

UNIVERSITE DE LIMOGES

ECOLE DOCTORALE SCIENCE – TECHNOLOGIE – SANTE

FACULTE de PHARMACIE

Laboratoires d'accueil : EA 3174 Neuroépidémiologie Tropicale et Comparée

INRA UR1213 Herbivores, équipe Relations Animal-Plante-Aliment

CNRS UPR1934 Centre d'Etudes Biologiques de Chizé

Année 2008, Thèse N° []

THESE

pour obtenir le grade de Docteur de l'Université de Limoges

Discipline : Sciences de la Vie
Spécialité : Biologie - Ecologie

présentée et soutenue par

Nadège EDOUARD

le 15 décembre 2008

<p>DETERMINANTS DE L'UTILISATION DES RESSOURCES ALIMENTAIRES PAR LE CHEVAL : INFLUENCE DE LA QUALITE ET DE LA HAUTEUR DE LA VEGETATION SUR L'INGESTION ET LES CHOIX DE SITES D'ALIMENTATION</p>
--

Thèse dirigée par Patrick DUNCAN et Gilles DREYFUSS

JURY :	Rapporteurs	M. Jean-Louis PEYRAUD M. Herbert PRINS
	Examineurs	Mme Françoise CLEMENT Mme Nicoletta MIRAGLIA M. René BAUMONT M. Gilles DREYFUSS M. Patrick DUNCAN
	Membre invité	Mme Géraldine FLEURANCE

A toutes les personnes qui m'ont aidée à réaliser ce projet,

A mes parents sans qui rien n'aurait été possible,

A Alban pour son soutien indéfectible.

Aux membres du Jury

Je voudrais tout d'abord adresser mes remerciements à Messieurs H. PRINS et J.-L. PEYRAUD pour avoir accepté de siéger dans ce jury en tant que rapporteurs, ainsi que Madame N. MIRAGLIA d'avoir bien voulu participer à cette soutenance en tant qu'examinatrice. Je suis particulièrement reconnaissante à Madame F. CLEMENT pour le soutien qu'elle m'a apporté dans l'obtention du demi financement de thèse de la part des Haras Nationaux, et pour sa présence au sein de ce jury de thèse. Je remercie également chaleureusement Monsieur R. BAUMONT pour avoir accepté de m'accueillir au sein de l'équipe Relations Animal-Plante-Aliment (INRA-URH), ainsi que pour sa participation à ce jury.

J'adresse un grand merci à Monsieur G. DREYFUSS pour avoir accepté d'être co-directeur de cette thèse et pour m'avoir par là même accueillie dans le laboratoire de Neuroépidémiologie Tropicale et Comparée. Merci également d'avoir accepté la présidence ce jury de thèse. Je tiens également à remercier très sincèrement Monsieur P. DUNCAN pour m'avoir prise sous son aile durant ces trois années d'encadrement de thèse et pour sa présence au sein de ce jury.

Enfin, je remercie de tout cœur Mme G. FLEURANCE pour son soutien et son implication au cours de ces trois années et dans ce jury.

For jury members

First, I would like to thank MM. H. PRINS and J.-L. PEYRAUD for having accepted to review the manuscript, and Mrs. N. MIRAGLIA for having accepted to examine the oral defence. I am very grateful to Mrs. F. CLEMENT for her support, for me to obtain half of the fellowship from the French National Studs, and for her participation to this jury. I also thank warmly Mr. R. BAUMONT for having accepted my presence in the "Relations Animal-Plante-Aliment" team (INRA-URH) and for his presence in the jury.

A great thank is addressed to Mr. G. DREYFUSS for having accepted to co-supervise this PhD, and for his cordial welcome in the "Neuroépidémiologie Tropicale et Comparée". Thanks for being in this jury too. I would like to thank sincerely Mr. P. DUNCAN for his help and support throughout these three years and for his participation to this jury.

Finally, I am truly grateful to Mrs G. FLEURANCE for her support and her implication throughout these three years and in this jury.

REMERCIEMENTS

Cette grande aventure n'aurait probablement jamais vu le jour si je n'avais pas effectué mon stage de maîtrise au *Centre d'Etudes Biologiques de Chizé*. Certes, ce n'est pas conventionnel de commencer par remercier un laboratoire... mais le CEBC (pour les intimes), c'est bien plus que ça ! C'est un concept, un mode de vie, et un formidable concentré d'expériences scientifiques diverses et variées. C'est au cours de ce premier séjour au labo (pourtant passé à ramper sous les ronces et à courir derrière des chevrettes de jour comme de nuit) que j'ai pris goût à la recherche... et probablement aussi aux observations de nuit sous la pluie ! C'est là que j'ai passé ma première année de thèse et je remercie tous les collègues, chercheurs et étudiants, pour les échanges enrichissants qui m'ont aidée à construire mon projet.

Je tiens donc tout d'abord à remercier très chaleureusement *Patrick Duncan*, pour avoir été là, au commencement... nos discussions et vos encouragements ont alimenté mon désir de mener des recherches scientifiques. Et parce que la vie est aussi faite de ça, j'ai eu la chance d'arriver au bon moment au bon endroit ... je cherchais un stage de DEA, vous cherchiez un étudiant prêt à relever le défi de l'écologie alimentaire du cheval ! Vous m'avez fait confiance et je vous en suis reconnaissante. Il faut croire que je ne vous ai pas déçu puisque vous avez accepté de signer pour trois années de plus. Vous m'avez ainsi suivie, encouragée et soutenue pendant près de 5 années... quel exploit !! Je pense en ressortir « grandie », alors un grand merci pour tout ça.

Mes premiers pas (ainsi que tous les suivants) dans le « monde merveilleux des équidés » ont été largement facilités par l'attention et le soutien sans faille dont a fait preuve *Géraldine Fleurance*. Cette thèse je te la dois et tu n'imagines pas à quel point je t'en suis reconnaissante. Tu t'es démenée pour contourner les nombreux obstacles semés le long de la course aux financements. Grâce à toi et à ta ténacité, des portes se sont ouvertes et l'aventure a pu commencer. Durant ces trois années de thèse, tu as toujours été là... prête à me guider, à m'épauler. Tu as su te rendre disponible chaque fois que j'en avais besoin, même au fin fond de la Corrèze... lorsque les heures de sommeil se faisaient rares... c'est encore toi qui m'as aidée à surmonter les quelques difficultés et les coups de fatigue (physique et morale !) qui parsèment toujours plus ou moins une thèse. Tu fais preuve de beaucoup d'engagement, de professionnalisme et de perfectionnisme (dont j'ai parfois fait les frais !) et j'ai considérablement appris à tes côtés. Merci aussi pour ta gentillesse et ta bonne humeur quelles que soient les circonstances, notamment lors de ces longs séjours à Chamberet qui n'ont pas toujours été faciles pour les nerfs (ils font n'importe quoi ces bourricots !) ... bref merci pour tout ce qui a fait de ces trois années de thèse une fabuleuse expérience dont je garderai de très bons souvenirs. Et j'espère de tout cœur que ce n'est que le début d'une longue amitié...

Je tiens aussi à adresser mes plus sincères remerciements à *Gilles Dreyfuss*, qui a accepté de co-encadrer cette thèse. Merci pour l'enthousiasme dont vous avez fait preuve lorsque Géraldine vous a proposé de participer à notre aventure. Parce que vous trouviez inacceptable que notre route soit entravée par les difficultés administratives, vous avez accepté de vous engager à nos côtés et vous nous avez fait confiance. Un grand merci pour avoir défendu avec succès ce projet atypique auprès des instances

limousines. Merci surtout pour l'intérêt et la curiosité dont vous avez fait preuve pour mon travail, bien qu'il ne s'agisse pas vraiment de parasites tropicaux...

Je remercie également *Bernard Bouteille* pour m'avoir accueillie « virtuellement » au sein de l'EA 3174 « Neuroépidémiologie Tropicale et Comparée » malgré l'éloignement de mon sujet par rapport aux préoccupations de l'équipe.

Je remercie vivement *René Baumont* pour avoir également accepté d'embarquer à nos côtés ainsi que pour l'intérêt que vous avez montré pour mon travail. Vous aussi avez été d'un grand secours en proposant que je sois intégrée à l'équipe Relations Animal/Plante/Aliment de l'INRA de Clermont/Theix. J'y ai ainsi passé mes deux dernières années de thèse, deux années très enrichissantes. Merci pour tout le temps que vous m'avez accordé (et notamment sur la fin... je n'oublierai d'ailleurs pas toutes ces suggestions que vous me faisiez –après j'en suis sûre !- le vendredi après-midi afin que je passe tout mon week-end à y réfléchir !!), et pour m'avoir aidée à m'ouvrir l'esprit (y'a pas que les chevaux dans la vie !). Merci également à toute l'équipe RAPA, notamment *Bertrand Dumont*, *Anne Farruggia*, *Cécile Ginane*, *Sophie Prache* et *Jean-Pierre Dulphy*, ainsi qu'à *William Martin-Rosset* (« free lance » !!) pour leurs nombreux conseils. Et au-delà de l'équipe, merci à tous ceux que j'ai eu le plaisir de côtoyer durant ces deux années à l'INRA, que ce soit au moment de la « pause café » quotidienne, des repas ou de quelques discussions de couloir... et qui ont contribué à rendre l'ambiance très agréable.

Je remercie les directeurs successifs de l'URH, *Jean-Baptiste Coulon* et *Jean-François Hocquette*, pour m'avoir accueillie durant ces deux années à l'INRA.

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance aux membres de mon comité de thèse – *Patrick Duncan*, *Gilles Dreyfuss*, *Géraldine Fleurance*, *René Baumont*, *Bertrand Dumont*, *Hervé Fritz*, *Isabelle Berzinger*, *William Martin-Rosset* et *Iain Gordon* (qui nous a tout de même fait l'honneur de venir d'Australie !) – qui ont accepté de se réunir tous les ans (physiquement ou virtuellement !) afin de m'abreuver de leur science et de m'apporter leurs conseils avisés. J'ai pris beaucoup de plaisir à participer à ces réunions qui m'ont permis de faire des progrès incroyables (en tout cas j'en ai eu l'impression !) dans ma compréhension des processus écologiques, et ceci toujours dans la bonne humeur !!

Rien de tout cela n'aurait bien sûr été possible sans le « Graal » de la recherche, le « nerf de la guerre »... Merci à la *Direction des Connaissances des Haras nationaux*, notamment à *Françoise Clément* et à tous les membres du *Comité Scientifique et Technique*, ainsi qu'à la *Région Limousin* pour leur indispensable soutien financier.

