture Plus et GIS Agrotransfert Bretagne).....	66
Figure 18 - Evolution de la composition relative des graminées et légumineuses selon leur stade d'après WHITE et WOLF (2009).....	67
Figure 19 - Action du port de la plante sur la répartition de la lumière, d'après Gillet (1981).70	
Figure 20 - Relation entre la hauteur du couvert végétal et la quantité d'herbe ingérée chez les ovins (○) et les bovins (●) en pâturage continu, d'après DELAGARDE <i>et al.</i> (2001).....	72
Figure 21 - Cage-mobile utilisée dans le cadre des essais au pâturage, et principe de fonctionnement.....	90
Figure 22 - Schéma récapitulatif du dispositif « Cage-mobile », essais au pâturage avec infestations/infections naturelles.....	93

Figure 23 - Schéma récapitulatif du dispositif « Animalerie », essai en animalerie avec alimentation complète sous forme de granulés et infestation expérimentale (<i>Trichostrongylus colubriformis</i>).....	94
Figure 24 - Schéma récapitulatif du dispositif « Elevage », essai en élevage conventionnel avec alimentation complète sous forme de granulés et infections naturelles (Coccidies).....	95
Figure 25 - Schéma récapitulatif des questions de recherche pour la gestion du parasitisme et du pâturage pour le lapin, ainsi que la place des dispositifs expérimentaux. TCs pour tannins condensés.....	96
Figure 26 - Calendrier de pâturage.....	144
Figure 27 - Excrétion fécale d'œufs de nématodes $\log(OPG+1) \pm SE$, (OPG, Œufs/g) au cours du pâturage au Printemps 2016 et selon la prairie pâturée.....	149
Figure 28 - Excrétion oocystale fécale (OoPG - oocystes/g) selon l'âge des lapins et la parcelle pâturée, au cours des répétitions Hiver 2015, Été 2015, Printemps 2016 *PNM pour Prairie naturelle méditerranéenne.....	152
Figure 29 - Compromis entre la teneur en tannins, les effets antiparasitaires et digestibilité des protéines du sainfoin chez le lapin en croissance (Etudes 1 et 2).....	162
Figure 30 - Facteurs limitant l'ingestion d'herbe au pâturage pour des lapins en croissance (Etude 3).....	165
Figure 31 - Apports protéiques selon la surface pâturable par lapin en fonction du niveau de complémentation pour atteindre un objectif de 20 g/j.....	168
Figure 32 - Schéma récapitulatif des principaux résultats obtenus pour la gestion du parasitisme et du pâturage pour le lapin. Eq. ac. tan pour équivalent de l'acide tannique...	170
Figure 33 - Schéma récapitulatif des applications pratiques suggérées pour la gestion du parasitisme et du pâturage pour le lapin.....	170
Figure 34 - Schéma récapitulatif des questions non résolues et soulevées pour la gestion du parasitisme et du pâturage pour le lapin.....	171
Tableau 1 - Superficies minimales intérieures et extérieures pour l'élevage de lapin AB, d'après DGPAAT (2010).....	24
Tableau 2 - Présentation des espèces d' <i>Eimeria</i> spécifiques du lapin domestique d'après COUDERT et al. (1995, 2007) et PAKANDL (2009).....	52
Tableau 3 - Signes cliniques associés aux infections par <i>Eimeria</i> , selon l'espèce.....	56
Tableau 4 - Résultats d'autopsie et d'analyses parasitaires de lapins de chair abattus en Pologne entre 2007 et 2011 d'après SZKUCIK <i>et al.</i> (2014).....	59
Tableau 5 - Hypothèses sur la priorisation d'allocation des nutriments chez les ruminants d'après COOP et KYRIAZAKIS (1999).....	80
Tableau 6 - Effets coccidiostatiques des tannins.....	84
Tableau 7- Tableau récapitulatif des tractus digestifs prélevés par saison (ou répétition)..	146
Tableau 8 - Tableau récapitulatif des dosages de tannins effectués pour les échantillons du dispositif AB « cage-mobile ».....	146
Tableau 9 - Ingestion d'herbe en fonction de la prairie et de la saison.....	147
Tableau 10 - Taux de tannins en fonction de la prairie et de la saison.....	147
Tableau 11 - Présence de nématodes gastro-intestinaux selon la saison de pâturage.....	148
Tableau 12 - Présence de nématodes gastro-intestinaux selon le type de prairie pâturée..	148
Tableau 13 - Comparaison selon la prairie pâturée au Printemps 2016 de l'excrétion fécale d'œufs de nématodes et de <i>Trichostrongylus</i> sp.	150
Tableau 14 - Excrétion oocystale fécale totale estimée par la méthode de l'aire sous la courbe, selon la prairie pâturée et la saison.....	150

Tableau 15 - Répartition de la présence de nodules blanchâtres sur le foie attribuable à <i>Eimeria stiedai</i>	151
Tableau 16 - Identification des espèces d'oocystes de coccidies présentes (%) au pâturage selon l'âge et la prairie pâturée, Hiver 2015.....	155
Tableau 17 - Identification des espèces d'oocystes de coccidies présentes (%) au pâturage selon l'âge et la prairie pâturée, Été 2015.....	155
Tableau 18 - Identification des espèces d'oocystes de coccidies présentes (%) au pâturage selon l'âge et la prairie pâturée, Printemps 2016	156
Tableau 19 - Effets d'aliments complets déshydratés pour le lapin contenant une source de tannins condensés	163

Etude 1

Figure 1 - Comparisons of means of faecal egg counts on eggs per gram (EPG) in infected groups fed with control diet or sainfoin diet.....	104
Table 1 - Ingredients and chemical composition of the experimental diets.....	102
Table 2 - Effect of infection and diet on growth performances in growing rabbits.....	103
Table 3 - Effect of infection and diet on the digestibility coefficient in growing rabbit.....	103
Table 4 - Effect of diet on daily excretion of faecal eggs, egg hatching, survival rate and fecundity of <i>Trichostrongylus colubriformis</i>	104

Etude 2

Figure 1 - Kinetics of mortality rate (a), growth rate (b) and feed intake (c) in groups fed with control, carob, or sainfoin diet from weaning to D101.....	113
Figure 2 - Faecal oocyst counts in growing rabbit fed either with control, carob or sainfoin diet	116
Table 1 - Ingredients and chemical composition of the experimental diets.....	112
Table 2 - Effect of diet on weight gain.....	113
Table 3 - Feed intake and economical feed conversion ratio according to diet and period...	114
Table 4 - Faecal oocyst counts of does according to diet.....	114
Table 5 - Effect of diet on area under the curve between sample days and faecal oocyst counts in the growing rabbit.....	116
Table 6 - Presence of <i>Eimeria</i> species per diet between D59 and D83.....	117

Etude 3

Figure 1 - Herbage allowance, herbage intake and total rabbit intake over time.....	131
Figure 2 - Logarithmic relationship between herbage allowance and herbage intake for rabbits on pasture dominated by legumes (a) or grasses/forbs (b).....	132

Figure 3 - Herbage intake as a function of digestible energy concentration of herbage intake for rabbits on pasture dominated by legumes (a) or grasses/forbs (b) and when herbage allowance > 85 g DM/kg MW.....	133
Figure 4 - Crude protein intake and digestible energy intake over time by experiment.....	134
Figure 5 - Mean daily weight gain over time by experiment.....	136
Table 1 - Main characteristics of the fattening periods.....	128
Table 2 - Effect of the experiment (season x pasture) on digestible energy intake and crude protein intake.....	137
Table 3 - Daily weight gain by experiment of log (DEI) and log (CPI) on daily weight gain excluding the effect of experiment.....	137

Liste des annexes

Annexe I – Extrait du cahier des charges concernant le mode de production biologique d’animaux d’élevage et complétant les dispositions des règlements (CE) n°834/2007 du Conseil et (CE) n°889/2008 de la Commission.....	II
Annexe II – Protocole Coproscopie McMaster modifié (d’après protocole IHAP-ENVT), adapté au suivi parasitaire des lapins.....	VI
Annexe III - Guide pour l’identification des nématodes gastro-intestinaux du lapin.....	VII

Introduction générale

Au cours de ces dernières années, il y a eu une émergence de préoccupations environnementales et sociales de la part des autorités et des consommateurs, concernant l'utilisation d'intrants médicamenteux vétérinaires (SANDERS *et al.* 2011; BAILLY 2016; BENKIMOUN 2016; FVE 2016). En particulier, le développement de résistance aux antibiotiques, mais également aux antiparasitaires, amène à une refonte des pratiques en santé animale afin de conserver des moyens de lutte en santé humaine (BAILLY 2016; BENKIMOUN 2016). Cette prise de conscience a également conduit à une volonté des éleveurs de réduire le recours aux intrants médicamenteux vétérinaires et à se tourner vers d'autres moyens pour pérenniser leur système de production (LEMOINE 2017).

Les alternatives pour renforcer la santé des animaux, telle les stratégies de prophylaxie ou celles qui facilitent l'adaptation des animaux à leur environnement, sont donc encouragées. Ainsi, un projet agro-écologique pour la France a été présenté en 2012 par Stéphane Le Foll (MAAF 2012) avec pour objectif qu'à l'horizon 2025, « la majorité des exploitations françaises soit engagée dans l'agro-écologie ». HAZARD *et al.* (2016) définissent en partie l'agro-écologie comme une alternative à l'agriculture intensive qui vise à « promouvoir les services rendus par les processus naturels ». Elle cherche à « stimuler les processus naturels [...] pour promouvoir des systèmes productifs, respectueux de l'environnement et moins dépendants des intrants » (FORTUN-LAMOTHE *et al.* 2013). L'agro-écologie est définie comme « l'application de la science écologique à l'étude, à la conception et à la gestion d'agrosystèmes durables » (Commission d'enrichissement de la langue française, 2015). Il s'agit donc d'une étude multidisciplinaire à plusieurs niveaux (échelle, temporalité) des « relations évolutives qui se créent au sein de ces systèmes entre le vivant, son mode de gestion et le contexte écologique, économique et social de cette gestion » (HAZARD *et al.* 2016). DUMONT *et al.* (2013); FORTUN-LAMOTHE *et al.* (2013) ont proposé une adaptation de l'agro-écologie définie par ALTIERI (2002) et GLIESSMAN (1997) aux systèmes d'élevage basée sur cinq principes :

- développer des pratiques de gestion intégrée pour améliorer la santé animale ;
- améliorer la valorisation des ressources pour diminuer les intrants nécessaires à la production ;
- optimiser le fonctionnement métabolique des systèmes d'élevage pour réduire les pollutions ;
- gérer la diversité au sein des élevages pour renforcer leur résilience ;
- adapter les pratiques d'élevage pour préserver la biodiversité dans les agro-écosystèmes.

Une des clés pour le projet agro-écologique en France vise à encourager l'Agriculture Biologique (AB), qui est un « mode de production respectueux de l'environnement et du bien-être animal » (MAAF 2016). Ainsi le programme Ambition Bio 2017 a été lancé en 2013 avec pour objectif de « contribuer non seulement au développement de l'agriculture biologique, mais également au développement du transfert des connaissances et des méthodes de l'agriculture biologique vers les autres modèles de production » (MAAF 2013). L'élevage AB est basé sur trois principes fondamentaux : le respect de l'environnement, le bien-être animal et le lien au sol (ROINSARD 2012). L'utilisation des intrants est réduite, et il y a une très forte limitation (voire interdiction) de l'usage de médicaments chimiques de synthèse.

La filière cunicole est également concernée, et la cuniculture AB bien que peu développée propose un modèle alternatif à la production conventionnelle (ITAB 2010a; FORTUN-LAMOTHE *et al.* 2013). Mais deux freins techniques majeurs pour le développement de la cuniculture AB ont été rapportés par Roinsard *et al.* (2013, 2016) : la gestion de l'alimentation au pâturage et du parasitisme gastro-intestinal. Les problématiques de l'élevage au pâturage sont parfois plus proches des préoccupations liées aux lapins sauvages que des lapins d'élevage conventionnel. En effet, la cuniculture conventionnelle est un modèle d'élevage totalement

hors-sol. Il présente une forte structuration de la filière en amont de l'élevage, par la sélection génétique des animaux, par la mise au point de logement adapté, par une prophylaxie préventive et curative, et par la distribution d'aliments complets déshydratés (granulés). A l'inverse, la cuniculture AB est basée sur le lien au sol, et cherche à maximiser l'utilisation du pâturage au moyen de lapins de races "patrimoniales" (ROINSARD 2012). En revanche, la pression parasitaire serait plus importante en élevage AB, à cause de l'infestation des pâturages par des nématodes, et du fait de la forte restriction de l'usage des anticoccidiens de synthèse (CABARET *et al.* 2012). En cuniculture conventionnelle, les coccidies sont toujours un des freins à la production (COUDERT *et al.* 2007), alors que les conditions d'élevages (sols grillagés) et d'alimentation (supplémentée en anti-coccidien) ont permis de réduire très fortement les infestations, tant de coccidies que de nématodes.

Dans ce contexte, il est donc nécessaire de favoriser l'adaptation de l'animal à son milieu d'élevage, donc de favoriser l'adaptation du lapin au pâturage et réciproquement, et en particulier de stimuler sa résistance vis-à-vis des parasites. Deux leviers d'actions seront étudiés et combinés dans notre approche expérimentale : l'ingestion de plantes riches en tannins condensés (TCs, principalement le sainfoin, *Onobrychis viciifolia*), et l'optimisation du pâturage (densité d'animaux, rotations et durée de pâturage, offre en herbe, type de prairie). L'étude des interactions entre système fourrager (défini par ATTONATY (1980) comme « l'ensemble des moyens de production, des techniques et des processus qui, sur un territoire, ont pour fonction d'assurer la correspondance entre le ou les systèmes de culture et le ou les systèmes d'élevage »), santé et croissance des lapins en AB devrait contribuer à la proposition de nouvelles pratiques de gestion intégrée de la santé dans les systèmes cunicoles. L'emploi de plantes riches en TCs, permettrait de diminuer l'utilisation d'antiparasitaires comme cela a été montré chez les petits ruminants, tant pour la gestion des nématodes (Hoste *et al.* 2006, 2012) que pour celle des coccidies (Hur *et al.*, 2005; Burke *et al.*, 2013). Les propriétés des TCs sont liées à leur capacité à se lier aux protéines, lorsque le pH du milieu est compris entre 4 et 7. Chez les ruminants, le pH ruminal permet les liaisons TCs/protéines, d'où une perturbation des activités biologiques des parasites et une protection des protéines de la dégradation ruminale. Mais le potentiel d'activité des TCs chez un monogastrique comme le lapin reste à explorer, et ces nouvelles connaissances pourront servir la cuniculture AB mais aussi conventionnelle. La gestion du pâturage est également un des angles de la gestion du parasitisme pour les élevages d'herbivores (TORRES-ACOSTA *et al.* 2012). Mais cette stratégie est limitée en cuniculture par le manque quasi-total de références au pâturage, comme le niveau d'ingestion de fourrages verts, leurs qualités nutritionnelles, ou le niveau de pression parasitaire attendu en fonction du temps de retour sur une parcelle. L'établissement de références au-delà de la gestion du parasitisme est aussi essentiel pour permettre un développement de la cuniculture AB.

Ce mémoire présente dans une première partie une étude bibliographique permettant de mettre en exergue les problématiques de la production cunicole AB. Une seconde partie sera consacrée aux méthodes et expérimentations réalisées et aux résultats obtenus lors de 4 études. Les résultats de trois premières études sont présentés sous forme d'articles scientifiques (un accepté, deux en procédure de soumission). La troisième partie sera consacrée à la discussion générale de l'ensemble de ces résultats, afin de répondre aux questions et objectifs initiaux et d'émettre des perspectives pour la gestion du pâturage et du parasitisme en élevage cunicole.

Etude bibliographique

Chapitre I. La cuniculture en agriculture biologique en rupture avec le système conventionnel

Quelles sont les caractéristiques de la production cunicole en agriculture biologique ? Et quels freins en découlent ?

La production cunicole biologique française date des années 1970, mais elle est restée confidentielle malgré l'essor de l'agriculture biologique (AB) depuis 2007 (ROINSARD *et al.* 2016). L'élevage AB est basé sur trois principes fondamentaux : le respect de l'environnement, le bien-être animal et le lien au sol (ROINSARD 2012). Ces principes ont été traduits au sein des règlements européens suivants : Règlement (CE) n°834/2007 du Conseil du 28 juin 2007, Règlement (CE) n°889/2008 de la Commission du 5 septembre 2008, modifié en 2011. Ces règlements sont complétés par un cahier des charges français élaboré pour certaines filières non couvertes par les règlements européens (dont le lapin) modifié en 2013 (DGPAAT 2010).

1. Cahier des charges de la cuniculture AB

Pour le lapin, ce cahier des charges (CC) a été adapté à partir des références existantes pour d'autres filières herbivores, ce qui peut expliquer que certains critères peuvent poser questions parmi les acteurs de la filière « lapin bio » (ITAB 2010a). L'ITAB (2010a) rappelle d'ailleurs que « le règlement n'est pas un conseil technique ; il fixe les règles au minimum ». De plus, des discussions sur l'évolution du cahier des charges français sont toujours en cours (ITAB 2010a), et le règlement européen risque d'évoluer en 2018 (ROINSARD *et al.* 2016).

Un résumé des principaux critères de la cuniculture AB (issus des trois règlements) est présenté ci-dessous, sachant que le texte complet du cahier des charges français pour la cuniculture AB est repris en annexe.

1.1. Alimentation

Les aliments doivent être issus de l'agriculture biologique, dont 50% de la matière sèche (MS) de la ration doit être produite sur l'exploitation même. De la naissance à 3 semaines d'âge, les lapereaux sont nourris au lait maternel. A partir du sevrage, l'alimentation doit être basée sur une exploitation des fourrages (pâturage, affouragement en vert ou en sec), et 60% de la MS doit provenir de fourrages grossiers de préférence frais (les fourrages déshydratés sont acceptés).

1.2. Gestion des animaux

Le choix des races est laissé à l'interprétation des éleveurs, mais la préférence est donnée aux races anciennes régionales et aux souches autochtones, compte tenu de leur capacité à s'adapter aux conditions locales notamment.

Le nombre de portée par lapine/an ne doit pas dépasser 6 ; la première saillie ne pouvant avoir lieu qu'à partir de 16 semaines d'âge. Les animaux ne peuvent être abattus avant 100 jours d'âge. Les lapins destinés à la commercialisation doivent être nés et élevés en agriculture biologique.

1.3. Logement

Les animaux doivent pouvoir assurer les besoins comportementaux propres à leur espèce (saut, posture debout par exemple). Ils doivent également avoir une pratique régulière de l'exercice par l'accès à des espaces de plein air (notamment à des parcours végétalisés ce qui permet de renforcer le lien au sol). Trois types de logement sont autorisés :

- les cages-mobiles sur prairie, qui doivent être déplacées chaque jour ;
- les parcours végétalisés ou parcs clôturés ;

- les élevages en semi plein air, avec aires d'exercices extérieures, végétalisées ou non (affouragement).

L'élevage sur sol grillagé, sur caillebotis ou autre sol sans litière, en clapiers est interdit. En revanche, un grillage peut être posé au sol sur un parcours végétalisé pour éviter la fuite des animaux.

L'espace alloué par lapin diffère selon le type de logement et l'âge (voir tableau ci-dessous) ; l'accès aux aires extérieures doit être possible dès que les conditions climatiques, le stade physiologique de la végétation et l'état du sol, le permettent.

Une période de 14 jours de vide sanitaire, à partir de la fin du nettoyage, doit être respectée pour les bâtiments et aires d'exercice, entre chaque bande de lapins. Sur les parcours et prairie, une période d'attente de 2 mois minimum doit être respectée afin de permettre la repousse de la végétation et pour des raisons sanitaires (parasitisme).

Tableau 1 - Superficies minimales intérieures et extérieures pour l'élevage de lapin AB, d'après DGPAAT (2010)

Type d'animaux	A l'intérieur (m ² de superficie nette dont disposent les animaux/tête)	A l'extérieur (m ² de superficie disponible en rotation/tête)
Mères lapines et leur portée	0,4	2,4 en enclos mobiles (*) 5 en parcours 2 en aire d'exercice bétonnée
Mâles et lapines gestantes	0,3	2 en enclos mobiles (*) 4 en parcours 2 en aire d'exercice bétonnée
Lapins en engraissement	0,15	0,4 en enclos mobiles (*) 5 en parcours 2 en aire d'exercice bétonnée

(*) : Les enclos mobiles doivent être déplacés tous les jours.

1.4. Prophylaxie et traitements vétérinaires

Un des principes de l'élevage AB est de « préserver la santé des animaux en stimulant les défenses immunologiques naturelles de l'animal et en encourageant la sélection de races et de pratiques d'élevage appropriées »(CE 2007). C'est-à-dire choisir des animaux qui sont adaptés aux conditions locales et capables de résister aux maladies/problèmes sanitaires. Mais aussi, avoir des pratiques d'élevage qui permettent de renforcer le système immunitaire et les défenses naturelles.

Les traitements préventifs à l'aide de médicaments allopathiques chimiques de synthèse sont prohibés. L'utilisation de stimulateur de croissance ou de production (y compris antibiotiques et coccidiostatiques) et d'hormones ou substances analogues est interdite. Lorsqu'un animal est malade ou blessé, il doit être traité. La priorité sera donnée à l'utilisation de produits phytothérapeutiques, homéopathiques ou d'oligo-éléments dont l'effet thérapeutique est démontré. Si le recours aux traitements allopathiques chimiques de synthèse est requis, il se fait sous la responsabilité d'un vétérinaire, et un animal ne peut pas recevoir plus de trois traitements au cours d'une période d'un an, ou un traitement si son cycle de vie est inférieur à un an. Sinon, les animaux ne peuvent être vendus en tant que produit biologique. Néanmoins, les vaccinations, traitements antiparasitaires et plans d'éradication obligatoires ne sont pas retenus dans le décompte de ces traitements. En revanche, pour un lapereau destiné à la consommation aucun traitement ne pourra être réalisé 30 jours avant l'abattage (il est déclassé dans le cas contraire).

De par le respect de ce cahier des charges, les productions de lapins en système conventionnel et système biologique sont très éloignées.

2. Du lapin conventionnel au lapin AB

Le système conventionnel est un élevage hors-sol, très souvent intégré, avec une forte maîtrise de l'environnement (température, ventilation, alimentation) et de la génétique des animaux. Par contraste, le système en élevage AB repose sur le maintien d'un lien fort entre le sol et les animaux, et est soumis à des variations importantes de l'environnement (conditions météorologiques, variations de la qualité du pâturage), et des races dont les potentiels génétiques et les spécificités en élevage sont moins bien connus.

En ce qui concerne la gestion de la santé, ces deux types d'élevage reposent sur des principes différents (voir Figure 1). En système conventionnel, la gestion de la santé est d'abord en lien avec un aménagement du logement, c'est-à-dire la présence de cages avec des planchers grillagés qui réduisent fortement le contact entre les animaux et leurs fèces et donc le parasitisme (FORTUN-LAMOTHE *et al.* 2013); mais aussi le maintien d'une biosécurité élevée et d'une application stricte des principes de prophylaxie sanitaire (accès restreint à l'élevage, barrières anti-vermines). De plus, certaines molécules (antibiotiques ou non) peuvent être utilisées de façon préventive, permettant de limiter certaines infestations (en particulier des infections par les coccidies) (FVE 2016). En système AB, ces mesures préventives liées au logement ou aux molécules de synthèse ne peuvent être appliquées. La gestion de la santé s'inspire donc plus des principes et techniques utilisées dans les élevages de ruminants en AB : prophylaxie, phytothérapie, homéopathie, gestion du pâturage.

Du fait des différences importantes entre les deux systèmes, la conversion d'élevage conventionnel vers l'élevage AB est difficile (ROINSARD *et al.* 2013). En conséquence, il semblerait que la mise en place d'un atelier cunicole en AB soit plus facile par des agriculteurs déjà engagés dans une filière AB animale ou par des nouveaux porteurs de projets d'installations (ITAB 2010a). Mais du fait d'un déficit de références technico-économiques en cuniculture AB, et d'un tel différentiel avec le système conventionnel, les projets d'installations sont peu nombreux quoiqu'en augmentation.

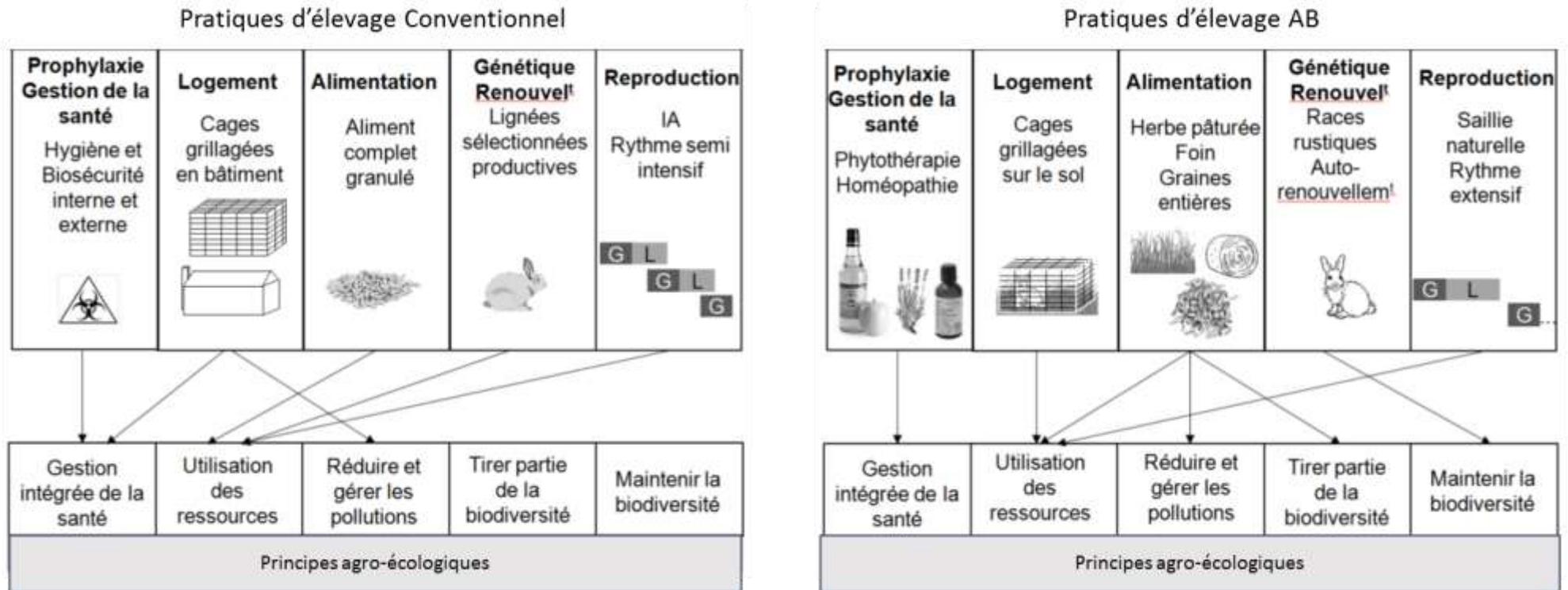


Figure 1 - Mobilisation des principes agro-écologiques en production cunicole conventionnelle (gauche) et en production cunicole biologique (cages-mobiles, droite), d'après FORTUN-LAMOTHE *et al.* (2013)

3. Etat de la filière cunicole AB en France

En 2010, environ 10 000 lapins issus de l'AB ont été produits, soit moins d'1% de la production cunicole française. Les ateliers en production AB sont de petites tailles : 45 lapines reproductrices/élevage, selon une enquête réalisée en 2011 par ROINSARD *et al.* (2016) dans un échantillon comprenant les plus grands élevages AB à cette époque. Le nombre maximal autorisé par le cahier des charges (200 lapines par site de production) n'est jamais atteint jusqu'à présent. Alors qu'en système conventionnel les élevages de plus de 200 mères sont les plus courants (ITAVI 2016), avec une moyenne à 613 mères en 2014 (COUTELET 2015). De plus, cette même enquête a permis de déterminer que 5 ateliers cunicoles AB sur 6 étaient couplés à un autre atelier animal. En 2011, la moyenne de lapins produits par élevage était de 710 pour les élevages enquêtés par ROINSARD *et al.* (2016).

En 2014, on dénombrait une vingtaine d'éleveurs en France (Agence Bio, voir Figure 2), et une majorité d'entre eux se sont rassemblés au sein de l'Association des éleveurs de lapin AB de France (AELBF), créée en 2014, afin de permettre les échanges entre cuniculteurs et l'interface avec les instituts techniques et de recherche. Néanmoins, les éleveurs de l'AELBF craignent l'arrivée sur le marché d'un trop grand nombre d'acteurs qui déséquilibrerait brusquement le marché. Cette crainte commune à différentes productions biologiques prend origine dans la difficulté d'équilibrer l'offre et la demande lorsque la taille du marché est réduite, mais également au temps nécessaire à la conversion des terres en agriculture biologique (LATRUFFE *et al.* 2013), conduisant à une croissance en pallier. Ce type de croissance est à l'origine, notamment dans la filière laitière (bovins), des difficultés rencontrées de 2003 à 2007 (TOURET 2014) qui ont marqué négativement les mentalités.

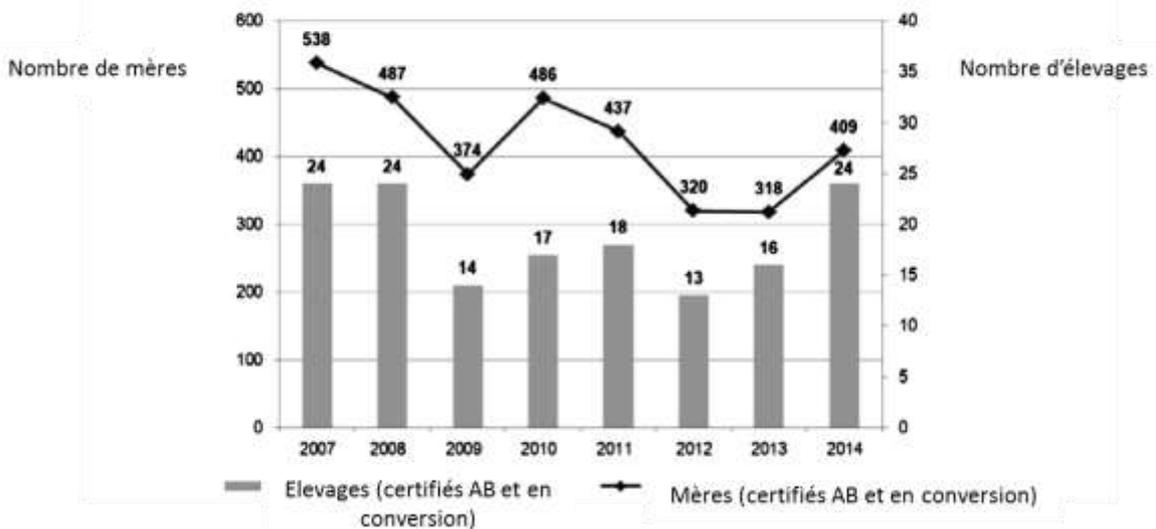


Figure 2 - Evolution de la production cunicole AB entre 2007 et 2014, d'après ROINSARD *et al.* (2016)

Au contraire du marché du lapin de chair issu de l'élevage conventionnel qui a subi une diminution de 24% entre 2000 et 2010 (ITAVI 2016), l'offre en lapins AB est inférieure à la demande (MIGNOT 2002; CHAMBRE D'AGRICULTURE DE MIDI-PYRENEES 2011; ROINSARD *et al.* 2013). La commercialisation se fait principalement en vente directe, mais il existe une forte demande de la part des magasins spécialisés en alimentation biologique (ROINSARD *et al.* 2016). D'après les cuniculteurs AB, la clientèle locale chercherait davantage un produit de proximité et de qualité que le label AB, alors que la clientèle moins proche viendrait pour le label AB (ITAB 2010a). Un des freins à la distribution est le manque de structure d'abattage de proximité (CHAMBRE D'AGRICULTURE DE MIDI-PYRENEES 2011; ROY 2014). De plus, la saisonnalité de la production (plus de naissances au printemps, et donc plus de lapins à vendre en saison estivale) s'accorde mal avec une diminution de la consommation de lapins en été (ROY 2014). Ainsi plusieurs éleveurs font le choix d'ajuster la période d'engraissement (ITAB 2010b; ROY 2014), ou bien de privilégier la transformation en été (ROY 2014). Pour (ROINSARD *et al.* 2016), la valorisation de la viande de lapin AB permet de dégager une meilleure marge qu'en élevage conventionnel, tout en améliorant les performances environnementales et sociales.

Les éleveurs ont développé de manière empirique divers systèmes de production, notamment en ce qui concerne le logement pour lequel il n'y a pas de fournisseurs spécialisés (GIDENNE et ROINSARD 2012b; FOUCHER 2017) (voir Figure 3). En élevage professionnel AB, les cages-mobiles pour l'engraissement peuvent accueillir entre 7 et 10 lapins, elles disposent d'un plancher grillagé à larges mailles (5x5 cm) permettant au lapin de brouter. La cage peut être surélevée de quelques centimètres, afin d'éviter que les lapins grattent le sol, broutent l'herbe trop ras, et soient en contact avec leur fèces. Il n'existe pas non plus de génotype dédié à la production AB, mais un patchwork d'origines selon les élevages (lapins de races traditionnelles ou issues d'élevages traditionnels, ou issues de sélections pour l'élevage conventionnel) (LEBAS 2009). Le sevrage tardif (70 j. contre 35 j. en élevage conventionnel) est une pratique très répandue dans les élevages AB (ROINSARD *et al.* 2016), alors qu'il n'est pas imposé par le CC. Cela permettrait notamment de privilégier les apprentissages au pâturage des lapereaux par les mères (FOUCHER 2017). De plus, un sevrage tardif permettrait d'avoir des animaux plus gros au sevrage et de limiter les prises par certains prédateurs (oiseaux, rapaces) à la mise en parcs après le sevrage. Plusieurs stratégies permettent également de lutter contre les prédateurs du lapin (chiens, chats, renards, rapaces, etc.) : mise en place de grillages, de clôtures électriques, de filets aériens et d'abri qui permettent une protection contre les oiseaux.



Figure 3 - En partant du haut : parcs maternité (élevage de Loire-Atlantique), parc engraissement et cages-mobiles maternité (élevage de l'IUT de Perpignan)

4. Freins à la production identifiés

Un certain nombre de freins au développement de la cuniculture AB a été identifié par la filière, i) d'ordre de la production : gestion de l'alimentation, de la santé et plus particulièrement du parasitisme, et contrôle de la prédation ; ou ii) d'ordre de la distribution : présence d'une structure d'abattage, d'un circuit de commercialisation. Mais la gestion de l'alimentation et du parasitisme sont les freins "techniques" jugés les plus importants dans l'état actuel des connaissances (ROINSARD *et al.* 2013)

4.1. Alimentation

Jusqu'en 2015, aucune donnée n'était disponible sur les quantités de fourrage ingérées par le lapin au pâturage. Les potentialités maximales d'ingestion de pâture en conditions non limitantes de disponibilité de l'herbe sont par exemple méconnues (ROINSARD *et al.* 2013). La valeur nutritionnelle d'herbes pâturées est seulement grossièrement estimée à partir de tables pour le cheval. Il en résulte que le manque d'informations sur l'alimentation du lapin au pâturage est une des principales préoccupations des éleveurs (ROINSARD *et al.* 2016).

Les éleveurs rapportent fréquemment des cas de surconsommation de fourrages jeunes entraînant des ballonnements abdominaux et des diarrhées. Ce trouble digestif pourrait être lié à une ingestion excessive de protéines digestibles entraînant un déséquilibre entre l'ingestion de protéines et de fibres (GIDENNE et ROINSARD 2012a). Les cuniculteurs AB utilisent diverses stratégies pour le prévenir : pâturage d'une herbe plus âgée (plus haute) et donc plus riche en fibres, distribution d'un fourrage sec appétant (foin), réduction de la vitesse d'avancement de la cage-mobile

Les lapins reçoivent dans la majorité des structures des compléments au pâturage qui peuvent être produits sur l'exploitation (mélanges céréaliers, foin, betteraves fourragères) ou bien achetés dans le commerce (aliment complet déshydraté sous formes de granulés) dont le prix est souvent très élevé. Cette complémentation représente dans certains cas plus de 50% de la ration des lapins (MARTIN *et al.* 2016), et est rarement rationnée. La production d'herbe n'est donc pas toujours valorisée à l'optimum, et la question du niveau de complémentation se pose notamment pendant l'engraissement des lapins.

4.2. Parasitisme

Les systèmes intensifs en bâtiments, concentrant les animaux ont favorisé et sont désormais sous la pression du développement de parasites avec un cycle direct en tout premier lieu les coccidies (*Eimeria* spp.) et à moindre degré les oxyures (*Passalurus ambiguus*). Les systèmes hors-sols ont également contribué à réduire le développement d'espèces avec un cycle indirect (RINALDI *et al.* 2007). A l'inverse, l'exploitation du pâturage (à relier au renforcement du lien au sol par l'AB) favorise la présence d'autres parasites notamment des strongles de l'estomac (*Graphidium strigosum*, *Obeliscoides cuniculi*) ou de l'intestin grêle (*Trichostrongylus retortaeformis*, *Trichostrongylus* sp.) avec des conséquences sur physiologie des hôtes (BENGUESMIA *et al.* 2011; CABARET *et al.* 2012; ROINSARD *et al.* 2013; KORNAS *et al.* 2015). Les lapins en élevage AB sont donc plus proches des lapins sauvages (de garenne) pour lesquels des études ont illustré les interactions possibles avec le parasitisme par divers groupes d'helminthes (SOMMERVILLE 1963; BOAG 1985; SAULAI et CABARET 1998; CHYLINSKI *et al.* 2009; CATTADORI *et al.* 2014).

Au vu de la capacité de survie des oocystes de coccidies dans le milieu extérieur, qui peut être supérieure à 2 mois (COUDERT *et al.* 2007), ainsi que d'un possible contact entre fèces et lapins et l'impossibilité d'utiliser un aliment supplémenté en coccidiostatiques de façon préventive, les coccidioses restent un problème majeur pour les systèmes extensifs (COUDERT

et al. 2007). Enfin, le cahier des charges de la cuniculture AB restreint fortement l'usage de traitements allopathiques chimiques de synthèse, dont les traitements antihelminthiques.

- 📌 Le cahier des charges de la production cunicole AB impose une alimentation à base de fourrages (60% de la MS), un accès à une aire extérieure (0,4 m²/j/lapin pour l'engraissement en cages-mobiles).
- 📌 La filière AB française est restreinte (<1% de la production cunicole totale) mais dynamique et en développement. La transition d'un élevage cunicole du système conventionnel au système AB est quasiment impossible, du fait de différences structurelles majeures (hors-sol versus lien au sol). Les éleveurs ont développé de manière empirique des systèmes cunicoles AB variés.
- 📌 Deux freins majeurs à la production ont été identifiés : la gestion de l'alimentation au pâturage et le parasitisme. Les traitements préventifs à l'aide de médicaments allopathiques chimiques de synthèse sont prohibés.

Chapitre II – Particularités du lapin et de ses parasites gastro-intestinaux

Quelles sont les caractéristiques du lapin, de son comportement alimentaire et de son système digestif ? Comment ses caractéristiques interagissent avec les parasites gastro-intestinaux ? Quelles en sont les conséquences pour le lapin ?

La plupart des études sur le système digestif du lapin sont issues de travaux sur des lapins domestiques élevés de façon conventionnelle. En ce qui concerne les préférences alimentaires et les parasites gastro-intestinaux, la bibliographie intègre également des éléments sur les lapins sauvages, afin de mieux appréhender les conditions d'élevage des lapins AB.

1. Le lapin, un herbivore

1.1. Le système digestif du lapin

Le lapin (*Oryctolagus cuniculus*) est un monogastrique herbivore dont l'appareil digestif est composé d'organes au contact du bol alimentaire (bouche, œsophage, estomac, intestin grêle, caecum, côlon, rectum) de glandes sécrétoires (foie, glandes salivaires, pancréas), et d'organes lymphoïdes secondaires formant le tissu lymphoïde associé au tube digestif ou GALT (plaques de Peyer, cellules lymphoïdes diffuses, *sacculus rotundus*, appendice vermiforme). Mais contrairement à la majorité des monogastriques, le caecum est particulièrement développé chez le lapin et sert de fermentateur digestif : 60% du volume du tube digestif est attribué au caecum (SNIPES et SNIPES 1997)(voir Figure 4).

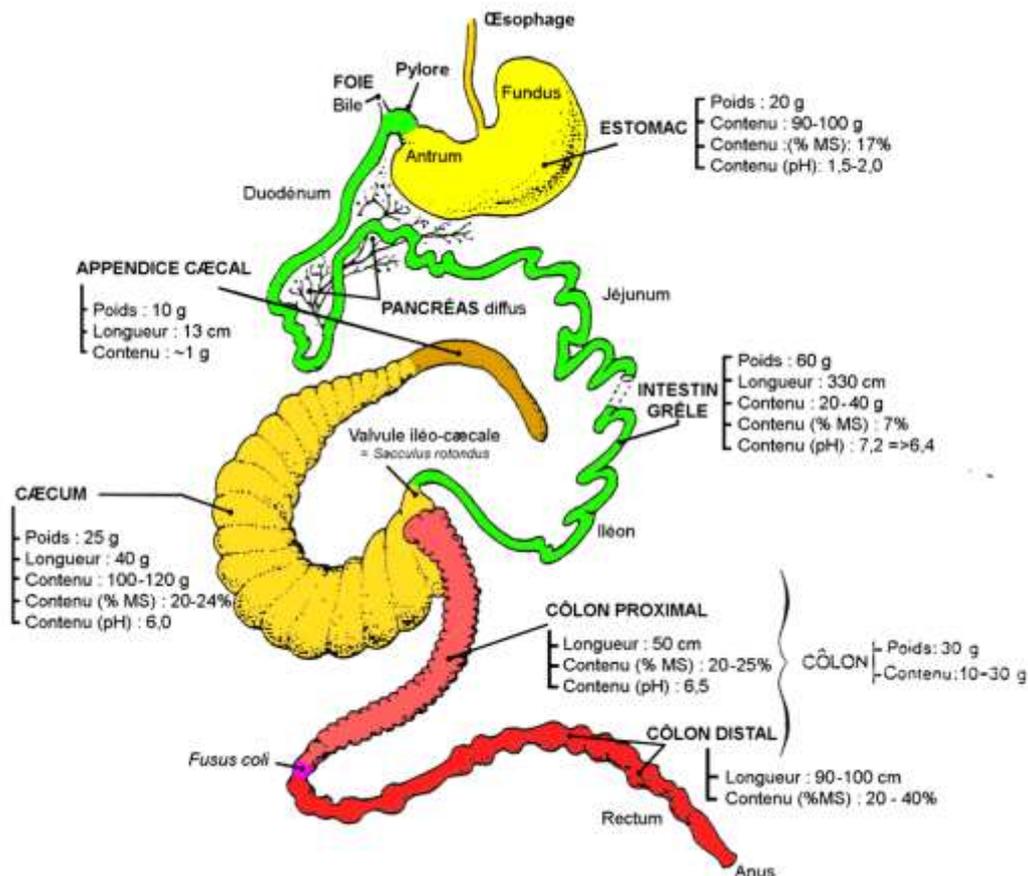


Figure 4 - Morphologie générale du tube digestif du lapin à 12 semaines d'âge, d'après LEBAS *et al.* (1996)

On distingue deux types de digestion chez le lapin, la première est une digestion enzymatique endogène et concerne la partie haute du système digestif (de la bouche à l'intestin grêle), alors que la seconde est une digestion microbienne et concerne la partie basse du système digestif (caecum et côlon) (voir Figure 5). Une autre particularité du lapin est la caecotrophie qui correspond à l'ingestion d'une partie des fèces : les caecotrophes ou « crottes molles » directement à l'anus sans être mastiquées ; et qui permet aux lapins de tirer profit de la digestion microbienne (ingestion de protéines et vitamines notamment). Ces adaptations conduisent à un temps de rétention des aliments court chez le lapin comparativement aux autres herbivores : 17h à 20h en moyenne (WARNER 1981; LEBAS 2002; SPONHEIMER *et al.* 2003) ; et l'élimination rapide des fibres non digestibles.

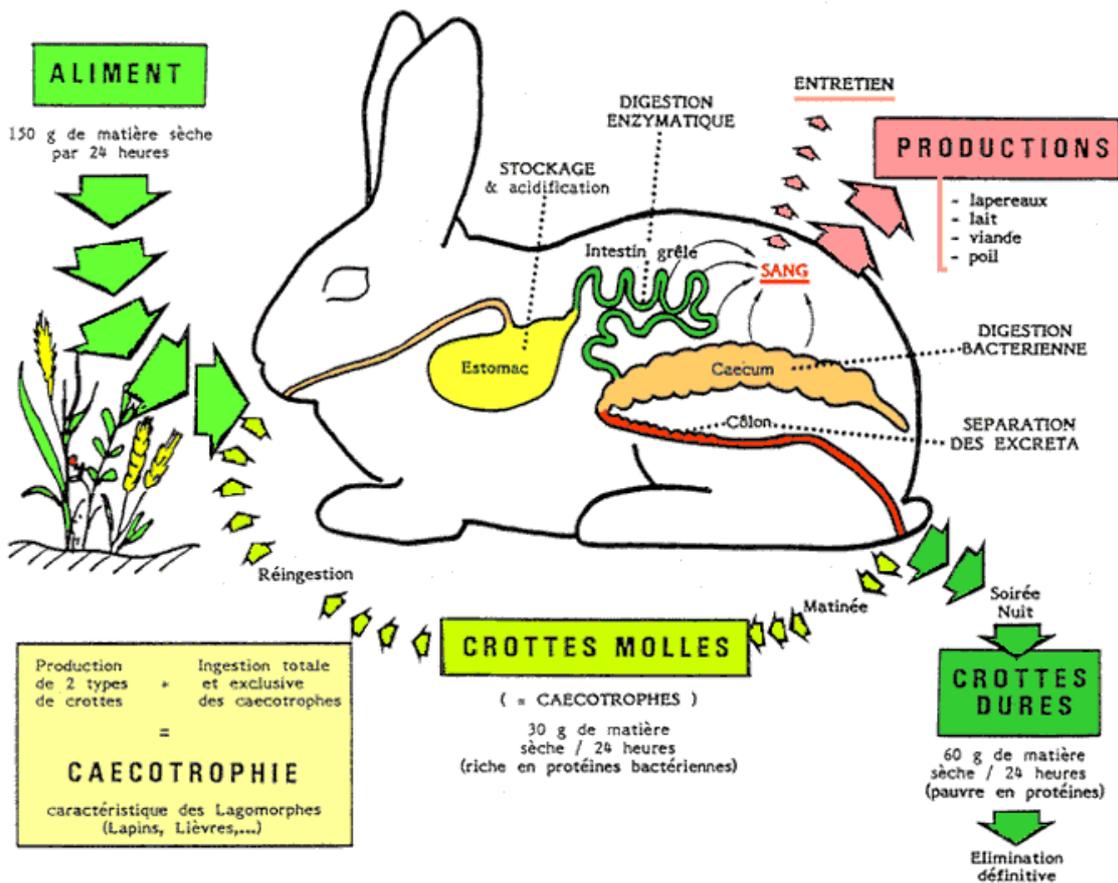


Figure 5 - Schéma général de fonctionnement de la digestion chez le lapin, d'après LEBAS (2002)

1.1.1. De la bouche à l'estomac et à l'intestin grêle

Les lapins ont un angle mort de vision en face de leur bouche, de fait ils ne visualisent pas leur alimentation au moment de la consommer mais possèdent des vibrisses au niveau des lèvres qui leur permettent de la localiser (DAVIES et DAVIES 2003). Les lèvres très mobiles servent aussi à la préhension et les incisives du lapin lui permettent de couper les aliments, alors que les molaires déchiquettent grossièrement. Les mouvements de mastication latéraux permettent de réduire la taille des particules alimentaires (SCHWARTZ *et al.* 1989) ; ils sont faibles lorsque le lapin reçoit des aliments sous forme de granulés, mais plus élevés avec des fourrages (GIDENNE et LEBAS 2005). Quelques secondes suffisent entre la prise alimentaire et la déglutition.

Les aliments séjournent brièvement (< 3h, voir Figure 6) dans l'estomac au pH très acide (1,5-2 en moyenne, 3,5 en présence de caecotrophes). Le bol alimentaire gagne ensuite l'intestin grêle où a lieu la majeure partie de la digestion enzymatique endogène en milieu presque neutre (pH entre 6,5 et 7,5). C'est à ce niveau que la lyse des protéines, lipides et glucides non fibreux a lieu (DAVIES et DAVIES 2003). L'intestin grêle, présente une grande surface d'échange liée aux villosités (invaginations de la muqueuse) et microvillosités (replis de la surface apicale des entérocytes). Il constitue le principal site d'absorption des nutriments, avec une absorption maximale au niveau du jéjunum.

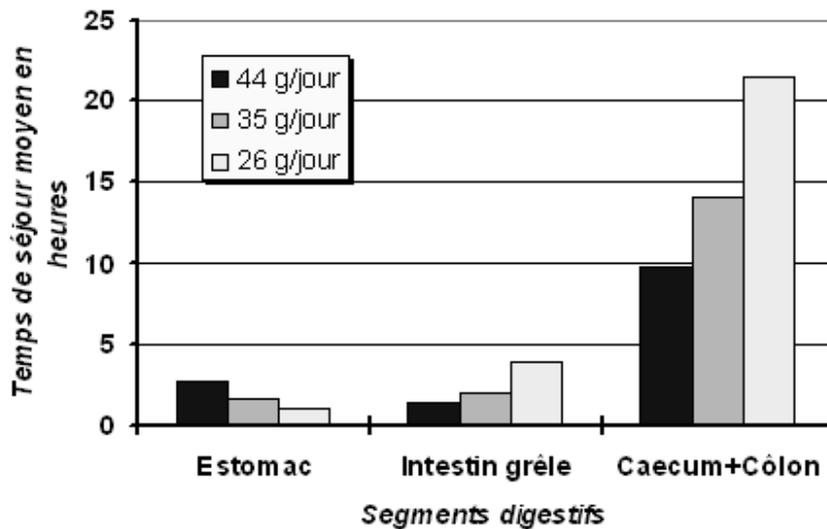


Figure 6 - Temps de séjour dans les différents segments digestifs après ingestion de quantités contrôlées de fibres (NDF), d'après GIDENNE (1994)

1.1.2. Du caecum au rectum

Les temps de séjour dans le caecum et dans le côlon sont plus conséquents. Le caecum est un passage obligé pour le contenu venant de l'intestin grêle malgré son aspect en cul-de-sac : « le contenu circule de la base vers la pointe en passant au centre du caecum, puis revient vers la base, le long de la paroi » (LEBAS 2002). GIDENNE (1997) précise néanmoins que l'étude de la mobilité caecale ne doit pas être considérée seule mais dans un ensemble faisant intervenir la région iléo-caecale, le caecum et le côlon proximal, du fait de l'arrangement anatomique de ses structures (voir Figure 7).

La digestion microbienne a lieu principalement dans le caecum et le côlon proximal. Cette digestion permet de dégrader les fibres, mais aussi les protéines et l'amidon non digérés dans l'intestin grêle, conduisant notamment à la production d'acides gras volatiles (AGVs) qui seront absorbés au niveau du caecum ou du côlon proximal (GIDENNE 1997). Le contenu caecal (résidus alimentaires, nutriments, corps bactérien et restes de sécrétions du tube digestif) se déverse ensuite dans le côlon proximal. Selon la période du jour, ce contenu est traité différemment (BJORNHAG 1972) (voir Figure 7) dans le côlon proximal :

- en période de caecotrophie, soit en fin de nuit/début de matinée, le contenu progresse par péristaltisme vers le rectum en subissant peu de modifications mécaniques et biochimiques, et est enrobé d'une couche de mucus pour former les caecotrophes ; qui seront consommés en totalité par le lapin.
- le reste du temps le contenu progresse sous l'action d'un va-et-vient vers le côlon distal ; il est aussi "pressé" par les contractions de la paroi du côlon proximal. La combinaison de ces

deux phénomènes conduit à la séparation du contenu en liquides, petites particules et éléments solubles qui sont redirigés vers le caecum (mouvement antipéristaltiques), et en particules plus grosses (>0,3 mm) maintenues au centre de la lumière intestinale et évacuée (mouvements péristaltiques) qui forment les crottes dures. Ces dernières étant émises principalement la nuit.

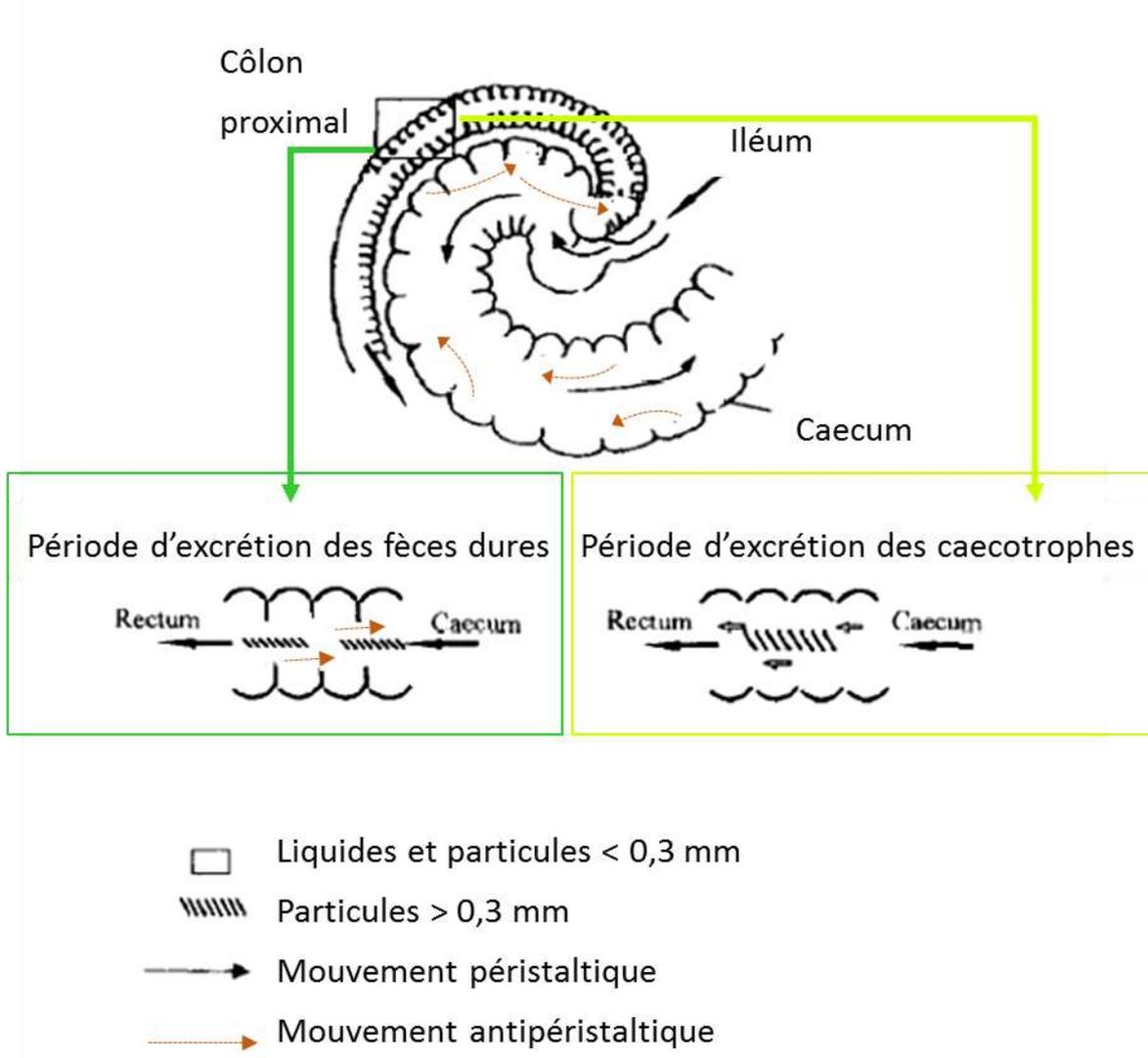


Figure 7 - Mouvements du contenu digestif au niveau du caecum et du côlon, adapté d'après GIDENNE (1997)

1.1.3. Transition de l'alimentation lactée à l'alimentation solide

Que ce soit dans leur milieu naturel (LOCKLEY 1961) ou en élevage conventionnel, les lapines allaitent majoritairement une seule fois par jour leur portée, pendant quelques minutes. A partir de 17-19 jours, les lapereaux commencent à se déplacer et accèdent à la pipette d'eau et à la mangeoire de leur mère ; l'ingestion solide augmente alors considérablement entre 20 et 35 jours d'âge (GIDENNE et FORTUN-LAMOTHE 2002; GIDENNE et LEBAS 2005). Les lapereaux sauvages pâturent quelque peu dès les premiers jours de leur sortie du terrier à 18-20 jours d'âge et sont sevrés entre 28 et 35 jours d'âge (LOCKLEY 1961). Les lapereaux ayant reçu des quantités plus faibles de lait ont une consommation d'aliment solide plus précoce (FORTUN-LAMOTHE et GIDENNE 2000). Les lapereaux pourraient commencer à ingérer de l'eau et de

l'aliment solide par imitation du comportement de leur mère (MAERTENS et GROOTE 1990; FORTUN-LAMOTHE et GIDENNE 2003).

Les dents de lait des lapereaux sont présentes de la naissance à 18 jours d'âge, elles sont très rapidement remplacées par les dents définitives qui continueront de croître tout au long de la vie des lapins (LEBAS 2002). A partir du début de l'alimentation solide et donc l'ingestion de fibres, l'activité fibrolytique caecale se met en place (GIDENNE et FORTUN-LAMOTHE 2002). Entre 21 et 35 jours d'âge, le poids relatif de l'intestin grêle décroît alors que celui du caecum augmente et les villosités intestinales se développent (GIDENNE et FORTUN-LAMOTHE 2002) ; le tube digestif est pratiquement développé à 12-14 semaines d'âge. En parallèle, le comportement de caecotrophie débute durant la quatrième semaine de vie, suite au développement du contenu caeco-colique et de l'activité microbienne caecale qui s'est mis en place après l'ingestion d'aliment solide (ORENGO et GIDENNE 2007). L'installation du microbiote caecal va également promouvoir le développement du GALT (RHEE *et al.* 2004). Tant que l'alimentation est principalement lactée, le pH stomacal est moins acide qu'avec une alimentation solide : 5-6,5 ; et le microbiote se développe peu. De plus, les acides gras à chaîne moyenne (C10-C12) présents en forte proportion dans le lait des lapines assurent un rôle bactériostatique (CANAS-RODRIGUEZ et SMITH 1966; GIDENNE et FORTUN-LAMOTHE 2002; DAVIES et DAVIES 2003).

1.2. Comportement et préférences alimentaires

L'ingestion d'aliment solide a lieu majoritairement en période d'obscurité tant en conditions d'élevage (60%) que pour les lapins sauvages (GIDENNE et LEBAS 2005). Le lapin domestique répartit son ingestion dans plus d'une vingtaine de repas par jour.

1.2.1. En captivité

MYERS et BULTS (1977), en comparant la teneur en protéines brutes des aliments distribués au contenu stomacal, ont noté une légère baisse de la teneur en protéines dans l'estomac sauf pour la menue paille (débris de pailles, enveloppes de grains et grains de céréales ou d'adventices) d'avoine pour lesquels les lapins ont pu trier. Le taux d'humidité des aliments peut-être également un des critères de sélection par les lapins domestiques (LEBAS 2002). Néanmoins, la majorité des études sont réalisées sur des mélanges céréaliers et fourrages (luzerne principalement) sous forme d'aliment complet déshydraté qui limitent les potentialités de tri comme on pourrait l'observer au pâturage, même si plusieurs aliments peuvent être évalués en même temps afin de déterminer des préférences.

Le lapin est sensible aux arômes, et sait distinguer les saveurs fondamentales salé, sucré, amer et acide, et peut refuser un aliment contenant certaines toxines (GIDENNE 2015b). Lorsqu'un aliment contient du sucre ou de la mélasse, il est plus choisi que celui n'en contenant pas (CHEEKE 1974). Les lapins semblent préférer un léger degré d'amertume dans leur alimentation, mais jusqu'à un certain niveau (0,3 % de saponine), au-delà duquel leur consommation baisse (CHEEKE *et al.* 1977; AUXILIA *et al.* 1983).

1.2.2. A l'état sauvage

Les lapines dans les populations sauvages ne sont pas présentes constamment aux côtés de leur progéniture, et les délaissent après le sevrage (LOCKLEY 1961). Jusqu'à deux mois d'âge, des comportements bienveillants ont lieu entre lapereaux et lapins adultes avant que des relations hiérarchiques se mettent en place (LOCKLEY 1961). Les lapins adultes quittent plusieurs fois leur terrier et pâturent dans l'après-midi, ils pâturent principalement autour de leur terrier et progressent en balayant des demi-cercles (LOCKLEY 1961). Les lapins mâles

adultes dominants occupent un territoire plus grand, pâturent de façon plus discontinu et probablement occupent les meilleures zones de pâturage (LOCKLEY 1961).

Le lapin est un herbivore décrit comme opportuniste et sélectif. Dans la littérature, il est souvent reporté que les lapins préféreraient les graminées (DIAZ 2000; GIDENNE 2015b) aux autres plantes herbacées. Mais MARTIN *et al.* (2007) a par exemple remarqué une consommation importante (20 à 65% de l'alimentation) de *Romula rosea* une monocotylédone n'appartenant pas aux graminées lorsque cette espèce est présente, et ROGERS *et al.* (1994) rapportent plusieurs cas où les lapins ont préféré des dicotylédones aux graminées. De plus, KUIJPER *et al.* (2004) ont également constaté une prépondérance de dicotylédones dans l'alimentation de lapins sauvages, alors que des lièvres dans le même environnement ont ingéré majoritairement des graminées. Les préférences sont établies à partir des relevés du nombre de plantes « grignotées » par des lapins sauvages, ou bien par identification des fragments de plantes dans l'appareil digestif ou les fèces, et combinés à des relevés de présence de ces plantes dans les prairies environnantes. Dans les habitats étudiés, les graminées sont souvent les plantes les plus abondantes.

Selon MARTIN *et al.* (2007), les lapins sauvages observés sur trois habitats méditerranéens d'Australie consomment plus de 65 plantes différentes au cours d'une année, et KONTSIOTIS *et al.* (2015) ont identifié 112 espèces consommées au sein d'une île de la mer Méditerranée. Cette gamme étant rendue possible par une offre variée au sein de ces habitats, mais aussi des conditions limitant la disponibilité des plantes préférées à certaines périodes de l'année.

En ce qui concerne les légumineuses, la liste étudiée est souvent réduite aux trèfles : blanc (*Trifolium repens*), rouge (*T. rubens*) et sous-terrain (*T. subterraneum*). Il est donc difficile d'estimer dans ces conditions la préférence des lapins pour les graminées ou les légumineuses. Il semblerait néanmoins que les lapins préfèrent le ray-grass (anglais et italien, *Lolium perenne* and *L. multiflorum* respectivement) aux trèfles blanc et rouge (PHILLIPS 1953; DIAZ 2000). En revanche, entre du trèfle blanc et une digitale (*Digitaria* sp.) le CTGREF (1976) n'a pas relevé de niveau de consommation différent parmi les 11 espèces consommés de l'habitat. De même, le lotier corniculé (*Lotus corniculatus*) et une autre légumineuse ont été aussi bien retrouvés dans le contenu stomacal en présence de fétuque (*Festuca* sp.) et de brachypode penné (*Brachypodium pinnatum*), même si cette dernière graminée a été abondamment retrouvée. De plus, le trèfle rouge est ingéré deux fois plus (en MS) qu'un mélange issu d'une prairie naturelle (SCHLOLAUT *et al.* 2013).

Les lapins montrent des préférences également entre graminées. MYERS et POOLE (1963) ont observé que des lapins consommaient d'abord les épis d'ivraie raide (*Lolium rigidum*) au sein d'un couvert de graminées (principalement *Lolium* spp. et *Bromus* spp.) au stade épiaison. Alors que les bromes (*Bromus* spp.) sont consommés majoritairement dans d'autres types de couverts (ROGERS *et al.* 1994). WILLIAMS *et al.* (1974) ont noté que les lapins ingéraient majoritairement de la fétuque rouge (*Festuca rubra*) plutôt que de la houlque laineuse (*Holcus lanatus*). La fétuque rouge était aussi l'espèce la plus sélectionnée par les lapins suivis par (BHADRESA 1977). Pour DIAZ (2000) les lapins ont également plutôt délaissé la houlque laineuse au profit du chiendent (*Elymus repens*), du fromental (*Arrhenatherum elatius*), du dactyle aggloméré (*Dactylis glomerata*) et du pâturin commun (*Poa trivialis*). Alors que le pâturin des prés (*Poa pratensis*) est peu consommé (BHADRESA 1977).

Les lapins sont particulièrement capables de sélectionner une alimentation de meilleure qualité que la flore globale d'une prairie par rapport à d'autres herbivores de plus grands gabarits (ovins, bovins) (MYERS et POOLE 1963; WILLIAMS *et al.* 1974; DIAZ 2000; MARTINS *et al.* 2002).

Ils sélectionnent les plantes présentant la teneur en eau la plus conséquente, en effet sauf lorsque la teneur en matière sèche de la végétation est supérieure à 20-25 %, les lapins sauvages ne boiront pas (MYERS et POOLE 1963; COOKE 2014). Ceci les conduit à privilégier les matériaux verts et tendre (MYERS et POOLE 1963; WILLIAMS *et al.* 1974; MARTIN *et al.* 2007). Ils peuvent ainsi se tourner à certaines périodes sèches vers les feuilles et les inflorescences de certaines dicotylédones restées vertes (WILLIAMS *et al.* 1974; BHADRESA 1977) : comme des pissenlits (*Taraxacum officinale*) et des oseilles (*Rumex* spp.); consommer des arbustes (ROGERS *et al.* 1994) ou bien chercher des racines en été et en hiver, et des graines germées (MYERS et POOLE 1963; ROWLEY 1963; RÖDEL 2005), des glands de chênes (MARTINS *et al.* 2002), des bulbes ou des graines (CROFT *et al.* 2002; MARTIN *et al.* 2007) (voir Figure 8). Les lapins consomment également parfois des mousses au printemps et en été (BHADRESA 1977).

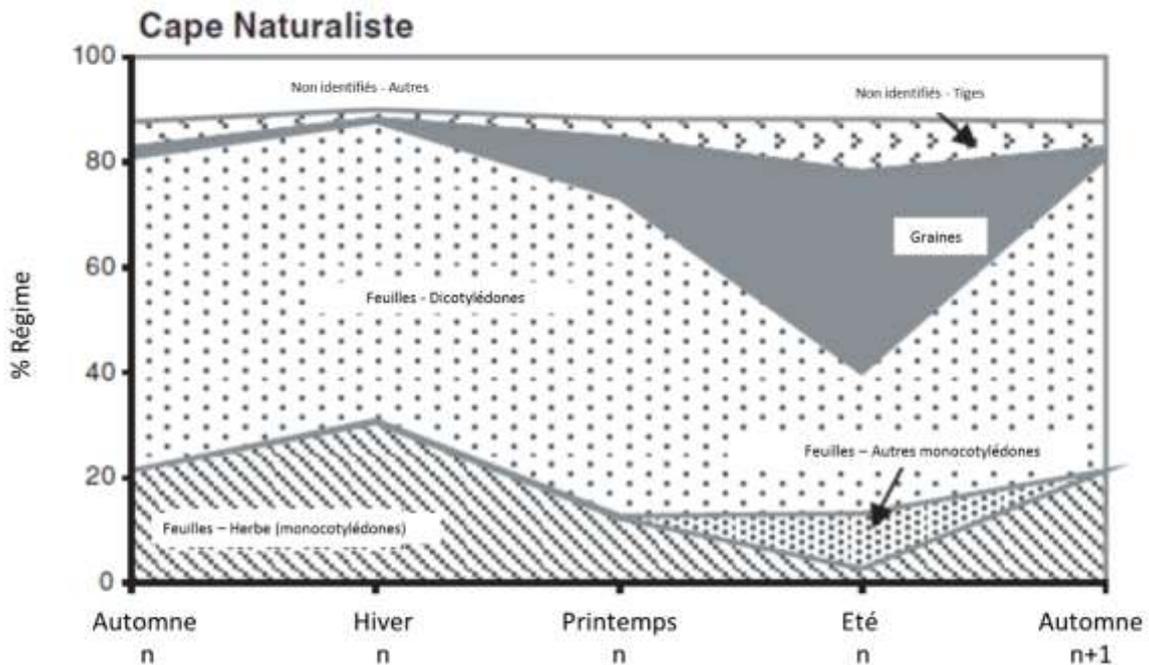


Figure 8 - Occurrence (%) de végétaux par catégorie dans le régime de lapins sauvages au sein d'un habitat de type méditerranéen (Cape Naturaliste, Australie), d'après MARTIN *et al.* (2007)

Par le relevé des dommages aux cultures, on sait également que les lapins consomment des plantes potagères (blettes, betteraves, choux), de la luzerne et dans une plus large importance des céréales cultivées (THOMPSON 1953; DELIBES-MATEOS *et al.* 2017). Le sainfoin est également une culture fréquentée abondamment et consommée par les lapins (GNIS 2013). Ils peuvent aussi « attaquer » des plantes arbustives par annélation (écorçage en anneau), consommation des feuilles ou des rejets : vigne, oliviers, arbres fruitiers, chênes (THOMPSON 1953; MARTINS *et al.* 2002; BARRIO *et al.* 2012; DELIBES-MATEOS *et al.* 2017; JEAN-PIERRE GOBY communication personnelle).

Ces choix pour une alimentation à fort taux d'humidité conduisent à l'ingestion de végétaux avec une teneur élevée en protéines d'après MYERS et POOLE (1963). Au contraire pour RÖDEL (2005) et ROGERS *et al.* (1994), la sélection de plantes se ferait principalement selon la qualité nutritive. Les lapins cherchant les organes végétaux présentant une teneur plus élevée en protéines et faibles en fibres indigestibles se tourneraient donc vers les feuilles plutôt que les tiges (SCHLOLAUT *et al.* 2013), et vers les organes de réserves lorsque la teneur des tiges et

des feuilles diminue trop fortement (RÖDEL 2005). D'après COOKE (2014) et ROGERS *et al.* (1994) les aliments sélectionnés par les lapins contiennent au moins 12,5% (19-20% au printemps) de protéines brutes et moins de 42% de fibres, et sont de meilleure qualité que la végétation environnante. ROGERS *et al.* (1994) indiquent également que les lapins peuvent sélectionner des aliments présentant un rapport protéines/fibres trois fois plus élevé que la végétation totale.

Une partie des plantes herbacées est toxique, et certaines plantes peuvent entraîner des douleurs lors de la mastication : cirses (*Cirsium* spp.) et stades avancés des vipérines (*Echium* spp.) ; ou de l'inconfort : graines germées de vulpie (*Vulpia* spp.), graines germées et épi de bromes (*Bromus* spp.) (THOMPSON 1953). On constate aussi que même si le lapin est capable de mettre en place des stratégies, par exemple en grignotant la base de la tige afin de tomber l'épi au sol (MYERS et POOLE 1963; ROGERS *et al.* 1994), les plantes trop hautes ne sont pas consommées, ni associées à la présence de lapins (WILLIAMS *et al.* 1974; DIAZ 2000). IASON *et al.* (2002) suggèrent qu'au-delà de la difficulté de préhension et de l'augmentation du temps de mastication par les lapins des herbes hautes, cet évitement serait lié à la difficulté pour les lapins de veiller à l'absence de prédateurs dans ces types de couvert. BELL et WATSON (1993) ont également constaté que les lapins préféreraient parmi 5 variétés d'orge printanière la variété la plus courte, variété qui correspondait également à celle présentant le taux de glucose le plus élevé. Pour SOMERS *et al.* (2008,2012) néanmoins le choix vers des plantes moins hautes ne peut pas être dissocié de la qualité plus élevée de ces plantes, de la difficulté de préhension des plantes hautes ou de la stratégie anti-prédateurs.

1.3. Définition de la capacité d'ingestion du lapin

1.3.1. Régulation par l'énergie

A l'instar de nombreux mammifères, le lapin régule son ingestion selon ses besoins énergétiques, contrôlés par des mécanismes chémostatiques via le système nerveux et les métabolites sanguins liés au métabolisme énergétique : principalement le glucose, mais aussi dans une moindre mesure les AGVs (GIDENNE et LEBAS 2005; XICCATO et TROCINO 2010). Cette régulation interviendrait lorsque la concentration en énergie digestible (ED) de l'alimentation dépasse 9 à 9,5 MJ/kg (PARTRIDGE *et al.* 1989; XICCATO et TROCINO 2010). En deçà, la régulation serait d'ordre physique liée à encombrement du tube digestif, et plus particulièrement de l'estomac (GIDENNE 2015b).

L'ingestion volontaire, c'est-à-dire l'ingestion maximale d'un aliment présentant un niveau d'ED supérieur à 9,5 MJ/kg, serait de 900-1000 kJ ED/j/kg poids vif métabolique (PM) chez le lapin en croissance (LEBAS 1988). Les besoins du lapin sont fonction de la taille, des besoins d'entretien

et de production de chaque catégorie (croissance, lactation, gestation), et des conditions environnementales (température, humidité, courants d'air) (DE BLAS et WISEMAN 2010). Les dépenses énergétiques étant liées en partie à la température ambiante, l'ingestion d'aliment peut également être conditionnée par celle-ci, et augmente lors que la température baisse (STEPHAN 1980).

Les besoins de maintenance pour le maintien de l'équilibre énergétique sont estimés à 430 kJ/ kg PM pour des lapins en croissance de race New Zealand White (race de référence sélectionnée en élevage conventionnel) (LEBAS 1988; DE BLAS et WISEMAN 2010). En élevage hors-sol conventionnel, il est recommandé d'apporter 150 à 160 g de protéines brutes /kg ou 105 à 110 g de protéines digestibles dans l'aliment des lapins en croissance afin d'optimiser

la croissance, et l'excrétion de rejets azotés (XICCATO et TROCINO 2010). Et puisqu'il y a régulation de l'ingestion par le niveau d'énergie dans l'aliment, le ratio protéines digestibles/énergie digestible a été introduit lors de la formulation d'un aliment ; les recommandations pour le lapin en croissance étant de 10.5 à 11 g de protéines digestibles par MJ d'ED (XICCATO et TROCINO 2010). D'après MONK (1989), les recommandations pour les lapins domestiques seraient aussi applicables aux lapins sauvages, qui montre la même capacité à la digestion des protéines et des fibres.

1.3.2. Rôle des fibres

Les fibres correspondent aux constituants des parois végétales, et sont classés en lignines, cellulose, hémicelluloses, pectines, et polysaccharides solubles. Le dosage séquencé d'après VAN SOEST *et al.* (1991) permet de définir la proportion de lignines ou ADL (Acid Detergent Lignin), parmi la fraction lignocellulosique ou ADF (Acid Detergent Fibre) correspondant aux fibres qui sont le moins digestibles (GIDENNE 2003). La proportion de cellulose quant à elle correspond à la différence entre ADF et ADL. De même, la proportion d'hémicelluloses correspond à la différence entre NDF (Neutral Detergent Fibre) et l'ADF. On considère dans l'ensemble que les lapins en croissance digèrent bien les protéines (65-85%) et les carbohydrates (70-100%), alors que la digestion des fibres est finalement faible (15-28 % pour la cellulose, 25-46% pour les hémicelluloses, et 40-76% pour les pectines) (Gidenne, 2015). Pour des aliments riches en fibres (fourrages), la digestibilité globale par les lapins est plus faible comparée à d'autres herbivores (SPONHEIMER *et al.* 2003) mais résulte d'une stratégie d'alimentation différente.

Les fibres, malgré leur digestibilité faible jouent pourtant un rôle essentiel pendant la digestion du lapin : celui de lest ou de contrôle de la vitesse de transit ; et permettent de prévenir l'apparition de troubles digestifs, tout en maintenant un microbiote caecal diversifié (GIDENNE 2003). En effet, le temps de séjour du contenu digestif dans les différents compartiments fluctue selon la quantité de fibres ingérées (voir Figure 6), influant donc sur la vitesse du transit globale (GIDENNE 2003). Avec une faible ingestion de fibres, et en particulier de lignines, la redirection des petites particules et d'éléments solubles du côlon au caecum est favorisée. Ceci aurait pour conséquence de défavoriser les bactéries à activité fibrolytique, et de favoriser l'installation de bactérie pathogène (GIDENNE 2003).

Un apport plus conséquent en fibres permet donc d'augmenter la vitesse de transit favorisant l'ingestion (GIDENNE et LEBAS 2006), jusqu'à une teneur en ADF de 25% dans l'aliment pour les lapins domestiques au-delà de laquelle l'ingestion serait limitée par la capacité d'ingestion (GIDENNE 2003). L'ingestion de fourrages à concentration élevée en ADF serait plus forte pour des lapins sauvages (KUIJPER *et al.* 2004).

- 📌 Deux digestions sont observées chez le lapin : une digestion endogène enzymatique dans l'estomac et l'intestin grêle, et une digestion bactérienne dans le caecum qui est particulièrement développé.
- 📌 La régulation chémostatique de l'ingestion interviendrait lorsque la concentration en énergie digestible (ED) de l'alimentation dépasse 9 à 9,5 MJ/kg. En deçà, la régulation serait d'ordre physique liée à encombrement du tube digestif, et plus particulièrement de l'estomac.
- 📌 Les fibres jouent un rôle essentiel dans la vitesse de transit, et l'ingestion d'aliment, et ont un rôle sur la prévention des troubles digestifs du lapin en croissance.

2. Les parasites gastro-intestinaux du lapin

Les principaux parasites gastro-intestinaux monoxènes (un seul hôte) du lapin seront présentés, en distinguant d'une part le groupe des Nématodes (« vers ronds », groupe des Helminthes encore désigné communément sous le terme de « strongles digestifs ») et le groupe des Coccidies (Protozoaires, phylum des Apicomplexa) d'autre part.

On notera tout de même que le lapin peut être également l'hôte final de vers à cycles hétéroxènes (impliquant des hôtes intermédiaires) de la classe des Nématodes : les protostrongles (famille des Protostrongylidae). Mais si les protostrongles pénètrent via le tube digestif, ils se reproduisent au niveau des poumons. Le lapin peut être également l'hôte de vers à cycles hétéroxènes, de la classe des Cestodes (vers plats à nombreux segments = ténia) et des Trématodes (vers plats à segment unique = douves). Parmi la classe des Cestodes, *Cittotaenia denticulata* et *Mosgovoyia pectinata* sont les principales espèces rencontrées en Europe pour lesquelles le lapin est l'hôte définitif. Les lapins se contamineraient par l'ingestion d'acariens dans lesquelles des cysticerques (larves infestantes de ces parasites) se sont développés (SCHOEB *et al.* 2007). Les vers adultes sont présents au niveau de l'intestin grêle. Ces infestations sont le plus souvent sub-cliniques, même si des obstructions intestinales, allant jusqu'à la perforation, peuvent être observées en cas d'infestations massives (SCHOEB *et al.* 2007). Le lapin peut également être un hôte intermédiaire de plusieurs Cestodes dont l'hôte définitif est un canidé (chien, loup, renard) : *Cyrtocercus pisiformis*, *Echinococcus spp.* De plus, il peut-être l'hôte définitif de plusieurs Trématodes, dont *Fasciola hepatica* (« grande douve du foie ») et *Dicrocoelium lanceolatum* (« petite douve »).

2.1. Nématodes

Les différentes espèces de Nématodes localisées au stade adulte au niveau du tube digestif pouvant infester le lapin appartiennent à 3 super familles différentes : les Trichostrongyloidea, les Trichuroidea et les Oxyuroidea.

Le cycle biologique des nématodes digestifs du lapin est monoxène (un seul hôte) et constitué de deux phases : la phase libre dans le milieu extérieur et la phase parasitaire chez l'hôte. La phase libre commence dès l'émission des œufs du parasite dans le milieu extérieur. Si les conditions environnementales (hygrométrie, température) sont favorables, les œufs s'embryonnent et éclosent. Des larves de stade 1 (L1s) sont alors libérées. Deux mues sont nécessaires avant que ces larves parviennent au stade 3 (L3s), qui correspond au stade infestant. Jusqu'à ce stade les larves restaient dans les fèces, et se nourrissaient de micro-organismes. Alors que les L3s sont mobiles, se dispersent et peuvent atteindre les brins d'herbe. Les œufs et les L3s de nématodes sont très résistants dans le milieu extérieur, les L3s pouvant survivre plusieurs mois en zones tempérées grâce à leurs réserves lipidiques.