Merci évidemment à tout le personnel de la *Station Expérimentale de Chamberet*, où j'ai eu le plaisir (si, si !!) de passer de nombreuses heures à mesurer des hauteurs d'herbe, à manier la cisaille (mes ampoules s'en souviennent encore), à triturer du crottin multicolore et surtout... surtout... à observer des chevaux manger (de jour, de nuit, par 40°C, sous la pluie, dans le brouillard, dans le froid...). Je remercie les responsables successifs de la Station, *Guy Arnaud* et *Laurence Wimmel*, pour m'avoir accueillie chaleureusement et soutenue dans la mise en place de mes protocoles. Un énorme MERCI également à *Patrice Dupuy* pour son inconditionnel soutien technique et moral, et pour tous nos moments de rigolade, de même qu'à *Marie-Jo Provost* pour sa présence et sa fidèle amitié au cours de ces trois années. Mais que serait la Station sans son personnel technique ? Merci en premier lieu à *Claude Larry*, le roi de la tondeuse et des plateaux, pour son aide indispensable et quasi-quotidienne dans la réalisation des

protocoles. Merci aussi à *Pierre Pradinas* pour avoir accepté de mettre la main à la pâte (si je puis dire !) pour le ramassage des crottins et le tri des « billes » plastiques (travail fastidieux et odorant s'il en est). Merci également à *Joseph Bellonie*, *Jacques Boulanger*, *Cédric Dubois*, *Jean-Louis Larry*, *Patrick Paucard* (alors je vais l'avoir ma bise maintenant que je suis plus stagiaire ?), « *Jeannot* » *Peyraud* et *Daniel Vinatier*, dont l'aide a été plus que précieuse au cours des ces longs mois de manips. J'ai pris beaucoup de plaisir à travailler à vos côtés, j'espère que cela en a été de même pour vous tous.

Et qu'aurais-je donc fait sans mes indispensables stagiaires ??? Un grand merci à *Elodie Renaut*, *Marie Bosquet*, *Agnès Boyé*, *Nelly Boyer* (la fameuse team 2006 !!) ainsi qu'à *Elina Grande* et *Julie Dewez* (2007) pour avoir accepté de donner beaucoup de leur temps (week-end et nuits comprises) pour m'aider à abattre une montagne de travail. J'ai également pris plaisir à « passer de l'autre côté du miroir » et à vous guider dans la réalisation des manips et de vos mémoires de stage.

Une « spéciale dédicace » à la team 2006, et tout spécialement à *Elodie* et *Marie*, pour avoir largement contribué à l'excellente ambiance qui a régné pendant ces 7 mois de « vie commune » !! C'est tellement plus facile de sacrifier ses heures de sommeil lorsque c'est pour les passer en agréable compagnie. Merci pour votre efficacité, et merci surtout pour vos innombrables délires et votre amitié (et qui dure encore... malgré tout ce que je vous ai fait subir !!!).

Sur un plan plus personnel, je tiens à remercier tous mes amis, qui, de près ou de loin, m'ont soutenue et encouragée : évidemment toute *la clique de La Rochelle*, même si parfois ce que je fais semble vous dépasser un peu (« Quoi tu passes tes nuits à regarder des chevaux manger ?? ») ; tous les *Chizéens* de la grande époque (qui ont tous plus ou moins déserté aujourd'hui...) et parmi eux *Sophie* pour son soutien depuis près de 5 ans (dis, j'ai fait des progrès en stats ??) et sa fidèle amitié même à des milliers de km d'ici, *Mael* avec qui j'ai été initiée au plaisir de « la course aux chevrettes » et de ramper sous les ronces (et le pire c'est que j'en redemande chaque année), *Cécile*, également pour son amitié depuis près de 5 ans, *Audrey* (« la blonde ») pour ses nombreux délires qui savent toujours redonner le sourire, ainsi que *Noel & Nadine* et *Jacqueline* pour leur humour et leurs nombreuses bêtises sans lesquelles Chizé n'aurait pas été Chizé ; enfin, merci à tous les *Clermontois* (d'adoption !) qui m'ont aidée à tenir jusqu'au bout, dans une bonne humeur perpétuelle : en particulier *Angélique* (on est au mois d'Août, tout va bien !), *Audrey*, *Cécile*, *Emmanuelle*, *Loïc*, *Marie-Madeleine*, *Nicolas*, *Raphaëlle*... et j'en oublie forcément !!

Et pour finir, « last but not least » (heu ça veut dire « les derniers mais pas les moindres » !!), je ne pourrais jamais assez remercier *ma famille*, et en particulier *mes parents* pour avoir toujours été à mes côtés, pour m'avoir soutenue et poussée à ne jamais abandonner mes rêves (et pour les avoir subventionnés !). Mon plus grand bonheur aujourd'hui est de lire la fierté dans vos yeux pleins d'amour, et je souhaite de tout cœur rester à la hauteur de vos espérances.

Quant à toi, *Alban*, les mots ne suffisent pas à te dire combien ta présence et ton réconfort (parfois virtuels et de loin, certes !) ont été indispensables. Ton soutien sans faille m'a accompagnée tout au long de ces années, quelles que soient les circonstances (qui n'ont pas toujours été faciles... « Non c'est pas facile » !!). Merci pour tout ce que tu es, et tout ce que tu me donnes...

« L'important n'est pas de convaincre, mais de donner à réfléchir. »

Bernard Werber, Le Père de nos pères

*« Une quête commence toujours par la chance du débutant. Et s'achève
toujours par l'épreuve du conquérant. »*

Paulo Coelho, L'Alchimiste

LISTE DES ABRÉVIATIONS

DMS	<i>DMD</i>	Digestibilité de la Matière Sèche (<i>Dry Matter Digestibility</i>), %
MADC	<i>DCP</i>	Matières Azotées Digestibles Cheval (<i>Digestible Crude Protein</i>) : quantité d'acides aminés réellement absorbés par le tractus digestif du cheval, g/kgMS
MAT	<i>CP</i>	Matières Azotées Totales (<i>Crude Protein</i>), % MS
MO	<i>OM</i>	Matière Organique (<i>Organic Matter</i>), %
MS	<i>DM</i>	Matière Sèche (<i>Dry Matter</i>), %
MSD	<i>DDM</i>	Matière Sèche Digestible (<i>Digestible Dry Matter</i>), %
N ou n		Nombre d'observations ou d'individus
NDF		Teneur en fibres (<i>Neutral Detergent Fibre</i>), % MS
	<i>NE</i>	Energie nette (<i>Net Energy</i>), Mcal/kgMS
PV	<i>LW</i>	Poids Vif (<i>Live Weight</i>), kg
P ou p		Probabilité statistique
QI, QI MS	<i>DMI</i>	Quantités Ingérées de Matière Sèche (<i>Dry Matter Intake</i>), gMS/kgPV/jour
QI MSD	<i>DDMI</i>	Quantités Ingérées de Matière Sèche Digestible (<i>Digestible Dry Matter Intake</i>), gMSD/kgPV/jour
R ² ou r ²		Coefficient de détermination
	<i>S.E.</i>	Standard Error (erreur standard), correspond à l'écart type de la population divisé par la racine du nombre d'observations
VII	<i>IIR</i>	Vitesse d'Ingestion Instantanée (<i>Instantaneous Intake Rate</i>), gMS/min

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	1
Avant propos.....	3
Etude bibliographique :	7
1/ INGESTION JOURNALIERE.....	8
1.1/ <i>Caractéristiques de l'ingestion instantanée.....</i>	<i>9</i>
1.2/ <i>Temps de pâturage journalier.....</i>	<i>16</i>
1.3/ <i>Ingestion volontaire à l'herbe.....</i>	<i>18</i>
2/ SELECTION DES SITES D'ALIMENTATION.....	22
2.1/ <i>Influence de la nature des sites d'alimentation dans le choix de l'habitat.....</i>	<i>23</i>
2.2/ <i>Influence de la structure des sites d'alimentation.....</i>	<i>25</i>
2.3/ <i>Le compromis entre quantité et qualité de la ressource oriente la sélection au sein de sites hétérogènes.....</i>	<i>27</i>
CONCLUSIONS	30
Etudes expérimentales :	32
PREMIERE PARTIE : EFFET DE LA QUALITE DU FOURRAGE SUR L'INGESTION MESUREE A L'AUGE ET VARIABILITE INDIVIDUELLE	33
DEUXIEME PARTIE : EFFETS DE LA HAUTEUR ET DE LA QUALITE DE LA RESSOURCE SUR L'INGESTION ET LES CHOIX ALIMENTAIRES AU PATURAGE.....	34
PREMIERE PARTIE	37
Effet de la qualité du fourrage sur l'ingestion mesurée à l'auge et variabilité individuelle	37
CHAPITRE 1.....	39
Ingestion volontaire et digestibilité chez le cheval : effet de la qualité du fourrage et variabilité individuelle	39
Voluntary intake and digestibility in horses: effect of forage quality with emphasis on individual variability.....	43
ABSTRACT:.....	44
INTRODUCTION:.....	45
MATERIAL AND METHODS	47
<i>Experimental design.....</i>	<i>47</i>
Animals and their management.....	47
Feed.....	47
Protocol.....	48
<i>Measurements.....</i>	<i>48</i>
<i>Statistical analyses.....</i>	<i>49</i>
RESULTS.....	50
<i>Digestibility and intake by the groups of horses.....</i>	<i>50</i>
<i>Digestibility and intake, controlling for the differences among individual horses.....</i>	<i>51</i>
DISCUSSION.....	56

CONCLUSION.....	60
ACKNOWLEDGMENTS.....	61
DEUXIEME PARTIE.....	63
Effets de la hauteur et de la qualité de la ressource sur l'ingestion et les choix alimentaires au pâturage	63
CHAPITRE 2.....	65
Influence de la hauteur de l'herbe pâturée sur la sélection des sites d'alimentation et l'ingestion volontaire par les chevaux	65
How does sward height affect feeding patch choice and voluntary intake in horses?	69
ABSTRACT.....	70
INTRODUCTION.....	71
MATERIAL AND METHODS	72
<i>Experimental design and procedure</i>	<i>72</i>
<i>Vegetation.....</i>	<i>75</i>
<i>Animal behaviour and voluntary intake</i>	<i>76</i>
<i>Statistical analyses</i>	<i>76</i>
RESULTS.....	78
<i>Sward characteristics.....</i>	<i>78</i>
<i>Daily dry matter intake and grazing time</i>	<i>80</i>
<i>Preferences and instantaneous intake rates characteristics</i>	<i>80</i>
DISCUSSION.....	84
<i>Daily intake</i>	<i>84</i>
<i>Patch choice</i>	<i>85</i>
<i>Underlying processes</i>	<i>87</i>
CONCLUSION.....	87
ACKNOWLEDGEMENTS	88
CHAPITRE 3 :	89
Pâturage au sein d'un environnement hétérogène : une étude expérimentale du compromis entre vitesse d'ingestion et qualité de la ressource.....	89
Foraging in a heterogeneous environment – an experimental study of a trade-off between intake rate and diet quality	93
ABSTRACT.....	94
INTRODUCTION.....	95
MATERIAL AND METHODS	97
<i>Experimental design and procedure</i>	<i>99</i>
<i>Vegetation.....</i>	<i>101</i>
<i>Animal behaviour and voluntary intake</i>	<i>102</i>
<i>Statistical analyses</i>	<i>103</i>
RESULTS.....	104
<i>Sward characteristics.....</i>	<i>104</i>
<i>Preferences and instantaneous intake rates</i>	<i>105</i>
<i>Daily grazing time and intake</i>	<i>110</i>
DISCUSSION.....	112
<i>Preferences and Optimal Foraging.....</i>	<i>112</i>
<i>Selection of the optimal sward: the importance of proteins.....</i>	<i>112</i>
<i>The modulation of choices when regulating the intake of several nutrients.....</i>	<i>114</i>

CONCLUSIONS	116
ACKNOWLEDGEMENTS	116
DISCUSSION GENERALE	117
1/ INGESTION INSTANTANEE ET JOURNALIERE	119
1.1/ <i>Effets de la quantité et de la qualité de la ressource sur l'ingestion instantanée...</i>	122
1.1.a/ Caractéristiques de l'ingestion instantanée	122
1.1.b/ Modèles de réponse fonctionnelle.....	122
1.2/ <i>Conséquences en terme d'ingestion journalière</i>	125
1.2.a/ Effet de la hauteur de la ressource ou de sa quantité sur les niveaux d'ingestion	126
1.2.b/ Effet de la qualité de la ressource sur les niveaux d'ingestion	129
1.3/ <i>Modèles de prévision de l'ingestion.....</i>	130
1.4/ <i>Variabilité individuelle.....</i>	135
2/ SELECTION DES SITES D'ALIMENTATION.....	137
2.1/ <i>Choix à court terme et prédictions issues des théories d'optimisation.....</i>	140
2.1.a/ Lorsque les choix sont cohérents avec la théorie... ..	140
2.1.b/ ...et lorsque les choix semblent en contradiction avec les prévisions	140
2.2/ <i>Peut-on définir une ou plusieurs stratégies d'optimisation ?</i>	143
2.2.a/ Maximisation de la vitesse d'ingestion de matière sèche digestible	143
2.2.b/ Maximisation des apports en azote digestible ?	145
3/ LA SELECTION DES SITES D'ALIMENTATION COMME MOYEN DE REGULATION DES NIVEAUX D'INGESTION JOURNALIERS DE NUTRIMENTS AU PATURAGE	148
3.1/ <i>Cohérence des choix à différentes échelles de temps.....</i>	148
3.2/ <i>Intégration de la contrainte digestive</i>	149
3.3/ <i>L'azote : un nutriment essentiel ?</i>	150
3.4/ <i>L'importance des régimes mixtes.....</i>	151
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	155
REFERENCES	167
ANNEXES.....	181

INTRODUCTION GENERALE

Avant propos

Par leur impact considérable sur la structure et la dynamique des communautés végétales, les herbivores sont de remarquables ingénieurs des écosystèmes. Ceux-ci ont par conséquent un rôle déterminant à jouer dans l'entretien et la valorisation des espaces herbagers, ainsi que dans la préservation de leur biodiversité. Inversement, l'abondance, la distribution spatio-temporelle et la valeur nutritive de la ressource affectent largement l'acquisition des nutriments par ces mammifères, et par voie de conséquence leurs performances (croissance, survie, reproduction...) (Crawley 1983; van Langeveld & Prins 2008). La compréhension des relations entre les herbivores et leurs ressources est donc un enjeu majeur pour la gestion des écosystèmes.

Le contexte agricole actuel est de plus en plus favorable au développement des modes de conduite plus durables des herbivores domestiques. La nouvelle politique européenne de développement rural (Politique Agricole Commune, particulièrement dans le cadre du 2ème pilier relatif à l'environnement et son cadre réglementaire) encourage ainsi l'extensification des conduites notamment par le biais de primes (primes herbagères agri-environnementales). L'enjeu est alors de trouver les équilibres permettant de concilier, selon les objectifs prioritaires de l'éleveur, alimentation des animaux, entretien de la ressource et préservation de la diversité biologique des prairies.

La plupart des métiers liés au cheval relèvent aujourd'hui du statut agricole. Les professionnels de la filière équine peuvent donc prétendre, au même titre que les éleveurs d'autres herbivores domestiques, au soutien communautaire en faveur du développement rural. La filière cheval a aujourd'hui un rôle à jouer dans une occupation de l'espace respectueuse de l'environnement et dans la pérennisation des surfaces herbagères du territoire. En effet, l'activité d'élevage se développe significativement, depuis une quinzaine d'années, sur l'ensemble des exploitations agricoles de l'hexagone (+ 35% d'équidés entre 1988-2000 ; Boyer et al. 2005) et, l'Observatoire Economique et Social du Cheval rapporte que les effectifs ont atteint aujourd'hui 900 000 équidés (OESC 2007). En particulier, la filière loisir (chevaux de sport amateur et de loisirs) est actuellement en plein essor (Lemaire 2003) en réponse aux attentes sociales croissantes.

D'après des travaux conduits par l'Institut de l'élevage et l'INRA (Micol et al. 1997; Moulin 1997), il ressort que la part des ressources herbagères dans l'alimentation des chevaux est largement dépendante de leur valeur économique. Ainsi, dans les systèmes d'élevage de chevaux « athlètes » (courses, sport de haut niveau), les objectifs de performances zootechniques sont élevés et les éleveurs cherchent à couvrir les besoins de leurs animaux en permanence. L'herbe (environ 30% de l'alimentation annuelle) est alors surtout utilisée comme complément (au printemps et à l'automne) à une alimentation majoritairement concentrée, au détriment d'une ressource végétale souvent abondante mais dont ils connaissent et maîtrisent mal la valorisation par les animaux, faute de références techniques. A l'opposé, dans le cas de systèmes de chevaux de faible valeur économique (loisir, viande), les objectifs de performances zootechniques sont faibles à moyens et la mobilisation des réserves corporelles peut être fréquente à certaines périodes de l'année. Les ressources herbagères peuvent couvrir 70 à 100% de l'alimentation annuelle des chevaux (Martin-Rosset et al. 1984; Micol et al. 1997), la pérennisation des surfaces étant l'objectif prioritaire des éleveurs (Girard et al. 1992). Entre ces deux types de système se situe le cas des chevaux de sport de loisir de valeur moyenne (compétition amateur) dont les performances zootechniques sont modérées. La principale préoccupation de l'éleveur est ici de parvenir à concilier gestion des ressources prairiales et performances animales. On assiste néanmoins à une sous-utilisation de l'herbe, parfois au détriment de l'équilibre économique de l'exploitation, à nouveau en raison d'un manque de références et d'appuis techniques quant à l'alimentation des chevaux à partir des ressources pâturées.

La communauté scientifique a, ces dernières années, montré un intérêt croissant pour les relations entre les chevaux et leurs ressources, ce qui a abouti à une amélioration des connaissances sur leur mode d'acquisition des ressources alimentaires ainsi que sur les quantités ingérées au pâturage (*e.g.* Mesochina 2000; Ménard et al. 2002; Fleurance 2003; Grace 2005). Il apparaît ainsi que les équidés se distinguent, parmi les herbivores domestiques, par leur mode d'ingestion (temps de pâturage journaliers élevés, capacité à consommer de grandes quantités d'aliments souvent de faible valeur nutritive...). De plus, leur double rangée d'incisives leur permet de pâturer plus ras que d'autres herbivores et d'entretenir des zones de repousses végétatives de bonne qualité au sein d'une mosaïque d'herbe haute peu utilisée pour l'alimentation mais où les fèces sont généralement concentrées (Fleurance et al. 2001). Néanmoins ces études sont majoritairement descriptives et il reste encore beaucoup à éclaircir concernant les déterminants de l'ingestion et du mode

d'utilisation par les chevaux des ressources pâturées. En effet, l'ingestion d'herbe au pâturage est un processus complexe, sur lequel plusieurs facteurs vont agir simultanément. Il est donc aujourd'hui indispensable de mettre en place des démarches expérimentales afin de comprendre comment les facteurs intrinsèques (liés à l'animal) et extrinsèques (liés à la ressource et à l'environnement) agissent sur l'utilisation des ressources par les chevaux (ingestion, choix alimentaires) et ainsi être en mesure de prévoir la part de leurs besoins nutritionnels couverte par l'herbe et l'impact de leur prélèvement sur la structure et la dynamique de la prairie. En particulier, il est établi que les caractéristiques structurelles (hauteur de l'herbe, abondance, distribution...) et qualitatives (digestibilité, valeur nutritionnelle...) de la pâture jouent un rôle prépondérant dans la régulation des quantités ingérées (Gross et al. 1993a) ; ces variables vont également fortement influencer les choix de sites alimentaires des animaux au sein de prairies hétérogènes, et pourraient ainsi jouer un rôle déterminant dans le développement du comportement de pâturage hétérogène par le cheval (Fleurance et al. 2005).

Lors de ce travail de thèse, nous nous attachons donc à mieux comprendre comment les chevaux adaptent leur comportement alimentaire face aux variations de deux caractéristiques majeures de la ressource : sa quantité et sa qualité. Dans un premier temps, une synthèse bibliographique reprend l'ensemble des connaissances actuelles concernant l'influence de ces deux caractéristiques de la végétation sur l'ingestion et les choix alimentaires des herbivores au pâturage, en remplaçant le cheval par rapport à d'autres herbivores domestiques, pour lesquels les connaissances sont plus avancées. Par la suite, trois études expérimentales, qui ont chacune fait l'objet d'une publication scientifique, apportent un éclairage plus focalisé sur, d'une part l'influence de la qualité (teneurs en fibres et protéines) de la ressource sur l'ingestion volontaire de fourrages conservés (Première Partie), d'autre part l'influence de la hauteur et de la qualité de la ressource sur l'ingestion et sur les choix de sites alimentaires des chevaux au pâturage (Deuxième Partie). Une quatrième étude, à laquelle j'ai participé lors de cette thèse (**Annexe 1**), permet de préciser la relation entre vitesse d'ingestion et quantité de la ressource disponible chez le cheval ; elle a d'ailleurs servi de base à l'élaboration des protocoles expérimentaux des chapitres de la Deuxième Partie (notamment les hauteurs des couverts). L'ensemble de ces résultats est ensuite discuté au regard de la littérature. Nous concluons dans un premier temps sur l'apport de ces études pour la compréhension des principes qui régissent les relations entre les chevaux et leurs ressources, connaissances qui offriront autant de leviers d'action aux éleveurs et aux

gestionnaires de milieux herbagers pour orienter le comportement alimentaire des animaux au regard de leurs attentes, zootechniques et/ou environnementales. Nous mettons enfin en évidence la contribution de ces résultats à la compréhension des principes généraux qui régissent les relations entre grands mammifères herbivores et écosystèmes prairiaux.

Etude bibliographique :

Effets des caractéristiques structurelles et qualitatives de la végétation sur l'ingestion et les choix alimentaires des herbivores domestiques au pâturage : cas particulier du cheval

Les études sur le comportement alimentaire des herbivores s'appuient généralement sur la théorie de l'alimentation optimale (ou Optimal Foraging Theory, Stephens & Krebs 1986), qui postule que les décisions des animaux sont dictées par la « volonté » de maximiser leur bilan énergétique, ou plus classiquement leur vitesse d'ingestion instantanée d'énergie nette. Or, contrairement aux carnivores ou aux nectarivores pour lesquels ces modèles d'optimisation ont été développés, les herbivores exploitent des ressources de valeur nutritive faible et variable à la fois dans le temps et dans l'espace. Dans ces conditions, le temps nécessaire à la récolte d'une quantité suffisante de nutriments est une contrainte importante, qui est elle-même bornée par les autres activités indispensables telles que le repos, la surveillance des prédateurs ou les interactions sociales. De plus, comme ils font souvent des repas longs durant lesquels ils consomment des types de végétaux variés, les herbivores ont plus de difficultés à identifier les effets individualisés de leurs choix (Dumont 1995). Aussi, le principe de l'alimentation optimale ne peut vraisemblablement pas être suivi de façon stricte et en permanence par les herbivores. C'est pourquoi certains auteurs ont proposé de remplacer le critère d'optimisation par un critère moins strict de satisfaction : un aliment serait consommé quand il présente suffisamment d'intérêt et non uniquement quand c'est le meilleur (voir Dumont 1995 pour une synthèse).