Pour la plupart des espèces (les Trichostrongyloidea et les Trichuroidea), les animaux s'infestent au pâturage en ingérant les L3s avec l'herbe (voir Figure 9). C'est le début de la phase parasitaire. Les L3s qui ont été ingérées sont engainées. Le dégainement a lieu avant que les larves ne pénètrent dans la muqueuse digestive. S'en suivra deux mues successives (3 et 4) pour donner des vers adultes immatures. Une fois parvenu à maturité sexuelle, les adultes peuvent se reproduire, et les femelles fécondées pondent des œufs qui seront excrétés avec les fèces de l'hôte. La période prépatente correspond à la période entre l'ingestion des L3s et la première ponte d'œufs. La période patente correspond à la période pendant laquelle, il y a excrétion d'œufs.

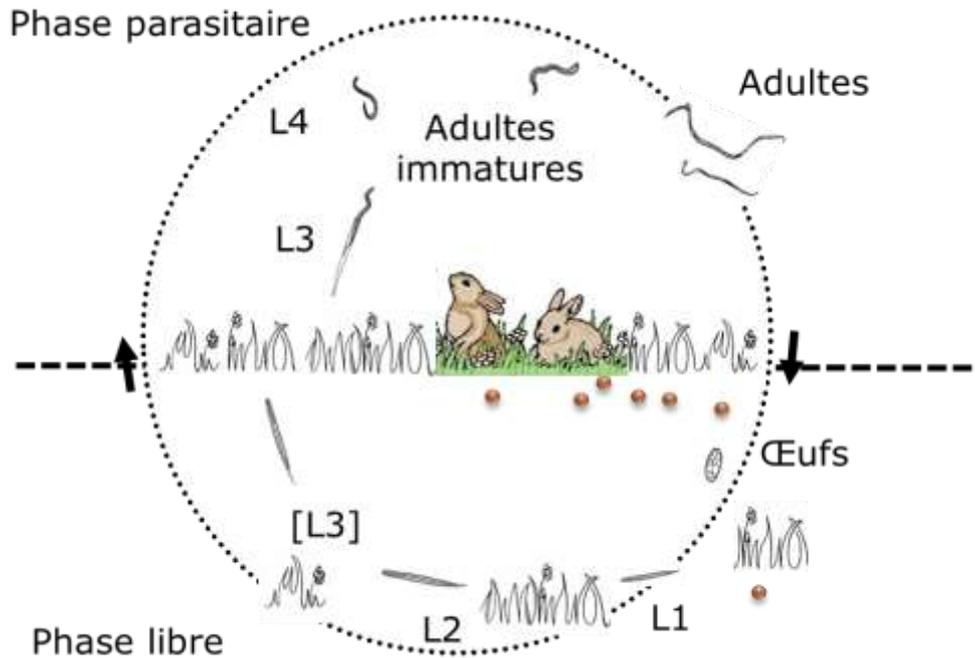


Figure 9 - Cycle biologique des Trichostrongyloidea (L : larves, [L] larve engainée)

La durée du cycle et de ses différentes phases, tout comme celle des périodes prépatentes et patentes, sont fonction du genre et de l'espèce parasitaire, mais également de conditions environnementales (températures, photopériodicité), de l'importance de l'infestation et de l'hôte (âge, statut immunitaire). Des différences dans la durée de la période prépatente sont aussi à relier à des différences d'âges des larves infestantes, mais aussi de la durée et de la température de conservation en inoculation expérimentale. De plus, les larves du stade 4 peuvent entrer en hypobiose, c'est-à-dire que leur développement est bloqué par un ralentissement du métabolisme, puis reprendre leur évolution plusieurs mois plus tard. Ce phénomène contribue à la reprise du cycle parasitaire lorsque les conditions sont plus favorables, au printemps par exemple.

Les nématodes les plus importants en termes de prévalence (fréquence d'infestation dans une population) et d'importances zootechniques chez le lapin seront présentés : *Graphidium strigosum*, *Trichostrongylus retortaeformis*, *Passalurus ambiguus*. En raison de l'émergence récente de certains parasites non endémiques à l'Europe occidentale, *Obeliscoides cuniculi* et *Trichuris* spp. seront présentés très succinctement (voir 2.3. Prévalence des parasites gastro-intestinaux chez le lapin).

2.1.1. *Graphidium strigosum* (Dujardin 1845 ; super-famille des Trichostrongyloidea)

Les animaux se contaminent par ingestion des larves infestantes qui se développent dans l'estomac, principalement dans le cardia (MASSONI *et al.* 2011). Dès le 1^{er} jour d'infestation, des L3 dégainées sont présentes dans l'estomac, et ce jusqu'à 19 jours après l'infestation (MASSONI *et al.* 2011). La troisième mue a lieu à partir de 9 jours. La quatrième mue a lieu 24 jours après l'infestation. MASSONI *et al.* (2011) ont relevé que les durées entre les mues successives pouvaient varier selon la dose initiale inoculée de L3 (voir Figure 10). Les premiers adultes matures sont présents 32 et 36 jours après l'infestation, la période prépatente est de 42 à 44 jours pour (MASSONI *et al.* 2011) et de 30 à 38 jours pour (CUQUERELLA et ALUNDA 2009). Les vers adultes vivent 6 mois environ (SCHOEB *et al.* 2007), mais la période

patente seraient de 13 mois (MASSONI *et al.* 2011). Les œufs sont excrétés dans les fèces, et ne seront embryonnés qu'après 24 à 36 heures après leur ponte (BOUCHER et NOUAILLE 2002). Dans le milieu extérieur, les œufs éclosent. Pour qu'une larve devienne infestante, elle subira deux mues en 4 à 6 jours (BOUCHER et NOUAILLE 2002; SCHOEB *et al.* 2007; MASSONI *et al.* 2011).

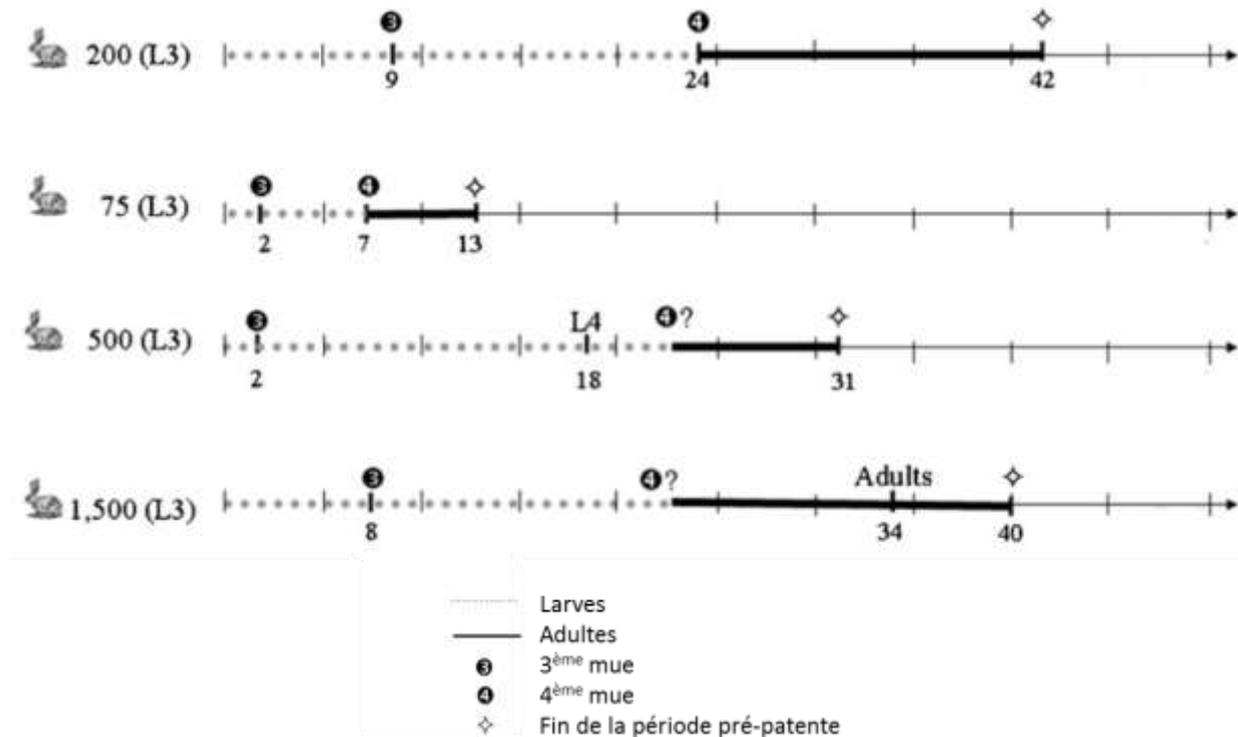


Figure 10 – Chronologie des cycles biologiques de *Graphidium strigosum* chez le lapin selon la dose de larves infestantes (L3) inoculée, d'après MASSONI *et al.* (2011)

Le pic d'infestation est observé chez les lapins de plus de 6 mois d'âge (RÖDEL et STARKLOFF 2014) ; ce sont également les adultes qui sont les principaux excréteurs (CATTADORI *et al.* 2014). La charge parasitaire est donc logiquement plus élevée chez des animaux plus lourds, et la prévalence plus importante lorsqu'il n'y pas de lapereaux au nid (BOAG 1985). Pour EVANS (1939), la charge parasitaire augmentait avec le poids de l'hôte, jusqu'à ce que celui-ci atteigne 1,4 kg (3,5 livres) et se stabilisait.

Lors de fortes infestations, une anémie peut-être constatée (BOUCHER et NOUAILLE 2002) ainsi que des diarrhées, des gastrites hémorragiques ou catarrhales (SCHOEB *et al.* 2007) et des pertes de poids. Une altération des paramètres sanguins ne serait visible que lors de fortes infestations (CUQUERELLA et ALUNDA 2009). Dans certains cas, la mort de l'animal peut survenir.

2.1.2. *Obeliscooides cuniculi* (Graybill 1924, super-famille des *Trichostrongyloidea*)

Les animaux se contaminent par ingestion des larves infestantes qui se développent dans l'estomac, et atteignent la muqueuse en moins de 24 heures (SCHOEB *et al.* 2007). La dernière mue a lieu lorsque les larves ressortent de la muqueuse. Certaines larves peuvent néanmoins rester en hypobiose au sein de la muqueuse (SCHOEB *et al.* 2007). Les premiers adultes sont présents 10 jours après l'infestation (SCHOEB *et al.* 2007). La période prépatente dure 16 à 20 jours (SCHOEB *et al.* 2007). Une semaine après l'excrétion des œufs par l'hôte, apparaît le

stade L3 infestant (SCHOEB *et al.* 2007). Grâce aux capacités d'hypobiose, des L4 peuvent rester à l'abri de l'hôte pendant la période hivernale, et permettent une présence maximale d'adultes matures au printemps, où les chances de survie des œufs et des L1 et L2 sont maximisées (MEASURES et ANDERSON 1983).

Des signes cliniques (diarrhées, anémie, perte de poids) ne surviennent que rarement (SCHOEB *et al.* 2007).

2.1.3. *Trichostrongylus* spp. (super-famille des *Trichostrongyloidea*)

Le lapin peut-être l'hôte de plusieurs espèces de *Trichostrongylus* : *T. affinis*, *T. axei*, *T. calcaratus*, *T. ransomi*, *T. retortaeformis*, *T. rugatus* et *T. vitrinus* (SCHOEB *et al.* 2007). Ne seront présentés en détails que *T. retortaeformis* qui est l'espèce spécifique du lapin (*O. cuniculus*), et *T. colubriformis* qui est un modèle expérimental (des infestations naturelles sont possibles) pour le lapin, bien que spécifique des petits ruminants. Les animaux se contaminent par l'ingestion de larves infestantes.

Trichostrongylus retortaeformis (Zedder 1800). Les larves migrent en moins de 12 heures au niveau de l'intestin grêle (AUDEBERT *et al.* 2002). Les adultes et les larves, sont principalement localisés dans la partie proximale de l'intestin grêle (AUDEBERT *et al.* 2000; AUDEBERT *et al.* 2003b). La troisième et la quatrième mue ont lieu 3 et 5 jours post-infestation (AUDEBERT *et al.* 2000; AUDEBERT *et al.* 2002). Les adultes sont matures 8 et 9 jours après l'ingestion des L3 (AUDEBERT *et al.* 2000; AUDEBERT *et al.* 2002). La période prépatente dure 12 à 13 jours (AUDEBERT *et al.* 2002). La période patente est de 5 mois et demi (SCHOEB *et al.* 2007). A 24°C, les œufs éclosent en moins de 24 heures, les larves infestantes peuvent être présentes 5 jours plus tard (AUDEBERT *et al.* 2002). La période extérieure de développement des larves est la plus courte pour *T. retortaeformis* comparé aux autres espèces de *Trichostrongylus* qui peuvent infester le lapin (voir Figure 11)(AUDEBERT *et al.* 2003a).

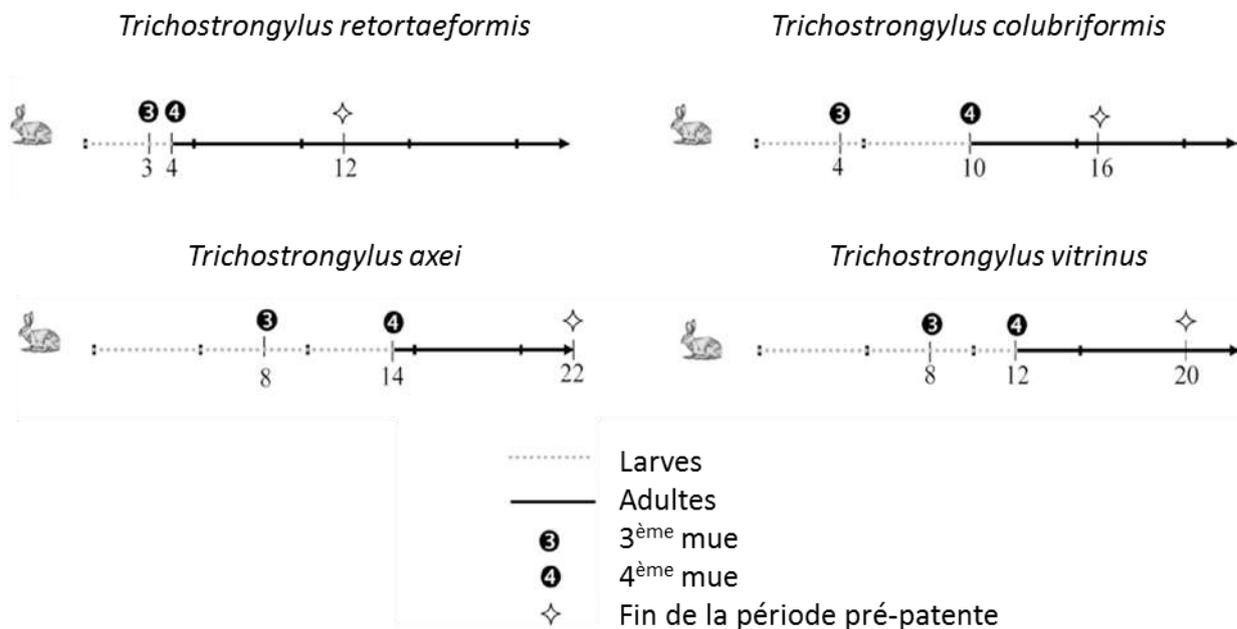


Figure 11 - Chronologie des cycles biologiques de *Trichostrongylus* spp. chez le lapin, d'après AUDEBERT *et al.* (2003a)

HOBBS *et al.* (1999) indiquent que les larves de *T. retortaeformis* sont très mobiles. L'infestation des prairies serait saisonnière, celles-ci étant plus infestées au printemps c'est-à-dire pendant la phase de reproduction des lapins en milieux sauvages (CATTADORI *et al.* 2007). L'excrétion

fécale d'œufs de *T. retortaeformis* était plus forte chez les jeunes lapins que chez les lapereaux et adultes suivis par HOBBS *et al.* (1999), mais on peut noter également que les lapines gestantes excrètent également plus fortement que d'autres lapins du même âge. La première détection d'infestations des lapereaux a eu lieu lorsque les lapins étaient âgés d'un à deux mois (CATTADORI *et al.* 2007), les lapereaux pouvant se contaminer dès le passage de l'alimentation lactée à l'ingestion d'herbe (BULL 1955). Le pic d'infestation a lieu entre 4 et 5 mois d'âge (CATTADORI *et al.* 2007; CATTADORI *et al.* 2014; RÖDEL et STARKLOFF 2014). Chez les adultes, on ne constaterait pas de variations de la prévalence selon la saison (BOAG 1985). L'excrétion d'œufs est maximale chez les jeunes lapins entre 3 et 5 mois d'âge, selon la présence ou non d'autres parasites (CATTADORI *et al.* 2014).

Trichostrongylus colubriformis (Giles 1952). Le dégainement des L3 a lieu à partir de 12 heures après l'inoculation, et a lieu dans l'intestin grêle. Les L4 sont présentes entre 4 et 10 jours après l'inoculation. Les premiers adultes immatures présents après 11 jours. Ces adultes deviennent matures après 1 à 5 jours. La période prépatente dure 16-17 jours chez le lapin (AUDEBERT *et al.* 2003a).

Les larves de *Trichostrongylus* sont capables de se placer en hypobiose pendant de longues périodes au sein de l'hôte (BARKER et FORD 1975; LANGROVA et JANKOVSKA 2004). LANGROVA et JANKOVSKA (2004) ont montré que ce phénomène pour *T. colubriformis* (avec le lapin comme hôte) était sensible à la photopériode, les larves étant plus souvent en hypobiose lorsque celle-ci décroissait. Ce phénomène pourrait donc avoir lieu majoritairement en automne dans le milieu extérieur.

Physiopathologie. Chez le lapin, *T. colubriformis* induit des modifications morphologiques de la muqueuse de l'intestin grêle, là où la charge est maximale (partie proximale) mais également en dehors (HOSTE *et al.* 1988). Dans la partie proximale, une atrophie des villosités et des déficits enzymatiques sont constatés, laissant envisager une baisse de la fonction de digestion et de l'absorption. Alors qu'en région distale, une hypertrophie des villosités ainsi qu'une hyperprolifération des cellules épithéliales, sans que les activités enzymatiques ne soient diminuées, sont observées (HOSTE *et al.* 1988). *T. colubriformis* induit une hyperprolifération cellulaire au sein des glandes de Lieberkhün, mais aussi au niveau local une érosion des entérocytes des villosités conduisant à une perte cellulaire plus importante. Lorsque la charge parasitaire est faible (500 L3 inoculées), les processus de renouvellement de la muqueuse permettent un maintien d'une structure normale. Alors que lorsque la charge est importante (50 000 L3 inoculées), les pertes cellulaires sont supérieures à la capacité de renouvellement (HOSTE et MALLETT 1990). *T. retortaeformis* induit également des changements morphologiques de l'épithélium intestinal : atrophie des villosités et allongement des cryptes de Lieberkhün dès 1 à 5 jours et jusqu'à 14 jours post-inoculation, la surface de l'épithélium semble érodée 12 jours post-inoculation. Ce phénomène semble plus prononcé là où la densité parasitaire est la plus importante (BARKER et FORD 1975; AUDEBERT *et al.* 2003b). En revanche, il n'y a pas de modifications cellulaires à proximité des vers (AUDEBERT *et al.* 2003b). Des phénomènes semblables ont été observés pour plusieurs modèles hôte (ruminants, volailles et lapins)-parasites (nématodes et coccidies), ce qui laisse supposer que ce phénomène n'est pas spécifique d'une espèce parasitaire (HOSTE *et al.* 1993; HOSTE 2001). Les effets des parasites sur la muqueuse intestinale seraient à relier à des contraintes mécaniques des vers, mais aussi à des effets directs sur l'hyperprolifération cellulaires des cryptes de Lieberkhün par voie enzymatiques, et indirects liés à la dérégulation des phénomènes physiologiques du maintien de l'intégrité de la muqueuse par l'hôte.

Avec *T. retortaeformis*, une anémie, un amaigrissement ainsi qu'une diarrhée modérée peuvent être observés (Boucher and Nouaille, 2002). Lors d'infestations expérimentales à fortes doses (25 000 L3s), 2 lapins sur 20 sont morts 14-15 jours après l'inoculation. La perte de poids de lapins nains était plus importante en cas d'infestation avec des fortes doses de *T. colubriformis* ; le degré maximal d'infestation étudié (25 000 L3) a également entraîné une diminution de l'ingestion et des diarrhées (MUSONGONG *et al.* 2004).

2.1.4. *Trichuris spp. (super-famille des Trichuroidea)*

Les larves pénètrent la muqueuse intestinale au niveau de l'intestin grêle, puis migrent vers le caecum et le côlon après 2 à 10 jours. Les vers adultes ont la partie antérieure fixée dans la muqueuse. Ils sont localisés au niveau du caecum et du côlon. Trois semaines après l'excrétion des œufs par l'hôte, apparaît le stade L3 infestant (SCHOEB *et al.* 2007).

2.1.5. *Passalurus ambiguus (Rudolphi 1819, super-famille des Oxyuroidea)*

Les animaux se contaminent par l'ingestion d'œufs embryonnés qui contiennent une larve au stade L3 (BOECKER 1953), les œufs éclosent au niveau de l'intestin grêle. Les L4s et adultes immatures sont présents dans la muqueuse de l'intestin grêle et du caecum (SCHOEB *et al.* 2007), les adultes au niveau de la lumière intestinale du caecum ou du côlon. La fécondation est traumatique, et peut donc être réalisée avant même que les femelles aient une vulve formée pour palier à la brièveté de vie des mâles (HUGOT *et al.* 1982). Les vers femelles gravides sont entraînés dans le rectum, et pondent aux marges de l'anus (BOECKER 1953; BOUCHER et NOUAILLE 2002).

Les œufs sont embryonnés, et les mues ont lieu lorsque les œufs se trouvent au sein du rectum, en 18 à 24 h (BOECKER 1953). Entre 1 000 et 2 000 œufs par femelle sont pondus au même moment (BOECKER 1953) ; cette ponte ainsi regroupée permet des infestations massives des lapins au moment de la caecotrophie (HUGOT *et al.* 1982) et d'augmenter les chances de rencontre entre mâle et femelle. L'excrétion des œufs répond à un rythme circadien, avec des plus fortes excrétions en fin d'après-midi et durant la nuit (RINALDI *et al.* 2007). En raison des particularités de son cycle biologique, c'est une des seules espèces d'helminthes pour laquelle la transmission peut se dérouler en bâtiment, sans exploitation du pâturage.

Les lapins adultes sont les principaux excréteurs d'œufs, et plus particulièrement en période estivale (HOBBS *et al.* 1999; NOSAL *et al.* 2006). Ce qui pour HOBBS *et al.* (1999) induirait une résistance importante des œufs de *P. ambiguus* à la dessiccation. La charge parasitaire augmente avec le poids de l'animal (BOAG 1985) et l'âge (RÖDEL et STARKLOFF 2014), mais pour EVANS (1939), la charge diminue lorsque le lapin pèse plus de 1,4 kg (3,5 livres). Pour BOAG *et al.* (2001), la variation d'agrégation selon la saison pour cette espèce est faible, car c'est une espèce qui est peu affectée par les conditions environnementales lors des mues.

La localisation des vers femelles au moment de la ponte, peut induire une irritation de la région anale chez les lapins contaminés. Conséquemment le risque de grattage et une surinfection peut avoir lieu (BOUCHER et NOUAILLE 2002). Le dérangement peut également induire une réduction de l'ingestion. En cas d'infestation massive, on peut observer une légère diarrhée ou une parésie caecale (BOUCHER et NOUAILLE 2002), mais le plus souvent pas de perturbations (SCHOEB *et al.* 2007). Néanmoins, les taux de fécondité des femelles reproductrices peuvent être affectés par la présence de ce parasite, ainsi que l'allaitement (BOUCHER et NOUAILLE 2002).

2.1.6. Réponse de l'hôte face aux nématodes

La réponse du système immunitaire de l'hôte peut entraver de plusieurs façons le cycle biologique des nématodes, comme cela a été principalement observé chez les ovins (HOSTE *et al.* 2008) :

- réduction de l'installation des L3s dans le tube digestif de l'hôte ;
- retard de développement des parasites et réduction de la taille des vers adultes ;
- baisse de fécondité des vers femelles ;
- expulsion des vers adultes.

Il existe plusieurs facteurs qui peuvent moduler cette réponse : comme l'âge, le sexe, et le statut physiologique de l'hôte, ainsi que les conditions environnementales et sociales dans lesquelles il évolue et la présence d'autres parasites. Ces facteurs de modulations sont détaillés ci-dessous au vu des résultats acquis chez le lapin.

Age de l'hôte. MUSONGONG *et al.* (2004) ont remarqué que la période prépatente de *T. colubriformis* était rallongée de 2 jours chez des lapins adultes comparés à des lapins infestés avant 70 jours. De plus, les vers retrouvés chez les lapins adultes étaient plus petits que ceux retrouvés chez les jeunes lapins. Les adultes ont également éliminé les vers plus rapidement. Il semblerait néanmoins que le mécanisme d'élimination des vers ne soit enclenché qu'à partir d'une valeur limite : une infestation à 500 L3s n'a pas entraîné de décharge parasitaire. CHYLINSKI *et al.* (2009) ont déterminé que le nombre d'œufs *in utero* des vers femelles diminuait avec la longueur de celles-ci chez *T. retortaeformis*. L'âge de l'hôte influe sur la longueur de vers, en la diminuant lorsque l'hôte est plus âgé. Néanmoins chez des adultes plus âgés, mais avec des charges moins importantes, les vers femelles étaient plus longs avec une fécondité plus élevée, la taille des vers pouvant être reliée à une charge parasitaire plus faible (CHYLINSKI *et al.* 2009). La taille des vers pourrait donc être également liée à des phénomènes d'autorégulation par la charge parasitaire (CHYLINSKI *et al.* 2009). D'autres hypothèses peuvent également être envisagées, comme la mort des vers les plus âgés et les plus gros, ou le vieillissement concomitant de l'hôte et de ses vers suivi d'une nouvelle génération d'adultes (DUDZINSKI et MYKYTOWYCZ 1963; CHYLINSKI *et al.* 2009).

La proportion de *G. strigosum* et *P. ambiguus* augmentant avec l'âge et le poids des lapins indique pour BOAG (1985) qu'il n'y a pas d'immunité acquise pour ces deux parasites chez le lapin. En étudiant l'agrégation des parasites au sein d'une population de lapins, BOAG *et al.* (2001) ont néanmoins constaté que l'agrégation augmentait pour *G. strigosum* en conséquence d'une absence de régulation par l'intensité chez certains lapins, alors que l'agrégation avait tendance à décroître dans le cas de *P. ambiguus*.

Sexe de l'hôte. L'excrétion d'œufs de *T. retortaeformis* était plus forte pendant les périodes de reproductions pour des femelles non-stérilisées, alors qu'il n'y avait pas de différence pour des femelles stérilisées (HOBBS *et al.* 1999). La stérilisation a été effectuée par ligature ce qui n'empêche pas le phénomène de pseudo gestation (et donc la présence des hormones associées) ; ainsi pour HOBBS *et al.* (1999) l'augmentation du nombre d'œufs de *T. retortaeformis* est due à la gestation en elle-même plutôt qu'à des changements hormonaux comme proposé par DUNSMORE (1966) qui avait également observé le même phénomène pour *G. strigosum*. L'hypothèse d'une immunodépression des lapines est principalement retenue (CATTADORI *et al.* 2007). Pour BOAG (1985) qui n'a pas constaté de différence entre des femelles gestantes ou non, cette absence de différence pourrait être due à un faible taux de larves en hypobiose dans les muqueuses à ce moment.

G. strigosum et *P. ambiguus* s'agrègent plus chez les lapins mâles que femelle (BOAG *et al.* 2001; RÖDEL et STARKLOFF 2014). Trois hypothèses sont avancées pour expliquer cette différence (BOAG *et al.* 2001; RÖDEL et STARKLOFF 2014) : i) les mâles des populations sauvages ont un territoire plus important que les femelles, et seraient donc plus susceptibles de rencontrer des formes infestantes ; ii) les mâles quittent leur groupe d'origine pour s'établir ailleurs, ce qui pourraient augmenter le niveau de stress ; iii) les mâles ont des taux plus importants d'androgènes, hormones qui peuvent avoir un effet immuno-dépresseur.

DUDZINSKI et MYKYTOWYCZ (1963) n'ont pour leur part, pas constaté de variations de la taille de *G. strigosum* selon l'âge ou le sexe des lapins hôtes.

Co-infection. Dans les populations sauvages, la présence de myxomatose est associée avec une augmentation de l'excrétion d'œufs de *T. retortaeformis* (BOAG *et al.* 2013), et de la charge parasitaire de *T. retortaeformis* et *P. ambiguus* (BOAG 1985). En présence de cette infection virale, les animaux plus âgés excrètent plus longtemps les œufs du parasite (CATTADORI *et al.* 2007). Le virus de la myxomatose ayant un effet immunodépresseur, entraîneraient une dérégulation de *T. retortaeformis* (CATTADORI *et al.* 2007).

Pour LELLO *et al.* (2004), *G. strigosum* pourraient également avoir un effet immunodépresseur ce qui pourraient expliquer des charges de *T. retortaeformis* supérieures chez des lapins déjà parasités par *G. strigosum*. Lorsque des lapins n'étaient infestés qu'avec *T. retortaeformis* la charge parasitaire était plus faible alors que les vers étaient plus grands et les vers femelles comptaient plus d'œufs *in utero*, que lorsque les lapins étaient également infestés avec *G. strigosum* (CATTADORI *et al.* 2014). Néanmoins, la co-infestation n'a pas d'influence sur l'excrétion totale d'œufs dans l'environnement pour *T. retortaeformis* (CATTADORI *et al.* 2014). Lorsque que *G. strigosum* et *T. retortaeformis* sont inoculés en même temps, l'intensité de l'infestation par *G. strigosum* augmente, alors que celle de *T. retortaeformis* est comparable à celle d'une inoculation équivalente mono-espèce (MURPHY *et al.* 2013).

En revanche, une infestation par *T. retortaeformis* au préalable induirait une baisse de la charge parasitaire en *G. strigosum* (LELLO *et al.* 2004). Mais CATTADORI *et al.* (2014) ont remarqué que chez des animaux infestés uniquement par *G. strigosum*, si la charge parasitaire était plus élevée, les vers étaient plus courts et les vers femelles présentaient moins d'œufs. Néanmoins, le nombre d'œufs de *G. strigosum* qui peuvent être excrétés chez des lapins co-infestés serait supérieur, car la capacité de ponte des vers augmente plus rapidement proportionnellement au nombre de vers chez les lapins co-infestés (CHYLINSKI *et al.* 2009).

Il est donc difficile de relier le niveau d'excrétion d'œufs dans les fèces à la charge parasitaire (DUDZINSKI et MYKYTOWYCZ 1963; CATTADORI *et al.* 2014).

Influence des conditions environnementales et sociales. RÖDEL et STARKLOFF (2014) ont constaté que des lapins plus exposés à la pluie entre les premières sorties du terrier et le sevrage quelques jours plus tard, étaient plus susceptibles d'avoir des charges plus importantes de *G. strigosum* et *P. ambiguus*. En effet, les lapins dans de telles conditions augmentent leurs besoins énergétiques (SELTMANN *et al.* 2009) au détriment d'autres mécanismes. De plus, les lapins qui ont eu le plus d'interactions sociales avec leur mère et sa portée, ont une charge en *P. ambiguus* moins importante (RÖDEL et STARKLOFF 2014). Ceci pourrait être dû à une diminution du stress chez ces animaux.

En milieu naturel, les lapins s'infestent et se réinfestent tous les jours, et le système immunitaire est constamment mis à l'épreuve (MURPHY *et al.* 2013).

- 📌 *Graphidium strigosum*, *Trichostrongylus retortaeformis* et *Passalurus ambiguus* sont les principaux nématodes gastro-intestinaux du lapin rencontrés en France. Les animaux s'infestent par l'ingestion de L3s infestantes au pâturage en élevage AB (*G. strigosum*, *T. retortaeformis*) ou d'œufs embryonnés directement lors de la caecotrophie (*P. ambiguus*).
- 📌 L'influence de ces vers sur leurs hôtes peut passer inaperçue d'un point de vue pathologique (sauf en cas d'invasion massive), mais leur présence engendre des baisses de performances zootechniques (diminution de l'ingestion, de l'absorption et de la digestibilité des nutriments, retards de croissance) et perturbe le bien-être des animaux.
- 📌 Les nématodes entretiennent des relations complexes avec le système immunitaire de leurs hôtes, les autres parasites présents et les conditions environnementales extérieures (températures, humidité, durée du jour).

2.2. Coccidies

Parmi le groupe des Protozoaires, le groupe des coccidies (phylum des Apicomplexa) est celui le plus préoccupant en terme de conséquences du parasitisme chez le lapin. COUDERT *et al.* (1995) et PAKANDL (2009) s'accordent sur une liste de onze espèces de coccidies du genre *Eimeria* qui peuvent infecter le lapin domestique (voir Tableau 2). Pour ces espèces d'*Eimeria*, les oocystes comportent 4 sporocystes renfermant chacun 2 sporozoïtes. D'autres genres de coccidies peuvent être rencontrés (par exemple *Cryptosporidium*, *Toxoplasma*) mais ces genres sont rares chez le lapin (COUDERT *et al.* 2007), et ne seront pas étudiés.

2.2.1. Cycle biologique des *Eimeria*

Toutes les espèces d'*Eimeria* du lapin ont un cycle monoxène (impliquant un seul hôte). Le cycle comprend une phase externe et une phase interne (voir Figure 12).

La phase externe dans l'environnement correspond à une étape de sporulation des oocystes dans le milieu extérieur (ou sporogonie).

La phase interne correspond à la multiplication et à l'excrétion du parasite, au sein de l'hôte. Au cours de la phase interne, il y a d'abord une étape de reproduction asexuée qui conduit à la formation de schizontes puis de mérozoïtes ; cette étape est appelée schizogonie (ou mérogonie). Il peut y avoir une ou plusieurs schizogonies successives, le nombre de schizogonies étant en partie lié à l'espèce et à la souche (PAKANDL 2009). Une des particularités des espèces du lapin, est la formation de deux types de schizontes : le type A contient des mérozoïtes polynucléés, alors que le type B contient d'avantage de mérozoïtes mais mononucléés. La dernière étape de la phase interne est une reproduction sexuée, ou gamogonie. On distingue deux types de gamètes chez le lapin : micro et microgamètes en lien avec les deux types de schizontes observés (LICOIS 2010). L'intérêt de cette particularité adaptative n'est pas connue (PAKANDL 2009). A l'issue de la phase interne, un oocyste immature est produit et excrété avec les fèces de l'animal. La durée de la période prépatente serait relative aux nombre de schizogonies propre à chaque espèce (PAKANDL 2009). Ainsi pour *E. media* et *E. perforans*, qui ont le plus faible nombre de schizogonies, correspondent les plus courtes périodes prépatentes ; alors qu' *E. vej dovskyi* et *E. stiedai* ont les périodes les plus longues et le nombre de schizogonies le plus élevé (voir Tableau 2). Pour BARRIGA et ARNONI (1981), la persistance de l'excrétion d'oocystes est proportionnelle à la dose inoculée pour *E. stiedai*, les animaux excréant le plus étant ceux qui ont été le plus lourdement infectés.

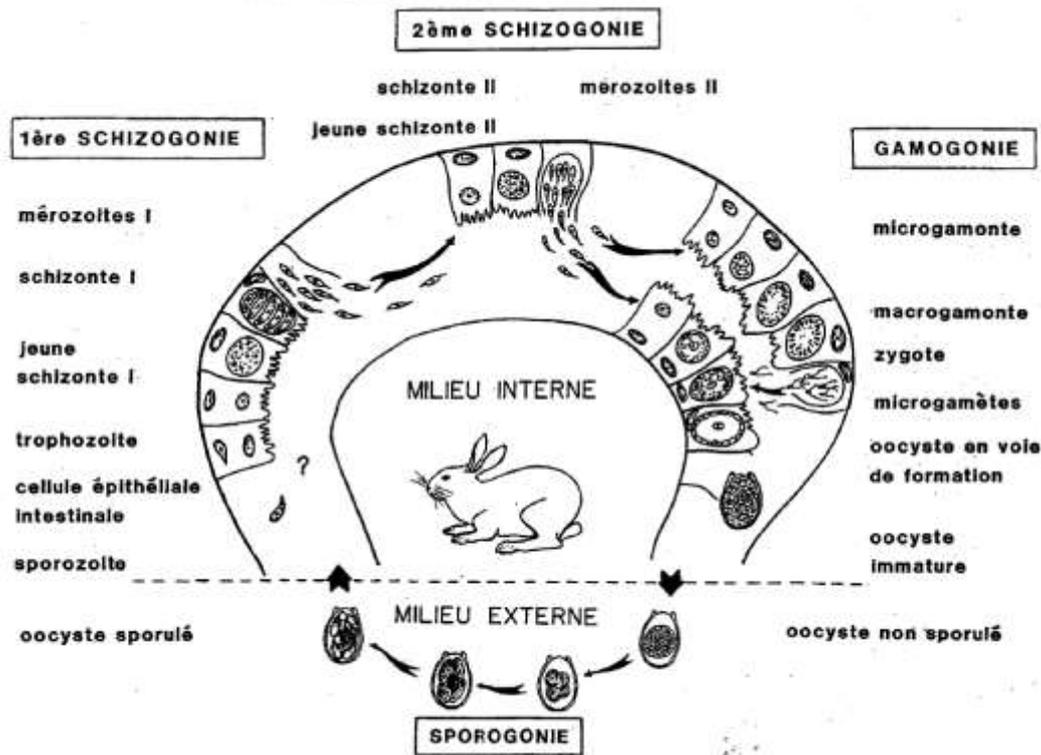


Figure 12 - Cycle des *Eimeria* spp. du lapin d'après COUDERT *et al.* (2007)

Les oocystes non sporulés sont la forme de conservation du parasite dans le milieu extérieur, et sont réputés particulièrement résistants dans le temps et aux agents chimiques (COUDERT et PROVOT 1973; WILKINSON *et al.* 2001; COUDERT *et al.* 2007). Si les conditions environnementales, notamment en terme d'oxygénation et d'hygrométrie sont favorables, la sporulation a lieu. La température idéale pour la sporulation des oocystes est de 27°C, mais des températures excédant 28° C inhibent la sporulation (COUDERT *et al.* 1995). Les animaux vont se contaminer par ingestion orale des oocystes sporulés que ce soit en bâtiment ou au pâturage.

Infection - Rôle de l'environnement mère-lapereaux. Au contraire des petits ruminants qui peuvent être infectés dès les premiers jours de vie (CHARTIER et PARAUD 2012), les jeunes lapereaux ne peuvent pas être infectés avant 20 jours d'âge (PAKANDL 2009), y compris chez des lapereaux issus de générations de lapins exempt de coccidies (PAKANDL et HLASKOVA 2007). C'est d'ailleurs à cette période que la transition entre l'alimentation lactée et solide s'opère (PAKANDL 2009). D'après Rose 1973 (cité par Pakandl *et al.*, 2008 ; Pakandl 2009) : la déficience en acide para-amino-benzoïque dans le lait maternel contribuerait à la résistance innée aux coccidies chez les jeunes mammifères [l'acide para-amino-benzoïque étant un précurseur des folates, voie autotrophe pour le phylum des Apicomplexes (ROBERTS *et al.* 2002)]. Pour PAKANDL et HLASKOVA (2007), ce sont les changements de l'environnement intestinal lors de la transition alimentaire qui favoriseraient la capacité de la libération des sporozoïtes des oocystes, et leur pénétration dans l'épithélium digestif.

L'infection est considérée comme maximale au moment du sevrage (DROUET-VIARD *et al.* 1997; PAKANDL et HLASKOVA 2007; PAPERESCHI *et al.* 2013). Pour PAPERESCHI *et al.* (2013) l'excrétion d'oocystes dans les fèces était maximale entre 13 et 20 jours suivant le sevrage (soit 49 et 53 j. d'âge). La production d'oocystes augmentent avec l'âge à l'inoculation

(PAKANDL et HLASKOVA 2007; PAKANDL *et al.* 2008a). A partir de 3 mois d'âge, les infections sont limitées (MYKYTOWYCZ 1962). Dans la plupart des cas, les lapins adultes sont considérés porteurs sains (LICOIS 2004; DUSZYNSKI et COUCH 2013) n'excrétant presque pas d'oocystes à l'exception des femelles reproductrices.

En effet, chez les lapines allaitantes, deux pics d'excrétion sont mesurables post-parturition (POLOZOWSKI 1993; HENNEB et AISSI 2013; PAPERCHI *et al.* 2013). Un premier pic est observé 6 à 13 jours suivant la mise-bas, le second entre 18 et 24 jours suivant la mise-bas (PAPERCHI *et al.* 2013). PAPERCHI *et al.* (2013) ont également constaté qu'il n'y avait pas de différence en terme d'intensité, et de durée pour des mêmes femelles suivies à leur 1^{ère} et 2^{nde} parturition. En revanche, l'intensité d'excrétion est plus faible chez les lapines que chez les lapereaux. Cette excrétion serait liée à une inflexion de la résistance aux parasites dues aux stress et aux changements hormonaux, plutôt qu'à une réinfection (COUDERT *et al.* 2007; MARAI *et al.* 2010; PAPERCHI *et al.* 2013; HEKER *et al.* 2017). Pour PAPERCHI *et al.* (2013), les mères joueraient un rôle majeur dans la transmission, les lapereaux étant susceptibles d'être infectés au moment de la seconde période d'excrétion post-partum.

Localisation intestinale. Toutes les espèces, présentes chez le lapin domestique, ont un site de développement spécifique de l'espèce localisé aux niveaux des intestins, hormis *E. stiedai* qui atteint le foie (voir Tableau 2), et envahissent les cellules épithéliales. Néanmoins, le site de pénétration des sporozoïtes dans les cellules hôtes semblerait être commun à toutes les espèces, et localisé au niveau du duodénum, contrairement à ce qui peut être observée pour les coccidies aviaires où ce site est également espèce-spécifique (PAKANDL *et al.* 2006).

La voie de migration entre ce site de pénétration et le site de développement n'est pas bien connue, en particulier pour l'espèce hépatique (PAKANDL 2009). A priori, seul *E. stiedai* et *E. coecicola* ont une voie de migration extra-intestinale (PAKANDL *et al.* 2006), *E. coecicola* empruntant sûrement le système lymphatique ; les sporozoïtes atteignent les ganglions lymphatiques mésentériques en moins de 15 heures (RENAUX *et al.* 2001). Concernant *E. stiedai*, il a été envisagé que les sporozoïtes empruntent le système lymphatique également, et la veine porte hépatique (OWEN 1970; AL-RUKIBAT *et al.* 2001). Lors d'une inoculation par *E. stiedai*, des sporozoïtes viables sont présents après 12h dans les ganglions lymphatiques mésentériques, après 24h dans la moelle osseuse et gagnent le foie en 48h (OWEN 1970). Néanmoins, (HASSAN *et al.* 2016) n'a pas pu détecter la présence de sporozoïtes dans le sang des lapins infectés, remettant en cause la voie sanguine. Pour PAKANDL (2009), la migration des autres espèces serait à rapprocher de celle de la plupart des espèces aviaires, c'est-à-dire que les sporozoïtes sont « transportés » par les lymphocytes intra-épithéliaux. Les mérozoïtes peuvent également migrer d'un segment de l'intestin à un autre, en tout cas pour l'espèce *E. flavescens* (PAKANDL *et al.* 2003).

En revanche, la voie de migration entre les deux sites semblerait entravée par l'immunité (PAKANDL *et al.* 2006) : par exemple, le nombre de sporozoïtes d'*E. coecicola* au niveau des organes lymphoïdes secondaire est réduit chez des animaux immunisés comparés à des animaux primo-infectés, bien que leur nombre soit comparable au niveau du duodénum.

Tableau 2 - Présentation des espèces d'*Eimeria* spécifiques du lapin domestique d'après COUDERT et al. (1995, 2007) et PAKANDL (2009)

Espèces	Sporulation (j)	Schizogonie (nombre)	Localisation	Localisation dans l'organe	Pouvoir pathogène	Pouvoir immunogène	PP (j)	PR	Mini pour MAX
<i>E. coecicola</i> (Cheissin, 1947)	4	4	GALT : Appendice vermiforme, <i>sacculus rotundus</i> , plaques de Peyer	S1 : cellules lymphoïdes S2-4 : épithélium des villosités et dômes	Non pathogénique		9	1-5 x 10 ⁶	500 pour 1-5 x 10 ⁸
<i>E. exigua</i> (Yakimoff, 1934)	1	4	Duodénum -> iléon	Villosités	+		7	1-2 x 10 ⁵	1 000 pour 1-5 x 10 ⁸
<i>E. flavescens</i> (Marotel et Guilhon, 1941)	4	5	Intestin grêle (1 ^{ère} S) -> Caecum	S1 : cryptes S2-4 : épithélium superficiel S5 et gamogonie : cryptes	+++	-	9	1-5 x 10 ⁶	100 pour 1-5 x 10 ⁸
<i>E. intestinalis</i> (Cheissin, 1948)	3	3-4	Jéjunum, iléon	S1-2 : cryptes S3-4 et gamogonie : Villosités	+++	+++	9	1-5 x 10 ⁶	1 000 pour 30-50 x 10 ⁸ à 1 x 10 ⁹
<i>E. irresidua</i> (Kessel et Jankiewicz, 1931)	4	4	Jéjunum, iléon	S1 : cryptes S2 : lamina propria S3-4 et gamogonie : villosités	++	+	9	1-5 x 10 ⁶	100 pour 1-5 x 10 ⁸
<i>E. magna</i> (Pérard, 1925)	2-3	4	Jéjunum, iléon, (duodénum)	Villosités (avec une S dans cryptes)	++	+	7	1-5 x 10 ⁶	80 pour 1-5 x 10 ⁸
<i>E. media</i> (Kessel, 1929)	2	3	Duodénum, jéjunum, (iléon)	Villosités	++	+	4,5	1-5 x 10 ⁶	200 pour 1-5 x 10 ⁸
<i>E. perforans</i> (Sluiter et Swellengrebel, 1912)	1-2	2	Duodénum, (jéjunum), (iléon)	Cryptes et villosités	+		5	1-5 x 10 ⁶	200 pour 1-5 x 10 ⁸
<i>E. piriformis</i> (Kotlan et Pospech, 1934)	4	4	Colon	Cryptes	++	-	9	1,5-2,5 x 10 ⁴	10 000 pour 1-5 x 10 ⁸
<i>E. vej dovskyi</i> (Pakandl, 1988)	2	5	Iléon	S1-3 : cryptes S4-5 : villosités	+		10	1-5 x 10 ⁶	1 000 pour 10-15 x 10 ⁸
<i>E. stiedai</i> (Kissalt et Hartmann, 1907)	2-3	5-6	Foie	Epithélium canaux biliaires	Variable		14	Difficile à estimer	

-> Migration d'un site à l'autre au cours du développement, () Peu présente à cette localisation, S pour schizogonie

PP : période prépatente en jours, mesuré à 26°C , PR : potentiel reproductif (nombre d'oocystes excrétés après inoculation d'un oocyste à un lapin)

Mini pour MAX : nombre minimal d'oocystes inoculés nécessaire pour obtenir une excrétion maximale

2.2.2. Influences de l'environnement de l'hôte

Réponses du système immunitaire. Avant 25 j. d'âge, ni la réponse cellulaire, ni la réponse humorale n'ont été activées (PAKANDL *et al.* 2008a; PAKANDL *et al.* 2008b). Pour des lapins inoculés à partir de 25 j. d'âge, le nombre de leucocytes présents dans les ganglions lymphatiques mésentériques étaient supérieurs à celui de lapins témoins du même âge (PAKANDL *et al.* 2008a). RENAUX *et al.* (2003) et PAKANDL *et al.* (2008b) ont également relevé l'importance de la réponse locale, alors qu'il n'y avait pas d'influence sur la réponse humorale à cet âge. Une légère augmentation des immunoglobulines a été observé pour des lapins âgés de plus de 7 semaines (RENAUX *et al.* 2003; PAKANDL *et al.* 2008b). Ce qui est cohérent avec le fait que le développement de la réponse humorale chez le lapin n'est complet qu'à partir de 6 semaines d'âge, lorsque l'appendice est entièrement développée (MAGE 1998).

Du fait de l'importance de la réaction cellulaire, le transfert d'anticorps (IgG) de la mère aux lapereaux ne permet pas une protection de ces derniers (DROUET-VIARD *et al.* 1996; LICOIS 2010). De plus, pour PAKANDL et HLASKOVA (2007) il ne pourrait y avoir d'induction de la réponse immunitaire lorsque les lapereaux sont en contact avec des coccidies avant qu'ils ne puissent être infectés vers 20 jours d'âge.

Des variations importantes de l'excrétion oocystale au niveau de l'hôte existent (PAKANDL 2009). Une partie de ces variations seraient reliée au niveau de stress des animaux, et pour les lapins sauvages, à la hiérarchie dans le groupe notamment (MYKYTOWYCZ 1962). Il existe également des différences en termes d'espèce coccidienne avec des pouvoirs immunogènes différents. Il faut noter également que le site de développement d'*E. flavescens* se trouve au niveau du caecum, ce qui pourrait expliquer son plus faible pouvoir immunogène, à l'instar d'*E. piriformis* (Pakandl *et al.* 2008).

Infection auto-limitantes ? RYLEY et ROBINSON (1976) ont constaté que le potentiel de reproduction par oocyste inoculé était plus faible lors de l'inoculation de dose plus importante d'*E. magna*. Ce phénomène est fréquemment décrit pour les coccidies de plusieurs espèces d'hôtes (DAUGSCHIES et NAJDROWSKI 2005), et résulterait de la compétition entre coccidies pour les cellules hôtes. De plus, si la muqueuse intestinale est sévèrement atteinte lors d'une infection, la capacité de produire des oocystes est réduite (NORTON *et al.* 1979). Néanmoins pour BARRIGA et ARNONI (1981), le fait que la persistance de l'excrétion d'oocystes d'*E. stiedai* soit relié à la dose initialement inoculée, montrerait que l'infection n'est pas auto-limitante (en tout cas pour cette espèce) mais plutôt régulée par l'immunité de l'hôte. Et que des doses importantes seraient à même d'inhiber la réaction immunitaire.

Surinfection. Les coccidioses dépriment le système immunitaire, ce qui peut conduire à des surinfections par d'autres pathogènes comme observé chez plusieurs espèces hôtes (BURKE *et al.* 2013; YIN *et al.* 2016). Pour COUDERT *et al.* (2000), une co-infection EEL [agent(s) inconnue(s)]-coccidies aurait amplifié la mortalité comparativement à des infections simples. La présence d'une plus forte proportion d'anticorps contre le virus de la myxomatose est possible quand la charge en coccidie est faible (BERTO-MORAN *et al.* 2013). Les entérites causées par des coccidies sont fréquemment accompagnées d'*Escherichia coli*, *Aeromonas* spp., *Clostridium perfringens*, *Salmonella* spp., et de rotavirus (VARGA 1982; GARCIA-RUBIO *et al.* 2017). La mortalité observée lors d'infections par des coccidies, est même souvent attribuée à une sur-infection (notamment bactérienne) plutôt qu'aux parasites directement. La barrière des épithéliums au sein desquels les coccidies se reproduisent étant fragilisée, ou altérée (abondance de mucus par exemple) permet une colonisation de ses milieux par des microorganismes opportunistes (GARCIA-RUBIO *et al.* 2017).

2.2.3. Coccidioses

On parle de coccidiose pour décrire une manifestation des symptômes de la maladie, la présence d'oocystes dans les fèces ne présument pas du déclenchement d'une forme clinique, tout comme une forte excrétion peut être constatée en l'absence de signes cliniques (DUSZYNSKI et COUCH 2013), notamment parce que certaines espèces sont considérées comme pas ou peu pathogènes. Les formes sub-cliniques sont bien plus répandues, alors que les formes cliniques ont été principalement décrites et rencontrées lors d'infections expérimentales (le plus souvent mono-espèce) (COUDERT *et al.* 2007).

Aspects pathophysiologiques. Les lapins, entre le sevrage et 3 mois d'âge sont les animaux les plus susceptibles de présenter des signes cliniques, alors que les lapins plus âgés sont le plus souvent des porteurs sains (DUSZYNSKI et COUCH 2013). GOMEZ-BAUTISTA *et al.* (1987) ont constaté que lors d'une infection avec *E. stiedai*, les lapins adultes présentaient les mêmes réponses (allongement de la période pré-patente, raccourcissement de la période patente, moins d'altérations des hépatocytes) que des animaux partiellement immunisés.

Forme intestinale. Pour toutes les espèces intestinales, la coccidiose se traduit d'abord par des perturbations des équilibres hydriques et électrolytiques, puis par l'apparition de lésions aux sites de reproduction de l'espèce (BHAT *et al.* 1996). Les modifications morphologiques sont comparables à celles engendrées par la présence de nématodes gastro-intestinaux avec des effets compensatoires possibles selon la charge dans la région non infectée (HOSTE 2001).

Lors d'une inoculation par *E. magna* ($1-2 \times 10^5$), RYLEY et ROBINSON (1976) ont constaté des œdèmes au niveau de la sous-muqueuse intestinale et l'augmentation des cellules de l'inflammation, après 48 heures post-inoculation. Dans les jours qui suivent, la surface de l'épithélium est rompue ponctuellement. La hauteur des villosités est réduite, quand elles sont encore présentes (voir

Figure 13). L'épithélium se régénère à partir de 6 jours post-inoculation (RYLEY et ROBINSON 1976). *E. flavescens* peut entraîner la destruction de l'épithélium du caecum et du côlon en cas d'infections massives (NORTON *et al.* 1979).

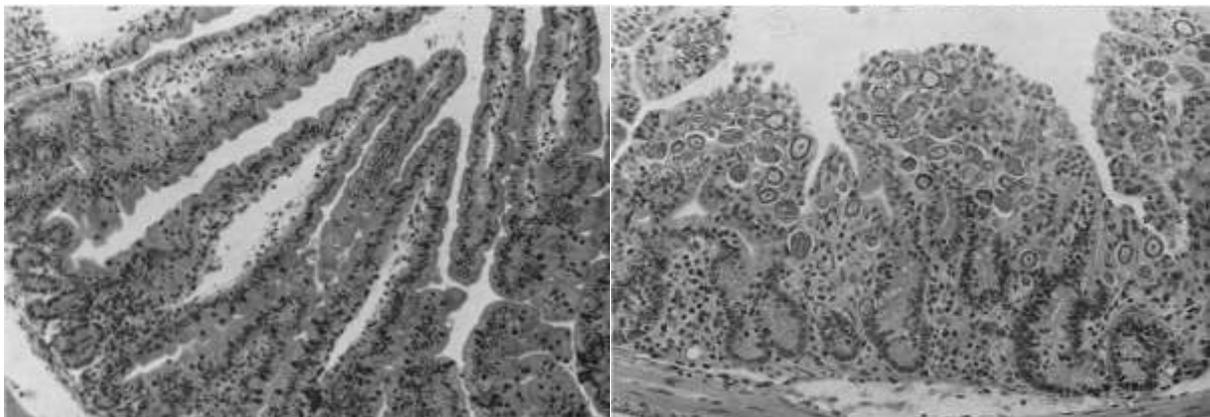


Figure 13 - Coupe de l'intestin grêle d'un lapin non-inoculé (gauche) et d'un lapin inoculé avec *E. magna* 156 heures post-inoculation (droite), d'après RYLEY et ROBINSON (1976)

Les modifications de la muqueuse intestinale engendrées par la présence des coccidies sont associées à une réduction de l'absorption des nutriments (HOSTE 2001). Cette réduction peut être reliée à une diminution des surfaces d'absorption (villosités, et cellules épithéliales), à la perturbation des activités enzymatiques associées aux entérocytes, et à la réduction du temps

de contact entre nutriments et épithélium par une modification de la motricité intestinale (HOSTE 2001).

Forme hépatique. Lors d'une inoculation par *E. stiedai*, des sporozoïtes viables sont présents dans le foie après 2 jours (OWEN 1970). Les premiers schizontes sont observés 9 jours après l'infection (HASSAN *et al.* 2016). Durant la seconde semaine post-inoculation, les hépatocytes sont endommagés, avec une fuite du contenu cellulaire (BARRIGA et ARNONI 1979; JING *et al.* 2016) entre 8 et 22 jours suivant l'inoculation (BARRIGA et ARNONI 1981). Les dommages ne sont pas proportionnels à la dose inoculée (BARRIGA et ARNONI 1979). Cette altération des hépatocytes pourrait être liée d'une part à des mécanismes physiques de compression, et d'autre part à des mécanismes de la réponse immunitaires (GOMEZ-BAUTISTA *et al.* 1987). Les hépatocytes se rétablissent pendant la gamogonie (BARRIGA et ARNONI 1979).

Entre 21 et 23 jours post-inoculation (10 000 oocystes, lapins EOPS), la majorité des cellules épithéliales des canaux biliaires est envahie par des gamètes ou des oocystes en voie de formation (BALL *et al.* 2014). Les oocystes sont libérés dans la lumière des canaux biliaires par le déchirement des cellules épithéliales (BALL *et al.* 2014). En cas de présence importante, les canaux biliaires sont obstrués, conduisant à une cholestase (la bile ne peut plus rejoindre le tube digestif). Une élévation de la bilirubine sérique, indicateur de la cholestase, est visible à partir de 22 jours suivant l'infection (BARRIGA et ARNONI 1981). On observe une hypoprotéïnémie, proportionnelle à la dose inoculée, à partir de 22 jours également jusqu'à 7 semaines après l'inoculation, avec une intensité maximale entre 36 et 43 jours (BARRIGA et ARNONI 1981) qui serait liée à la fuite des contenus cellulaires. Une hyperlipémie est également observée dont la durée est liée à la dose d'inoculation (BARRIGA et ARNONI 1981). Lors d'une infection par *E. coecicola*, certaines particularités de la forme hépatique de la coccidiose ont également été constatées (AL-QURAIHY *et al.* 2012).

Le foie est élargi proportionnellement à la dose inoculée (COUDERT et PROVOT 1973; BARRIGA et ARNONI 1981; MUSONGONG et FAKAE 1999). A l'autopsie, on relève chez les lapins infectés, la présence de nodules blanchâtres ou jaunâtres correspondant aux canaux biliaires obstrués par des oocystes d'*E. stiedai* (voir Figure 14) dès 15 jours post-inoculation (HASSAN *et al.* 2016).



Figure 14 - Foie normal (gauche) et foie présentant des nodules dus à la présence d'*Eimeria stiedai* (droite)

On note fréquemment une dichotomie entre des lésions histo-pathologiques, alors que des différences au niveau des paramètres zootechniques (mortalité, croissance) et des signes cliniques ne sont pas ou peu visibles.

Tableau 3 - Signes cliniques associés aux infections par *Eimeria*, selon l'espèce

Espèces	(COUDERT <i>et al.</i> 2007)	(MINISTRY OF AGRICULTURE FISHERIES AND FOOD 1986)	(SCHOEB <i>et al.</i> 2007)	Mortalité
<i>E. coecicola</i>	Dilatation de l'appendice vermiforme (à forte dose)		Entérite sévère	
<i>E. exigua</i>	Diminution de croissance brève si infections massives (10^6 oocystes)		Entérite modérée	
<i>E. flavescens</i>	Diarrhée forte, perte de poids sévère à partir de 5×10^3 oocystes ; caecum et côlon congestifs, œdème paroi caecum, suffusion hémorragiques sur la séreuse possible, contenu caecum absent ou bien très liquide, côlon blanchâtre et fortement segmenté	Diarrhée sévère, perte de poids	Entérite modérée à sévère	OUI
<i>E. intestinalis</i>	Diarrhée forte, perte de poids sévère à partir de 5×10^3 oocystes ; Lésions spectaculaires iléon et jéjunum : segments devenant œdémateux, blanchâtres segmentés et congestifs	Diarrhée sévère, perte de poids	Entérite catarrhale sévère	OUI
<i>E. irresidua</i>	Diarrhée ± importante et retard de croissance (15 à 20%Pvif) pour infections entre 10^4 et 10^5 oocystes		Entérite modérée à sévère et hémorragique	
<i>E. magna</i>	Diarrhée ± importante et retard de croissance (15 à 20%Pvif) pour infections entre 10^4 et 10^5 oocystes ; Lésions idem à <i>E. intestinalis</i> à forte dose.		Entérite modérée à sévère	(OUI)
<i>E. media</i>	Diarrhée plus ou moins importante et retard de croissance (15 à 20%Pvif) pour infections entre 10^4 et 10^5 oocystes	Lésions inflammatoires	Entérite modérée à sévère	
<i>E. perforans</i>	Diminution croissance brève si infections massives (10^6 oocystes)		Entérite modérée à sévère	
<i>E. piriformis</i>	Diarrhée ± et retard de croissance (15 à 20%Pvif) pour infections entre 10^4 et 10^5 oocystes ; Lésions qu'au niveau du côlon avec zone intacte après la jonction caeco-colique ; entérohémorragie au niveau du fusus coli à dose moyenne (50 000 oocystes)	Entérite sévère	Entérite modérée à sévère	
<i>E. vej dovskiyi</i>	Diminution croissance brève si infections massives (10^6 oocystes)			
<i>E. stiedai</i>	Nodules blanchâtres, Baisse de performances	Lésions nodulaires des canaux biliaires, élargissement important du foie ; pas de diarrhée mais perte de poids.	Hépatite, hyperplasie des canaux biliaires, ictère	OUI

Impacts sur les performances zootechniques. En l'absence de corrélation entre l'excrétion d'oocystes et la sévérité de l'infection coccidienne (GOMEZ-BAUTISTA *et al.* 1987), l'outil le plus puissant pour la mesurer reste le suivi de la croissance ; c'est de plus un outil simple à mettre en place (PAKANDL 2009). Le ralentissement de la croissance est lié également à une diminution de l'ingestion par les animaux infectés. On note de plus une diminution de la quantité de fèces émises (PAKANDL 2009).

Avec une inoculation de 50 000 oocystes d'*E. coecicola* à des lapins de 7 à 9 semaines d'âge, METWALY *et al.* (2013) ont constaté un état léthargique, et une baisse de la consommation en eau et de l'ingestion de l'aliment. Une semaine après l'inoculation, les lapins ont perdu jusqu'à 23% de leur poids. De plus leur taux d'hormone de croissance sanguine était 52% inférieur à celui des lapins non inoculés. Les lapins inoculés présentaient également des perturbations de l'homéostasie (augmentation de la glycémie, lipémie, du taux de thyrostimuline –TSH- et cortisol ; diminution du de taux de protéines plasmatiques et des ions métalliques). AL-QURAI SHY *et al.* (2012) ont également observé qu'*E. coecicola* affectait l'expression de gènes impliqués dans le métabolisme et l'homéostasie.

DROUET-VIARD *et al.* (1997) et LICOIS *et al.* (1995) ont relevé une perte de poids chez des animaux inoculés par 10^4 oocystes d'*E. magna*, 7 jours après l'inoculation, et des croissances ralenties les jours suivants, en présence de diarrhée légère. Des animaux réinfectés par *E. magna* 30 jours plus tard, ont présenté le même type de retard de croissance mais sans diarrhées (LICOIS *et al.* 1995). NORTON *et al.* (1979) ont relevé une perte de poids chez des animaux inoculés par 10^4 oocystes ou plus d'*E. flavescens*, entre 5 et 10 jours après l'inoculation, et jusqu'à plus de 20 jours après. La mortalité était dose-dépendante, et intervenait dès 8 à 12 jours. Les animaux ayant reçu de fortes doses d'inoculation avaient une diarrhée importante catarrhale ou hémorragique. Alors qu'avec des inoculations de 10^4 oocystes ou plus d'*E. irresidua*, NORTON *et al.* (1979) n'ont pas constaté d'effet dose-dépendant sur la croissance.

La mortalité en cas d'infection avec *E. stiedai* est dose-dépendante pour BARRIGA et ARNONI (1979) et BARRIGA et ARNONI (1981), qui ont relevé 80% de mortalité avec une inoculation de 10^5 oocystes, 40% avec 10^4 oocystes et 0% avec 0 à 10^3 oocystes. La mortalité était élevée lorsque les hépatocytes étaient lésés. Lors d'infections naturelles, il semblerait que les cas de mortalité ne puissent être attribués uniquement à *E. stiedai* seule COUDERT et PROVOT (1973); (LICOIS 2004) ont noté des baisses du gain de poids moyen entre 9 et 15 jours post-inoculation (10^4 oocystes, lapins de 2 mois). BARRIGA et ARNONI (1979) ont également noté une diminution du gain de poids moyen entre 8 et 15 jours post-inoculation. Ils ont également relevé des pertes de poids à partir de 15 jours pour les animaux inoculés avec 10^5 oocystes, et après 25 jours pour des animaux inoculés avec 10^4 oocystes. Ces variations de la prise de poids sont à mettre en relation avec la libération de composants hépatiques observées mais aussi à une réduction de l'ingestion et des dysfonctionnement du foie (BARRIGA et ARNONI 1979). Une léthargie, des diarrhées et un poil rugueux sont également observés (HASSAN *et al.* 2016; JING *et al.* 2016).

Pour COLIN *et al.* (2013), une augmentation d'excrétion oocystale (*Eimeria* spp.) de 1 000 à 60 000 OoPG, était liée à une réduction de 3,45 g/j de la vitesse de croissance (GMQ), et une augmentation de 5 pts de mortalité sur l'ensemble de l'engraissement. Pour l'espèce *E. magna*, une variation de 1 000 à 40 000 OoPG, était liée à une réduction de 2,5 g/j de la croissance, et une augmentation de 4,3 pts de mortalité. Avec des variations d'excrétion plus faibles d'oocystes d'*E. media* et *E. perforans*, des baisses de GMQ ont également été

constatées : respectivement 1,4 et 0,6 g/j. Ces valeurs ont été obtenues lors d'un suivi à long terme d'un élevage conventionnel français, avec des multi-infections naturelles.

De plus, pour les populations de lapins confrontées aux prédateurs en milieu extérieur, la lenteur de réaction et des difficultés à se mobiliser pourraient entraîner un plus fort risque de prédation des lapins infectés (LOCKLEY 1961; MYKYTOWYCZ 1962).

- 📌 Il y a 11 espèces de coccidies du genre *Eimeria* spécifiques aux lapins. Les plus pathogènes sont *E. flavescens* et *E. intestinalis*. *E. irresidua*, *E. magna*, *E. media*, *E. piriformis* et *E. stiedai* sont également pathogènes. *E. stiedai* est la seule espèce à présenter un tropisme hépatique.
- 📌 Les lapins s'infectent par l'ingestion d'oocystes sporulés. Les oocystes sont la forme de conservation du parasite dans le milieu extérieur, et sont particulièrement résistants dans le temps et aux agents chimiques. Les lapins âgés de moins de 20 jours ne sont que très difficilement infectés. Il n'y a pas d'immunité transmise par la mère.
- 📌 En cas de fortes infections, des lésions intestinales ou hépatiques peuvent apparaître mais le plus souvent seules les performances zootechniques sont diminuées (perte de poids ou ralentissement de la croissance, diminution de l'ingestion). Les surinfections bactériennes ou virales sont également problématiques.

2.3. Prévalence des parasites gastro-intestinaux chez le lapin

2.3.1. Dans les élevages commerciaux

Les élevages conventionnels en France ne sont pas concernés par les nématodes, en dehors de *Passalurus ambiguus* qui est encore présent fréquemment (LE NORMAND *et al.* 2015).

En Pologne, entre 2007 et 2011, près de la moitié des carcasses contrôlées par les services vétérinaires présentaient des signes caractéristiques de lésions par des coccidies (SZKUCIK *et al.* 2014). Sur 274 intestins et foie examinés, 12% des foies et 8 % des intestins présentaient des nodules blanchâtres ou jaunâtres attribués à la multiplication des coccidies et la formation des oocystes, et rendus donc impropres à la consommation. Mais, des oocystes ont été retrouvés dans 92% des prélèvements de fèces réalisés. La prévalence de nématodes étaient plus faibles (jusqu'à 6% pour *Passalurus ambiguus*, voir Tableau 4). KORNAS *et al.* (2015), toujours en Pologne ont également relevé des prévalences supérieures pour les coccidies (94%) que pour les nématodes (22% pour *P. ambiguus*, et plus rarement présence de *Trichuris leporis* et *G. strigosum*) du lapin. Au Nigeria, 85% des prélèvements contenaient des oocystes d'*Eimeria* et 2% des prélèvements des œufs de *P. ambiguus* (OKUMU *et al.* 2014).

Coccidies intestinales. Aucune population cunicole ne semblerait être exempte de coccidies (DUSZYNSKI et COUCH 2013), y compris dans les élevages conventionnels (LICOIS 2004). Pour YIN *et al.* (2016), une prévalence supérieure dans la région du Sichuan (56%) comparée au reste de la Chine (42%), pourrait résulter d'une plus faible utilisation de coccidiostatiques. En effet dans cette province, des fourrages grossiers ainsi que des mélanges céréaliers fermiers sont plus souvent distribués aux animaux, rendant plus difficile la distribution de coccidiostatiques souvent ajoutés dans la formulation des aliments commerciaux granulés. La prévalence d'oocystes d'*Eimeria* ne différait pas entre des lapins de chair de races locales et des lapins à fourrure Rex (YIN *et al.* 2016) ou angora (JING *et al.* 2012).

Tableau 4 - Résultats d'autopsie et d'analyses parasitaires de lapins de chair abattus en Pologne entre 2007 et 2011 d'après SZKUCIK *et al.* (2014)

Parasites	Espèces	Localisation	Prévalence (%)
Coccidies	<i>Eimeria stiedai</i>	Foie	3
	<i>Eimeria</i> sp.	Intestins	56
	<i>Eimeria stiedai</i> + <i>Eimeria</i> sp.	Foie/Intestins	32
	Total		92
Nématodes	<i>Obeliscooides cuniculi</i>	Estomac	<1
	<i>Graphidium strigosum</i>	Estomac	1
	<i>Trichostrongylus</i> spp.	Intestins	5
	<i>Trichuris leporis</i>	Intestins	4
	<i>Passalurus ambiguus</i>	Intestins	6
	Total		16
Cestodes	<i>Mosgovoyia pectinata</i>	Intestins	1
	<i>Cystercercus pisiformis</i>	Intestins	5
	Total		5

Prévalence = nombre animaux infectés/nombre animaux évalués
Moyenne d'âge des lapins =8 mois

Les infections par 3 à 4 espèces d'*Eimeria* sont plus fréquemment rencontrées, notamment pour les lapins en croissance (JING *et al.* 2012; VERECKEN *et al.* 2012; YIN *et al.* 2016; HEKER *et al.* 2017). Ce sont *E. media*, *E. magna* et *E. perforans* qui sont les plus rencontrées dans les élevages commerciaux (NOSAL *et al.* 2006; JING *et al.* 2012; VERECKEN *et al.* 2012; KORNAS *et al.* 2015; LICOIS 2015) ; *E. magna* est l'espèce présentant le plus haut risque pour la coccidiose intestinale, car très fréquente et pathogène (LICOIS *et al.* 1995; DROUET-VIARD *et al.* 1997). Pour MYKYTOWYCZ (1962), trois espèces sont persistantes, avec des niveaux d'infections élevés, une fois qu'elles sont établies dans une population : *E. perforans*, *E. piriformis*, et *E. irresidua*. En revanche, pour ce même auteur, *E. media*, *E. magna* et *E. stiedai* sont sujettes à des fluctuations. D'après PAKANDL (2009), 10 des 11 espèces spécifique aux lapins ont été retrouvées dans les élevages de la République Tchèque, avec le spectre le plus large pour les lapins en croissance. Alors que *E. flavescens* et *E. piriformis* étaient majoritairement présentes chez les adultes, ce qui pourrait être relié à leur faible pouvoir immunogène (COUDERT *et al.* 1995). Des variations saisonnières sont également constatées (NOSAL *et al.* 2006; VERECKEN *et al.* 2012), ainsi que des variations liées aux conditions météorologiques, la pluie induisant une moindre résistance des lapins par exemple (MYKYTOWYCZ 1962).

Coccidies hépatiques. *E. stiedai* ne fait pas partie des espèces les plus fréquemment excrétées (ABDEL-BAKI et AL-QURASHY 2013; OKUMU *et al.* 2014; KORNAS *et al.* 2015; LI *et al.* 2016; YIN *et al.* 2016; HEKER *et al.* 2017). Par exemple, elle n'a été isolée que dans un des quatre élevages suivis par HENNEB et AISSI (2013). Dans cet élevage, les conditions d'hygiène étaient jugées défavorables, mais la localisation et l'influence du climat pourrait être également déterminantes dans la survie de cette espèce dans l'environnement d'un élevage. D'après COLIN *et al.* (2013), *E. stiedai* se montrerait plus problématique en climat chaud. MUSONGONG et FAKAE (1999) ont relevé la présence de nodules attribuables au développement de cette espèce, chez 32% des adultes et 39% des jeunes lapins au Nigéria ; alors que la prévalence d'*E. stiedai* dans les fermes étudiées par (AL-MATHAL 2008) était de 32% et jusqu'à 45% chez les lapins de 2 mois. En Pologne, la prévalence de l'espèce hépatique a atteint 73 % dans les 6 fermes suivies par (POLOZOWSKI 1993), et cette espèce était majoritaire pour NOSAL *et al.* (2006). Les infections par *E. stiedai* varieraient selon les années, et des différences dans la gestion du pâturage (BULL 1958, cité par BOAG *et al.* 2013). Des variations importantes

concernant *E. stiedai* sont donc constatées. De plus, les oocystes d'*E. stiedai* peuvent être bloqués au niveau des canaux biliaires (COUDERT *et al.* 1995), et l'excrétion fécale peut aussi être reliée aux cycles d'émission de la bile dans le tube digestif.

2.3.2. Rôle réservoir de la faune sauvage

Lapins sauvages. Les lapins dits de garenne ou sauvages sont présents au niveau mondial, dans des effectifs assez contrastés. En France métropolitaine, on relève leur présence sur l'ensemble du territoire (MNHN 2017), mais cette espèce est déclarée quasi menacée (UICN FRANCE *et al.* 2009), même si localement elle peut être très abondante (MARCHANDEAU et CROSNIER 2012). Les lapins sauvages de France restent néanmoins une source potentielle de nématodes spécifiques du lapin, particulièrement pour *G. strigosum*, *T. retortaeformis* et *P. ambiguus* qui sont les plus communs (BOAG *et al.* 2001). SAULAI et CABARET (1998) ont relevé la présence de *G. strigosum*, *P. ambiguus*, *Trichuris* sp.. En Espagne, BLASCO *et al.* (1996) ont relevé la présence de *G. strigosum*, *P. ambiguus*, *Trichuris leporis* dans deux populations distinctes géographiquement et génétiquement (sous-espèces *O. cuniculus cuniculus* ou *O. cuniculus algeris*). En ce qui concerne *P. ambiguus*, il existe une importante variation de charge parasitaire entre individus d'une même population (BOAG 1985), celle-ci pouvant varier de 0 à plus de 100 000 vers (RÖDEL et STARKLOFF 2014). De plus, les conditions environnementales peuvent influencer sur la prévalence des parasites : les climats doux et humides favorisant la survie des L3s (BOAG 1985). Néanmoins, puisque leur cycle biologique est direct, la propagation des nématodes est limitée par la motilité des formes infestantes, qui est d'autant plus limitée pour *P. ambiguus*, et du territoire du lapin (BOAG *et al.* 2001).

Les lapins sauvages sont également infectés par les onze espèces d'*Eimeria* décrites chez le lapin domestique. Une douzième espèce du genre *Eimeria* (*E. roobroucki*) a été récemment décrite chez le lapin de garenne, mais il ne semblerait néanmoins pas que le lapin domestique héberge cette espèce (GRES *et al.* 2002). GRES *et al.* (2003) ont analysé le contenu caecal de lapins capturés en France. Les espèces *E. perforans* et *E. flavescens* étaient pratiquement présentes dans tous les échantillons. L'intensité était beaucoup plus importante pour les jeunes lapins (215 200 oocystes/g de contenu caecal) que les lapins adultes (4 000 oocystes/g de contenu caecal). L'excrétion était plus faible en été qu'au printemps et à l'automne, chez les jeunes lapins. Des variations entre les différents sites de captures indiquent que les excréments étaient plus importants avec les climats les plus humides et froids. Pour HOBBS *et al.* (1999) l'intensité de l'infection était également plus élevée chez les jeunes lapins que les adultes en Australie, à l'exception d'*E. piriformis* et *E. flavescens*, espèces pour lesquelles GRES *et al.* (2003) avaient également noté une forte prévalence chez les adultes. Pour ces deux études, il n'y avait pas d'effet du sexe de l'animal à un même stade physiologique.

Au sein des populations françaises étudiées par GRES *et al.* (2003), *E. stiedai* a une prévalence plus élevée au printemps et à l'automne (70%) qu'en été (40%) et 70% (printemps, automne) chez les jeunes lapins. BOAG *et al.* (2013) ont constaté que les infections étaient plus fréquentes en été (>30%) au sein de populations écossaises. Néanmoins cette augmentation est attribuée à un plus grand nombre de jeunes à cette période, plus susceptibles d'être infectés.

Pour HOBBS *et al.* (1999), l'excrétion oocystale moyenne d'une population traduit bien l'abondance au sein de cette population et son taux de transmission. Il semblerait d'ailleurs qu'un équilibre ancien et stable existe entre les populations d'*Eimeria* et le lapin, au vu de la stabilité entre population des prévalences des différentes espèces (GRES *et al.* 2003). HOBBS *et al.* (1999) soulignent d'ailleurs que les contacts entre les stades infectieux des parasites et

les lapins doivent être très fréquents, et qu'ils ne peuvent être réduits qu'à des faibles densités animales établies sur le long terme. De plus, dans les populations à forte densité, le niveau de stress des lapins serait plus important, conduisant à diminuer l'immunité.

Autres léporidés. En France métropolitaine, en dehors du lapin domestique ou de garenne (*O. cuniculus*), les lièvres européens sont les principaux représentants de la famille des léporidés (*Leporidae*). Les lièvres européens sont fréquemment infestés par *Graphidium strigosum*, *Trichostrongylus retortaeformis* et *Passalurus ambiguus* (SAULAI et CABARET 1998; TAI *et al.* 2013).

Des populations de lièvres variables (*Lepus timidus*) sont présentes également dans les Alpes françaises, de lièvres ibériques (*Lepus granatensis*) dans les Bouches-du-Rhône et en Corse-du-Sud, et de lièvres corses (*Lepus corsicanus*) en Corse (MNHN 2017). De plus, des individus de lapin à queue blanche (*Sylvilagus floridanus*) ont été introduits en Europe dans les années 1950-1970. En France métropolitaine, les populations reproductrices de cette espèce auraient disparu dans les années 1980, néanmoins des populations reproductrices semblent se maintenir dans le nord-ouest de l'Italie et pourraient s'étendre en France (PASCAL *et al.* 2003). Ces populations pourraient constituer des réservoirs pour certaines espèces parasites normalement restreintes au continent américain : *Obeliscoides cuniculi*, *Passalurus nonnullatus*, *Trichostrongylus calcaratus*, (TIZZANI *et al.* 2011), *Trichostrongylus affinis* (TIZZANI *et al.* 2014).

Bien que les coccidies du genre *Eimeria* soient principalement décrites comme hôte-spécifique, certaines espèces types du lapin (*O. cuniculus*) peuvent infecter, expérimentalement ou naturellement, d'autres espèces de léporidés. *E. stiedai* est l'espèce la plus ubiquiste puisqu'elle infecte également des animaux des genres *Lepus* et *Sylvilagus* (dont *L. europaeus*, *L. timidus* et *S. floridanus*)(DUSZYNSKI et COUCH 2013). Parmi les espèces intestinales, *E. coecicola*, *E. flavescens* et *E. vej dovskyi* sont les seules espèces non reportées chez d'autres espèces de léporidés. De plus, *S. floridanus* est porteur d'*E. neoleporis*, espèce pour laquelle l'infection expérimentale a été concluante pour *O. cuniculus* (DUSZYNSKI et COUCH 2013).

2.3.3. Contamination possible des pâturages par les ruminants

Pour SAULAI et CABARET (1998), le risque que des lapins sauvages présents sur des pâtures destinés aux moutons soient infestés par des espèces spécifiques des ruminants, reste limité mais réel. Sur les 33 léporidés étudiés, un lapin était infesté par *T. colubriformis* et un lièvre par *T. capricola*. Il existe donc naturellement des infestations de léporidés par des espèces parasites normalement présentes chez les petits ruminants. Pour TAI *et al.* (2013), les lapins présents sur des zones de pâturages d'ovins en Australie peuvent également être infestés par des nématodes spécifiques des ovins (*T. colubriformis* – 3 sur 88 individus, et *T. rugatus* – 1 sur 88 individus). Néanmoins le risque de contamination par des espèces spécifiques des lagomorphes est supérieur pour les lapins, du fait de leur d'ingestion d'un couvert bas (TAI *et al.* 2013).

- 📌 Les coccidies du genre *Eimeria* sont les parasites les plus courants chez le lapin. Les nématodes sont également rencontrés pour les lapins qui ont accès aux fourrages grossiers frais.
- 📌 La faune sauvage (les autres espèces de Léporidés) joue un rôle de réservoir important pour les parasites du lapin domestique élevé en AB.

Chapitre III – Gestion du pâturage et du parasitisme, des compromis à l'échelle du système

Comment peut-on gérer le pâturage ? Le parasitisme ? Pourquoi peut-il exister une dichotomie entre la gestion du pâturage et celle du parasitisme ? Et quelles solutions/compromis ont été envisagés dans les systèmes pâturants ?