Le processus de pâturage est le résultat d'une succession de décisions prises par l'animal à différentes échelles spatio-temporelles. Confronté à l'hétérogénéité spatiale et temporelle de ses ressources, l'herbivore est amené à prendre des décisions pour savoir où et quand s'alimenter afin de couvrir ses besoins nutritionnels (Bazely 1990). A court terme, l'animal sélectionne des sites d'alimentation et des bouchées au sein de ces sites. A plus long terme, les décisions peuvent concerner les choix d'habitat ou la durée des phases d'alimentation. Une interrelation existe entre ces différentes échelles : l'ingestion journalière

correspond au produit du temps d'alimentation journalier et de la vitesse d'ingestion instantanée, qui elle-même dépend de la fréquence des bouchées et de leur masse. De plus, par les choix qu'ils expriment à court terme, les herbivores peuvent moduler la quantité et la qualité de ressource ingérée par unité de temps et ainsi maximiser leur ingestion de nutriments sur le plus long terme. Des stratégies alimentaires sont alors définies par les différentes adaptations des animaux aux contraintes intrinsèques (propres à l'animal – *e.g.* masse corporelle, système digestif, besoins nutritionnels...) et extrinsèques (relatives à l'environnement dans lequel il évolue – ressources, climat, environnement social...) qui leur sont imposées (Stephens & Krebs 1986).

Parmi ces contraintes, les caractéristiques de la ressource, et notamment les variations en quantité et en qualité, occupent une place prépondérante et ceci à toutes les étapes des processus d'ingestion et de sélection alimentaire, à court et à long terme (Illius & Gordon 1990). Leur influence sur les caractéristiques de l'ingestion journalière et sur les choix de sites alimentaires des herbivores domestiques est ainsi détaillée ci-après. Un éclairage particulier est porté sur nos connaissances quant à leur rôle dans le comportement alimentaire du cheval au pâturage.

1/ Ingestion journalière

Le taux d'extraction des nutriments réalisé par un herbivore dans son environnement est fonction du niveau d'ingestion de matière sèche et de la digestibilité de la végétation. La quantité journalière de matière sèche ingérée est susceptible de varier dans de plus larges proportions que la digestibilité et constitue probablement la variable la plus importante dans la détermination des performances de l'animal (Illius & Jessop 1996). L'ingestion journalière résulte du produit entre vitesse d'ingestion instantanée et temps de pâturage journalier (**Figure 1**). L'influence de la quantité et de la qualité de la ressource sur chacune de ces composantes est décrite dans les paragraphes suivants.

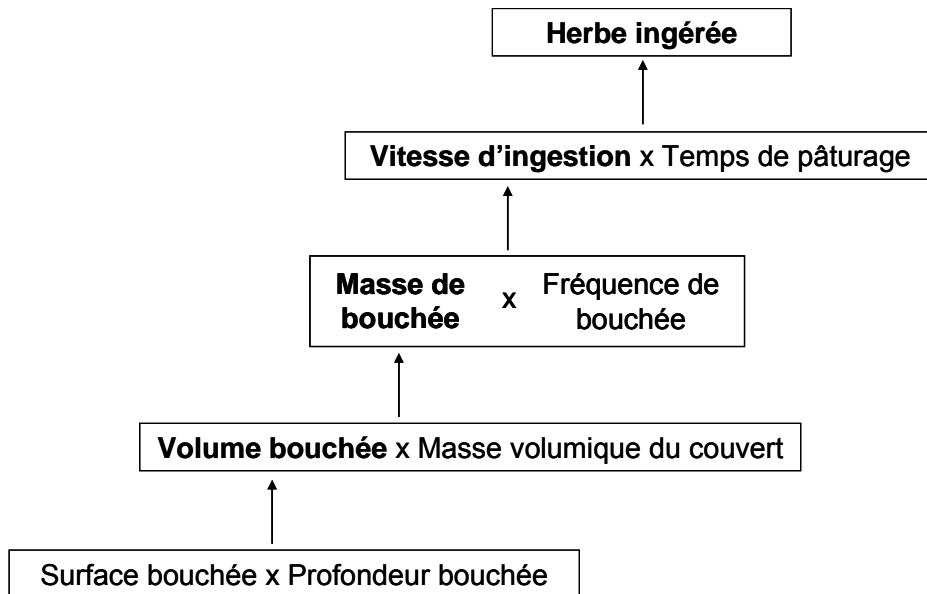


Figure 1 : Décomposition du processus d'ingestion (d'après Parsons et al. 1994b; Baumont et al. 2004).

1.1/ Caractéristiques de l'ingestion instantanée

Dans le but de maximiser leur bilan énergétique, les animaux doivent maintenir une vitesse d'ingestion instantanée optimale, celle-ci résultant du produit entre masse et fréquence de bouchées. Pour cela, un herbivore peut adapter l'un ou l'autre de ces paramètres en fonction de la végétation sur laquelle il s'alimente. Par exemple, l'animal peut essayer de compenser une petite taille de bouchée obtenue sur un couvert ras par une augmentation de leur fréquence (Allden & Whittaker 1970; Wickstrom et al. 1984; Spalinger & Hobbs 1992; Distel et al. 1995) (**Figure 2**).

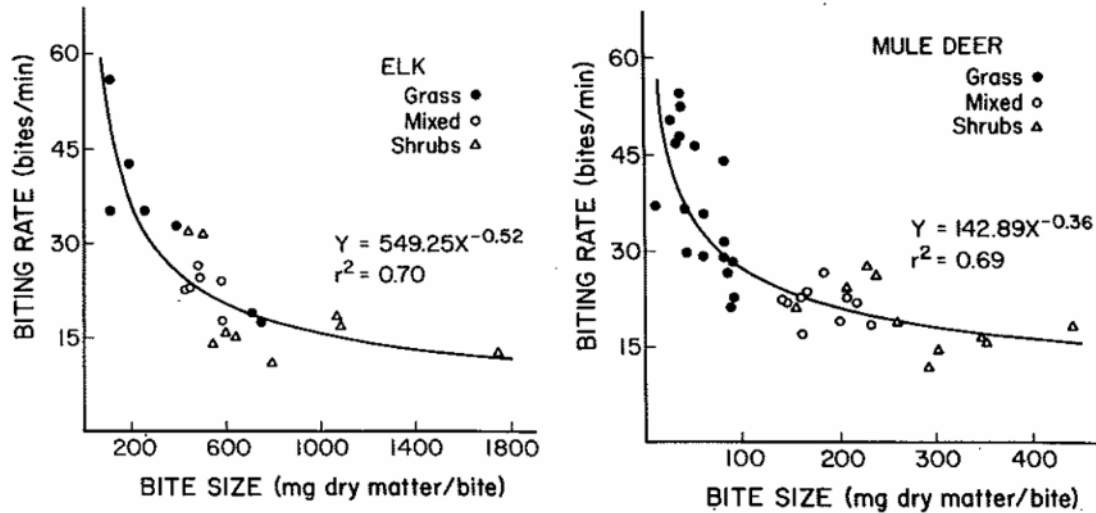


Figure 2 : Relation entre la fréquence (bouchée/min) et la masse (mgMS/bouchée) de bouchées réalisées par des élans (à gauche) et des cerfs (à droite) ; ● végétation herbacée, ○ régime mixte, ▲ végétation arbustive (Wickstrom et al. 1984).

Il apparaît que la masse de bouchée est le déterminant principal de la vitesse d'ingestion instantanée (Black & Kenney 1984; Laca et al. 1992; Illius et al. 1999). Les caractéristiques de la bouchée varient largement avec la quantité de la ressource disponible pour les animaux. Chez le cheval, la profondeur, la masse et le volume de la bouchée augmentent avec la hauteur de l'herbe pâturée (pour des couverts de 3 à 19 cm, Naujeck & Hill 2003) (**Figure 3**). En particulier, la relation entre profondeur de bouchée et hauteur de l'herbe est linéaire sur la gamme de hauteur testée, comme suggéré dans des études sur des moutons (Alden & Whittaker 1970; Edwards et al. 1995) ou des bovins (Laca et al. 1992) (**Figure 4**). La proportion de la hauteur de l'herbe prélevée pour une bouchée a été relativement constante dans l'étude de (Naujeck & Hill 2003) : les chevaux ont prélevé 62 à 68% de la hauteur initiale sur des couverts de 8, 15 et 19cm. Ces valeurs sont élevées : des moutons ont par exemple prélevé de 30 à 45% de la hauteur initiale sur des couverts de hauteurs similaires (Edwards et al. 1995), alors que Prache & Peyraud (2001) rapportent que pour des bovins, la profondeur de la bouchée peut atteindre 50%. D'une part, du fait de la taille de leur appareil buccal, les chevaux comme les bovins peuvent effectuer de plus grosses bouchées que des moutons, la taille maximum de celles ci étant corrélée allométriquement à la masse corporelle de l'animal ($0.09 \times M^{0.72}$) d'après une étude menée sur 12 espèces d'herbivores dont le cheval (Shipley et al. 1994). D'autre part, grâce à leur double rangée d'incisives, les chevaux sont capables de pâturer plus ras que des ruminants de même taille

(e.g. bovins). Il apparaît pourtant que sur des couverts très courts, les chevaux limitent la proportion d'herbe prélevée (qui diminue à 50% pour un couvert de 3cm), suggérant l'existence d'une fraction non accessible près du sol, ceci probablement dans le but de couper l'herbe en évitant d'ingérer de la terre (Naujeck & Hill 2003).

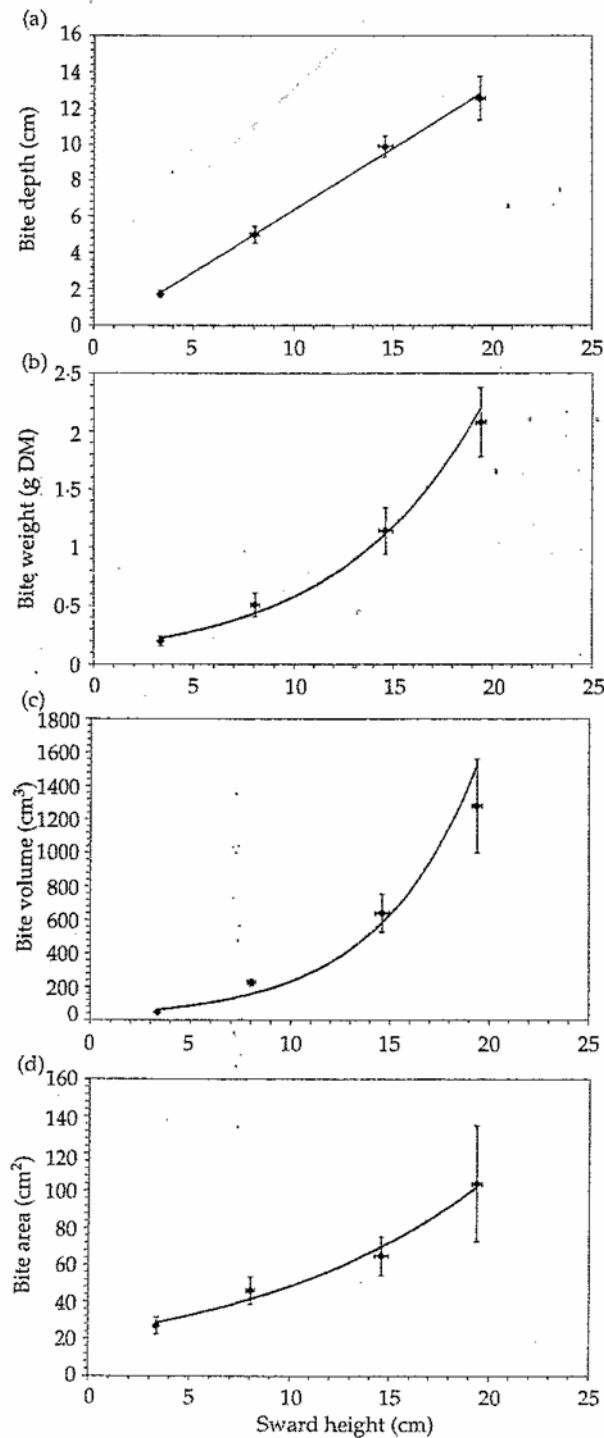


Figure 3 : Influence de la hauteur de l'herbe (cm) sur (a) la profondeur (cm), (b) la masse (gMS), (c) le volume (cm³), (d) l'aire de la bouchée (cm²) chez le cheval (n = 8). Les courbes représentent les meilleures corrélations identifiées : corrélation linéaire entre hauteur d'herbe et profondeur de bouchée, corrélations exponentielles entre hauteur d'herbe et masse, volume ou aire de la bouchée. Les barres horizontales et verticales représentent les déviations standards des moyennes ajustées (Naujeck & Hill 2003).

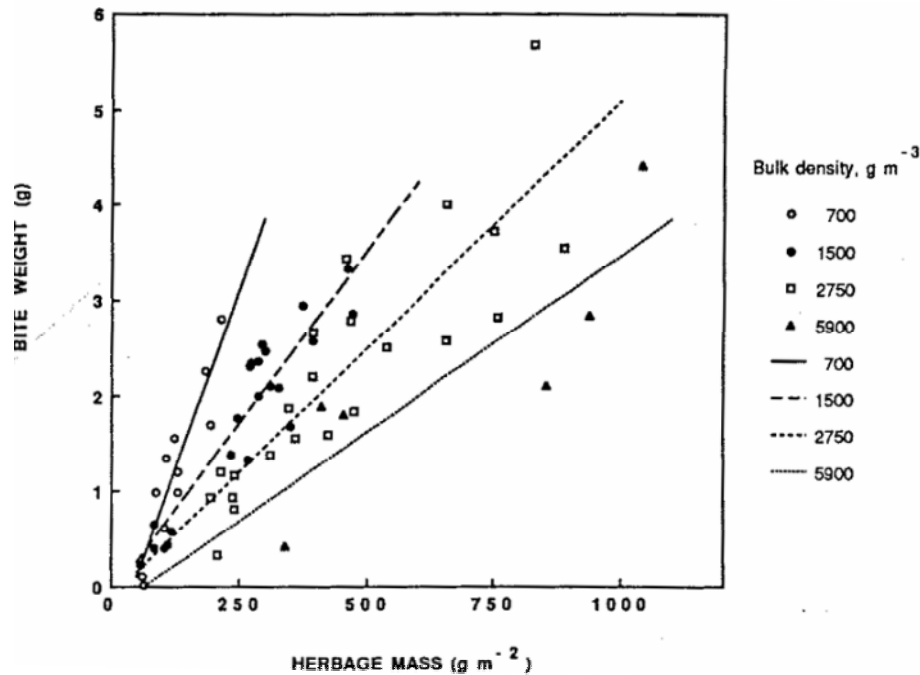


Figure 4 : Relation entre la masse de bouchée (en g) et la biomasse de l'herbe (en g/m^2) pour des patches d'herbe de différentes masses volumiques (« bulk density », en g/m^3) (Laca et al. 1992).

Les propriétés physiques de la ressource pâturée influencent également la préhension des bouchées. En particulier le stade phénologique du couvert, en lien avec la variation de la proportion de tiges fibreuses, entraîne une masse de bouchée moins importante sur un couvert reproducteur que sur un couvert végétatif à même hauteur de l'herbe pour des moutons (Prache 1997) (**Figure 5**), ainsi qu'un temps de manipulation de la bouchée accru. Dans cette étude, la vitesse d'ingestion instantanée a été limitée sur les couverts reproducteurs par rapport aux couverts végétatifs de même hauteur, ce qui pourrait être expliqué par une augmentation du temps passé à trier et sélectionner certaines parties des plantes de même qu'à mastiquer les tiges fibreuses. Il est de plus suggéré que sur des couverts épiés, les tiges agissent comme des barrières, sur le plan vertical et sur le plan horizontal, à la formation des bouchées et impliquent une diminution de la profondeur de la bouchée ainsi que de sa masse (montré pour des bovins, Benvenuti et al. 2006; Drescher et al. 2006a). A ce jour, aucune étude n'a encore précisé l'effet du stade phénologique de la ressource pâturée - cumulant lui-même plusieurs effets comme la hauteur, la biomasse ou la qualité de la ressource - sur les variations de masse ou de fréquence de bouchée chez le cheval.

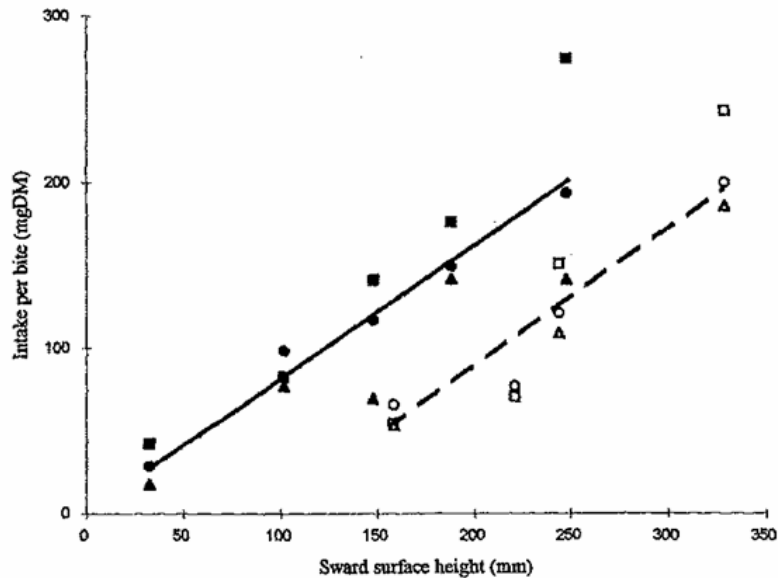


Figure 5 : Relation entre la masse de bouchée (en mgMS) et la hauteur de l'herbe (en mm), symboles fermés pour l'herbe végétative, symboles ouverts pour l'herbe à un stade reproducteur (Prache 1997).

La relation qui lie la quantité de ressource disponible et la vitesse d'ingestion instantanée de l'animal est appelée réponse fonctionnelle (Holling 1959, voir **Figure 6**). De même que pour la masse des bouchées, la hauteur et la densité de l'herbe semblent être les meilleurs critères de prévision des variations de vitesse d'ingestion instantanée, comparativement avec la biomasse du couvert par exemple (Allden & Whittaker 1970; Black & Kenney 1984; Ungar & Noy-Meir 1988; Laca et al. 1992; Gross et al. 1993b). Spalinger & Hobbs (1992) décrivent trois mécanismes d'ingestion des plantes selon trois modes d'organisation théoriques des ressources végétales dans l'espace.

Processus 1 : les plantes sont dispersées et cachées (non visibles à distance) et l'herbivore doit les chercher. La vitesse d'ingestion dépend principalement de la densité des bouchées et de leur temps de manipulation. Ce cas reste rare chez les herbivores.

Processus 2 : les plantes sont dispersées mais détectables à distance. Les animaux peuvent se déplacer d'un item alimentaire à un autre et la vitesse d'ingestion est fonction de la distance entre ces items et de la vitesse de déplacement de l'animal.

Processus 3 : les plantes sont concentrées, apparentes et chaque bouchée est contiguë à une autre. La vitesse d'ingestion est prioritairement contrainte par la manipulation des bouchées, caractérisée par leur prélèvement et leur mastication. L'augmentation de la masse

de bouchée entraîne une augmentation de la vitesse d'ingestion. Mais la compétition entre le prélèvement et la mastication, théoriquement exclusifs, limite cette augmentation, et est responsable de la forme asymptotique - dite de type II - de la réponse fonctionnelle (Spalinger & Hobbs 1992).

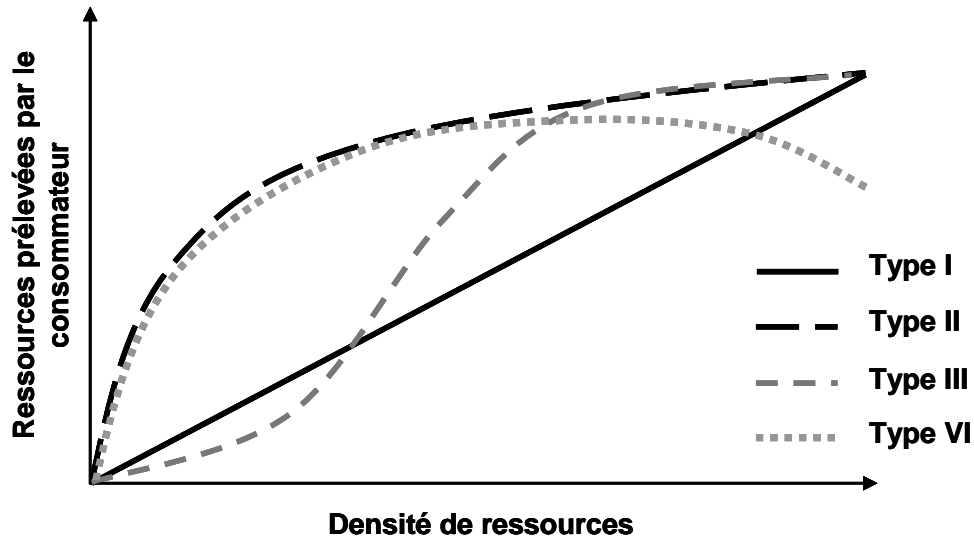


Figure 6 : Les quatre types de réponse fonctionnelle ; type I : linéaire, type II : asymptotique, type III : sigmoïdal, type IV : asymptotique décroissant (d'après Holling 1959; Spalinger & Hobbs 1992).