La plupart des études sur la gestion du pâturage sont issues de travaux sur les ruminants. Peu de données directes sont disponibles pour les lapins. Les connaissances sur la biologie des lapins ont été mises en exergue quand cela était possible.

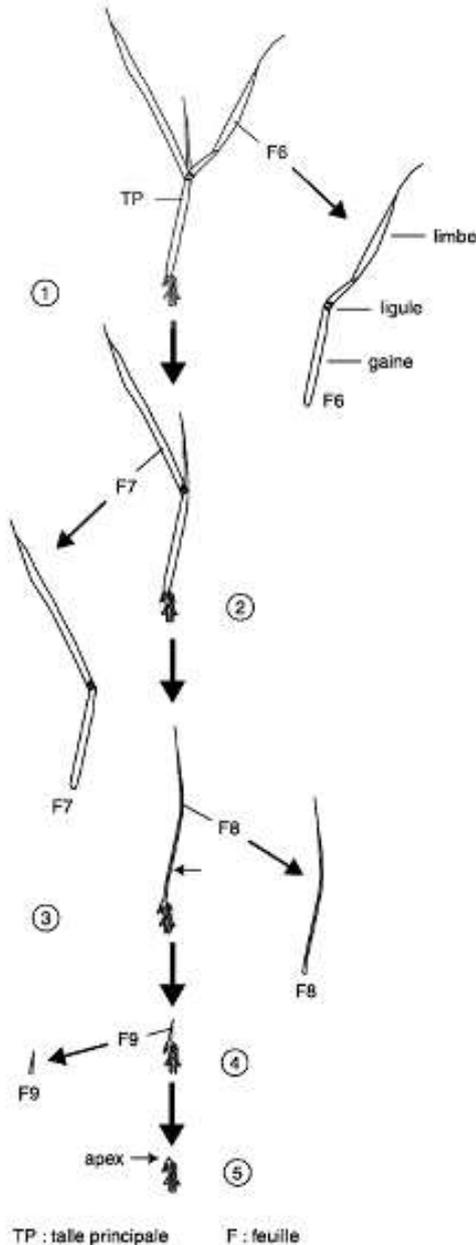
1. Gestion du pâturage

La gestion du pâturage vise à assurer un équilibre entre la production de fourrages (sous forme pâturée ou conservée) et sa consommation par les animaux à des fins de production (croissance, lait, laine). Dans cette perspective, il convient donc d'adapter la quantité et la qualité de l'herbe offerte aux besoins alimentaires des animaux, en tenant compte des variations saisonnières liées aux conditions pédoclimatiques, à la phénologie des plantes, aux cycles biologiques des animaux, mais aussi par la gestion de l'éleveur : la fertilisation, les effets des précédents pâturages, l'alimentation complémentaire des animaux, etc.

1.1. Mécanismes de la croissance de l'herbe

En français, l'herbe correspond aux plantes appartenant à la famille des graminées (ou Poacées, qui sont des monocotylédones), comme les ray-grass (*Lolium* spp.) ou les fétuques (*Festuca* spp.). Les prairies naturelles sont un ensemble multi-espèces généralement dominé par les graminées, mais incluant aussi des légumineuses (Fabacées) et autres dicotylédones (plantes diverses). Par la suite et en absence d'indication contraire, le terme herbe sera utilisé pour décrire l'ensemble regroupant « graminées-légumineuses ». Du fait de leur prédominance dans la plupart des prairies et des systèmes fourragers actuels (ANSQUER *et al.* 2004), la majorité des outils de suivi de gestion du pâturage sont basés sur la dynamique (phénologie, productive, etc) des graminées. Ce sont donc les mécanismes de la croissance des graminées que nous allons détailler dans un premier temps.

Croissance aérienne générale des graminées (LAFARGE et DURAND 2011).



Chez les graminées, la pousse aérienne élémentaire est appelée talle ou brin. On distingue le brin-maître ou talle principale (TP) issu de la germination d'un embryon. La Figure 15 présente une dissection d'une talle principale.

① Le brin est en fait constitué de plusieurs feuilles (F) dont les parties basales ou gaines sont enroulées et emboîtées les unes sur les autres, formant une pseudo-tige. La tige au sens strict est très réduite mais assure les échanges et l'équilibre des ressources, et porte la zone méristématique (de croissance) ou apex.

Les feuilles sont également constituées d'une ligule et d'un limbe. Les feuilles adultes sont pleinement déployées : gaine fendue, limbe déroulé et formant un angle net avec la gaine (F6). Ce sont les feuilles les plus emboîtantes (dont la gaine est le plus à l'extérieur de la pseudo-tige).

② Les feuilles successives se font face (F6 et F7).

③ Le limbe de la feuille suivante (F8) n'est pas encore déployé, ni sa ligule marquée.

④ Mais on retrouve à l'intérieur de sa gaine la feuille suivante (F9) en début de croissance.

⑤ Les structures portant les feuilles ou les racines sont appelées phytomères (un par feuille), issus de l'apex. Une talle comporte 2 phytomères en début de croissance (feuilles qui doivent être engainées) et 2 à 5 phytomères portant les feuilles adultes.

Figure 15 - Dissection d'un brin d'herbe, d'après GILLET (1980) et LAFARGE et DURAND (2011)

Les phytomères sont issus des *primordia* émises par l'apex. On appelle plastochrone, le délai entre l'émission de deux *primordia*, et phyllochrone le délai entre l'émission de deux feuilles successives. Chez les graminées, le plastochrone et le phyllochrone n'ont pas la même temporalité, contrairement aux dicotylédones. Le phyllochrone est dépendant de la température, et en-dessous d'un seuil ou zéro de végétation, il est stoppé. Il est régulier en temps thermique (exprimé en somme de température ou degré-jours, °C/j), en dehors des périodes d'arrêts de croissance. À chaque fois qu'une nouvelle feuille émerge, le programme de croissance qui affecte 4 phytomères se déplace vers le haut d'un phytomère (le phytomère de la feuille la plus vieille n'est alors plus intégré dans le programme de croissance). Le nombre de feuilles présent sur une talle en croissance est plutôt constant et fonction de l'espèce. En effet, les feuilles les plus anciennes entrent en sénescence après un certain nombre de jours. Il y a d'abord une dégradation de la chlorophylle (la feuille perd sa couleur verte), puis un

dessèchement des tissus. Ce phénomène démarre à la pointe du limbe de la feuille la plus ancienne, et gagne progressivement l'ensemble de cette feuille.

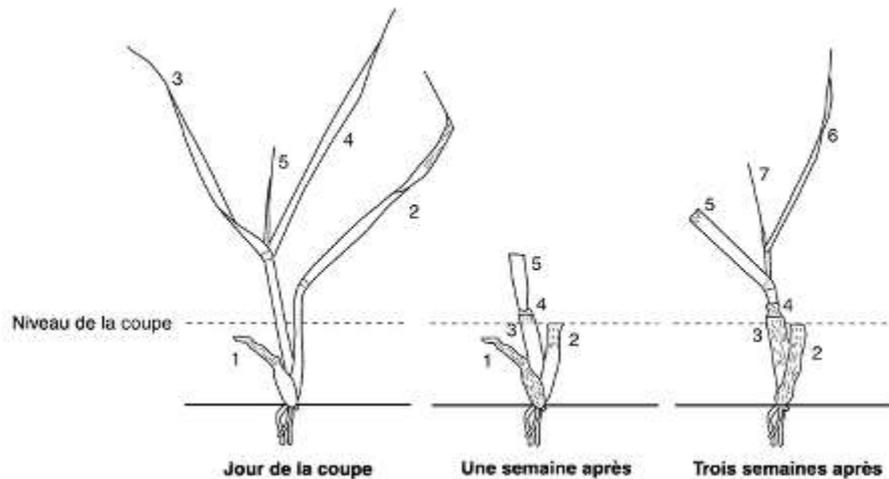
La longueur de la gaine d'une feuille va être déterminée par les signaux lumineux d'ombrage-voisinage, c'est-à-dire son environnement (densité de peuplement, présence d'autres plantes). En revanche, la croissance en longueur du limbe est limitée par les ressources disponibles (sucres, azote). La croissance de la talle est stoppée par la chute de la température sous le zéro de végétation, en cas de sécheresse ou de limitations des ressources ; dans ce cas chaque feuille est « figée » au stade de croissance où elle était. Des phénomènes de dormance sont également observés en saison estivale (après la floraison) et hivernale. En cas de dormance, les feuilles déjà en croissance poursuivent celles-ci, mais il n'y a plus de recrutement de nouveau phytomère tant que l'état de dormance n'est pas levé. C'est un nouveau phyllochorme qui se met en place, non synchronisé avec celui en pré-dormance.

Lorsque la talle principale a plusieurs feuilles, des talles filles vont se développer à partir de la talle principale. Les talles filles vont à leur tour émettre des feuilles, et peuvent également se ramifier. Une structure complexe talle principale-talles filles se construit alors au rythme des différents phyllochrones, c'est le phénomène de tallage. Le plateau de tallage correspond à l'empilement de nœuds rapprochés porteurs de talles successives.

Généralement, les talles de la saison précédente deviennent reproductrices, avec la transformation du méristème apical en ébauche d'inflorescence. La plupart des espèces présente une période de reproduction courte au printemps ou en été. Mais pour les espèces remontantes le passage de talles à l'état reproducteur peut avoir lieu plusieurs fois, en plus de la saison de reproduction proprement définie. Les entrenœuds vont s'allonger donnant une impression que la talle « monte », prévenant de l'émergence de l'inflorescence. Les ébauches foliaires ne se forment plus sur les phytomères, et les *primordia* d'épillets apparaissent. La talle reproductrice termine sa croissance par l'apparition de l'inflorescence (épi, panicule), on parle d'épiaison.

Que se passe-t-il en cas de coupe ? Chez les graminées, la coupe franche et nette ne stoppe pas l'allongement d'une jeune feuille si elle concerne sa partie distale plus âgée (GILLET 1980). Lors d'une coupe par les animaux, les jeunes feuilles sont également confrontées à des contraintes physiques : « les animaux tirent sur les feuilles ». Mais du fait de leur structure engainée, les jeunes feuilles sont capables de résister à des tractions brusques par les herbivores, évitant une rupture au niveau de la zone de croissance à la base (plus fragile en théorie) (GILLET 1980). Une description de la croissance après coupe de talle végétative est présentée Figure 16.

La repousse entraîne une mobilisation des réserves de la plante accumulées dans les organes de stockage restants après la coupe (AVICE *et al.* 2001). De plus, si la hauteur de coupe est basse, des organes de stockage peuvent également être soustraits amputant le niveau de ressources pouvant être remobilisées (AVICE *et al.* 2001). Chez certaines espèces comme le ray-grass anglais (*Lolium perenne*) présentant un faible niveau initial de réserves azotées, on peut constater une augmentation de l'absorption de l'azote minéral après la coupe (AVICE *et al.* 2001).



À gauche — Une talle à 3 feuilles adultes et une feuille émergente (5 sur le dessin) juste avant qu'elle ne soit broutée dans la zone des gaines des feuilles adultes (l'animal emporte près des deux tiers de la hauteur des parties aériennes de la plante). La coupe ou l'arrachement supprimera tous les limbes adultes, une partie des gaines, mais seulement la pointe de la feuille émergente.

Au centre — Quelques jours après, les gaines des feuilles adultes coupées ont commencé à se nécroser. Tandis que la gaine de la feuille 4 a achevé son allongement, le limbe de la feuille 5 l'a poursuivi. Cette feuille a émergé et reconstitué immédiatement une surface photosynthétisante. La vitesse d'allongement n'a pas été durablement modifiée par le broutage.

À droite — Plus tard, la feuille 5 est devenue pleinement adulte après l'émergence de sa ligule et du haut de sa gaine juste au-dessus des gaines coupées des feuilles plus âgées. Son limbe, amputé du tronçon prélevé par le broutage, est encore vert. Des feuilles plus jeunes ont émergé.

Figure 16 - Exemple de feuilles adultes et de feuille émergente avant et après coupe ou un broutage d'après GILLET (1980); LAFARGE et DURAND (2011)

Lorsque la coupe s'effectue sur une talle reproductrice d'une graminée d'autres paramètres sont à prendre en considération. Le « stade épi à 10 cm » est conventionnellement usité pour décrire le moment où les futurs épis (ou les apex) atteignent dans leur majorité une hauteur suffisante pour être éventuellement coupés ; une coupe avant ce stade correspond au « déprimage », après à l' « étêtage » (GILLET 1981). La hauteur atteinte par l'épi en formation au moment de la coupe va conditionner une repousse reproductrice ou végétative (ANSQUER *et al.* 2004). En effet, si l'apex est coupé, la talle meurt et le « tallage repart de la base » (GILLET 1981). Une coupe des talles reproductrices peut également profiter aux autres talles par une réallocation des ressources des talles reproductrices vers les talles végétatives filles (LAFARGE et DURAND 2011). La repousse végétative ou feuillue est alors favorisée pour les espèces non remontantes. Le déprimage ne compromet pas l'épiaison (la repousse est dite reproductrice), mais les tiges seront plus courtes (GILLET 1980). Le déprimage permet de faire consommer une herbe feuillue qui ne participerait pas au rendement d'une coupe ultérieure dû au phénomène de sénescence des feuilles. Il est aussi utilisé afin de mieux distribuer les travaux de fenaison dans le temps, ou bien de parer à des problèmes d'accès au pâturage en début de printemps.

Le prélèvement des feuilles chez les dicotylédones fourragères engendre également une mobilisation des réserves de la plante afin de renouveler la surface foliaire (AVICE *et al.* 2001). La fixation symbiotique et l'absorption de l'azote chez les légumineuses sont également réduites par le déficit de substrat carboné consécutif à la réduction de la photosynthèse (AVICE *et al.* 2001). Néanmoins, les méristèmes apicaux des dicotylédones sont placés aux extrémités des axes et non à leur base comme c'est le cas pour les graminées. Ils sont donc systématiquement éliminés en cas de coupe (LAFARGE et DURAND 2011) sauf pour les espèces

à port rampant comme le trèfle blanc. Lorsque les méristèmes apicaux sont éliminés, il y a nécessité du démarrage de bourgeons latents pénalisant d'autant plus la vitesse de redémarrage (SCHNEIDER et HUYGHE 2015).

Evolution de la vitesse de croissance. La croissance des espèces prairiales est faible en fin d'hiver/début de printemps (voir Figure 17), les températures étant encore basses. Puisqu'il n'y a que peu de feuilles, elle nécessite la mobilisation des réserves carbonées et azotées de la plante (PROGRAMME H&F CENTRE 2014). La vitesse de croissance augmente par la suite (voir Figure 17) avec les températures et l'allongement de la photopériode. Une fois que le nombre de feuilles a augmenté, et donc la surface foliaire, la plante photo-synthétise plus de ressources (GILLET 1981). Mais il existe en effet un seuil au-delà duquel l'augmentation de la surface foliaire n'augmente plus la capacité de photosynthèse, notamment par la diminution de la capacité d'interception (ombrage) et d'efficacité des feuilles les plus anciennes (WHITE et WOLF 2009). En amont de la floraison, lorsque la pousse est reproductive, la croissance ralentit puisque la plante mobilise ses ressources pour les orienter vers les fleurs et futures graines (LAFARGE et DURAND 2011), ainsi qu'à la mise en réserve. L'été est une période de stress hydrique et de températures élevées ; une partie des plantes est en dormance pendant la période estivale (LAFARGE et DURAND 2011). Une timide relance de la croissance peut être observée à l'automne avant la baisse des températures et de la durée de la photopériode.

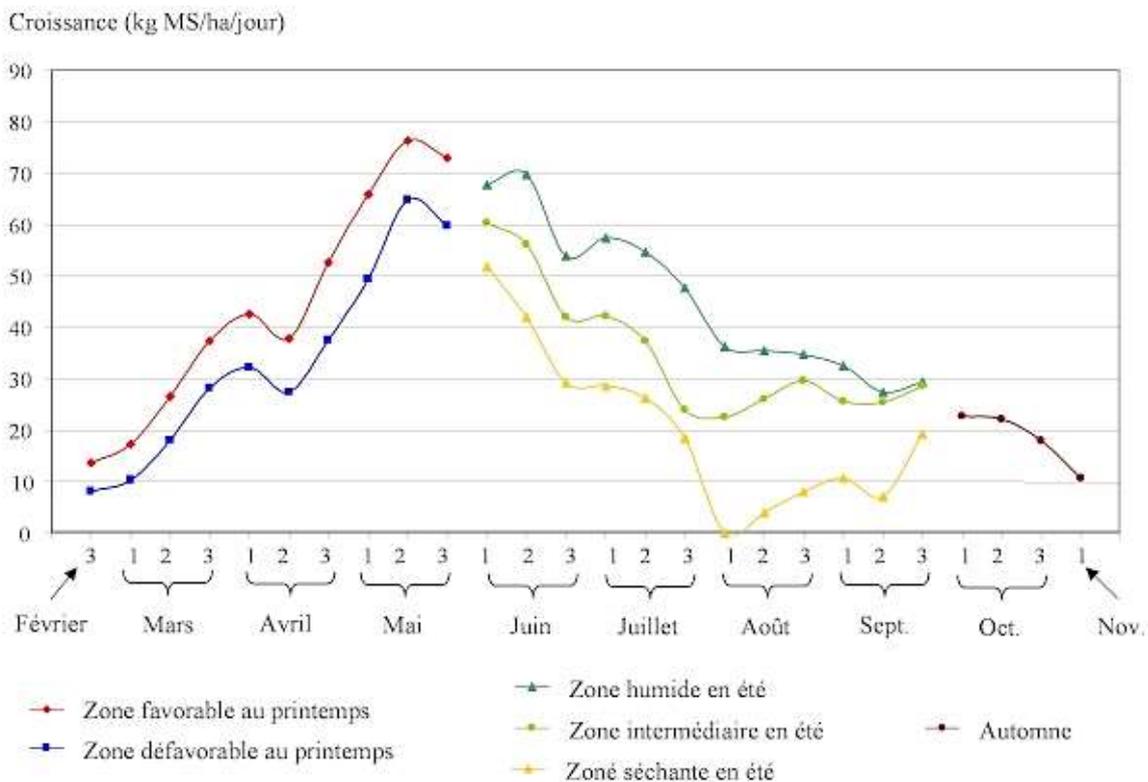


Figure 17 - Croissance de l'herbe en Bretagne selon la zone et la période (source : Pâture Plus et GIS Agrotransfert Bretagne)

1.2. Evolution de la valeur nutritive

A partir de la relance printanière de la croissance de l'herbe jusqu'à l'hiver suivant, et rapporté à l'ensemble de la plante, on observe au cours du temps une diminution de la quantité d'azote et de minéraux, ainsi que de la digestibilité, alors que les taux de matière sèche et de fibres augmentent (voir Figure 18). Le taux de protéines brutes, mais également la digestibilité

diminuent au cours de la campagne tant pour les feuilles que les tiges, les légumineuses et les graminées, mais à des rythmes différents (MOWAT *et al.* 1965). La valeur alimentaire des légumineuses est plus élevée (taux protéiques élevées, paroi végétale peu épaisse) mais baisse également moins vite que celles des graminées (MOWAT *et al.* 1965; SHIPLEY 1999; DELAGARDE et PEYRAUD 2013). La digestibilité des tiges de graminées est initialement plus importante que celle des feuilles mais chute fortement avec la lignification des tissus structuraux (MOWAT *et al.* 1965; DURU *et al.* 2008; BAUMONT *et al.* 2009; AGABRIEL 2010).

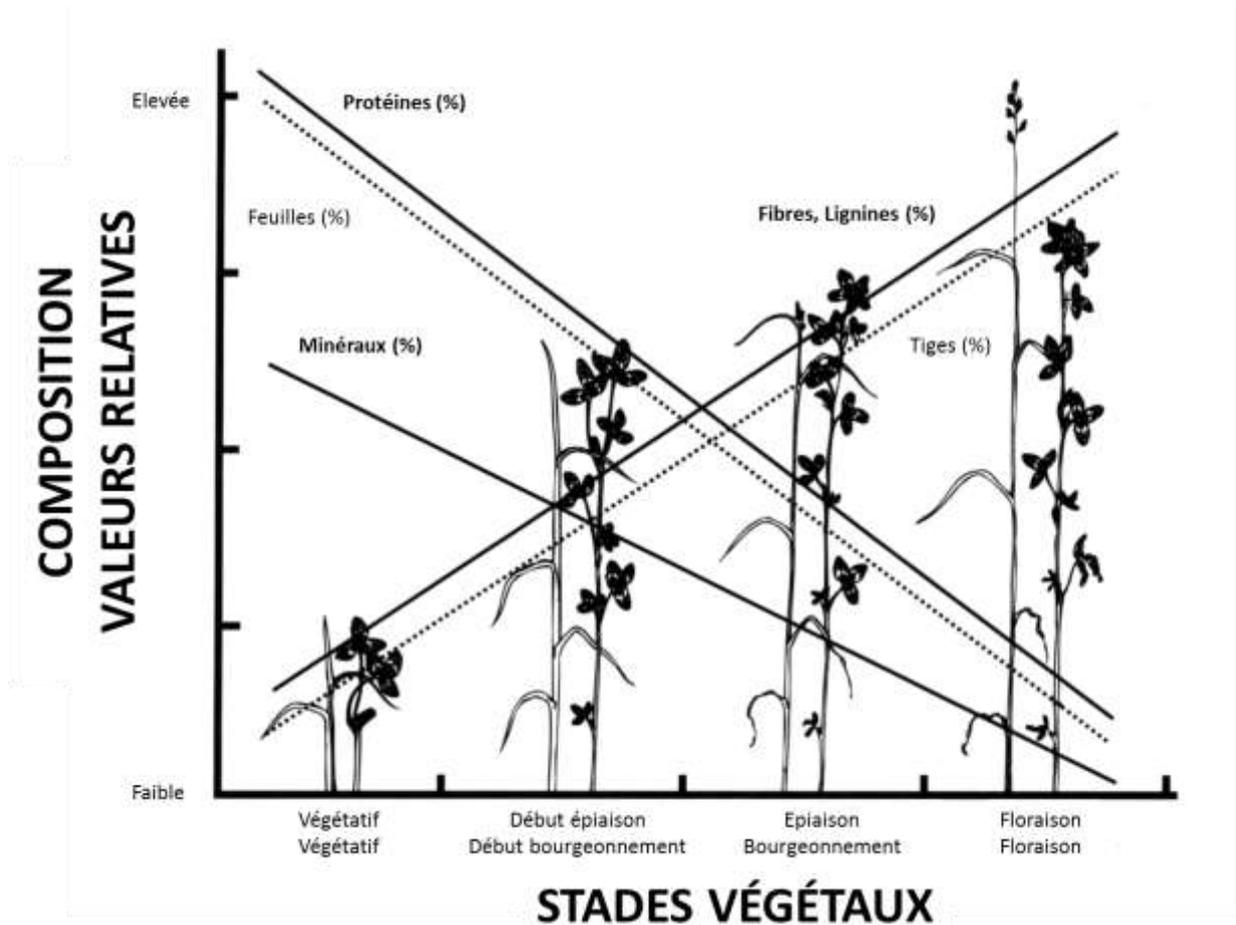


Figure 18 - Evolution de la composition relative des graminées et légumineuses selon leur stade d'après WHITE et WOLF (2009)

Pour DURU *et al.* (2008), deux processus vont conditionner la diminution de la digestibilité d'un couvert de graminées pendant la phase végétative :

- la croissance qui détermine la diminution de la part du compartiment métabolique dans la biomasse totale par l'augmentation des tissus de soutien, qui sont moins digestibles ;
- la sénescence des feuilles et des tiges qui se traduit par une diminution de la digestibilité du compartiment structural.

Au cours de la phase reproductrice des légumineuses et des graminées, puisque les tiges vont s'allonger et l'émission des feuilles va stagner, la proportion de feuilles par rapport à la plante entière va diminuer (SCHNEIDER et HUYGHE 2015). Or les feuilles sont plus riches en protéines brutes que les tiges tant chez les légumineuses que chez les graminées (MOWAT *et al.* 1965). De plus, les tiges plus âgées contiennent des taux plus importants de fibres, et notamment de lignines, que les feuilles (MOWAT *et al.* 1965; LEMAIRE et ALLIRAND 1993). A l'échelle d'une plante, le rapport Feuilles/Tiges détermine donc sa qualité nutritive.

Tout comme la croissance de la plante et sa différenciation, le vieillissement des tissus est conditionné par la vitesse de développement en fonction du temps thermique (DURU *et al.* 2008) et les cycles d'utilisation de l'herbe au pâturage. L'âge thermique d'une plante dans un cycle de production donné est donc utile pour évaluer sa valeur nutritive (BAUMONT *et al.* 2009).

Le maintien des plantes à un âge plus jeune, lorsque la qualité nutritive est plus élevée, est à la base de la gestion du pâturage pour les ruminants (WHITE et WOLF 2009). Néanmoins, un déséquilibre entre protéines digestibles et fibres peut être défavorable à la santé des lapins (GIDENNE et ROINSARD 2012a) et nécessite une adaptation du pâturage.

1.3. Les différents types de système pâturant

Au cours du pâturage, les prairies sont soumises à des cycles successifs de pousse et de repousse. Si le temps de repousse est suffisamment long, la plante est à même d'accumuler suffisamment de ressources carbonées et azotées pour rejoindre le niveau de base (si il n'y avait pas eu de coupe) (AVICE *et al.* 2001). L'enjeu du pâturage est d'une part de prélever du fourrage lorsque les réserves de la plante sont suffisantes et de permettre le renouvellement de ces réserves avant le prochain prélèvement (WHITE et WOLF 2009), et d'autre part de faire correspondre l'offre en herbe en termes de quantité et de qualité avec les besoins nutritionnels des animaux.

Les modalités d'exploitation d'un pâturage peuvent être caractérisées par deux paramètres principaux : la hauteur de coupe et la durée de repousse (AVICE *et al.* 2001). La hauteur de coupe va conditionner la surface foliaire résiduelle, la taille résiduelle des organes de réserve carbonées et azotées, le prélèvement ou non des méristèmes apicaux (AVICE *et al.* 2001). Alors que la durée de repousse va conditionner l'architecture du couvert avant la coupe suivante, le niveau de réserves azotées et carbonées, le nombre, la taille et l'état (vert ou sénescant) des différents organes aériens (AVICE *et al.* 2001), qui pourra varier selon les espèces végétales.

Parmi la diversité de pratiques, on distingue deux grands types d'organisation du pâturage (LERAY *et al.* 2017) : rationné (tournant et apparentés) ou continu (libre).

1.3.1. Pâturage rationné

Ce type d'organisation repose sur les principes suivants récapitulés par LERAY *et al.* (2017) :

- respect du temps de repos (durée de la repousse) qui est variable selon les espèces végétales et la saison ;
- respect d'un temps de présence maximum sur une parcelle afin que les animaux ne consomment pas les premières repousses ;
- mise en adéquation des besoins alimentaires des animaux et de la production des prairies (quantité et qualité) : par exemple la prairie de meilleure qualité sera réservée aux vaches laitières en production, ou aux juments allaitantes (COLLAS *et al.* 2014). Mais plus les animaux restent sur une parcelle, et plus leurs performances baissent (DELAGARDE *et al.* 2001; LERAY *et al.* 2017) car la quantité d'herbe offerte accessible et de bonne qualité diminue.

Afin de piloter le pâturage, des repères principalement basés sur la physiologie des graminées sont employés : entrée au stade 3 feuilles (pâturage avant l'épiaison) - sortie dès l'attaque des gaines pour les graminées (LERAY *et al.* 2017). L'entrée au stade 3 feuilles permet de s'assurer de faire pâturer une herbe feuillue avant qu'une des feuilles ne soient rentrée en sénescence. Le repère de l'attaque des gaines est un moyen d'estimer que les animaux ne pâturent pas trop bas atteignant les organes de réserves des plantes. A ces deux stades s'ajoute le stade épi à 10 cm, qui va estimer le risque que les animaux coupent ou non l'apex des graminées

ce qui conditionne une repousse végétative ou reproductrice. Afin de simplifier la prise de décision quant à l'entrée et à la sortie d'une parcelle, des référentiels sur les hauteurs de l'herbe, ont été développés, se basant sur le principe que les hauteurs d'herbe sont en adéquation avec ces stades et donc en lien avec la qualité nutritionnelle.

On distingue plusieurs sous-types d'organisation qui permettent d'adapter la stratégie de l'éleveur, aux contraintes de l'exploitation et des parcelles : pâturage tournant au sens strict, pâturage au fil, pâturage dynamique (LERAY *et al.* 2017). Pour les parcelles on peut noter des contraintes d'accessibilité (chemins et eau), de mécanisation (possibilité de faire entrer une machine selon le dénivelé par exemple) et d'exposition au soleil (qui conditionnera l'accès à la lumière, et donc la croissance des plantes), mais aussi des variations de la composition en espèces végétales. La taille des parcelles doit être aussi adaptée à l'activité locomotrice (supérieures chez les équidés par rapport aux bovidés par exemple), et aux particularités comportementales des animaux (taille des groupes sociaux, risque d'agressivité) (LERAY *et al.* 2017).

Dans le cas du pâturage tournant (au sens strict), les animaux restent 3 à 5 jours sur une même parcelle. Le pâturage tournant dynamique, consiste à faire changer les animaux de parcelle plus souvent et jusqu'à 2-3 fois par jour (LERAY *et al.* 2017). Le pâturage au fil a lieu sur une parcelle dont les délimitations sont modulables par le déplacement de clôtures mobiles. L'ajout d'un fil « avant » permet de renouveler une partie de l'herbe tous les jours tout en permettant une exploitation des zones précédemment ouvertes (LERAY *et al.* 2017). L'ajout éventuel d'un fil « arrière » quelques jours après l'entrée sur la parcelle permet d'éviter que les animaux retournent dans une zone où des premières repousses peuvent émerger (LERAY *et al.* 2017).

Le pâturage de lapins en cages-mobiles s'apparente au pâturage tournant dynamique, l'emplacement de la cage définissant la surface journalière offerte aux lapins. En théorie, il est possible de déplacer la cage plusieurs fois par jour, mais cela augmente le temps et la pénibilité du travail de l'éleveur.

1.3.2. Pâturage continu

Le temps de séjour des animaux sur une parcelle est plus long et les parcelles sont plus grandes qu'en pâturage rationné. Le pâturage libre est qualifié d'intensif pour des systèmes où la fertilisation est soutenue, sinon de pâturage libre ou continu (éventuellement de parcours pour les petits ruminants) (LERAY *et al.* 2017). L'utilisation de parc pour le pâturage de lapins est une forme de pâturage continu.

Lors d'un pâturage continu, la surface foliaire risque d'être toujours réduite, ne permettant pas de renouveler les réserves de la plante (WHITE et WOLF 2009). Néanmoins, sous le coup de coupes répétées, la structure des graminées se modifie : il y a plus de talles mais celles-ci sont plus petites et plus étalées (GILLET 1981). Cette modification a pour conséquence une captation différente de la lumière, moins efficace que pour une structure avec des talles hautes et dressées (voir Figure 19), et une croissance ralentie (GILLET 1981) en dehors de la période de phase de croissance active au printemps (GASTAL et LEMAIRE 2015; LERAY *et al.* 2017).

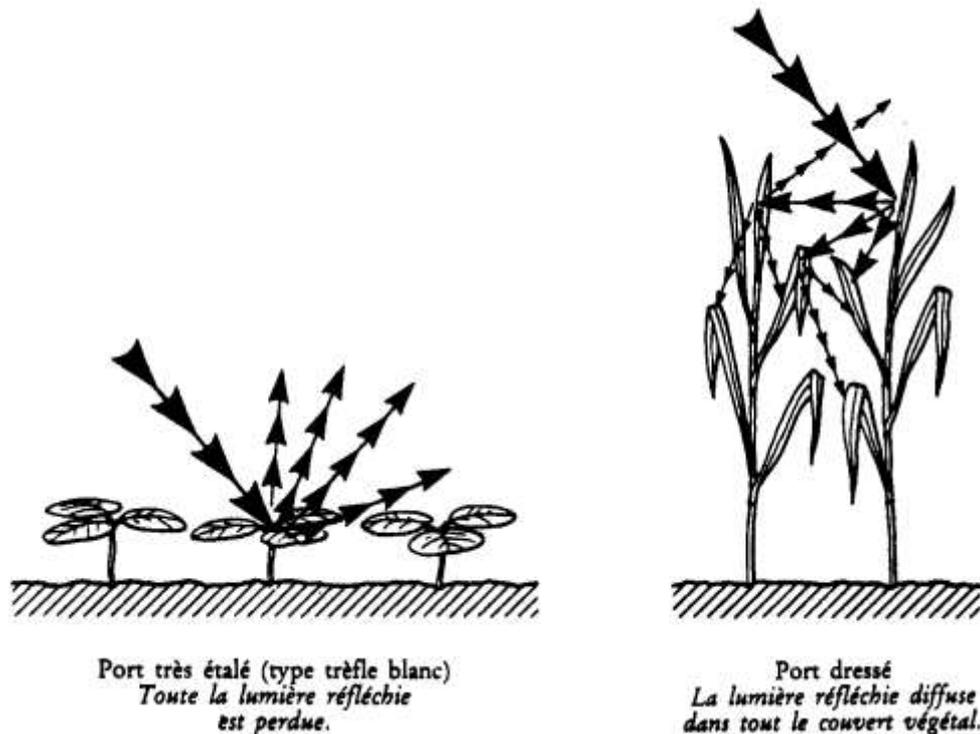


Figure 19 - Action du port de la plante sur la répartition de la lumière, d'après Gillet (1981)

Une des limites du pâturage continu est liée aux risques de surpâturage et de sous-pâturage au sein d'une même parcelle mais sur des zones différentes (LERAY *et al.* 2017). Mais des gestions inadéquates du pâturage tournant peuvent aussi amener à ces situations.

1.3.3. Conséquences du surpâturage et sous-pâturage sur la production d'herbe

Un surpâturage peut amener aux prélèvements des méristèmes apicaux mais aussi des organes de réserves carbonées ou azotées ainsi que la mise à nu d'une partie du couvert végétal, parce que les animaux ont pâturé trop bas longtemps ou avec un chargement trop élevé. Les conséquences négatives du surpâturage peuvent être aussi liées à des pressions mécaniques sur l'herbe plus fortes (piétinement, animaux qui « tirent » plus sur les feuilles), ou à un recouvrement plus important de l'herbe par les déjections animales (par des vaches notamment) en cas de chargement important (GILLET 1981).

Le sous-pâturage peut être la résultante d'un temps de repos (durée de la repousse) trop long ou bien d'un chargement animal trop faible, qui va entraîner une sous-utilisation de l'herbe (GILLET 1981). La vitesse de croissance de l'herbe est réduite et pénalise la productivité annuelle à l'hectare (GILLET 1981). De plus, les plantes trop hautes peuvent aussi se coucher (verse) et s'altérer, les vieilles feuilles vont mourir et s'accumuler, favorisant l'apparition de maladies végétales (GILLET 1981). Un chargement trop faible peut aussi altérer la qualité de la prairie, car les animaux laisseront « monter » et se développer une grande proportion de talles reproductrices (GILLET 1981) et donc de tiges de qualité nutritionnelle inférieure.

Le passage d'un second troupeau pouvant pâture plus bas, ou bien avec des besoins réduits « forcés » à consommer l'herbe de moins bonne qualité, peut être envisagé afin d'éviter le sous-pâturage et de maximiser la production (OSORO *et al.* 2016). Dans les parcelles mécanisables, une coupe mécanique permet également de rattraper les conséquences d'un sous-pâturage. De plus, si elle est raisonnée la fauche permet de stocker du fourrage. Une des contraintes d'associer un autre troupeau d'herbivores ou une fauche sur des parcelles

utilisées en parcs pour des lapins d'élevage est l'accès à celles-ci les parcelles étant petites et grillagées. La présence de cages-mobiles peut également empêcher la mécanisation des parcelles. Il est au contraire relativement plus aisé de faire pâturer un troupeau d'ovins dans une parcelle avec des cages-mobiles (ARDEPAL 2007).

1.4. Facteurs influençant l'ingestion au pâturage

L'ingestion peut être exprimée en g de matière fraîche, sèche ou organique pour un animal, ou bien rapportée au poids vif (kg PV) ou au poids métabolique (kg PM ou kg^{0.75}). DECRUYENAERE *et al.* (2009) rappellent que l'expression en poids métabolique serait à réserver à des fourrages de bonne qualité pour lesquelles l'ingestion (maximale) est liée à des mécanismes physiologiques plutôt que d'encombrement du tractus digestif.

La capacité d'ingestion est définie comme « la quantité maximale d'un aliment donné qu'un animal peut ingérer ; elle se mesure en kg de matière sèche volontairement ingérée » (MEYER 2017). Elle dépend chez les ruminants du volume du rumen et du réseau, et varie avec l'espèce, la taille, et le stade physiologique. Chez le lapin, l'encombrement de l'estomac est probablement un facteur déterminant de l'ingestion volontaire, lorsque l'aliment contient moins de 9 MJ d'ED/kg (voir Chapitre II).

L'unité d'encombrement est « relative à l'ingestibilité d'un aliment ou à la capacité d'ingestion de l'animal » (MEYER 2017), et utilisée pour déterminer l'encombrement d'un fourrage dans le tractus digestif d'un ruminant. Elle est établie à partir de la comparaison avec un aliment de référence qui est une bonne herbe de pâturage : 15 % de matières azotées, 25 % de cellulose brute, 77 % de digestibilité de la matière organique (AGABRIEL 2010). 1 UE correspond à 1 kg de matière sèche d'herbe jeune.

La régulation de l'ingestion chez les animaux est en grande partie liée à un contrôle nutritionnel impliquant le système digestif et les organes périphériques, piloté par le système nerveux central, par l'intermédiaire de métabolites et d'hormones. Mais une partie du niveau d'ingestion est liée à la disponibilité des ressources alimentaires, et à l'état sanitaire des animaux (cf. Chapitre II). Ne seront présentés ici que les facteurs liés à la disponibilité des ressources alimentaires au pâturage.

1.4.1. Influence de la disponibilité en fourrages et concentrés

La relation entre la disponibilité d'herbe et l'ingestion au pâturage est d'autant plus importante que les quantités disponibles sont faibles (DELAGARDE *et al.* 2001). Au contraire lorsque la quantité disponible est élevée, une stagnation de l'ingestion est observée liée à la mise en place de régulation nutritionnelle (DELAGARDE *et al.* 2001)(voir Figure 20).

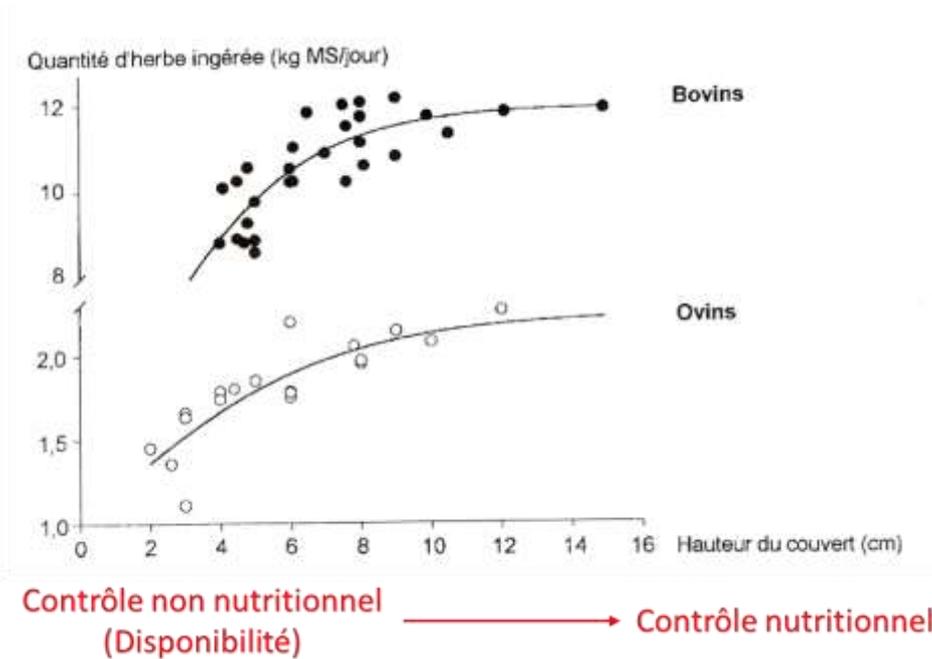


Figure 20 - Relation entre la hauteur du couvert végétal et la quantité d'herbe ingérée chez les ovins (O) et les bovins (●) en pâturage continu, d'après DELAGARDE *et al.* (2001)

C'est pour les vaches laitières que cette relation est la plus décrite. DELAGARDE *et al.* (2001) ont montré une relation de type exponentiel décroissant entre la quantité totale d'herbe offerte mesurée au ras du sol et la quantité d'herbe ingérée, par un travail de méta-analyse. Les vaches consomment entre 30 et 70% de l'herbe offerte. Les auteurs indiquent de plus que l'asymptote obtenue est proche de la capacité d'ingestion des vaches laitières en milieu de lactation. Une relation entre l'ingestion et la disponibilité a été également mise en évidence pour d'autres herbivores [ovins (DELAGARDE *et al.* 2001), lapins (SHORT 1985; MARTIN *et al.* 2016)].

La gestion du pâturage peut entraîner une restriction des quantités offertes afin de limiter les risques de sous-pâturage. Les capacités d'ingestion des animaux ne sont donc pas toujours comblées comme cela pourrait être le cas par la distribution de l'alimentation en bâtiments (DELAGARDE *et al.* 2001). Il en résulte que la capacité de production (croissance, lait, laine) ramenée à l'animal dans des systèmes tout herbe peut être limitée, sauf dans les situations où l'herbe offerte aux animaux est de très bonne qualité nutritionnelle (DELAGARDE et PEYRAUD 2013). La complémentation au pâturage est alors utilisée notamment pour des animaux à forts besoins (jeunes en croissance, animaux laitiers forts producteurs) dont on souhaite maximiser le potentiel individuel, et permet de compléter ou pallier une carence nutritive de l'herbe (DELAGARDE *et al.* 2001). Néanmoins pour des animaux avec des besoins plus faibles, ou dans des systèmes où l'objectif n'est pas de maximiser la production à l'échelle de l'animal, la complémentation n'est pas nécessaire (COLLAS *et al.* 2014), ni utilisée, sauf si la production d'herbe ne permet pas de satisfaire les besoins d'entretien des animaux ou en cas de pénurie (DELAGARDE *et al.* 2001; DELAGARDE et PEYRAUD 2013).

La complémentation des lapins au pâturage est une pratique courante. Même avec une complémentation rationnée, l'herbe peut représenter moins de 50% de l'ingestion totale (MARTIN *et al.* 2016). Une des premières raisons du fort niveau de complémentation est la méconnaissance des besoins d'entretien et de croissance pour des lapins au pâturage, puisque les références à ce sujet sont établies pour les lapins issus d'une sélection importante et élevés dans des conditions maîtrisées, ou bien pour des lapins sauvages adultes (voir

Chapitre I, 1.1). D'autre part, l'apport de foin permet de réduire l'apparition de troubles digestifs chez les lapins (4.1.Alimentation). L'apport d'aliment complet granulé ou de méteil (mélange de céréales) permet de plus d'accroître la vitesse de croissance. L'absence de référentiel sur ce sujet ne permet pas de définir des stratégies précises d'alimentation.

On définit le taux de substitution comme la quantité de MS d'herbe ingérée en moins par kg MS de complément ingéré en plus. Ce taux varie entre 0 où l'additivité est totale, c'est-à-dire que les quantités maximales d'ingestion de l'aliment A et B s'additionnent, et 1 où il y a une substitution totale de l'aliment A par l'aliment B. Le taux de substitution herbe - fourrage est plus élevé que pour la substitution herbe - concentrés chez les ruminants, de par la valeur d'encombrement du tractus digestif élevée des fourrages (DELAGARDE *et al.* 2001).

Des essais comparant l'ingestion d'animaux sur des prairies mono-spécifiques (graminées, légumineuses) ou bien composées de 2 espèces végétales (graminées/graminées, graminées/légumineuses) ou plus ont montré que l'ingestion était supérieure lorsque les animaux se voyaient offrir un choix (DUMONT *et al.* 2007; GINANE *et al.* 2008) : +14% pour une association ray-grass/fétuque avec des brebis taries (CORTES *et al.* 2005) par exemple. Les herbivores ont également des préférences alimentaires.

1.4.2. Préférences alimentaires au pâturage

Les différentes études reportées par GINANE *et al.* (2008) avec des ovidés, bovidés et équidés, à faible ou fort niveau de production indiquent que les herbivores sélectionnent préférentiellement l'herbe végétative, et qu'ils s'adaptent afin de maintenir son ingestion lorsque l'accessibilité baisse : en augmentant le nombre de bouchées lorsque la taille de celles-ci se réduisent sur des couverts bas par exemple (FLEURANCE *et al.* 2005). Ils sont également capables au pâturage d'augmenter leurs préférences pour des fourrages de moins bonne qualité lorsque l'accessibilité aux fourrages de meilleure qualité diminue (EDOUARD *et al.* 2008). Les herbivores seraient donc capables d'appréhender la notion de qualité et de quantité de fourrages disponibles (CATANESE *et al.* 2015).

Les préférences alimentaires de l'animal sont également liées aux caractéristiques non nutritionnelles des fourrages : comme la flaveur, l'apparence, la texture. Mais les herbivores sont aussi capables d'associer à une prise alimentaire une conséquence négative ou positive (DECRUYENAERE *et al.* 2009). A l'apprentissage individuel s'ajoute aussi les processus d'apprentissage par la mère qui sont essentiels au début de la vie des jeunes herbivores et par les pairs (DUMONT *et al.* 2001; DECRUYENAERE *et al.* 2009). Il existe également des variations liées à la hiérarchie dominant-dominé qui s'exacerbent lorsque les ressources alimentaires sont rares (DUMONT *et al.* 2001).

Le gabarit de l'animal et la forme de sa mâchoire sont autant de facteurs qui peuvent entraver ou favoriser les préférences alimentaires. Ainsi les jeunes bovins de plus petit format sont capables d'atteindre des végétaux plus bas que des vaches adultes ; les petits ruminants sont plus aptes à trier de par la forme de leurs mâchoires que les bovins qui sont contraints et prélèvent des grandes bouchées (PRACHE et PEYRAUD 1997) . Les herbivores à comportement « intermédiaires cueilleurs », comme les caprins, possèdent des fonctions liées aux glandes salivaires (protéines se fixant aux tannins) et au foie (propriétés de détoxification) plus développés que les herbivores brouteurs, comme les ovins, leur permettant de s'alimenter avec des plantes arbustives plus riches en composés potentiellement toxiques (SHIPLEY 1999). Le temps de passage des aliments est également plus long chez les ruminants que chez les monogastriques à fermentation caecale de même gabarit (vache vs cheval) (EDOUARD *et al.* 2008).

Ces variations sont également à rapprocher des besoins énergétiques des animaux et des phénomènes de régulation par l'encombrement du tractus digestif et du contrôle nutritionnel de l'ingestion. Ramené à leur poids respectif, les besoins énergétiques sont plus importants chez les animaux de plus petite taille. Ainsi le tri effectué par les petits ruminants leur permet de sélectionner des aliments plus énergétiques (DUMONT *et al.* 2001; DECRUYENAERE *et al.* 2009). Alors que de par la taille plus importante de son rumen, la vache est capable de digérer des fourrages très fibreux (DUMONT *et al.* 2001).

Le pâturage par les chevaux se caractérise par un maintien de zones d'herbe rase riche en protéines, et de zones de refus plus hautes de mauvaise qualité et contaminées par les déjections animales (FLEURANCE *et al.* 2007; FLEURANCE *et al.* 2016). Dans leur milieu naturel, les lapins de garenne sont également associés à des zones rases et riches en protéines autour de leurs terriers (WILLIAMS *et al.* 1974; LUSH *et al.* 2014), et à la sélection de végétaux avec une teneur azotée supérieure à la végétation environnante (MYERS et POOLE 1963; COOKE 2014). Alors que pour les ruminants, il semblerait que la teneur en azote n'influe pas sur leur ingestion tant que la fraction dégradable est suffisante pour favoriser l'activité microbienne (DELAGARDE *et al.* 2001).

L'ingestion de légumineuses est généralement plus élevée que celle des graminées. Pour les bovins et ovins, où l'ingestion de trèfle blanc a été étudiée en association avec des graminées, cela pourrait être dû à une facilité de préhension de cette espèce (DUMONT *et al.* 2007; DELAGARDE et PEYRAUD 2013), qui seraient commune avec toutes les légumineuses (PEYRAUD et DELAGARDE 2011). Mais les légumineuses sont également plus faciles à réduire en particules fines, réduisant le temps nécessaire de mastication (SHIPLEY 1999; DECRUYENAERE *et al.* 2009). Néanmoins les chevaux semblent préférer les graminées et éviter les plantes diverses (FLEURANCE *et al.* 2016), alors que les ovins semblent préférer les plantes à fleurs (GINANE *et al.* 2008), ce qui n'est pas sans conséquence pour le maintien ou la maîtrise de certaines plantes dans une pâture à long terme.

Avec le degré d'extensification de l'organisation du pâturage, d'autres paramètres rentrent en compte dans la régulation de l'ingestion par les animaux, et l'hétérogénéité d'une prairie en terme de qualité et de quantité d'herbe augmente (DUMONT *et al.* 2001). Parmi ces paramètres on peut noter :

- la mémoire spatiale de distribution de la ressource (sites alimentaires) ;
- la capacité de perception (champs visuel, olfactif) ;
- la vitesse de déplacement ;
- l'évaluation du rapport cout/bénéfice d'un déplacement.

- 📌 La gestion du pâturage vise à assurer un équilibre entre la production de fourrage (sous forme pâturée ou conservée) et les besoins alimentaires des animaux à des fins de production (croissance, lait).
- 📌 Au cours du pâturage, les prairies sont soumises à des cycles successifs de pousse et de repousse. Le maintien des plantes à un âge plus jeune, lorsque la qualité nutritive est plus élevée, est à la base de la gestion du pâturage des ruminants. Les référentiels connus sont donc établis sur ce principe.
- 📌 Il existe une relation entre la disponibilité d'herbe et l'ingestion au pâturage, d'autant plus importante que les quantités disponibles sont faibles. A l'inverse, une stagnation de l'ingestion est observée liée à la mise en place de la régulation nutritionnelle lorsque les quantités disponibles sont élevées.

2. Gestion du parasitisme

2.1. Approche de la gestion du parasitisme

Le parasitisme a été longtemps géré par l'utilisation d'antiparasitaires à base de molécules de synthèse. Les anthelminthiques ont vocation à tuer les helminthes, et possèdent des spectres (nombre d'espèces parasitaires touchées) et modalités d'activités différentes selon leur composition chimique. Concernant les anticoccidiens, on peut distinguer deux classes selon qu'ils stoppent/inhibent le développement des stades intracellulaires des coccidies - coccidiostatiques -, ou bien qu'ils détruisent tous les stades de coccidies - coccidiocides (FVE 2016). D'après DUSZYNSKI et COUCH (2013), la plupart des coccidiostatiques n'agirait pas sur les stades gamontes, et elles ont donc un intérêt prophylactique plutôt que curatif. Une fois qu'une coccidiose est déclarée, les traitements sont peu efficaces (PAKANDL 2009). De plus, certaines molécules sont inefficaces face à certaines espèces de coccidies (ÇAM *et al.* 2008; PAKANDL 2009; PEEK et LANDMAN 2011).

Mais des phénomènes de résistance sont apparus conduisant à une révision de la stratégie de la lutte antiparasitaire dans les élevages au pâturage au cours des dernières décennies (STEAR *et al.* 2007; FRIC 2008). En élevages cynicoles, on constate également le développement de résistance à certaines molécules anticoccidiennes comme la robénidine chez certaines espèces (*E. magna*, *E. media* et *E. perforans*) qui nécessitent des ajustements dans la prise en charge des coccidies (LICOIS 2004; LICOIS 2010; VERECKEN *et al.* 2012).

Le passage de l'utilisation systématique d'antiparasitaires à la gestion raisonnée du parasitisme est une étape critique. L'apparition des résistances aux traitements et l'intensification de l'élevage ont compliqué cette transition (VERCRUYSSSE et DORNY 1999; MORGAN *et al.* 2013). Il ne s'agit plus d'éradiquer la population de parasites mais de trouver un équilibre entre l'hôte et les parasites, afin de stimuler son adaptation à l'environnement sans pénaliser la production et le bien-être des animaux (FRIC 2008). On peut définir la résilience comme la « capacité de l'hôte à maintenir un niveau de production inchangé, malgré une infestation ou une infection » (MEYER 2017). Alors que la résistance est définie comme la « capacité de l'hôte à réduire le nombre de parasites qui le colonisent » (MORENO-ROMIEUX *et al.* 2015).

2.2. Limiter la contamination de l'environnement

Un déséquilibre entre l'hôte et le parasite peut être obtenu lorsque la population parasitaire est trop importante. Il est donc nécessaire de limiter la contamination de l'environnement afin d'obtenir un niveau non pénalisant pour les animaux, mais qui permettent de stimuler leur défenses immunitaires.

2.2.1. Logement et Hygiène

Pour HENNEB et AISSI (2013), des conditions d'élevage défavorables ont eu une influence sur l'intensité et la persistance des oocystes dans l'environnement, entraînant également des excréments oocystales importantes des lapins, supérieures à 5 000 OPG. GONZALEZ-REDONDO *et al.* (2008) ont relevé les excréments les plus faibles dans les élevages cynicoles présentant les conditions d'hygiène les plus élevées, indépendamment des traitements anticoccidiens. Néanmoins OKUMU *et al.* (2014) n'ont pas relevé de différences entre la prévalence de coccidies et l'hygiène des 61 élevages cynicoles enquêtés. SARATSIIS *et al.* (2011) et DAUGSCHIES et NAJDROWSKI (2005) suggèrent que la qualité de la litière, et une bonne hygiène des agneaux et veaux, et de leur logement ainsi que de leur zone d'alimentation, permet de limiter le risque d'infections et de réduire le risque de coccidioses. Pour PEEK et LANDMAN

(2011) une litière humide ne serait pas favorable à la sporulation des coccidies aviaires, du fait de la présence d'ammoniaque et de bactéries, alors que des litières sèches serait en fait plus propice à la sporulation que ce qui est couramment admis.

FINZI et MARIANI (2011) évoque l'utilisation de cages-mobiles pour lapins, déposées sur un couvert herbagé et déplacées quotidiennement, afin de casser le cycle des coccidies. Dans ce système, l'herbe n'est pas pâturée ou très peu : l'herbe étant coupée au préalable afin de disposer la cage au sol. Ce système permet l'accès aux lapins à une zone propre (sans fèces) quotidiennement, la cage mobile ne présentant pas d'abri en bois. Les fèces des jeunes lapins sont réparties de façon dispersée, au contraire des lapins plus âgés pour lesquels les fèces sont regroupées dans une zone. De fait de jeunes lapins sont amenés à se contaminer et à contaminer leur environnement lors de leurs déplacements (FINZI et MARIANI 2011). En élevage AB, la désinfection à l'eau bouillante ou à la flamme reste possible et permettrait une lutte efficace contre les coccidies (COUDERT *et al.* 2007; CHAMBRE D'AGRICULTURE DE RHONE-ALPES 2015). Les nettoyages à l'eau non bouillantes sont déconseillés car ils engendrent une hygrométrie idéale pour la sporulation des oocystes d'après COUDERT *et al.* (2007). Néanmoins, les mesures de biosécurité à mettre en place pour obtenir des animaux exempt de coccidies sont pratiquement irréalisables en conditions d'élevages (hors laboratoires/élevages dédiés) (VARGA 1982; LICOIS 2004; PEEK et LANDMAN 2011), et il est alors nécessaire de stimuler la résistance des hôtes pour éviter des problèmes pathologiques. Pour PAKANDL (2009), la meilleure façon pour obtenir une meilleure immunité vis-à-vis des coccidies est que l'animal se contamine quotidiennement par un petit nombre d'oocystes.

2.2.2. Gestion du pâturage

Lorsque les animaux sont conduits au pâturage, la gestion du pâturage est également à prendre en compte (STEAR *et al.* 2007). Il s'agit alors de limiter l'ingestion des stades infestants/infectants des parasites par les animaux, tout en assurant une production d'herbe suffisante pour couvrir les besoins nutritionnels des animaux. Plusieurs paramètres d'ajustement du système d'élevage peuvent influencer la quantité présente ou ingérée de parasites au sein d'une parcelle et de l'ensemble du parcellaire destiné au pâturage :

- la densité animale ou le chargement animal (nombre d'animaux présents sur une surface à une période donnée) ;
- la hauteur d'exploitation de l'herbe ;
- le temps de présence sur une parcelle ;
- le temps de retour sur une parcelle précédemment pâturée ;
- l'alternance du mode d'exploitation de la prairie : pâturage - fauche ;
- l'alternance du type de culture : prairies - cultures céréalières, maraichères ;
- l'attribution de parcelles à des animaux de stades physiologiques différents : immunisés ou non, en production ou non ;
- l'alternance d'espèces animales pâturantes (pâturage mixte) ;
- l'implantation d'espèces végétales dans les prairies.

Chargement animal. La réduction du chargement peut permettre de réduire la quantité d'œufs et d'oocystes excrétés au pâturage. Mais la quantité d'œufs présents ne conditionne pas seule le taux d'éclosion, de développement des larves, et de survie des larves infestantes. La réduction du chargement ne conduit donc pas à une baisse proportionnelle de la quantité

d'œufs et de la quantité de L3s (STEAR *et al.* 2007). Néanmoins, les charges parasitaires d'animaux pâturant des prairies précédemment pâturées avec un fort niveau de chargement étaient plus conséquentes que pour des animaux qui ont pâturé des prairies saines (THAMSBORG *et al.* 1996).

Hauteur de l'herbe. La grande majorité des L3s est retrouvée dans les strates végétales inférieures (0-5 cm et 5-10 cm dans une moindre mesure) et autour des déjections fécales (de 2,5 à 15 cm majoritairement, mais jusqu'à 40 cm)(MOLENTO *et al.* 2016). Les larves infestantes sont en effet mobiles et se déplacent sur le plan horizontal autour des fèces, et sur le plan vertical sur les tiges et les feuilles des plantes. Des variations de ports et de formes des feuilles, et de la capacité de retenir l'eau en fonction de l'espèce végétale pourraient être à l'origine des différences de motilité verticale des L3s (NIEZEN *et al.* 1998; VAN DIJK *et al.* 2009). Ainsi NIEZEN *et al.* (1998) ont noté que des larves de deux parasites d'ovins (*Ostertagia circumcincta* et *Trichostrongylus colubriformis*) atteignaient des hauteurs plus importantes sur de la luzerne (*Medicago sativa*) ou du trèfle blanc (*Trifolium repens*), que sur de la houlque laineuse (*Holcus lanatus*). La présence d'un moins grand nombre de larves infestantes dans les strates supérieures peut s'expliquer aussi par l'exposition aux rayons UV et par une faible humidité plus forte dans les hauteurs, ce qui réduit leur chance de survie (VAN DIJK *et al.* 2009). Mais ramenée à la densité de biomasse végétale, la densité larvaire (L3s/kg MS) peut être plus importante dans les strates supérieures (5-10 cm), augmentant la probabilité de contamination des L3s des herbivores consommant cette herbe (NIEZEN *et al.* 1998). Des différences dans le type de sol pourraient contribuer aux variations de motilité horizontale, tout comme l'influence du climat (la pluie dispersant les déjections par exemple) (NIEZEN *et al.* 1998; MOLENTO *et al.* 2016).

Temps de présence. Certains parasites peuvent infester/infecter peu de temps après leur excrétion. C'est notamment le cas des coccidies du lapin dont la sporulation des oocystes est inférieure à 4 jours en conditions de laboratoire à 26°C (COUDERT *et al.* 1995). Ainsi, il peut être recommandé de limiter à moins de 5 jours, le temps de présence de lapins dans un parc (CHAMBRE D'AGRICULTURE DE RHONE- ALPES 2015).

Temps de retour. Si les conditions sont propices à l'éclosion des œufs et au développement en larves infestantes (nématodes), et à la sporulation des oocystes (coccidies), des formes infestantes vont se retrouver dans l'environnement. En l'absence d'hôtes, ces formes des parasites ne peuvent y survivre à moyen ou long terme. Néanmoins, les formes de résistance dans le milieu extérieur (œufs de nématodes, oocystes non sporulés de coccidies) sont capables de survivre plus longtemps dans l'environnement (COUDERT et PROVOT 1973; WILKINSON *et al.* 2001; COUDERT *et al.* 2007). Il existe de plus des variations selon l'espèce parasitaire, et les conditions environnementales. Le temps de retour doit être donc être modulé selon les espèces parasitaires présentes et leur capacité de survie, afin de faire pâture une prairie dont la majorité des formes infestantes/infectantes sont mortes (STEAR *et al.* 2007). En cuniculture AB, le temps de retour minimal est fixé à 2 mois (DGPAAT 2010) mais les oocystes et les œufs de parasites peuvent survivre plus longtemps dans l'environnement.

La fauche permet, en plus d'allonger le temps de retour, de limiter le succès de développement des stades larvaires, car ils sont soumis alors à des environnements moins humides et plus exposés aux rayons UV (VAN DIJK *et al.* 2009). L'alternance des cultures ou d'espèces animales pâturantes peut permettre de briser le cycle biologique des parasites par l'absence des hôtes sur des périodes longues. Des éleveurs faisant pâture des lapins, privilégient le

pâturage par une autre espèce (ovins principalement), afin de gérer les refus laissés par les lapins ou bien de déprimer (ARDEPAL 2007). Cette forme de pâturage mixte permettrait une meilleure gestion de l'herbe dans des parcelles souvent petites et peu mécanisables (difficulté d'accès par la présence des cages-mobiles notamment)(ARDEPAL 2007). Mais le pâturage mixte n'est pas approprié pour certains espèces animales qui partagent une majorité de leurs parasites (ovins-caprins par exemple) (STEAR *et al.* 2007). Et il peut favoriser des espèces parasitaires peu spécifiques, comme *Trichostrongylus colubriformis*, pouvant infester le lapin (SAULAI et CABARET 1998).

Entre chargement et temps de présence. Les herbivores éviteraient en général la consommation de végétaux souillés par les déjections animales au pâturage, comme plusieurs études ont pu le montrer : bovins (BAO *et al.* 1998), ovins (COOPER *et al.* 2000), équins (FLEURANCE *et al.* 2007); et limiteraient leur prise alimentaire sur ces couverts à des bouchées de plus petite taille (HUTCHINGS *et al.* 1998; HUTCHINGS *et al.* 1999; COOPER *et al.* 2000; FLEURANCE *et al.* 2007). Cette stratégie qui permettrait de limiter le risque parasitaire au pâturage a été rapportée pour les ovins (COOPER *et al.* 2000), bovins (SEO *et al.* 2015) et équins (FLEURANCE *et al.* 2005; FLEURANCE *et al.* 2007).

HUTCHINGS *et al.* (1998,1999) ont établi que les moutons préféraient ne pas consommer les couverts contaminés malgré une qualité nutritionnelle plus élevée. Des moutons non parasités ou immunisés non pas fait preuve de la même stratégie, privilégiant la consommation de couvert avec la meilleure qualité nutritionnelle (HUTCHINGS *et al.* 1999; 2001). COOPER *et al.* (2000) précisent que les moutons n'ont pas pu détecter la présence de larves infestantes dispersées seules sur un couvert ou bien ne l'ont pas associée à un risque, ni fait la différence entre des déjections d'animaux parasités ou non. Les chevaux observés par FLEURANCE *et al.* (2005, 2007) ont préféré les couverts les plus hauts à stade et niveau de nutrition égale maximisant ainsi leur ingestion ; mais ils ont préféré les couverts plus bas lorsque la qualité des couverts différait favorisant l'ingestion de végétaux non souillés par des déjections et de meilleure qualité.

On peut aussi émettre l'hypothèse que les animaux non parasités ont maintenu des niveaux d'ingestion plus élevés que ceux parasités. Ils ont pu alors consommer l'herbe des patchs non contaminés jusqu'à un niveau où ils n'ont plus accès à une offre suffisante pour couvrir leurs besoins. Pour pallier cette situation, ils pourraient ingérer l'herbe des patchs restés intacts et accessibles (FOX *et al.* 2013; MOLENTO *et al.* 2016). Alors que les animaux parasités en ingérant des quantités moins importantes d'herbe n'ont pas la nécessité de se tourner vers les patchs de moins bonne qualité. Dès lors, si la pression du pâturage ou la durée de celui-ci est trop importante, le risque d'ingestion de L3s augmente.

Cette stratégie d'évitement a surtout lieu lors des premiers jours de la contamination lorsque l'odeur des déjections est la plus forte et que la disponibilité en herbe non souillée est la plus importante, mais le risque de présence de larves infestantes des parasites des ruminants est faible (HUTCHINGS *et al.* 1998). En effet l'éclosion et les différentes mues peuvent être plus longues que la période d'évitement selon les espèces de nématodes présentes (FOX *et al.* 2013). Néanmoins, HUTCHINGS *et al.* (2003) précisent que cette stratégie pourrait être liée à l'évitement de certaines bactéries pathogènes qui ne résistent pas dans le milieu extérieur à court terme. HUTCHINGS *et al.* (2003) indiquent que l'évitement des déjections peut finalement conduire les animaux à consommer des couverts lorsque la présence de larves infestantes est plus importante. Alors que des animaux qui n'évitent pas les fèces peuvent ne consommer que des stades non infestants (FOX *et al.* 2013).

Chez le lapins, même si on peut observer l'usage de latrines par les adultes (LOCKLEY 1961; FINZI et MARIANI 2011), il sembleraient que les déjections (fèces, et urines y compris d'autres herbivores) ne soient pas évitées particulièrement, et contribuent à l'amélioration de la qualité nutritive d'une zone pâturée (BAKKER *et al.* 2005; DENYER *et al.* 2007).

La sur-exploitation d'un pâturage peut également conduire à l'appauvrissement nutritionnel d'un pâturage au détriment de la nutrition animale, ce qui peut avoir un impact sur la gestion du parasitisme (cf. 2.3.3. Nutrition).

L'enrichissement du milieu par des prédateurs naturels des nématodes infestants les animaux (comme le champignon *Duddingtionia flagrans*) peut être aussi envisagé afin de réduire la pression parasitaire dans l'environnement (STEAR *et al.* 2007; TORRES-ACOSTA *et al.* 2012).

2.3. Stimuler la résistance et la résilience des animaux

2.3.1. Sélection génétique

Il a été montré que certaines races de moutons ou de chèvres sont plus résistantes aux parasites gastro-intestinaux que d'autres (STEAR *et al.* 2001). Mais il existe une variabilité importante au sein d'une population de même race et la mise en place de schéma de sélection, lorsque les effectifs sont assez grands, peut-être envisagée (STEAR *et al.* 2001; STEAR *et al.* 2007; MORENO-ROMIEUX *et al.* 2015). Elle peut consister à sélectionner des animaux faibles excréteurs ou bien des animaux résilients dont la capacité à produire n'est pas détériorée en présence des parasites (MORENO-ROMIEUX *et al.* 2015; SWEENEY *et al.* 2016). La sélection génétique, quand elle est possible, doit être néanmoins intégrée dans une stratégie plus globale de gestion de la santé (BISHOP *et al.* 2003; BISHOP 2011). De plus, en considérant une approche agro-écologique, la conservation d'une diversité génétique au sein d'un élevage peut permettre d'améliorer la résilience du troupeau face à des fluctuations du milieu (climat, maladies, alimentation) (PHOCAS *et al.* 2017).

Pour le lapin, des différences de résistance selon la race n'ont pas été recherchées. Les schémas de sélection des races utilisées en élevage conventionnels sont principalement dédiés aux capacités de production des animaux (prolificité, vitesse de croissance, consommation) mais la piste de résistance aux troubles digestifs a été plus récemment étudiée et intégrée dans les travaux de recherche (GARREAU *et al.* 2008). DE ROCHAMBEAU *et al.* (2006) ont mis en évidence une variabilité génétique pour la sensibilité aux entéropathies dont les coccidioses. GUNIA *et al.* (2015) ont d'ailleurs mis en évidence que la sélection d'animaux résistants aux maladies digestives serait possible avec pour seule mesure de phénotype une évaluation visuelle des syndromes, sans compromettre des caractères productifs. OPPELT *et al.* (2010) ont découvert que les lapins hétérozygotes porteurs d'un allèle d'un gène spécifique du complexe majeur d'histocompatibilité étaient moins susceptibles d'être infestés par *E. stiedai*.

2.3.2. Vaccins

Une des principales pistes pour la vaccination contre les coccidies des volailles et lapins est le développement de souches atténuées. Ces souches sont réalisées en prélevant les premiers oocystes excrétés par un hôte, oocystes qui sont alors inoculés à un autre hôte, et ainsi de suite jusqu'à obtention d'une souche peu pathogène. La période prépatente correspondant à ces souches est en général raccourcie (nombre réduit de schizogonie), et des variations morphologiques sont observées (LICOIS *et al.* 1995). Dans les productions cunicoles, bien que l'efficacité des vaccins vivants (souches atténuées ou non) aient été démontrée (DROUET-VIARD *et al.* 1997), la diffusion de cette technique reste limitée notamment

par des difficultés d'administration (doses optimales, espèces-spécifiques) et financières (coût du développement et de la distribution) (PAKANDL 2009; PEEK et LANDMAN 2011). Il est en de même pour les bovins (DAUGSCHIES et NAJDROWSKI 2005), et les vaccins contre les nématodes des ruminants (MATTHEWS *et al.* 2016). Jusqu'à récemment, plusieurs pistes pour la vaccination contre les nématodes avaient été envisagées avec peu de succès (STEAR *et al.* 2007). En 2016, il n'existait sur le marché que deux vaccins pour les ruminants (MATTHEWS *et al.* 2016) : un vaccin vivant atténué d'un parasite pulmonaire des bovins, et un vaccin inactivé pour ovins contre *Haemonchus contortus* - nématode gastro-intestinal d'importance économique majeure.

2.3.3. Nutrition

Partant du constat que l'allocation des nutriments pour le maintien de l'homéostasie et la réparation des tissus au détriment de la production est une des principales conséquences du parasitisme, COOP et KYRIAZAKIS (1999) ont proposé une priorisation de l'allocation des nutriments chez les animaux (ruminants, voir Tableau 5). Lorsque les ressources alimentaires sont limitées les fonctions de croissance ou de reproduction seraient prioritaires à l'expression de l'immunité, en dehors des animaux naïfs. En conséquence, selon le niveau de ressources apportées, les effets bénéfiques attendus peuvent permettre de : i) contrecarrer les perturbations métaboliques et physiologiques induites par les parasites (malabsorption, pertes de protéines endogènes, etc), et permettre la croissance ou la reproduction, c'est-à-dire améliorer la résilience, ou ii) contribuer à la mise en place d'une réponse immunitaire contre les parasites et donc à la résistance (COOP et KYRIAZAKIS 1999).

Tableau 5 - Hypothèses sur la priorisation d'allocation des nutriments chez les ruminants d'après COOP et KYRIAZAKIS (1999)

Animaux en croissance		Animaux reproductifs
Phase d'acquisition de l'immunité	Phase d'expression de l'immunité	
Maintien de l'homéostasie protéique	Maintien de l'homéostasie protéique	Maintien de l'homéostasie protéique
Acquisition de l'immunité	Gain protéique	Reproduction (gestation/lactation)
Gain protéique	Expression de l'immunité	Expression de l'immunité
Maintien et gain lipidique	Maintien et gain lipidique	Maintien et gain lipidique

COOP et KYRIAZAKIS (1999) ont également émis l'hypothèse que l'expression de l'immunité pour des animaux à forts besoins seraient moins importante que pour ceux à faibles besoins lorsque les ressources alimentaires sont limitées, et que l'augmentation des besoins lors de la fin de la gestation et de la lactation chez les femelles pourrait être à l'origine de la relâche immunitaire observée post-partum (repéré par une plus forte excrétion de parasites). Ainsi les animaux à plus fort potentiel pourraient réagir positivement à la supplémentation. Mais chez les animaux génétiquement plus résistants, il pourrait ne pas y avoir d'effets positifs ; de même chez les animaux naïfs, pour lesquels la supplémentation n'aurait pas d'influence sur l'acquisition de l'immunité (COOP et KYRIAZAKIS 1999).

Plusieurs modèles interactions hôte/parasite (ovins/*Trichostrongylus colubriformis*, et cochons/*Ascaris suum* par exemple) ont montré l'importance des protéines chez les ruminants et monogastriques, et conduit les recherches vers la nécessité de la supplémentation azotée plutôt qu'énergétique (COOP et KYRIAZAKIS 1999; PEDERSEN *et al.* 2002; HOUDIJK 2012). Mais chez certaines espèces (chèvres par exemple), les interactions protéines/énergie est tout

aussi importante à prendre en compte (HOSTE *et al.* 2005; HOSTE *et al.* 2008). De plus, la priorisation de l'allocation des ressources peut varier selon l'espèce animale ainsi les chèvres montreraient une meilleure résilience plutôt que les moutons où la résistance a plus d'importance (HOSTE *et al.* 2005; HOSTE *et al.* 2008).

En plus de la nutrition azotée, d'autres microéléments (minéraux et vitamines) pourraient avoir un impact dans la nutrition et la mise en place et l'expression de l'immunité (COOP et KYRIAZAKIS 1999; STEAR *et al.* 2007; TORRES-ACOSTA *et al.* 2012).

L'amélioration du niveau de nutrition montre des résultats positifs (TORRES-ACOSTA *et al.* 2012) mais ne saurait être une réponse à la gestion du parasitisme à elle seule, et montre des limites en cas de fortes infestations (HOSTE *et al.* 2005) ou que le niveau de nutrition est déjà satisfaisant (COLLAS *et al.* 2014; HOSTE *et al.* 2016; COLLAS *et al.* 2017).

2.4. Nutricaments

Un nutriment est un aliment présentant un effet bénéfique sur la santé. Au contraire d'un traitement thérapeutique (phytotérapeutique, ou à partir de molécules de synthèse), un nutriment n'est pas imposé mais proposé à la consommation, son efficacité dépend donc de son ingestion par l'animal (HOSTE *et al.* 2015). De plus, l'effet bénéfique sur la santé est lié à sa composition en un composant bioactif qui peut varier selon de nombreux facteurs. Dans le cadre de la gestion du parasitisme, les principaux nutriments à l'étude sont des légumineuses riches en tannins condensés.

2.4.1. Tannins condensés

Les tannins sont des métabolites secondaires des plantes (molécules issues du métabolisme secondaire des végétaux supérieurs) dont la production est augmentée lorsque la plante subit une agression par des bactéries, champignons, nématodes, insectes, ou des herbivores (MUELLER-HARVEY et ALLAN 1992; TREUTTER et FEUCHT 1999). Les tannins permettent à la plante d'induire des lésions chez les insectes par exemple et de diminuer son appétence par une augmentation de l'astringence (AYRES *et al.* 1997; JEAN-BLAIN 1998).

Ce sont des composés phénoliques hydrosolubles, constitués d'un noyau aromatique et d'un ou plusieurs groupements phénoliques. On distingue les tannins hydrolysables et les tannins condensés (ou proanthocyanidines).

Les tannins hydrolysables sont oligo- ou poly-esters de sucre et de molécules d'acide phénolique (JEAN-BLAIN 1998), et sont hydrolysés dans le tractus digestif des ruminants. Les produits de leur dégradation sont le plus souvent toxiques (MUELLER-HARVEY 2001).

Les tannins condensés (TCs) sont des polymères d'unités flavan-3-ols de la famille des flavonoïdes (MUELLER-HARVEY 2006; BRUNETON 2009). On différencie les TCs selon leur constitution en monomères (nombre ou degré de polymérisation, et classe(s) des flavan-3-ols) et l'organisation des liaisons interflavoniques (MUELLER-HARVEY et ALLAN 1992; MUELLER-HARVEY 2006). Les classes de flavan-3-ols sont définies par la position et le nombre de groupements hydrogène (H) et phénol (OH), ce qui peut avoir une incidence sur l'affinité avec les protéines par exemple (AERTS *et al.* 1999; SCHOFIELD *et al.* 2001). Deux classes de polymères sont majoritaires chez les végétaux supérieurs : les procyanidines (PCs) et prodelphinidines (PDs) (BRUNETON 2009). Mais leur répartition peut varier selon l'espèce végétale. Ainsi le sainfoin contient des PCs et des PDs (MARAIS *et al.* 2000), alors que *Sericea lespedeza* contient majoritairement des prodelphines, avec des poids moléculaires élevés (KOMMURU *et al.* 2014). La notion de ratio PCs/PDs a donc ainsi été introduite pour décrire cette répartition. Le degré moyen de polymérisation des TCs est variable selon l'espèce, mais

il augmente avec la maturité de la plante, tout comme le ratio PCs/PDs (WANG *et al.* 2015). En revanche les plantes avec des concentrations plus importantes de tannins, ont un degré de polymérisation plus faible.

Les groupes hydroxyles et phénoliques des tannins confèrent aux tannins la propriété notamment de complexer des macromolécules, en particulier des protéines et glycoprotéines (MUELLER-HARVEY et ALLAN 1992). Des variations du degré de complexation tannins-protéines sont observées selon leurs configurations et compositions respectives. Les PDs possèdent ainsi une affinité très forte pour les protéines (AERTS *et al.* 1999; SCHOFIELD *et al.* 2001). La fixation avec les protéines est possible dans des gammes de pH comprise entre 3,5 et 7,0 (MUELLER-HARVEY 2006).

2.4.2. Facteur de variations de la teneur en tannins condensés

La concentration en TCs des plantes varie selon l'espèce. Parmi les plantes contenant des tannins condensés, on distingue des légumineuses pour leur intérêt nutritif et leur taux élevés de TCs (2 à 5% de la MS) : sulla (*Hedysarum coronarium*), lotier corniculé (*Lotus corniculatus*), lotier pédonculé (*Lotus pedunculatus*), Sericea lespedeza, et sainfoin (*Onobrychis viciifolia*). La concentration en TCs de la luzerne (*Medicago sativa*) est considéré faible (BRUNETON 2009). La concentration en TCs varie aussi selon la variété, cela a été principalement observé pour le sainfoin (AZUHNWI *et al.* 2011; MALISCH *et al.* 2015).

L'organe végétal peut aussi être aussi une source de variation comme cela l'a été montré sur le sainfoin où les tiges étaient plus riches en PCs et les feuilles matures plus riches en TCs et en particulier en PDs (THEODORIDOU *et al.* 2011; MALISCH *et al.* 2015). Mais le stade végétatif et l'âge de la plante sont aussi déterminants, puisque lors de la croissance de l'appareil végétatif, une dilution des tannins (LEES *et al.* 1995), et une augmentation du degré de polymérisation ont été observés (MAKKAR et SINGH 1991; GUGLIEMELLI *et al.* 2011; THEODORIDOU *et al.* 2011).

Des facteurs liés à l'environnement et aux processus technologiques peuvent expliquer des variations de TCs lorsque les plantes sont récoltées (TERRILL *et al.* 2007; AZUHNWI *et al.* 2011; AUFRERE *et al.* 2013). Par exemple, la production de tannins est augmentée avec la température (AUFRERE *et al.* 2013), ou suite à un stress induit par une coupe (AZUHNWI *et al.* 2011).

2.4.3. Activités antiparasitaires des tannins condensés

Chez les ruminants, des effets bénéfiques ont été attribués aux TCs lorsque leur teneur ne dépasse pas 10% de la MS. Les TCs protégeraient les protéines de la dégradation ruminale, permettant une meilleure disponibilité au niveau de l'intestin. En effet, le rumen présente un pH compris en 6 et 7, favorable à la formation de complexe TCs-protéines, alors que l'intestin des ruminants est plus acide (entre 3 et 4,5). Une telle alimentation a pour conséquence d'améliorer les performances zootechniques des ruminants et potentiellement d'améliorer la réponse immunitaire.

Des activités anti-oxydantes et antiseptiques sont aussi reconnues (SMITH *et al.* 2003; MIN *et al.* 2007; BRUNETON 2009) mais également des activités antiparasitaires qui sont décrites ci-dessous. Les activités antiparasitaires ont été essentiellement acquises à partir de modèle petits ruminants. Plusieurs sources de TCs ont été explorées et en particulier des légumineuses. Les effets anthelminthiques sont décrits depuis les années 90 (NIEZEN *et al.* 1996), alors que les effets coccidiostatiques ont été explorés plus récemment (HUR *et al.* 2005) et moins largement.

Effets anthelminthiques.

L'ingestion de TCs peut permettre *in vivo* de réduire l'installation des L3s, l'excrétion d'œufs (soit par la réduction de la charge parasitaire, soit par la réduction de la fertilité des femelles) et le succès de développement des œufs en larves (MIN *et al.* 2004; HOSTE *et al.* 2012). Des tests *in vitro* à des concentrations comparables à ce qui a été constaté *in vitro*, ont permis de mettre en évidence les effets des TCs sur différents stades des nématodes (MOLAN *et al.* 2000; MOLAN *et al.* 2003). De plus l'ajout d'inhibiteurs de tannins comme le polyéthylène glycol (PEG) a permis de confirmer le rôle des tannins (BRUNET *et al.* 2007).