Le mode d'organisation des plantes dans le cas d'une prairie herbacée correspond typiquement à celui décrit dans le processus 3. La forme asymptotique de la réponse fonctionnelle (type II) a été mise en évidence pour une grande majorité des herbivores (Gross et al. 1993a) et a été largement vérifiée pour les herbivores domestiques (voir notamment Allden & Whittaker 1970; Penning et al. 1991; Newman et al. 1994a; Ginnet & Demment 1995). Le postulat selon lequel préhension et mastication sont des processus réciproquement exclusifs a néanmoins été remis en cause par Ginnet & Demment (1995) qui ont montré que ces deux activités pouvaient se chevaucher dans le cas de girafes broutant des plants d'acacias. Ceci pourrait également être le cas pour des bovins (Prache & Peyraud 2001). La forme de la réponse fonctionnelle de type II pourrait ainsi être le résultat de processus plus complexes que la simple compétition entre prélèvement et mastication des bouchées : pour de faibles masses de bouchées le temps de manipulation serait plutôt contraint par le prélèvement des bouchées alors que pour des masses de bouchées élevées, c'est le temps de mastication,

lui-même proportionnel à la masse de bouchées, qui serait limitant. De plus il apparaît dans certaines études que la vitesse d'ingestion peut diminuer pour de fortes valeurs de biomasses (réponse fonctionnelle de type IV observée pour des bovins pâturant des couverts à très forte densité de tiges, Benvenuti et al. 2006; Drescher et al. 2006a, ainsi que pour des anatidés herbivores, Durant et al. 2003). Ceci indique que la pente de la réponse fonctionnelle pourrait décroître pour des herbivores pâturant sur des couverts offrant de fortes quantités d'herbe, du fait de la diminution de la masse de bouchée sur ces couverts généralement à un stade épié.

La seule étude qui s'est attachée à décrire la réponse fonctionnelle chez le cheval a montré qu'elle était de forme asymptotique, comme pour la majorité des mammifères herbivores (**Figure 7**, Gross et al. 1993a) : les chevaux testés ont ainsi augmenté leur vitesse d'ingestion jusqu'à l'apparition d'un plateau. Néanmoins, les conditions expérimentales particulières de cette étude (couverts de luzerne de bonne qualité) ainsi que le nombre restreint de chevaux (3) pose la question de l'extrapolation de ce résultat à l'ensemble des équidés. Par ailleurs, de larges différences de formats existent parmi les chevaux. Or la vitesse d'ingestion est classiquement affectée par la masse corporelle et la morphologie de l'appareil buccal chez les mammifères herbivores. Il a en effet été montré que la vitesse d'ingestion maximale était corrélée à la masse corporelle selon une relation allométrique ($0.63 \times \text{masse}^{0.71}$, Shipley et al. 1994). De plus, si les chevaux sont, comme les ruminants, contraints par la phénologie de l'herbe pâturée et qu'ils diminuent leur masse de bouchée sur des couverts à forte densité de tiges, ils pourraient également présenter une réponse fonctionnelle de type IV. Des études expérimentales devront vérifier la forme asymptotique de la réponse fonctionnelle du cheval, à la fois sur des couverts hétérogènes caractéristiques des prairies pâturées par les chevaux (large gamme de quantité et de qualité, prairies pluri-spécifiques), mais également sur différents types d'équidés (âges, races, formats, niveaux de besoins...).

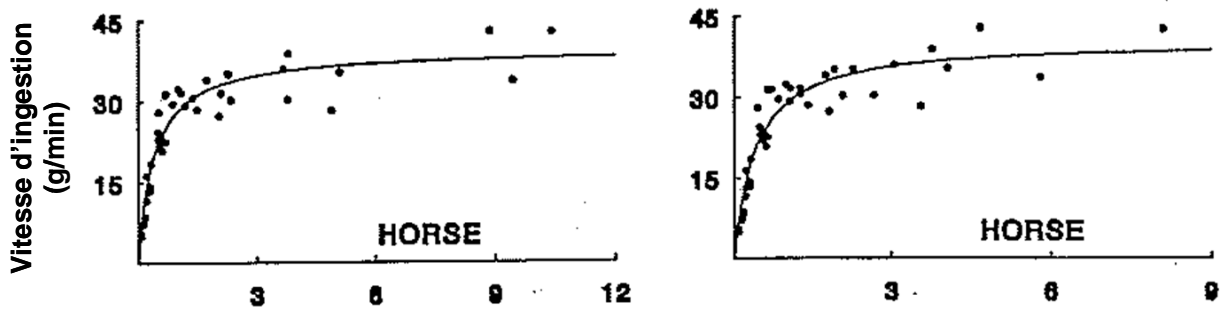


Figure 7 : Vitesse d'ingestion instantanée du cheval (g/min) en fonction de la masse de la plante (g/plante) à gauche et de la masse de la bouchée (g/bouchée) à droite (Gross et al. 1993a).

1.2/ Temps de pâturage journalier

Le budget temps voué à l'alimentation par différentes espèces d'herbivores est très variable au pâturage. Chez les chevaux, l'activité alimentaire est longue (environ 15h/jour, Duncan et al. 1990) et s'organise en repas (généralement 3 à 5 cycles, Martin-Rosset et al. 1978) durant lesquels l'ensemble du troupeau pâture continuellement pendant plusieurs heures. Les ruminants pâturent en revanche moins longtemps, en moyenne 8h par jour (6-11h/jour pour des moutons, Allden & Whittaker 1970; Penning et al. 1991 ; 5-8h/jour pour des bovins, Ferrer Cazcarra et al. 1995; Ginane & Petit 2005). Chez les chevaux, le faible temps de rétention des particules alimentaires dû à la rapidité de leur transit (~30h chez les chevaux contre 80h chez les bovins d'après Van-Soest 1982) implique une digestion moins complète (notamment des fibres) et une plus faible efficacité dans l'extraction des nutriments, ce qui les oblige à ingérer de plus grandes quantités de fourrage en pâturent plus longtemps pour obtenir des niveaux d'assimilation de nutriments similaires (Duncan et al. 1990).

Le temps entre chaque repas peut être utilisé pour la vigilance, les interactions sociales, la rumination (dans le cas des ruminants) et/ou le repos. En particulier, deux repas principaux sont mis en évidence chez les chevaux tout comme chez les ruminants, au lever du jour et à la tombée de la nuit, d'autres repas secondaires pouvant survenir en milieu de journée, lorsque la température n'est pas une source d'inconfort (Doreau et al. 1980; Baumont et al. 2000). Pour la plupart des herbivores et notamment pour les ruminants, le pâturage nocturne est négligeable, sauf en cas de forte chaleur (Ferrer Cazcarra et al. 1995) : il

représente en effet seulement 2 à 7.5% du temps d'alimentation total pour des génisses (Ginane et al. 2003; Ginane & Petit 2005). Au contraire, l'alimentation nocturne du cheval peut représenter entre 20 et 50% du temps de pâturage journalier total (Martin-Rosset & Doreau 1984b), la durée d'ingestion nocturne augmentant linéairement avec la durée d'ingestion totale (Doreau et al. 1980).

La durée d'alimentation journalière des chevaux est relativement flexible, notamment lorsque les animaux sont confrontés à des variations limitantes de leurs ressources. Leur temps de pâturage peut ainsi s'allonger significativement en réponse à une diminution de la disponibilité de la ressource, les animaux pouvant pâturer jusqu'à 18h par jour sur des couverts inférieurs à 3cm (Mesochina 2000). De la même manière, des moutons ont pâturé jusqu'à 13h/jour sur des couverts de 3cm (Penning et al. 1991) ou présentant une biomasse inférieure à 1000kgMS/ha (voir **Figure 8**, Allden & Whittaker 1970) alors que des bovins ont pâturé près de 9h sur des couverts dont la hauteur avait diminué à 7cm (Ferrer Cazcarra et al. 1995), ceci pour compenser une plus faible vitesse d'ingestion. Néanmoins cette plasticité reste limitée par le temps nécessaire à la rumination chez les bovins et les ovins, qui entre nécessairement en compétition avec le temps de pâturage. Or la vitesse de rumination (en gNDF/min) atteint un seuil, en relation avec le format de l'animal, et devient ainsi une contrainte au temps de pâturage journalier (Van-Soest 1994b), d'autant plus que l'animal est de petite taille.

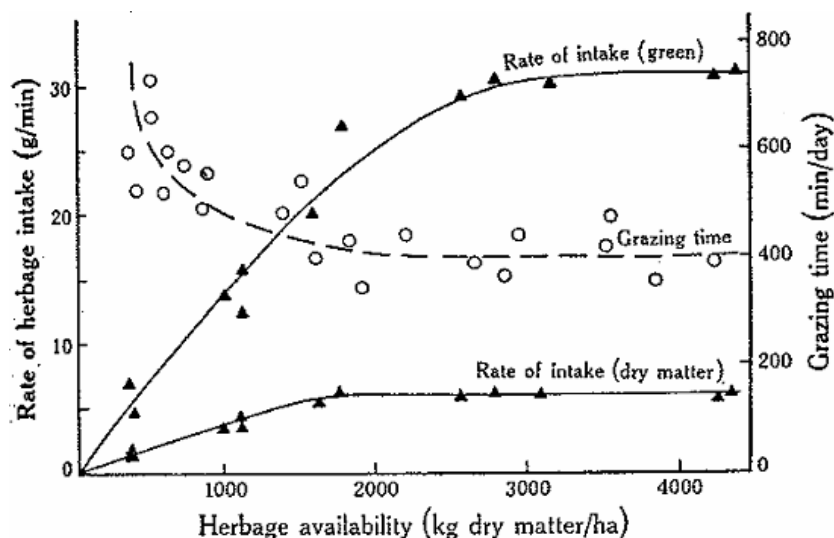


Figure 8 : Vitesse d'ingestion (en g/min, ▲) de fourrage vert et de MS, et temps de pâturage (en min/jour, ○) en fonction de la quantité de ressource disponible (kgMS/ha) (Allden & Whittaker 1970).

A l'inverse, Arnold (1984) avait pu observer que le temps de pâturage des chevaux diminuait (jusqu'à 11h/jour) avec l'augmentation de la quantité de ressource disponible, notamment parce que la taille de la bouchée augmentait conjointement. Les chevaux paraissent donc capables d'ajuster leur comportement alimentaire aux contraintes liées à certaines caractéristiques structurelles du couvert végétal, ce dans le but d'essayer de maintenir leurs niveaux d'ingestion volontaire. A ce jour, aucune étude ne s'est encore intéressée à l'effet de la qualité du couvert pâturé sur les temps d'alimentation journaliers des chevaux.