Les effets anthelminthiques sont à relier aux propriétés de complexation des TCs avec les protéines et les glycoprotéines de la gaine des L3s, de la cuticule ou de l'épithélium digestif des vers adultes (MOLAN *et al.* 2002; MIN *et al.* 2003; HOSTE *et al.* 2006) ce qui peut entraîner des lésions (BRUNET *et al.* 2008) mais également bloquer des activités enzymatiques du parasite. Néanmoins, il existe des variations d'effets selon l'espèce et la souche de nématodes qui peuvent être reliées aux propriétés intrinsèques des parasites mais aussi aux concentrations de TCs selon l'organe digestif où ils sont localisés ou bien selon la qualité des TCs (HECKENDORN *et al.* 2006; ARROYO-LOPEZ *et al.* 2014; QUIJADA *et al.* 2015; CHAN-PEREZ *et al.* 2016). Il faudrait une durée de traitement d'au moins 7 à 10 jours pour les chèvres (MIN *et al.* 2004; MIN *et al.* 2005) et entre 14 et 35 jours chez les agneaux (BURKE *et al.* 2012) pour obtenir une concentration suffisante en TCs dans le tractus digestif. Une large partie des TCs sont retrouvés dans fèces (MOLAN *et al.* 1999) mais ils subissent des transformations, et pourraient avoir une action sur les mécanismes d'éclosion des œufs et de développement des premiers stades larvaires (MOLAN *et al.* 2002). L'effet sur l'éclosion des œufs pourraient être lié également à la présence d'autres composés bioactifs comme cela été mis en évidence par l'ajout d'un autre inhibiteur des tannins, le polyvinyl polypyrrolidone (CHAN-PEREZ *et al.* 2016). Les L3s seraient plus sensibles que les vers adultes aux TCs (PAOLINI *et al.* 2003; PAOLINI *et al.* 2004; TZAMALOUKAS *et al.* 2005), même si il existe aussi des variations selon l'âge des L3s (MOLAN *et al.* 2000; CASTAÑEDA-RAMIREZ *et al.* 2017).

Effets coccidiostatiques.

Le Tableau 6 présente les études où un effet coccidiostatique des TCs a été reporté. Pour BURKE *et al.* (2013), l'effet préventif constaté est à relier à un effet des TCs lors de l'invasion cellulaire, même si le stade n'est pas bien défini. Des extraits de sainfoin n'ont pas eu d'effet sur la sporulation d'oocystes prélevés chez des moutons (SARATSIK *et al.* 2012). MARKOVICS *et al.* (2012) ont constaté une réduction de l'excrétion oocystale pour des chèvres ayant reçu des feuilles de pistachier lentisque (*Pistacia lentiscus*). Mais lorsque du PEG a été ajouté, l'excrétion oocystale était comparable avec le lot témoin, mettant en évidence le rôle joué par les tannins.

BURKE *et al.* (2013) ont constaté une réduction de l'excrétion oocystale d'agneaux ayant reçu un régime constitué de *Sericea lespedeza* sous forme de granulés, distribués 30 jours avant le sevrage. Lors du retour à une alimentation contrôle, il n'y a pas eu de ré-augmentation du nombre d'oocystes. En revanche, lorsque l'aliment n'a été distribué qu'à partir du sevrage, l'excrétion oocystale n'a pas été diminuée. L'ingestion faible de foin et donc de TCs par les agneaux après le sevrage pourraient expliquer l'absence d'effet en début d'essai pour SARATSIK *et al.* (2012, 2016). KOMMURU *et al.* (2014) ont constaté une réduction de l'excrétion fécale chez des chèvres 21 jours après le sevrage mais en situations stressantes, suite à l'ingestion de granulés constitués à 90% de *Sericea lespedeza*.

Tableau 6 - Effets coccidiostatiques des tannins

Hôte	Type infestation	Source et mode de distribution des tannins	Quantité tannins ingérée (eq.)	Durée suivi	Effets	Autres	Référence
Caprins	Naturelle	+ <i>Pinus densiflora</i> (aiguilles fraîches)	40g/chèvre/j	10 j	< (baisse par rapport à J0)	Effet visible dès 2j, mais maxi derniers jours	(HUR <i>et al.</i> 2005)
	Naturelle	+ <i>Quercus acutissima</i> (feuilles sèches)	40g/chèvre/j	10 j	< (baisse par rapport à J0)		
Caprins	Naturelle	+ <i>Pistacia lentiscus</i> (feuilles)	2 g/kg PV/j	30 j	<	Lot PL+PEG = Lot témoin	(MARKOVICS <i>et al.</i> 2012)
	Naturelle	+ <i>Pistacia lentiscus</i> (frais)	1,5g/kg PV/j	24 j PS	<		
Caprins	Naturelle	Sericea lespedeza (Granulés)	5,65 % CT (granulés)	28 j PS	<	SL conservé moins de 6 mois avant incorporation	(KOMMURU <i>et al.</i> 2014)
				28 j	<		
				6,03 % CT (granulés)	28 j		
Caprins	Naturelle	+ Quebracho (poudre tannins) de façon discontinue	15-20 g/chèvre/j	45 jours : soit 2x7 j soit 1 j/5 j soit 3 j/15 j	< < <(NS)	Distribution rapprochée préférable à distribution ponctuelle	(FRAQUELLI <i>et al.</i> 2015)
Ovins	Naturelle	Sainfoin (foin)		49 j PS (S à 28 j d'âge)	< à partir de 21-28 j		(SARATSIK <i>et al.</i> 2012)
	Naturelle + expérimentale			56 j PS (S à 42 j d'âge)	=		
	Naturelle + expérimentale			42 j PS (S à 42 j d'âge)	<		
Ovins	Naturelle	Sericea lespedeza (Granulés 2% PV/j)		21 j PS	=	Fèces + dures < Diarrhées	(BURKE <i>et al.</i> 2013)
	Naturelle	Sericea lespedeza (Granulés)	1,45 g/kg PV/j*	30 j AS +21 j PS	<	PV= Fèces + dures < Diarrhées	
	Expérimentale	Sericea lespedeza (Granulés 21 j)	3,65 g/kg PV/j*	30j (dont 8-13 j avant infestation)	<	Fèces + dures < Diarrhées	
Ovins	Naturelle	Sainfoin (foin)		30 j AS + 56 à 70 j PS	<(NS)	Pas de diarrhées	(SARATSIK <i>et al.</i> 2016)
	Naturelle	Caroube graines (farine)		30 j AS + 56 à 70 j PS	<(NS)		
	Naturelle	Sainfoin+Caroube		30 j AS + 56 à 70 j PS	<(NS)		

AS = avant sevrage, PS= Post-sevrage, PEG = Polyéthylène glycol

*Évalué, sinon dosé

< Effet significatif du régime avec une excrétion oocystale fécale inférieure pour le régime riche en tannins

L'hôte a aussi un grand rôle dans la modulation des effets antiparasitaires. Des différences dans le système digestif et immunitaire, qui correspondent à l'environnement pour les parasites en phase interne, sont notables (ROBBINS *et al.* 1991). Et il est nécessaire que la concentration en TCs disponibles atteignent un niveau suffisant pour avoir une activité antiparasitaire (DESRUES *et al.* 2017). Pour les ovins, il faudrait atteindre 30-4g de TCs par kg de MS de l'aliment pour atteindre des concentrations suffisantes pour obtenir une activité anthelmintique (HOSTE *et al.* 2006).

Même si les TCs ont été principalement étudiés chez les petits ruminants, plusieurs travaux concernent des monogastriques. Ainsi même si COLLAS *et al.* (2017) n'ont pas constaté de réduction de l'excrétion fécale d'œufs de nématodes par l'incorporation de sainfoin dans la ration (3,6% MS de TCs), ils ont relevé un effet sur le taux de développement des œufs. *In vitro*, des extraits contenant des TCs sont à même de réduire le développement larvaire d'espèces parasitaires du porc, mais nécessitent d'être testés *in vivo* (WILLIAMS *et al.* 2014).

En ce qui concerne le lapin, la piste antiparasitaire des plantes riches en tannins condensés n'a été que très peu explorée. WERNE *et al.* (2009) ont constaté une légère amélioration des performances zootechniques avec la mise à disposition de foin de sainfoin. Mais certaines sources de tannins condensés ont été incorporées dans des aliments : caroube (ABU HAFSA *et al.* 2017), sulla (KADI *et al.* 2011), *Sericea lespedeza* (DONNELLY et HAWKINS 1959), quebracho (DALLE ZOTTE et COSSU 2009). Les lapins consomment également du lotier corniculé (*Lotus corniculatus*) au pâturage (CTGREF 1976), et des fruits du pistachier lentisque (*Pistacius lentiscus*) à l'auge (MANCILLA-LEYTON *et al.* 2013). L'utilisation d'un extrait de tannins de châtaigner (MAERTENS et STRUKLEC 2006), contenant des tannins hydrolysables a également été testée.

2.5. Alimentation

D'autres pistes liées à l'alimentation peuvent être envisagées dans la gestion du parasitisme en cuniculture AB. La date de sevrage conditionnant la durée de l'alimentation lactée a été peu étudiée, mais pour MARAI *et al.* (2010), un sevrage tardif (70 j. d'âge) des lapereaux permettrait par la consommation du lait maternel (même en quantité réduite à partir de la 5^{ème} semaine de lactation) de renforcer le système immunitaire des lapereaux. De plus, des chevreaux sevrés à des poids plus élevés ont eu des excréments fécaux d'œufs de strongles plus faibles (SANTAMARIA-COLONIA *et al.* 1995).

Une pratique répandue parmi les éleveurs de lapins en AB est l'utilisation du vinaigre de cidre, dans l'eau de boisson. (BENGUESMIA *et al.* 2011) ont constaté une réduction de l'excrétion oocystale et d'œufs de nématodes par des lapins en croissance, avec une solution à 6% soit plus concentrée qu'en pratique terrain (LEROYER et COULOMBEL 2009). Néanmoins, cette utilisation ne permet pas de limiter un épisode de coccidiose, mais permet de limiter la contamination de l'environnement. L'addition d'extraits d'ail et d'origan dans l'eau de boisson ou l'aliment est également utilisée dans les élevages de lapins non AB (KOWALSKA *et al.* 2012; NOSAL *et al.* 2014). CATTADORI *et al.* (2016) évoquent également les possibilités de développer un aliment capable de moduler le microbiote intestinal afin de contrecarrer les effets des nématodes gastro-intestinaux.

Une autre possibilité est de tirer parti des préférences alimentaires des animaux. Par exemple, les caprins consommant plus de végétations arbustives peuvent être moins infestés. En effet, cette consommation même si elle est en fait associée à des charges animales plus réduites, permet de faire consommer des végétaux où les densités larvaires sont faibles avec des concentrations élevées de métabolites secondaires (HOSTE *et al.* 2005; HOSTE *et al.* 2008).

Dans tous les cas, les stratégies de gestion du parasitisme doivent prendre en compte les spécificités et contraintes du système d'élevage pour pouvoir être efficaces et acceptées par les éleveurs (VERCRUYSSSE et DORNY 1999). Par exemple STEAR *et al.* (2007) relèvent que bien qu'en diminuant la charge animale il est possible de réduire la charge de nématodes, il y peut y avoir aussi une diminution de la production animale à l'hectare qui peut ne pas être acceptable pour des éleveurs.

- 📌 La gestion du parasitisme vise à assurer un équilibre entre l'hôte et ses parasites, afin de stimuler son adaptation à l'environnement sans pénaliser la production et le bien-être des animaux.
- 📌 Plusieurs approches peuvent être utilisées et doivent être combinées afin de gérer durablement le parasitisme. Mais la maîtrise de l'hygiène, la gestion du pâturage, et les approches nutritionnelles et alimentaires seront privilégiées en cuniculture AB.
- 📌 Les plantes riches en tannins condensés, dont le sainfoin, possèdent des propriétés antiparasitaires intéressantes qui restent à étudier chez le lapin.

3. Cas de l'utilisation du sainfoin au pâturage

Le sainfoin est adapté aux sols neutres ou calcaires (pH > 6) et sec, il n'est donc pas possible de le cultiver dans toutes les exploitations. Mais sa capacité de résistance aux températures élevées et à la sécheresse (AUFRERE *et al.* 2013) peut permettre son exploitation dans des climats thermiquement contraignants. La concentration de TCs pourrait être également plus élevée lorsque la plante subit un stress thermique (AUFRERE *et al.* 2013).

Même si à la première coupe, le rendement (quantités de fourrage produites) peut être plus élevé, le sainfoin a un moins bon rendement à l'année que la luzerne (AUFRERE *et al.* 2013; MALISCH *et al.* 2017). Le sainfoin est considéré également comme moins pérenne que la luzerne et peu propice au pâturage car limité pendant la repousse par la faiblesse de ses ressources (AUFRERE *et al.* 2013; MALISCH *et al.* 2017). Mais un pâturage modéré (<70 % de défoliation) pourraient permettre de limiter la baisse de productivité observée (MOWREY et MATCHES 1991). De plus, la coupe peut avoir pour effet d'augmenter la teneur en TCs du sainfoin (AZUHNWI *et al.* 2011).

Il est difficile d'obtenir une parcelle pure de sainfoin (MALISCH *et al.* 2017). Il existe donc un risque de dilution des TCs. Mais certains herbivores comme les ovins/caprins seraient également capables de déterminer qu'ils sont parasités, et en conséquence d'augmenter leur ingestion de plantes riches en tannins condensés (VILLALBA et LANDAU 2012). Pour certaines sources de TCs, la consommation volontaire initiale (sans apprentissage) est possible. Des agneaux ont ainsi consommé préférentiellement un aliment enrichi en sainfoin peu importe leur état parasitaire, mais leur préférence pour des niveaux de TCs plus élevés a augmenté progressivement (COSTES-THIRE *et al.* 2016; VILLALBA *et al.* 2016).

- 📌 Un des freins à l'utilisation des plantes riches en tannins condensés comme le sainfoin directement au pâturage, est la méconnaissance du taux de TCs réellement ingéré en lien avec la dynamique de production de fourrage.

Objectifs et dispositifs expérimentaux

Objectifs

L'étude des interactions entre système fourrager, santé et croissance des lapins en AB pourrait permettre de proposer de nouvelles pratiques d'élevage cunicole biologique incluant une gestion intégrée des animaux. Mais cette stratégie est limitée par le manque de références sur la cuniculture AB et notamment sur le pâturage : niveau d'ingestion de fourrages verts, qualités nutritionnelles pour les lapins, offre en herbe et densité d'animaux à mettre en place, pression parasitaire, etc. L'établissement de telles références est essentiel à des fins de développement de la cuniculture AB.

L'emploi de plantes riches en TCs comme le sainfoin, permettrait de diminuer l'utilisation d'antiparasitaires comme cela a été montré chez les petits ruminants, tant pour la gestion des nématodes que celle des coccidies. Mais le potentiel d'activité des TCs chez un monogastrique comme le lapin, tout comme le niveau d'ingestion et les performances de croissance, restent à explorer, et pourra servir la cuniculture AB mais aussi conventionnelle.

Trois objectifs principaux :

- i) Etudier l'intérêt du sainfoin comme ressource pour l'alimentation du lapin, et pour ses propriétés antiparasitaires, c'est-à-dire définir son potentiel comme nutriment ;
- ii) Définir le niveau d'ingestion au pâturage des lapins et les conséquences sur la production (croissance) ;
- iii) Evaluer, en lien avec l'ingestion, le risque parasitaire au pâturage pour des lapins en production.

Ces objectifs complémentaires répondent à l'enjeu commun de proposer des pratiques durables de gestion du pâturage et du parasitisme pour le lapin.

Dispositifs expérimentaux

Afin de répondre aux objectifs principaux, trois dispositifs expérimentaux ont été mis en place. Dans ces trois dispositifs, le focus a été mis sur des lapins en croissance (après le sevrage) qui constituent le principal revenu des éleveurs par la vente en cuniculture (lapin de chair). Les particularités de chaque dispositif sont détaillées ci-dessous.

1. Dispositif AB « Cage-mobile » (voir Figure 22)

Le dispositif « Cage-mobile » a été utilisé en conditions de l'élevage AB au sein de l'unité expérimentale de l'université de Perpignan dont le domaine est entièrement sous label AB depuis 2014. L'utilisation des cages-mobiles a été retenue plutôt que celui des parcs d'engraissement pour i) faciliter les mesures et le suivi individuel des animaux, ii) éviter les risques de prédation. La surface des cages-mobiles a été réduite (1,2 m² pouvant accueillir 3 lapins en croissance, cf. Figure 21) par rapport à la pratique courante (7-8 lapins) afin d'augmenter le nombre de cages suivies et de réduire les surfaces de pâturage. Trois répétitions ont été effectuées pour évaluer l'influence de la saison. A chaque fois, une complémentation de l'ordre de 60 g/j/lapin d'aliment complet AB sous forme de granulés déshydraté a été distribuée, afin de se rapprocher des conditions d'élevages AB professionnels.

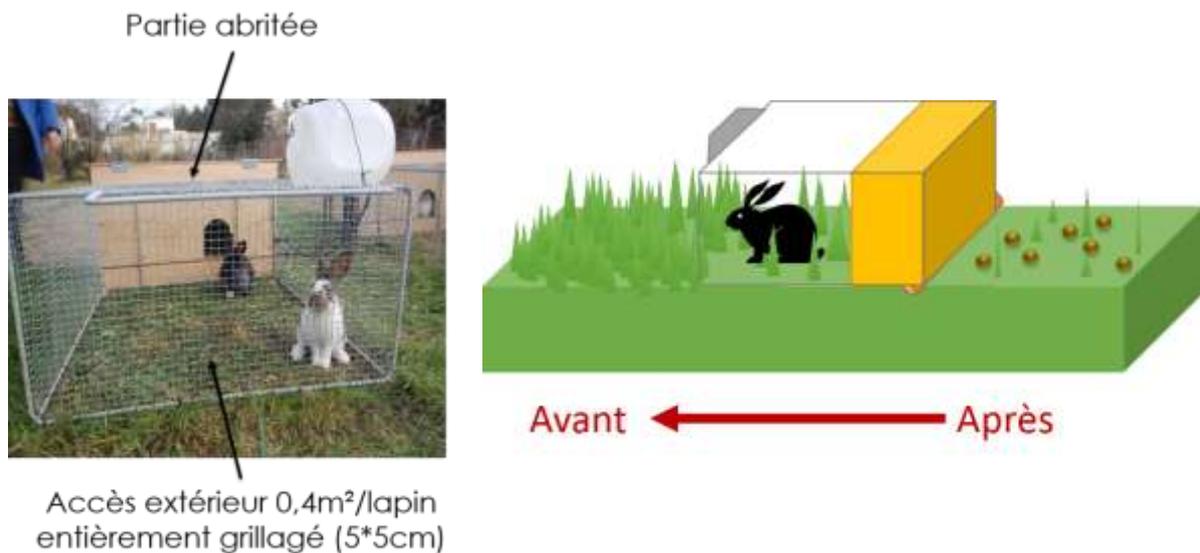


Figure 21 - Cage-mobile utilisée dans le cadre des essais au pâturage, et principe de fonctionnement

A chaque répétition, une prairie majoritairement dominée par une légumineuse potentiellement riche en tannins condensés a été comparée à une prairie témoin potentiellement pauvre en tannins condensés. Le choix de la légumineuse riches en TCs s'est porté sur le sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) car c'est une plante modèle pour l'étude des tannins condensés et cette plante s'adapte aux conditions du domaine. Les parcelles de sainfoin ont été semées à partir de graines AB fournies par l'association AVEM. La variété fournie adaptée à la pâture n'a pas fait l'objet d'une sélection sur la base de sa teneur en TCs (COMBETTE *et al.* 2015). Pour la prairie témoin, le choix s'est porté sur deux prairies déjà implantées sur le domaine : une prairie pure de fétuque élevée (*Festuca arundinacea*) et une prairie naturelle de type méditerranéenne.

Succinctement le suivi à consisté en :

- une pesée hebdomadaire individuelle des lapins afin de suivre la croissance ;
- un échantillonnage hebdomadaire au pâturage afin de suivre l'ingestion ;
- un échantillonnage hebdomadaire de fèces afin de suivre l'excrétion fécale d'oocystes de coccidies et d'œufs de nématodes, par cage (3 lapins) ;
- le prélèvement à l'abattage du tractus digestif afin de réaliser un bilan parasitaire.

2. Dispositifs conventionnels : "Animalerie", "Elevage"

Les deux autres dispositifs ont été mis en place en animalerie et en élevage conventionnels afin de tester les effets antiparasitaires du sainfoin (et de la caroube) sans les aléas de la gestion du pâturage (offre d'herbe variable, variations du risque parasitaire, difficultés de la détermination du taux de TCs). Dans les deux cas, le taux de sainfoin incorporé dans les aliments n'a pas dépassé 40% pour des raisons d'équilibre nutritionnel de la ration.

2.1. Dispositif « Animalerie » (voir Figure 23)

Un aliment complet contenant 40% de sainfoin déshydraté (variété Perly, fourni par la société Multifolia) a été comparé à un aliment témoin à base de luzerne déshydratée, lors d'une infestation expérimentale par *Trichostrongylus colubriformis*. Ce parasite a été retenu pour l'infestation expérimentale, car i) des larves infestantes de l'espèce spécifique du lapin (*Trichostrongylus retortaeformis*) n'étaient pas disponibles, ii) PAOLINI *et al.* (2003, 2004) indique que les tannins condensés peuvent avoir un effet sur la biologie de *T. colubriformis*, iii) cette espèce peut infester le lapin (HOSTE *et al.* 1988; SAULAI et CABARET 1998).

Succinctement le suivi à consisté en :

- une pesée hebdomadaire individuelle des lapins afin de suivre la croissance ;
- une mesure de l'ingestion hebdomadaire à la cage ;
- un échantillonnage hebdomadaire de fèces afin de suivre l'excrétion fécale d'œufs du parasite par cage (2 lapins) ;
- le prélèvement à l'abattage du tractus digestif afin de réaliser un bilan parasitaire individuel.

Une mesure de la digestibilité a été également conduite pendant l'essai afin de déterminer la valeur nutritive du sainfoin incorporée dans un aliment complet pour lapin. La comparaison entre des animaux infestés ou non a également été faite.

2.1. Dispositif « Elevage » (voir Figure 24)

Il s'agit ici d'étudier l'effet coccidiostatique d'un l'aliment enrichi en sainfoin, puisqu'il n'avait pas été possible de mesurer cet effet avec le dispositif "animalerie". Il s'agit aussi de comparer le sainfoin avec un autre ingrédient riche en TCs : la caroube.

Dans ce dispositif, les lapereaux ont été enrôlés dès leur naissance afin de suivre l'infection par des coccidies. Les aliments expérimentaux ont été distribués (dans la mangeoire des mères) dès le jour de la naissance des lapereaux, et jusqu'à leur abattage à 104 jours d'âge. Les lapereaux sont restés dans la même cage de la naissance à 14 jours après le sevrage, avant d'être transférés dans des cages d'engraissement.

Succinctement le suivi à consisté en :

- une pesée par portée hebdomadaire afin de suivre la croissance ;
- une mesure de l'ingestion hebdomadaire au lot ;
- un échantillonnage hebdomadaire de fèces afin de suivre l'excrétion fécale d'œufs du parasite par cage (portée).

L'ensemble des questions de recherche pour la gestion du parasitisme et du pâturage pour le lapin, ainsi que la place des dispositifs expérimentaux sont présentés Figure 25.

Dispositif « Cage-mobile » : au pâturage, infestations/infections naturelles

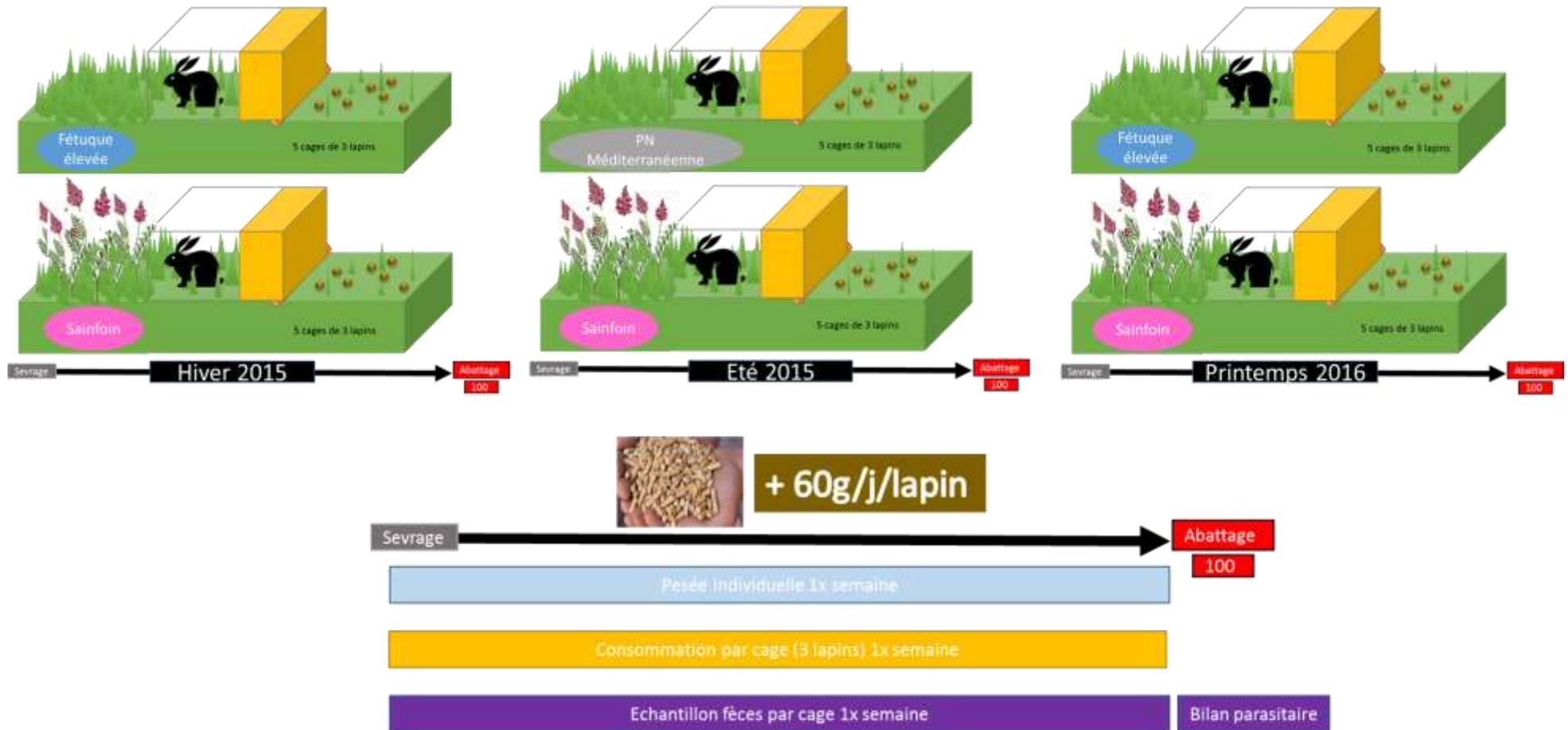


Figure 22 - Schéma récapitulatif du dispositif « Cage-mobile », essais au pâturage avec infestations/infections naturelles

Dispositif « Animalerie » : infestation expérimentale (*T. colubriformis*)

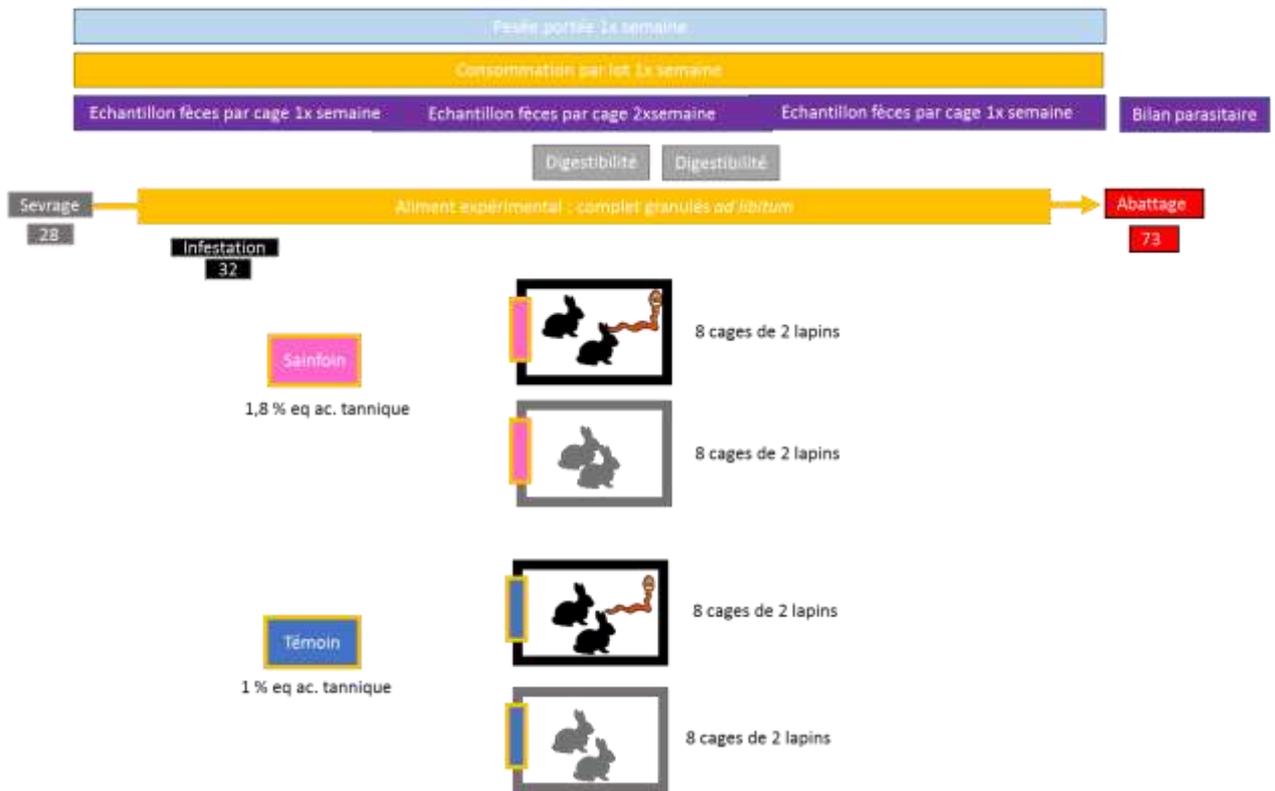


Figure 23 - Schéma récapitulatif du dispositif « Animalerie », essai en animalerie avec alimentation complète sous forme de granulé et infestation expérimentale (*Trichostrongylus colubriformis*)

Dispositif « Elevage » : en élevage conventionnel, infections naturelles (Coccidies)



Figure 24 - Schéma récapitulatif du dispositif « Elevage », essai en élevage conventionnel avec alimentation complète sous forme de granulés et infections naturelles (Coccidies)

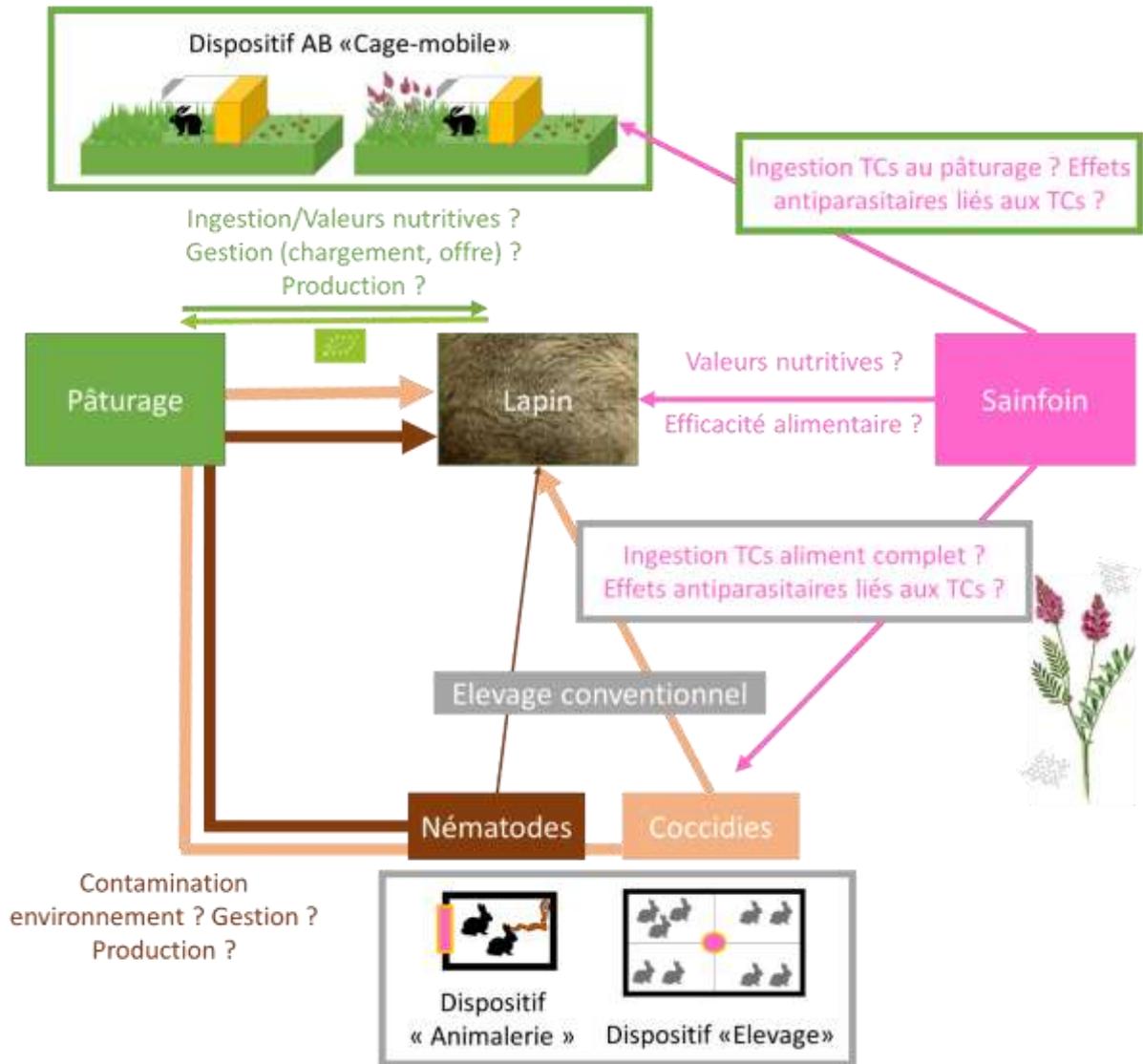


Figure 25 - Schéma récapitulatif des questions de recherche pour la gestion du parasitisme et du pâturage pour le lapin, ainsi que la place des dispositifs expérimentaux. TCs pour tannins condensés

Etudes expérimentales

Chapitre I - Le sainfoin, un nutriment à l'étude pour le lapin

1. ETUDE 1 : Valeur nutritive et effet anthelminthique d'un aliment complet sainfoin distribué sous forme de granulés à des lapins en croissance et infestés expérimentalement

Article publié dans *animal*, 2017, 11-9, 1464-1471

Résumé :

Le développement de stratégies alternatives à l'usage des médicaments allopathiques chimiques de synthèse est nécessaire en élevage, et constitue un point clé de l'élevage AB. L'objectif de cette étude est de tester l'utilisation de sainfoin, une plante légumineuse riche en tannins condensés, comme nutriment pour le lapin : c'est-à-dire déterminer sa valeur nutritive et ses effets antiparasitaires. Quatre groupes de 16 lapins sevrés ont été mis en place selon un plan factoriel 2 x 2 avec deux modalités d'infestation par un helminthe (I : infesté ; NI : Non Infesté) et deux aliments (C : aliment témoin ; S : aliment sainfoin contenant 40% de sainfoin). L'aliment sainfoin se différencie de l'aliment témoin par sa concentration en tannins (1,8% vs 1,0% d'équivalent en acide tannique), et en ADL (84 vs 43 g/kg). Pour chaque aliment, 16 lapins ont été infestés par 2 125 larves de stade 3 de *Trichostrongylus colubriformis*. La croissance, l'ingestion d'aliment, l'indice de conversion de l'aliment ainsi que l'excrétion fécale d'œufs du parasite ont été contrôlés pendant 6 semaines. L'efficacité digestive a été également mesurée. A l'abattage, le nombre de vers adultes ainsi que le nombre d'œufs *in utero* par femelle ont été comptés, et le taux d'éclosion des œufs a été calculé. La croissance tend à être inférieure dans le groupe S que dans le groupe C (38,2 vs 39,5 g/jour ; $P = 0,06$). L'ingestion d'aliment S est supérieure à celle d'aliment C (+ 5,2 g MS/jour ; $P < 0,01$), tout comme l'indice de conversion (3,2 vs 2,9 ; $P < 0,001$), probablement en relation avec la concentration en ADL. La digestibilité fécale des protéines était réduite dans le groupe S comparé au groupe C (-6 points ; $P < 0,001$), probablement en relation avec la concentration en tannins. La digestibilité fécale de l'hémicellulose était réduite pour les lapins infestés comparés aux lapins non-infestés (-5 points ; $P = 0,01$). Par la méthode de substitution, la teneur en énergie digestible des bouchons de sainfoin utilisé comme matière première a été calculé à 11,12 MJ/kg et la teneur en protéines digestibles à 110 g/kg. L'infestation n'a pas engendré de signes cliniques d'ordre digestif. Aucune différence n'a été observée entre les lapins nourris avec l'aliment S ou C tant dans le nombre de vers adultes (972 ; $P = 0,50$), le nombre d'œufs *in utero* par femelle (14 ; $P = 0,95$), ou l'excrétion fécale d'œufs (400 œufs/g ; $P = 0,57$). En revanche, le taux d'éclosion des œufs issus du groupe S tendait à être plus faible que pour ceux issus du groupe C (58,3% vs 85,2% ; $P = 0,08$). Pour conclure, le sainfoin semble couvrir les besoins nutritionnels du lapin, fournit des quantités importantes de fibres et en particulier de lignines, et permettrait de limiter le développement des œufs de nématodes dans les fèces.

Nutritive value and anthelmintic effect of sainfoin pellets fed to experimentally infected growing rabbits

H. Legendre^{1,2,3}, H. Hoste^{2,3} and T. Gidenne^{1†}

¹GenPhySE, Université de Toulouse, INRA, INPT, ENVT, 31326 Castanet Tolosan, France; ²UMR 1225 IHAP INRA/ENVT, 23 Chemin des Capelles, 31076 Toulouse, France; ³Université de Toulouse, INP-ENVT, 23 Chemin des Capelles, 31076 Toulouse, France

(Received 28 September 2016; Accepted 25 November 2016; First published online 20 February 2017)

*Alternative strategies to synthetic chemical drugs are needed in livestock and are a key issue in organic farming today. This study aimed at examining the potentialities of sainfoin, a legume rich in condensed tannins, as a nutraceutical that combines nutritive and antiparasitic effects in rabbits. To test the effect of infection with a helminth (I: infected groups; NI: not infected groups) and the effect of substituting 40% of the alfalfa in a control diet (C) with sainfoin (diet S), four groups of 16 weaned rabbits were arranged according to a 2 × 2 bifactorial design. The sainfoin diet differed from the control by its tannin concentration (1.8% v. 1.0% tannic acid equivalent) and its ADL concentration (84 v. 43 g/kg). For each diet, 16 rabbits were infected with 2125 third-stage larvae of *Trichostrongylus colubriformis*. Growth, feed intake, feed conversion ratio and nematode faecal egg counts (FECs) were controlled for 6 weeks. A digestibility trial was performed. After necropsy, adult worms and eggs in utero per female were counted and egg-hatching rate calculated. Growth tended to be lower for S groups than for C groups (38.2 v. 39.5 g/day; P = 0.06). Feed intake was higher for S groups compared with C groups (+5.2 g dry matter/day; P < 0.01), as was the feed conversion ratio (3.2 v. 2.9; P < 0.001), probably in relation to the dietary ADL level. Protein digestibility was reduced in S groups compared with C groups (–6.0 points; P < 0.001), probably associated with the effect of the tannin concentration. Digestibility of hemicelluloses was reduced in infected rabbits compared with non-infected ones (–5 points; P = 0.01). Using the substitution method, the digestible energy of dehydrated sainfoin pellets used as raw material was calculated at 11.12 MJ/kg and digestible proteins at 110 g/kg. The infection did not produce any clinical signs of digestive disorders. No differences were observed according to the diet, neither in the number of adult worms (972; P = 0.50), the number of eggs in utero per female (14; P = 0.95), nor FEC (400 eggs/g; P = 0.57). In contrast, the rate of faecal egg hatching in the S group tended to be lower than in the control (58.3% v. 85.2%; P = 0.08). In conclusion, sainfoin seems to fit nutritive requirements for rabbits, supplies a large quantity of fibre and particularly lignins, and limits the development of nematode eggs in faeces.*

Keywords: rabbit, sainfoin, condensed tannin, nematode, nutraceutical

Implications

Strategies to control worms without using synthetic chemical drugs are increasingly needed because of the development of resistance to chemical drugs in pathogens. In addition, in organic farming (OF) systems, the use of chemical drugs to control worms is usually avoided. In ruminants, the concept of nutraceuticals (plants that combine both nutritive value and beneficial effects on health) has emerged as an alternative strategy to control nematodes (Hoste *et al.*, 2015), particularly through the use of forages that contain tannins, such as sainfoin. The interest of such an option in rabbit has remained unexplored. Furthermore, local alternatives to alfalfa meal for rabbit feeding are in great demand worldwide.

This article presents an original scientific study aimed at evaluating the nutritive value of dehydrated sainfoin for the growing rabbit. In the context of organic rabbit farming, it also provides results on the possible anthelmintic effects of condensed tannins (CTs) in experimentally infected rabbits.

Introduction

Health management is one of the main issues for rabbit breeders in France. The use of antibiotics, coccidiostats and anthelmintic drugs to control diseases in rabbit meat production is increasingly questioned by consumers due to the possible harmful effects of chemical residues from drugs in the environment. In addition, the demand for products from rabbits bred according to OF specifications is increasing (Martin *et al.*, 2016). Organic specifications require that

† E-mail: thierry.gidenne@inra.fr

rabbits have a link to the soil. Consequently, in addition to coccidian infections, rabbits bred in OF systems are more exposed to the free-living stages of helminths and, particularly, to gastrointestinal nematodes (GINs). On the other hand, OF rules severely restrict the use of synthetic chemical drugs to control pathogens. Therefore, the need to explore non-chemical alternative strategies to control parasites in rabbits is now a priority. One of the potential alternative strategies, inspired by research performed in small ruminants, is the use of CT-containing plants (in particular, legumes) as nutraceuticals (Hoste *et al.*, 2015). Moreover, alternatives to the use of alfalfa meal as a combined source of fibre and proteins for growing rabbits are being explored in many countries today in order to reduce importations.

Sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) has been widely explored as a model of a tannin-containing legume used as a nutraceutical in small ruminants. It is also a good candidate for rabbit feed as it contains high ADF and ADL levels associated with a high level of protein. This legume was historically used to feed rabbits but, to our knowledge, studies dealing with the potential effect of sainfoin as a nutraceutical in rabbit are still lacking.

Trichostrongylus colubriformis is a common nematode, a parasite of small ruminants, which could be experimentally used to infect the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) (Audebert *et al.*, 2003). It has been considered as a model of the specific nematode of lagomorphs, *Trichostrongylus retortaeformis*, as well as an experimental model to examine the host–nematode interactions in the case of infections with *Trichostrongylus* sp. (Hoste *et al.*, 1988). Sainfoin and its contained CTs could disturb the life cycle of *T. colubriformis*, as previously shown *in vitro* and *in vivo* in ruminants (Paolini *et al.*, 2003 and 2004).

Thus, our study aimed (i) at measuring the nutritive value of sainfoin for the growing rabbit by analysing the effect of alfalfa replacement by sainfoin in a pelleted balanced diet on digestion and performance, and (ii) at determining the effect of sainfoin intake during an experimental infection of rabbits with *T. colubriformis*.

Material and methods

Animals and experimental design

The experiment was carried out within the framework of the Regional Ethical Committee on Animal Experimentation of the Midi-Pyrénées (France) at ENVT, and concerned 64 rabbits of the INRA 1777 strain, from weaning (28 days old) to slaughter (73 days). Rabbits used in this experiment were obtained from specific pathogen-free (SPF, including coccidia) mothers, and bred from birth to weaning on a coccidian-free farm. During the trial, rabbits were no longer maintained in SPF conditions but, instead, in a specific high hygiene breeding room adapted for complete cleaning. In order to test the effect of infection and the effect of sainfoin incorporation, 64 rabbits were randomly divided into four groups according to a bifactorial design (2 × 2), and the groups were balanced according to weight at weaning and litter origin.

The four groups, composed of 16 rabbits each, consisted of infected control (IC), infected sainfoin (IS), non-infected control and non-infected sainfoin (NIS). Two rabbits were housed per cage. According to the experimental group, the rabbits were fed either a pelleted experimental control diet (alfalfa base; Table 1) or a sainfoin diet in which 40% of the control diet (except minerals) were substituted with dehydrated pellets of sainfoin (Perly variety) provided by MG2Mix-Multifolia (Chateaubourg, France). Consequently, we were able to calculate the nutritive value of the dehydrated sainfoin – namely, the digestible energy and protein content (DE and DP) (Villamide *et al.*, 2001) – by comparison with the control. Diets were formulated to have similar values in crude ash, CP, NDF and DE, and to cover the requirements for the growing rabbit (Gidenne *et al.*, 2015). Both diets were free of any chemical anthelmintic or coccidiostatic drug. Animals were fed *ad libitum* throughout the experiment. The weight and health status of animals were controlled on a weekly basis, as was their feed intake.

Digestibility trial and chemical analyses

For the digestibility trial, faeces were collected according to the ‘European’ Reference method (Perez *et al.*, 1995), between 60 and 64 days of age (corresponding to D21 and D25 post-infection (DPI), D0 being the day of experimental infection with *T. colubriformis*). Rabbits were allowed a 4-week period of adaptation to the experimental diet and nematode challenge before total faecal collection. A device was designed to collect the total amount of faeces excreted by the two rabbits per cage (without urine contamination). Rabbit growth and feed consumption per cage (i.e. for two rabbits) were controlled for the 5 days of the digestibility trial.

Dry matter (DM) contents of the feed were determined at 103°C for 24 h and ash at 550°C for 5 h. Fibrous fractions (NDF, ADF and ADL) were carried out according to the sequential method of Van Soest *et al.* (1991), nitrogen was measured according to the Dumas combustion method and energy according to adiabatic combustion. We calculated hemicelluloses as NDF-ADF.

Tannins were analysed by the method of Folin–Ciocalteu (Makkar, 2003; Inovalys Laboratory, Nantes, France). The biological activity of tannins was assessed by the method of radial diffusion using bovine serum albumin (BSA) medium (Hagerman and Butler, 1978). As sainfoin contains no hydrolysable tannins (Marais *et al.*, 2000), the amount of CTs was considered to be equal to the total tannins

Parasitological techniques

Four days after weaning, rabbits in groups IC and IS were orally infected with 2125 infective, third-stage larvae (L3) of *T. colubriformis*. This date was counted as D0 of infection. The larvae were collected from one donor sheep in the Hellenic Agriculture Organisation (Veterinary Research Institute of Thessaloniki, Greece), sent to France and maintained for 8 weeks at 4°C before being used to infect the rabbits. Faecal samples were collected weekly at the beginning of the

Table 1 Ingredients and chemical composition of the experimental diets

	Control (C)	Sainfoin (S)	Sainfoin, dehydrated pellets (raw material)
Ingredients (%)			
Dehydrated sainfoin		39.6	
Dehydrated alfalfa	40.0	24.0	
Wheat	16.0	9.6	
Wheat bran	7.0	4.2	
Beet pulp	10.0	6.0	
Soyabean meal	6.0	3.6	
Sunflower meal	11.9	7.1	
Wheat straw	8.0	4.8	
Mineral and vitamin premix	1.1	1.1	
Chemical composition (g/kg as fed)			
Dry matter	910	901	857
Crude ash	104	110	79
Starch ¹	110	66	
Crude fat			31
CP ($N \times 6.25$)	159	167	173
Crude fibre			198
NDF	364	371	371
ADF	199	234	304
ADL	43	84	120
Gross energy (MJ/kg)	16.1	16.4	16.5
Tannins			
Total tannins ²	1.03	1.82	4.92
Biological activity ³	Na	10.60	33.77

¹values calculated from tabulated data.

²% Equivalent tannic acid; for sainfoin, total tannins are equal to condensed tannins.

³Protein precipitation activities (cm²/g).

experiment and twice a week after 21 days DPI. The faecal worm egg counts (FECs, expressed as eggs per gram (EPG) of fresh faeces) were assessed on each cage sample based on the modified McMaster technique. The total faecal excretion was weighed once a week to determine the total faecal worm egg output. Faecal DM was determined during the digestibility trial. On DPI 39, 75 g of faeces of each cage from the two infected groups were stored for 10 days at 23°C in humid conditions in order to allow egg hatching and to calculate the rate of larval development. The larvae were extracted from the faeces with a Baermann apparatus for 6 h and then counted. The number of larvae was extrapolated to the total amount of cultured faeces and divided by the number of total faecal eggs in order to calculate the egg-hatching rate. Finally, the rabbits were euthanized on DPI 45. The small intestines were individually collected and identified, as well as faecal samples in the distal colon. The small intestines were then opened and washed to collect digesta on a 100- μ m sieve. The adult worms were counted for each rabbit based on a 10% aliquot method, and males and females were identified. The survival rate (% of the initial dose of larvae) was estimated by dividing the number of total adult worms by the given number of infective larvae. After

cleaning the worms with lactophenol, the number of eggs contained *in utero* (female fecundity) was also determined on 10 female worms/rabbit by direct counting under microscopic examination.

Statistical analysis

All data were analysed using R software. Normality was checked with the Shapiro–Wilk test or the D’Agostino–Pearson test in the presence of *ex aequo*. An ANOVA on repeated measurements was performed on FEC values after being log ($n + 1$)-transformed. Wilcoxon and Kruskal–Wallis tests were performed on FEC values when normality could not be obtained by logarithmic transformation. Faecal egg count at slaughter, the number of adult worms in the intestine and fecundity values were analysed using *T*-tests, and animal performances were analysed using a two-way ANOVA. Ratios were analysed using a χ^2 test. As *T. colubriformis* is not a usual parasite of rabbit and due to some difficulties during individual infection, 10 rabbits (out of 32) were negative with regard to infection (five in each infected group) and were thus excluded from the statistical analysis.

Results

Feed intake and growth performances

There were no significant interactions between the diet and infection effects, regardless of the parameter analysed. On average, a rabbit in the sainfoin groups ingested 110 g of feed/day, corresponding to 1.8 g of tannins (tannic acid equivalent (TA eq.)) per day, whereas a rabbit from the control groups ingested 105 g of feed, corresponding to 0.9 g of TA eq. per day; Table 2). The feed intake was not significantly affected by the infection. Among the four groups and during the whole experiment (6 weeks), the rabbits did not show any sign of degraded health status (no signs of diarrhoea). Accordingly, from weaning to slaughter, there was no mortality or morbidity, even in the infected groups. Disregarding the infection status, the live weight and growth were similar between all groups, although the growth tended ($P = 0.06$; Table 2) to be 3% lower in the S groups (IS, NIS). The feed intake was 5% higher in the sainfoin groups compared with the control groups (+5.2 g DM/day; $P < 0.01$). Accordingly, the feed conversion ratio was 10% higher for the sainfoin groups compared with the control groups (3.2 v. 2.9; $P < 0.001$).

Digestibility and nutritive value of sainfoin

The digestibility of organic matter averaged 65.8% in accordance with classical values recorded for such a diet. There was no impact either of the diet or of the infection on organic or energy digestibility (Table 3). Conversely, the digestive efficiency of protein was reduced by six units (%) in both ‘sainfoin groups’ (NIS and IS) compared with the control groups ($P < 0.001$). Digestibility coefficients for hemicelluloses were

Table 2 Effect of infection and diet on growth performance in growing rabbits

	n	Groups				RMSE	P value		
		IC	IS	NIC	NIS		Inf. × diet	Inf.	Diet
Live weight D0 (g)	64	625	641	624	635	69	0.89	0.84	0.43
Live weight D45 (g)	64	2419	2391	2492	2392	150	0.34	0.34	0.10
Weight gain from D0 to D42 (g/day)	64	38.8	38.2	40.2	38.2	2.6	0.30	0.27	0.06
Feed intake from D0 to D42 (g DM/day)	32	103.1 ^a	110.1 ^b	106.0 ^{ab}	109.5 ^b	7.1	0.33	0.51	*
Feed conversion ratio	32	2.93 ^a	3.20 ^b	2.90 ^a	3.19 ^b	0.21	0.92	0.71	***

IC = infected control diet; IS = infected sainfoin diet; NIC = non-infected control diet; NIS = non-infected sainfoin diet; RMSE = root mean square of the error that applies to the statistical model; Inf. = infection; DM = dry matter.

^{a,b}Values within a row with different superscripts differ significantly at $P < 0.05$.

* $P < 0.05$, *** $P < 0.01$.

Table 3 Effect of infection and diet on the digestibility coefficient in growing rabbits

	Groups				RMSE	P value		
	IC	IS	NIC	NIS		Inf. × Diet	Inf.	Diet
Digestibility coefficient (%)								
Dry matter	65.1	66.3	66.3	67.6	1.8	0.90	0.10	0.11
Organic matter	65.3	65.2	66.3	66.3	1.9	0.90	0.21	0.98
CP	76.5 ^a	70.2 ^b	75.3 ^a	69.6 ^b	3.1	0.82	0.43	***
Energy	64.4	64.7	65.2	65.7	2.1	0.94	0.34	0.62
NDF	39.7	42.2	42.0	44.4	3.7	0.98	0.15	0.62
ADF	31.5	37.5	33.4	36.9	4.5	0.52	0.72	0.23
Hemicelluloses (NDF-ADF)	49.6 ^{ab}	45.3 ^b	52.6 ^{ab}	52.8 ^a	4.7	0.24	*	0.35
Nutritive value of the diets								
Digestible energy (MJ/kg as fed)	10.37	10.63	10.49	10.78	0.35	0.93	0.32	0.07
Digestible protein (g/kg as fed)	76.2	73.1	75.0	72.5	3.1	0.83	0.47	0.07
Nutritive value of the sainfoin as raw material ¹								
Digestible energy (MJ/kg as fed)		11.03		11.21			0.54	
Digestible protein (g/kg as fed)		110		110			0.75	

IC = infected control diet; IS = infected sainfoin diet; NIC = non-infected control diet; NIS = non-infected sainfoin diet; RMSE = root mean square of the error that applies to the statistical model; Inf. = infection.

^{a,b}Values within a row with different superscripts differ significantly at $P < 0.05$, according to a one-way ANOVA.

¹Calculated by the difference between C and S diets.

* $P < 0.05$, *** $P < 0.01$.

reduced by 10% in infected animals compared with non-infected ones (–5 points; $P < 0.05$).

Pelleted dehydrated sainfoin was substituted at the level of 39.6% for alfalfa in the two sainfoin diet groups. Based on the results of the non-infected group, the DE concentration of the dehydrated sainfoin was calculated as 11.2 MJ/kg as fed, and DPs as 110 g/kg as fed in the raw material. These values were calculated with no significant difference in the infected groups (Table 3).

Measurements of the parasitological effects

The kinetics of FEC (Figure 1) indicated that the infection was successful in 22 out of 32 rabbits. The mean values of FEC (excluding the zero values) ranged between 100 and 400 EPG, and the variability between samples was high (± 200 EPG). The results of the ANOVA on repeated measurements did not show any overall difference in EPG between the two infected groups (IC v. IS). A difference was only observed on DPI 32 when FEC in the IC group was significantly lower than in the IS

group ($P = 0.026$; Figure 1). Considering the whole experimental period, no difference was observed between the IC and IS groups (on average, 258 EPG; $P = 0.57$). On DPI 45, the mean egg counts from individual faeces collected directly in the distal colon were reduced by more than 30% in the IS group compared with the IC group, but the difference was not significant ($P = 0.20$). The same observations (lack of difference) applied to the total faecal egg output (20558 eggs; $P = 0.25$), and on FEC expressed in EPG of faecal DM (168 eggs; $P = 0.75$).

After slaughter (DPI 45), the number of adult *T. colubriformis* recovered in the small intestine (972) did not differ between the IC and IS groups ($P = 0.50$; Table 4). Overall, the survival rate of the infective larvae of *T. colubriformis* was higher than 40% in the 10-week-old experimentally infected rabbits (the rabbits that were negative with regard to infection were excluded). The number of eggs *in utero* per female worm (13.8) was similar in both groups ($P = 0.83$). In contrast, the rate of eggs hatched in the sainfoin-fed group tended to be lower than for the control-fed group (58.3% v. 85.2%; $P = 0.08$).

Throughout the whole experiment, no coccidian oocysts were detected using a modified McMaster technique for all groups, nor were any other propagules detected in samples of non-infected groups.

Discussion

The aim of our study was to evaluate the nutritive value of dehydrated sainfoin and its potential use as a nutraceutical for rabbits. We will first discuss the results obtained on the nutritive value of sainfoin and the effects on digestion and performance for the growing rabbit by analysing the effect of alfalfa replacement by this legume in a pelleted balanced diet. We will then discuss the effects of sainfoin intake on different parameters that characterise experimental infection of rabbits with *T. colubriformis*.

Sainfoin as an alternative to alfalfa in rabbit feed

Effect of sainfoin dietary incorporation on digestion and performance. The higher feed intake observed with the sainfoin diet suggested a high palatability of this product for growing rabbits. This higher intake could be related to the twofold higher lignin concentration of the S diet (8%) when compared with the control. The lower digestion of proteins in the sainfoin group (–6 points compared with control values) could be explained by the effect of tannins in the small intestine, although this has never been quantified for the

growing rabbit. It is suspected that proteins are bound with tannins in the range of intestinal pH and might therefore be less available for digestive processes. Accordingly, the DP intake tended to be less in the two sainfoin groups than in the two control groups (–7.9 g DP/day/rabbit; $P = 0.07$). This could explain that rabbits fed with the control diet tended to grow faster (+3.3%; $P = 0.06$) even though the DE content of sainfoin was higher. Moreover, consideration must be given to the fibre intake of the rabbits and, particularly, to a twofold higher lignin intake for S groups compared with control ones (9.2 v. 4.5 g ADL/day). As shown by Perez *et al.* (1994), a high lignin intake could explain the poorer feed conversion ratio observed in the NIS and IS rabbits even though their DE intake was higher than in the C and IC groups.

Nutritive value of sainfoin. The nutritive value observed for the dehydrated and pelleted sainfoin was high, as the DE content reached 12.97 MJ/kg DM and 128 g of DP/kg DM. For a sainfoin hay (incorporated into a pelleted diet) containing a high NDF level (55%), Fernández-Carmona *et al.* (1996) reported a 35% lower level of DE (8.2 MJ/kg DM) and a 50% lower DP content (62 g/kg DM) measured in 4 to 5-month-old rabbits (3 to 4 kg live weight (LW)). Similarly, Liu *et al.* (1992) reported a DE of 8.5 MJ/kg DM for a sainfoin hay fed to adult angora rabbits. This considerable difference in nutritive values between hay and dehydrated sainfoin could be explained by several factors such as the delay in harvesting time or variations in plant physiological stages. Moreover, dehydrating legumes led to a better conservation of nutritive compounds when compared with conversion to hay by reducing the loss of foliage.

The high-fibre and high-DE concentration of dehydrated sainfoin pellets indicated that this raw material is a valuable source of fibre and of energy, comparable with dehydrated alfalfa. In fact, compared with dehydrated alfalfa, sainfoin had a 40% higher DE content (11.2 v. 7.6 MJ/kg as fed) and a similar DP content (110 v. 113 g DP/kg). Therefore, on the basis of the results of our study, dehydrated sainfoin seems to be an excellent trade-off feedstuff to formulate balanced diets for growing rabbits, as it provides large quantities of lignins that are essential for digestive health in rabbits

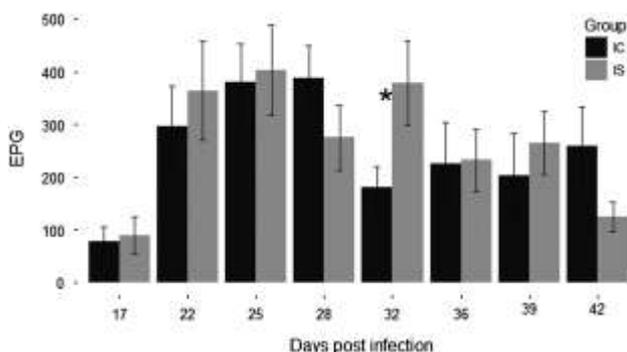


Figure 1 Comparison of means of faecal egg counts on eggs per gram (EPG) in infected groups fed with control diet – IC (black) – or sainfoin diet – IS (grey). Error bars indicate standard errors. * $P < 0.05$.

Table 4 Effect of diet on daily excretion of faecal eggs, egg hatching, survival rate, sex ratio and fecundity of *Trichostrongylus colubriformis*

	n	IC	IS	RMSE	P value
Adult worms in intestine ¹	22	1016	929	283	0.50
Fecundity (eggs <i>in utero</i> per female)	220	14.4	14.0	2.9	0.95
Total faecal egg output	22	29 509	33 515	24 263	0.25
Faecal eggs at slaughter (eggs/g)	22	473	327	245.3	0.20
Egg-hatching rate (%) ²	10	85.2	58.3	28.9	0.08

IC = infected control diet; IS = infected sainfoin diet; RMSE = root mean square of the error that applies to the statistical model.

¹Some rabbits were not correctly infested (five for each group) and were thus excluded from the statistical analysis.

²Percentage of gastrointestinal nematode eggs in faeces hatching and developing into L3 larvae after 10 days of incubation.

(Gidenne *et al.*, 2015), whereas its DE and DP contents remain high. Further studies with more moderate incorporation of dehydrated sainfoin (around 20%) will aim at confirming our initial results.

Sainfoin a potential nutraceutical to control gastrointestinal nematodes in rabbits

T. colubriformis infections of young weaned rabbits as a model. Wild rabbits are natural carriers of GINs. In OF, grazing rabbits that are potentially exposed to the faeces of wild rabbits can therefore become infected. Among the main GIN species, *Graphidium strigosum* and *Trichostrongylus* sp. could impact their condition and health (Schoeb *et al.*, 2007). Consequently, there is the need for an experimental model to study the interactions between GINs and rabbits in order to test alternatives to chemical drugs in OF systems. Regarding the difficulty to obtain *T. retortaeformis* larvae and the availability of *T. colubriformis* larvae, *T. colubriformis* was used. Experimental infection of young weaned rabbits with *T. colubriformis* has been previously demonstrated (Williams and Palmer, 1964; Hoste *et al.*, 1988). Despite the fact that *T. colubriformis* has the potential to naturally infect rabbits, it remains occasional (Saulai and Cabaret, 1998), with *T. retortaeformis* being the specific *Trichostrongylus* species found in rabbits (Audebert *et al.*, 2003). Therefore, in experimental infections in rabbits, the biological traits of *T. colubriformis* can present some variations compared with infections in the usual hosts (small ruminants; Audebert *et al.*, 2003). For example, the mean number of eggs *per utero* in female worms appeared to be reduced when hosted in rabbits: 14 in our study and 24 eggs *per utero* in sheep. Despite these limits, *T. colubriformis* infections in young weaned rabbits make it possible to explore sainfoin as a nutraceutical in OF systems, and more widely the opportunity to use rabbits infected with *T. colubriformis* as a model to explore several aspects of the effects of sainfoin and other tannins containing resources on GINs.

Effect of condensed tannins on T. colubriformis. Condensed tannins form stable bindings with proteins in a range of pH from 4 to 7 (Jones and Mangan, 1977). pH values in the stomach of young rabbits ranged from 1.5 to 2.0, with a maximum of 3.5 in the fundus (in the presence of soft faeces) at the beginning of the day (Blas and Gidenne, 2010). These values seem to be too acidic to enable the formation of stable complexes of CT-proteins in the stomach. pH values are higher in the small intestine: from 6.4 to 7.2; in the caecum: 6.0; and in the colon: 6.5. Therefore, it is more likely that CTs might bind with proteins in the intestines. Exsheatment of *T. colubriformis* infective larvae occurs in the compartment anterior (the stomach) to the compartment of adult establishment (the small intestine). Due to low pH values in the rabbit stomach, it is hypothesised that the exsheatment could not be impaired by the formation of complex CT-larval proteins, explaining similar recovery rates in sainfoin v. control groups.

Min *et al.* (2004) suggested that CTs could reduce helminth fecundity rather than survival of worms in the digestive tract. In sheep, the required amount of tannin in the diet necessary to trigger anthelmintic activity in ruminants has been evaluated at approximately 30 to 40 g of CTs/kg DM (3% to 4%; Hoste *et al.*, 2006). In our sainfoin diet, the level of CT attained was only 16.4 g/kg DM, and it might have been insufficient to impair larvae establishment and/or worm fecundity. However, at the end of the experiment (at slaughter) and when feed intake was higher, we observed that FEC values were higher by 30% in the control group compared with the sainfoin group.

The levels of CTs in the sainfoin diet appeared to have been sufficient to affect the development of eggs into larvae, as demonstrated by our results. In horses fed with a diet containing 3.6% of CTs/kg DM, Collas *et al.* (2015) reported similar effects. The FECs were not reduced but the rate of larval development was. The mode of action of CTs on worm eggs could be either direct or indirect. Molan *et al.* (1999) suggested that the direct effect could be linked to the exposure of eggs to CTs during their development, as CTs are not absorbed from the digestive tract and remain in the faeces. However, the hypothesis of an indirect effect of CTs based on antibacterial activity could be also raised. As shown by Wang (1970), *Escherichia coli* is the suitable bacteria for feeding the free-living stage (L1 and L2) of *T. colubriformis* and for favouring their development into L3 larvae. Min *et al.* (2007) determined a dose-dependent activity of tannins to reduce a faecal population of *E. coli* in steers, with an intermediate effect at 0.75% and a maximum effect at 1.5% (corresponding to 7.5 and 15 g DM of tannins/day). Methanogens bacteria could be also inhibited by CTs of pine bark in goats (Min *et al.*, 2014). Dalle Zotte and Cossu (2009) also reported bactericidal activity on *E. coli* in the caecum of rabbits supplied with 1% or 3% of quebracho tannin extract. More largely, the use of tannin extract seems to reduce the rabbit mortality and morbidity in an enteropathy infected environment (Maertens and Struklec, 2006). In the current experiment, the level of tannins in the sainfoin diet (1.65%) compared with the control diet (0.95%) could be responsible for the decrease in the *E. coli* and other bacteria population and could therefore indirectly explain the reduced development of eggs into larvae. However, the tannins are widespread in plants, thus the difference in tannin content of the control and sainfoin-contained diet was rather small.

Besides, as the sainfoin also contains lectins (such concanavalin A), we also hypothesise that these molecules might have an impact on *T. colubriformis* infection, as shown in sheep (Rios de Alvarez *et al.*, 2010). This should be further studied in the rabbit.

Effect of infection

Musongong *et al.* (2004) described a dose-dependent effect on BW in *T. colubriformis*-infected rabbits. The infection with a medium dose of infective larvae of *T. colubriformis* (3000 L3/kg LW^{0.75}) in our experiment did not result in any significant difference in BW or growth between animals infected

or not. Purvis and Sewell (1971) also indicated that the number of eggs excreted by rabbits was higher when it resulted from an infective dose of larvae obtained from rabbits than from the same dose of larvae obtained from sheep. Purvis and Sewell (1971) also indicated that egg excretion is higher at the 3rd or the 7th generation of rabbits. Therefore, in future experiments, it might be worth using infective larvae of *T. colubriformis* directly obtained from 2nd-generation rabbits in order to maximise the possible difference in egg excretion, or to use nematodes adapted to rabbits.

The resilience of the infected animals could be due to higher feed consumption. In our experiment, infected animals do not show a higher feed consumption than non-infected ones. However, feed was designed to cover all the rabbits' needs. We therefore considered that the nutritional level was optimal. In such conditions, it would have been difficult to make any improvement based on nutrition, as suggested by Hoste *et al.* (2016). Moreover, at weaning, our rabbits were free of the major pathogens (enteropathogenic *E. coli*) and free of coccidia. This could also explain the lack of impact of the infection on growth and intake.

However, the infection with *T. colubriformis* impaired the digestion of hemicelluloses that are considered to be highly digested by the rabbit (when compared with cellulose). The main hemicelluloses of dicotyledonous plants (both alfalfa and sainfoin) are xyloglucans. A consequence of gastrointestinal parasitism is the possible negative interaction for fibre digestion, possibly explained by changes both of microbiota and of the biochemical environment of the gut induced by parasites (Hoste, 2001). *T. colubriformis* develop in the proximal part of the small intestine in rabbits (Hoste *et al.*, 1988). In contrast, the digestion of fibres predominantly occurs in the caecum. However, as there is also some activity of xylanases in the small intestine (De Blas *et al.*, 1999), the digestion of hemicelluloses may begin in the small intestine (Gidenne and Ruckebusch, 1989). Hence, the presence of *T. colubriformis* in the small intestine might be responsible to some extent for a lower bacterial hemicellulase activity.

Pelleting process and biological activity of tannins

The biological activity on BSA of the sainfoin diet was lower than expected by 21%, based on the results of the raw material (10.6 v. 13.5 cm²/g). On the basis of our results, it seems that the protein precipitation activity of tannins contained in sainfoin was reduced by the pelleting process. However, Terrill *et al.* (2007) found that the pelleting of *Sericea lespedeza* (another tannin-containing legume) did not impact the anthelmintic properties and even improved them. Nevertheless, in Terrill *et al.* (2007), the temperature did not exceed 70°C during the process. To prepare the rabbit feed, the pellets were processed at 80°C to 85°C. Therefore, either a threshold between the improvement and the deterioration of CT activity may exist between 70°C and 80°C, or *Sericea lespedeza* and sainfoin tannins do not respond in the same way to heating. In further studies, it

would be interesting to take the influence of overheating in the pelleting process on the biological activity of tannins into account, and to determine a maximum temperature to maximise anthelmintic properties.

To conclude, on the basis of this first study, dehydrated sainfoin pellets seem to be an interesting feedstuff for growing rabbits and could constitute a real alternative to dehydrated alfalfa as its DE content is higher than alfalfa (11.12 MJ/kg as fed), whereas its DP content is similar to alfalfa (110 g/kg as fed). It is also an excellent source of fibre as well as a considerable supply of lignins. Moreover, sainfoin could reduce the development of *T. colubriformis* eggs into larvae through the activity of CTs in faeces, therefore limiting environmental contamination.

As recently revealed by Saratsis *et al.* (2016) in lambs, condensed sainfoin tannins may also have an effect on coccidia. This will have to be examined in growing rabbits as coccidiosis is a major concern in this species. Moreover, trials conducted on an experimental organic rabbit farm are being analysed to assess, *in situ* under natural infections on pasture, the impact of grazing fresh sainfoin. These different studies will help to improve our understanding of the effects of sainfoin as a nutraceutical in rabbit production.

Acknowledgements

This work was funded by the INRA metaprogram GISA (PROF project) and INRA-AgriBio4 (CuniPat project). The authors thank the MG2Mix (Chateaubourg, France) and Multifolia (Viapres Le Petit, France) companies for providing the dehydrated sainfoin pellets, the UE INRA PECTOUL for providing rabbits (E. Balmisse and V. Helies) and experimental diets (M. Moulis), and Dr S. Sotiraki from the Veterinary Research Institute of Thessaloniki (HAO, Greece) for providing the infective larvae of *T. colubriformis*. The authors thank all of the colleagues involved in data collection and analysis, especially C. Lacassagne (INRA, ToxAlim) and C. Bannelier (INRA, GenPhySE).

References

- Audebert F, Cassone J, Kerboeuf D and Durette-Desset MC 2003. Development of *Trichostrongylus colubriformis* and *Trichostrongylus vitrinus*, parasites of ruminants in the rabbit and comparison with *Trichostrongylus retortaeformis*. *Parasitology Research* 90, 57–63.
- Blas E and Gidenne T 2010. Digestion of sugars and starch. In *Nutrition of the rabbit* (ed. C De Blas and J Wiseman), pp. 19–38. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Collas C, Salle G, Dumont B, Cabaret J, Cortet J, Martin-Rosset W, Wimmel L and Fleurance G 2015. *Quelle efficacité d'un apport de sainfoin (Onobrychis viciifolia) ou d'un excès d'azote de courte durée dans l'alimentation du cheval pour lutter contre les strongles digestifs?* In *Proceedings of the 41th Journée de la Recherche Equine*, 12 March, Paris, France, pp. 158–161.
- Dalle Zotte A and Cossu ME 2009. Dietary inclusion of tannin extract from red quebracho trees (*Schinopsis* spp.) in the rabbit meat production. *Italian Journal of Animal Science* 8, 784–786.
- De Blas C, Garcia J and Carabaño R 1999. Role of fibre in rabbit diets. A review. *Annales de Zootechnie* 48, 3–13.
- Fernández-Carmona J, Cervera C and Blas E 1996. Prediction of the energy value of rabbit feeds varying widely in fibre content. *Animal Feed Science and Technology* 64, 61–75.

- Gidenne T, Lebas F, Savietto D, Dorchie P, Duperray J, Davoust C and Fortun-Lamothe L 2015. Nutrition et alimentation. In *Le lapin. De la biologie à l'élevage* (ed. T Gidenne), pp. 152–196. Quae éditions, Paris, France.
- Gidenne T and Ruckebusch Y 1989. Flow and rate of passage studies at the ileal level in the rabbit. *Reproduction Nutrition Development* 29, 403–412.
- Hagerman AE and Butler LG 1978. Protein precipitation method for the quantitative determination of tannins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 26, 809–812.
- Hoste H 2001. Adaptive physiological processes in the host during gastro-intestinal parasitism. *International Journal for Parasitology* 31, 231–244.
- Hoste H, Jackson F, Athanasiadou S, Thamsborg SM and Hoskin SO 2006. The effects of tannin-rich plants on parasitic nematodes in ruminants. *Trends in Parasitology* 22, 253–261.
- Hoste H, Kerboeuf D and Parodi AL 1988. *Trichostrongylus colubriformis*: effects on villi and crypts along the whole small intestine in infected rabbits. *Experimental Parasitology* 67, 39–46.
- Hoste H, Torres-Acosta JFJ, Quijada J, Chan-Perez I, Dakheel MM, Kommuru DS, Mueller-Harvey I and Terrill TH 2016. Interactions between nutrition and infections with *Haemonchus contortus* and related gastrointestinal nematodes in small ruminants. In *Haemonchus contortus and haemonchosis – past, present and future trends* (ed. BG Robin and S-H Georg Von), pp. 239–351. Academic Press, New York, NY, USA.
- Hoste H, Torres-Acosta JFJ, Sandoval-Castro CA, Mueller-Harvey I, Sotiraki S, Louvandini H, Thamsborg SM and Terrill TH 2015. Tannin containing legumes as a model for nutraceuticals against digestive parasites in livestock. *Veterinary Parasitology* 212, 5–17.
- Jones WT and Mangan JL 1977. Complexes of the condensed tannins of sainfoin (*Onobrychis viciifolia* scop.) with fraction 1 leaf protein and with submaxillary mucoprotein, and their reversal by polyethylene glycol and pH. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 28, 126–136.
- Liu SM, Zhang L, Chang C, Pen DH and Xu Z 1992. The evaluation of nutritive values of the feedstuffs and diets for Angora rabbits. 1. The determination of the contents of digestible energy and digested crude protein in feedstuffs. In *5th World Rabbit Congress*, 25–30 July, Corvallis, Oregon, pp. 1633–1639.
- Maertens L and Struklec M 2006. Technical note: preliminary results with a tannin extract on the performance and mortality of growing rabbits in an enteropathy infected environment. *World Rabbit Science* 14, 189–192.
- Makkar HPS 2003. Quantification of tannins in tree and shrub foliage. A laboratory manual. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Marais JPJ, Mueller-Harvey I, Brandt EV and Ferreira D 2000. Polyphenols, condensed tannins, and other natural products in *Onobrychis viciifolia* (Sainfoin). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 48, 3440–3447.
- Martin G, Duprat A, Goby J-P, Theau J-P, Roinsard A, Descombes M, Legendre H and Gidenne T 2016. Herbage intake regulation and growth of rabbits raised on grasslands: back to basics and looking forward. *Animal* 10, 1609–1618.
- Min BR, Pinchak WE, Anderson RC and Callaway TR 2007. Effect of tannins on the *in vitro* growth of *Escherichia coli* O157:H7 and *in vivo* growth of generic *Escherichia coli* excreted from steers. *Journal of Food Protection* 70, 543–550.
- Min BR, Pomroy WE, Hart SP and Sahu T 2004. The effect of short-term consumption of a forage containing condensed tannins on gastro-intestinal nematode parasite infections in grazing wether goats. *Small Ruminant Research* 51, 279–283.
- Min BR, Solaiman S, Shange R and Eun J-S 2014. Gastrointestinal bacterial and methanogenic archaea diversity dynamics associated with condensed tannin-containing pine bark diet in goats using 16S rDNA amplicon pyrosequencing. *International Journal of Microbiology* 4, 1–11.
- Molan AL, Waghorn GC and McNabb WC 1999. Condensed tannins and gastro-intestinal parasites in sheep. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association* 61, 57–61.
- Musongong GA, Chiejina SN, Fakaie BB and Ikeme MM 2004. The responses of a tropical breed of domestic rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, to experimental infection with *Trichostrongylus colubriformis*. *Journal of Helminthology* 78, 249–257.
- Paolini V, Fouraste I and Hoste H 2004. In vitro effects of three woody plant and sainfoin extracts on two parasitic stage of three parasitic nematode species. *Parasitology* 129, 69–77.
- Paolini V, Fraayssines A, De La Farge F, Dorchie P and Hoste H 2003. Effects of condensed tannins on established populations and on incoming larvae of *Trichostrongylus colubriformis* and *Teladorsagia circumcincta* in goats. *Veterinary Research* 34, 331–339.
- Perez JM, Gidenne T, Lebas F, Caudron I, Arveux P, Bourdillon A, Duperray J and Messenger B 1994. Dietary lignins in growing rabbits. 2 – consequences on growth performances and mortality. *Annales de Zootechnie* 43, 323–332.
- Perez JM, Lebas F, Gidenne T, Maertens L, Xiccato G, Parigi-Bini R, Dalle Zotte A, Cossu ME, Carazzolo A, Villamide MJ, Carabaño R, Fraga MJ, Ramos MA, Cervera C, Blas EJFC, Falcao E, Cunha L and Bengala Freire J 1995. European reference method for in vivo determination of diet digestibility in rabbits. *World Rabbit Science* 3, 41–43.
- Purvis GM and Sewell MMH 1971. The host-parasite relationship between the domestic rabbit and *Trichostrongylus colubriformis*. *Veterinary Record* 89, 151–152.
- Rios de Alvarez L, Greer AW, Jackson F, Athanasiadou S, Kyriazakis I and Huntley JF 2010. The effect of dietary sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) on local cellular responses to *Trichostrongylus colubriformis* in sheep. *Parasitology* 135, 1117–1124.
- Saratsis A, Voutzourakis N, Theodosiou T, Stefanakis A and Sotiraki S 2016. The effect of sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) and carob pods (*Ceratonia siliqua*) feeding regimes on the control of lamb coccidiosis. *Parasitology Research* 115, 2233–2242.
- Saulai M and Cabaret J 1998. Limited role of lagomorphs (*Oryctolagus cuniculus* and *Lepus capensis*) in the dispersion of parasite nematodes of ruminants. *Veterinary Parasitology* 77, 301–304.
- Schoeb TR, Cartner SC, Baker RA, Gerrity LW and Baker DG 2007. Parasites of rabbits. In *Flynn's parasites of laboratory animals* (ed. DG Baker), pp. 451–499. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK.
- Terrill TH, Mosjidis JA, Moore DA, Shaik SA, Miller JE, Burke JM, Muir JP and Wolfe R 2007. Effect of pelleting on efficacy of sericea lespedeza hay as a natural dewormer in goats. *Veterinary Parasitology* 146, 117–122.
- Van Soest PJ, Robertson JB and Lewis BA 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and non starch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74, 3583–3597.
- Villamide MJ, Maertens L, Cervera C, Perez JM and Xiccato G 2001. A critical approach of the calculation procedures to be used in digestibility determination of feed ingredients for rabbits. *World Rabbit Science* 9, 19–26.
- Wang G-T 1970. Suitability of various species of microorganisms as food for the free-living stages of *Trichostrongylus colubriformis*. *The Journal of Parasitology* 56, 753–758.
- Williams GAH and Palmer BH 1964. *Trichostrongylus colubriformis* (a nematode of sheep and other ruminants) as a test organism for sheep anthelmintics in the laboratory. *Nature* 203, 1399–1400.