1.3/ Ingestion volontaire à l'herbe

Les niveaux d'ingestion réalisés par les herbivores varient dans de très larges proportions selon les situations de pâturage ; leurs facteurs de variations sont bien documentés pour les ruminants et font l'objet de nombreuses synthèses (voir notamment Van-Soest 1994b; Allison 1985; Demment et al. 1995; Baumont et al. 2000; Prache & Peyraud 2001). Selon les études (et les conditions expérimentales), les niveaux d'ingestion de bovins ont été estimés entre 13 et 29gMO/kgPV (Baker et al. 1981; Ferrer Cazcarra et al. 1995; Peyraud et al. 1996; Parga et al. 2000; Ribeiro Filho et al. 2005) alors que ceux réalisés par des moutons ont pu atteindre de 12 jusqu'à 45gMO/kgPV (Penning et al. 1991; Penning et al. 1994). L'abondance des données récoltées a permis d'aboutir à des modèles plus ou moins complexes de prévision des niveaux d'ingestion en relation avec la disponibilité de l'herbe et la conduite du pâturage, dont la précision reste tout de même variable (10 à 25% d'erreur dans Delagarde & O'Donovan 2005 pour des vaches laitières ; 10% d'erreur dans Jouven et al. 2008 pour des vaches allaitantes et leurs veaux).

Comparativement aux ruminants, les chevaux sont capables de consommer de plus grandes quantités de fourrages, et notamment des fourrages grossiers de qualité médiocre, ceci grâce à la rapidité de leur transit (Duncan et al. 1990). Au pâturage, les connaissances sont largement plus limitées qu'à l'auge mais semblent confirmer la supériorité des niveaux d'ingestion des chevaux (**Figure 9**, Ménard et al. 2002).

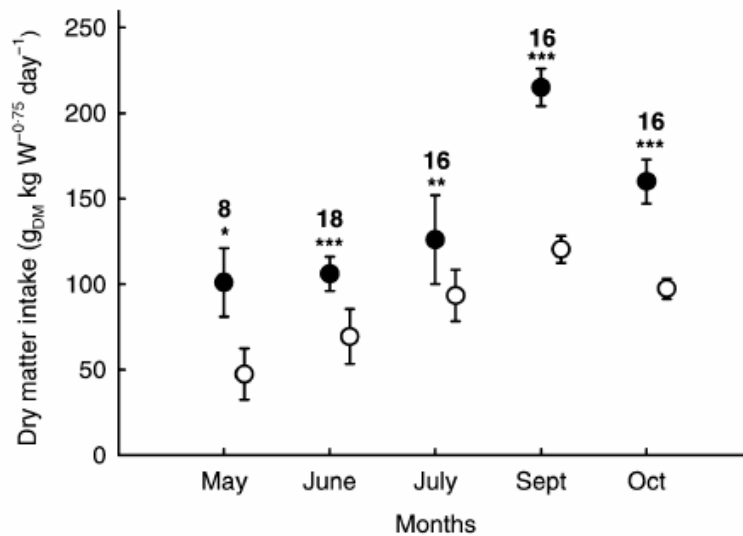


Figure 9 : Ingestion de matière sèche (gMS/kgPV^{0.75}/jour) pour des chevaux (●, PV : 410-850kg) et des bovins (○, PV : 310-570kg) lors des mois de mai, juin et octobre 1998, juillet et septembre 1999. Le nombre de jours de mesure est indiqué pour chaque mois. Les différences significatives entre espèces sont indiquées par : * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001 (Ménard et al. 2002).

Un certain nombre d'études récentes ont néanmoins mis en évidence sans qu'on puisse les expliquer d'importantes variations d'ingestion chez des animaux dont les besoins étaient a priori comparables. Ainsi, les niveaux d'ingestion observés ont pu atteindre 38gMS/kgPV/jour pour des juments en lactation en pâturage continu en Camargue (Duncan 1992) et 26 à 32gMS/kgPV/jour chez des poulains de race de trait en croissance conduits sur des prairies naturelles humides (Marais Poitevin, pâturage continu, Ménard et al. 2002). Ces valeurs sont comparables avec l'ingestion réalisée par des individus à fort besoin à l'auge (voir Duncan 1992 pour une synthèse). Il est par contre étonnant que ces niveaux d'ingestion soient également comparables avec ceux de juments de trait à l'entretien conduites en pâturage continu sur des prairies naturelles humides (34gMS/kgPV/jour, Fleurance et al. 2001). Ces niveaux d'ingestion ont été largement supérieurs à ceux obtenus avec la même méthodologie par Mesochina (2000, 21gMO/kgPV/jour) chez des poulains de selle en croissance conduits en pâturage tournant sur des prairies temporaires (Corrèze). Ainsi, il existe encore peu de données des niveaux d'ingestion des chevaux au pâturage et les larges variations observées sont certainement au moins en partie imputables aux diverses situations considérées et donc aux différentes conditions expérimentales dans lesquelles les quantités

ingérées ont été mesurées (*e.g.* caractéristiques des prairies, conduite des animaux, méthodes de mesures).

A ce jour, peu de tests expérimentaux ont été mis en place dans des conditions contrôlées afin de mesurer l'influence propre de différentes caractéristiques de la végétation sur l'ingestion de matière sèche des chevaux au pâturage. Mesochina (2000) a par exemple pu montrer que les niveaux d'ingestion de jeunes chevaux mesurés sur des couverts de 3 à 35cm, dont la quantité de MS et la qualité offertes ont varié conjointement à la hauteur, sont restés constants grâce à une augmentation de leur temps de pâturage journalier sur les couverts les plus ras. En revanche, la croissance des chevaux en a été affectée. Dans la plupart des études qui ont rapporté des mesures d'ingestion, les caractéristiques de l'herbe (hauteur, biomasse, digestibilité, qualité), n'ont pas pu être reliées aux niveaux d'ingestion réalisés au pâturage (Duncan 1992; Ménard et al. 2002). Néanmoins, il est probable que plusieurs facteurs aient pu jouer simultanément et ces résultats ne permettent pas de conclure quant à l'effet de la quantité et/ou de la qualité de la végétation.

L'ingestion des ruminants augmente avec la quantité d'herbe disponible (suivant par exemple une relation quadratique pour des vaches, Peyraud et al. 1996). Plusieurs études ont rapporté que les ruminants sont capables d'augmenter leur temps de pâturage journalier afin de compenser la faible vitesse d'ingestion liée à la diminution de la hauteur de l'herbe (Allden & Whittaker 1970; Penning et al. 1991; Penning et al. 1994; Ferrer Cazcarra et al. 1995) ou au contraire d'augmenter leur vitesse d'ingestion afin de compenser une restriction dans le temps d'accès au pâturage (Iason et al. 1999). Mais dans chacune de ces études, la compensation n'a pas été complète et les animaux n'ont pas réussi à maintenir leurs niveaux d'ingestion sur des couverts herbacés de faible hauteur (notamment 3cm pour des moutons dans Penning et al. 1991, **Figure 10** ; et < 7cm pour des bovins dans Baker et al. 1981).

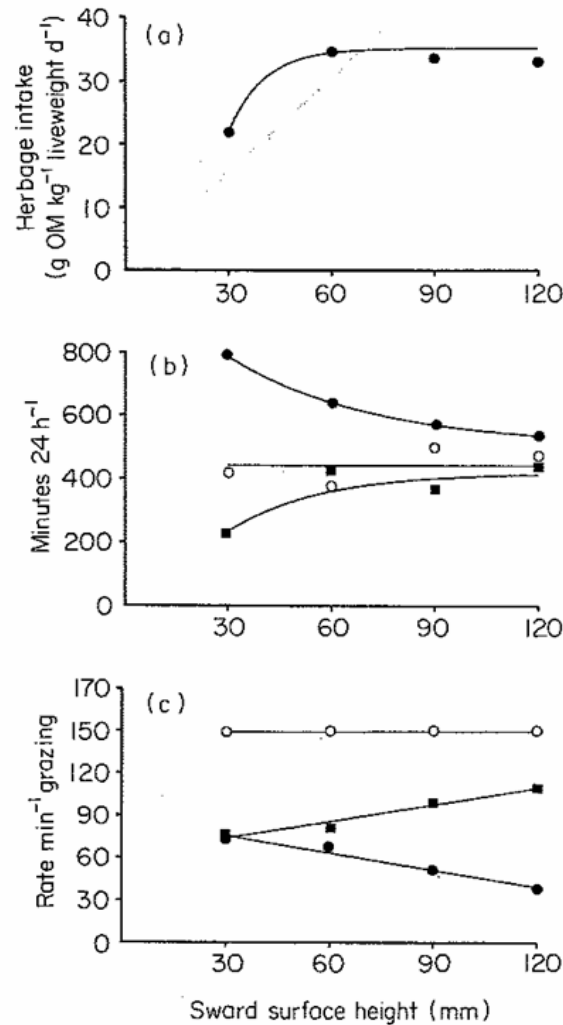


Figure 10 : L'influence de la hauteur de l'herbe (mm) sur (a) l'ingestion d'herbe (gMO/kgPV/jour), (b) le temps de pâturage (min/jour, ●), de rumination (■) et passé inactif (○) et (c) sur la fréquence de mouvements de mâchoires totaux (n/min d'alimentation, ○), de bouchées (●) et de mastications (■) de moutons au printemps (Penning et al. 1991).

L'ingestion de nutriments est également régulée par l'apport en énergie et la qualité du fourrage pâturé. Lorsque la disponibilité en herbe n'est pas limitante, les niveaux d'ingestion des ruminants sur des couverts à digestibilité élevée sont principalement régulés par des mécanismes de « feedback » (rétrocontrôle) ayant pour but d'éviter la consommation en excès de certains nutriments dont le catabolisme est coûteux en énergie (Van-Soest 1994b; Pittroff & Kothmann 1999). L'accumulation des produits de la fermentation dans le rumen et/ou dans le sang peut également induire un phénomène de satiété (*e.g.* sur des rations riches en concentrés, Favardin et al. 1995). Au contraire, sur des couverts peu digestibles ce sont des

contraintes physiques telles que la capacité digestive qui vont influencer sur l'ingestion volontaire des ruminants. Il existe ainsi une relation négative entre ingestion et teneur en fibres de la ressource, largement expliquée par un effet de satiété, impliqué par la forte distension du rumen et le temps accru nécessité par la réduction du fourrage en petites particules (Van-Soest 1994b; Favardin et al. 1995; Baumont et al. 2000). Les chevaux ne possèdent pas le même système digestif (« hind-gut fermenters ») et les contraintes liées à l'encombrement du tractus sont beaucoup plus limitées du fait de la rapidité de passage des particules alimentaires. Ils pourraient donc se trouver nettement moins contraints par la qualité de la ressource que ne le sont les ruminants (Janis 1976). Les quelques résultats obtenus uniquement à l'auge, n'ont pas permis d'établir clairement cette relation : d'après Cymbaluk (1990), Martin-Rosset & Doreau (1984b) et Duncan (1992), les chevaux maintiendraient des niveaux d'ingestion identiques quelle que soit la qualité de ce qu'ils ingèrent ; des études récentes suggèrent au contraire qu'ils pourraient manger moins sur des foins fibreux (Dulphy et al. 1997b; Mesochina 2000). La relation entre qualité de la ressource et niveaux d'ingestion nécessite donc d'être clarifiée expérimentalement.