2. ETUDE 2 : Effet coccidiostatique d'aliments riche en tannins pour le lapin

Article en préparation pour Veterinary Research

Résumé :

L'effet coccidiostatique du sainfoin et de la caroube dans un aliment destiné aux lapins, et distribué aux lapines à partir de la naissance et aux lapereaux au sevrage et jusqu'à l'abattage a été testé. L'essai a démarré à la parturition (J0), 24 lapines et leur portée ont été réparties en trois groupes. Les groupes ont été alimentés avec un aliment témoin (groupe CO), un aliment contenant 10% de graines de caroube (Groupe RO) ou un aliment contenant 34% de sainfoin (Groupe SA). Les aliments ont été formulés pour être iso-protéiques et iso-énergétiques, avec un taux de fibres équilibré, mais différent par leur teneur en tannins. Le sevrage a eu lieu à J37, et les lapins sevrés sont restés dans la même cage avant leur transfert dans les cages d'engraissement à J51, où ils sont restés jusqu'à la fin de l'essai. La croissance des lapins n'a pas différencié selon le groupe. L'indice de conversion était plus faible pour les lapins du groupe SA comparé aux groupes CO et RO. L'excrétion oocystale fécale des lapins du groupe SA était réduite de 60% par rapport à celle des lapins des groupes CO et RO. Tant que les lapins n'ont pas été transférés dans les cages d'engraissement, l'excrétion oocystale fécale n'a pas différencié entre les groupes. A partir de ce transfert, l'excrétion oocystale fécale totale était inférieure de 62% pour le groupe SA comparé aux groupes CO et RO. La principale espèce identifiée de coccidies était *Eimeria magna* (59% de J59 à J83). L'excrétion oocystale fécale d'*E. magna* n'a pas différencié selon le groupe. Pour conclure, l'incorporation de sainfoin dans un aliment équilibré pour lapin peut permettre une réduction de 60% de l'excrétion oocystale fécale et améliorer l'indice de conversion.

Coccidiostatic effect of tannin rich diet in rabbit

H. LEGENDRE^{1,2,3,4}, K. SARATSI², N. VOUTZOURAKIS², A. SARATSIS², A. STEFANAKIS², P. GOMBAULT⁵, H. HOSTE^{3,4}, T. GIDENNE¹, S. SOTIRAKI²

¹ GenPhySE, Université de Toulouse, INRA, INPT, ENVT, F-31326 Castanet-Tolosan, France

² Laboratory of Parasitology, Veterinary Research Institute, Hellenic Agricultural Organization Demeter, Thessaloniki, Greece

³ UMR 1225 IHAP INRA/ENVT, 23 Chemin des Capelles, 31076 Toulouse, France

⁴ Université de Toulouse, ENVT, 23 Chemin des Capelles, 31076 Toulouse, France

⁵ MULTIFOLIA, 1bis grande rue, 10380 Viâpre Le Petit, France

Abstract

The potential anticoccidial effect of sainfoin and carob in rabbits feed given to does at pre-weaning and to growing rabbits were tested. The trial started at parturition (D0), 24 does and their litters were assigned into three groups. They were fed either with a control (Group CO), a carob (containing 10% carob pods meal) (Group RO) or a sainfoin diet (containing 34% dehydrated sainfoin pellets) (Group SA). All diets were made isonitrogenous and isoenergetic and also balanced for crude fibre, but differed by their tannins content. Weaning occurred at D37, and growing rabbits remained in the same cage until D51, and then were transferred to fattening cages until the end of the trial. Weight gain of young rabbits among the three groups did not differ during the whole trial and post-weaning. Economical FCR post-weaning was reduced between rabbits of group SA compared to group CO and group RO. Faecal oocyst count in group SA was 60% lower than in CO and RO groups. Areas under the curve (AUCs) calculated when rabbits remained in maternity cages after weaning did not differ according to diet. AUCs calculated after rabbit transfer in fattening cage was 62% lower in group SA than group CO and RO. The main species identified (from D59 to D83) was *E. magna* (53% of oocysts). AUCs for *E. magna* did not differ according to diet. In conclusion, incorporation of sainfoin in a rabbit balanced diet can lower by 60% oocyst excretion of coccidia, and ameliorated the economical FCR.

Key-words : rabbit, sainfoin, carob, coccidia, condensed tannins

Introduction

Monoxenous coccidian infections of genus *Eimeria* is one of the major health problems in rabbit breeding. It causes important economic losses world widely (DUSZYNSKI et COUCH (2013); (SZKUCIK *et al.* 2014). Generally, the infections remain subclinical with consequences as reduced growth or weight loss; but coccidiosis can be deadly, especially in young rabbits (PAKANDL 2009). Furthermore, by reducing the immunity of the host, coccidian infections could favour other diseases (YIN *et al.* 2016). The domestic rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) can be infected by eleven species of *Eimeria* (PAKANDL 2009), and natural infections by multiple species are observed (DUSZYNSKI et COUCH 2013). PAKANDL (2009) indicated that the larger spectrum of species was found in rabbits after weaning. Species differ by their pathogenicity and immunogenicity (COUDERT *et al.* 1995). As a consequence, the correlation between oocyst excretion and severity of the disease is difficult to establish (COUDERT *et al.* 1995). In this

context, for PAKANDL (2009), evaluation of the weight gain remains the most accurate tool to estimate the intensity of infection in growing rabbits. Rabbits are infected by ingestion of sporulated oocysts. Generally, suckling rabbits could not be infected before the age of 20 days, when they start to ingest solid feed (COUDERT *et al.* 1991; PAKANDL et HLÁSKOVÁ 2007). According to PAPESCHI *et al.* (2013) oocyst excretion usually peak around 50 days of age and decline drastically at 81-109 days of age. Adults have a low faecal oocyst excretion, however high excretion of oocysts can be seen in does from parturition up to 18-25 days post-partum (HENNEB et AISSI 2013; PAPESCHI *et al.* 2013).

In order to control coccidian excretion and coccidiosis, prophylactic coccidiostatic drugs are usually added to the feed. Concerns about the rising of resistance to these drugs have increased over the last years (FVE 2016), since cases appeared already in several rabbit farms with the dispersion of robenidine-resistant strains of *E. magna*, *E. media* and *E. perforans* (LICOIS 2004; LICOIS 2010). Also, consumers worried about the use of synthetic drugs in agriculture and animal breeding (PAKANDL 2009). Consequently, alternative strategies are required to manage coccidian risk. In another system of livestock production facing similar constraints, namely gastrointestinal nematode' infections in small ruminants, condensed tannin-rich plants have been widely studied because of their anthelmintic activity (ARROYO-LOPEZ *et al.* 2014; HOSTE *et al.* 2015). More recently, some results for the control of coccidian infections in lambs (BURKE *et al.* 2013; SARATSIS *et al.* 2016) and kids (FRAQUELLI *et al.* 2015) also have been found. In particular, sainfoin and carob pods are valuable tannin-rich resources from southern Europe, and available for incorporation in rabbit feed (ABU HAFSA *et al.* 2017; LEGENDRE *et al.* 2017).

The aim of this trial was to study the potential anticoccidial effect of sainfoin and carob in rabbits feed given to does at pre-weaning and to growing rabbits, with emphasis on *Eimeria magna* because of its prevalence in the study farm and its pathogenicity. The consequences for rabbit production were also studied.

Materials and Methods

Experimental design

The trial took place in a commercial rabbit meat farm, with a crossbreed of New Zealand/California and local breed, in Crete, Greece (35°14'42.5"N 24°30'44.5"E). No anticoccidial synthetic drugs are used on the farm; rabbits are vaccinated against Viral Hemorrhagic Disease (Neolap®, Neocell pharmaceuticals), at weaning (at the age of 35-37 days). Does are inseminated on D11 *post-partum*.

Twenty-four does and their litters were enrolled in the trial, and assigned into three groups (8 does per group), according to parity and breed. The trial started at parturition (D0), and does were fed either with a control diet (Group CO), or with one of the two test diets; precisely one rich in carob (containing 10% carob pods meal) (Group RO) and one rich in sainfoin (containing 34% dehydrated sainfoin pellets of variety Perly provided by Multifolia company, Table 1) (Group SA). All diets were made isonitrogenous and isoenergetic and also balanced for crude fibre, Ca, P and Ca/P ratio, and were pelleted by a local industry. On D4, litters were balanced to eight to nine suckling rabbits per doe (i.e. 68, 68, 71 total young rabbits respectively per group) by cross fostering within groups. Weaning occurred at D37, when does were transferred to another cage. Growing rabbits remained in the same cage until D51, and then transferred to fattening cages (grouped by 2 or 3). Litters were weighed (according to cage) and feed intake was recorded (according to diet) on a weekly basis until D101. In the same time,

presence of diarrhoea and mucus on nostrils were also recorded. Economical feed conversion ratios (FCR) were determined for pre-weaning and post-weaning period indicating the ratio between the amount of feed consumed (in kg as fed) and the total weight gain (in kg). Rabbits were slaughtered at 104 days of age.

Parasitological techniques and measurements

Faecal samples were collected first on weekly basis (D3 - D27), later twice per week (D34 - D58) and then again on weekly basis to the end of the study (D62 - D98). Samples, pooled per cage, were collected between 9-10 am corresponding to the faeces excreted during the previous night. Faecal samples kept at +4°C under vacuum (RINALDI *et al.* 2011) until analysed. Faecal oocyst count (FOC) was recorded for all samples per gram of faeces. For this reason a modified McMaster technique was applied using saturated NaCl/glucose solution as flotation fluid and a precision of 20 oocysts/g (HENRIKSEN et CHRISTENSEN 1992; MEYER *et al.* 1999). Between D59 and D83, coccidia positive samples were re-suspended in 2% K₂Cr₂O₇ solution and kept in 25°C allowing oocysts to sporulate. *Eimeria* species were microscopically identified based on the morphology of sporulated oocysts (COUDERT *et al.* 1995).

Chemical analyses and measurement of tannins

Crude protein (CP) content was measured according to the Dumas method (NF ISO 16634-1 2008) including full combustion of the samples and analysis of resulting gaseous nitrogen with the vario EL cube instrument (Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany). Fibre content (NDF, ADF and ADL) was measured according to the sequential procedure of van Soest *et al.* (1991).

The Folin-Ciocalteu method was used to initially determine the total phenol content in the samples. Then the “non tannin” content was measured after the addition of polyvinyl pyrrolidone (PVPP) in the sample which acts as a tannin inhibitor. Finally, tannin concentrations were measured by calculating the difference between the total phenol content and the non-tannin molecules (MAKKAR 2000).

Statistical analyses

All data were analysed using R software. Normality was checked with the Kolmogorov-Smirnov test or D'Agostino-Pearson test in presence of ex aequo. However, as normality was not reached using a log transformation of FOC a negative binomial test with “glm.nb” function from “MASS” package (VENABLES et RIPLEY 2002) was preferred. In order to take into account different sampling time period, area under the curve (AUC) for each cage and for FOC was also determined using “flux” package (JURASINSKI *et al.* 2014). These AUC were determined for *Eimeria* spp i) from weaning to 98 days of age (from D37 to D98), ii) from weaning to the transfer to fattening cage (from D37 to D51) iii) from D51 to D98 and iv) from D59 to D83 and corresponds to days where species identification were done. A separate analysis for *E. magna* was conducted when identification to species was available from D59 to D83. AUC and weight gain were compared between groups using ANOVA, with repeated measurements for weight gain according to week. Tuckey test was used as post-hoc test. Economical FCR were analysed using a chi-square test. Mortality rates were also analysed using a chi-square test using the CATMOD procedure of SAS software.

Table 1 *Ingredients and chemical composition of the experimental diets*

	Control "CO"	Carob "RO"	Sainfoin "SA"
Ingredients (%)			
Barley	28.5	25.0	26.0
Soya bean meal	6.0	6.0	
Sunflower meal	11.0	14.5	16.5
Alfalfa meal 15	34.0	24.0	
Carob meal		10.0	
Dehydrated sainfoin			34.0
Wheat bran	15.0	14.6	18.0
Molasses from beet	1.6	2.0	2.6
Sunflower oil	1.0	1.0	
Mineral and vitamin premix	2.9	2.9	2.9
Chemical composition (g/kg as fed)			
Dry matter	894	892	867
Crude ash	126	111	129
Crude protein (N*6.25)	151	155	169
NDF	270	245	245
ADF	133	124	121
ADL	24	27	30
Digestible Energy (MJ/kg)*	10.1	10.4	10.2
Tannins (% equivalent tannic acid)			
Total tannins	0.65	0.91	1.22

* Values calculated from tabulated data.

Results

Animal performances

Overall diarrhoea was rarely observed during the trial. From birth to weaning, only two suckling rabbits died in group RO, and one doe in group CO three days before weaning (as they were no particular observations for weaned rabbits of this cage, data were kept). From weaning to slaughter, the overall death rate was 15% in average, without difference according to diet ($P=0.21$), despite that the mortality rate was almost two times higher in group CO than in group SA (20.5 and 10% respectively). However, contrast from SA compared to CO and RO was almost significant for the period D34-76 ($P=0.075$).

Weight gain of young rabbits among the three groups did not differ during the whole trial (average 31.2 g/d) from D4 to D101 (3-days before slaughter), and from weaning to D101 (average 35.1 g/d) ($P = 0.6$, Table 2). From D0 to D19, feed intake is the intake of the doe alone, afterwards suckling rabbits started to ingest solid feed as well. After weaning, feed intake averaged 112 g DM/d/rabbit (Figure 1c, Table 3). Economical FCR from birth to weaning

did not differ between groups (Table 3). In contrast, economical FCR from weaning to D101 was reduced by 0.58 points between rabbits of group SA (3.85) when compared to group CO (4.43, $P < 0.01$), and by 0.39 pts when compared to group RO (4.24, $P < 0.01$).

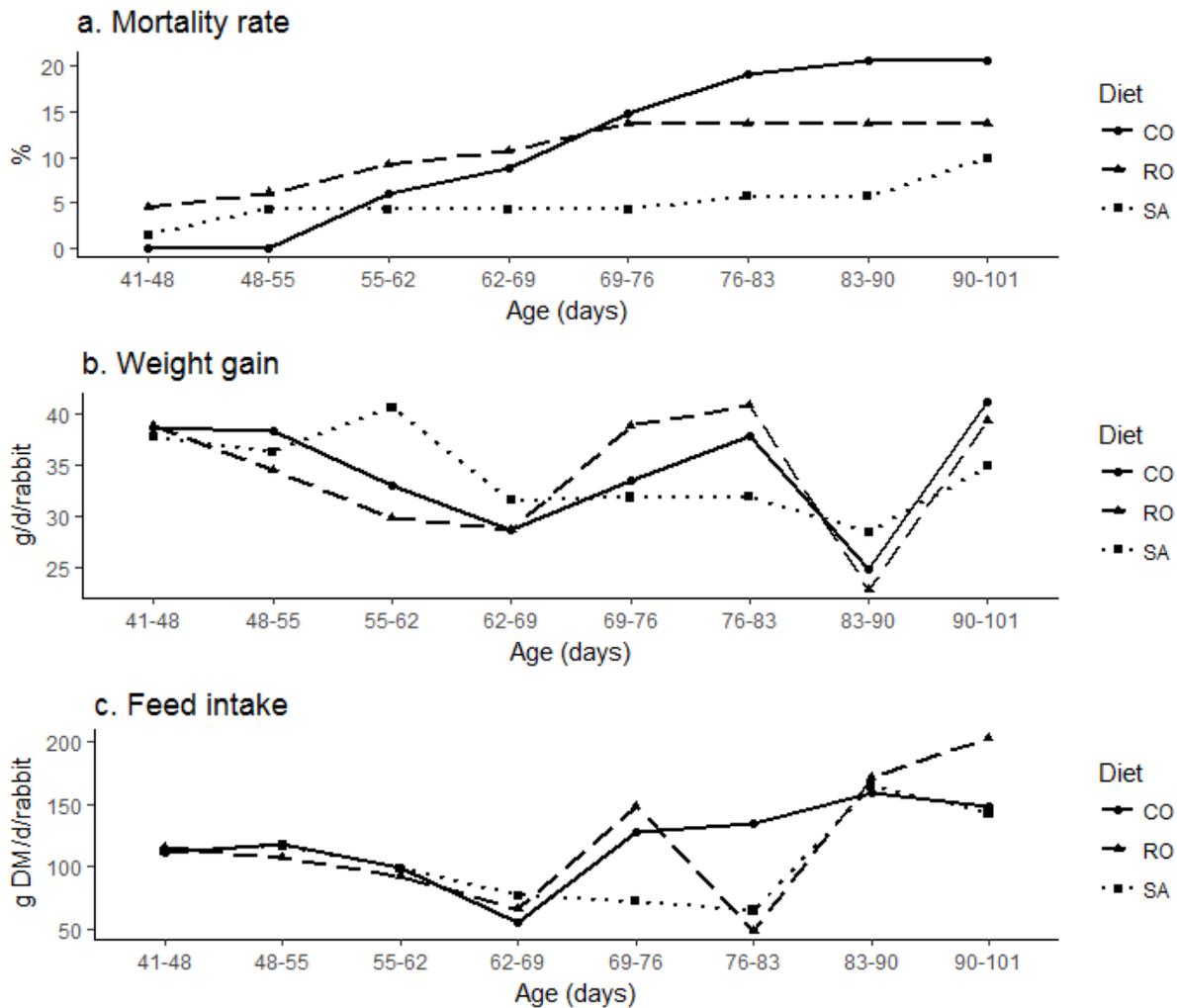


Figure 1 Kinetics of mortality rate (a, %), growth rate (b, g/d/rabbit) and feed intake (c, g DM/d/rabbit) in groups fed with control– CO (solid line), or carob – RO (dashed line), or sainfoin – SA (double-dashed line) diet from weaning to D101

Table 2 Effect of diet on weight gain

Diet	Control	Carob	Sainfoin	RMSE	<i>P</i> value
Weight gain 4 to 101 days of age (g/d)	31.2	31.5	30.8	1.3	0.58
Weight gain weaning-101 days of age (g/d)	35.6	35.1	34.7	1.7	0.60

RMSE: Root mean square of the error that applies to the statistical model.

Table 3 Feed intake and economical feed conversion ratio (FCR) according to diet and period

Diet	Pre-weaning			Post-weaning			Economical FCR
	Feed intake (g DM/d/Cage)		Economical FCR	Feed intake (g DM/d/rabbit)			
	0-19	19-34		34-76	76-101	34-101	
Control	389	528	2.64	99	148	115	4.43
Carob	426	557	2.68	103	141	116	4.24
Sainfoin	445	561	2.77	97	124	104	3.85

Parasitological effects

Coccidia from does

Mean FOC of does was low and not all does were found to excrete during sampling days. However most of the does fed with control diet were positive for oocyst: 6/8 (120 to 3380 oocysts/g, Table 4); whereas 1/8 (160-800 oocysts/g) and 3/8 (20-260 oocysts/g) does fed with carob and sainfoin were positive. Statistical differences could not be determined. The main excretion was observed on D6 (140-1480 oocysts/g) and on D20 (160-3380 oocysts/g) (corresponding to days post-partum), but the maximum number of does positive were found on D13 (5/24).

Table 4 Faecal oocyst counts of does according to diet

Diet	Does	D3	D6	D13	D20	D27	D34
Control	Positive does	2	2	3	1	0	1
	Range	0-960	0-1480	0-800	0-3380	0	0-1400
	Mean	158	203	135	423	0	175
Carob	Positive does	0	1	0	1	0	0
	Range	0	0-800	0	0-160	0	0
	Mean	0	100	0	20	0	0
Sainfoin	Positive does	2	0	2	0	0	0
	Range	0-260	0	0-160	0	0	0
	Mean	38	0	23	0	0	0

Coccidia from weaned rabbits

Regarding weaned rabbits, comparison of means FOC between groups based on the non-parametric test indicated significant difference, with FOC in group SA being 60% lower than FOC in CO and RO groups (6 484, 16 519 and 13 779 oocysts/g respectively, $P<0.05$). Mean FOC of RO was lower than FOC of CO, but did not differ significantly. Days of sampling had a significant effect on FOC ($P<0.01$). Average FOC, according to diet remained under 6,500 oocysts/g until D59. Highest means for total FOC were observed on D62 for each group (56,695, 48,202 and 17,512 oocysts/g respectively for CO, RO and SA). By D98, mean FOC were below 5,000 oocysts/g for all diet.

AUCs for FOC were also studied. After weaning (from D37 to D98), AUCs (*Eimeria* spp.) for group SA were 61% lower than for group CO and RO where no difference were found (figure 2, table 5, $P<0.01$). AUCs calculated when rabbits remained in maternity cages after weaning (from D37 and D51) did not differ according to diet ($P=0.59$). AUCs calculated after rabbit transfer in fattening cage (D51 to D98) was 62% lower in group SA than group CO and RO ($P<0.01$). Lastly, AUCs calculated from D59 to D83 (corresponding days were species identification were done) was 66% lower in SA compared to CO ($P<0.01$), but did not differ from RO.

The main species identified (from D59 to D83) was *E. magna* (53% of oocysts). At the peak observed on D62, *E. magna* accounted for more than 86% of oocysts (figure 2, table 6). Other oocysts before D83 were from “mediashape” oocyst group (either *E. perforans*, *E. media*, *E. coecicola* and *E. vej dovskyi*), because identification to species was too weak. *E. irresidua* were identified only from D83 (8%) with high variation in group SA.

When considering *E. magna* only, there were no differences in FOC between groups, according to the non-parametric assay. For calculations of AUCs, data from cage 1(CO), 9 (RO) and 20 (SA) were excluded from the dataset, because oocysts identification could not be done due to lack of oocysts for one out of five days. AUC for *E. magna* did not differ according to diet ($P=0.12$) despite that rabbits from group SA excreted 43% fewer oocysts of *E. magna* than another group.

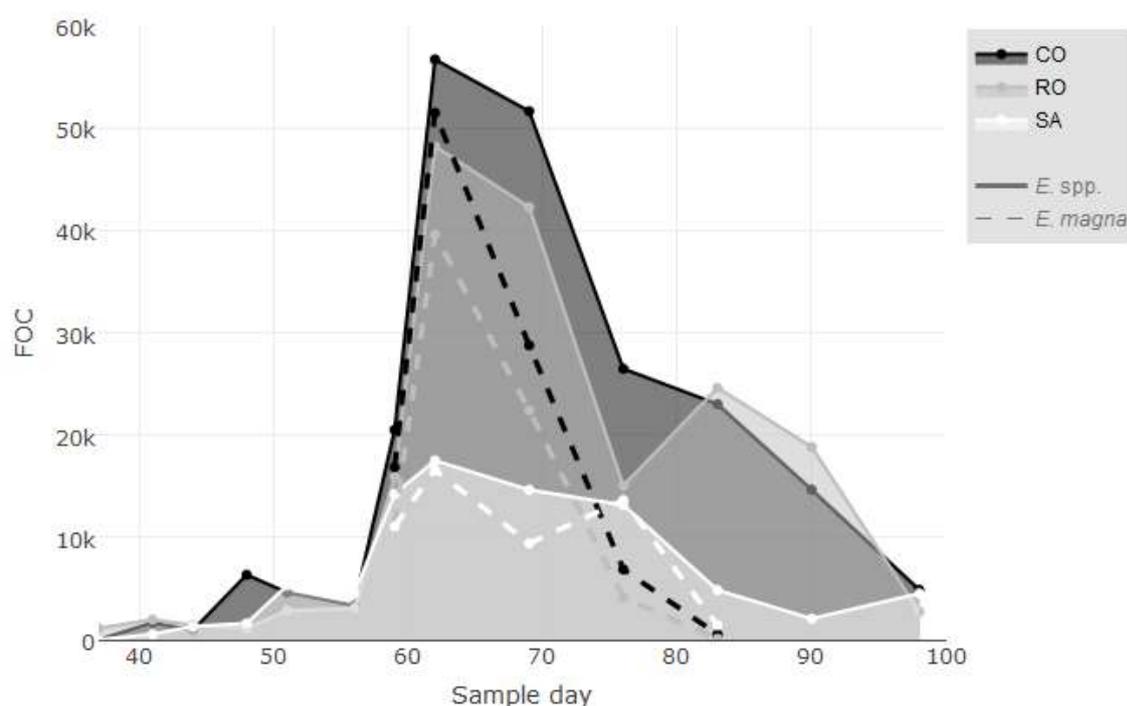


Figure 2 Faecal oocyst counts (FOC, 1k=1 000 oocysts/g) in growing rabbits fed either with control – CO (black), or carob – RO (grey), or sainfoin diet – SA (white). Plain lines for *Eimeria* spp. and dashed lines for *Eimeria magna* between D59 and D83.

Table 5 Effect of diet on area under the curve (AUC) between sample days (D) and faecal oocyst counts (FOC) in the growing rabbit.

Diet	Control	Carob	Sainfoin	RMSE	P value
AUC after weaning (D 37-98) (<i>Eimeria</i> spp)	1 245 424 ^a	1 056 009 ^a	443 909 ^b	431 379	<0.01
AUC after weaning/maternity cages (D 37-51) (<i>Eimeria</i> spp)	38 183	22 283	20 048	35 433	0.59
AUC after weaning/fattening cages (D 51-98) (<i>Eimeria</i> spp)	1 207 241 ^a	1 033 726 ^a	423 861 ^b	426 300	<0.01
AUC D 59-83 (<i>Eimeria</i> spp)	1 034 659 ^a	620 210 ^{ab}	347 070 ^b	292 867	<0.01
AUC D 59-83 (<i>Eimeria magna</i>)	536 548 ¹	401 223 ¹²	265 923 ²	213 840	0.12

^{a,b} Values within a row with different superscripts differ significantly at $P < 0.05$ (Tuckey test).

^{1,2} Values within a row with different superscripts differ significantly at $P < 0.10$ (Tuckey test).

Table 6 Presence of *Eimeria* species per diet (% of oocysts) between D59 and D83. “Mediashape” correspond to oocyst of *E. media*, *E. perforans*, *E. coecicola* and *E. vej dovskyi* that could not be identified satisfactorily at species level

Days	Species	“Mediashape”		<i>E. magna</i>		<i>E. irresidua</i>	
		Mean	Range	Mean	Range	Mean	Range
59	Control	14	4-29	85	71-96	0	0
	Carob	31	4-88	69	12-96	0	0
	Sainfoin	41	0-97	60	3-100	0	0
62	Control	14	0-28	86	72-100	0	0
	Carob	7	0-20	93	80-100	0	0
	Sainfoin	7	0-29	92	71-100	0	0
69	Control	51	8-85	50	15-92	0	0
	Carob	31	0-93	69	7-100	0	0
	Sainfoin	32	0-99	67	1-100	0	0
76	Control	78	20-100	21	0-80	0	0
	Carob	64	17-98	35	2-83	0	0
	Sainfoin	35	0-67	65	33-100	0	0
83	Control	95	67-100	1	0-7	5	0-24
	Carob	91	72-100	1	0-18	5	0-13
	Sainfoin	46	0-100	37	0-100	16	0-98

Discussion

The aim of our study was to evaluate the potential anticoccidial effect of sainfoin and carob in rabbits feed. We will first discuss the results obtained on the FOC from weaned rabbits. We will then discuss the effects of diet intake on animal performances.

Kinetics of excretion

FOC started to increase on D59, 22 days post-weaning and 8 days after the transfer of rabbits to fattening cages, and peaked on D62. PAPERESCHI *et al.* (2013) observed the maximum excretion rate of oocysts 16 days post-weaning, whereas the first oocysts were found 6 days post-weaning. They suggested that one of the main infections by *Eimeria* spp. source may be the transmission from mothers to suckling rabbits. As rabbits started to feed with a solid feed from 19-22 days of age, they may ingest by the same time higher number of oocyst (COUDERT *et al.* 1991; PAKANDL et HLÁSKOVÁ 2007; PAKANDL 2009) that have been released in the environment by the does. Furthermore, the intestinal environment, that changed during this period, may be more suitable to the development of *Eimeria* and its particular ability of sporozoites to excyst from oocysts (PAKANDL et HLÁSKOVÁ 2007; PAKANDL 2009). In our study, because of relatively low FOC from does and weekly measurement, it is difficult to study the link between excretion from does and weaned rabbits. We can hypothesize that i) from weaning at D37 to D51, FOC observed is linked to the ingestion of oocysts released by does, and slightly amplified from D48 to D51 by the stress of weaning ; ii) from D51 to D98, FOC observed is linked to the ingestion of oocysts from fattening cages environment, and/or the reactivation of a latent infestation cause by the stress of transfer to fattening cages.

From D59 to D83, *E. magna* was the most predominant species, but “mediashape” (either *E. perforans*, *E. media*, *E. coecicola* and *E. vej dovskyi*) *Eimeria* are also present in large number. By D83, it seemed that *E. irresidua* appeared. *E. media* is localised in the duodenum and jejunum, *E. perforans* mostly in the duodenum, *E. vej dovskyi* in the ileon and *E. coecicola* in gut associated lymphoid tissues (GALT) (PAKANDL 2009). *E. media* is pathogenic, whereas *E. perforans* and *E. vej dovskyi* are lightly pathogenic and *E. coecicola* is considered non-pathogenic (COUDERT *et al.* 1995). *E. media* and *E. perforans* have the shortest prepatent period from rabbit coccidian: 4 to 5 days; whereas *E. coecicola* and *E. vej dovskyi* have a prepatent period of 9 days and 10 days respectively (COUDERT *et al.* 1995). *E. magna* is localised mainly in jejunum and ileum, so is *E. irresidua* (PAKANDL 2009). Both species are considered pathogenic (COUDERT *et al.* 1995), however pre-patent period of *E. magna* is two-days shorter than pre-patent period of *E. irresidua* (7 and 9 days respectively) (COUDERT *et al.* 1995). *E. magna* and *E. irresidua* may have been in competition, but *E. magna* settled first. As, there is no cross-immunity between *Eimeria* species, *E. irresidua* may have emerged when *E. magna* was no longer present.

The main peak of excretion of D69 was preceded by a 14-days period of lower feed intake (-41%) and lower weight gain (-19%). A second period of lower weight gain was also observed but quicker (7 days) and more intense for group CO and RO (-40%) by D83-90. In the case of experimental infection with oocysts of *E. magna* or *E. irresidua* weight gain decreased from 4 to 13 and 5 to 15 days after inoculation (NORTON *et al.* 1979; LICOIS *et al.* 1995; DROUET-VIARD *et al.* 1997). In our study, the first depression of growth could be linked to the development of *E. magna* that was predominant from D59 to D69. Rabbits that already have been challenged with *E. magna* showed a lighter weight gain reduction when reinfected by the same specie (LICOIS *et al.* 1995; DROUET-VIARD *et al.* 1997). The second depression growth (D83-90) was more likely linked with the infection with another species, and probably *E. irresidua* that was identified by this time.

According to PAKANDL *et al.* (2008a), the immune response to coccidiosis can be triggered in rabbits of 25 days of age. However, acquired resistance only appeared in 3 months of age rabbits (GOMEZ-BAUTISTA *et al.* 1987). PAPERESCHI *et al.* (2013) observed that at this age, rabbits did no longer excrete *Eimeria* oocyst. In our study, rabbits still excreted oocysts at 98 days of age, but in low number (< 5 000 oocysts/g).

Effect of diet on coccidian excretion

Rabbits fed with sainfoin diet, displayed a 60% lower FOC compared to rabbits fed with control. Lower FOC from rabbits fed with RO failed however to be significant. According to literature a coccidiostatic activity of plants rich in tannins such as *Sericea lespedeza* (BURKE *et al.* 2012; KOMMURU *et al.* 2014), *Pinus densiflora*, *Quercus acutissima* (HUR *et al.* 2005), quebracho (FRAQUELLI *et al.* 2015), carob and sainfoin (SARATSIIS *et al.* 2012; SARATSIIS *et al.* 2016) has been already identified in small ruminants. Moreover, MARKOVICS *et al.* (2012) were even able to determine that the anticoccidial activity of *Pistacia lentiscus* was linked with tannins content by adding an inhibitor of tannins to goats' diet. However, it is yet not known in which stage of coccidian development tannins may act. The difference of activity from sainfoin and carob diet from our study could be due to the lower level of tannins in carob compare to sainfoin diet. (MARKOVICS *et al.* 2012; BURKE *et al.* 2013) proposed that condensed tannins contents need to control coccidiosis from small ruminants must be higher than the one need to control gastrointestinal nematode infections. However, contents of tannins in our sainfoin diet (14 g eq. tannic acid/kg DM) was lower than for LEGENDRE *et al.* (2017) (18 g eq. tannic acid/kg DM) that noticed only an effect of diet in the ability of eggs of *Trichostrongylus colubriformis* to hatch. It

seems therefore that coccidian infection can be control with a lower content of tannins in rabbit diet compare to nematodes. Sainfoin and carob tannins also differed by their structure and composition in monomers prodelphinidin and procyanindin, that has shown to be lead a role in anthelmintic activity (BRUNET *et al.* 2008).

Consequences of coccidian infection and diet for production

The same diets were given from birth to the end of the trial; suckling rabbits had, therefore, access to the diet before weaning. Passing this stage, mortality is more likely to be reliable to infection. Add to the effect on coccidia, diets rich in tannins could also have an effect on pathogenic bacteria as observed by (MAERTENS *et* STRUKLEC 2006; DALLE ZOTTE *et* COSSU 2009; ABU HAFSA *et al.* 2017), leading to reduce mortality by co-infection.

COLIN *et al.* (2013) indicated that an increase from 1,000 to 60,000 oocysts/g during fattening (data from 101 FOC realised during 33 months, in one commercial rabbit farm), correspond to an increase of 5 pts of mortality and a reduce of 3.5 g/d of growth rate. For *E. magna* only, an increase from 1,000 to 40,000 oocysts/g correspond to an increase of 4.25 pts of mortality. Furthermore, the same increase of *E. magna* oocysts reduced the growth rate of 2.5 g/d. In our study, average daily gain did not differ according to diet, despite a lower FOC with sainfoin diet. However, the difference for *E. magna* failed to be significant according to diet, and was smaller than COLIN *et al.* (2013). Furthermore, digestibility of nutrients may have been impaired by the protein-binding ability and antimicrobial activity (reducing the caecal activity of fibre-degrading bacteria) of tannins (ABU HAFSA *et al.* 2017; LEGENDRE *et al.* 2017), leading to hiding a possible effect on weight gain.

Post-weaning economical FCR calculated for group SA was the smallest. As mortality rate is considered in this calcul, the fact that relatively more rabbit survived fattening period when fed sainfoin diet, may be responsible for a lower value in this group, despite greater loss during the last days of the trial were the impact on FCR is the greatest (GIDENNE *et al.* 2017). In contrast, LEGENDRE *et al.* (2017) find that FCR was higher for rabbit fed with sainfoin diet (40% of sainfoin) than rabbit fed with the control diet. However, ADL content of LEGENDRE *et al.* (2017) sainfoin diet was high (84 g/kg as fed) and could have lead to increase intake and FCR (PEREZ *et al.* 1994). ABU HAFSA *et al.* (2017) noticed an amelioration of the FCR compared to control when fed contained 5% of carob pods. However, with 10% of carob pods in the same experiment, FCR was poorer for this diet than for control diet, furthermore digestibility coefficient was reduced and mortality rate increased. It seems therefore that there is a threshold in the incorporation of carob pods in the diet linked with tannins contents. And that in the absence of important outbreak of coccidia, incorporation of tannins-rich plant in rabbit diet may reduce performances.

Conclusion

A high incorporation of sainfoin in a rabbit balanced diet can lower by 60% oocyst excretion of coccidia. The economical FCR is ameliorated and mortality rate seem to be reduced by 50% by the incorporation of sainfoin in presence of coccidia. Further investigations are needed in order to identify the mechanisms of the coccidiostatic activity of sainfoin and the best time to give sainfoin to larger scale groups of rabbits.

Acknowledgements

The authors thank the Multifolia (Viapres Le Petit, France) company for providing and shipping the dehydrated sainfoin pellets, and INRA-DARESE for the grant to the first author, INRA metaprogram GISA (PROF project) and INRA-AgriBio4 (CuniPat project). The authors thank all of the colleagues involved in data collection and analysis, especially Mrs and Mr Kaur.

References

- Abu Hafsa SH, Ibrahim SA and Hassan AA 2017. Carob pods (*Ceratonia siliqua* L.) improve growth performance, antioxidant status and caecal characteristics in growing rabbits. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*.
- Arroyo-Lopez C, Manolaraki F, Saratsis A, Saratsi K, Stefanakis A, Skampardonis V, Voutzourakis N, Hoste H and Sotiraki S 2014. Anthelmintic effect of carob pods and sainfoin hay when fed to lambs after experimental trickle infections with *Haemonchus contortus* and *Trichostrongylus colubriformis*. *Parasite* 21, 71.
- Brunet S, Jackson F and Hoste H 2008. Effects of sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) extract and monomers of condensed tannins on the association of abomasal nematode larvae with fundic explants. *International Journal for Parasitology* 38, 783-790.
- Burke JM, Miller JE, Mosjidis JA and Terrill TH 2012. Use of a mixed sericea lespedeza and grass pasture system for control of gastrointestinal nematodes in lambs and kids. *Veterinary Parasitology* 186, 328-336.
- Burke JM, Miller JE, Terril TH, Orlik ST, Acharya M, Garza JJ and Mosjidis JA 2013. Sericea lespedeza as an aid in the control of *Eimeria* spp. in lambs. 193, 39–46.
- Colin M, Licois D and Prigent AY 2013. Étude quantitative et qualitative des excréments oocystales d'*Eimeria* dans un élevage de lapins utilisant différentes stratégies de prévention contre les coccidies. Relations avec les performances zootechniques. In 15ème Journées de la Recherche Cunicole, Le Mans (France),
- Coudert P, Licois D and Drouet-Viard F 1995. *Eimeria* species and strains of rabbit. In COST. 89/820. Biotechnology: guidelines on techniques in Coccidiosis research (eds. J Eckert, R Braun, MW Shirley and P Coudert) Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- Coudert P, Naciri M, Drouet-Viard F and Licois D 1991. Mammalian coccidiosis: natural resistance of suckling rabbits. In 2nd Conference COST-Action, Münchenwiler, Switzerland,
- Dalle Zotte A and Cossu ME 2009. Dietary inclusion of tannin extract from red quebracho trees (*Schinopsis* spp.) in the rabbit meat production. *Italian Journal of Animal Science* 8, 784-786.
- Drouet-Viard F, Coudert P, Licois D and Boivin M 1997. Vaccination against *Eimeria magna* coccidiosis using spray dispersion of precocious line oocysts in the nest box. *Veterinary Parasitology* 70, 61-66.
- Duszynski DW and Couch L 2013. The biology and identification of the *Coccidia* (apicomplexa) of rabbits of the world. Elsevier, Amsterdam.
- Fraquelli C, Zanzani SA, Gazzonis AL, Rizzi R and Manfredi MT 2015. Effects of condensed tannin on natural coccidian infection in goat kids. *Small Ruminant Research* 126, Supplement 1, 19-24.
- FVE 2016. FVE position paper on coccidiostats or anticoccidials. In Federation of Veterinarians of Europe, Marche-en-Famenne.
- Gidenne T, Garreau H, Drouilhet L, Aubert C and Maertens L 2017. Improving feed efficiency in rabbit production, a review on nutritional, technico-economical, genetic and environmental aspects. *Animal Feed Science and Technology* 225, 109-122.

- Gomez-Bautista M, Rojo-Vazquez FA and Alunda JM 1987. The effect of the host's age on the pathology of *Eimeria stiedai* infection in rabbits. *Veterinary Parasitology* 24, 47-57.
- Henneb M and Aissi M 2013. Etude cinétique de l'excrétion oocystale chez la lapine et sa descendance et identification des différentes espèces de coccidies. In 15th Journée de la Recherche Cunicole, Le Mans, France, pp. 221-224.
- Henriksen SA and Christensen JP 1992. Demonstration of *Isospora suis* oocysts in faecal samples. *Vet Rec* 131, 443-444.
- Hoste H, Torres-Acosta JFJ, Sandoval-Castro CA, Mueller-Harvey I, Sotiraki S, Louvandini H, Thamsborg SM and Terrill TH 2015. Tannin containing legumes as a model for nutraceuticals against digestive parasites in livestock. *Veterinary Parasitology* 212, 5-17.
- Hur SN, Molan AL and Cha JO 2005. Effects of Feeding Condensed Tannin-containing Plants on Natural Coccidian Infection in Goats. *Asian Australas. J. Anim. Sci* 18, 1262-1266.
- Jurasinski G, Koebisch F, Guenther A and Beetz S 2014. flux: Flux rate calculation from dynamic closed chamber measurements. R package version 0.3-0. . In.
- Kommuru DS, Barker T, Desai S, Burke JM, Ramsay A, Mueller-Harvey I, Miller JE, Mosjidis JA, Kamisetti N and Terrill TH 2014. Use of pelleted sericea lespedeza (*Lespedeza cuneata*) for natural control of coccidia and gastrointestinal nematodes in weaned goats. *Veterinary Parasitology* 204, 191-198.
- Legendre H, Hoste H and Gidenne T 2017. Nutritive value and anthelmintic effect of sainfoin pellets fed to experimentally infected growing rabbits. *Animal*, 1-8.
- Licois D 2004. Domestic rabbit enteropathies. In Proceedings of the eighth world rabbit congress, Puebla, Mexico, pp. 385-403.
- Licois D 2010. Pathologie d'origine bactérienne et parasitaire chez le lapin: apports de la dernière décennie. *Cuniculture* 37, 35-49.
- Licois D, Coudert P, Drouet-Viard F and Boivin M 1995. *Eimeria magna*: Pathogenicity, immunogenicity and selection of a precocious line. *Veterinary Parasitology* 60, 27-35.
- Maertens L and Struklec M 2006. Technical note: Preliminary results with a tannin extract on the performance and mortality of growing rabbits in an enteropathy infected environment. *World Rabbit Science* 14, 189-192.
- Makkar H 2000. Quantification of tannins in tree foliage-a laboratory manual, a Joint FAO/IAEA working document. Vienna, Austria.
- Markovics A, Cohen I, Muklada H, Glasser TA, Dvash L, Ungar ED, Azaizeh H and Landau SY 2012. Consumption of *Pistacia lentiscus* foliage alleviates coccidiosis in young goats. *Veterinary Parasitology* 186, 165-169.
- Meyer C, Joachim A and Dauschies A 1999. Occurrence of *Isospora suis* in larger piglet production units and on specialized piglet rearing farms. *Veterinary Parasitology* 82, 277-284.
- NF ISO 16634-1 2008. Détermination de la teneur en azote total par combustion selon le principe Dumas et calcul de la teneur en protéines brutes - Partie 1 : graines oléagineuses et aliments des animaux. In NF ISO 16634-1 (Ed. ISO).
- Norton CC, Catchpole J and Joyner LP 1979. Redescriptions of *Eimeria irresidua* Kessel & Jankiewicz, 1931 and *E. flavescens* Marotel & Guilhon, 1941 from the domestic rabbit. *Parasitology* 79, 231-248.

- Pakandl M 2009. Coccidia of rabbit: a review. *Folia Parasitologica* 56, 153-166.
- Pakandl M and Hlášková L 2007. The reproduction of *Eimeria flavescens* and *Eimeria intestinalis* in suckling rabbits. *Parasitology Research* 101, 1435-1437.
- Pakandl M, Hlášková L, Poplštejn M, Chromá V, Vodička T, Salát J and Mucksová J 2008. Dependence of the immune response to coccidiosis on the age of rabbit suckling. *Parasitology Research* 103, 1265-1271.
- Papeschi C, Fichi G and Perrucci S 2013. Oocyst excretion pattern of three intestinal *Eimeria* species in female rabbits. *World Rabbit Science* 21, 77-83.
- Perez JM, Gidenne T, Lebas F, Caudron I, Arveux P, Bourdillon A, Duperray J and Messenger B 1994. Dietary lignins in growing rabbits. 2- Consequences on growth performances and mortality. *Annales de Zootechnie* 43, 323-332.
- Rinaldi L, Coles GC, Maurelli MP, Musella V and Cringoli G 2011. Calibration and diagnostic accuracy of simple flotation, McMaster and FLOTAC for parasite egg counts in sheep. *Veterinary Parasitology* 177, 345-352.
- Saratsis A, Voutzourakis N, Theodosiou T, Stefanakis A and Sotiraki S 2016. The effect of sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) and carob pods (*Ceratonia siliqua*) feeding regimes on the control of lamb coccidiosis. *Parasitology Research* 115, 2233-2242.
- Saratsis A, Regos I, Tzanidakis N, Voutzourakis N, Stefanakis A, Treuter D, Joachim A and Sotiraki S 2012. In vivo and in vitro efficacy of sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) against *Eimeria* spp in lambs. *Veterinary Parasitology* 188, 1-9.
- Szkucik K, Pyz-Lukasik R, Szczepaniak KO and Paszkiewicz W 2014. Occurrence of gastrointestinal parasites in slaughter rabbits. *Parasitol Research* 113, 59-64.
- Venables WN and Ripley BD 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Springer, New York.
- Yin G, Goraya MU, Huang J, Suo X, Huang Z and Liu X 2016. Survey of coccidial infection of rabbits in Sichuan Province, Southwest China. *SpringerPlus* 5, 1-4.

Chapitre II – Mesures de l'ingestion au pâturage de lapins en croissance cages-mobiles**ETUDE 3 : Quantités d'herbe offerte et de protéines brutes nécessaires à la croissance de lapin au pâturage en élevage biologique**

Article en préparation pour animal

Résumé :

Le manque de références sur l'ingestion au pâturage par des lapins est un des freins au développement de la cuniculture en agriculture biologique. Cette étude avait pour but de décrire l'ingestion au pâturage sous différentes conditions de pâturage, et de caractériser les facteurs qui peuvent limiter l'ingestion et la croissance des lapins. L'essai a été conduit avec des lapins en croissance placés dans des cages-mobiles avec une surface pâturage de 0,4 m²/lapin. Les cages-mobiles ont été placées soit sur une prairie composée majoritairement de légumineuses (LEG), ou sur une prairie de graminées et/ou d'autres plantes composées (GRF), et chaque lapin recevait 60 g d'aliment complet granulé par jour. Trois répétitions ont été réalisées en hiver, en été et au printemps. La quantité offerte d'herbe était de 27% plus importante ($P < 0.01$) sur LEG (62.3g MS/kg poids métabolique - $\text{kg}^{0.75}$ - PM) que sur GRF (49.2 g MS/kg PM). La quantité ingérée d'herbe était logarithmiquement corrélée à la quantité offerte sur les deux types de pâture, et atteint un plateau à 75 g MS/kg PM, dans les deux cas. La quantité ingérée totale était en moyenne de 70.3g MS/kg PM, et la quantité ingérée de granulés correspond à la moitié de la quantité ingérée totale. L'ingestion d'énergie digestible (ED) et de protéines brutes (PB) différait selon le type de prairie et la saison. La quantité ingérée de PB était 50% plus importante sur LEG (15.0 g/kg PM) que sur GRF (10.7 g/kg/PM). En été, la quantité ingérée d'ED était 27% plus importante sur LEG que sur GRF ($P < 0.01$), alors qu'elle ne différait pas entre LEG et GRF pendant l'hiver et le printemps. La quantité maximale ingérée d'ED atteint un plateau de 1000 kJ/kg PM. La croissance des lapins pâturant sur LEG était plus importante (22.6 g/j) que sur GRF (16.0 g/j, $P < 0.05$). L'ingestion de PB était assez bien corrélée avec la croissance, alors que l'ingestion d'ED ne l'était pas. Avec un objectif de croissance de 20 g/j, la quantité ingérée d'herbe sur LEG doit être de 32 g MS/kg PM, et de 50 g MS/kg PM sur GRF. Basé sur l'utilisation du pâturage observé lors de cet essai, la quantité offerte d'herbe doit donc être de 41 g MS/kg PM sur LEG et 76 g MS/kg PM sur GRF. Si la quantité d'herbe offerte est inférieure, les lapins ne pourront couvrir leurs besoins en protéines brutes (13 g/kg PM) nécessaires pour obtenir une croissance suffisante ($\geq 20\text{g/j}$).

Herbage and crude protein allowances required to fatten rabbits on pastures in organic rabbit production

H. Legendre¹, J-P. Goby², A. Duprat¹, T. Gidenne¹ and G. Martin³,

¹*GenPhySE, Université de Toulouse, INRA, INPT, ENVT, F-31326 Castanet-Tolosan, France*

²*Université de Perpignan, IUT, F-66962 Perpignan, France*

³*INRA, UMR 1248 AGIR, F-31326 Castanet-Tolosan, France*

Short title: Rabbit feed requirements when raised on pastures

Abstract

A lack of knowledge about rabbit herbage intake during grazing limits development of organic rabbit production. This study describes rabbit herbage intake under a wide range of grazing conditions and characterises the factors that decrease rabbit herbage intake and daily weight gain. It was conducted with growing rabbits reared in moving cages with 0.4 m² of grazing area per rabbit. Rabbits grazed on pastures dominated by legumes (LEG) or grass/forbs (GRF) and received 60 g/d/rabbit of a complete pelleted feed. Three replicates were performed in winter, summer and spring. Mean herbage allowance was 27% higher in LEG (62.3g DM/kg metabolic weight (MW), equal to kg^{0.75}) than in GRF (49.2g DM/kg MW). For both pasture types, herbage intake was logarithmically related to herbage allowance and plateaued around 75 g DM/kg MW. Mean total intake was 70.3±19.5 g DM/kg MW, of which half was pelleted feed. Crude protein (CP) and digestible energy (DE) and intake differed by pasture type and season. Mean CP intake was 50% higher in LEG (15.0 g/kg MW) than in GRF (10.7 g/kg MW). In summer, mean DE intake was 27% higher in LEG than in GRF but no significant differences in DE intake were found between LEG and GRF in winter and spring. Maximum DE intake plateaued near 1000 kJ/kg MW. Daily weight gain was always higher for rabbits grazing LEG (mean = 22.6 g) than GRF (mean = 16.0g). CP intake was significantly related to weight gain, while DE intake had no significant relations Meeting the objective of mean daily weight gain of 20 g requires herbage intake of 32 and 50 g DM/kg MW in LEG and GRF, respectively. Therefore, according to the herbage use efficiency observed in our experiments, herbage allowance must reach 41 and 76 g DM/kg MW in LEG and GRF, respectively. When herbage allowance is lower, rabbits cannot meet the CP intake (13 g/kg MW) required for the weight gain objective.

Keywords: rabbit, organic breeding, grazing, weight gain, herbage allowance

Implications

Organic rabbit producers lack knowledge about herbage intake and weight gain for rabbits raised on pastures. To ensure productivity, rabbits are fed a supplemental cereal/legume mixture or commercial pelleted feeds. This article provides original results that describe factors that restrict herbage intake and their implications for rabbit growth under several herbage allowance and quality conditions, with a restricted amount of pelleted feed. When rabbits graze on pastures dominated by legumes, weight gain can exceed 20 g/d, which is sufficient to reach commercial weight after 55 days of fattening. Farmers may want to consider advantages of introducing legumes into pastures for rabbit grazing.

Introduction

For organic rabbit producers, herbage is the least expensive, but also least known, source of feed, particularly in terms of intake and nutritive value. Better understanding of herbage intake is needed to appropriately adjust the size of the grazing area and the amount of feed supplementation with cereal/legume mixtures or commercial pelleted feeds (ITAB, 2010; Martin et al., 2016). In an initial study, Martin et al. (2016) estimated that herbage represented 43% (30.6 g DM/kg metabolic weight (MW, equal to $\text{kg}^{0.75}$) of daily total intake (71.4 DM/kg MW) for grazing rabbits in organic production. Rabbits use herbage efficiently (Martin et al., 2016) but preferentially select young and protein-rich vegetation (Cooke, 2014; Gidenne, 2015).

To improve grazing management in organic rabbit systems, it is particularly important to identify factors that influence rabbit herbage intake and their consequences for rabbit growth and health. Xiccato and Trocino (2010) indicated that rabbits have a highly effective appetite control that is regulated by a chemostatic mechanism when digestible energy (DE) in the diet exceeds 9.0-9.5 MJ/kg DM. Voluntary intake of DE was around 900-1000 kJ/kg MW for New-Zealand and Californian growing rabbits (commercial breeds kept indoors) (Lebas, 1988). Below 9.0 MJ DE/kg DM, stomach capacity may limit intake (GIDENNE 2015a). Currently, few data are available to assess herbage intake as a function of management of rabbits fattened on pastures. Martin et al. (2016) indicated that herbage allowance was the main determinant of herbage intake of rabbits fattened on pastures. However, the nutritional influence of DE intake has never been investigated for grazing rabbits. The aim of this study was to characterise rabbit herbage intake and weight gain and the factors that restrict them under several herbage allowance and quality conditions.

Materials and methods

Experimental design

The study was performed at the experimental unit of Perpignan University in France, under a Mediterranean climate and according to French organic standards for rabbit farming. Three replicates were conducted in winter 2014/2015, summer 2015, and spring 2016 (one per season) to obtain a wide range of herbage allowance and quality.

Each replicate began at weaning (around 45 d old), when rabbits were transferred to moving cages, and ended at slaughter (100 d old). Within each replicate, 30 rabbits were allocated to 10 moving cages (3 rabbits/cage) with 0.4 m² of grazing area per rabbit (the minimum density specified by the standards). Cages were moved each morning. Rabbits that died (two in replicate 1, one in replicate 2, and two in replicate 3) were not replaced. Rabbits were hybrids of traditional breeds (Fauve de Bourgogne and Papillon) and were born at the experimental unit.

Grazing measurements

Herbage samples were collected weekly at two locations (0.25 m² each) for each cage: on the side of the cage, to measure herbage allowance, and in the former cage location immediately after moving the cage, to measure grazing refusals. Electric grass shears were used to cut herbage at a height of 3 cm. Samples were weighed (corresponding to fresh matter (FM)), dried at 60°C for 48 h, and weighed again to estimate dry matter (DM) concentrations. Herbage intake was estimated as the difference between herbage allowance and refusals, and expressed per kg of MW. Fibre concentrations (neutral detergent fibre (NDF), acid detergent fibre (ADF) and acid detergent lignin (ADL)) were measured according to the sequential procedure of van Soest et al. (1991) at the beginning and end of each experiment; hemicellulose was calculated as NDF minus ADF, and cellulose as ADF minus ADL. Crude protein (CP) concentrations were measured weekly according to the Dumas method (NF ISO 16634-1 2008), including full combustion of the samples and analysis of the resulting nitrogen gas using a vario EL cube instrument (Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany). DE of herbage was calculated with the equation of Fernández-Carmona et al. (1996) as a function of ADF concentration: $15.9 - 0.219 \times \text{ADF}$. Individual rabbits were weighed weekly. Mean daily weight gain was calculated for each week and for the fattening period.

Grazing conditions

Each replicate consisted of one group of rabbits grazing pasture dominated by legumes (mainly sainfoin - *Onobrychis viciifolia*) (LEG) and one group grazing pasture dominated by grasses and forbs (GRF). Groups were balanced according to weight at weaning and litter of origin. Five pastures were grazed in the three replicates:

- i) a pure stand of tall fescue (*Festuca arundinacea*) (winter 2014/2015, spring 2016), group GRF
- ii) natural Mediterranean pasture (NMP) dominated by grass species (summer 2015), group GRF
- iii) pasture dominated by sainfoin (winter 2014/2015 and summer 2015 with irrigation, with 70% and 56%, respectively, of aboveground DM in sainfoin), group LEG
- iv) pasture dominated by sainfoin (spring 2016, 70% sainfoin), group LEG
- v) pasture dominated by subterranean clover (*Trifolium subterraneum*) (winter 2014/2015), group LEG. Due to insufficient sainfoin area, rabbits were moved in this pasture on day 49 for 12 days.

In total, seven experiments (pasture x replicate) were performed (called Fescue1, Sainfoin1, Clover1, NMP2, Sainfoin2, Fescue3, and Sainfoin3). Table 1 lists main characteristics of each experiment.

In addition to grazing, rabbits received a complete organic pelleted feed with 86.5% DM, 16.5% CP (N x 6.25), 3.5% crude fat, 37.5% NDF, 21.2% ADF, and 9.60 MJ DE /kg DM. The pelleted feed contained wheat bran (38.1%), lucerne (35%), sunflower meal (18.6%), maize (5%), bentonite (2%), soya bean meal (1%), calcium carbonate (0.2%), and sodium chloride (0.1%). Pelleted feed was limited to 60 g FM/rabbit/d, and was always completely consumed by the rabbits.

Data analysis

Data considered unrealistic for herbage intake were removed. Based on frequency analysis of rabbit DM intake, we removed outliers that lay outside 0-90 g DM/kg MW. Outliers may be related to measurement errors due to variability in herbage biomass, sampling difficulties when herbage is dense or little difference between allowance and refusals when allowance is high. In total, 216 observations were retained (90 for LEG and 126 for GRF). Logarithmic regressions of herbage intake and DE intake as a function of herbage allowance, and negative exponential regression of herbage intake as a function of DE intake, were calculated to verify whether the results were consistent with those obtained for grazing ruminants (DELAGARDE *et al.* 2001) and indoor rabbits (XICCATO et TROCINO 2010). Datasets were split by DE concentration and herbage allowance to investigate chemostatic regulation and physical capacity. Type III ANOVA with Helmert contrast was performed for DE intake and CP intake (after log-transforming them) using R software (“car” package). Type III ANOVA was performed for daily weight gain using the complete data set, but excluding the effect of the experiment, and then repeated for each experiment. The Tukey post-hoc test was used to test differences in DE intake, CP intake and daily weight gain between experiments, using $P < 0.05$ as the significance threshold.

Table 1 Main characteristics of the fattening periods.

Mean (\pm 1 standard deviation) by replicate	1			2		3	
Season	Winter 2014-2015			Summer 2015		Spring 2016	
Age at weaning (days)	48			41		43	
Live weight at weaning (g)	1364 \pm 238			1079 \pm 113		1367 \pm 228	
Grazing duration (d)	62			50		57	
Daily temperature ($^{\circ}$ C)	9.3 \pm 2.9			24.5 \pm 3.3		14.4 \pm 1.9	
Daily rainfall (mm)	0.8 \pm 2.9			0.7 \pm 2.7		1.0 \pm 2.15	
Pasture dominated by	Fescue	Sainfoin	Clover	NMP*	Sainfoin	Fescue	Sainfoin
Mean (\pm 1 standard deviation) by experiment	Fescue1	Sainfoin1	Clover1	NMP2	Sainfoin2	Fescue3	Sainfoin3
Herbage allowance above 3 cm							
(t dry matter (DM)/ha)	1.6 \pm 0.6	1.9 \pm 0.5	1.1 \pm 0.6	1.6 \pm 0.6	2.9 \pm 1.1	2.2 \pm 1.01	4.5 \pm 1.5
(g DM/kg metabolic weight (MW))	43.1 \pm 14.2	49.6 \pm 12.0	23.2 \pm 11.8	47.2 \pm 20.6	76.1 \pm 21.4	58.4 \pm 27.8	107.8 \pm 23.0
Herbage neutral detergent fibre concentration (g/kg DM)	529	473	431	607	493	628	429
Herbage acid detergent fibre concentration (g/kg DM)	276	311	268	346	34.1	307	317
Herbage crude protein (N \times 6.25) concentration (g/kg DM)	147	194	146	91	179	98	171
Herbage refusals above 3 cm							
(t DM/ha)	0.5 \pm 0.3	0.7 \pm 0.3	0.2 \pm 0.2	0.4 \pm 0.3	0.9 \pm 0.6	0.7 \pm 0.6	2.1 \pm 1.1
(g DM/kg MW)	14.4 \pm 9.7	19.7 \pm 9.5	5.5 \pm 5.6	10.5 \pm 8.7	23.4 \pm 14.9	20.0 \pm 18.0	52.5 \pm 18.7

*NMP stands for Natural Mediterranean Pasture

Results

Herbage allowance and quality

Since herbage allowance was not controlled, it varied widely (54.7 ± 48.6 g DM/kg MW). Over the three seasons, mean herbage allowance was 27% higher ($P < 0.01$) in LEG (62.3 g DM/kg MW) than in GRF (49.2 g DM/kg MW) (Table 1); however, the LEG Clover1 (winter) had the lowest mean herbage allowance (23.2 g DM/kg MW, $P < 0.01$). Mean CP concentrations were 55% higher ($P < 0.01$) in LEG than in GRF (179 and 115 g/kg DM, respectively), while mean ADF concentrations were the same (310 g/kg DM) for both LEG and GRF. As expected, mean herbage allowance was high in spring (68.9 g DM/kg MW), particularly for sainfoin (107.8 g DM/kg MW).

For Fescue1 (winter), herbage allowance generally increased from 38 to 60 g DM/kg MW, while CP concentration decreased by 50% (176 to 117 g/kg DM) and ADF concentration increased by 27% (229 to 291 g/kg DM) by the end of grazing (Fig. 1). For NMP2 (summer), herbage allowance decreased from days 8 to 50 (78.3 and 29.9 g DM/kg MW, respectively). CP concentration increased by 33% (75 to 107 g/kg DM), while ADF concentration decreased by 14% (365 to 321 g/kg DM). For Fescue3 (spring), herbage allowance initially increased but then decreased during the last four weeks. Herbage allowance varied greatly among cages (36.7 - 87.5 g DM/kg MW). CP concentrations ranged from 70 - 115 g/kg DM, with no clear trend, and ADF concentrations ranged from 282 - 318 g/kg DM.

For Sainfoin1 (winter), herbage allowance, which ranged from 35.8 - 63.5 g DM/kg MW, generally decreased from weeks 1-7. CP concentrations increased by 32% (175 to 231 g/kg DM), while ADF concentrations decreased by 21% (262 to 356 g/kg DM). For Clover1 (winter, weeks 8 to 9), CP concentration decreased (177 to 134 g/kg DM), while ADF concentration increased (237 to 298 g/kg DM). For Sainfoin2 (summer), herbage allowance varied greatly over time but always exceeded 50 g DM/kg MW, except on day 15. CP concentrations decreased (163 to 151 g/kg DM), as did ADF concentrations (348 to 334 g/kg DM). For Sainfoin3 (spring), herbage allowance always exceeded 75 g DM/kg MW and increased on day 50 to the highest herbage allowance observed during the experiments (141.9 g DM/kg MW). CP concentrations decreased (196 to 134 g/kg DM), while ADF concentrations increased (280 to 354 g/kg DM).

Herbage intake

As expected, herbage intake varied greatly (36.3 ± 18.0 g DM/kg MW) among experiments and over time (Fig. 1); mean fresh herbage intake was 247 ± 142 g FM/d, corresponding to 14% of mean rabbit live weight (1.9 ± 0.4 kg). The highest mean herbage intake among experiments was observed during spring and summer on sainfoin (53.4 ± 16.7 g DM/kg MW) and was half as high during winter, regardless of pasture type (27.4 ± 11.0 g DM/kg MW for Fescue1, Sainfoin1, and Clover1). Mean herbage intake was higher in LEG than in GRF (39.5 and 34.1 g DM/kg MW, respectively, $P < 0.05$). Mean herbage intake increased (28 to 60 g DM/kg MW), as did

rabbit mean live weight (1.24 to 2.37 kg). Exceptions occurred in NMP2 (summer), where herbage intake decreased from days 8 to 50, and in Sainfoin1 (winter), where herbage intake decreased to 22.8 g DM/kg MW on day 44 due to low herbage allowance. At this point, rabbits were moved to a clover pasture. Herbage intake (HI) increased to a plateau as a logarithmic function of herbage allowance (HA) in both LEG [HI = -68.8 + 62.5 × log(HA)] ($R^2 = 0.66$, $P < 0.001$) and GRF [HI = -78.9 + 68.4 × log(HA)] ($R^2 = 0.62$, $P < 0.001$) (Fig. 2). Maximum herbage intake within a cage occurred in summer in Sainfoin3 for LEG (88.7 g DM/kg MW) and in spring on Fescue3 for GRF (81.0 g DM/kg MW). Only 30 observations of herbage allowance (out of 216) exceeded these maximum herbage intakes.

Herbage intakes peaked when herbage DE concentrations were 9.0-9.5 MJ/kg DM (Fig. 3). DE concentration in herbage intake ranged from 7.9-14.4 MJ/kg DM, and averaged 10.0 and 9.7 MJ/kg DM in LEG and GRF, respectively. When datasets were split by DE concentration (i.e. only that higher than 9.5 MJ/kg DM), for GRF, negative exponential regression of DE concentration explained only 39% of herbage intake ($P < 0.001$). When considering only DE concentration higher than 9.0 MJ/kg DM in LEG, the relation was poor ($R^2 = 0.21$, $P < 0.001$). However, when considering only the 30 observations (in LEG and GRF combined) with herbage allowance higher than 85 g DM/kg MW (i.e. unrestricted herbage intake, according to our observations) and then those with DE concentrations higher than 9.0 MJ/kg DM (19 of the 30 observations), regression explained 71% of herbage intake [HI = 47.3 + 3.4 × 10⁵ exp(-DE HI), $P < 0.001$]. For the remaining 11 observations, linear regression of ADF concentration in herbage intake explained 49% of herbage intake [HI = 202.3 - 4.1 × (ADF HI), $P < 0.05$].

Total intake

Pellet intake averaged 34 g DM/kg MW (it was limited to 54 g DM/d/rabbit). This corresponds to about 51% of total DM intake (herbage + pelleted feed = 70.3 ± 19.5 g DM/kg MW or 109.8 g DM/rabbit; Fig. 1). Total FM intake equalled 17% of rabbit live weight. The maximum percentage, 42% (840 g FM/rabbit of 2 kg), occurred on day 30 in Sainfoin3 (spring). This is also when DM concentration in herbage intake fell to 13% (mean = 25%); consequently, herbage intake was 101.4 g DM/rabbit (i.e. 60.3 g DM/kg MW), and total intake was 153.9 g DM/rabbit (i.e. 92.4 g DM/kg MW). Maximum total FM intake in GRF also occurred on day 30 in Fescue3 (spring), corresponding to 22% of the weight of a 1.8 kg rabbit, with 56.4 g DM/kg MW of herbage intake and 90.9 ± 28.9 g DM/kg MW of total intake. The highest total intake (103.7 ± 9.0 g DM/kg MW) was observed in NMP2 (summer) one week after the start of the experiment.

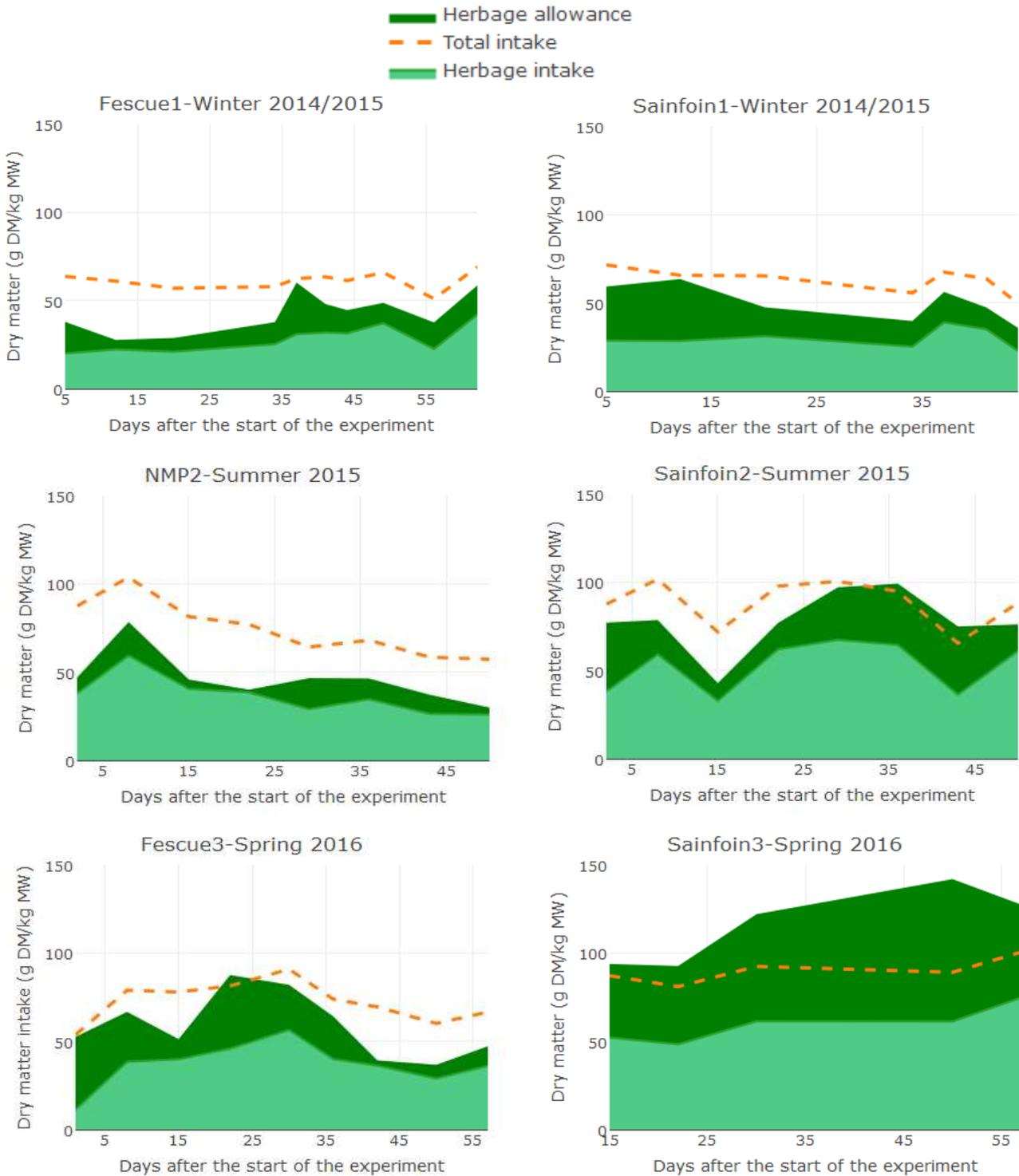


Figure 1 Herbage allowance, herbage intake, and total rabbit intake over time. Total intake equals herbage and pellet intake. NMP stands for Natural Mediterranean Pasture. MW stands for metabolic weight.

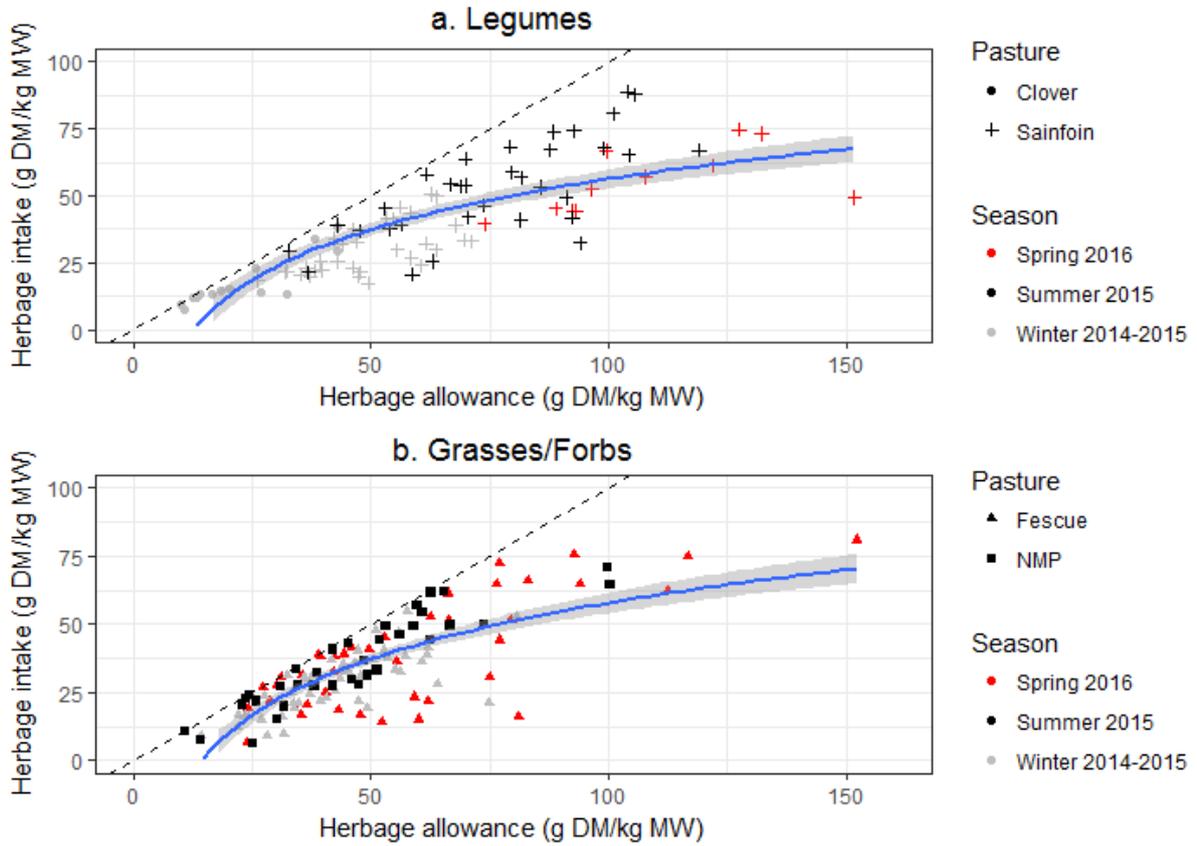


Figure 2 Logarithmic relationship (solid line) between herbage allowance and herbage intake (g dry matter (DM)/kg metabolic weight (MW)) for rabbits on pasture dominated by (a) legumes ($R^2=0.66$) or (b) grasses/forbs ($R^2=0.62$). Dashed lines represent herbage intake equal to herbage allowance.

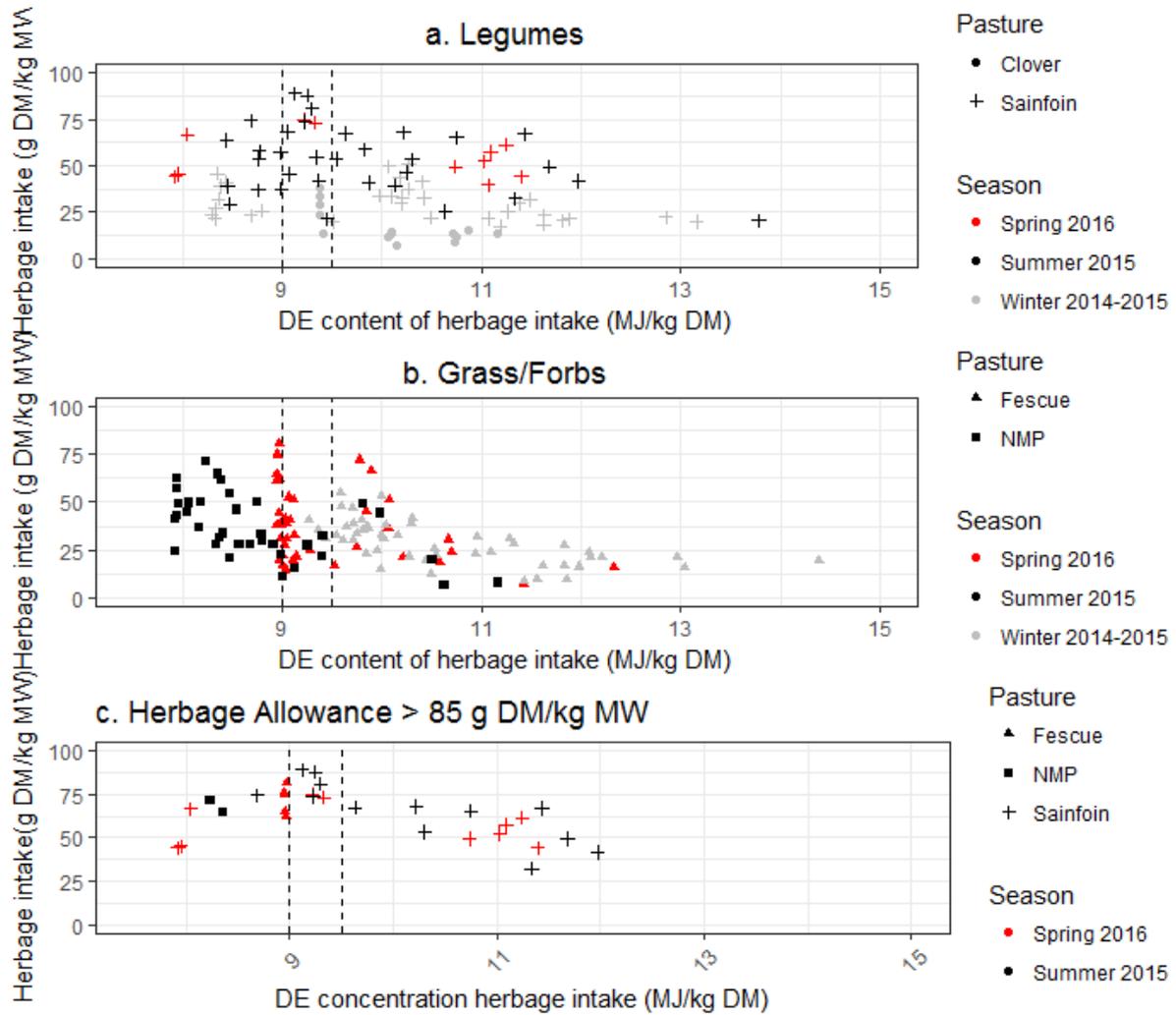


Figure 3 Herbage intake (g dry matter (DM)/kg metabolic weight (MW)) as a function of digestible energy (DE) concentration of herbage intake (MJ/kg MW) for rabbits on pasture dominated by (a) legumes or (b) grasses/forbs, and (c) when herbage allowance >85 g DM/kg MW. Dashed lines bound the range of DE content at which chemostatic regulation of intake is expected (9.0-9.5 MJ/kg) (Xiccato and Trocino 2010).

Mean CP intake was higher in LEG (15.0±3.5 g/kg MW) than in GRF (10.7±2.0 g/kg MW, P<0.01); however, the LEG Clover1 had the lowest mean CP intake (8.7±1.4 g/kg MW) (Table 2, Fig. 4). However, on a sainfoin pasture, mean CP intake was 25% lower in winter (12.9±1.7 g/kg MW) than in summer and spring (17.1 g/kg MW, P<0.05). Mean DE intake was highest in Sainfoin2 (summer) (890±162 kJ/kg MW) and lowest in Clover1 (winter) (521±100 kJ/kg MW, P<0.05). DE intake did not differ significantly between sainfoin and tall fescue in winter or between sainfoin and tall fescue in spring (Table 2).

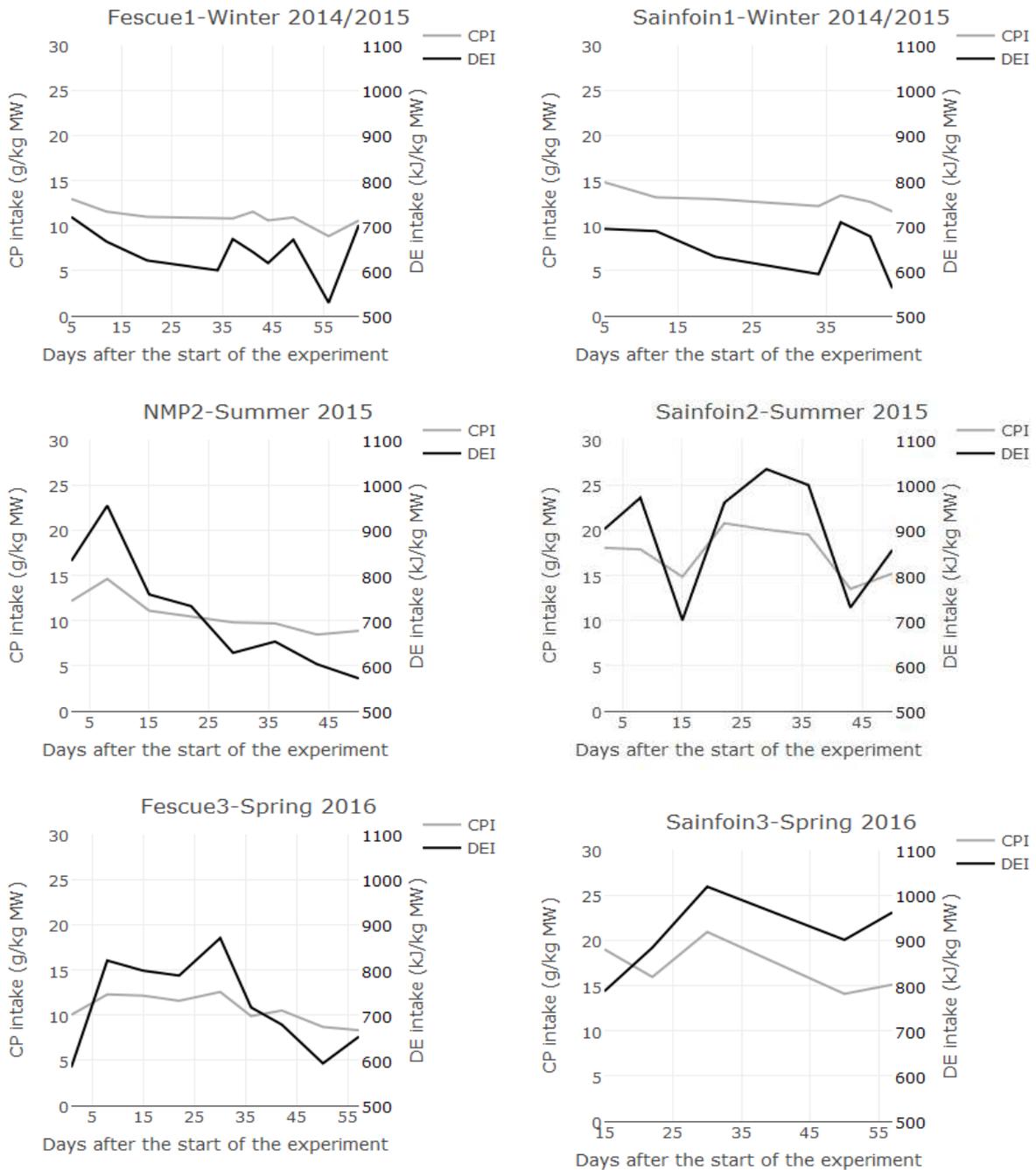


Figure 4 Crude protein intake (CPI) and digestible energy intake (DEI) over time by experiment. NMP stands for Natural Mediterranean Pasture. MW stands for metabolic weight.

Daily weight gain

Among cages, daily weight gain ranged from 3.7-38.2 g (Fig. 5). Among LEG, mean daily weight gain was lowest and most variable in Clover1 (14.6±10.0 g from 90-105 d old). Rabbits grazing sainfoin had the highest mean daily weight gain in summer (26.0±2.9 g from weaning to 90 d old) and winter (25.7±4.9 g from weaning to 95 d old), followed by spring (21.1±3.7 g from weaning to 100 d old). Rabbits grazing tall fescue had low mean daily weight gain in spring (12.3±2.9 g from weaning to 100 d old), but it increased in winter (21.1±6.9 g). Within each season, mean daily weight gain was always higher for rabbits grazing LEG (22.6±10.6 g) than GRF (16.0±9.4 g, $P<0.05$). During spring, however, mean (of LEG and GRF) daily weight gain was 27% lower than that in summer (16.4 and 22.4 g, respectively, $P<0.01$).

When all experiments were considered together, the interaction of $\log(\text{DE intake}) \times \log(\text{CP intake})$ had no significant effect on daily weight gain (Table 3). CP intake had a significant effect on daily weight gain ($P<0.001$) [daily weight gain = $-20.0+35.9 \times \log(\text{CP intake})$], but DE intake did not ($P=0.28$). Considering GRF alone, $\log(\text{DE intake})$ and the interaction of $\log(\text{DE intake}) \times \log(\text{CP intake})$ had no significant effect on weight gain, but $\log(\text{CP intake})$ did ($P<0.05$). Considering LEG alone, $\log(\text{DE intake})$, $\log(\text{CP intake})$ and their interaction had a significant effect on daily weight gain. However, these factors had no effect on daily weight gain when only considering sainfoin only.

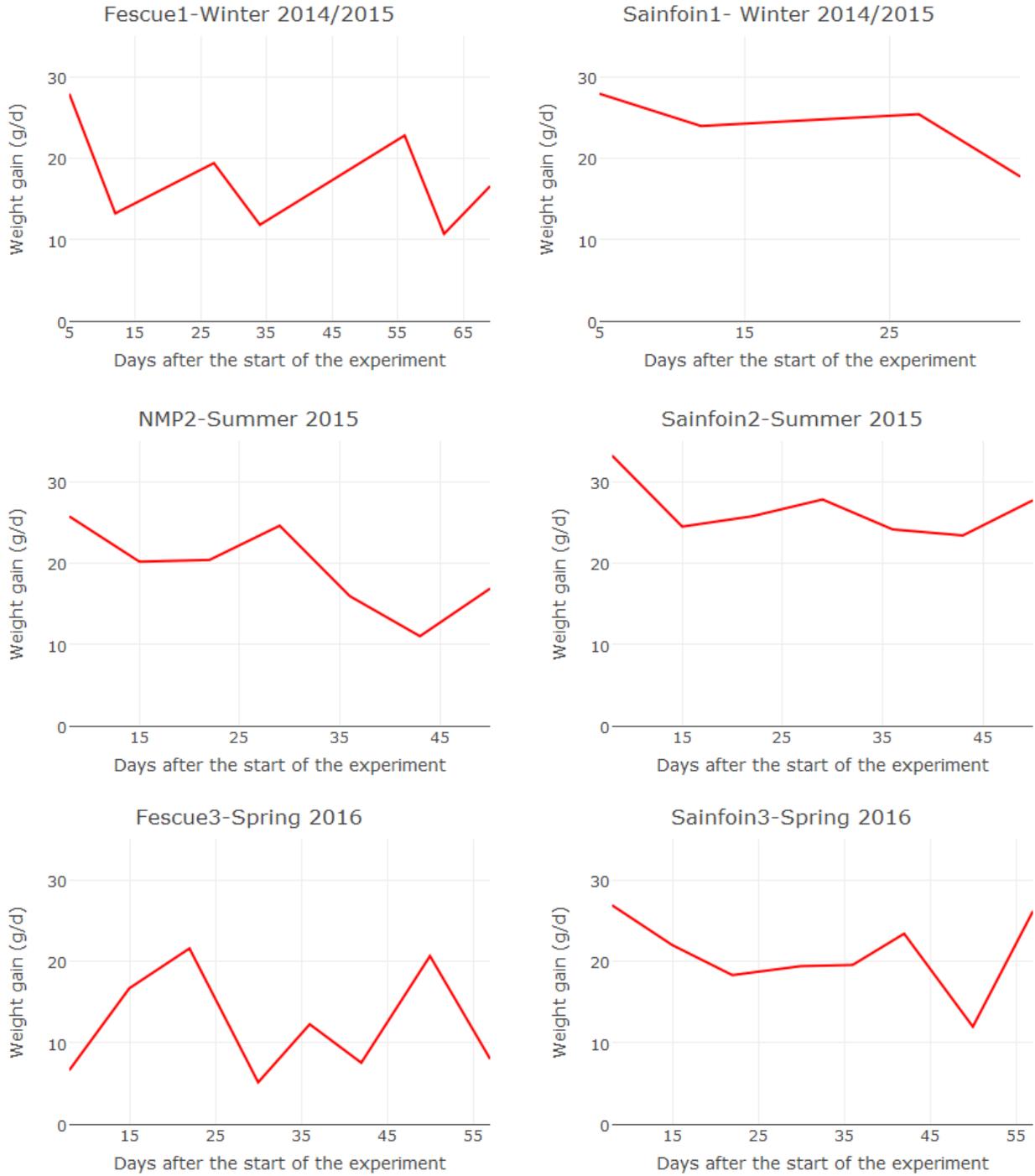


Figure 5 Mean daily weight gain over time by experiment. NMP stands for Natural Mediterranean Pasture.

Table 2 Effect of the experiment (season×pasture) on digestible energy (DE) intake and crude protein (CP) intake. MW stands for metabolic weight. RMSE stands for root mean squared error.

	Fescue1	Sainfoin1	Clover1	NMP2	Sainfoin2	Fescue3	Sainfoin3	RMSE	<i>P</i> -value season×pasture
Mean DE intake (kJ /kg MW)	644 ^{cd}	652 ^{cd}	521 ^d	702 ^{cd}	890 ^a	736 ^{bc}	880 ^{ab}	140	***
Standard deviation	96	85	100	170	162	186	99		
Mean CP intake (g /kg MW)	10.9 ^c	12.9 ^b	8.7 ^c	10.5 ^c	17.4 ^a	10.7 ^c	16.8 ^a	2.3	***
Standard deviation	1.5	1.7	1.4	2.4	3.5	2.3	2.6		

^{a,b,c,d} Values with different superscripts differ significantly at $P < 0.05$ (Tukey post-hoc test)

*NMP stands for Natural Mediterranean Pasture

Table 3 Daily weight gain by experiment and effects of log[digestible energy (DE) intake] and log[crude protein (CP) intake] on daily weight gain excluding the effect of experiment

	Fescue1	Sainfoin1	Clover1	NMP2	Sainfoin2	Fescue3	Sainfoin3	<i>P</i> -value log(DE intake)	<i>P</i> -value log(CP intake)	<i>P</i> -value log(DE intake)×log(CP intake)
Mean daily weight gain (g)	17.5 ^{bc}	25.7 ^a	14.6 ^{cd}	18.6 ^{bc}	26.0 ^a	12.3 ^d	21.1 ^{ab}	ns	***	ns
Standard deviation	3.5	4.9	10.0	3.3	2.9	2.9	3.7			

^{a,b,c,d} Values with different superscripts differ significantly at $P < 0.05$ (Tukey post-hoc test)

*NMP stands for Natural Mediterranean Pasture

Discussion

Maximum feed intake of grazing rabbits

Maximum daily total intake was 104 g DM/kg MW and 468 g FM/kg MW. Similarly, the intake for rabbits fed pelleted feed *ad libitum* in conventional systems ranged from 89-101 g DM/kg MW (Gidenne and Lebas, 2006). FM intake of grazing rabbits was much higher (+ 293%) than rabbits fed pelleted feed *ad libitum*, even when including water consumption in FM intake of conventional systems. In these systems, rabbits drink 1.8-2.0 g of water for each g of pelleted feed eaten (Gidenne and Lebas, 2006). Wild rabbits that eat only fresh forage (up to 20-25% DM) do not drink water (MYERS et POOLE 1963; COOKE 2014). For highly palatable feedstuff (whole fresh carrots; Goby *et al.*, 2013), growing rabbits were able, after a 7-day adaptation period, to ingest up to 642 g FM/rabbit or 443 g FM/kg MW, corresponding to 40% of their live weight (1.64 kg). Feeders in that study were empty each morning, which indicates that rabbits did not reach maximum intake. Results from Goby *et al.* (2013) and our study indicate that when fed fresh forage (alone or with pelleted feed), rabbits have higher intake than when fed pelleted feed alone. Gidenne and Lebas (2006) claimed that this increase is linked to decreased time in the digestive tract due to higher fibre concentration in the feed. Mugnai *et al.* (2014) observed that New Zealand and Leprino breeds grazing rabbits had a higher ratio of full gastro-intestinal tract to live weight (18.6% and 19.0%, respectively) than those reared in cages with no access to grazing (18.0% and 18.1%, respectively). We also observed a high relative weight of the gastro-intestinal tract (21% of live weight), which indicates that grazing increased its development.

Influence of herbage allowance and quality on feed intake. With an allowance of 3.5 t DM/ha, herbage intake ranged from 52-61 g DM/kg MW in legume pastures, in accordance with Martin *et al.* (2016), which indicates that the maximum herbage intake of growing rabbits reached 58 g DM/kg MW. With the higher sainfoin allowance (in spring), herbage intake reached 75 g DM/kg MW, but DE intake remained less than 1000 kJ/kg MW (962 kJ/kg MW). Considering grass/forb pastures, herbage allowance was under 3.2 t DM/ha (or 90 g DM/kg MW), but herbage intake reached 46-56 g DM/kg MW (tall fescue in spring). Herbage intake increased with increasing herbage allowance to a plateau, at which DE and ADF concentrations decreased. Studies and meta-analysis describe a nonlinear or exponential relationship between herbage allowance and herbage intake for dairy cows and ruminants (Delagarde *et al.*, 2001; Peyraud and Delagarde, 2011; Pérez-Prieto and Delagarde, 2013), with maximum intake regulated by nutritional characteristics.

Influence of herbage ADF and DE concentrations. When herbage allowance exceeded 85 g DM/kg MW, intake decreased when DE concentrations exceeded 9.0 MJ/kg DM. If herbage allowance and DE concentration do not first limit herbage intake, our results indicate that ADF concentrations higher than 350 g/kg DM will do so. Although observations were too few to draw solid conclusions, results were in accordance with

the literature on conventional rabbits fed only pelleted feed *ad libitum*: i) when DE concentration of the diet exceeds 9.0-9.5 MJ/kg DM, feed intake decreases (XICCATO et TROCINO 2010), but ii) when DE concentrations are lower than 9.0 MJ/kg DM, stomach capacity may limit feed intake (GIDENNE 2015a), which is related to ADF concentration of the diet. DE intake did not peak when herbage intake peaked (mean = 85 g DM/kg MW in LEG and GRF) due to DE concentrations below 9.5 MJ/kg DM. The highest DE intakes were observed on sainfoin in summer (1035 kJ/kg MW, herbage intake and allowance = 67.3 and 97.1 g DM/kg MW, respectively) and in spring (1019 kJ/kg MW, herbage intake and allowance = 61.3 and 122 g DM/kg MW, respectively). During these seasons, ADF concentration in herbage intake was 200 and 250 g/kg DM, respectively, and DE concentration was 10.3 and 11.3 MJ/kg DM, respectively.

Restriction of energy intake for rabbits raised on pastures and herbage selection by rabbits

Maximum DE intake was near 1000 kJ/kg MW, but herbage allowance may have limited DE intake often. SCHLOLAUT *et al.* (2013) considered that rabbits fed green fodder cannot meet nutritional requirements for growth because “relative capacity of the gastrointestinal tract decreases with increasing body mass”. For SCHLOLAUT *et al.* (1984), growth and carcass traits of rabbits fattened with green fodder were similar to those of rabbits fattened with a pelleted feed and restricted to 60% of *ad libitum* intake. This is consistent with the lower amount of total fat in rabbits raised with access to grazing than in rabbits raised indoors (XICCATO 1999; CAVANI *et al.* 2004; FORRESTER-ANDERSON *et al.* 2006; COMBES *et al.* 2013). SCHLOLAUT *et al.* (2013) also indicated the limited possibilities to efficiently select fodder with high protein concentration by rabbits fed green fodder.

Small herbivores prefer younger vegetation (Nagy, 1987), and rabbits are known to be selective (Myers and Poole, 1963), preferring green vegetation over dry leaves and stems (Gidenne, 2015). Lush *et al.* (2014) indicated that rabbit abundance was associated with short grass swards and high nitrogen concentration in forage. Consequently, CP concentration in herbage intake may be lower when rabbits cannot select herbage efficiently (MYERS et BULTS 1977). In our study, rabbits were restricted to a 1.2 m² grazing area, and mean CP concentration in herbage intake exceeded that of herbage allowance (164±58 and 142±4.3 g/kg DM, respectively) in LEG (208±42 and 179±28 g/kg DM, respectively) and GRF (132±45 and 115±31 g/kg DM, respectively). In contrast, ADL concentration in herbage intake was lower than that of herbage allowance (277±56 and 310±36 g/kg DM, respectively) in LEG (269±56 and 316±35 g/kg DM, respectively) and GRF (282±56 and 306±3.6 g/kg DM, respectively). This suggests that rabbits select plant parts that have the most protein and least fibre. Nevertheless, the ability to select herbage may decrease when herbage allowance decreases, which influences protein and energy intake.

Herbage use efficiency was higher on NMP (78% of the allowance) and clover (79%) than on tall fescue (67%) and sainfoin (64%). Using the logarithmic regression, we estimated herbage residuals (i.e. the amount of herbage rabbits are unable to graze),

which was 12.6 g and 14.2 g DM/kg MW in LEG and GRF, respectively. These estimates, however, were higher than observed mean refusals for NMP2 (10.5±8.7 g DM/kg MW) and Clover1 (5.5 g DM/kg MW) and lower than those for sainfoin (22.8±17.8 g DM/kg MW). The structure of NMP and clover is simpler than that of tall fescue (i.e. no tiller, more tender, easier to browse) and could increase rabbit intake, as observed by IASON *et al.* (2002). The structure of tall fescue and high sainfoin allowances increase the risk of measurement errors when sampling herbage, rendering estimates of herbage intake less accurate. This could explain why herbage intake predicted by the logarithmic regression was slightly lower in LEG than in GRF for herbage allowances above 52 g DM/kg MW.

Crude protein intake and other factors that influence daily weight gain

From our observations, herbage intake is limited mainly by herbage allowance and, when herbage allowance is sufficient, by herbage DE concentration. However, herbage CP concentration may have a direct impact on growth. CP intake was higher in sainfoin (15.5 g/kg MW) than in GRF (10.7 g/kg MW, $P < 0.01$). The lowest CP intake was on clover pasture (8.7 g/kg MW). For rabbits fed whole fresh carrots (Goby *et al.* 2013), DE intake was as low as 650 kJ/kg MW, and CP intake was 9.3 g/kg MW. Consequently, daily weight gain was limited to 10.5 g, which agrees with our results for low CP intake on clover pasture. Along with the difference in CP concentration between GRF and sainfoin, differences in their protein digestibility and contents of essential amino acids, such as methionine, cysteine, lysine, and threonine, must also be considered (Xiccato and Trocino, 2010). The concentration of condensed tannins in sainfoin may limit protein digestibility, as Legendre *et al.* (2017) observed recently for conventionally reared rabbits.

The energy required to maintain growing rabbits averages 430 kJ/d/kg MW in conventional indoor systems (Xiccato and Trocino, 2010). For cattle, it is common to add 20% of maintenance requirements to include the energy needed to move during grazing (Smit *et al.*, 2005; Agabriel, 2010). Currently, no such recommendations exist for rabbits. Maertens and Van Herck (2000) observed that rabbits reared in 1.9 m² pens gained 8% less weight than those raised in 0.3 m² cages. Similarly, Mugnai *et al.* (2014) observed more weight gain in cages than in pens for New Zealand White (+9.5%) and Lepirino rabbit breeds (+7.2%). Paci *et al.* (2014) observed significant differences in daily weight gain between “local grey” rabbits raised in pens or in cages. D’Agata *et al.* (2009) observed 38% higher daily weight gain for “local grey” rabbits raised in pens than those raised in cages, but with no difference in total activity frequency because “local grey” rabbits are highly active. Therefore, motor activities and their associated energy requirements seem to depend mainly on breed. However, it is possible that most breeds have higher maintenance requirements when grazing. This should be studied more carefully to define the required grazing area per rabbit.

Other factors may decrease rabbit growth, such as stressful events (e.g. temperature, predator visits). Seltmann *et al.* (2009) determined that post-weaning growth decreased when rabbits were exposed to cold and wet conditions before weaning, especially for the lightest kits. Consequently, environmental conditions during pre-

weaning could influence results of fattening experiments. Differences in weight gain among seasons may be related to this phenomena, since the pre-weaning period in summer 2015 was 8°C warmer than that in spring 2016. Parasitism could also explain differences in weight gain among seasons. For instance, the lower daily weight gain during spring 2016 might have been related to the presence of nematode eggs found in faeces, which will be the subject of future studies.

Potential to decrease concentrate supplementation

With an objective for daily weight gain of 20 g (from 1.4 kg live weight at weaning (45 d old) to 2.5 kg live weight at slaughter (100 d old)), CP intake must equal 13 g/kg MW [weight gain = $-20.0+35.9 \times \log(\text{CP intake})$]. Under our experiments' conditions, the pelleted feed (restricted to 60 g FM/rabbit/d) supplied half of the protein, and herbage needed to supply the remaining half. To do so, herbage intake needed to equal 32 and 50 g DM/kg MW in LEG and GRF, respectively. This requires an herbage allowance higher than 41 and 76 g DM/kg MW in LEG [HI= $-68.8+62.5 \times \log(\text{HA})$] and GRF [HI= $-78.9+68.4 \times \log(\text{HA})$], respectively. Since herbage allowance was usually lower than 76 g DM/kg MW in GRF, the grazing area (0.4 m²/rabbit) should be increased to 0.65 m²/rabbit. This could be done by decreasing the number of rabbits per cage, by increasing the area of the cage, or by moving the cage twice a day. For rabbits fed only herbage, the grazing area of LEG must increase to 1 m²/rabbit, because the estimated daily weight gain with 0.4 m²/rabbit is approximately 14 g. For GRF, even if rabbits ate 110 g DM/kg MW by grazing 5 m²/rabbit, the estimated daily weight gain would equal 13.1 g/d. This suggest the possibility of feeding growing rabbits without supplementation, but only on legume pastures and with more grazing area per rabbit. Herbage allowance seemed to be a major factor regulating energy and protein intake, and consequently growth. These initial results for intake and growth of rabbits raised on pastures under organic production standards indicate the need for further studies and modelling to better understand the relation between herbage intake and growth. The results can also provide farmers with recommendations on feed supplementation and grazing area per rabbit, depending on their objectives.

Acknowledgements

This study was supported by a grant from the INRA division PHASE (MarkPast project), the INRA committee for organic farming AgriBio4 (CuniPat project), and the INRA metaprogram Integrated Management of Animal Health (GISA, PROF project). The authors thank the AVEM association for providing organic sainfoin seeds, and all the colleagues involved in data collection and analysis, especially J. Le Stum (IUT Perpignan), A. Meynard and C. Bannelier (INRA UMR GenPhySE).

References

- Agabriel J 2010. Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux-Valeurs des aliments: Tables Inra 2010. Édition remaniée. Quae éditions.
- Cooke BD 2014. Daily food intake of free-ranging wild rabbits in semiarid South Australia. *Wildlife Research* 41, 8.
- D'Agata M, Preziuso G, Russo C, Zotte AD, Mourvaki E and Paci G 2009. Effect of an outdoor rearing system on the welfare, growth performance, carcass and meat quality of a slow-growing rabbit population. *Meat Science* 83, 691-696.
- Delagarde R, Prache S, D'Hour P and Petit M 2001. Ingestion de l'herbe par les ruminants au pâturage. *Fourrages* 166, 189-212.
- Fernández-Carmona J, Cervera C and Blas E 1996. Prediction of the energy value of rabbit feeds varying widely in fibre content. *Animal Feed Science and Technology* 64, 61-75.
- Gidenne T 2015. Le lapin. De la biologie à l'élevage. Quae, Versailles, France.
- Gidenne T and Lebas F 2006. Feeding behaviour in rabbits. In *Feeding in domestic vertebrates. From structure to behaviour* (ed. V Bels), pp. 179-209, CABI publishing, Wallingford, UK.
- Goby J-P, Huck C, Fortun-Lamothe L and Gidenne T 2013. Intake growth and digestion of the growing rabbit fed alfalfa hay or green whole carrot: first results. In 3rd ARPA Conference, Denspasar, Bali, Indonesia, p. 76.
- ITAB 2010. Lapin bio une filère attentive et volontaire. *Alter Agri* 100, 26-27.
- Lebas F 1988. III. 3. Non-ruminant herbivores; horses and rabbits: III. 3.2. Rabbits. *Livestock Production Science* 19, 289-298.
- Legendre H, Hoste H and Gidenne T 2017. Nutritive value and anthelmintic effect of sainfoin pellets fed to experimentally infected growing rabbits. *Animal*, 1-8.
- Lush L, Ward AI and Wheeler P 2014. Opposing effects of agricultural intensification on two ecologically similar species. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 192, 6.
- Maertens L and Van Herck A 2000. Performance of weaned rabbits raised in pens or in classical cages: first results. *World Rabbit Sci* 8, 435-440.
- Martin G, Duprat A, Goby J-P, Theau J-P, Roinsard A, Descombes M, Legendre H and Gidenne T 2016. Herbage intake regulation and growth of rabbits raised on grasslands: back to basics and looking forward. *Animal* 10, 1609-1618.
- Mugnai C, Dal Bosco A, Cardinali R, Rebollar P, Moscati L and Castellini C 2014. Effect of pasture availability and genotype on welfare, immune function, performance and meat characteristics of growing rabbits. *World Rabbit Science* 22, 29-39.
- Myers K and Poole W 1963. A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in confined populations IV. The effects of rabbit grazing on sown pastures. *The Journal of Ecology*, 435-451.
- Nagy KA 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological monographs* 57, 111-128.
- Paci G, Dalle Zotte A, Cecchi F, De Marco M and Schiavone A 2014. The effect of organic vs. conventional rearing system on performance, carcass traits and meat quality of fast and slow growing rabbits. *Animal Science Papers and Reports* 32, 337-349.
- Pérez-Prieto LA and Delagarde R 2013. Meta-analysis of the effect of pasture allowance on pasture intake, milk production, and grazing behavior of dairy cows grazing temperate grasslands. *Journal of Dairy Science* 96, 6671-6689.
- Peyraud JL and Delagarde R 2011. Managing variations in dairy cow nutrient supply under grazing. *Animal* 7, 57-67.

- Seltmann MW, Ruf T and Rödel HG 2009. Effects of body mass and huddling on resting metabolic rates of post-weaned European rabbits under different simulated weather conditions. *Functional Ecology* 23, 1070-1080.
- Smit HJ, Taweel HZ, Tas BM, Tamminga S and Elgersma A 2005. Comparison of techniques for estimating herbage intake of grazing dairy cows. *Journal of Dairy Science* 88, 1827-1836.
- Xiccato G and Trocino A 2010. Energy and protein metabolism and requirements. *Nutrition of the Rabbit* 2, 83-118.

Chapitre III – Le parasitisme gastro-intestinal et sa gestion au pâturage de lapins en cages-mobiles

ETUDE 4 : Effet de la saison de pâturage et du type de prairie sur le parasitisme gastro-intestinal du lapin

Lors des périodes d’engraissement au pâturage présenté dans l’étude 3 (Etudes expérimentales - Chapitre II), un suivi parasitaire a également été réalisé. Ces résultats seront discutés dans la discussion générale.

Matériels et méthodes

Gestion des parcelles pâturées

Au cours de l’hiver 2015, les parcelles de sainfoin et de fétuque élevée n’avait jamais été pâturée par des lapins (ou par d’autres animaux). La prairie naturelle méditerranéenne (PNM) pâturée à l’été 2015, avait été pâturée il y a plus d’un an par des lapins. La parcelle de fétuque élevée pâturée pendant le printemps 2016, est la même que celle utilisée à l’hiver 2015, et n’a pas été pâturée entre temps. La même parcelle A de sainfoin a été utilisée durant l’été 2015 et l’hiver 2015, soit une période de plus de 3 mois entre les répétitions. Au printemps 2016, des lapins avaient pâturées la parcelle B de sainfoin moins de 3 mois auparavant. Ces informations sont récapitulées Figure 26 - Calendrier de pâturage.

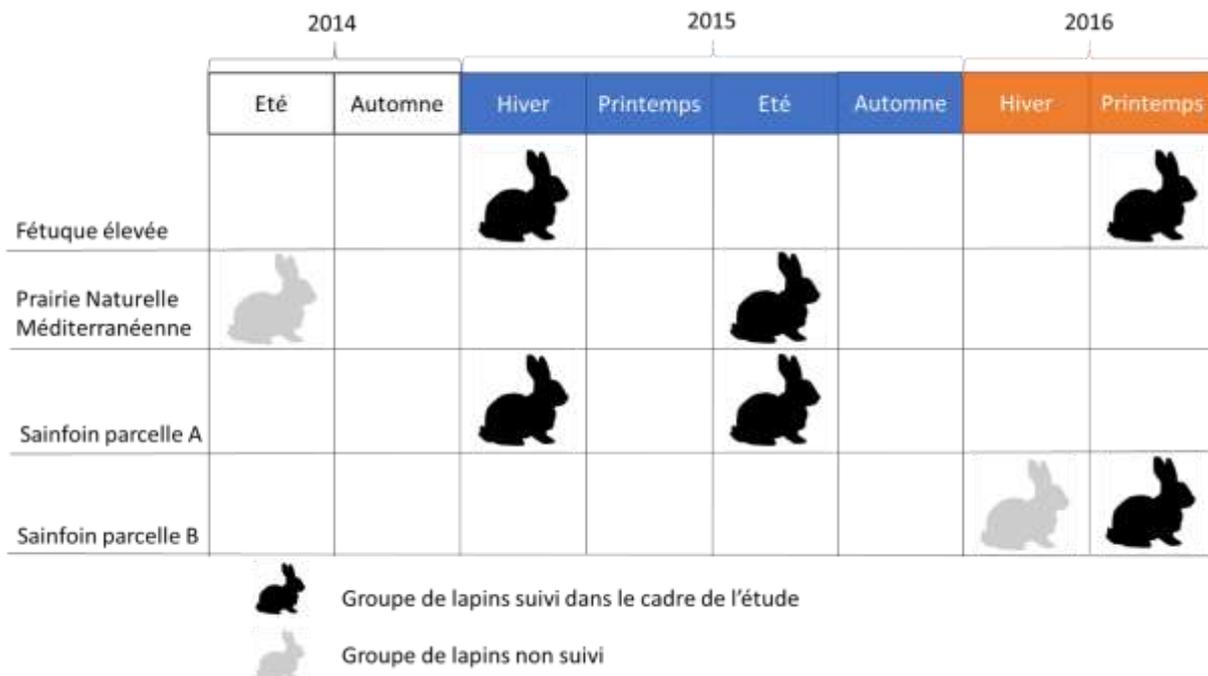


Figure 26 - Calendrier de pâturage

Suivi parasitaire

Hebdomadairement, un échantillon de fèces par cage (3 lapins/cage) a été réalisé. Pour chaque échantillon, un dénombrement des œufs de nématodes (OPG) et des oocystes de coccidies (OoPG) par la méthode de Mc Master modifiée a été réalisé (voir Annexe II). Toutes les 2 semaines, les oocystes de coccidies dans les échantillons ont été identifiés au niveau spécifique, d’après une liste de critères morphologiques établis par (COUDERT *et al.* 1995).

Néanmoins, la distinction entre *E. perforans*, *E. media*, *E. coecicola*, *E. exigua* et *E. vejrowskyi* étant difficile à établir, celles-ci ont été regroupées sous la dénomination de « mediaforme ».

Le foie des lapins abattus à 100 jours d'âge a été examiné afin de détecter l'éventuelle présence de nodules blanchâtres ; la présence d'*Eimeria stiedai* a été réalisée par examen microscopique des frottis de ces nodules (MUSONGONG et FAKAE, 1999).

Les tractus digestifs (estomac, intestin grêle, caecum et côlon) d'une partie des lapins suivis ont été pesés et conservés à -20°C jusqu'à la réalisation de bilans parasitaires (voir Tableau 7). Le dénombrement des nématodes présents a été réalisé sur un aliquot de 50 mL (5x10 mL, soit un quart du volume total) après une série de rinçage à l'eau claire au travers de tamis (600 µm puis 40 µm) des contenus intestinaux. Tous les estomacs et intestins grêles prélevés ont été analysés, mais 8 caecum/côlon de la troisième répétition (Printemps 2016) n'ont pas été analysés.

Les nématodes ont été identifiés (en utilisant la clé présentée en Annexe III) au niveau pour spécifique pour *Graphidium strigosum*, *Passalurus ambiguus* et au niveau générique pour *Trichostrongylus* (*T. retortaeformis* étant la principale espèce suspectée). La prévalence correspondant au nombre d'animaux parasités par une espèce par rapport au nombre total d'animaux échantillonnés, et l'intensité correspondant au nombre d'individu d'une espèce parasitaire donnée par animal infesté (MARGOLIS *et al.* 1982), ont été calculés.

Tableau 7- Tableau récapitulatif des tractus digestifs prélevés par saison (ou répétition)

Saison	Enrôlés dans l'essai	Vivants à 100 jours d'âge	Appareils digestifs prélevés
Hiver 2015	30	28	10
Été 2015	30	29	20
Printemps 2016	30	28	28

Dosage des tannins

Afin de déterminer la quantité de tannins présents dans l'herbe ingérée par les lapins, des échantillons par type de prairie (sainfoin ou fétuque élevée/prairie naturelle méditerranéenne) ont été constitués en rassemblant les échantillons correspondant aux 5 cages et de plusieurs jours de mesures. Un récapitulatif des échantillons dosés est disponible dans le Tableau 8. Les tannins ont été dosés de la même façon que présenté dans l'étude 3, c'est-à-dire par la méthode de Folin-Ciocalteu et par dosage séquentiel des phénols, puis des composés non apparentés aux tannins par addition d'un inhibiteur des tannins (MAKKAR 2000).

Tableau 8 - Tableau récapitulatif des dosages de tannins effectués pour les échantillons du dispositif AB « cage-mobile »

	Type de prairie	Hiver 2015		Été 2015		Printemps 2016		
		Jour	%=	Jour	%=	Jour	%=	
Disponible	Sainfoin	5	1,14	2/8/15	1,40	8/15/30	1,33	
		34/37	1,02	22/29/36	1,31	36/42/50	1,72	
		41/44	1,20	43/50	1,08	57	0,90	
	Fétuque élevée	Indisponible	Non Pâturé	Non Pâturé		8/15/30	0,63	
						36/42/50	0,68	
						57	0,78	
	PNM*	Non Pâturé	Non Pâturé	2/8/15	1,20	Non Pâturé		
				22/29/36	1,24			
				43/50	1,46			
Refus	Sainfoin	Indisponible	Non Pâturé	2/8/15	1,31	8/15/30	0,9	
				22/29/36	0,69	36/42/50	1,29	
				43/50	0,83	57	1,13	
	Fétuque élevée	Indisponible	Non Pâturé	Non Pâturé			8/30/36	0,45
					2/8/15	1,11	Non Pâturé	
					22/29/36	1,56		
	43/50	1,19						
	Aliment complet déshydraté AB : 0,77%⁼							

*PNM pour Prairie naturelle méditerranéenne

⁼ d'équivalent d'acide tannique

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R. Le test de Shapiro-Wilk a été utilisé pour déterminer la normalité. En cas de normalité, une analyse de variance a été utilisée, sinon des tests de la loi négative binomiale ont été appliqués à l'aide de la fonction "glm.nb" du package "MASS" (VENABLES et RIPLEY 2002). Les comptages d'œufs de nématodes ont été normalisés par une transformation logarithmique (base 10). Dans ce cas, une analyse de variance pour des mesures répétées a été réalisée. L'excrétion oocystale

fécale totale pendant la période d'engraissement a été estimé par la méthode de l'aire sous la courbe, et calculé à l'aide du package "flux" (JURASINSKI *et al.* 2014) pour chaque cage entre le jour d'âge et les résultats des comptages exprimés en OoPG. Des tests de Tuckey et de Bonferonni ont été utilisés *post-hoc* afin de déterminer des différences entre les groupes.

Résultats

Ingestion au pâturage

Les résultats d'ingestion, présentés dans l'étude 3 et résumés dans le Tableau 9, ont été mis en parallèle des teneurs en tannins, afin de déterminer les teneurs en tannins dans l'alimentation (herbe et granulés) ingérée par les lapins au pâturage (Tableau 10).

Tableau 9 - Ingestion d'herbe en fonction de la prairie et de la saison

Prairie*Saison	Ingestion d'herbe (g MS/kg ^{0,75})	Ingestion d'herbe (g MF/kg ^{0,75})
Fétuque élevée Hiver 2015	29±11	129±50
Sainfoin Hiver 2015	30±9	170±49
PNM Eté 2015	37±17	117±53
Sainfoin Eté 2015	53±18	230±69
Fétuque élevée Printemps 2016	38±20	136±75
Sainfoin Printemps 2016	55±9	345±98

MS pour matière sèche (mesurée après séchage 48h à 60°C)
MF pour matière fraîche

Tableau 10 - Taux de tannins en fonction de la prairie et de la saison

Prairie*Saison	Tannins (% équivalent acide tannique de l'ingestion totale - herbe et granulés)
Fétuque élevée Hiver 2015	Indisponible
Sainfoin Hiver 2015	Indisponible
PNM Eté 2015	1,0±0,1
Sainfoin Eté 2015	1,2±0,1
Fétuque élevée Printemps 2016	0,8±0,1
Sainfoin Printemps 2016	1,4±0,3

Nématodes gastro-intestinaux

Les résultats concernant la prévalence et l'intensité d'infestations en nématodes gastro-intestinaux selon la saison de pâturage ou le type de prairie pâturée sont présentés dans le Tableau 11. Alors que la prévalence était nulle ou faible à l'hiver 2015 et en été 2015, le printemps 2016 était caractérisé par la prévalence élevée de *Graphidium strigosum* et *Trichostrongylus* sp.. La prévalence de *Passalurus ambiguus* était toujours supérieure à 70% mais supérieure à 90% durant l'été 2015 (95%) et le printemps 2016 (90%).

Graphidium strigosum n'a été retrouvé que chez 2 lapins pâturant du sainfoin. Il n'y avait pas de différence en termes de prévalence de *Trichostrongylus* sp. selon le pâturage. 95% des lapins pâturant de la féтуque élevée ou la PNM, et 80% pâturant du sainfoin, contenaient des individus *Passalurus ambiguus*.

Tableau 11 et le Tableau 12.

Alors que la prévalence était nulle ou faible à l'hiver 2015 et en été 2015, le printemps 2016 était caractérisé par la prévalence élevée de *Graphidium strigosum* et *Trichostrongylus* sp.. La prévalence de *Passalurus ambiguus* était toujours supérieure à 70% mais supérieure à 90% durant l'été 2015 (95%) et le printemps 2016 (90%).

Graphidium strigosum n'a été retrouvé que chez 2 lapins pâturant du sainfoin. Il n'y avait pas de différence en termes de prévalence de *Trichostrongylus* sp. selon le pâturage. 95% des lapins pâturant de la féтуque élevée ou la PNM, et 80% pâturant du sainfoin, contenaient des individus *Passalurus ambiguus*.

Tableau 11 - Présence de nématodes gastro-intestinaux selon la saison de pâturage

Parasites		Toute Saison	Hiver 2015	Été 2015	Printemps 2016
<i>Graphidium strigosum</i>	Prévalence (%)	3,5	0	0	7,1
	Infestés/Total	2/58	0/10	0/20	2/28
	Intensité ⁺	3 (2-4)	/	/	3 (2-4)
<i>Trichostrongylus</i> sp.	Prévalence (%)	67,5	0	5,0	93,0
	Infestés/Total	27/58	0/10	1/20	26/28
	Intensité ⁺	1 811 (8-12 798)	/	8	1 811 (8-12 798)
<i>Passalurus ambiguus</i>	Prévalence (%)	84,0	70,0	95,0	80,0
	Infestés/Total	42/50	7/10	19/20	16/20
	Intensité ⁺	1 851 (1-12 282)	1 035 (252-5 145)	2 298 (24-12 282)	1 241 (1-10 704)

⁺ Nombre moyen (minimum - maximum) par lapin infesté

Tableau 12 - Présence de nématodes gastro-intestinaux selon le type de prairie pâturée

Parasites		Tout Pâturage	Pâturage Sainfoin	Pâturage Féтуque élevée et PNM*
<i>Graphidium strigosum</i>	Prévalence (%)	3,5	7,1	0
	Infestés/Total	2/58	2/28	0/30
	Intensité ⁺	3 (2-4)	3 (2-4)	/
<i>Trichostrongylus</i> sp.	Prévalence (%)	67,5	44,5	45,0
	Infestés/Total	27/58	12/27	14/29
	Intensité ⁺	1 811 (8-12 798)	3 384 (8-12 798)	447 (8-2 464)
<i>Passalurus ambiguus</i>	Prévalence (%)	84,0	77,0	91,5
	Infestés/Total	42/50	20/26	22/24
	Intensité ⁺	1 851 (1-12 282)	1 701 (18-12 282)	1 975 (18-10 704)

*PNM pour Prairie naturelle méditerranéenne

⁺ Nombre moyen (minimum - maximum) par lapin infesté

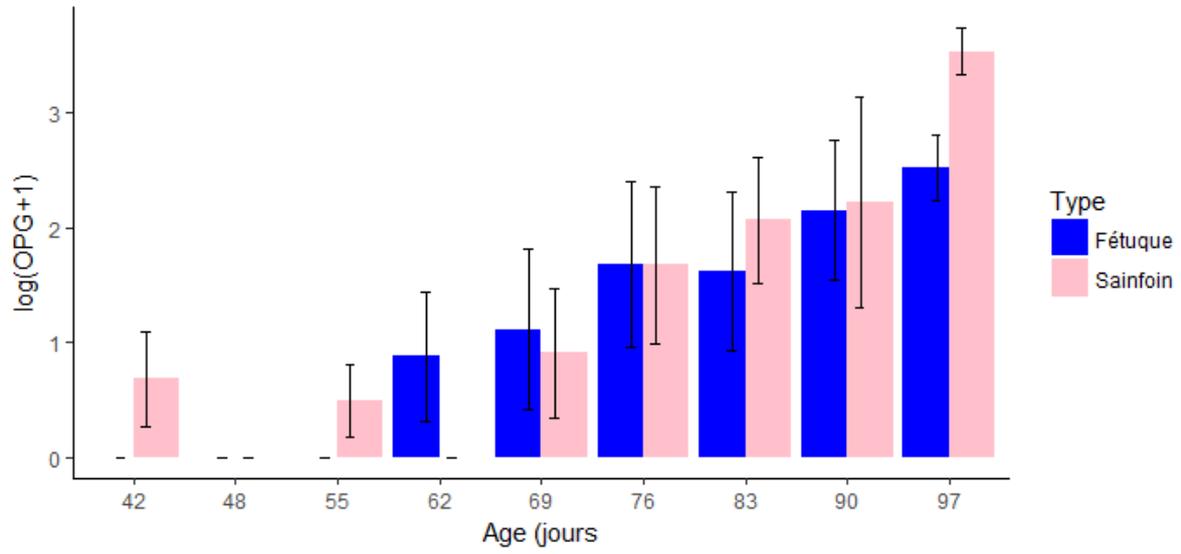


Figure 27 - Excrétion fécale d'œufs de nématodes $\log(\text{OPG}+1) \pm \text{SE}$, (OPG, Œufs/g) au cours du pâturage au Printemps 2016 et selon la prairie pâturée.

Les œufs de *Passalurus ambiguus* excrétés par les lapins étaient très minoritaires lors du comptage. De plus, les œufs de *Graphidium strigosum* et de *Trichostrongylus* sp. étant difficiles à distinguer, l'excrétion fécale des œufs de nématodes a été comparée sans distinction de l'espèce (voir Figure 27 Selon le type de prairie pâturée et pour l'ensemble de la saison printemps, il n'y a pas de différence le pâturage de fétuque élevée et de sainfoin (voir Tableau 13). De même l'intensité d'infestation par *Trichostrongylus* sp. ne différait pas ($P = 0,13$) entre les prairies pâturées, même si l'intensité à un même poids est plus forte pour des lapins ayant pâturé sur la prairie sainfoin.

Tableau 13 - Comparaison selon la prairie pâturée au Printemps 2016 de l'excrétion fécale d'œufs de nématodes et de *Trichostrongylus* sp.

	Pâturage Fétuque élevée Printemps 2016	Pâturage Sainfoin Printemps 2016	P-value
Excrétion fécale d'œufs de nématodes [log(OPG+1)]	1,1	1,3	0,695
<i>Trichostrongylus</i> sp. (nombre de vers / kg poids vif)	254	1 651	0,13

Coccidies

L'excrétion oocystale fécale (*Eimeria* spp.) est présentée sous forme graphique Figure 28. L'excrétion oocystale fécale totale estimée par la méthode de l'aire sous la courbe selon la prairie pâturée et la saison est présentée Tableau 14.

En hiver et en été, la cinétique d'infection est caractérisée par un pic d'excrétion oocystale (> 50 k.OoPG) entre 48 et 55j. d'âge (soit 7 à 14j. post-sevrage) ; à 97 j. d'âge, l'excrétion est réduite (< 20 k.OoPG). Au printemps, la cinétique d'excrétion est régulière sur le pâturage de fétuque élevée mais reste élevée à 97 j. d'âge (> 50 k.OoPG), tandis que nous observons 2 pics d'excrétion sur pâturage de sainfoin : à 48 j. d'âge et entre 69 et 83 j. d'âge. Le niveau moyen d'excrétion oocystale totale entre 48 et 97 j. d'âge, mesuré durant l'hiver et l'été 2015, est de 2,6 M.OopG. Néanmoins, nous observons aussi une forte variabilité individuelle (inter-cages), et malgré une excrétion oocystale totale numériquement inférieur sur le pâturage de sainfoin (-54%), nous ne pouvons pas conclure à un effet significatif du pâturage. Au printemps de la seconde année de pâturage (2016), le niveau d'excrétion totale augmente de + 50%, particulièrement sur sainfoin (6,5 M.OoPG) où le temps de retour sur la parcelle était plus court (< 3 mois) comparé au temps de retour sur la pâture de fétuque élevée (4,2 M.OoPG, plus d'un an).

Tableau 14 - Excrétion oocystale fécale totale estimée par la méthode de l'aire sous la courbe, selon la prairie pâturée et la saison

Prairie*Saison	Entre 48 et 97 jours d'âge (OoPG)
Fétuque élevée Hiver 2015	2 887 760 ^a
Sainfoin Hiver 2015	1 284 500 ^a
PNM Eté 2015	4 122 043 ^{ab}
Sainfoin Eté 2015	1 963 103 ^a
Fétuque élevée Printemps 2016	4 166 921 ^{ab}
Sainfoin Printemps 2016	6 514 503 ^b

^{a,b} $P < 0.05$ (test de Tuckey)

Les examens des foies des lapins abattus à 100 jours d'âge (voir Tableau 15), ont révélé une proportion importante (64%) de foies présentant des nodules blanchâtres attribuables à *E. stiedai*. Il n'y avait pas de différence en termes de répartition entre des animaux pâturant du sainfoin ou de la fétuque élevée ou la PNM, mais plus de foies impactés à l'été 2015 (70%). En revanche, les nodules étaient plus étendus lors de l'abattage réalisé au printemps 2016.

Tableau 15 - Répartition de la présence de nodules blanchâtres sur le foie attribuable à *Eimeria stiedai*

	Tout	Hiver 2015	Eté 2015	Printemps 2016	Pâturage Sainfoin	Pâturage Fétuque élevée et PNM
%	64	50	70	64	64	63
Foies à nodules/Foies examinés	37/58	5/10	14/20	18/28	18/28	19/30

*PNM pour Prairie naturelle méditerranéenne

Les résultats de l'identification des oocystes à l'espèce sont présentés dans le Tableau 16 pour la première répétition à l'hiver 2015, dans le Tableau 17 pour la seconde répétition à l'été 2015 et dans le Tableau 18 pour la dernière répétition au printemps 2016.

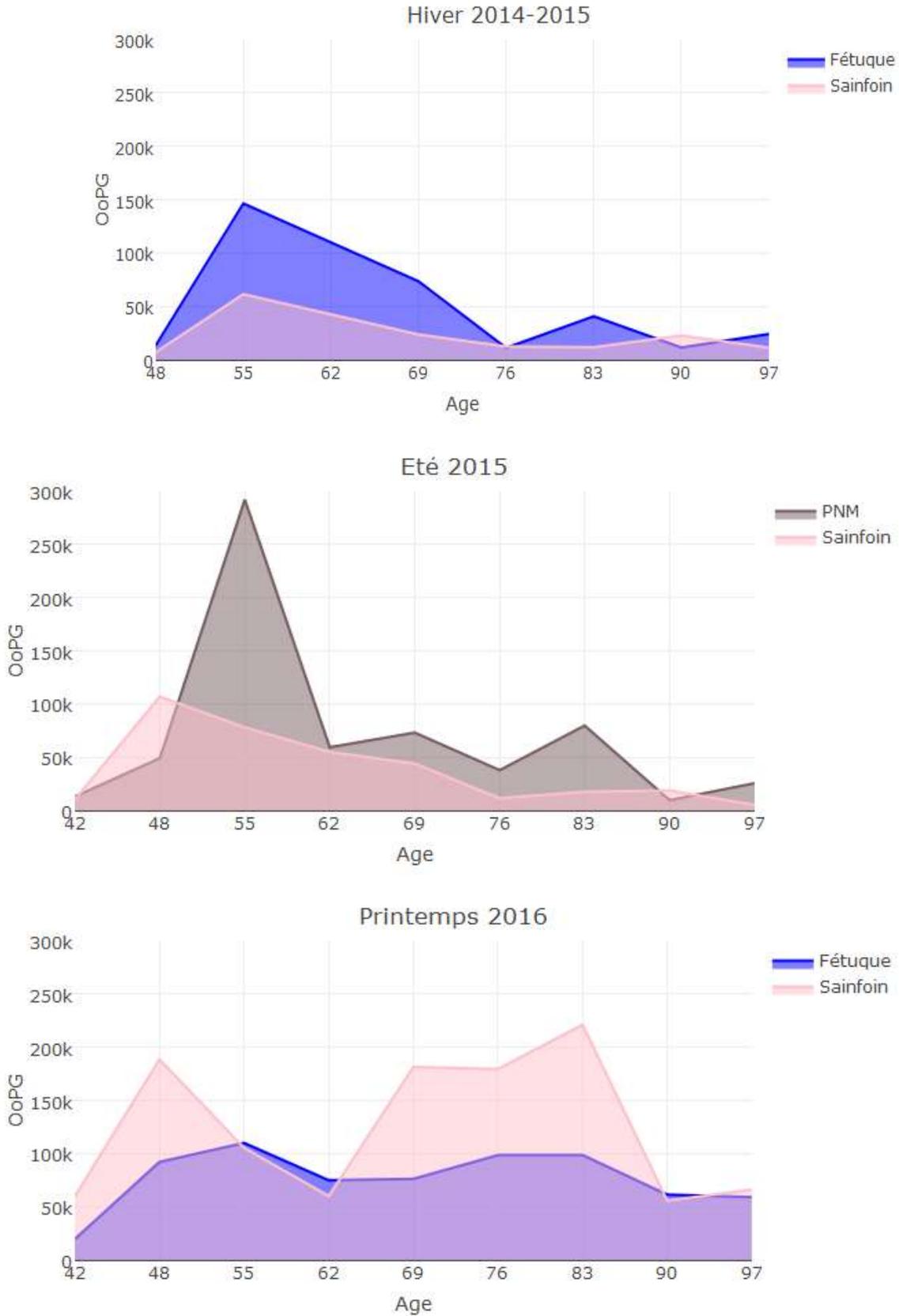


Figure 28 - Excrétion oocystale fécale (OoPG - oocystes/g) selon l'âge des lapins et la parcelle pâturée, au cours des répétitions Hiver 2015, Eté 2015, Printemps 2016 *PNM pour Prairie naturelle méditerranéenne

Discussion

Influence des conditions de pâturage sur le risque parasitaire

Les lapins ayant pâturé la prairie de sainfoin au printemps 2016 semblent être les plus infestés. Hors à cette saison, les lapins ont ingéré 45% plus d'herbe en ayant pâturé le sainfoin plutôt que de la fétuque élevée, ce qui a pu augmenter la probabilité d'ingérer des formes infestantes. De plus, le temps de retour sur le pâturage de sainfoin (<3 mois) plus faible que celui pour la fétuque élevée (1 an) a été probablement un élément déterminant de l'accroissement de l'infection coccidienne et de l'infestation par *Trichostrongylus sp.* sur sainfoin. La plus forte attractivité des populations des lapins sauvages pour le sainfoin (GNIS 2013) a pu engendrer des visites plus fréquentes augmentant la transmission potentielle de leurs parasites.

La saison de printemps présente des conditions climatiques favorables (humidité et température) au cycle des Trichostrongyloidea et aux coccidies, ce qui peut accroître le niveau d'infection comparé à l'hiver et à l'été comme nous l'avons constaté. Ainsi GRES *et al.* (2003) ont relevé des prévalences et des intensités de coccidies plus importantes au printemps au sein des populations sauvages françaises. Une plus grande intensité de *T. retortaeformis* est retrouvée chez des jeunes lapins âgés de 4 à 5 mois, ce qui tend à augmenter la prévalence entre le printemps et l'automne, mais c'est aussi la période où le nombre de jeune est le plus important (EVANS 1939; CATTADORI *et al.* 2014). Mais d'autres facteurs, en particuliers environnementaux peuvent expliquer une prévalence et une intensité plus élevée au printemps. Ainsi, (RÖDEL et STARKLOFF 2014) ont montré que des lapins exposés durant leur jeune âge à des milieux avec des pluies plus intenses présenteraient des charges en nématodes (*G. strigosum*, *T. retortaeformis*, *P. ambiguus*) plus importantes.

Au cours de l'étude, les lapins ayant pâturés sur une parcelle de sainfoin ou sur une parcelle témoin ont été exposés aux mêmes conditions climatiques, mais des différences en terme de structure végétative et de la densité végétale pourrait induire des différences d'humidité au niveau de la strate herbacée. Ceci, peut induire des différences de mobilité verticale des larves de stade 3 des Trichostrongyloidea et donc un risque plus élevé d'infection (SILANGWA et TODD 1964; NIEZEN *et al.* 1998). Pour NIEZEN *et al.* (1998), la fétuque élevée serait plus sèche que d'autres plantes herbacées qu'ils ont étudiés, ce qui est également confirmé par nos propres observations (comparé à la prairie composée majoritairement de sainfoin), ce qui pourrait limiter le potentiel de mobilité verticale. Au printemps, il faut également rappeler que la prairie de sainfoin a été irriguée par aspersion avant que les lapins y soient placés, contrairement à la parcelle de fétuque élevée, augmentant l'humidité sur la parcelle. De plus, la plus faible densité végétale (voir Etude 3) sur la prairie de fétuque élevée comparé à celle de sainfoin, a pu favoriser l'exposition aux rayons UV, et donc potentiellement une réduction du nombre de larves infestantes de Trichostrongyloidea (THAMSBORG *et al.* 1996; VAN DIJK *et al.* 2009) sur cette prairie.

Effets antiparasitaires des tannins condensés du sainfoin

Notre dispositif n'a pas permis de pouvoir comparer directement les effets anti-parasitaires des tannins condensés du sainfoin du fait d'une différence probable de pression parasitaire avec le témoin au printemps. De telles limites avaient déjà été soulevées pour l'étude de l'effet antiparasitaires des tannins condensés au pâturage (BURKE *et al.* 2012). Néanmoins, nous avons pu mesurer des concentrations de tannins (mesurées en équivalent d'acide tannique) au pâturage pour les périodes été et printemps.

Sur la prairie majoritairement composée de sainfoin en été et au printemps, les concentrations (1,2 et 1,4%) sont comparables à l'étude 2, pour laquelle un effet coccidiostatique a été relevé

chez le lapin lorsque l'aliment a été distribué dès la naissance. Mais au pâturage nous n'avons pas pu constater d'effet coccidiostatique. Or pour BURKE *et al.* (2013), l'effet coccidiostatique des tannins condensés pourrait provenir d'une action lors de l'invasion cellulaire par les sporozoïtes plutôt que lors des schizogonies ou de la gamétogonie. Il faudrait donc distribuer ces tannins avant ou pendant l'infection par les coccidies, soit préférentiellement avant le sevrage ou avant la mise au pâturage.

Concernant l'absence d'effet sur l'infestation par des nématodes et la réduction du nombre d'oeufs au pâturage des tannins condensés du sainfoin, de tels résultats ont été obtenus chez un autre monogastrique herbivore : le cheval (COLLAS *et al.* 2017). L'hypothèse d'une réduction de la viabilité des œufs de nématodes est envisagée (COLLAS *et al.* 2017; LEGENDRE *et al.* 2017), même si nous avons constaté des concentrations plus faibles de tannins dans l'alimentation ingérée. Néanmoins, la concentration minimale pour obtenir ce dernier effet n'est pas connue pour le lapin.

Conséquence du parasitisme par des nématodes pour les lapins au pâturage

Malgré des niveaux d'intensité d'infestation importante (jusqu'à 13 000 adultes du genre *Trichostrongylus*), aucuns signes cliniques (diarrhées, perte de poids, macro-lésions) n'ont été observés durant l'étude. Pour BARKER et FORD (1975) l'intensité de *Trichostrongylus retortaeformis* ne serait pas nécessairement corrélée à l'intensité des lésions. La mortalité post-sevrage était inférieure ou égale à 10%, et n'a pas augmenté au printemps malgré l'augmentation de la prévalence et de l'intensité d'infestation par *Trichostrongylus* sp. pendant notre étude. En revanche la vitesse de croissance a chuté de 5 g/j en moyenne, peu importe le type de prairie, entre le printemps et les autres saisons. Cette diminution peut être liée à l'augmentation constatée du parasitisme, mais aussi à des conditions moins favorables durant l'essai ou durant la période pré-sevrage (SELTMANN *et al.* 2009). De plus, des variations en termes d'espèces coccidiennes (présentant des pouvoirs pathogènes différents) pourraient influencer la vitesse de croissance des lapins.

Afin d'évaluer plus précisément l'effet antiparasitaire du sainfoin au pâturage pour le lapin, il est nécessaire de pouvoir conduire des études avec une pâture témoin dont la structure et l'apport nutritionnel seraient plus proches du sainfoin, comme la luzerne. Il faudrait pouvoir également mesurer la présence de larves infestantes au niveau du pâturage selon différentes modalités : temps de retour, saison, espèces végétales. Néanmoins nos premiers résultats militeraient pour un temps de retour d'un groupe de lapins sur une pâture plus étendue que les 2 mois préconisés dans le cahier des charges AB. En ce qui concerne les coccidies, une analyse entre le pouvoir pathogène des différentes espèces et la conséquence sur la croissance des lapins apparaît nécessaire.

Tableau 16 - Identification des espèces d'oocystes de coccidies présentes (%) au pâturage selon l'âge et la prairie pâturée, Hiver 2015

Age	Espèces	Mediaforme ^{''}		<i>E. magna</i>		<i>E. irresidua</i>		<i>E. stiedai</i>	
		Moyenne	Min-Max	Moyenne	Min-Max	Moyenne	Min-Max	Moyenne	Min-Max
69	Féтуque élevée	51	22-64	0	0	49	36-78	3	0-18
	Sainfoin	80	56-95	3	0-14	17	5-30	12	0-22
83	Féтуque élevée	34	0-100	5	0-23	61	0-100	20	0-90
	Sainfoin	63	47-82	1	0-6	21	0-52	9	0-34
97	Féтуque élevée	43	0-100	4	0-14	53	0-100	2	0-21
	Sainfoin	59	9-100	0	0	41	0-91	0	0

^{''}Mediaforme correspondant aux oocystes d'*E. perforans*, *E. media*, *E. coecicola*, *E. exigua* et *E. vejdownskyi*

Tableau 17 - Identification des espèces d'oocystes de coccidies présentes (%) au pâturage selon l'âge et la prairie pâturée, Eté 2015

Age	Espèces	Mediaforme ^{''}		<i>E. magna</i>		<i>E. irresidua</i>		<i>E. stiedai</i>	
		Moyenne	Min-Max	Moyenne	Min-Max	Moyenne	Min-Max	Moyenne	Min-Max
42	PNM	31	0-79	55	0-100	0	0	0	0
	Sainfoin	56	29-81	59	35-71	1	0-6	1	0-6
55	PNM	24	0-84	0	0-1	54	0-86	1	0-3
	Sainfoin	60	0-89	0	0	58	45-69	0	0-1
69	PNM	31	0-76	3	0-10	5	0-9	42	22-97
	Sainfoin	48	0-100	9	4-16	8	0-17	13	4-22
83	PNM	42	0-100	3	0-6	5	0-9	16	4-36
	Sainfoin	53	0-85	1	0-6	16	4-36	11	3-30
97	PNM	63	0-98	6	0-50	7	0-40	2	0-16
	Sainfoin	52	0-100	8	0-57	3	0-28	6	0-42

^{''}Mediaforme correspondant aux oocystes d'*E. perforans*, *E. media*, *E. coecicola*, *E. exigua* et *E. vejdownskyi*

*PNM pour Prairie naturelle méditerranéenne

Tableau 18 - Identification des espèces d'oocystes de coccidies présentes (%) au pâturage selon l'âge et la prairie pâturée, Printemps 2016

Age	Espèces	Mediaforme [”]		<i>E. magna</i>		<i>E. irresidua</i>		<i>E. stiedai</i>		<i>E. flavescens</i>	
		Moyenne	Min-Max	Moyenne	Min-Max	Moyenne	Min-Max	Moyenne	Min-Max	Moyenne	Min-Max
42	Fétuque élevée	23	13-40	30	14-67	15	0-36	8	0-35	3	0-8
	Sainfoin	21	5-49	30	0-57	8	0-31	9	0-43	0	0-2
55	Fétuque élevée	50	38-67	0	0	16	0-29	13	5-23	24	0-53
	Sainfoin	59	31-77	0	0	9	0-28	5	0-16	3	0-8
69	Fétuque élevée	62	40-78	3	0-9	7	3-13	39	21-64	16	3-43
	Sainfoin	40	31-61	0	0	8	0-22	35	24-52	14	4-22
83	Fétuque élevée	36	33-38	0	0	18	4-33	19	0-38	11	0-22
	Sainfoin	33	20-50	0	0-1	8	0-16	31	16-50	20	3-50
97	Fétuque élevée	56	27-91	2	0-11	11	0-42	21	0-43	8	0-26
	Sainfoin	43	2-88	17	0-74	3	0-22	5	0-19	1	0-8

[”]Mediaforme correspondant aux oocystes d'*E. perforans*, *E. media*, *E. coecicola*, *E. exigua* et *E. vejdownskyi*

Discussion générale

Nous avons trois objectifs principaux répondant à l'enjeu de proposer des pratiques d'élevage durables du lapin en agriculture biologique, notamment via la gestion du pâturage et celle du parasitisme associé :

- i) Etudier l'intérêt du sainfoin comme ressource pour l'alimentation du lapin, et pour ses propriétés antiparasitaires, c'est-à-dire définir son potentiel comme nutriment ;
- ii) Définir le niveau d'ingestion au pâturage des lapins selon l'offre en herbe et la complémentation et ses conséquences sur la production (croissance du lapin) ;
- iii) Evaluer, en lien avec l'ingestion, le risque parasitaire au pâturage pour des lapins en production.

Pour répondre à l'objectif i, deux dispositifs expérimentaux ont été mis en place (dispositif « Animalerie », et « Elevage »). Nous avons testé les effets d'un aliment complet déshydraté contenant du sainfoin sur la croissance et la santé de lapins à l'engraissement, en présence d'un challenge parasitaire (nématodes et coccidies). Pour répondre aux objectifs ii et iii, la croissance et l'ingestion de lapins au pâturage (cage-mobile) ont été suivis sur trois saisons. L'ensemble des questions de recherche et dispositifs expérimentaux sont présentés Figure 25 (page 97).

Dans un premier temps, les intérêts et limites de l'utilisation de plantes riches en tannins condensés, et en particulier de l'incorporation de sainfoin déshydraté dans un aliment complet pour le lapin seront discutés. Puis dans un second temps, nous discuterons des intérêts et limites de l'utilisation du pâturage du sainfoin en lien avec la production et le risque parasitaire.

1. Intérêts et limites de plantes riches en tannins condensés en alimentation cunicole

1.1. Ingestion et performances zootechniques

Le sainfoin présente une appétence élevée pour le lapin. Incorporé dans un aliment complet granulé, il conduit à une stimulation de l'ingestion (+5 g MS/j ; Etude 1). TUDELA *et al.* (2017) avaient montré que le lapin ingère facilement des bouchons « entiers » de sainfoin (86 g/j) distribué comme aliment unique (sans troubles de santé). La distribution de bouchons de sainfoin en association avec un aliment commercial, permet une stimulation de l'ingestion (+10%). Au pâturage, lorsque la plante est fraîche, nous avons également observé que les lapins pâturent préférentiellement le sainfoin plutôt que d'autres plantes présentes dans la même pâture.

En l'absence de pression parasitaire (coccidies et nématodes), l'usage de sainfoin dans un aliment complet déshydraté pour lapins en croissance, n'a pas eu d'impact sur la croissance (Etude 1), même si l'efficacité alimentaire s'est légèrement dégradée (-0,3 points). En présence de coccidies (dont *E. magna*) et dans des conditions d'élevage conventionnel (Etude 2), la croissance n'a pas non plus été modifiée, mais l'efficacité alimentaire a été améliorée (+0,6 points). De plus, l'aliment avait été formulé pour satisfaire les besoins nutritionnels des lapins en croissance avec pour objectif de calculer la valeur nutritive du sainfoin déshydraté incorporé à haut niveau (Etude 1). En perspectives, il conviendra d'étudier des taux d'incorporation plus modérés, et des formulations adaptées aux lapines reproductrices ou aux jeunes lapins (périsévrage).

1.2. Valeurs nutritives du sainfoin

Le sainfoin apparaît comme une matière première intéressante pour l'alimentation cunicole, car c'est une source de fibres, et plus particulièrement de lignines, et elle présente une forte concentration en énergie (11,2 MJ/kg) et en protéines digestibles (110 g/kg) (Etude 1). Mais

comme cela a été montré précédemment pour le sainfoin (Etude 1), par ABU HAFSA *et al.* (2017) pour la caroube et par KADI *et al.* (2011) pour le sulla, une plus forte teneur en tannins engendre une diminution de la digestion des protéines (- 4 à 6 points, voir Tableau 19). Cet effet proviendrait de la capacité des tannins à se lier aux protéines dans les conditions de pH de l'intestin grêle du lapin (6-7,2 ; (GIDENNE 2015b), qui correspondent aux conditions de pH décrites par JONES et MANGAN (1977) (4-7). Pour le sainfoin, des teneurs élevées de protéines brutes dans la matière première (comparés à la luzerne, par exemple) permettent de pallier la plus faible digestion liée à la présence de tannins. En revanche, à niveau égal de protéines, les lapins ingèrent potentiellement moins de protéines digestibles, en particulier si la teneur en fibre de l'aliment est trop élevée (fourrage) pour permettre un niveau suffisant d'ingestion de nutriments. Pour que les besoins en protéines digestibles du lapin soient comblés, il serait donc nécessaire de tenir compte de cette plus faible disponibilité des protéines en calculant les apports de protéines digestibles et non de protéines brutes.

1.3. Effets anthelminthiques

Un aliment enrichi en sainfoin distribué à partir du sevrage, avec une teneur en tannins de 1,8% d'équivalent d'acide tannique, n'a pas réduit l'installation de L3s de *Trichostrongylus colubriformis*, ni la fertilité des vers adultes (Etude 1). Néanmoins, la capacité de développement des œufs en larves semble compromise (-27 points), ce qui conduit à une baisse de contamination de l'environnement.

Nos mesures sont affectées d'une variabilité assez élevée, qui peut provenir de notre modèle expérimental. Ainsi, entre la distribution des aliments expérimentaux et l'infestation, il ne s'est déroulé que 4 jours. Ce délai a pu être insuffisant pour que la teneur en tannins condensés au sein de l'estomac (où se déroule le dégagement larvaire) et/ou de l'intestin grêle (lieu d'implantation des larves et des vers adultes) soit suffisante et permette de limiter l'installation des L3s de *Trichostrongylus sp.*. De plus, l'acidité de l'estomac des jeunes lapins (1,5-2,0 ; (GIDENNE 2015b) pourrait empêcher la liaison entre les tannins et les protéines des gaines des larves (liaisons qui peuvent limiter le développement des larves) (HOSTE *et al.* 2012).

La teneur inférieure à 2% d'équivalent d'acide tannique dans l'aliment sainfoin peut aussi être responsable d'un manque d'effet sur la fertilité des vers adultes. Avec des concentrations plus élevées de tannins (3-4%), il a été montré chez le mouton que les tannins condensés du sainfoin pouvait avoir un effet sur la fertilité des vers adultes de *T. colubriformis* (HOSTE *et al.* 2006).

L'effet des tannins condensés du sainfoin sur *T. colubriformis* a été observé chez les ovins, qui sont l'hôte spécifique de ce parasite. Il est possible que la biologie de *T. colubriformis* soit d'emblée « limitée » chez le lapin, avec une réduction de l'implantation et de la fertilité (PURVIS et SEWELL 1971; AUDEBERT *et al.* 2003a). Ainsi, des effets liés aux tannins n'auraient pas été visibles, en dehors de la viabilité des œufs c'est-à-dire en dehors du tractus digestif de l'hôte.

1.4. Effets coccidiostatiques

Un aliment enrichi en sainfoin, avec une teneur en tannins de 1,2% d'équivalent d'acide tannique, distribué aux mères dès la naissance puis aux lapins en croissance a eu un effet coccidiostatique (Etude 2). L'excrétion oocystale fécale a été réduite de 60% (par rapport au témoin). Néanmoins, la réduction de l'excrétion oocystale de l'espèce *Eimeria magna*, considérée comme une des plus problématiques en élevage cunicole (espèce fréquente, avec un pouvoir pathogène élevé, et présentant des résistances à certains anticoccidiens) n'a pas pu être démontrée. En revanche, la réduction d'excrétion d'oocystes dans l'environnement

grâce à l'aliment sainfoin pourrait contribuer à diminuer l'infection en élevage sous réserve d'une utilisation régulière.

Jusqu'à 51 jours d'âge, ce qui correspond au transfert des lapins de la salle "maternité" à la salle d'engraissement, l'aliment sainfoin n'a pas eu d'effet sur l'excrétion oocystale. Ce n'est qu'à partir de ce moment, que l'excrétion oocystale a fortement augmenté et qu'un effet coccidiostatique lié à l'ingestion de l'aliment sainfoin a été constaté, c'est-à-dire lorsque les lapins ont été dans les conditions les plus stressantes (changement d'environnement) comme indiquées par l'excrétion oocystale.

En conclusion, au travers des dispositifs « Animalerie » (Etude 1) et « Elevage » (Etude 2) nous avons cherché à étudier l'intérêt du sainfoin comme ressource pour l'alimentation du lapin, et pour ses propriétés antiparasitaires. En évaluant l'ingestion, les performances zootechniques et le développement d'une infestation par un nématode et d'une infection par des coccidies, nous avons cherché à définir le potentiel du sainfoin comme nutriment pour le lapin. L'incorporation de sainfoin dans un aliment complet, même à un taux élevé, est favorable à l'ingestion par le lapin, et ne nuit pas à l'expression des performances zootechniques. Comme nous observons des effets antiparasitaires avec des aliments à forte incorporation de sainfoin (35 et 40%) nous posons l'hypothèse que cette plante possède un potentiel intéressant comme nutriment pour le lapin, même si un compromis entre la valeur nutritive et les effets antiparasitaires est encore à déterminer (Figure 29). Des études complémentaires sont nécessaires, nous les évoquerons dans la section perspectives de ce manuscrit.

D'autres plantes riches en tannins pourraient être utilisées dans l'alimentation du lapin, mais doivent être évaluées pour leurs effets antiparasitaires (voir Tableau 19). En ce qui concerne la caroube, une des principales limites est son faible taux d'inclusion possible (lié à des problèmes techniques lors de la fabrication de l'aliment) dans un aliment complet déshydraté (10%), conduisant à une teneur en tannins assez faible. Ainsi, un effet coccidiostatique n'a pas pu être mis en évidence au cours de notre dispositif « Elevage » avec une teneur en tannins inférieure à 1% d'équivalent d'acide tannique, mais l'efficacité alimentaire a été améliorée (Etude 2). En revanche, la caroube pourrait avoir un effet intéressant sur le microbiote intestinal, et permettrait de limiter les surinfections bactériennes (ABU HAFSA *et al.* 2017).

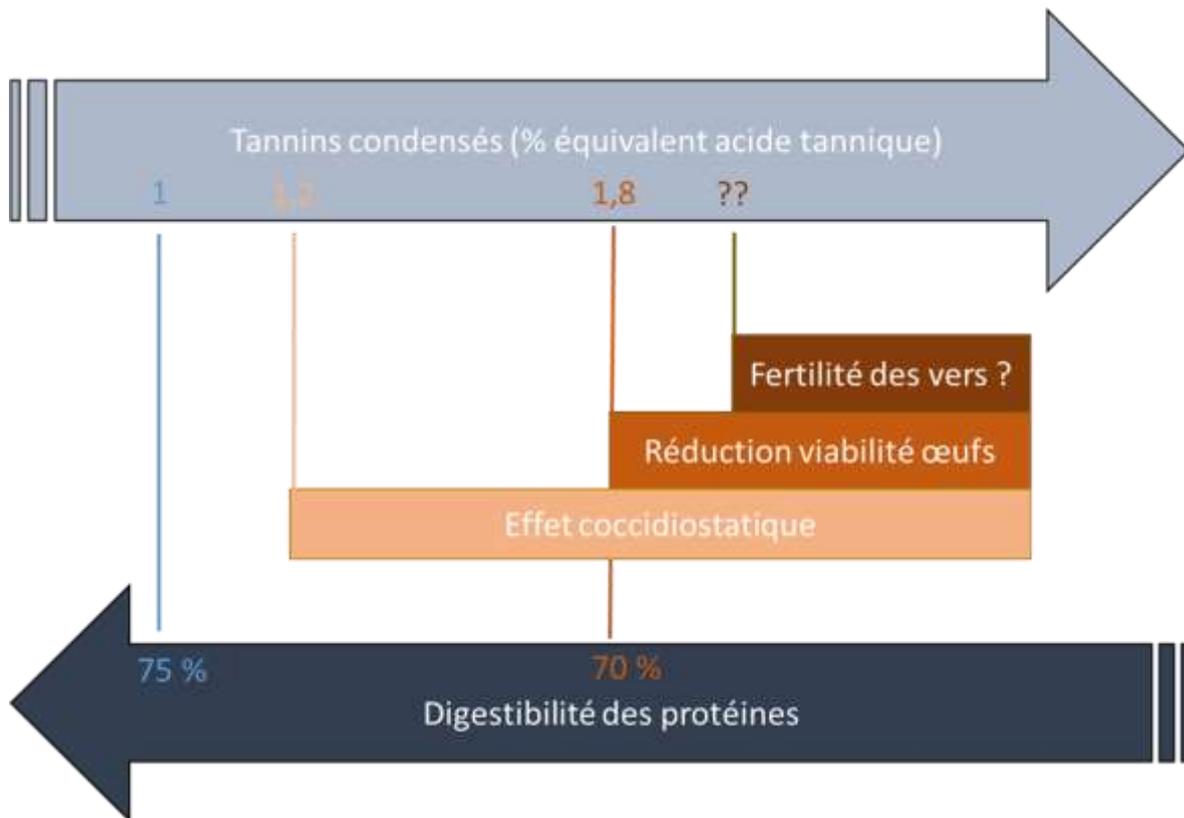


Figure 29 - Compromis entre la teneur en tannins, les effets antiparasitaires et digestibilité des protéines du sainfoin chez le lapin en croissance (Etudes 1 et 2)

Tableau 19 - Effets d'aliments complets déshydratés pour le lapin contenant une source de tannins condensés

Sources tannins	Sainfoin 40%	Sainfoin 35%	Caroube 10%	Caroube 2,5%	Caroube 5%	Caroube 10%	Quebracho		Sulla 15%	Sulla 30%
Concentration tannins (%)	1,8 ⁼	1,2 ⁼	0,9 ⁼	0,32 ^{TC}	0,36 ^{TC}	0,38 ^{TC}	1	3		
Type d'élevage	Animalerie	Elevage	Elevage	Animalerie			Animalerie		Elevage	
Croissance	NS	NS	NS	NS	+	-	+	+	NS	
Indice de conversion	+	-	-	NS	-	+	-	-	-	NS
Digestibilité protéines	- 6 pts			NS	+ 2,5 pts	- 4,5 pts			NS	
Mesures sur	Nématodes	Coccidies	Coccidies	Microbiote intestinal			<i>Escherichia coli</i>			
Effets positifs sur la santé	Non	Oui	Non	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui		
Référence	Etude 2 - (LEGENDRE <i>et al.</i> 2017)	Etude 3		(ABU HAFSA <i>et al.</i> 2017)			(DALLE ZOTTE et COSSU 2009)		(KADI <i>et al.</i> 2011)	

⁼ % d'équivalent d'acide tannique, ^{TC} % de tannins condensés

NS, pas de différence significative entre aliment témoin et aliment tannins

2. Intérêts et limites de l'utilisation du pâturage sur la croissance du lapin

2.1. Régulation de l'ingestion au pâturage

Les mesures d'ingestion réalisées [Etude 3, (MARTIN *et al.* 2016)] constituent les premières observations pour des lapins d'élevage au pâturage. De nombreuses contraintes ont été rencontrées lors des mesures. Une des principales contraintes était la variabilité importante des quantités d'herbe offerte (liées à la biomasse disponible) à l'échelle d'une cage-mobile (Etude 3). Afin de pouvoir mieux appréhender la validité de ces mesures, les niveaux d'ingestions au pâturage d'énergie digestible et de protéines ont été calculés et confrontés aux connaissances acquises pour le lapin élevé sans pâturage (Etude 3).

L'ingéré sec total (herbe et aliment complémentaire) maximal observé a été de 104 g MS/kg^{0,75}, en moyenne entre nos 6 répétitions. Cet ingéré sec est comparable aux valeurs observées en élevage conventionnel [90-100 g MS/kg^{0,75} (GIDENNE et LEBAS 2006)] avec un aliment complet équilibré. Néanmoins, pour estimer la capacité d'ingestion du lapin, il est intéressant de calculer l'ingéré brut (exprimé en matière fraîche). Ce dernier atteint des valeurs très élevées chez des lapins au pâturage, pouvant dépasser 30 à 40% du poids vif (1,9 kg en moyenne entre le sevrage et la vente). Cette forte capacité d'ingestion du lapin au pâturage semble logique pour un herbivore (quoique monogastrique) et peut s'expliquer par un transit digestif plus rapide du fait de la forte ingestion de fibres (GIDENNE et LEBAS 2006). Une très forte capacité d'ingestion du lapin (logé en cage) a déjà été observée pour des plantes vertes (luzerne, carotte : 30 à 40% du poids vif) (GOBY *et al.* 2013). Par ailleurs, le poids relatif des organes digestifs de lapins au pâturage serait plus élevé qu'avec une alimentation déshydratée ce qui permettrait une capacité d'ingestion plus élevée [Etude 3, (MUGNAI *et al.* 2014)].

Lorsque la quantité d'herbe offerte dépasse 85 g MS/kg^{0,75} (ingéré maximum dans nos essais, Etude 3), il semblerait que l'ingestion d'herbe soit limitée par une augmentation de la teneur en énergie digestible de l'herbe ingérée lorsque celle-ci dépasse 9 MJ/kg qui pourrait correspondre à une régulation chimiostatique. Des teneurs en énergie digestible élevées ont ainsi été relevées sur la prairie de sainfoin (Etude 3). L'ingestion peut aussi être limitée, lorsque la teneur en énergie digestible de l'herbe est inférieure à 9 MJ/kg par une teneur en fibre trop élevée (supérieure à 350 g d'ADF/kg) ce qui pourrait correspondre à une saturation de l'encombrement de l'estomac et des intestins. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus en cuniculture conventionnelle (XICCATO et TROCINO 2010; GIDENNE 2015b). Néanmoins, l'ingestion d'herbe a été souvent limitée par la biomasse disponible de la pâture (186 sur 216 observations), en particulier sur les parcelles majoritairement composées de fétuque élevée ou sur la prairie naturelle méditerranéenne (Etude 3). Ainsi dans la majorité des cas, une surface pâturable de 0,4 m² ne permet pas une fourniture d'herbe suffisante pour atteindre la capacité d'ingestion et couvrir les besoins énergétiques du lapin. Il existe de plus une limitation par la quantité d'énergie digestible totale ingérée, estimée à 1 000 kJ/kg PM chez le lapin en croissance (LEBAS 1988). Le niveau de complémentation avec un aliment complet granulé peut aussi limiter l'ingestion d'herbe. Ces facteurs limitant l'ingestion d'herbe au pâturage sont présentés Figure 30. En dessous d'un seuil de 85 g MS/kg^{0,75} (soit une biomasse inférieure à 2,5 t MS/ha), la capacité d'ingestion du lapin n'est pas couverte (restriction); et sa capacité de sélection de plantes riches en protéines est également réduite. La limitation de l'ingestion de protéines a pour conséquence de réduire les potentialités de croissance des lapins, et donc d'allonger la durée d'engraissement (Etude 3).

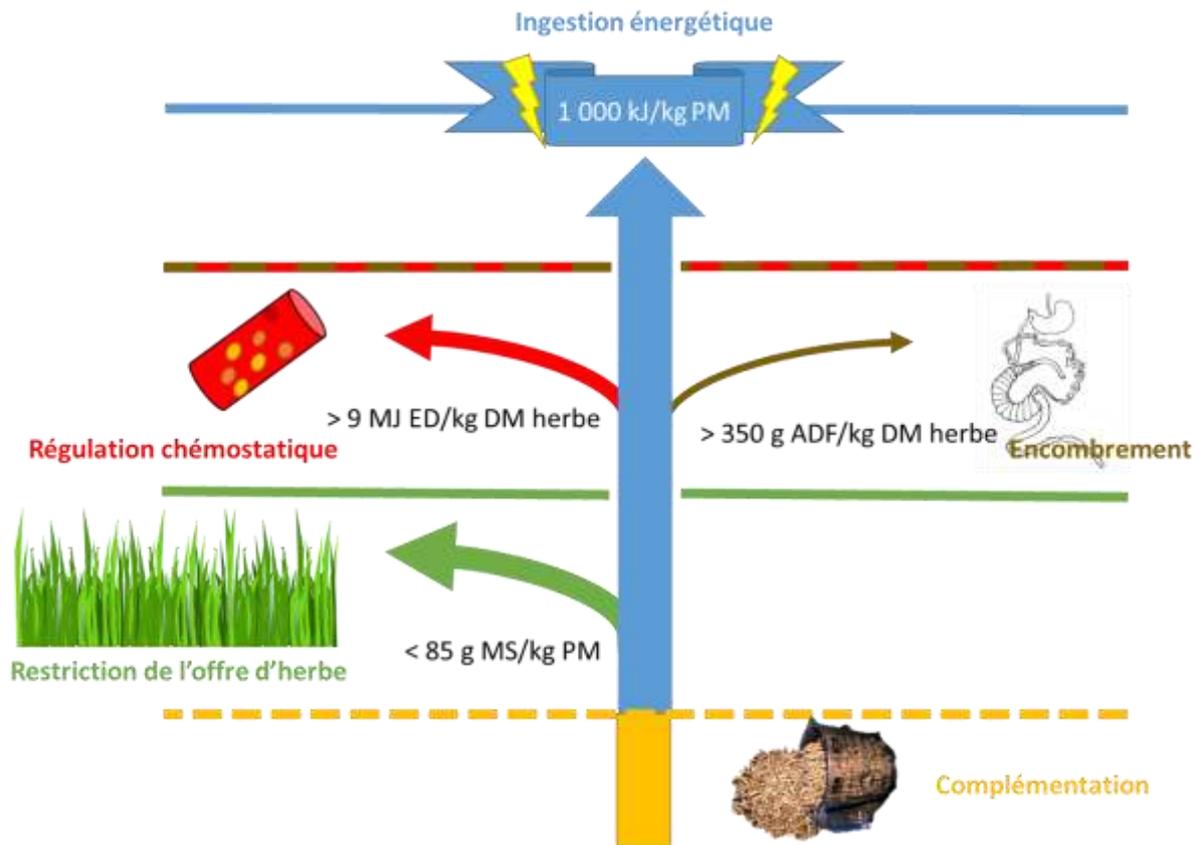


Figure 30 - Facteurs limitant l'ingestion d'herbe au pâturage pour des lapins en croissance (Etude 3)

2.2. Risque parasitaire au pâturage - interaction avec l'alimentation

Au cours de trois saisons successives de pâturage (site de Perpignan), la pression parasitaire (nématodes et coccidies) semble augmenter, avec l'apparition de *Trichostrongylus* spp. et de *Graphidium strigosum* constatés en 3^{ème} saison (printemps 2016) et absents auparavant (Etude 4). L'excrétion oocystale a également augmenté de 150 % au cours des saisons de pâturage. Par exemple, le nombre de foies présentant des nodules attribuables à *Eimeria stiediae* n'a pas augmenté, mais ils présentaient un nombre de nodules plus élevé en 3^{ème} saison par rapport à la première (hiver 2015). L'infestation progressive des prairies par des nématodes a déjà été rapportée avec des populations sauvages de lapins nouvellement installées sur un territoire (MYKYTOWYCZ 1962) ou avec des lapins d'élevage au pâturage en Allemagne (MERGILI et STHAMER 2010). Néanmoins, dans notre dispositif expérimental, il est difficile de différencier l'effet de l'année et de la saison, même si la température hivernale reste relativement élevée à Perpignan (8-10°C en moyenne). Ainsi, une plus forte prévalence de nématodes au printemps est constatée chez des lapins sauvages (CATTADORI *et al.* 2007), tout comme une variation saisonnière des coccidies (NOSAL *et al.* 2006; VERECKEN *et al.* 2012).

En particulier lors de la dernière saison (printemps 2016), les lapins ont ingéré une quantité plus importante (+150 % exprimée en matière fraîche) d'herbe sur la prairie majoritairement composée de sainfoin que sur la prairie de féтуque élevée (Etude 3). Le risque d'ingestion de L3s de nématodes gastro-intestinaux serait donc plus élevé sur prairie de sainfoin, que sur prairie de féтуque élevée. Mais si *Graphidium strigosum* n'a été retrouvé que chez 2 lapins ayant pâturé du sainfoin, *Trichostrongylus* spp. l'a été également chez les lapins ayant pâturé

du sainfoin aussi bien que de la fétuque élevée (Etude 4). Bien que la parcelle de fétuque élevée n'ait pas été pâturée par des lapins pendant un an, une infestation par des nématodes du lapin y a également été constatée. La faune sauvage (lapins sauvages ou autres léporidés) est un facteur ayant pu contribuer à l'augmentation de la pression parasitaire au pâturage. En effet, la présence de lapins sauvages a par exemple été constatée sur le site par la présence de fèces fraîches à proximité des cages-mobiles à l'aube (J.-P. Goby, communication personnelle). Mais il existe une probabilité plus importante que des lapins sauvages soient venus sur la parcelle de sainfoin que sur la fétuque élevée, les parcelles de sainfoin étant connues pour les attirer (GNIS 2013).

L'excrétion fécale totale d'œufs de nématode est numériquement plus importante pour les lapins ayant pâturé du sainfoin, même si elle ne diffère pas de l'excrétion par les lapins ayant pâturé de la fétuque élevée (Etude 4). Le taux de développement des œufs de nématodes n'a pas pu être évalué dans le cadre des essais au pâturage. Néanmoins, comme observé dans l'étude 2, une alimentation contenant des tannins condensés du sainfoin pourrait réduire la viabilité des œufs de *Trichostrongylus* sp. dans l'environnement. Un tel effet est donc attendu également au pâturage. La teneur minimale en tannins pour obtenir cet effet n'est néanmoins pas connue.

Si les temps de retour du pâturage sur une même parcelle n'ont pas eu d'effets visibles sur l'infestation par des nématodes, cela a pu en revanche avoir une influence sur l'infection par les coccidies. Le temps de retour plus faible (3 mois) peut expliquer que l'infection par les coccidies des lapins pâturant la parcelle de sainfoin au printemps semblent plus importante que pour des lapins ayant pâturé la fétuque élevée avec un temps de retour plus long (1 an) (Etude 4). Dans notre dispositif expérimental, il est difficile de différencier les effets liés au type de pâture et au temps de retour sur une même parcelle. Néanmoins, il semblerait que les temps de retour sur une même parcelle devraient être rallongés par rapport au temps minimum imposé par le cahier de charges pour la cuniculture AB (2 mois) et le temps utilisé pour les parcelles de sainfoin dans le dispositif « Cage-mobile » (3 mois).

2.3. Pâturage et potentiel de croissance du lapin

Dans la majorité des cas, les besoins en énergie digestible pour la croissance des lapins n'ont pas été entièrement couverts et étaient compris entre 65 et 90% (Etude 3). La principale cause de cette restriction énergétique était la quantité d'herbe offerte, limitant également les possibilités d'ingestion en protéines. Pour les cas où 90% des besoins énergétiques ont été couverts, la croissance est néanmoins restée inférieure à 30 g/j (sur la globalité d'une répétition, Etude 3). Cette vitesse de croissance modeste par rapport à des lapins élevés en cage en système « hors-sol » conventionnel (croissance de 40 à 50 g/j) peut s'expliquer selon deux principaux facteurs : l'augmentation des dépenses énergétiques liées aux déplacements dans la cage mobile et liées à la thermorégulation de l'animal en relation avec le climat. De plus, le potentiel génétique des lapins utilisés dans notre étude (races patrimoniales) diffère très sensiblement des lignées hybrides utilisées en cuniculture conventionnelle.

D'autre part, une diminution de 25% de la croissance des lapins au pâturage (soit -5 g/j/lapin) a été constatée au cours du dispositif AB « Cage-mobile », c'est-à-dire entre la première saison (hiver 2015) et la troisième (printemps 2016), alors que l'ingestion énergétique a augmenté et l'ingestion protéique est restée stable ou a augmenté sur la même période (Etude 3). Plusieurs facteurs peuvent contribuer à cette diminution : l'influence du climat (température, humidité), une diminution de la quantité de protéines digestibles par l'augmentation du taux de tannins (Etude 1). La présence de nématodes sur les deux pâturages étudiés, ainsi que la

présence de coccidies plus importante sur la prairie de sainfoin en dernière saison, peuvent aussi constituer des facteurs de variation de la croissance des animaux (Etude 4). Par cette plus forte contamination des pâturages, la dernière saison est la plus représentative des conditions parasitaires rencontrées en élevages professionnels sous label AB, et installés depuis plusieurs années.

Dans tous les cas, les lapins ayant pâturé du sainfoin ont ingéré des quantités plus importantes de protéines que ceux ayant pâturé de la fétuque élevée ou la PNM (+50%), ce qui a contribué à augmenter la croissance de ces lapins (+50%, soit 8 g/j/lapin), voire leur résilience aux parasites. Pour les deux dernières saisons (été 2015 et printemps 2016), la teneur en tannins dans l'ingéré sur prairie de sainfoin est comparable à la teneur nécessaire pour obtenir un effet coccidiostatique (Etude 2), c'est-à-dire supérieure à 1,2% d'équivalent d'acide tannique, ce qui a pu permettre de limiter l'impact de l'infection par les coccidies.

2.4. Gestion du pâturage et de l'alimentation complémentaire

Actuellement, la complémentation avec des aliments plus concentrés en énergie et en protéines (mélange de céréales, etc) est une pratique courante en cuniculture biologique. Avec une complémentation restreinte (60 g d'aliment complet granulé AB /j/lapin), la part de l'herbe ne représente en moyenne que 50% de l'ingestion totale (Etude 3). Si l'on ajoute la part de fourrage grossier présent dans l'aliment granulé (luzerne déshydratée), les conditions imposées par le cahier des charges français de l'agriculture biologique sont respectées (60% de la matière sèche de la ration doit être constituée de fourrages grossiers). Néanmoins, il existe une marge de progression pour l'utilisation du pâturage en particulier pour les cuniculteurs AB chez qui la complémentation est souvent distribuée à volonté. Une restriction de la complémentation pourrait permettre de diminuer le coût alimentaire à l'échelle de l'atelier cunicole. Nous avons déterminé que dans nos conditions de pâturage (Perpignan), et afin d'atteindre un objectif de croissance de 20 g/j/lapin (sevrage à 45 jours d'âge/1,4 kg), ce qui correspond à un poids classique de vente à 100 jours d'âge (2,5 kg), plusieurs stratégies peuvent être mis en place (Etude 3, Figure 31) en fonction du type de prairie pâturée (légumineuse ou non plus particulièrement) :

- restriction de l'aliment complet AB déshydraté à 60 g/j/lapin + surface pâturable de 0,65 m²/lapin sur prairie de fétuque élevée ou PNM ;
- restriction de l'aliment complet AB déshydraté à 60 g/j/lapin + surface pâturable de 0,4 m²/lapin sur prairie majoritairement composé de sainfoin (légumineuse) ;
- surface pâturable de 1m²/lapin sur prairie majoritairement composée de sainfoin (légumineuse), et absence d'aliment complémentaire.

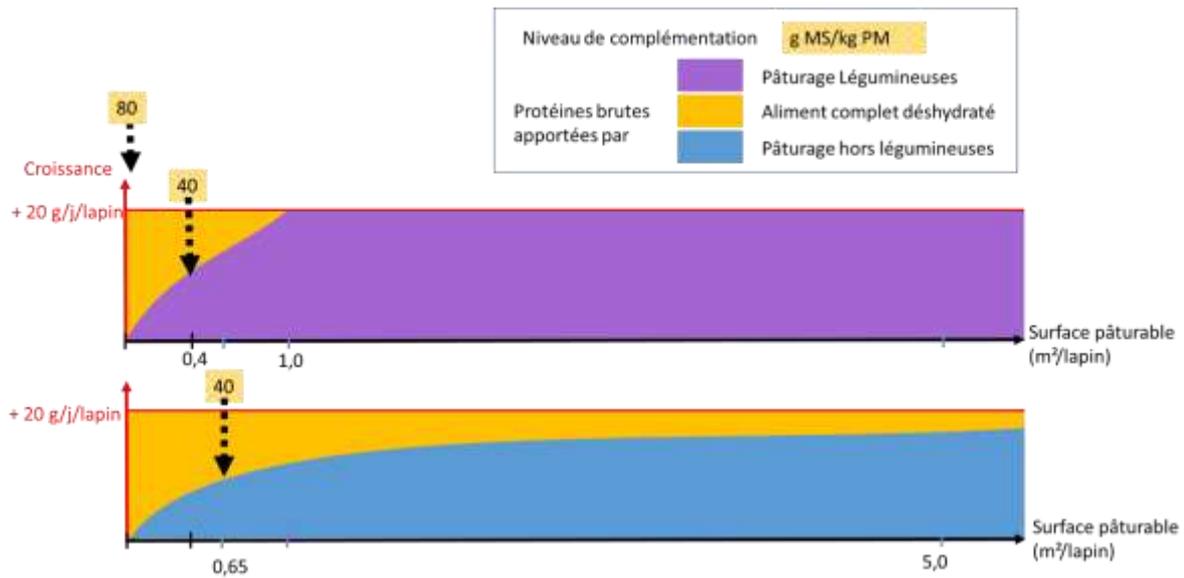


Figure 31 - Apports protéiques selon la surface pâturable par lapin en fonction du niveau de complémentation pour atteindre un objectif de 20 g/j

Il apparaît donc possible d'alimenter des lapins uniquement à l'herbe, mais avec une prairie de légumineuses (riches en protéines), et en augmentant la taille de la surface pâturable afin que le lapin puisse exprimer sa capacité d'ingestion et ses préférences alimentaires. Une augmentation de la surface pâturable ou une réduction du chargement animal pourrait également permettre de réduire la pression parasitaire. Mais en augmentant la quantité d'herbe offerte, le coefficient d'utilisation de l'herbe diminue (Etude 3), ce qui peut conduire à un sous-pâturage. De plus, l'allongement du temps de retour sur un même pâturage, qui semble nécessaire afin de baisser le risque parasitaire conduit à une diminution de la qualité de la prairie à long terme. Le pâturage par une autre espèce animale moins sélective pourrait permettre de tirer profit de l'herbe non pâturée par les lapins et maintenir la qualité de la prairie. Cela permettrait également de diminuer la pression parasitaire par l'ingestion de coccidies spécifiques du lapin par un animal ne pouvant être infecté. L'étude de l'effet d'un pâturage mixte (ovins ou bovins allaitants par exemple) présenterait donc un intérêt certain pour améliorer le conseil en gestion du pâturage vers les cuniculteurs AB.

Les principaux résultats obtenus pour la gestion du parasitisme et du pâturage pour le lapin sont présentés Figure 32, alors que les applications pratiques suggérées sont présentées Figure 32.

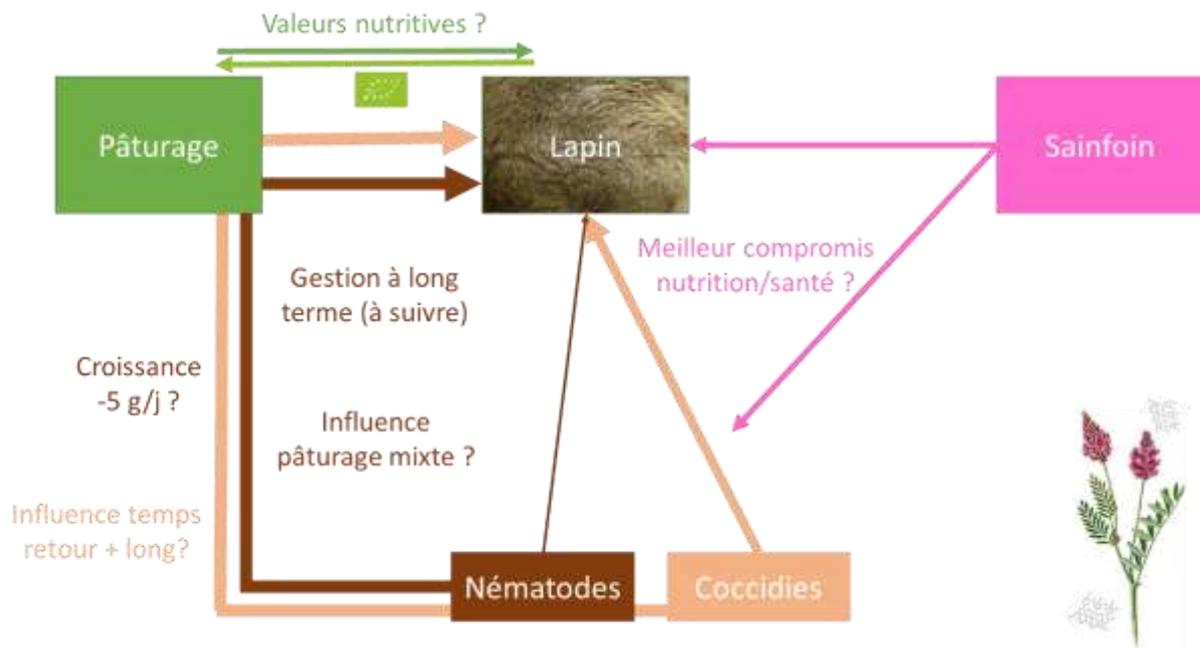


Figure 34 présente les questions non résolues et soulevées au cours de la thèse.

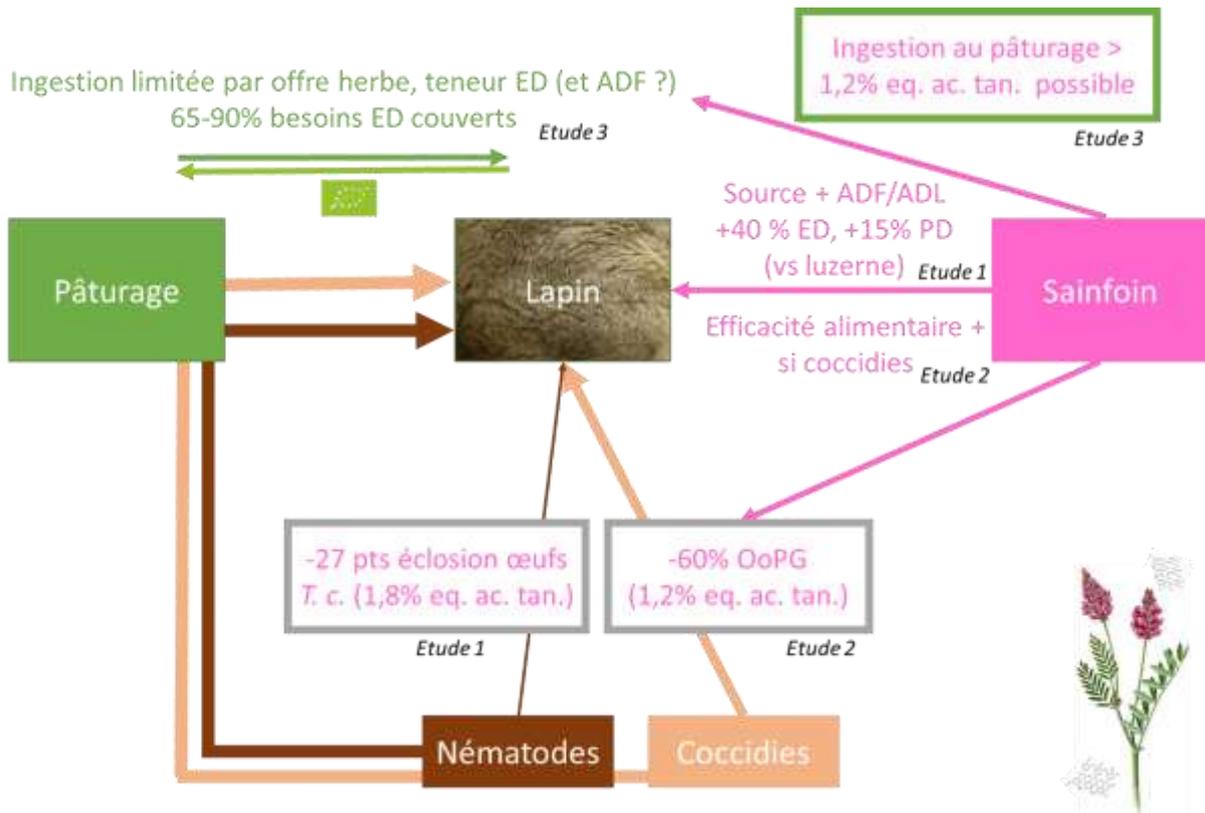


Figure 32 - Schéma récapitulatif des principaux résultats obtenus pour la gestion du parasitisme et du pâturage pour le lapin. Eq. ac. tan pour équivalent de l'acide tannique

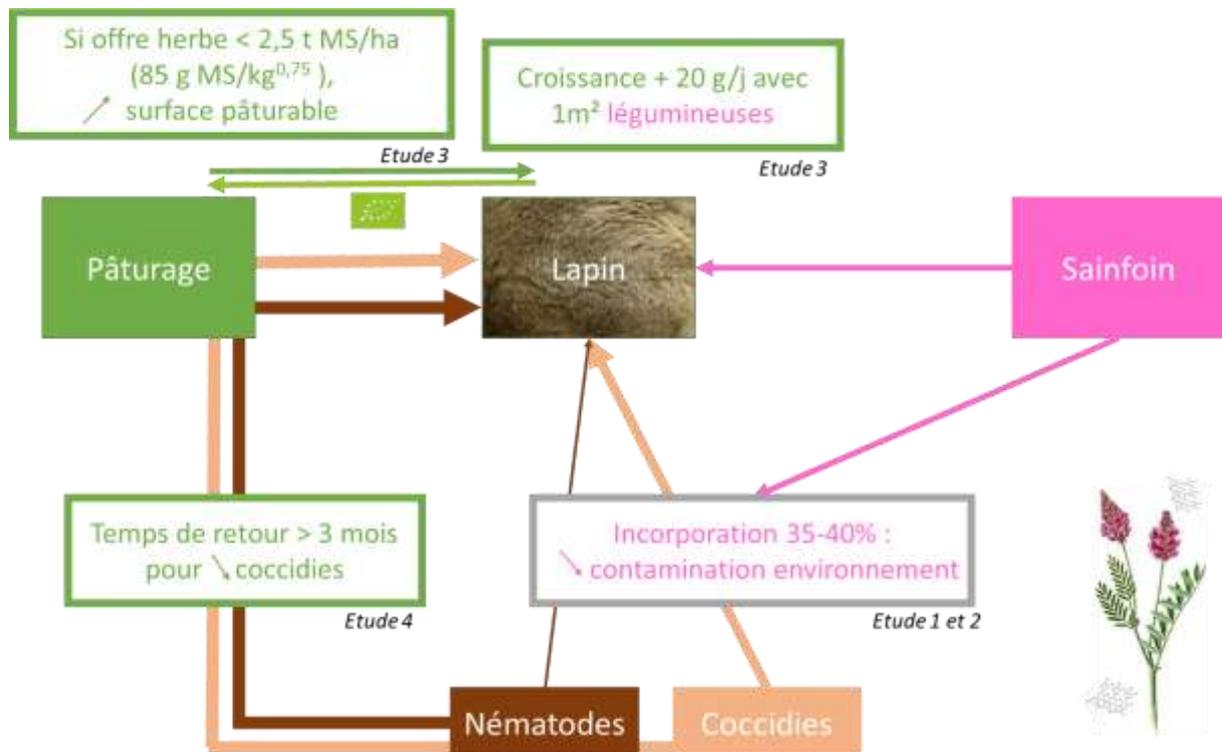


Figure 33 - Schéma récapitulatif des applications pratiques suggérées pour la gestion du parasitisme et du pâturage pour le lapin

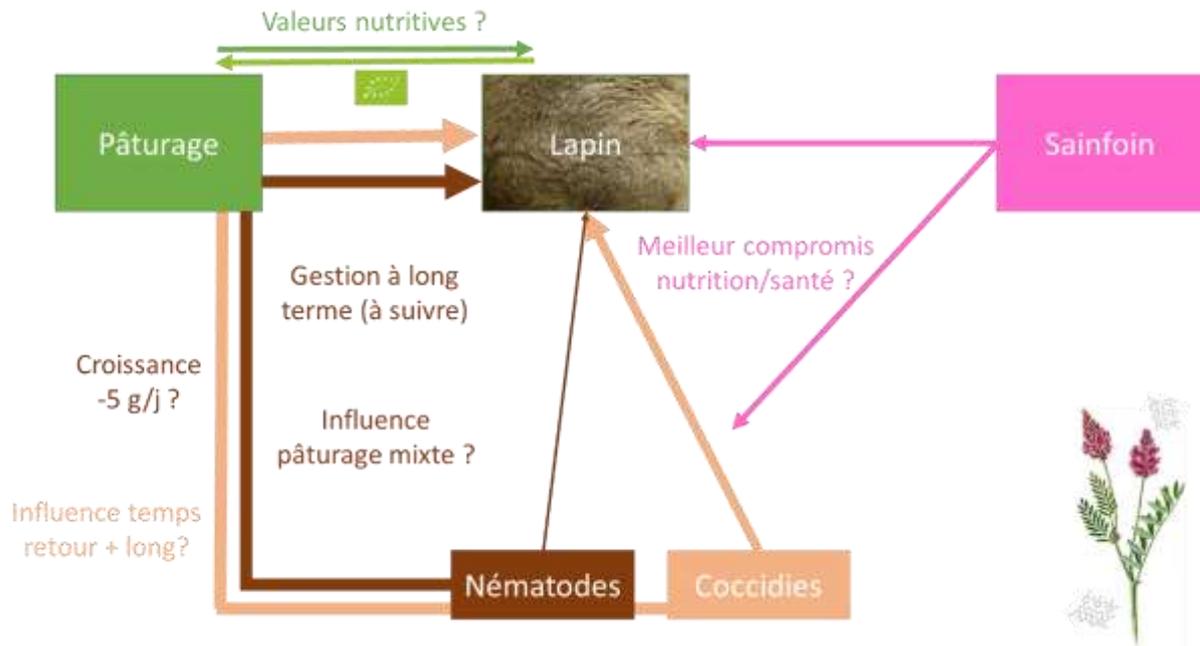


Figure 34 - Schéma récapitulatif des questions non résolues et soulevées pour la gestion du parasitisme et du pâturage pour le lapin

Conclusion et perspectives

L'émergence de préoccupations environnementales et sociales de la part des autorités et des consommateurs concernant l'utilisation d'intrants médicamenteux vétérinaires a conduit à une volonté de réduire le recours à ces molécules chimiques. Les alternatives pour renforcer la santé et le bien-être des animaux, telle les stratégies de prophylaxie ou celles qui facilitent l'adaptation des animaux à leur environnement, sont encouragées. L'élevage cunicole est concerné, et des solutions sont recherchées en élevage conventionnel, et en élevage biologique. Ce mode d'élevage, basé sur le pâturage, restreint l'utilisation d'antiparasitaires. En conséquence, il est exposé à une pression accrue par des parasites gastro-intestinaux. Dans un tel contexte, nous avons étudié les capacités d'ingestion et de croissance des lapins au pâturage et les risques sanitaires associés, mais aussi des possibilités de maîtrise de ces risques.

Bien que le lapin soit un herbivore, nos travaux sur l'ingestion au pâturage par des lapins d'élevage sont les premiers à mettre en évidence l'importante capacité d'ingestion d'herbe au pâturage. La principale limitation de cette ingestion est la quantité d'herbe offerte entraînant une limitation de la capacité de sélection de plantes riches en protéines par le lapin, et une non-couverture des besoins énergétiques. Il apparaît donc nécessaire d'augmenter la surface pâturable ou de réduire le nombre de lapins par cage. Les lapins ayant pâturé du sainfoin ont eu accès à des quantités offertes plus importantes mais aussi avec un taux de protéines plus élevé que d'autres lapins ayant pâturé des prairies dépourvues de légumineuses. Les lapins sur sainfoin ont donc ingéré des quantités plus importantes de protéines, permettant une croissance plus élevée. Pour le pâturage des lapins, les valeurs nutritives de différentes pâtures doivent encore être déterminées. En conditions non limitantes de l'offre, les facteurs de restriction de l'ingestion d'herbe (dont la teneur en énergie digestible et en ADF) pourraient être étudiés afin de définir la capacité d'ingestion des lapins et d'affiner les recommandations pour la gestion du pâturage. Devant l'intérêt que nous avons pu constater pour le pâturage de légumineuses par les lapins, il faudrait pouvoir étudier également d'autres compositions de prairie qui permettraient une fourniture en protéines sans conséquences néfastes pour la santé digestive, dans des zones pédologiques où le sainfoin ne peut pas être cultivé. Nous avons choisi d'étudier l'engraissement de lapins en cage-mobile, ce qui peut limiter la portée de nos résultats à d'autres modes d'élevage biologique. Des études complémentaires seraient nécessaires afin de confirmer ces résultats pour des lapins engraisés en parc ou pour des lapines et leurs portées.

Concernant à la fois la cuniculture conventionnelle et l'AB, l'incorporation dans un aliment complet déshydraté de sainfoin s'est révélée être une alternative intéressante à l'usage d'autres légumineuses, telles que la luzerne. Le sainfoin apparaît donc comme une matière première intéressante en raison de sa forte valeur nutritive et de ses propriétés antiparasitaires, en particulier coccidiostatique. L'intérêt du sainfoin, tant en cuniculture conventionnelle que biologique mérite d'être confirmé, sur les rôles potentiels de cette légumineuse : effet sur la santé (antiparasitaire) et source de nutriments. Il serait souhaitable de conduire des études en testant différents taux d'incorporation ce qui permettrait de confirmer notamment la teneur élevée en énergie digestible de la matière première, et de trouver le bon compromis entre nutrition et effets antiparasitaires. Il apparaît également nécessaire de tester l'effet coccidiostatique du sainfoin, et les conséquences sanitaires et économiques au cours de plusieurs cycles de production en élevages. Il faudrait également pouvoir déterminer la période optimale pour la distribution de l'aliment à base de sainfoin, et en déduire le bilan économique. Le mode d'action et le stade parasitaire lié à l'effet coccidiostatique restent également à élucider. Mais le modèle lapin/sainfoin s'avère

particulièrement intéressant pour l'étude du mode d'action des tannins condensés sur le développement des coccidies, de par la facilité de conduite en animalerie des lapins, et le plus faible coût des essais avec un plus grand nombre d'animaux (comparés aux petits ruminants). Concernant les effets anthelminthiques du sainfoin, il apparaît nécessaire de pouvoir le tester avec espèces spécifiques du lapin. Nous avons mis en évidence, des populations facilement accessibles de *Trichostrongylus* lors de nos essais au pâturage qui pourraient être utilisés afin d'établir des populations expérimentales pour des études ultérieures. Des tests préliminaires *in vitro* pourraient également réduire le nombre de lapins utilisés lors des essais expérimentaux. D'autres sources de tannins condensés pourraient également faire l'objet d'études plus spécifiques : caroube, sulla, quebracho, lotier, ...

Des infections par des coccidies ont été observées dès la première saison de pâturage, mais l'excrétion oocystale a été la plus élevée à la dernière répétition pour des lapins ayant pâturé une parcelle dans un délai de moins de 3 mois après un autre groupe de lapins. Cela suggère d'allonger la période de retour sur une même prairie, et révèle l'intérêt d'un pâturage mixte (ovins ou bovins allaitants), afin de limiter la dissémination des coccidies. Mais malgré un temps de retour long (1 an) sur une prairie, la pression parasitaire par des nématodes (*Graphidium strigosum* et *Trichostrongylus* sp.) semblait être aussi importante qu'avec un temps de retour court (3 mois). L'augmentation de la charge parasitaire au pâturage a pour conséquence une réduction de la croissance, quelle que soit la qualité de l'herbe pâturée. Si le pâturage de sainfoin n'a pas eu d'effet sur la réduction de la charge parasitaire et l'excrétion fécale d'œufs, l'ingestion plus conséquente de protéines apportées par cette légumineuse a néanmoins permis de conserver des croissances supérieures à 20 g/j/lapin lors de l'infestation. Il est de plus possible que la viabilité des œufs a été réduite mais cela reste à déterminer. Le suivi de l'évolution de la pression parasitaire, par le dénombrement des larves infestantes dans les prairies pourraient permettre une gestion plus efficace du parasitisme à l'échelle de l'exploitation, mais nécessite à l'heure actuelle d'importants moyens en main-d'œuvre et en temps. Concernant la détection et l'identification des coccidies, des outils PCR et d'échographie (ÇAM *et al.* 2008; OLIVEIRA *et al.* 2011; HASSAN *et al.* 2016) permettent de détecter et identifier plus rapidement et de façon plus fiable les oocystes, en particulier d'*Eimeria stiedai*, dans les fèces (comparé à l'identification classiques au microscope, ou par l'observation de nodules sur le foie). Ces outils pourraient permettre d'ajuster la gestion du parasitisme, de sélectionner des reproducteurs moins sensibles et de mieux prévoir les répercussions sur la production.

Nous avons mis en évidence le besoin d'étudier le pâturage mixte afin d'évaluer la capacité d'exploitation des prairies et l'impact sur les populations de parasites en lien avec la croissance et la santé des herbivores. Dans ce but, il faudrait pouvoir mieux connaître les systèmes déjà mis en place dans les élevages cynicoles et pouvoir évaluer la pression parasitaire à laquelle ces élevages sont confrontés. A terme, la modélisation des interactions entre système fourrager, pression parasitaire et croissance des lapins pourrait permettre d'établir les compromis les plus bénéfiques à la production cynicole biologique et contribuer à l'évaluation de nouvelles pratiques.

Références bibliographiques

- ABDEL-BAKI, A.-A., et S. AL-QURAIISHY, 2013 Prevalence of Coccidia (*Eimeria* spp.) Infection in Domestic Rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, in Riyad, Saudi Arabia. *Pakistan Journal of Zoology* **45**: 1329-1333.
- ABU HAFSA, S. H., S. A. IBRAHIM et A. A. HASSAN, 2017 Carob pods (*Ceratonia siliqua* L.) improve growth performance, antioxidant status and caecal characteristics in growing rabbits. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*.
- AERTS, R. J., T. N. BARRY et W. C. MCNABB, 1999 Polyphenols and agriculture: beneficial effects of proanthocyanidins in forages. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **75**: 1-12.
- AGABRIEL, J., 2010 *Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux-Valeurs des aliments: Tables Inra 2010. Édition remaniée*. Quae éditions.
- AL-MATHAL, E. M., 2008 Hepatic coccidiosis of the domestic Rabbit *Oryctolagus cuniculus domesticus* L. Saudi Arabia. *World J Zool* **3**: 3-35.
- AL-QURAIISHY, S., M. S. METWALY, M. A. DKHIL, A.-A. S. ABDEL-BAKI et F. WUNDERLICH, 2012 Liver response of rabbits to *Eimeria coecicola* infections. *Parasitology Research* **110**: 901-911.
- AL-RUKIBAT, R. K., A. R. IRIZARRY, J. K. LACEY, K. R. KAZACOS, S. T. STORANDT *et al.*, 2001 Impression Smear of Liver Tissue from a Rabbit. *Veterinary Clinical Pathology* **30**: 57-61.
- ALTIERI, M. A., 2002 Agroecological principles for sustainable agriculture, pp. 40-46 in *Agroecological Innovations: Increasing Food Production with Participatory Development*, edited by N. UPHOFF. Earthscan Publications Ltd, London, UK.
- ANSQUER, P., J. THEAU, P. CRUZ, J. VIEGAS, R. AL HAJ KHALED *et al.*, 2004 Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies naturelles. Une étape vers la construction d'outils pour gérer les milieux à flore complexe. *Fourrages* **179**: 353-368.
- ARDEPAL, 2007 Analyse de la rentabilité du lapin bio élevé en pâturage, pp. 15. ARDEPAL.
- ARROYO-LOPEZ, C., F. MANOLARAKI, A. SARATSI, K. SARATSI, A. STEFANAKIS *et al.*, 2014 Anthelmintic effect of carob pods and sainfoin hay when fed to lambs after experimental trickle infections with *Haemonchus contortus* and *Trichostrongylus colubriformis*. *Parasite* **21**: 71.
- ATTONATY, J., 1980 Qu'est-ce que le système fourrager. *Perspectives agricoles*, (Hors-série): 20-27.
- AUDEBERT, F., J. CASSONE, H. HOSTE et M. C. DURETTE-DESSET, 2000 Morphogenesis and distribution of *Trichostrongylus retortaeformis* in the intestine of the rabbit. *Journal of Helminthology* **74**: 95-107.
- AUDEBERT, F., J. CASSONE, D. KERBOEUF et M. C. DURETTE-DESSET, 2003a Development of *Trichostrongylus colubriformis* and *Trichostrongylus vitrinus*, parasites of ruminants in the rabbit and comparison with *Trichostrongylus retortaeformis*. *Parasitology Research* **90**: 57-63.
- AUDEBERT, F., H. HOSTE et M. C. DURETTE-DESSET, 2002 Life cycle of *Trichostrongylus retortaeformis* in its natural host, the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Helminthology* **76**: 189-192.
- AUDEBERT, F., P. N. VUONG et M. C. DURETTE-DESSET, 2003b Intestinal migrations of *Trichostrongylus retortaeformis* (*Trichostrongylina*, *Trichostrongylidae*) in the rabbit. *Veterinary Parasitology* **112**: 131-146.
- AUFRERE, J., A. THEODORIDOU et R. BAUMONT, 2013 Valeur agronomique et alimentaire du Sainfoin. *Fourrages* **213**: 63-75.
- AUXILIA, M., G. BERGOGLIO, G. MASOERO, P. MAZZOCCO et P. PONSETTO, 1983 Impiego di erba medica a diverso contenuto in saponine. *Rivista di coniglicoltura* **20**: 51-58.
- AVICE, J., S. LOUAHLIA, T. KIM, A. JACQUET, A. MORVAN-BERTRAND *et al.*, 2001 Influence des réserves azotées et carbonées sur la repousse des espèces prairiales. *Fourrages* **165**, 3-22.(2001).

- AYRES, M. P., T. P. CLAUSEN, S. F. MACLEAN, A. M. REDMAN et P. B. REICHARDT, 1997 Diversity of structure and antiherbivore activity in condensed tannins. *Ecology* **78**: 1696-1712.
- AZUHNWI, B. N., B. BOLLER, M. MARTENS, F. DOHME-MEIER, S. AMPUERO *et al.*, 2011 Morphology, tannin concentration and forage value of 15 Swiss accessions of sainfoin (*Onobrychis viciifolia* Scop.) as influenced by harvest time and cultivation site. *Grass and Forage Science* **66**: 474-487.
- BAILLY, S., 2016 Resistance aux antibiotiques : une menace grandissante, pp. in *Pour la Science*.
- BAKKER, E. S., R. C. REIFFERS, H. OLFF et J. M. GLEICHMAN, 2005 Experimental manipulation of predation risk and food quality: effect on grazing behaviour in a central-place foraging herbivore. *Oecologia* **146**: 157-167.
- BALL, S. J., M. R. PITTILO et K. R. SNOW, 2014 Observations on oocyst development of *Eimeria stiedai* in rabbits. *Acta Parasitologica* **59**: 544-547.
- BAO, J., P. S. GILLER et G. STAKELUM, 1998 Selective grazing by dairy cows in the presence of dung and the defoliation of tall grass dung patches. *Animal Science* **66**: 65-73.
- BARKER, I. K., et G. E. FORD, 1975 Development and distribution of atrophic enteritis in the small intestines of rabbits infected with *Trichostrongylus retortaeformis*. *Journal of Comparative Pathology* **85**: 427-435.
- BARRIGA, O. O., et J. V. ARNONI, 1979 *Eimeria stiedae*: Weight, oocyst output, and hepatic function of rabbits with graded infections. *Experimental Parasitology* **48**: 407-414.
- BARRIGA, O. O., et J. V. ARNONI, 1981 Pathophysiology of hepatic coccidiosis in rabbits. *Veterinary Parasitology* **8**: 201-210.
- BARRIO, I. C., R. VILLAFUERTE et F. S. TORTOSA, 2012 Can cover crops reduce rabbit-induced damages in vineyards in southern Spain? *Wildlife Biology* **18**: 88-96.
- BAUMONT, R., J. AUFRERE et F. MESCHY, 2009 La valeur alimentaire des fourrages: rôle des pratiques de culture, de récolte et de conservation. *Fourrages* **198**: 153-173.
- BELL, A. C., et S. WATSON, 1993 Preferential grazing of five varieties of spring barley by wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Annals of Applied Biology* **122**: 637-641.
- BENGUESMIA, M., A. NIEPCERON, S. BOUCHER, J. CORTET, T. CHAUMEIL *et al.*, 2011 Evaluation de l'utilisation du vinaigre de cidre sur le parasitisme et la croissance chez les lapins en élevage biologique, pp. 9-12 in *14ème Journée de la Recherche Cunicole*, Le Mans, France.
- BENKIMOUN, P., 2016 La résistance aux antibiotiques est une « menace fondamentale », avertit l'ONU, pp. in *Le Monde*.
- BERTÓ-MORAN, A., I. PACIOS, E. SERRANO, S. MORENO et C. ROUCO, 2013 Coccidian and nematode infections influence prevalence of antibody to myxoma and rabbit hemorrhagic disease viruses in european rabbits. *Journal of Wildlife Diseases* **49**: 10-17.
- BHADRESA, R., 1977 Food Preferences of Rabbits *Oryctolagus cuniculus* L. at Holkham Sand Dunes, Norfolk. *Journal of Applied Ecology* **14**: 287-291.
- BHAT, T. K., K. P. JITHENDRAN et N. P. KURADE, 1996 Rabbit coccidiosis and its control : A review. *World Rabbit Science* **4**.
- BISHOP, S., M. DE JONG et D. GRAY, 2003 Opportunities for incorporating genetic elements into the management of farm animal diseases: policy issues. *Food and Agricultural Organization [FAO] study paper*: 1-36.
- BISHOP, S. C., 2011 Possibilities to breed for resistance to nematode parasite infections in small ruminants in tropical production systems. *Animal* **6**: 741-747.
- BJORNHAG, G., 1972 Separation and delay of contents in the rabbit colon. *Swedish Journal of Agricultural Research*.
- BLASCO, S., J. TORRES, C. FELIU, J. CASANOVA, J. MIQUEL *et al.*, 1996 The helminthfauna of *Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus, 1758) in the Iberian Peninsula. Faunistic and ecological considerations. *Parasite* **3**: 327-333.
- BOAG, B., 1985 The incidence of helminth parasites from the wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.) in eastern Scotland. *Journal of Helminthology* **59**: 61-69.

- BOAG, B., A. D. HERNANDEZ et I. M. CATTADORI, 2013 Observations on the epidemiology and interactions between myxomatosis, coccidiosis and helminth parasites in a wild rabbit population in Scotland. *European Journal of Wildlife Research* **59**: 557-562.
- BOAG, B., J. LELLO, A. FENTON, D. M. TOMPKINS et P. J. HUDSON, 2001 Patterns of parasite aggregation in the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *International Journal for Parasitology* **31**: 1421-1428.
- BOECKER, H., 1953 Die Entwicklung des Kaninchenoxyuren *Passalurus ambiguus*. *Zeitschrift für Parasitenkunde* **15**: 491-518.
- BOUCHER, S., et L. NOUAILLE, 2002 *Maladies des lapins*. France Agricole Editions.
- BRUNET, S., J. AUFRÈRE, F. EL BABILI, I. FOURASTE et H. HOSTE, 2007 The kinetics of exsheathment of infective nematode larvae is disturbed in the presence of a tannin-rich plant extract (sainfoin) both in vitro and in vivo. *Parasitology* **134**: 1253-1262.
- BRUNET, S., F. JACKSON et H. HOSTE, 2008 Effects of sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) extract and monomers of condensed tannins on the association of abomasal nematode larvae with fundic explants. *International Journal for Parasitology* **38**: 783-790.
- BRUNETON, J., 2009 *Pharmacognosie, phytochimie, plantes médicinales (4e éd.)*. Lavoisier.
- BULL, P., 1958 Incidence of coccidia (Sporozoa) in wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Hawke's Bay, New Zealand. *New Zealand Journal of Science* **1**: 289-328.
- BULL, P. C., 1955 Population Regulation in Rabbit Nematodes. *Nature* **175**: 218-219.
- BURKE, J. M., J. E. MILLER, J. A. MOSJIDIS et T. H. TERRILL, 2012 Use of a mixed sericea lespedeza and grass pasture system for control of gastrointestinal nematodes in lambs and kids. *Veterinary Parasitology* **186**: 328-336.
- BURKE, J. M., J. E. MILLER, T. H. TERRILL, S. T. ORLIK, M. ACHARYA *et al.*, 2013 Sericea lespedeza as an aid in the control of *Eimeria* spp. in lambs. **193**: 39-46.
- CABARET, J., S. BOUCHER et A. ROINSARD, 2012 Gestion de la santé en élevage cynicole biologique, pp. in *Fiches technique Lapin Bio*.
- ÇAM, Y., A. ATASEVER, G. ERASLAN, M. KIBAR, Ö. ATALAY *et al.*, 2008 *Eimeria stiedae*: Experimental infection in rabbits and the effect of treatment with toltrazuril and ivermectin. *Experimental Parasitology* **119**: 164-172.
- CANAS-RODRIGUEZ, A., et H. W. SMITH, 1966 The identification of the antimicrobial factors of the stomach contents of sucking rabbits. *Biochemical Journal* **100**: 79.
- CASTAÑEDA-RAMÍREZ, G. S., C. MATHIEU, G. VILAREM, H. HOSTE, P. MENDOZA-DE-GIVES *et al.*, 2017 Age of *Haemonchus contortus* third stage infective larvae is a factor influencing the in vitro assessment of anthelmintic properties of tannin containing plant extracts. *Veterinary Parasitology* **243**: 130-134.
- CATANESE, F., R. A. DISTEL et J. J. VILLALBA, 2015 Expression of conditioned preference for low-quality food in sheep is modulated by foraging costs. *animal* **9**: 1045-1052.
- CATTADORI, I. M., R. ALBERT et B. BOAG, 2007 Variation in host susceptibility and infectiousness generated by co-infection: the myxoma-*Trichostrongylus retortaeformis* case in wild rabbits. *Journal of The Royal Society Interface* **4**: 831-840.
- CATTADORI, I. M., A. SEBASTIAN, H. HAO, R. KATANI, I. ALBERT *et al.*, 2016 Impact of Helminth Infections and Nutritional Constraints on the Small Intestine Microbiota. *PLOS ONE* **11**: e0159770.
- CATTADORI, I. M., B. R. WAGNER, L. A. WODZINSKI, A. K. PATHAK, A. POOLE *et al.*, 2014 Infections do not predict shedding in co-infections with two helminths from a natural system. *Ecology* **95**: 1684-1692.
- CAVANI, C., M. BIANCHI, M. PETRACCI, T. G. TOSCHI, G. P. PARPINELLO *et al.*, 2004 Rabbit meat processing and traceability. *World Rabbit Science* **12**: 247-258.
- CE, 2007 RÈGLEMENT (CE) N° 834/2007 DU CONSEIL du 28 juin 2007 relatif à la production biologique et à l'étiquetage des produits biologiques et abrogeant le règlement (CEE) n° 2092/91, pp., *Journal officiel de l'Union européenne* L 189 du 20/07/2007.
- CHAMBRE D'AGRICULTURE DE MIDI-PYRENEES, 2011 Les lapins dans la prairie. **2017**.
- CHAMBRE D'AGRICULTURE DE RHONE- ALPES, 2015 L'élevage de lapins bio en Rhône-Alpes - Fiche bio, pp. 3.

- CHAN-PÉREZ, J., J. TORRES-ACOSTA, C. SANDOVAL-CASTRO, H. HOSTE, G. CASTANEDA-RAMIREZ *et al.*, 2016 In vitro susceptibility of ten *Haemonchus contortus* isolates from different geographical origins towards acetone: water extracts of two tannin rich plants. *Veterinary parasitology* **217**: 53-60.
- CHARTIER, C., et C. PARAUD, 2012 Coccidiosis due to *Eimeria* in sheep and goats, a review. *Small Ruminant Research* **103**: 84-92.
- CHEEKE, P., 1974 Feed preferences of adult male Dutch rabbits. *Laboratory animal science* **24**: 601.
- CHEEKE, P. R., J. H. KINZELL et M. W. PEDERSEN, 1977 Influence of Saponins on Alfalfa Utilization by Rats, Rabbits and Swine^{1,2}. *Journal of Animal Science* **45**: 476-481.
- CHYLINSKI, C., B. BOAG, M. J. STEAR et I. M. CATTADORI, 2009 Effects of host characteristics and parasite intensity on growth and fecundity of *Trichostrongylus retortaeformis* infections in rabbits. *Parasitology* **136**: 117-123.
- COLIN, M., D. LICOIS et A. Y. PRIGENT, 2013 Étude quantitative et qualitative des excréments oocystales d'*Eimeria* dans un élevage de lapins utilisant différentes stratégies de prévention contre les coccidies. Relations avec les performances zootechniques, pp. in *15ème Journées de la Recherche Cunicole*, Le Mans (France).
- COLLAS, C., G. FLEURANCE, J. CABARET, W. MARTIN-ROSSET, L. WIMEL *et al.*, 2014 How does the suppression of energy supplementation affect herbage intake, performance and parasitism in lactating saddle mares? *Animal* **8**: 1290-1297.
- COLLAS, C., G. SALLÉ, B. DUMONT, J. CABARET, J. CORTET *et al.*, 2017 Are sainfoin or protein supplements alternatives to control small strongyle infection in horses? *animal*: 1-7.
- COMBES, S., L. FORTUN-LAMOTHE, L. CAUQUIL et T. GIDENNE, 2013 Engineering the rabbit digestive ecosystem to improve digestive health and efficacy. *animal* **7**: 1429-1439.
- COMBETTE, P., N. COUX, J. DEBIN, P. DE KOCHKO, A. DUTEUIL *et al.*, 2015 *Gérer collectivement la biodiversité cultivée: Etude d'initiatives locales*. Educagri éditions.
- COOKE, B. D., 2014 Daily food intake of free-ranging wild rabbits in semiarid South Australia. *Wildlife Research* **41**: 8.
- COOP, R. L., et I. KYRIAZAKIS, 1999 Nutrition–parasite interaction. *Veterinary Parasitology* **84**: 187-204.
- COOPER, J., I. J. GORDON et A. W. PIKE, 2000 Strategies for the avoidance of faeces by grazing sheep. *Applied Animal Behaviour Science* **69**: 15-33.
- CORTES, C., J. DAMASCENO, G. BECHET, J. JAMOT et S. PRACHE, 2005 Elasticity of ingestive behaviour and intake in sheep associated with food diversity on plurispecific swards, pp. 497 in *Grasslands – a Global Resource. XXth International Grassland Congress*. Wageningen Academic Publishers, Dublin, Irlande.
- COSTES-THIRÉ, M., J. VILLALBA, H. HOSTE et C. GINANE, 2016 Increased intake of tannin-rich sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) pellets by parasitized and nonparasitized sheep after a period of conditioning. *Journal of Animal Science* **94**: 43-44.
- COUDERT, P., D. LICOIS et F. DROUET-VIARD, 1995 *Eimeria* species and strains of rabbit in COST. 89/820. *Biotechnology: guidelines on techniques in Coccidiosis research*, edited by J. ECKERT, R. BRAUN, M. W. SHIRLEY et P. COUDERT. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- COUDERT, P., D. LICOIS et F. DROUET-VIARD, 2007 Coccidies et coccidioses du lapin, pp. 25. INRA, UR86 BASE, Nouzilly, France.
- COUDERT, P., D. LICOIS et V. ZONNEKEYN, 2000 Epizootic rabbit enterocolitis and coccidiosis: a criminal conspiracy, pp. in *Proc.: 7th World Rabbit Congress*.
- COUDERT, P., M. NACIRI, F. DROUET-VIARD et D. LICOIS, 1991 Mammalian coccidiosis: natural resistance of suckling rabbits, pp. in *2nd Conference COST-Action*, Münchenwiler, Switzerland.
- COUDERT, P., et F. PROVOT, 1973 Métabolisme d'*Eimeria stiedai* (Lindemann, 1865) Kissalt et Hartmann 1907 : Influence de la composition du milieu pendant la sporogonie. *Annales de Recherches Vétérinaires* **4**: 613-626.
- COULETEL, G., 2015 Résultats technico-économiques des éleveurs de lapins de chair en France en 2014, pp. 193-196 in *16èmes Journées de la Recherche Cunicole*, Le Mans, France.

- CROFT, J. D., P. J. S. FLEMING et R. V. D. VEN, 2002 The impact of rabbits on a grazing system in eastern New South Wales.1. Ground cover and pastures. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **42**: 909-916.
- CTGREF, 1976 Observations sur les préférences alimentaires du lapin de garenne et les dégâts causés aux plantations forestières. *Revue Forestière Française* **28**: 177-184.
- CUQUERELLA, M., et J. M. ALUNDA, 2009 Immunobiological characterization of *Graphidium strigosum* experimental infection in rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Parasitology Research* **104**: 371-376.
- DALLE ZOTTE, A., et M. E. COSSU, 2009 Dietary inclusion of tannin extract from red quebracho trees (*Schinopsis* spp.) in the rabbit meat production. *Italian Journal of Animal Science* **8**: 784-786.
- DAUGSCHIES, A., et M. NAJDROWSKI, 2005 Eimeriosis in Cattle: Current Understanding. *Journal of Veterinary Medicine, Series B* **52**: 417-427.
- DAVIES, R. R., et J. A. R. DAVIES, 2003 Rabbit gastrointestinal physiology. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice* **6**: 139-153.
- DE BLAS, C., et J. WISEMAN, 2010 *Nutrition of the Rabbit*. CABI, UK.
- DE ROCHAMBEAU, H., D. LICOIS, T. GIDENNE, S. VERDELHAN, P. COUDERT *et al.*, 2006 Genetic variability of the resistance for three types of enteropathy in the growing rabbit. *Livestock Science* **101**: 110-115.
- DECRUYENAERE, V., A. BULDGEN et D. STILMANT, 2009 Factors affecting intake by grazing ruminants and related quantification methods: a review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* **13**: 559.
- DELAGARDE, R., et J.-L. PEYRAUD, 2013 Gérer les variations des apports alimentaires des vaches laitières au pâturage. *INRA Prod. Anim* **26**: 263-276.
- DELAGARDE, R., S. PRACHE, P. D'HOOR et M. PETIT, 2001 Ingestion de l'herbe par les ruminants au pâturage. *Fourrages* **166**: 189-212.
- DELIBES-MATEOS, M., M. Á. FARFAN, C. ROUCO, J. OLIVERO, A. L. MARQUEZ *et al.*, 2017 A large-scale assessment of European rabbit damage to agriculture in Spain. *Pest Management Science*: First view online.
- DENYER, J. L., S. E. HARTLEY et E. A. JOHN, 2007 Small mammalian herbivore determines vegetation response to patchy nutrient inputs. *Oikos* **116**: 1186-1192.
- DESRUES, O., I. MUELLER-HARVEY, W. F. PELLIKAAN, H. L. ENEMARK et S. M. THAMSBORG, 2017 Condensed Tannins in the Gastrointestinal Tract of Cattle after Sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) Intake and Their Possible Relationship with Anthelmintic Effects. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **65**: 1420-1427.
- DGPAAT, 2010 Cahier des charges concernant le mode de production biologique d'animaux d'élevage et complétant les dispositions des règlements (CE) n°834/2007 du Conseil et (CE) n°889/2008 de la Commission, pp., Journal officiel de la République Française du 15 janvier 2010.
- DIAZ, A., 2000 Can plant palatability trials be used to predict the effect of rabbit grazing on the flora of ex-arable land? *Agriculture, Ecosystems & Environment* **78**: 249-259.
- DONNELLY, E. D., et G. E. HAWKINS, 1959 The Effects of Stem Type on Some Feeding Qualities of *Sericea Lespedeza*, *L. cuneata*, as Indicated in a Digestion Trial with Rabbits. *Agronomy Journal* **51**: 293-294.
- DROUET-VIARD, F., P. COUDERT, D. LICOIS et M. BOIVIN, 1997 Vaccination against *Eimeria magna* coccidiosis using spray dispersion of precocious line oocysts in the nest box. *Veterinary Parasitology* **70**: 61-66.
- DROUET-VIARD, F., P. COUDERT, C. ROUX, D. LICOIS et M. BOIVIN, 1996 Etude de la résistance acquise par la lapine reproductrice immunisée avec une lignée précoce d'*Eimeria magna* et de sa transmission à sa portée. *World Rabbit Science* **4**: 159-163.
- DUDZINSKI, M. L., et R. MYKYTOWYCZ, 1963 Relationship between Sex and Age of Rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.) and Infection with Nematodes *Trichostrongylus retortaeformis* and *Graphidium strigosum*. *The Journal of Parasitology* **49**: 55-59.
- DUMONT, B., L. FORTUN-LAMOTHE, M. JOUVEN, M. THOMAS et M. TICHIT, 2013 Prospects from agroecology and industrial ecology for animal production in the 21st century. *Animal* **7**: 1028-1043.

- DUMONT, B., M. MEURET, A. BOISSY et M. PETIT, 2001 Le pâturage vu par l'animal: mécanismes comportementaux et applications en élevage. *Fourrages* **166**: 213-238.
- DUMONT, B., S. PRACHE, P. CARRÈRE et A. BOISSY, 2007 How do sheep exploit pastures? An overview of their grazing behaviour from homogeneous swards to complex grasslands. *Options Méditerranéennes, Series A* **74**: 317-328.
- DUNSMORE, J. D., 1966 Influence of Host Reproduction on Numbers of Trichostrongylid Nematodes in the European Rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *The Journal of Parasitology* **52**: 1129-1133.
- DURU, M., P. CRUZ et J. P. THEAU, 2008 Un modèle générique de digestibilité des graminées des prairies semées et permanentes pour raisonner les pratiques agricoles. *Fourrages* (193), 79-102.(2008).
- DUSZYNSKI, D. W., et L. COUCH (Editors), 2013 *The biology and identification of the Coccidia (apicomplexa) of rabbits of the world*. Elsevier, Amsterdam.
- EDOUARD, N., G. FLEURANCE, W. MARTIN-ROSSET, P. DUNCAN, J. P. DULPHY *et al.*, 2008 Voluntary intake and digestibility in horses: effect of forage quality with emphasis on individual variability. *animal* **2**: 1526-1533.
- EVANS, W. M. R., 1939 Observations on the incidence of some nematode parasites of the common rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. *Parasitology* **32**: 67-77.
- FINZI, A., et G. MARIANI, 2011 *L'allevamento ecologico del coniglio*. Il Sole 24 Ore Edagricole.
- FLEURANCE, G., P. DUNCAN, H. FRITZ, J. CABARET, J. CORTET *et al.*, 2007 Selection of feeding sites by horses at pasture: Testing the anti-parasite theory. *Applied Animal Behaviour Science* **108**: 288-301.
- FLEURANCE, G., P. DUNCAN, H. FRITZ, J. CABARET et I. J. GORDON, 2005 Importance of nutritional and anti-parasite strategies in the foraging decisions of horses: an experimental test. *Oikos* **110**: 602-612.
- FLEURANCE, G., A. FARRUGGIA, L. LANORE et B. DUMONT, 2016 How does stocking rate influence horse behaviour, performances and pasture biodiversity in mesophile grasslands? *Agriculture, Ecosystems & Environment* **231**: 255-263.
- FORRESTER-ANDERSON, I. T., J. MCNITT, R. WAY et M. WAY, 2006 Fatty acid content of pasture-reared fryer rabbit meat. *Journal of food composition and analysis* **19**: 715-719.
- FORTUN-LAMOTHE, L., et T. GIDENNE, 2000 The effect of size of suckled litter on intake behaviour, performance and health status of young and reproducing rabbits. *Annales de Zootechnie* **49**: 517-529.
- FORTUN-LAMOTHE, L., et T. GIDENNE, 2003 Les lapereaux préfèrent manger dans la même mangeoire que leur mère, pp. 111-114 in *Proceedings of the 10ème J. Rech. Cunicoles Fr.* ITAVI, Paris, France.
- FORTUN-LAMOTHE, L., M. THOMAS, M. TICHIT, M. JOUVEN, E. GONZALEZ-GARCIA *et al.*, 2013 Agro-écologie et écologie industrielle : deux voies complémentaires pour les systèmes d'élevage de demain. Applications potentielles aux systèmes cuniques, pp. in *15th Journée de la Recherche Cunicole*, Le Mans, France.
- FOUCHER, F., 2017 Une filière à la traîne. Les lapins bio sauront-ils rebondir ? *Biofil* **N109**.
- FOX, N. J., G. MARION, R. S. DAVIDSON, P. C. L. WHITE et M. R. HUTCHINGS, 2013 Modelling Parasite Transmission in a Grazing System: The Importance of Host Behaviour and Immunity. *PLOS ONE* **8**: e77996.
- FRAQUELLI, C., S. A. ZANZANI, A. L. GAZZONIS, R. RIZZI et M. T. MANFREDI, 2015 Effects of condensed tannin on natural coccidian infection in goat kids. *Small Ruminant Research* **126, Supplement 1**: 19-24.
- FRIC, D., 2008 Approche du parasitisme, pp. 9 in *Journées Techniques "L'élevage ovin lait et viande en Agriculture Biologique*, edited by P. S. A. B. M. C. ITAB, LYCEE AGRICOLE DE ST AFFRIQUE ET CHAMBRE D'AGRICULTURE DE L'AVEYRON
- FVE, 2016 FVE position paper on coccidiostats or anticoccidials, pp. 6. Federation of Veterinarians of Europe, Marche-en-Famenne.
- GARCÍA-RUBIO, V. G., L. G. BAUTISTA-GÓMEZ, J. S. MARTÍNEZ-CASTAÑEDA et C. ROMERO-NÚÑEZ, 2017 Multicausal etiology of the enteric syndrome in rabbits from Mexico. *Revista Argentina de Microbiología* **49**: 132-138.

- GARREAU, H., J. BRUN, M. THEAU-CLEMENT et G. BOLET, 2008 Evolution des axes de recherche à l'INRA pour l'amélioration génétique du lapin de chair. *INRA Prod. Anim* **21**: 269-276.
- GASTAL, F., et G. LEMAIRE, 2015 Defoliation, Shoot Plasticity, Sward Structure and Herbage Utilization in Pasture: Review of the Underlying Ecophysiological Processes. *Agriculture* **5**: 1146.
- GIDENNE, T., 1994 Effets d'une réduction de la teneur en fibres alimentaires sur le transit digestif du lapin. Comparaison et validation de modèles d'ajustement des cinétiques d'excrétion fécale des marqueurs. *Reproduction Nutrition Development* **34**: 295-306.
- GIDENNE, T., 1997 Caeco-colic digestion in the growing rabbit: impact of nutritional factors and related disturbances. *Livestock Production Science* **51**: 73-88.
- GIDENNE, T., 2003 Fibres in rabbit feeding for digestive troubles prevention: respective role of low-digested and digestible fibre. *Livestock Production Science* **81**: 105-117.
- GIDENNE, T., 2015a Dietary fibres in the nutrition of the growing rabbit and recommendations to preserve digestive health: a review. *animal* **9**: 227-242.
- GIDENNE, T., 2015b *Le lapin. De la biologie à l'élevage*. Quae, Versailles, France.
- GIDENNE, T., et L. FORTUN-LAMOTHE, 2002 Feeding strategy for young rabbits around weaning: a review of digestive capacity and nutritional needs. *Animal Science* **75**: 169-184.
- GIDENNE, T., H. GARREAU, L. DROUILHET, C. AUBERT et L. MAERTENS, 2017 Improving feed efficiency in rabbit production, a review on nutritional, technico-economical, genetic and environmental aspects. *Animal Feed Science and Technology* **225**: 109-122.
- GIDENNE, T., et F. LEBAS, 2005 Le comportement alimentaire du lapin. Proc.: 11èmes Journées de la Recherche cunicole: 29-30.
- GIDENNE, T., et F. LEBAS, 2006 Feeding behaviour in rabbits, pp. 179-209 in *Feeding in domestic vertebrates. From structure to behaviour*, edited by V. BELS. CABI publishing, Wallingford, UK.
- GIDENNE, T., et A. ROINSARD, 2012a Alimentation du lapin en élevage biologique, pp. in *Fiches techniques Lapin Bio*.
- GIDENNE, T., et A. ROINSARD, 2012b Les différents modes de logement du lapin biologique, pp. in *Fiches techniques Lapin Bio*.
- GILLET, M., 1980 *Les graminées fourragères: description, fonctionnement, applications à la culture de l'herbe*. Gauthier-Villars.
- GILLET, M., 1981 Physiologie de l'herbe et pâturage. *Fourrages* **85**: 7-37.
- GINANE, C., B. DUMONT, R. BAUMONT, S. PRACHE, G. FLEURANCE *et al.*, 2008 Comprendre le comportement alimentaire des herbivores au pâturage: intérêts pour l'élevage et l'environnement. *Rencontres Rech. Ruminants* **15**: 315-322.
- GLIESSMAN, S. R., 1997 *Agroecology: ecological processes in sustainable agriculture*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- GNIS, 2013 Des plantes pour la faune sauvage pp., edited by GNIS.
- GOBY, J.-P., C. HUCK, L. FORTUN-LAMOTHE et T. GIDENNE, 2013 Intake growth and digestion of the growing rabbit fed alfalfa hay or green whole carrot: first results, pp. 76 in *3rd ARPA Conference*, edited by Y. RAHARJO, Denspasar, Bali, Indonesia.
- GOMEZ-BAUTISTA, M., F. A. ROJO-VAZQUEZ et J. M. ALUNDA, 1987 The effect of the host's age on the pathology of *Eimeria stiedai* infection in rabbits. *Veterinary Parasitology* **24**: 47-57.
- GONZÁLEZ-REDONDO, P., A. FINZI, P. NEGRETTI et M. MICCI, 2008 Incidence of coccidiosis in different rabbit keeping systems. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia* **60**: 1267-1270.
- GRES, V., S. MARCHANDEAU et I. LANDAU, 2002 Description d'une nouvelle espèce d'*Eimeria* (Coccidia, Eimeridea) chez le lapin de garenne *Oryctolagus cuniculus* en France. *Zoosystema* **24**: 203-207.
- GRES, V., T. VOZA, A. CHABAUD et I. LANDAU, 2003 Coccidiosis of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in France. *Parasite* **10**: 51-57.
- GUGLIELMELLI, A., R. PRIMI, F. CARONE, M. CUTRIGNELLI, R. TUDISCO *et al.*, 2011 In vitro fermentation patterns and methane production of sainfoin (*Onobrychis viciifolia*

- Scop.) hay with different condensed tannin contents. *Grass and forage science* **66**: 488-500.
- GUNIA, M., I. DAVID, J. HURTAUD, M. MAUPIN, H. GILBERT *et al.*, 2015 Resistance to infectious diseases is a heritable trait in rabbits. *Journal of Animal Science* **93**: 5631-5638.
- HASSAN, K. M., W. M. ARAFA, W. M. MOUSA, K. A. M. SHOKIER, S. A. SHANY *et al.*, 2016 Molecular diagnosis of *Eimeria stiedae* in hepatic tissue of experimentally infected rabbits. *Experimental Parasitology* **169**: 1-5.
- HAZARD, L., C. MONTEIL, M. DURU, L. BEDOUSSAC, E. JUSTES *et al.*, 2016 Agroécologie, pp. in *Dictionnaire d'Agroécologie*, edited by INRA.
- HECKENDORN, F., D. A. HÄRING, V. MAURER, J. ZINSSTAG, W. LANGHANS *et al.*, 2006 Effect of sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) silage and hay on established populations of *Haemonchus contortus* and *Cooperia curticei* in lambs. *Veterinary Parasitology* **142**: 293-300.
- HEKER, M. M., A. A. NAKAMURA, B. N. SANTANA et M. V. MEIRELES, 2017 Etiological aspects of *Eimeria* spp. infection in Brazilian rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) farms. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports* **8**: 78-81.
- HENNEB, M., et M. AISSI, 2013 Etude cinétique de l'excrétion oocystale chez la lapine et sa descendance et identification des différentes espèces de coccidies, pp. 221-224 in *15th Journée de la Recherche Cunicole*, edited by ITAVI, Le Mans, France.
- HENRIKSEN, S. A., et J. P. CHRISTENSEN, 1992 Demonstration of *Isospora suis* oocysts in faecal samples. *Vet Rec* **131**: 443-444.
- HOBBS, R. P., L. E. TWIGG, A. D. ELLIOT et A. G. WHEELER, 1999 Factors Influencing the Fecal Egg and Oocyst Counts of Parasites of Wild European Rabbits *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Southern Western Australia. *The Journal of Parasitology* **85**: 796-802.
- HOSTE, H., 2001 Adaptive physiological processes in the host during gastrointestinal parasitism. *International Journal for Parasitology* **31**: 231-244.
- HOSTE, H., F. JACKSON, S. ATHANASIADOU, S. M. THAMSBORG et S. O. HOSKIN, 2006 The effects of tannin-rich plants on parasitic nematodes in ruminants. *Trends in Parasitology* **22**: 9.
- HOSTE, H., D. KERBOEUF et A. L. PARODI, 1988 *Trichostrongylus colubriformis* : effects on villi and crypts along the whole small intestine in infected rabbits. *Experimental Parasitology* **67**.
- HOSTE, H., et S. MALLET, 1990 Effects of size of *Trichostrongylus colubriformis* infections on histopathology of the mucosa along the whole small intestine in rabbits. *J Comp Pathol* **103**: 457-465.
- HOSTE, H., S. MALLET et G. FORT, 1993 Histopathology of the small intestinal mucosa in *Nematodirus spathiger* infection in rabbits. *Journal of Helminthology* **67**: 139-144.
- HOSTE, H., C. MARTINEZ-ORTIZ-DE-MONTELLANO, F. MANOLARAKI, S. BRUNET, N. OJEDA-ROBERTOS *et al.*, 2012 Direct and indirect effects of bioactive tannin-rich tropical and temperate legumes against nematode infections. *Veterinary Parasitology* **186**: 18-27.
- HOSTE, H., J. TORRES-ACOSTA, V. PAOLINI, A. AGUILAR-CABALLERO, E. ETTER *et al.*, 2005 Interactions between nutrition and gastrointestinal infections with parasitic nematodes in goats. *Small Ruminant Research* **60**: 141-151.
- HOSTE, H., J. F. J. TORRES-ACOSTA, J. QUIJADA, I. CHAN-PEREZ, M. M. DAKHEEL *et al.*, 2016 Interactions Between Nutrition and Infections With *Haemonchus contortus* and Related Gastrointestinal Nematodes in Small Ruminants, pp. 239-351 in *Haemonchus contortus and Haemonchosis – Past, Present and Future Trends*, edited by B. G. ROBIN et S.-H. GEORG VON. Academic Press, New York, NY, USA.
- HOSTE, H., J. F. J. TORRES-ACOSTA, C. A. SANDOVAL-CASTRO, I. MUELLER-HARVEY, S. SOTIRAKI *et al.*, 2015 Tannin containing legumes as a model for nutraceuticals against digestive parasites in livestock. *Veterinary Parasitology* **212**: 5-17.
- HOSTE, H., J. TORRES-ACOSTA et A. AGUILAR-CABALLERO, 2008 Nutrition–parasite interactions in goats: is immunoregulation involved in the control of gastrointestinal nematodes? *Parasite Immunology* **30**: 79-88.

- HOUDJIK, J. G. M., 2012 Differential effects of protein and energy scarcity on resistance to nematode parasites. *Small Ruminant Research* **103**: 41-49.
- HUGOT, J., O. BAIN et J. CASSONE, 1982 Insémination traumatique et tube de ponte chez l'oxyure parasite du lapin domestique. *Comptes rendus des seances de l'Academie des sciences. Serie III: Sciences de la vie* **294**: 707-710.
- HUR, S. N., A. L. MOLAN et J. O. CHA, 2005 Effects of Feeding Condensed Tannin-containing Plants on Natural Coccidian Infection in Goats. *Asian Australas. J. Anim. Sci* **18**: 1262-1266.
- HUTCHINGS, M. R., S. ATHANASIADOU, I. KYRIAZAKIS et I. J. GORDON, 2003 Can animals use foraging behaviour to combat parasites? *Proceedings of the Nutrition Society* **62**: 361-370.
- HUTCHINGS, M. R., I. J. GORDON, I. KYRIAZAKIS et F. JACKSON, 2001 Sheep avoidance of faeces-contaminated patches leads to a trade-off between intake rate of forage and parasitism in subsequent foraging decisions. *Animal Behaviour* **62**: 955-964.
- HUTCHINGS, M. R., I. KYRIAZAKIS, D. H. ANDERSON, I. J. GORDON et R. L. COOP, 1998 Behavioural strategies used by parasitized and non-parasitized sheep to avoid ingestion of gastro-intestinal nematodes associated with faeces. *Animal Science* **67**: 97-106.
- HUTCHINGS, M. R., I. KYRIAZAKIS, I. J. GORDON et F. JACKSON, 1999 Trade-offs between nutrient intake and faecal avoidance in herbivore foraging decisions: the effect of animal parasitic status, level of feeding motivation and sward nitrogen content. *Journal of Animal Ecology* **68**: 310-323.
- IASON, G. R., T. MANSO, D. A. SIM et F. G. HARTLEY, 2002 The functional response does not predict the local distribution of European Rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) on grass swards: experimental evidence. *Functional Ecology* **16**: 394-402.
- ITAB, 2010a Compte-rendu de la Journée Lapin Biologique, pp. in *Journée Lapin Biologique*, Nantes, France.
- ITAB, 2010b Lapin bio une filière attentive et volontaire. *Alter Agri* **100**: 26-27.
- ITAVI, 2016 Situation de la production et du marché cunicole. Bilan 2015 pp. 6. ITAVI.
- JEAN-BLAIN, C., 1998 Aspects nutritionnels et toxicologiques des tanins. *Revue de Médecine vétérinaire* **149**: 911-920.
- JEAN-PIERRE GOBY, communication personnelle, pp.
- JING, F., G. W. YIN, X. Y. LIU, X. SUO et Y. H. QIN, 2012 Large-scale survey of the prevalence of *Eimeria* infections in domestic rabbits in China. *Parasitol Res* **110**.
- JING, J., C. LIU, S.-X. ZHU, Y.-M. JIANG, L.-C. WU *et al.*, 2016 Pathological and ultrastructural observations and liver function analysis of *Eimeria stiedai*-infected rabbits. *Veterinary Parasitology* **223**: 165-172.
- JONES, W. T., et J. L. MANGAN, 1977 Complexes of the condensed tannins of sainfoin (*Onobrychis viciifolia* scop.) with fraction 1 leaf protein and with submaxillary mucoprotein, and their reversal by polyethylene glycol and pH. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **28**: 126-136.
- JURASINSKI, G., F. KOEBSCH, A. GUENTHER et S. BEETZ, 2014 flux: Flux rate calculation from dynamic closed chamber measurements. R package version 0.3-0. , pp.
- KADI, S. A., H. GUERMAH, C. BANNELIER, M. BERCHICHE et T. GIDENNE, 2011 Nutritive value of sun-dried sulla (*Hedysarum flexuosum*) and its effect on performance and carcass characteristics of growing rabbits. *World Rabbit Science* **19**: 151-159.
- KOMMURU, D. S., T. BARKER, S. DESAI, J. M. BURKE, A. RAMSAY *et al.*, 2014 Use of pelleted sericea lespedeza (*Lespedeza cuneata*) for natural control of coccidia and gastrointestinal nematodes in weaned goats. *Veterinary Parasitology* **204**: 191-198.
- KONTSIOTIS, V. J., D. E. BAKALOUDIS, T. MEROU et P. XOFIS, 2015 Trophic ecology of the European wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* on the Mediterranean island of Lemnos, Greece. *Ecological Research* **30**: 683-691.
- KORNAS, S., J. KOWAL, I. WIERZBOWSKA, M. BASIAGA, P. NOSAL *et al.*, 2015 The Alice-" Follow the White Rabbit"-parasites of farm rabbits based on coproscopy. *Annals of parasitology* **61**.
- KOWALSKA, D., P. BIELAŃSKI, P. NOSAL et J. KOWAL, 2012 Natural alternatives to coccidiostats in rabbit nutrition. *Annals of Animal Science* **12**: 561-574.

- KUIJPER, D. P. J., S. E. VAN WIEREN et J. P. BAKKER, 2004 Digestive strategies in two sympatrically occurring lagomorphs. *Journal of Zoology* **264**: 171-178.
- LAFARGE, M., et J. DURAND, 2011 *Comment l'Herbe Pousse. Développement végétatif, structures clonales et spatiales des graminées*. QUAE, Versailles, France.
- LANGROVA, I., et I. JANKOVSKA, 2004 Arrested development of *Trichostrongylus colubriformis* in experimentally infected rabbits. Effect of decreasing photoperiod, low temperature and desiccation. *Helminthologia* **41**.
- LATRUFFE, L., C. NAUGES, G. ALLAIRE, E. CAHUZAC, A. GARAPIN *et al.*, 2013 Freins et incitations au développement de l'agriculture biologique en France: une analyse à plusieurs niveaux. Livrable 5 du projet de recherche AgriBio3 PEPP «Rôle de la Performance Economique des exploitations et des filières, et des Politiques Publiques, dans le développement de l'AB».
- LE NORMAND, B., S. CHATELLIER et P. MERCIER, 2015 Infestation naturelle par *Passalurus ambiguus* en élevage lapins de chair. Intérêt d'une nouvelle méthode de diagnostic coproscopique et importance du ciblage des animaux pour les prélèvements fécaux, pp. in *16emes Journées de la Recherche Cunicole*, Le Mans, France.
- LEBAS, F., 1988 III. 3. Non-ruminant herbivores; horses and rabbits: III. 3.2. Rabbits. *Livestock production science* **19**: 289-298.
- LEBAS, F., 2002 Biologie du lapin, pp.
- LEBAS, F., 2009 Quel génotype pour la production de lapins Bio ? *Cuniculture* **36**: 5-8.
- LEBAS, F., P. COUDERT, H. DE ROCHAMBEAU et R. G. THEBAULT, 1996 *Le lapin : élevage et pathologie*. FAO, Rome.
- LEES, G., M. GRUBER et N. SUTTILL, 1995 Condensed tannins in sainfoin. II. Occurrence and changes during leaf development. *Canadian journal of Botany* **73**: 1540-1547.
- LEGENDRE, H., H. HOSTE et T. GIDENNE, 2017 Nutritive value and anthelmintic effect of sainfoin pellets fed to experimentally infected growing rabbits. *animal* **11**: 1464-1471.
- LELLO, J., B. BOAG, A. FENTON, I. R. STEVENSON et P. J. HUDSON, 2004 Competition and mutualism among the gut helminths of a mammalian host. *Nature* **428**: 840-844.
- LEMAIRE, G., et J. ALLIRAND, 1993 Relation entre croissance et qualité de la luzerne: interaction génotype-mode d'exploitation. *Fourrages* **134**: 183-198.
- LEMOINE, Y., 2017 Médecines alternatives. Penser la santé du troupeau autrement, pp. in *Travaux & innovations*.
- LERAY, O., P. DOLIGEZ, J. JOST, E. POTTIER et L. DELABY, 2017 Présentation des différentes techniques de pâturage selon les espèces herbivores utilisatrices. *Fourrages* **229**: 11-16.
- LEROYER, J., et A. COULOMBEL, 2009 Chez Pascal et Myriam ORAIN, Un atelier cunicole qui fonctionne ! *Cuniculture* **36**: 1-4.
- LI, H., M. SHEN, Z. HOU et X. YIN, 2016 Morphology and Molecular Identification of the *Eimeria* spp. in Domestic Rabbits. *Pakistan Journal of Zoology* **48**: 289-291.
- LICOIS, D., 2004 Domestic rabbit enteropathies, pp. 385-403 in *Proceedings of the eighth world rabbit congress*, Puebla, Mexico.
- LICOIS, D., 2010 Pathologie d'origine bactérienne et parasitaire chez le lapin: apports de la dernière décennie. *Cuniculture* **37**: 35-49.
- LICOIS, D., 2015 Espèces coccidies lapin bio et hors sol, pp.
- LICOIS, D., P. COUDERT, F. DROUET-VIARD et M. BOIVIN, 1995 *Eimeria magna*: Pathogenicity, immunogenicity and selection of a precocious line. *Veterinary Parasitology* **60**: 27-35.
- LOCKLEY, R. M., 1961 Social Structure and Stress in the Rabbit Warren. *Journal of Animal Ecology* **30**: 385-423.
- LUSH, L., A. I. WARD et P. WHEELER, 2014 Opposing effects of agricultural intensification on two ecologically similar species. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **192**: 6.
- MAAF, 2012 Le projet agro-écologique pour la France, pp.
- MAAF, 2013 Programme Ambitions Bio 2017, pp.
- MAAF, 2016 12 clés pour comprendre l'agro-écologie, pp.
- MAERTENS, L., et G. D. GROOTE, 1990 Feed intake of rabbit kits before weaning and attempts to increase it. *Journal of Applied Rabbit Research* **13**: 151-158.

- MAERTENS, L., et M. STRUKLEC, 2006 Technical note: Preliminary results with a tannin extract on the performance and mortality of growing rabbits in an enteropathy infected environment. *World Rabbit Science* **14**: 189-192.
- MAGE, R., 1998 VI - IMMUNOLOGY OF LAGOMORPHS, pp. 223-260 in *Handbook of Vertebrate Immunology*, edited by P.-P. PASTORET, P. GRIEBEL, H. BAZIN et A. GOVAERTS. Academic Press, San Diego.
- MAKKAR, H., 2000 *Quantification of tannins in tree foliage-a laboratory manual, a Joint FAO/IAEA working document*, Vienna, Austria.
- MAKKAR, H., et B. SINGH, 1991 Distribution of condensed tannins (proanthocyanidins) in various fibre fractions in young and mature leaves of some oak species. *Animal Feed Science and Technology* **32**: 253-260.
- MALISCH, C. S., A. LÜSCHER, N. BAERT, M. T. ENGSTRÖM, B. STUDER *et al.*, 2015 Large Variability of Proanthocyanidin Content and Composition in Sainfoin (*Onobrychis viciifolia*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **63**: 10234-10242.
- MALISCH, C. S., D. SUTER, B. STUDER et A. LÜSCHER, 2017 Multifunctional benefits of sainfoin mixtures: Effects of partner species, sowing density and cutting regime. *Grass and Forage Science*: n/a-n/a.
- MANCILLA-LEYTÓN, J. M., P. GONZÁLEZ-REDONDO et A. M. VICENTE, 2013 Effects of rabbit gut passage on seed retrieval and germination of three shrub species. *Basic and Applied Ecology* **14**: 585-592.
- MARAI, I. F. M., A. A. ASKAR, R. A. MCKOSKEY et E. TENA, 2010 REPLACEMENT IN RABBIT HERDS: A REVIEW. 2010 **12**: 14.
- MARAIS, J. P. J., I. MUELLER-HARVEY, E. V. BRANDT et D. FERREIRA, 2000 Polyphenols, condensed tannins, and other natural products in *Onobrychis viciifolia* (Sainfoin). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **48**: 3440-3447.
- MARCHANDEAU, S., et A. CROSNIER, 2012 Le lapin de garenne : éléments de statut et de gestion en 2007-2008. *Faune sauvage* **295**: 36-38.
- MARGOLIS, L., G. W. ESCH, J. C. HOLMES, A. M. KURIS et G. A. SCHAD, 1982 The Use of Ecological Terms in Parasitology (Report of an Ad Hoc Committee of the American Society of Parasitologists). *The Journal of Parasitology* **68**: 131-133.
- MARKOVICS, A., I. COHEN, H. MUKLADA, T. A. GLASSER, L. DVASH *et al.*, 2012 Consumption of *Pistacia lentiscus* foliage alleviates coccidiosis in young goats. *Veterinary Parasitology* **186**: 165-169.
- MARTIN, G., A. DUPRAT, J.-P. GOBY, J.-P. THEAU, A. ROINSARD *et al.*, 2016 Herbage intake regulation and growth of rabbits raised on grasslands: back to basics and looking forward. *animal* **10**: 1609-1618.
- MARTIN, G. R., L. E. TWIGG et L. ZAMPICHELLI, 2007 Seasonal changes in the diet of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) from three different Mediterranean habitats in south-western Australia. *Wildlife Research* **34**: 25-42.
- MARTINS, H., J. A. MILNE et F. REGO, 2002 Seasonal and spatial variation in the diet of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) in Portugal. *Journal of Zoology* **258**: 395-404.
- MASSONI, J., J. CASSONE, M.-C. DURETTE-DESSET et F. AUDEBERT, 2011 Development of *Graphidium strigosum* (Nematoda, Haemonchidae) in its natural host, the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) and comparison with several Haemonchidae parasites of ruminants. *Parasitology Research* **109**: 25-36.
- MATTHEWS, J. B., P. GELDHOF, T. TZELOS et E. CLAEREBOUT, 2016 Progress in the development of subunit vaccines for gastrointestinal nematodes of ruminants. *Parasite Immunology* **38**: 744-753.
- MEASURES, L. N., et R. C. ANDERSON, 1983 Development of the stomach worm, *Obeliscoides cuniculi* (Graybill), in lagomorphs, woodchucks and small rodents. *J Wildl Dis* **19**: 225-233.
- MERGILL, S., et D. STHAMER, 2010 Bio-Kaninchenhaltung in Deutschland—derzeitige Situation und Stand des Wissens, pp. GBÖ Landbau.
- METWALY, M. S., M. A. DKHIL, M. M. GEWIK, A. O. AL-GHAMDY et S. AL-QURAIHY, 2013 Induced metabolic disturbance and growth depression in rabbits infected with *Eimeria coecicola*. *Parasitol Research* **112**: 3109-3114.

- MEYER, C., 2017 Dictionnaire des Sciences Animales, pp. Cirad, Montpellier, France.
- MEYER, C., A. JOACHIM et A. DAUGSCHIES, 1999 Occurrence of *Isospora suis* in larger piglet production units and on specialized piglet rearing farms. *Veterinary Parasitology* **82**: 277-284.
- MIGNOT, L., 2002 Lapin bio : à la recherche d'un système innovant, pp. 23-24 in *Alter Agri*.
- MIN, B., S. HART, D. MILLER, G. TOMITA, E. LOETZ *et al.*, 2005 The effect of grazing forage containing condensed tannins on gastro-intestinal parasite infection and milk composition in Angora does. *Veterinary Parasitology* **130**: 105-113.
- MIN, B. R., T. N. BARRY, G. T. ATTWOOD et W. C. MCNABB, 2003 The effect of condensed tannins on the nutrition and health of ruminants fed fresh temperate forages: a review. *Animal Feed Science and Technology* **106**: 3-19.
- MIN, B. R., W. E. PINCHAK, R. C. ANDERSON et T. R. CALLAWAY, 2007 Effect of Tannins on the In Vitro Growth of *Escherichia coli* O157:H7 and In Vivo Growth of Generic *Escherichia coli* Excreted from Steers. *Journal of Food Protection* **70**: 543-550.
- MIN, B. R., W. E. POMROY, S. P. HART et T. SAHLU, 2004 The effect of short-term consumption of a forage containing condensed tannins on gastro-intestinal nematode parasite infections in grazing wether goats. *Small Ruminant Research* **51**: 279-283.
- MINISTRY OF AGRICULTURE FISHERIES AND FOOD, 1986 *Manual of veterinary parasitological laboratory techniques*. H.M.S.O, London.
- MNHN, 2017 Inventaire National du Patrimoine Naturel, pp.
- MOLAN, A., G. WAGHORN et W. MCNABB, 2002 Effect of condensed tannins on egg. *Veterinary Record* **150**: 65-69.
- MOLAN, A. L., L. P. MEAGHER, P. A. SPENCER et S. SIVAKUMARAN, 2003 Effect of flavan-3-ols on in vitro egg hatching, larval development and viability of infective larvae of *Trichostrongylus colubriformis*. *International Journal for Parasitology* **33**: 1691-1698.
- MOLAN, A. L., G. C. WAGHORN et W. C. MCNABB, 1999 Condensed tannins and gastro-intestinal parasites in sheep. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association* **61**: 57-61.
- MOLAN, A. L., G. C. WAGHORN, B. R. MIN et W. C. MCNABB, 2000 The effect of condensed tannins from seven herbage on *Trichostrongylus colubriformis* larval migration in vitro. *Folia Parasitol (Praha)* **47**: 39-44.
- MOLENTO, M. B., A. BUZZATI et L. K. SPRENGER, 2016 Pasture larval count as a supporting method for parasite epidemiology, population dynamic and control in ruminants. *Livestock Science* **192**: 48-54.
- MONK, K. A., 1989 Effects of diet composition on intake by adult wild European rabbits. *Appetite* **13**: 201-209.
- MORENO-ROMIEUX, C., G. SALLE, P. JACQUIET, A. BLANCHARD, C. CHYLINSKI *et al.*, 2015 La résistance génétique au parasitisme chez les petits ruminants: un enjeu de durabilité pour les productions à l'herbe. 3R Rencontres Recherches Ruminants.(22) 2015; 22. Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, Paris, FRA, 2015-12-02-2015-12-03, 11-17.
- MORGAN, E., J. CHARLIER, G. HENDRICKX, A. BIGGERI, D. CATALAN *et al.*, 2013 Global Change and Helminth Infections in Grazing Ruminants in Europe: Impacts, Trends and Sustainable Solutions. *Agriculture* **3**: 484-502.
- MOWAT, D., R. FULKERSON, W. TOSSELL et J. WINCH, 1965 The in vitro digestibility and protein content of leaf and stem portions of forages. *Canadian Journal of Plant Science* **45**: 321-331.
- MOWREY, D. P., et A. G. MATCHES, 1991 Persistence of Sainfoin under Different Grazing Regimes. *Agronomy Journal* **83**: 714-716.
- MUELLER-HARVEY, I., 2001 Analysis of hydrolysable tannins. *Animal Feed Science and Technology* **91**: 3-20.
- MUELLER-HARVEY, I., 2006 Unravelling the conundrum of tannins in animal nutrition and health. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **86**: 2010-2037.
- MUELLER-HARVEY, I., et M. ALLAN, 1992 *Tannins. Their biochemistry and nutritional properties*. JAI Press Ltd, London, UK.

- MUGNAI, C., A. DAL BOSCO, R. CARDINALI, P. REBOLLAR, L. MOSCATI *et al.*, 2014 Effect of pasture availability and genotype on welfare, immune function, performance and meat characteristics of growing rabbits. *World Rabbit Science* **22**: 29-39.
- MURPHY, L., A. K. PATHAK *et al.* I. M. CATTADORI, 2013 A co-infection with two gastrointestinal nematodes alters host immune responses and only partially parasite dynamics. *Parasite Immunology* **35**: 421-432.
- MUSONGONG, G. A., S. N. CHIEJINA, B. B. FAKAE *et al.* M. M. IKEME, 2004 The responses of a tropical breed of domestic rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, to experimental infection with *Trichostrongylus colubriformis*. *Journal of Helminthology* **78**: 249-257.
- MUSONGONG, G. A., *et al.* B. B. FAKAE, 1999 Prevalence of *Eimeria stiedae* infection in outbred domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in Eastern Nigeria. *Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux*: 117-118.
- MYERS, K., *et al.* H. G. BULTS, 1977 Observations on changes in the quality of food eaten by the wild rabbit*. *Australian Journal of Ecology* **2**: 215-229.
- MYERS, K., *et al.* W. POOLE, 1963 A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in confined populations IV. The effects of rabbit grazing on sown pastures. *The Journal of Ecology*: 435-451.
- MYKYTOWYCZ, R., 1962 Epidemiology of coccidiosis (*Eimeria* spp.) in an experimental population of the Australian wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *Parasitology* **52**: 375-395.
- NF ISO 16634-1, 2008 Détermination de la teneur en azote total par combustion selon le principe Dumas et calcul de la teneur en protéines brutes - Partie 1 : graines oléagineuses et aliments des animaux, pp. in *NF ISO 16634-1*, edited by ISO.
- NIEZEN, J., W. CHARLESTON, J. HODGSON, A. MACKAY *et al.* D. LEATHWICK, 1996 Controlling internal parasites in grazing ruminants without recourse to anthelmintics: approaches, experiences and prospects. *International Journal for Parasitology* **26**: 983-992.
- NIEZEN, J. H., W. A. G. CHARLESTON, J. HODGSON, C. M. MILLER, T. S. WAGHORN *et al.*, 1998 Effect of plant species on the larvae of gastrointestinal nematodes which parasitise sheep. *International Journal for Parasitology* **28**: 791-803.
- NORTON, C. C., J. CATCHPOLE *et al.* L. P. JOYNER, 1979 Redescriptions of *Eimeria irrisidua* Kessel & Jankiewicz, 1931 and *E. flavescens* Marotel & Guilhon, 1941 from the domestic rabbit. *Parasitology* **79**: 231-248.
- NOSAL, P., D. KOWALSKA, P. BIELANSKI, J. KOWAL *et al.* S. KORNAS, 2014 Herbal formulations as feed additives in the course of rabbit subclinical coccidiosis. *Annals of parasitology* **60**.
- NOSAL, P., A. PETRYSZAK, B. NOWOSAD *et al.* M. SOBOLEWSKA, 2006 Pasożyty przewodnika pokarmowego królików w badaniach koproskopowych. *Wiad Parazytol* **52**: 327-330.
- OKUMU, P. O., P. K. GATHUMBI, D. N. KARANJA, J. D. MANDE, M. M. WANYOIKE *et al.*, 2014 Prevalence, pathology and risk factors for coccidiosis in domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in selected regions in Kenya. *Veterinary Quarterly* **34**: 205-210.
- OLIVEIRA, U. C., J. S. FRAGA, D. LICOIS, M. PAKANDL *et al.* A. GRUBER, 2011 Development of molecular assays for the identification of the 11 *Eimeria* species of the domestic rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Veterinary Parasitology* **176**: 275-280.
- OPPELT, C., A. STARKLOFF, P. RAUSCH, D. VON HOLST *et al.* H. G. RÖDEL, 2010 Major histocompatibility complex variation and age-specific endoparasite load in subadult European rabbits. *Molecular Ecology* **19**: 4155-4167.
- ORENGO, J., *et al.* T. GIDENNE, 2007 Feeding behaviour and caecotrophy in the young rabbit before weaning: An approach by analysing the digestive contents. *Applied Animal Behaviour Science* **102**: 106-118.
- OSORO, K., L. M. M. FERREIRA, U. GARCÍA, A. MARTÍNEZ *et al.* R. CELAYA, 2016 Forage intake, digestibility and performance of cattle, horses, sheep and goats grazing together on an improved heathland. *Animal Production Science* **57**: 102-109.
- OWEN, D., 1970 Life Cycle of *Eimeria stiedae*. *Nature* **227**: 304-304.
- PAKANDL, M., 2009 Coccidia of rabbit: a review. *Folia Parasitologica* **56**: 153-166.
- PAKANDL, M., F. ČERNÍK *et al.* P. COUDERT, 2003 The rabbit coccidium *Eimeria flavescens* Marotel and Guilhon, 1941: an electron microscopic study of its life cycle. *Parasitology Research* **91**: 304-311.

- PAKANDL, M., et L. HLÁSKOVÁ, 2007 The reproduction of *Eimeria flavescens* and *Eimeria intestinalis* in suckling rabbits. *Parasitology Research* **101**: 1435-1437.
- PAKANDL, M., L. HLÁSKOVÁ, M. POPLŠTEIN, V. CHROMÁ, T. VODIČKA *et al.*, 2008a Dependence of the immune response to coccidiosis on the age of rabbit suckling. *Parasitology Research* **103**: 1265-1271.
- PAKANDL, M., L. HLÁSKOVÁ, M. POPLŠTEIN, M. NEVECERALOVA, T. VODICKA *et al.*, 2008b Immune response to rabbit coccidiosis: a comparison between infections with *Eimeria flavescens* and *E. intestinalis*. *Folia Parasitol* **55**.
- PAKANDL, M., B. SEWALD et F. DROUET-VIARD, 2006 Invasion of the intestinal tract by sporozoites of *Eimeria coecicola* and *Eimeria intestinalis* in naive and immune rabbits. *Parasitology Research* **98**: 310-316.
- PAOLINI, V., I. FOURASTE et H. HOSTE, 2004 In vitro effects of three woody plant and sainfoin extracts on two parasitic stage of three parasitic nematode species. *Parasitology* **129**: 69-77.
- PAOLINI, V., A. FRAYSSINES, F. DE LA FARGE, P. DORCHIES et H. HOSTE, 2003 Effects of condensed tannins on established populations and on incoming larvae of *Trichostrongylus colubriformis* and *Teladorsagia circumcincta* in goats. *Veterinary Research* **34**: 331-339.
- PAPESCHI, C., G. FICHI et S. PERRUCCI, 2013 Oocyst excretion pattern of three intestinal *Eimeria* species in female rabbits. *World Rabbit Science* **21**: 77-83.
- PARTRIDGE, G., P. GARTHWAITE et M. FINDLAY, 1989 Protein and energy retention by growing rabbits offered diets with increasing proportions of fibre. *The Journal of Agricultural Science* **112**: 171-178.
- PASCAL, M., O. LORVELEC, J.-D. VIGNE, P. KEITH et P. CLERGEAU, 2003 Evolution holocène de la faune de Vertébrés de France: invasions et extinctions. Institut National de Recherche Agronomique, Centre National de Recherche Scientifique, Muséum National d' Histoire Naturelle.
- PEDERSEN, S., I. SAEED, K. F. MICHAELSEN, H. FRIIS et K. D. MURRELL, 2002 Impact of protein energy malnutrition on *Trichuris suis* infection in pigs concomitantly infected with *Ascaris suum*. *Parasitology* **124**: 561-568.
- PEEK, H. W., et W. J. M. LANDMAN, 2011 Coccidiosis in poultry: anticoccidial products, vaccines and other prevention strategies. *Veterinary Quarterly* **31**: 143-161.
- PEREZ, J. M., T. GIDENNE, F. LEBAS, I. CAUDRON, P. ARVEUX *et al.*, 1994 Dietary lignins in growing rabbits. 2- Consequences on growth performances and mortality. *Annales de Zootechnie* **43**: 323-332.
- PEYRAUD, J. L., et R. DELAGARDE, 2011 Managing variations in dairy cow nutrient supply under grazing. *animal* **7**: 57-67.
- PHILLIPS, W. M., 1953 The effect of rabbit grazing on a reseeded pasture. *Grass and Forage Science* **8**: 169-182.
- PHOCAS, F., C. BELLOC, J. BIDANEL, L. DELABY, J. DOURMAD *et al.*, 2017 Quels programmes d'amélioration génétique des animaux pour des systèmes d'élevage agro-écologiques? *INRA Prod. Anim* **30**: 31-46.
- POLOZOWSKI, A., 1993 Coccidiosis of rabbits and its control. *Wiad Parazytol* **39**.
- POŁOZOWSKI, A., 1993 [Coccidiosis of rabbits and its control]. *Wiadomosci parazytologiczne* **39**: 13-28.
- PRACHE, S., et J.-L. PEYRAUD, 1997 Préhensibilité de l'herbe pâturée chez les bovins et les ovins. *Productions Animales* 5 (10), 377-390.(1997).
- PROGRAMME H&F CENTRE, 2014 Guide du pâturage. La méthode préconisée pour les éleveurs bovins viande et ovins de la région Centre, pp. 40. Programme Herbe & Fourrages Centre.
- PURVIS, G. M., et M. M. H. SEWELL, 1971 The host-parasite relationship between the domestic rabbit and *Trichostrongylus colubriformis*. *Veterinary Record* **89**: 151-152.
- QUIJADA, J., C. FRYGANAS, H. M. ROPIAK, A. RAMSAY, I. MUELLER-HARVEY *et al.*, 2015 Anthelmintic activities against *Haemonchus contortus* or *Trichostrongylus colubriformis* from small ruminants are influenced by structural features of condensed tannins. *Journal of agricultural and food chemistry* **63**: 6346-6354.

- RENAUX, S., F. DROUET-VIARD, N. K. CHANTELOUP, Y. LE VERN, D. KERBOEUF *et al.*, 2001 Tissues and cells involved in the invasion of the rabbit intestinal tract by sporozoites of *Eimeria coecicola*. *Parasitology Research* **87**: 98-106.
- RENAUX, S., P. QUÉRÉ, D. BUZONI-GATEL, B. SEWALD, Y. LE VERN *et al.*, 2003 Dynamics and responsiveness of T-lymphocytes in secondary lymphoid organs of rabbits developing immunity to *Eimeria intestinalis*. *Veterinary Parasitology* **110**: 181-195.
- RHEE, K.-J., P. SETHUPATHI, A. DRIKS, D. K. LANNING et K. L. KNIGHT, 2004 Role of Commensal Bacteria in Development of Gut-Associated Lymphoid Tissues and Preimmune Antibody Repertoire. *The Journal of Immunology* **172**: 1118-1124.
- RINALDI, L., G. C. COLES, M. P. MAURELLI, V. MUSELLA et G. CRINGOLI, 2011 Calibration and diagnostic accuracy of simple flotation, McMaster and FLOTAC for parasite egg counts in sheep. *Veterinary Parasitology* **177**: 345-352.
- RINALDI, L., T. RUSSO, M. SCHIOPPI, S. PENNACCHIO et G. CRINGOLI, 2007 *Passalurus ambiguus*: new insights into copromicroscopic diagnosis and circadian rhythm of egg excretion. *Parasitol Res* **101**: 557-561.
- ROBBINS, C. T., A. E. HAGERMAN, P. J. AUSTIN, C. MCARTHUR et T. A. HANLEY, 1991 Variation in Mammalian Physiological Responses to a Condensed Tannin and Its Ecological Implications. *Journal of Mammalogy* **72**: 480-486.
- ROBERTS, C. W., F. ROBERTS, R. E. LYONS, M. J. KIRISITS, E. J. MUI *et al.*, 2002 The Shikimate Pathway and Its Branches in Apicomplexan Parasites. *The Journal of Infectious Diseases* **185**: S25-S36.
- RÖDEL, H. G., 2005 Winter feeding behaviour of European rabbits in a temperate zone habitat. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* **70**: 300-306.
- RÖDEL, H. G., et A. STARKLOFF, 2014 Social environment and weather during early life influence gastro-intestinal parasite loads in a group-living mammal. *Oecologia* **176**: 389-398.
- ROGERS, P., C. ARTHUR et R. SORIGUER, 1994 The rabbit in continental Europe. *The European rabbit: the history and biology of a successful colonizer*. Oxford University Press, Oxford: 22-63.
- ROINSARD, A., 2012 Cadre réglementaire pour l'élevage cunicole biologique, pp. in *Fiches techniques Lapin Bio*.
- ROINSARD, A., L. LAMOTHE, T. GIDENNE, J. CABARET et F. VAN DER HOST, 2013 Etat des lieux des pratiques et des besoins de recherche en élevage cunicole biologique, pp. 155-156 in *Colloque DinABio 2013*. ITAB, Tours (France).
- ROINSARD, A., F. VAN DER HOST, L. LAMOTHE, J. CABARET, S. BOUCHER *et al.*, 2016 Lapin Bio : développer une production cunicole durable en agriculture biologique. *Innovations Agronomiques* **49**: 231-245.
- ROWLEY, I., 1963 Bait material for poisoning rabbits. II. A field study of the acceptance of carrots and oats by wild populations. *CSIRO Wildlife Research* **8**: 62-77.
- ROY, D., 2014 Le lapin Bio. Une production trop méconnue, pp. 22-23 in *Symbiose*.
- RYLEY, J. F., et T. R. ROBINSON, 1976 Life cycle studies with *Eimeria magna* Pérard, 1925. *Zeitschrift für Parasitenkunde* **50**: 257-275.
- SANDERS, P., A. BOUSQUET-MELOU, C. CHAUVIN et P.-L. TOUTAIN, 2011 Utilisation des antibiotiques en élevage et enjeux de santé publique. *INRA Productions Animales* **24**: 199-204.
- SANTAMARIA-COLONIA, N., J. F. TORRES ACOSTA et R. RODRIGUEZ-VIVAS, 1995 Efecto del peso al destete sobre el parasitismo gastrointestinal de cabritos en clima tropical. *Rev. Bioméd* **6**: 143-150.
- SARATSI, A., A. JOACHIM, S. ALEXANDROS et S. SOTIRAKI, 2011 Lamb coccidiosis dynamics in different dairy production systems. *Veterinary Parasitology* **181**: 131-138.
- SARATSI, A., I. REGOS, N. TZANIDAKIS, N. VOUTZOURAKIS, A. STEFANAKIS *et al.*, 2012 In vivo and in vitro efficacy of sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) against *Eimeria* spp in lambs. *Veterinary Parasitology* **188**: 1-9.
- SARATSI, A., N. VOUTZOURAKIS, T. THEODOSIOU, A. STEFANAKIS et S. SOTIRAKI, 2016 The effect of sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) and carob pods (*Ceratonia siliqua*) feeding regimes on the control of lamb coccidiosis. *Parasitology Research* **115**: 2233-2242.

- SAULAI, M., et J. CABARET, 1998 Limited role of lagomorphs (*Oryctolagus cuniculus* and *Lepus capensis*) in the dispersion of parasite nematodes of ruminants. *Veterinary Parasitology* **77**: 301-304.
- SCHLOLAUT, W., R. HUDSON et H. RÖDEL, 2013 Impact of rearing management on health in domestic rabbits: a review. *World Rabbit Science* **21**: 145-159.
- SCHLOLAUT, W., A. WALTER et K. LANGE, 1984 Fattening performance and carcass quality depending of final fattening weight and feedstuff, pp. 321-326 in *3rd World Rabbit Congress*, Rome, Italy.
- SCHNEIDER, A., et C. HUYGHE, 2015 *Les légumineuses pour des systèmes agricoles et alimentaires*. Editions Quae, Versailles, France.
- SCHOEB, T. R., S. C. CARTNER, R. A. BAKER, L. W. GERRITY et D. G. BAKER, 2007 Parasites of Rabbits, pp. 451-499 in *Flynn's Parasites of Laboratory Animals*. Blackwell Publishing Ltd.
- SCHOFIELD, P., D. M. MBUGUA et A. N. PELL, 2001 Analysis of condensed tannins: a review. *Animal Feed Science and Technology* **91**: 21-40.
- SCHWARTZ, G., S. ENOMOTO, C. VALIQUETTE et J. P. LUND, 1989 Mastication in the rabbit: a description of movement and muscle activity. *Journal of Neurophysiology* **62**: 273-287.
- SELTMANN, M. W., T. RUF et H. G. RÖDEL, 2009 Effects of body mass and huddling on resting metabolic rates of post-weaned European rabbits under different simulated weather conditions. *Functional Ecology* **23**: 1070-1080.
- SEÓ, H. L. S., L. C. PINHEIRO MACHADO FILHO, L. A. HONORATO, B. F. DA SILVA, A. F. T. DO AMARANTE *et al.*, 2015 The Effect of Gastrointestinal Nematode Infection Level on Grazing Distance from Dung. *PLOS ONE* **10**: e0126340.
- SHIPLEY, L. A., 1999 Grazers and browsers: how digestive morphology affects diet selection. *Grazing Behaviour of Livestock and Wildlife*. Idaho Forest, Wildlife and Range Expeditions Station Bulletin, University of Idaho, Moscow: 20-27.
- SHORT, J., 1985 The functional response of kangaroos, sheep and rabbits in an arid grazing system. *Journal of Applied Ecology* **22**: 435-447.
- SMITH, A. H., J. A. IMLAY et R. I. MACKIE, 2003 Increasing the Oxidative Stress Response Allows *Escherichia coli* To Overcome Inhibitory Effects of Condensed Tannins. *Applied and Environmental Microbiology* **69**: 3406-3411.
- SNIPES, R., et H. SNIPES, 1997 Quantitative investigation of the intestines in eight species of domestic animals. *Zeitschrift fuer Saeugetierkunde (Germany)* **62**: 359-371.
- SOMERS, N., B. D'HAESE, B. BOSSUYT, L. LENS et M. HOFFMANN, 2008 Food quality affects diet preference of rabbits: experimental evidence. *Belgian Journal of Zoology* **138**: 170-176.
- SOMERS, N., T. MILOTIĆ et M. HOFFMANN, 2012 The impact of sward height, forage quality and competitive conditions on foraging behaviour of free-ranging rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Belgian Journal of Zoology* **142**.
- SOMMERVILLE, R. I., 1963 Distribution of Some Parasitic Nematodes in the Alimentary Tract of Sheep, Cattle, and Rabbits. *The Journal of Parasitology* **49**: 593-599.
- SPONHEIMER, M., T. ROBINSON, B. ROEDER, J. HAMMER, L. AYLIFFE *et al.*, 2003 Digestion and passage rates of grass hays by llamas, alpacas, goats, rabbits, and horses. *Small Ruminant Research* **48**: 149-154.
- STEAR, M. J., S. C. BISHOP, B. A. MALLARD et H. RAADSMA, 2001 The sustainability, feasibility and desirability of breeding livestock for disease resistance. *Research in Veterinary Science* **71**: 1-7.
- STEAR, M. J., M. DOLIGALSKA et K. DONSKOW-SCHMELTER, 2007 Alternatives to anthelmintics for the control of nematodes in livestock. *Parasitology* **134**: 139-151.
- STEPHAN, E., 1980 The influence of environmental temperatures on meat rabbits of different breeds. *Commercial Rabbit* **8**: 12-15.
- SWEENEY, T., J. P. HANRAHAN, M. T. RYAN et B. GOOD, 2016 Immunogenomics of gastrointestinal nematode infection in ruminants – breeding for resistance to produce food sustainably and safely. *Parasite Immunology* **38**: 569-586.
- SZKUCIK, K., R. PYZ-LUKASIK, K. O. SZCZEPANIAK et W. PASZKIEWICZ, 2014 Occurrence of gastrointestinal parasites in slaughter rabbits. *Parasitol Research* **113**: 59-64.

- TAI, M. H. H., R. O'HANDLEY, F. HEMMATZADEH, D. J. JENKINS et P. STOTT, 2013 Ovine nematodes in wild lagomorphs in Australia and first record of *Trichostrongylus rugatus* in free living lagomorphs. *Veterinary Parasitology* **197**: 370-373.
- TERRILL, T. H., J. A. MOSJIDIS, D. A. MOORE, S. A. SHAIK, J. E. MILLER *et al.*, 2007 Effect of pelleting on efficacy of sericea lespedeza hay as a natural dewormer in goats. *Veterinary Parasitology* **146**: 117-122.
- THAMSBORG, S. M., R. J. JØRGENSEN, P. J. WALLER et P. NANSEN, 1996 The influence of stocking rate on gastrointestinal nematode infections of sheep over a 2-year grazing period. *Veterinary Parasitology* **67**: 207-224.
- THEODORIDOU, K., J. AUFRÈRE, D. ANDUEZA, A. LE MORVAN, F. PICARD *et al.*, 2011 Effect of plant development during first and second growth cycle on chemical composition, condensed tannins and nutritive value of three sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) varieties and lucerne. *Grass and Forage Science* **66**: 402-414.
- THOMPSON, H. V., 1953 The grazing behaviour of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *The British Journal of Animal Behaviour* **1**: 16-19.
- TIZZANI, P., S. CATALANO, L. ROSSI, P. J. DUIGNAN et P. G. MENEGUZ, 2014 Invasive species and their parasites: eastern cottontail rabbit *Sylvilagus floridanus* and *Trichostrongylus affinis* (Graybill, 1924) from Northwestern Italy. *Parasitology Research* **113**: 1301-1303.
- TIZZANI, P., A. MENZANO, S. CATALANO, L. ROSSI et P. G. MENEGUZ, 2011 First report of *Obeliscoides cuniculi* in European brown hare (*Lepus europaeus*). *Parasitology Research* **109**: 963-966.
- TORRES-ACOSTA, J. F. J., C. A. SANDOVAL-CASTRO, H. HOSTE, A. J. AGUILAR-CABALLERO, R. CÁMARA-SARMIENTO *et al.*, 2012 Nutritional manipulation of sheep and goats for the control of gastrointestinal nematodes under hot humid and subhumid tropical conditions. *Small Ruminant Research* **103**: 28-40.
- TOURET, C., 2014 Systèmes de régulation et solidarité pour les filières laitières biologiques. *Économie rurale*: 49-63.
- TREUTTER, D., et W. FEUCHT, 1999 The role of flavan-3-ols and proanthocyanidin in plant defense. *Principles and Practices of Plant Ecology*. CRC Press, Boca Ration, FL: 307-338.
- TUDELA, F., M. LAURENT, H. HOSTE, M. ROUTIER, P. GOMBAULT *et al.*, 2017 Dehydrated pelleted sainfoin for the growing rabbit: first results from intake and growth test, pp. in *EAAP*, Tallinn, Estonia.
- TZAMALOUKAS, O., S. ATHANASIADOU, I. KYRIAZAKIS, F. JACKSON et R. COOP, 2005 The consequences of short-term grazing of bioactive forages on established adult and incoming larvae populations of *Teladorsagia circumcincta* in lambs. *International Journal for Parasitology* **35**: 329-335.
- UICN FRANCE, MNHN, SFPEM et ONCFS, 2009 La liste rouge des espèces menacées en France, pp. in *Chapitre Mammifères de France métropolitaine*, Paris, France.
- VAN DIJK, J., M. D. E. DE LOUW, L. P. A. KALIS et E. R. MORGAN, 2009 Ultraviolet light increases mortality of nematode larvae and can explain patterns of larval availability at pasture. *International Journal for Parasitology* **39**: 1151-1156.
- VAN SOEST, P. J., J. B. ROBERTSON et B. A. LEWIS, 1991 Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and non starch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* **74**: 3583-3597.
- VARGA, I., 1982 Large-scale management systems and parasite populations: coccidia in rabbits. *Vet Parasitol* **11**.
- VENABLES, W. N., et B. D. RIPLEY, 2002 *Modern Applied Statistics with S*. Springer, New York.
- VERCRUYSE, J., et P. DORNY, 1999 Integrated control of nematode infections in cattle: A reality? A need? A future? *International Journal for Parasitology* **29**: 165-175.
- VEREecken, M., A. LAVAZZA, K. DE GUSSEM, M. CHIARI, C. TITTARELLI *et al.*, 2012 Activity of diclazuril against coccidiosis in growing rabbits: experimental and field experiences. *World Rabbit Science* **20**.
- VILLALBA, J. J., M. COSTES-THIRÉ et C. GINANE, 2016 Phytochemicals in animal health: diet selection and trade-offs between costs and benefits. *Proceedings of the Nutrition Society* **76**: 113-121.

- VILLALBA, J. J., et S. Y. LANDAU, 2012 Host behavior, environment and ability to self-medicate. *Small Ruminant Research* **103**: 50-59.
- WANG, Y., T. A. MCALLISTER et S. ACHARYA, 2015 Condensed Tannins in Sainfoin: Composition, Concentration, and Effects on Nutritive and Feeding Value of Sainfoin Forage. *Crop Science* **55**: 13-22.
- WARNER, A., 1981 Rate of passage of digesta through the gut of mammals and birds, pp. 789-820 in *Nutrition Abstracts and Reviews Series*.
- WERNE, S., H. PATTERMANN, A. BIEBER et E. ZELTNER, 2009 Kokzidiostatikafreie Kaninchenhaltung-Zwischen Vision und Realität. *DGS Das Magazin für die Geflügelwirtschaft und Schweineproduktion* **36**: 52-55.
- WHITE, H. E., et D. D. WOLF, 2009 Controlled grazing of Virginia's pastures, pp.
- WILKINSON, M. J., S. BELL, J. MCGOLDRICK et A. E. WILLIAMS, 2001 Unexpected Deaths in Young New Zealand White Rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science* **40**: 49-51.
- WILLIAMS, A. R., C. FRYGANAS, A. RAMSAY, I. MUELLER-HARVEY et S. M. THAMSBORG, 2014 Direct Anthelmintic Effects of Condensed Tannins from Diverse Plant Sources against *Ascaris suum*. *PLOS ONE* **9**: e97053.
- WILLIAMS, O., T. WELLS et D. WELLS, 1974 Grazing management of Woodwalton Fen: seasonal changes in the diet of cattle and rabbits. *Journal of Applied Ecology*: 499-516.
- XICCATO, G., 1999 Feeding and meat quality in rabbits: a review. *World Rabbit Sci* **7**: 75-86.
- XICCATO, G., et A. TROCINO, 2010 Energy and protein metabolism and requirements. *Nutrition of the Rabbit* **2**: 83-118.
- YIN, G., M. U. GORAYA, J. HUANG, X. SUO, Z. HUANG *et al.*, 2016 Survey of coccidial infection of rabbits in Sichuan Province, Southwest China. *SpringerPlus* **5**: 1-4.

ANNEXES

ANNEXE I – EXTRAIT DU CAHIER DES CHARGES CONCERNANT LE MODE DE PRODUCTION
BIOLOGIQUE D'ANIMAUX D'ELEVAGE ET COMPLETANT LES DISPOSITIONS DES REGLEMENTS (CE)
N°834/2007 DU CONSEIL ET (CE) N°889/2008 DE LA COMMISSION

Chapitre 3 – Production de lapins

Les opérateurs concernés par cette espèce sont soumis au règlement (CE) n° 834/2007 du Conseil et du règlement (CE) n° 889/2008 de la Commission. Les dispositions ci-dessous s'ajoutent et complètent les dispositions du règlement (CE) n° 889/2008 et notamment les dispositions du chapitre 2 du titre II, en ce qui concerne les herbivores ou les mammifères.

3.1. Origine des animaux utilisés en agriculture biologique

Lors du choix des races ou des souches, il est tenu compte de la capacité des animaux de s'adapter aux conditions locales, de leur vitalité et de leur résistance aux maladies. La préférence est donnée aux anciennes races régionales et aux souches autochtones. Les lapins de chair destinés à la commercialisation avec référence à l'agriculture biologique doivent être nés et élevés en agriculture biologique.

3.2 . Utilisation d'animaux non biologiques

Les animaux reproducteurs détenus dans l'exploitation avant la période de conversion (ainsi que leurs produits) peuvent être biologiques après la période de conversion prévue au point 3.3.

Des animaux non biologiques peuvent être introduits dans une exploitation à des fins de reproduction, uniquement lorsque les animaux biologiques ne sont pas disponibles en nombre suffisant ou correspondant aux critères recherchés moyennant le respect des conditions suivantes :

- Lorsqu'un cheptel est constitué pour la première fois, les jeunes lapins non biologiques sont élevés selon les règles de la production biologique dès leur sevrage.
- Les mâles et les femelles destinés à la reproduction doivent être âgés de moins de 4 mois. - Lors du renouvellement d'un cheptel reproducteur, les femelles adultes nullipares ne peuvent représenter plus de 10 % par an du cheptel reproducteur (nombre de mères présentes x 10 %).
- Ce pourcentage peut être porté à 40 %, dans les cas particuliers suivants:
 - a) lors d'une extension importante de l'élevage;
 - b) lors d'un changement de race;
 - c) lors d'une nouvelle spécialisation du cheptel;
 - d) lorsque certaines races sont menacées d'abandon conformément à l'annexe IV du règlement (CE) n° 1974/2006 de la Commission¹, auquel cas les animaux de ces races ne doivent pas nécessairement être nullipares.

3.3 . Conversion des animaux

Toute introduction d'animaux mâles et femelles d'origine non biologique entraîne pour ces animaux une période de conversion d'une durée minimale de trois mois, durant laquelle les règles du présent cahier des charges sont respectées.

La mixité de lapins biologiques et de lapins non biologiques dans une exploitation d'élevage n'est pas possible. Néanmoins, il est possible de maintenir des lots non biologiques en début de conversion de

¹ JO L 368 du 23.12.2006, p. 15.

l'élevage à condition que cela n'excède pas la rotation d'une bande. **3.4 . Bâtiments et pratiques d'élevage**

a) *Conditions de logement* :

Sont autorisés :

- les élevages en enclos mobiles sur prairies ;
- les élevages sur parcours végétalisés, clôturés ;
- les élevages en semi plein air, c'est-à-dire avec aires d'exercice extérieures non végétalisées qui peuvent être partiellement couvertes, et ouvertes sur au moins trois côtés.

b) *Bâtiments d'élevage* : les conditions de logement des lapins répondent aux dispositions de l'article 10 du règlement (CE) n° 889/2008. Le sol de l'aire d'exercice extérieure peut être rendue étanche (béton). L'élevage sur sol grillagé, dans des cases à plancher en caillebotis, dans des clapiers ou toute autre forme de logement sans litière est interdit. La paille de la litière doit être issue de l'agriculture biologique. Dans le cas d'utilisation de litière de copeaux de bois ceux ci doivent être non traités.

c) *Nettoyage et Vide sanitaire* : Pour des raisons sanitaires, les bâtiments doivent être vidés de tout animal entre chaque bande de lapins. Pendant cette période, le bâtiment et ses équipements doivent être nettoyés et désinfectés. Pour les élevages sur parcours, à la fin de chaque cycle d'élevage d'un groupe de lapins, les parcours doivent rester vides pour permettre la repousse de la végétation et pour des raisons sanitaires. La durée du vide sanitaire dans les bâtiments et des aires d'exercice est de 14 jours minimum après la fin du nettoyage et de la désinfection, elle est de 2 mois minimum pour les parcours. Seuls les produits énumérés à l'annexe VII partie 1 du règlement (CE) n° 889/2008 peuvent être utilisés pour le nettoyage et la désinfection des bâtiments et installations d'élevage et des ustensiles.

d) *Conversion des parcours* : En cas d'élevage des lapins en plein air sur parcours, celui-ci doit être recouvert de végétation et partiellement ombragé, certifié au moins en deuxième année de conversion vers l'agriculture biologique au moment de l'installation des premiers lapins.

En cas de réduction de la période de conversion du parcours décidée par l'autorité compétente, conformément à l'article 36 du règlement (CE) n° 889/2008, l'entrée des lapins sur ce parcours ne peut se faire qu'après six mois au minimum de conduite du parcours selon le mode de production biologique.

e) *Accès aux espaces extérieurs* : les lapins doivent avoir accès à l'aire d'exercice extérieure ou au parcours herbeux dès que les conditions climatiques, le stade physiologique ou l'état du sol le permettent.

f) *Densités de peuplement* : La densité de peuplement totale est telle qu'elle n'entraîne pas de dépassement de la limite de 170 kg d'azote par an et par hectare de terres agricoles :

Type d'animaux	Nombre maximal/an/ha équivalent à 170 kg d'N
Lapines reproductrices	100
Lapereaux sevrés	625

g) *Superficies minimales intérieures et extérieures et autres caractéristiques des bâtiments :*

Type d'animaux	A l'intérieur (superficie nette dont disposent les animaux)		A l'extérieur (m2 de superficie disponible en rotation/tête)
	M2/tête	nids	
Mères lapines et leur portée	0,4	Réservés aux lapereaux	2 ,4 en enclos mobiles (*) 5 en parcours 2 en aire d'exercice bétonnée
Mâles et lapines gestantes	0,3	-	2 en enclos mobiles (*) 4 en parcours 2 en aire d'exercice bétonnée
Lapins en engraissement	0,15	-	0 ,4 en enclos mobiles (*) 5 en parcours 2 en aire d'exercice bétonnée

(*) : Les enclos mobiles doivent être déplacés tous les jours.

3.5. Gestion des animaux :

a) *Gestion des reproducteurs*

L'âge minimum des reproducteurs à la première saillie est de 16 semaines. Le nombre de portées par femelle ne doit pas dépasser 6 par an. b) *Transport et abattage*

La distance et le temps de transport sont limités au maximum ; le choix de l'éleveur se porte sur les abattoirs les plus proches et le transport s'effectue sans halte ; l'embarquement et le débarquement des animaux se font sans brutalité ; les moyens appropriés sont mis en œuvre pour éviter que les animaux soient exposés à des températures extrêmes aussi bien qu'à de brusques variations de température.

L'abattage doit avoir lieu dans la journée de l'enlèvement sur l'exploitation.

L'amenée des locaux d'attente au piège d'abattage est effectuée en prenant toutes les précautions nécessaires, avec fermeté mais sans brutalité. L'éleveur veille à obtenir un planning d'abattage de la part de l'abatteur afin que les animaux suivent un circuit dit "sourde et aveugle", de façon qu'ils ne puissent entendre d'éventuels cris de détresse ni voir ou sentir du sang.

c) *Identification*

Les reproducteurs sont identifiés individuellement à l'aide d'une marque inviolable et pérenne, les lapereaux sont marqués par portée (une marque différente par lapine et par portée) à l'aide d'une technique non traumatisante.

d) *Age d'abattage*

L'âge d'abattage minimum des lapins destinés à la consommation est de 100 jours. e) *Taille des élevages*

Le nombre de mères est limité à 200 par site et 400 par unité de production.

3.6. Alimentation des lapins

Les lapins sont nourris avec des aliments biologiques répondant à leurs besoins nutritifs aux différents stades de leur développement.

Les lapereaux doivent au départ être nourris au lait de préférence maternel ou naturel pendant une période minimale de trois semaines.

L'alimentation des adultes et des jeunes après sevrage doit être basée sur une utilisation maximale des fourrages soit en pâturage direct soit par affouragement en vert ou en sec.

Une proportion d'un minimum de 50 % de la matière sèche de la ration est constituée par des aliments produits sur l'exploitation elle même.

Au moins 60 % de la matière sèche composant la ration journalière doit provenir de fourrages grossiers de préférence frais, séchés ou déshydratés.

L'incorporation dans la ration alimentaire d'aliments en conversion est autorisée dans les conditions prévues à l'article 21 du règlement (CE) n° 889/2008 modifié.

Les additifs pour l'alimentation animale, certains produits utilisés dans l'alimentation animales et les auxiliaires technologiques peuvent être utilisés dans le cadre de la production biologique uniquement s'ils figurent à l'annexe VI du règlement (CE) n° 889/2008 modifié et que les restrictions qui y sont prévues sont respectées.

3.7. Prophylaxie et traitements vétérinaires

Les dispositions relatives à la prophylaxie et aux traitements vétérinaires des articles 23 et 24 du règlement (CE) n° 889/2008 modifié s'appliquent.

Si un reproducteur reçoit au cours d'une période de 12 mois plus de trois traitements à base de médicaments vétérinaires allopathiques chimique de synthèse ou d'antibiotiques, le reproducteur doit être soumis à une période de conversion de trois mois.

Si un lapereau destiné à la consommation reçoit plus d'un traitement à base de médicaments vétérinaires allopathiques chimiques de synthèse ou d'antibiotiques, l'animal est déclassé et exclu des circuits de l'agriculture biologique.

Aucun traitement ne peut être pratiqué sur un lapereau destiné à la consommation à moins de 30 jours de l'abattage.

ANNEXE II – PROTOCOLE COPROSCOPIE McMASTER MODIFIÉ (D'APRES PROTOCOLE IHAP-ENVT), ADAPTE AU SUIVI PARASITAIRE DES LAPINS

Principe :

La technique de coproscopie est une analyse microscopique d'une suspension d'un liquide de flottaison de densité élevée et de fèces. Ce liquide permet de faire remonter les œufs des nématodes et les oocystes des coccidies à la surface et donc de les distinguer des débris végétaux à la lecture des lames.

Prélèvements :

Prélever les fèces (environ 5 à 7g), sur la zone pâturée la veille, après déplacement de la cage-mobile. Veiller à ne prendre que les fèces les plus **fraîches et à différents endroits de la zone**. Les échantillons sont conservés à **+4°C**, 2 jours maximum pour les nématodes, plusieurs semaines pour les coccidies.

Préparation de la suspension :

Le liquide de flottaison est préparé à l'aide d'une solution de NaCl de densité 1,2 (360g/L de gros sel commercial). Placer **4g de fèces** (à 0.1g près) dans une passoire à thé, elle-même installée dans un mortier. Remplir une éprouvette graduée à raison de 14 ml pour 1g de fèces, soit **56mL pour 4g**. Arroser les fèces avec une fraction de la solution salée, puis écraser les crottes à l'aide du pilon. Une fois **l'ensemble des crottes défaites**, le reste de la solution peut être ajouté. Retirer la passoire à thé après avoir essoré son contenu à l'aide du pilon.

Chargement de la lame de McMaster :

Humidifier la lame de McMaster à l'eau chaude puis la sécher. A l'aide d'une pipette Pasteur raccourcie, **ré homogénéiser le filtrat dans le mortier** (3 chargements/déchargements), puis prélever de la suspension ainsi obtenue. **Charger les 2 chambres de la lame de McMaster, en prenant soin de ne pas laisser de bulles apparaître** (veiller à ne pas relâcher la pression dans la pipette pour cela) ce qui pourrait gêner la lecture.

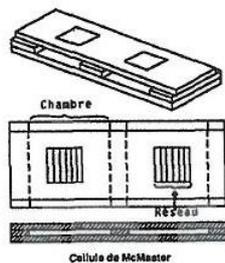
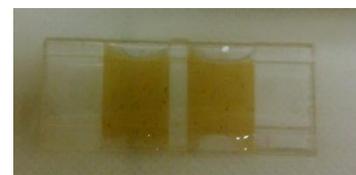


Schéma d'une lame de Mac Master. (D'après Chartier et al., 2001)



Lame de McMaster remplie

Lecture des lames :

Après le chargement de la lame, **attendre 1 à 2 minutes** que les œufs et oocystes remontent à la surface. La lecture s'effectue au microscope aux grossissements x10 ou x4. Les œufs et oocystes sont **comptés dans les 2 réseaux quadrillés**, et leur nombre est obtenu **en multipliant cette valeur par 50** (facteur multiplicateur calculé selon le volume de la chambre et la dilution des fèces). Si le niveau d'infestation est faible, la lecture se fait sur l'ensemble de la lame, et le coefficient multiplicateur est alors de 15. Après la lecture, **rincer les lames de McMaster à l'eau chaude**, et à la fin de la journée, nettoyer les lames à l'eau chaude savonneuse. **Le liquide de suspension est conservé dans un flacon légèrement opaque de 250mL non fermé à température ambiante (ne pas dépasser 26°C), pendant 2 à 3 jours**, afin de procéder ultérieurement à l'identification des coccidies. Mélanger régulièrement.

Mise en place pour l'identification des coccidies :

Remplir complètement un petit flacon (contenance 25mL, et d'un diamètre équivalent à la diagonale d'une lamelle), **en formant un ménisque bombé**. Placer une lamelle à la surface. **Attendre 20 min minimum**, puis reprendre la lamelle et la placer sur une lame. Attendre 1 à 2 min, et lire au microscope aux grossissements x10 et x40. **Attention la lamelle peut sécher rapidement.**

Après lecture, veiller à nettoyer le microscope pour éviter la dégradation par le sel.

ANNEXE III - GUIDE POUR L'IDENTIFICATION DES NEMATODES
GASTRO-INTESTINAUX DU LAPIN



BILAN PARASITAIRE - LAPINS

I-NÉMATODES GASTRO- INTESTINAUX

Annexes

Graphidium strigosum

❖ Localisation : ESTOMAC

❖ PROBA +

❖ Genre : *Graphidium* (Diffère des *Nematodirus* par ses spicules à extrémité terminale ramifiée en pinceau / Caractérisé par grand dypt spicules, dont extrémité postérieure est divisée en plusieurs pointes [A])

❖ (Taille adulte) 8-20 mm sur 130-220 µm [1,A],

❖ Females :

❖ 11-20 mm [H]

❖ Vulva located 1.1-3.3 mm from the end of the tail

❖ Males :

❖ 8-16 mm [H]

❖ Bursa : prominent [H]

❖ Gros spicule de 1-2,5mm de longueur [A,H]

❖ Coloration rouge (Hématophage) [A,H]

OEUFs :

- 100-105*50-58 µm [A]
- 95*50 µm [D]
- 98-106*50-58 µm [H, I]



FIG. 215. — *Graphidium strigosum*, extrémité postérieure du mâle (x 40) (d'après A. BASTIEN).

DAI	Stage	Number of larvae	Sex	Total body length	Maximum width
1	L3	11	?	62.9±5.5	22±3
4	L3	3	?	68.5±8.2	37±6
5	L3	4	?	90.9±3.3	45±12
6	L3	1	?	1.210	45
7	L3	4	?	1.821±141	53±10
8	(L4)	10	M	1.994±122	64±5
		10	F	2.750±261	68±6
14	L4	10	M	5.114±524	123±24
		10	F	5.627±436	152±28
20	(Im) , Im	10	M	5.646±299	177±19
		10	F	6.919±425	221±16
36	Ad	10	M	10.517±685	280±22
		10	F	12.358±1.039	344±32

Measurements (µm) of parasitic stages of *G. strigosum* (Dujardin, 1845) during the prepatent period from experimentally infected rabbits (Mean of measurements ± SD). (L4) larva 4 enstashed in L4 cuticle, (Im) immature worm enstashed in L4 cuticle, Ad adult worm, F female, M male, DAI day after infection
J. Massoni, J. Cassone, M-C. Durette-Desset, F. Audebert (2011). Development of *Graphidium strigosum* (Nematoda, Haemonchidae) in its natural host, the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) and comparison with several Haemonchidae parasites of ruminants. In Parasitol Res (2011) 109:25-36.

Obeliscoides cuniculi

❖ Localisation :
ESTOMAC

❖ PROBA -

❖ Females :

- ❖ 15 - 18 mm long [C,D,H,I], 13,6-20,6*0,3-0,5 mm [**, 10-15 mm [G]*546 µm [G,H,I]
- ❖ Pointed tail [G]
- ❖ Vulva located in posterior segment of the body

❖ Males :

- ❖ 10 - 15 mm [C,D,H], 9,6-11,7*0,2-0,5mm **, 10-15 mm * 230 µm [G,H,I]
- ❖ Spicules brown, 0,44 - 0,47 mm long [C], 567±29µm **

❖ Coloration rosâtre [D, O.c.m., **,G]

OEUFS :

- 76-86 x 44-45 µm [C]
- 75-91*42-53 µm [G,H]
- O.c.c. 83*47 µm [D]
- O.c.m. 96*46 µm [D]
- Thin shelled [5,G,H,I]

[H]

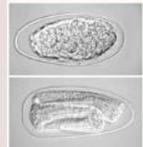


Fig. 15.18. Obeliscooides cuniculi ova (obovate, broad flange, smooth). 1. Obeliscooides cuniculi ova (obovate, broad flange, smooth). 2. Obeliscooides cuniculi ova (obovate, broad flange, smooth).

[G]

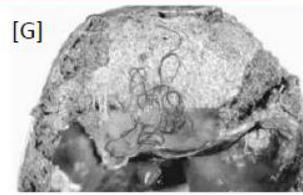


Fig. 15.21. Obeliscooides cuniculi adults in the stomach of a woodchuck (*Capus americanus*). Courtesy of L. Meunier, Maurice Lamontagne Institute, Québec, Canada.

[I]

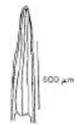
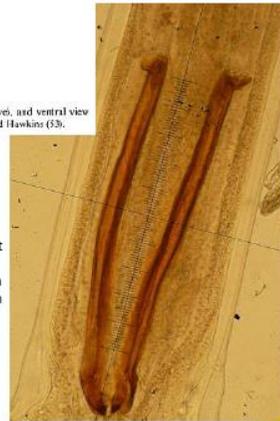


Fig. 1. Obeliscooides cuniculi, anterior end (above), and ventral view of posterior end of male (below). After Morgan and Hawkins (53).

** Male of *Obeliscooides cuniculi*: spicules detail (x250)
Tizzani P. et al. (2011). First report of *Obeliscooides cuniculi* in European brown hare (*Lepus europaeus*). In Parasitol Res (2011) 109:963-966



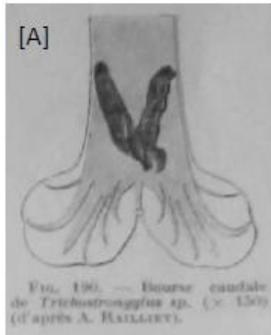
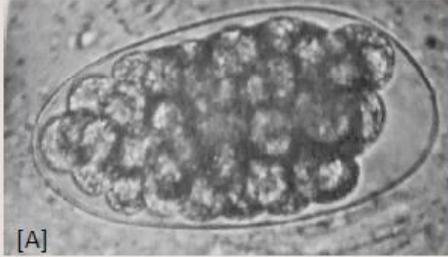
[H]



Fig. 15.19. Bursa of male *Obeliscooides cuniculi*. Courtesy of L. Meunier, Maurice Lamontagne Institute, Québec, Canada.

OEUFs [A]:

- Pôles nettement inégaux
- 60-80*30-45 µm
- Morula n'emplissant pas tous le volume de la coque



Genre *Trichostrongylus*

- ◆ 3-8mm * 110-120 µm [A]
- ◆ Teinte rosée ou légèrement brunâtre (à l'état frais) [A]
- ◆ Queue femelle pointue ou obtuse selon espèce [A]
- ◆ Pas de renflement céphalique, ni capsule buccale [A]
- ◆ Bourse caudale : 2 grands lobes latéraux + 1 lobe dorsal mal délimité ; côte ventro-latérale + côtes latérales + côte externe-dorsale accolées en un seul faisceau, tandis que côte ventro-ventrale isolée [A]
- ◆ Spicules : courts et épais, souvent tordus et parfois très tourmentés [A]

Trichostrongylus axei

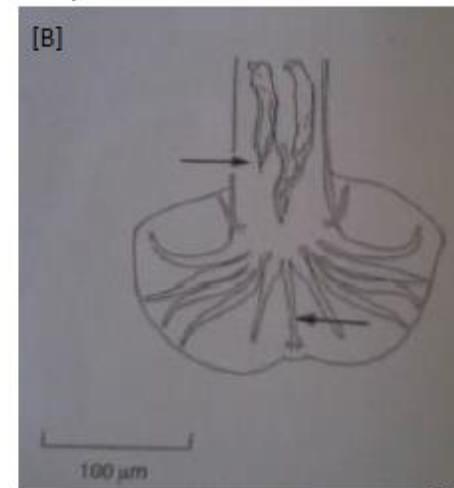
◆ Localisation : ESTOMAC / IG

◆ PROBA

- ◆ 3-8mm * 60-90µm [A],
- ◆ Femelle : 4,6-5,5mm [B]
- ◆ Mâle :
 - ◆ 3,4-4,4*0,05-0,06 mm (+ petit du genre Tricho) [B];
 - ◆ Spicules : inégaux (85-90 et 110-150µm), portant vers le milieu de leur bord interne une courte branche accessoire effilée [A]
 - ◆ Gubernaculum allongé, en forme de bicorné, 50-60µm [A]

OEUFs :

- Semblables à ceux du genre
- 80 µm



Annexes

Trichostrongylus retortaeformis

❖ Localisation : IG / Estomac

❖ PROBA +

❖ 5-7mm*60-90µm [A],

❖ Femelles : 9,6-10,4 mm [D,H] * Ø 104-112 µm [H]

❖ Males :

❖ 6,8-8,4mm [D,H] * Ø 127-160 µm [H]

❖ Spicules : égaux, 100-110µm [1,A], 145-172 µm [H], épais et tourmentés [A], coloration très foncée [A]

OEUFS :

- 87*33 µm [D]
- 75-80*40-45 µm [A]
- 86-87*41-46 µm [H]

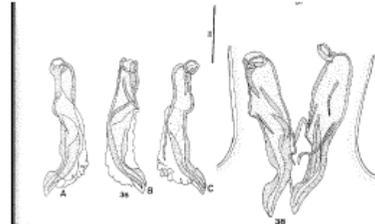
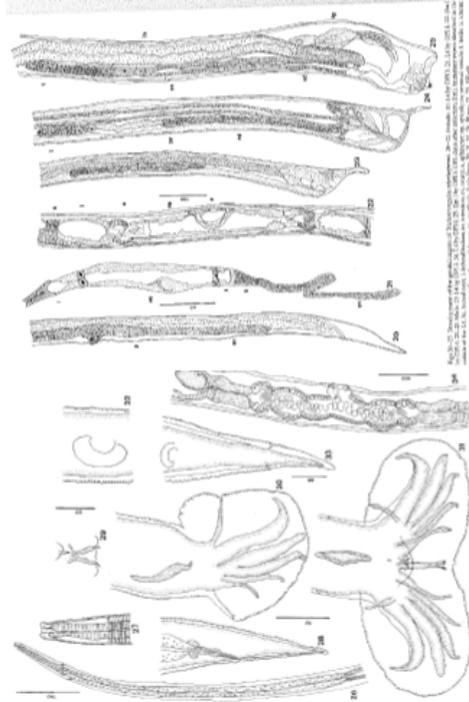


Fig. 29-34. Adults of *Trichostrongylus retortaeformis*. 29, Male, anterior extremity; 30, Male, head, dorsal view; 31, Male, head, dorsal view of esophageal region; 32, Female, dorsal view; 33, Female, dorsal view of esophageal region; 34, Female, dorsal view of esophageal region. 35-37, Spicules of *Trichostrongylus retortaeformis*. 35, Male, dorsal view; 36, Male, dorsal view; 37, Female, dorsal view.

Figures - F. Audebert, J. Cassone, H. Hoste and M.C. Durette-Desset (2000). Morphogenesis and distribution of *Trichostrongylus retortaeformis* in the intestine of the rabbit. In *Journal of Helminthology* (2000) 74, 95-107.

Trichostrongylus colubriformis

❖ Localisation : IG

❖ PROBA

❖ 4-7mm*70-90µm [A]

❖ Femelles : 5-6mm [B]

❖ Males :

❖ 4-6mm [B]

❖ Spicules : égaux, courts, 135-140µm, très incurvés et montrant au dessus de leur pointe une saillie très nette [A], jaune-brun [B]

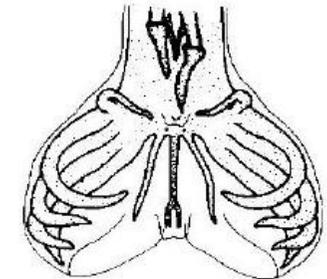
OEUFS :

- 80-85 µm [A]

[F]

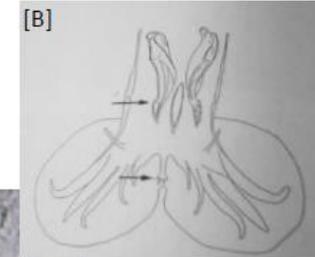


25µ



25µ

[B]



[A]



[B]



Fig. 191. — *Trichostrongylus colubriformis*: extrémité caudale du mâle et spicules (vs ventrale - 42X) (original).

Trichostrongylus calcaratus

❖ Localisation : IG / Colon

❖ PROBA -

❖ Vers fins, avec petite partie antérieure [D]

❖ Femelles :

- ❖ 5,8-7mm * Ø 90-120 µm [I],
- ❖ Vulve près pointe de la queue [D]

❖ Males :

- ❖ 4,7-6,6 mm * 100-130 µm [I]
- ❖ Spicules : 2 petits égaux [5,D,I], 170-190 µm [I]

OEUFS :

- 80-90 µm [D]
- 60-70 * 30-36 µm [I]
- En général, déjà segmenté lors de la ponte [D]
- Sphérique [I]
- Paroi fine [I]

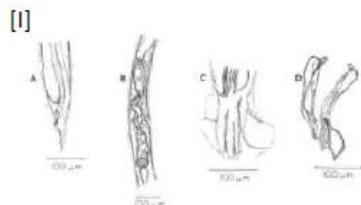
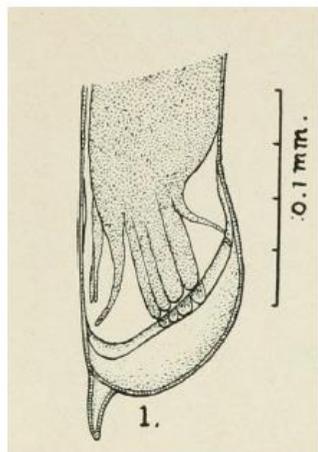


Fig. 2. *Trichostrongylus calcaratus*. (A) posterior extremity of female, (B) female in region of vulva, (C) bursa of male, and (D) spicules and gubernaculum. After Hall (44).



Trichostrongylus affinis

❖ Localisation : Colon

❖ PROBA -

❖ Femelles :

- ❖ Fin arrondie (antérieure) **
- ❖ 8.7-9.25mm * 106-177µm (16µm depuis fin proximale) [H,**]
- ❖ Vulve 1.6-1.7mm à de la fin [H,**]

❖ Males:

- ❖ 5-7.5 mm, ø 123µ[H,21],
- ❖ Spicules :
 - ❖ 131-156 * 29 µm [H]
 - ❖ Inégaux en longueur, petits, incurvés**

OEUFS :

- 57-66 * 33-40 µm [H]



Fig. 1 Gubernaculum and spicules of *Trichostrongylus affinis*

** Tizzani et al (2014). Invasive species and their parasite: eastern cottontail rabbit *Sylvilagus floridanus* and *Trichostrongylus affinis* (Graybill, 1924) from Northwestern Italy. In *Parasitol Res* (2014) 113:1301-1305

Trichostrongylus ransomi

❖ Localisation : IG

❖ PROBA --

❖ Femelles : 3-3.5mm [H]

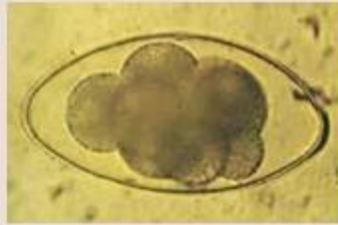
❖ Males: 2.25-3 mm [H]

OEUFS :

- 60-70 * 30-36 µm [H]

OEUFs [A]:

- De grande dimension > 130µm
- Ne renfermant que de 6 à 8 blastomères au moment de la ponte



Nematodirus sp.
Parasitologia Veterinaria - UAB

Genre *Nematodirus* [A]

- ◆ 10-30mm*150-500µm
- ◆ Grand développement lobes latéraux de la bourse caudale, qui portent sur la face interne des bosselures cuticulaires, tandis que le lobe dorsal peu développé est divisé en 2 parties, ± confondues avec le lobe latéral correspondant
- ◆ Grand développement est aspect filiforme des spicules, qui sont accolés l'un à l'autre sur ± grande partie de leur longueur par une membrane dont l'extrémité est souvent caractéristique
- ◆ Absence de gubernaculum
- ◆ Femelles : 2 tubes génitaux fonctionnels, situation postérieure de la vulve, queue courte tronquée et pourvue d'une petite pointe terminale

11

Trichuris leporis *Trichuris sylvilagus*

◆ Localisation : Caecum / Colon

◆ PROBA

◆ **Attention :** Confusion dans description de ces 2 espèces [H]. Données soulignées concernant *T. leporis* spécialement.

◆ Femelles :

- ◆ 17,4-20,9 mm [G,H]
- ◆ 32 mm, Ø 1mm

◆ Mâles :

- ◆ 19-21 mm [G,H],
- ◆ 29-32 mm, Ø 430 µm [I]
- ◆ Spicules : 3 mm [I], Pour Tiner 1,6-3,2 mm, mais pour Kutzer 6-8mm ; *T. sylvilagus* : 6-8 mm pour Tiner.

OEUFs :

- 60-65*29 µm [G,H]
- 56 µm [I]
- Bipolar plugs

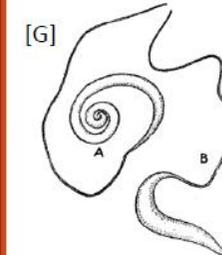


FIGURE 15.16 *Trichuris leporis* from James Walker (1962, revised 2001). Original: A is female and B is male. Used with permission of the University of North Texas (Aiken, Digital Collection).



Fig. 8. *Trichuris leporis*. (A) region of female showing pocketing in vagina. (B) posterior extremity of male showing sheath and episcle, (C) anterior extremity of body showing cuticular plaques, and (D) egg. After Hall (44).

Genre *Trichuris*

- ◆ Adult : 3-8 cm
- ◆ Whitish to yellow color
- ◆ Characteristic shape = whip : posterior end is rather thick (Ø 6 cm = « handle »), anterior part longer and much thinner (Ø 0,5 mm = « whip »)
- ◆ Covered with a cuticule flexible but rather tough
- ◆ No external sign of segmentation
- ◆ Mâle : only 1 chitinous spicule

OEUFs :

- Brownish-yellowish
- 40*70µm,
- Barrel-like shape, typical plugs on both poles
- Thick membrane



P. Junquera. Parasitipedia.net Consulté en septembre 2015.
http://parasitipedia.net/index.php?option=com_content&view=article&id=2601&Itemid=2883

Passalurus ambiguus (Oxyurus ambigua)

❖ Localisation [D,H,I]:

- ❖ Adulte : Caecum / Colon
- ❖ Immatures : IG

❖ PROBA +

- ❖ 0,5-1 cm [G]

❖ Femelles :

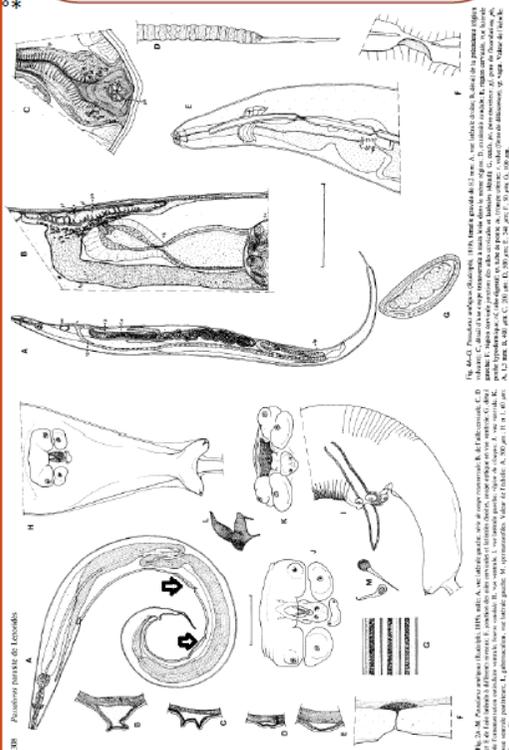
- ❖ 8-10 mm * 500-600 µm [A]
- ❖ 5,3-11 mm * Ø 410-550 µm [D]
- ❖ 6,6 mm * 500 µm [I]
- ❖ Jeune inséminée : corps 6,5mm * 330 µm, queue 1,6mm, pointe caudale 210 µm **
- ❖ Gravide : corps 8,2 mm * 550 µm, queue 2,2 mm, pointe caudale 350 µm **
- ❖ En ponte : corps 11 mm * 650 µm, queue 4,7 mm, pointe caudale 1,9 mm **
- ❖ Queue longue et fine [A]
- ❖ Ornementation annulaire de la queue qui s'accroît avec le vieillissement **

❖ Mâles :

- ❖ 4-5 mm*240-280 µm [A]
- ❖ 3,8-5 mm * 200-460 µm [H]
- ❖ 4,1 mm * Ø 300µm [I]
- ❖ Corps 4,5mm * 150µm, queue 500 µm, pointe caudale 300 µm **
- ❖ Ornementation ventrale de la cuticule, renforcée au niveau de 2 mamelons **
- ❖ Spicule : incurvé, 90-110 µm [A] 130 µm [I], 125 µm ** 1 single curved [H,I]

OEUFS :

- ❖ Ovoïdes mais nettement asymétriques [A], une bordure aplatie [A,D], une très bombée [A]
- ❖ Elongated [G,H], flattened on one side [G,H,I]
- ❖ Morula dense au moment de la ponte [A]
- ❖ 95-100*45 µm [A]
- ❖ 100*43 µm [D,I]
- ❖ 93-105 * 43 µm [G,H]
- ❖ 80-110 * 40-50 µm **



Passalurus nonanulatus

❖ Localisation [D,H,I]:

- ❖ Adulte : Caecum / Colon
- ❖ Immatures : IG

❖ PROBA -

❖ Femelles :

- ❖ Gravide, corps 8mm * 500 µm, queue 1450 µm, pointe caudale 280 µm **
- ❖ Absence d'anneaux cuticulaires sur la queue de la femelle mûre **

❖ Mâles :

- ❖ Corps 4,1 mm* 250 µm, queue 400 µm, pointe caudale 200 µm **
- ❖ Ornementation ventrale sans mamelon **
- ❖ Spicule 105 µm **

OEUFS :

- ❖ 85-170*30-70 **

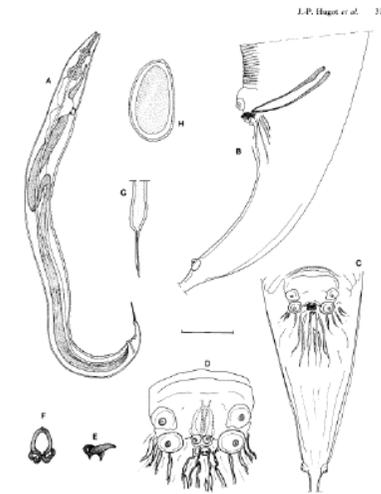


Fig. 64-67. *Passalurus nonanulatus* Barker, 1955, mâle. A, vue latérale; B, queue caudale; C, vue latérale; D, détail de la cuticulette adhésive; E, vue latérale; F, vue ventrale; G, queue caudale; H, queue de la femelle; I, 300 µm; J, C et D, 40 µm; D, E et F, 10 µm; G, 500 µm.

** Hugot J.-P., BAIN O. et CASSONE J. (1983). Sur le genre *Passalurus* (Oxyuridae: Nematoda) parasite de Leprotidés. In Systematic Parasitology 5, 305-316

Strongyloïdes papillosus

❖ Localisation : IG

❖ PROBA

❖ 3-6 mm * 60 µm

OEUFs :

- 47-65 * 25-26 µm °*
- Broad ellipse, slightly flattened poles, shell thin °*
- Colourless °*
- Embryonated L1 °*



[E]

°* Czech University of Life Sciences, Prague. Atlas of Livestock parasites digitized of microscopical preparation. Consulté en septembre 2015.
<http://parasites.czu.cz/parasites/>

Genre

Strongyloïdes °**

❖ 3-6 mm * 60 µm

❖ Covered with a cuticle flexible but rather thought

❖ No external sign of segmentations

❖ Very long oesophagus (1/3 of the whole body length)

OEUFs °**:

- Almost transparent
- Oval
- 25*50 µm
- Contained a fully developed larva when shed

°** P. Junquera. Parasitipedia.net Consulté en septembre 2015.
http://parasitipedia.net/index.php?option=com_content&view=article&id=2601&Itemid=2883



http://vetbook.org/wiki/cat/index.php/Strongyloides_spp

Sources bibliographiques

- [A] J. Euzéby (1963). Les maladies vermineuses des animaux domestiques et leur incidences sur la pathologie humaine. Tome 1^{er} Maladies dues aux némathelminthes Fascicule 2^{ème}. Vigot Frères Editeurs.
- [B] D. Barth unter M. von Martin-Vieser (1991).
- [C] Soulsby, E. J. L. (1982) . Helminths, Arthropods and Protozoa of Domesticated Animals Seventh Edition. Publisher : Bailliere Tyn dall, London. ISBN : 0-7020-0820-6. Cité par WildPro : Dr Debra Bourne MA VetMB PhD MRCVS ([V.w5](#)); Nikki Fox BVSc MRCVS ([V.w103](#)). Consulté en août 2015.
http://wildpro.twycrosszoo.org/S/00dis/Parasitic/Gastric_Nematodes_Rabbit.htm
- [D] MediRabbit : Esther van Praag, Ph.D.. Vers parasites ronds infestant le système digestif du le lapin. Consulté en août 2015. http://www.medirabbit.com/FR/GI_diseases/Parasites/Nem_gen_fr.htm
- [E] CPB 852 Parasitology. Purdue University College of Veterinary Medicine · West Lafayette, IN. Consulté en août 2015. <https://quizlet.com/16643272/parasite-eggs-with-pictures-set-2-of-2-flash-cards/>
- [F] Dr. Clive Bennett. Ecto- and Endo- Parasites. Consulté en août 2015.
<http://www.southampton.ac.uk/~ceb/EctoEndodirectory/nematode.htm#Trichostrongylidae>
- [G] M.A. Suckow, K.A. Stevens, R.P. Wilson (2012). The Laboratory Rabbit, Guinea Pig, Hamster, and Other Rodents. 1st Edition. American College Laboratory, Animal Medecine Series, Elsevier.
- [H] Schoelb et al. (2008). Chapter 15 Parasites Of Rabbits D.G. Baker. Flynn's Parasites of Laboratory Animal. Blackwell Publishing.
- [I] S.H. Weisbroth, R.E. Platt, A.L. Kraus (1974). The Biology of the Laboratory Rabbit. Academic Press.

Abstract

The study of the interactions between grazing systems, health and growth in organic rabbit farming (ORF) will contribute to propose new practices including integrated management of health. However, this strategy is limited by the lack of references on ORF and in particular on rabbit intake of green fodder when grazing, nutritional qualities of forages for rabbits, the supply of grass in relation with animal's density (stocking rate), the related parasitic challenge, etc. The acquisition of such references is a key issue for the development of ORF. The use of plants rich in condensed tannins (CTs), such as sainfoin, could reduce the use of antiparasitic agents, as shown in small ruminants, both for the management of nematodes and for coccidia. However, the potential for CTs containing resources in rabbits, as well as the intake levels and the effects on growth performances, remain to be explored in both OF and conventional rabbit breeding. The aim of this thesis was (i) to investigate the interest of sainfoin as a resource for rabbit feeding and its antiparasitic properties, (ii) to define the intake level in grazing rabbit and the consequences on production and (iii) to evaluate the parasitic risk associated with pasture for rabbits' production. We have shown that a sainfoin-enriched diet distributed from weaning, with a feed containing 1.8% of tannic acid equivalent, did not reduce neither the establishment of *Trichostrongylus colubriformis* L3s, nor the fertility of adult worms. In contrast, the development of nematode's egg to infective larvae was compromised and may reduce the risk of environmental contamination. Besides, a sainfoin-enriched diet containing 1.2% tannic acid equivalent, distributed to does and growing rabbits, had a coccidiostatic effect. With an overall fecal oocyst excretion in rabbits fed with sainfoin reduced by 60% compared to control diet. Although, the pathogenic species *Eimeria magna* was not concerned by these decrease, such a general reduction in oocyst excretion in the environment could help to reduce on long term the risk of coccidiosis in the rearing units. Sainfoin could constitute a real alternative to dehydrated alfalfa, since it has high digestible energy (DE, 11.12 MJ DE/kg), and protein (110 g/kg), and provide a high supply of lignins. At grazing, when the herbage allowance exceeded 85 g DM/kg^{0.75}, it appeared that the herbage intake was limited by an increase in the DE content when it exceeds 9 MJ / kg, or else by a lignocellulose content higher than 350 g of ADF/kg. However, herbage allowance, rarely exceeds 85 g DM/kg^{0.75}. In other words, in the majority of cases access to a 0.4 m² grazing area did not allow sufficient supply to reach the intake capacity and energy requirements of the rabbits. In addition, rabbits with limited supply cannot express their dietary preference to young and high protein plants. Limiting the intake of proteins also reduced the growth potential of rabbits and extended the fattening period. During the first three grazing seasons (University of Perpignan), the parasitic pressure (nematodes and coccidia) increased, particularly with cases of *Trichostrongylus* sp. and *Graphidium strigosum*. While rotation rhythms had no visible effects on nematode infestation, it had an influence on coccidian infection. This work enabled us to establish the advantage of sainfoin enriched diet for the rabbit. It gives prospects to further research projects regarding the establishment of beneficial and innovative practices for organic and conventional rabbit breeding.

Keywords: rabbit, grazing, condensed tannins, sainfoin, organic breeding, parasitism

Résumé

L'étude des interactions entre système fourrager, santé et croissance des lapins contribuera à proposer de nouvelles pratiques pour des systèmes d'élevage cunicole alternatifs, tels que ceux en agriculture biologique (AB) incluant une gestion intégrée de la santé. Mais cette stratégie est limitée par le manque de références sur la cuniculture AB, i) sur l'alimentation au pâturage (ingestion de fourrages verts, qualités nutritionnelles pour les lapins, etc) ; et ii) sur les risques sanitaires notamment le parasitisme, identifié comme un frein important au développement de la cuniculture AB. L'emploi de plantes riches en tannins condensés (TCs) comme le sainfoin, permettrait de diminuer l'utilisation d'antiparasitaires comme cela a été montré chez les petits ruminants, tant pour la gestion des nématodes que celle des coccidies. Mais le potentiel d'activité des TCs chez le lapin, tout comme le niveau d'ingestion et les performances de croissance, restent à explorer, et pourra servir la cuniculture AB et conventionnelle. Ce travail de thèse a pour objectif i) d'étudier l'intérêt du sainfoin comme ressource pour l'alimentation du lapin, et pour ses propriétés antiparasitaires, ii) définir le niveau d'ingestion au pâturage des lapins et les conséquences sur la production et iii) d'évaluer, le risque parasitaire au pâturage pour des lapins en production. Nous avons montré qu'un aliment enrichi en sainfoin distribué à partir du sevrage, avec une teneur en tannins de 1,8% d'équivalent d'acide tannique, n'a pas réduit l'installation de L3s de *Trichostrongylus colubriformis*, ni la fertilité des vers adultes, mais a réduit le potentiel d'éclosion des œufs (-27 points), contribuant à réduire l'infestation de l'environnement. Un aliment enrichi en sainfoin contenant 1,2% d'équivalent d'acide tannique, distribué aux mères et aux lapins en croissance a eu un effet coccidiostatique : l'excrétion oocystale fécale de lapins nourris avec un aliment enrichi en sainfoin a été réduite de 60% par rapport à ceux ayant reçus l'aliment témoin. Si la réduction de l'excrétion oocystale de l'espèce *Eimeria magna* n'a pas pu être démontrée, en revanche, la réduction d'oocystes toutes espèces confondues dans l'environnement pourrait contribuer à diminuer le risque de coccidiose en élevage. Comparé à la luzerne, le sainfoin, plus riche en lignines, a une forte concentration en énergie (11,2 MJ/kg) et en protéines digestibles (110 g/kg). Au pâturage, lorsque la quantité d'herbe offerte dépasse 85 g MS/kg^{0,75}, il semble que l'ingestion d'herbe soit régulée d'une part lorsque la teneur en énergie digestible de l'herbe dépasse 9 MJ/kg (régulation chimostatique), ou d'autre part si la teneur en lignocellulose (ADF) dépasse 350 g d'ADF/kg (régulation physique : encombrement digestif). Mais la quantité d'herbe disponible dépasse rarement 85 g MS/kg^{0,75}. C'est-à-dire que dans la majorité des cas, une surface pâturable de 0,4 m² (minimum réglementaire) n'a pas permis de combler la capacité d'ingestion et les besoins énergétiques de lapin en croissance. De plus, si l'offre d'herbe est limitante, le lapin ne peut pas exprimer une préférence alimentaire vers des plantes plus jeunes et riches en protéines. La limitation de l'ingestion de protéines a aussi pour conséquence de réduire les potentialités de croissance des lapins et d'allonger la période d'engraissement. Au cours de trois saisons successives de pâturage (université de Perpignan), la pression parasitaire (nématodes et coccidies) a augmenté, avec des infestations par *Trichostrongylus* sp. et de *Graphidium strigosum*. Si le délai d'attente entre deux pâturages n'a pas eu d'effet visible sur l'infestation par des nématodes, cela influencerait le niveau d'infection par les coccidies. Nos travaux établissent l'intérêt de l'incorporation du sainfoin dans l'alimentation du lapin et ouvrent des perspectives pour établir des pratiques innovantes et bénéfiques à la production cunicole biologique et conventionnelle.

Mots clés : lapin, pâturage, tannins condensés, sainfoin, élevage AB, parasitisme