2/ Sélection des sites d'alimentation

Lorsqu'ils sont observés dans leur environnement naturel, tous les mammifères herbivores expriment un certain degré de sélectivité dans leur alimentation (Crawley 1983). Les animaux occupent généralement un habitat, au sein duquel ils sélectionnent des sites alimentaires. Sur ces sites, ils choisissent et exploitent des stations alimentaires (*i.e.* surface pâturable sans déplacement des pattes avant) sur lesquels ils prélèvent leurs bouchées (**Figure 11**, Stuth 1991). Les termes « préférence alimentaire » et « sélection alimentaire » ont souvent été confondus dans la littérature. Hodgson (1979) en donne pourtant des définitions très précises. D'un côté, la préférence correspond à la discrimination exercée par l'animal entre deux ressources ou entre des composants de cette ressource. Elle peut se mesurer lorsque l'aptitude au tri et la géographie du couvert n'influencent pas les choix (cas de microplacettes ou de couverts homogènes bien distincts, Dumont 1996). La sélection se définit par l'acte de prélever des composants (plantes ou parties de la plante) plutôt que d'autres. La sélection est donc dépendante des préférences exprimées par les animaux, mais aussi de la relative proportion des composants préférés ainsi que de leur distribution au sein de la ressource

(Newman et al. 1995). Au pâturage, la sélection d'un item alimentaire est donc fonction de sa valeur nutritive (*e.g.* digestibilité, teneurs en azote et en composés secondaires), mais aussi d'autres facteurs déterminants son aptitude à être ingéré comme sa biomasse et sa structure (*e.g.* hauteur, densité) ou encore de la nature des espèces végétales (Roguet et al. 1998).

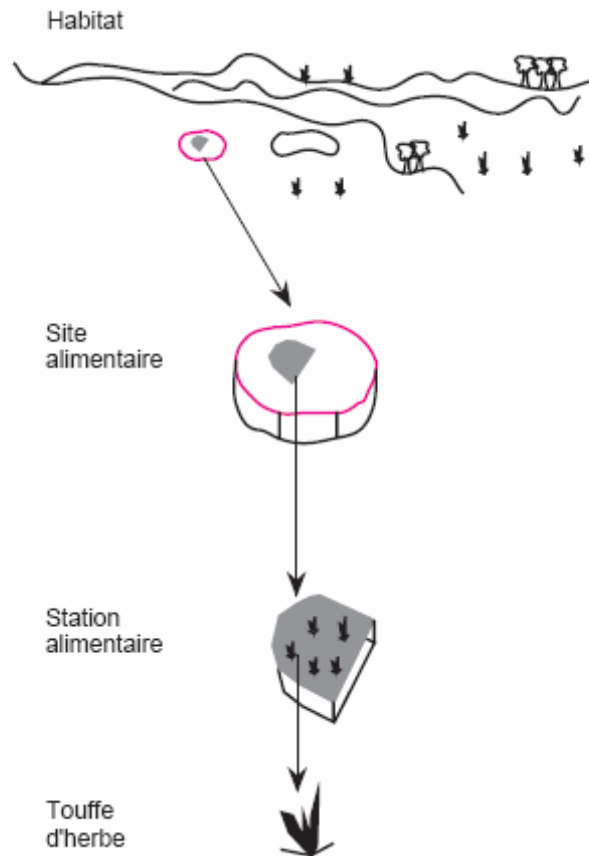


Figure 11 : Représentation hiérarchisée de la sélection du régime alimentaire, depuis l'habitat jusqu'à la touffe d'herbe, en passant par le site et la station alimentaire (Stuth 1991).

2.1/ Influence de la nature des sites d'alimentation dans le choix de l'habitat

Les équidés comme les bovidés sont des herbivores généralistes capables de vivre dans des milieux très divers, les prairies représentant néanmoins un habitat d'une importance capitale pour ces pousseurs d'herbe (« grazers »). Ces herbivores partagent souvent les mêmes niches écologiques, exploitant des habitats similaires. Ainsi un fort recouvrement peut être

observé dans la composition de leur régime alimentaire (Krysl et al. 1984; Ménard et al. 2002).

Il a été montré que les chevaux utilisent préférentiellement les habitats qui offrent les biomasses d'éléments verts les plus importantes (**Figure 12**, Duncan 1983) mais lorsque celles-ci deviennent limitantes, notamment en hiver, les chevaux changent de stratégie et se dirigent préférentiellement vers l'habitat offrant la plus forte biomasse totale incluant les parties mortes des plantes (**Figure 13**). L'utilisation de la végétation au sein d'un habitat varie ainsi au cours de la saison de pâturage. Salter & Hudson (1979) ont également rapporté que la proportion de graminées consommées a été plus importante au printemps et en été par rapport à l'hiver alors que la consommation de feuilles de dicotylédones a vu sa part augmenter en hiver, lorsque les graminées devenaient moins abondantes. Ainsi, même si les graminées sont les espèces les plus prisées par les chevaux (Salter & Hudson 1979; Martin-Rosset & Doreau 1984b; Magnusson & Magnusson 1990), d'autres familles végétales peuvent être consommées, en particulier lorsque la disponibilité des espèces préférées diminue, en hiver par exemple ou en raison d'une forte pression de pâturage (Duncan 1992; Gudmundsson & Drymundsson 1994).

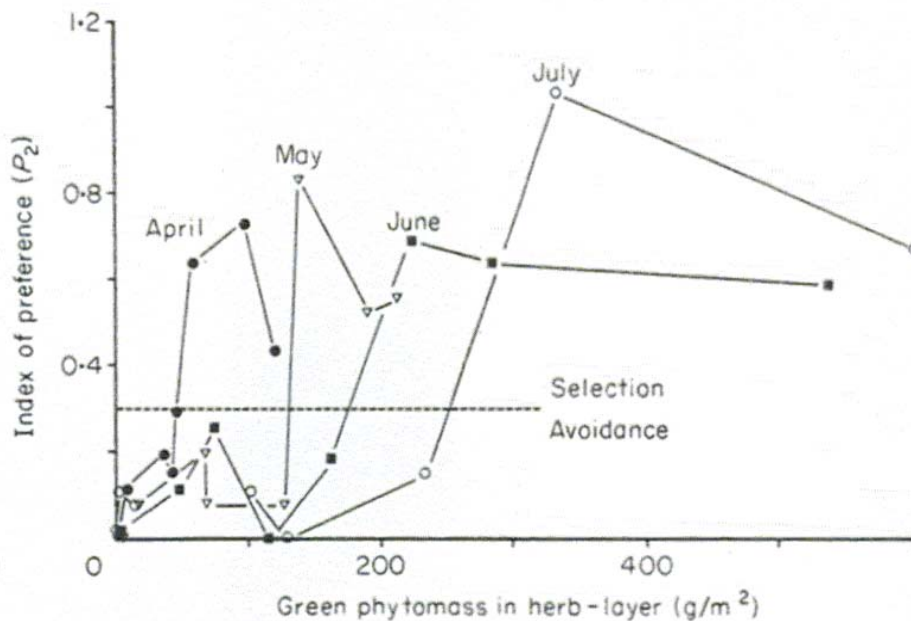


Figure 12 : Relation entre l'index de la préférence exprimée par des chevaux (\log_{10} du % de temps passé à pâturer un site corrigé par l'aire recouverte par ce même site) et la biomasse de fourrage vert de ce site (g/m^2) ; la ligne pointillée sépare la zone d'évitement (en dessous) de la zone de sélection (au dessus) (Duncan 1983).

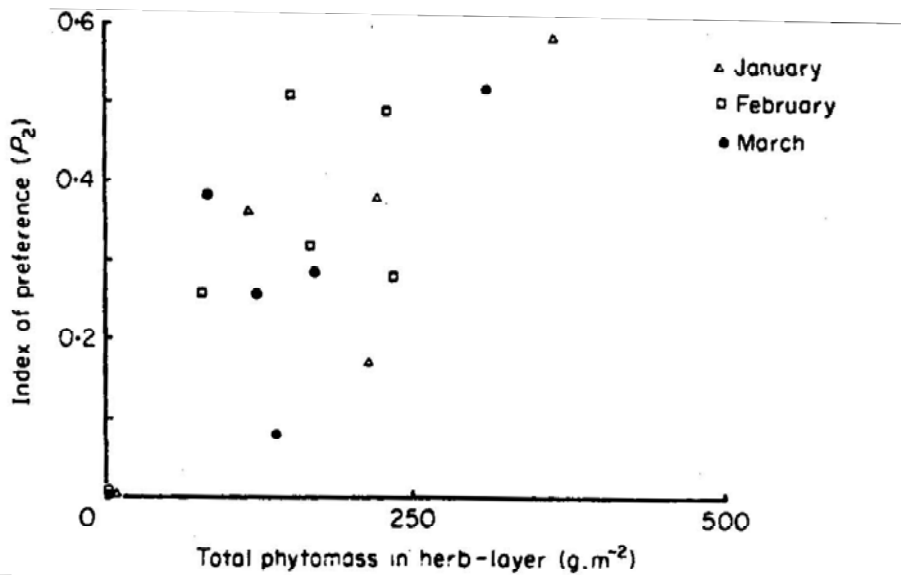


Figure 13 : Relation entre l'index de la préférence exprimée par les chevaux (même définition que pour la Figure 12) et la biomasse totale d'herbe durant l'hiver (g/m²) ; la relation est significative ($p < 0.01$, $R^2 = 0.71$) (Duncan 1983).

2.2/ Influence de la structure des sites d'alimentation

En accord avec les prévisions d'optimisation, face à deux couverts structurellement différents, les herbivores doivent sélectionner celui qu'ils peuvent consommer le plus vite, mettant ainsi en place une stratégie de maximisation de leur vitesse d'ingestion de la matière sèche (Illius et al. 1999, voir **Figure 14**). La vitesse d'ingestion dépend de la quantité de ressource disponible, mais aussi de sa facilité de récolte. Or les herbivores ne semblent pas capables d'évaluer directement la vitesse d'ingestion des couverts qu'ils pâturent : pour sélectionner leurs sites ils se fient plutôt à des indicateurs de cette vitesse, telles la hauteur de l'herbe ou sa densité (Roguet et al. 1998). Chez le cheval, la hauteur offerte du couvert est effectivement un facteur influençant l'utilisation des sites d'alimentation. Naujeck et al. (2005) montrent que le cheval sélectionne des couverts supérieurs à 7cm (choix entre des couverts de 3.5, 4.5, 7.5 et 15cm). Toutefois, la qualité de l'herbe n'a pas été contrôlée dans cette étude. Aux vues des hauteurs d'herbe proposées, nous pouvons supposer que leur qualité était proche. Il est également possible que les couverts les plus courts, certainement majoritairement constitués de tiges en raison de leur mode de préparation (coupe la veille des

tests à partir d'un couvert de 15cm), soient de moins bonne qualité que les couverts plus hauts où la proportion de feuilles a pu être plus importante. Les chevaux ont donc intérêt à sélectionner la végétation la plus accessible qui, dans le cas particulier de cette expérience, peut également être celle qui présente la meilleure qualité.

La sélection pour le couvert le plus haut a aussi largement été vérifiée pour des ruminants, qui ont de cette manière maximisé leur vitesse d'ingestion de matière sèche (Black & Kenney 1984; Illius & Gordon 1990; Distel et al. 1995; Van Wieren 1996; Prache & Damasceno 2006). Dans la plupart de ces études, les animaux n'ont pourtant pas pâturé 100% de leur temps d'alimentation sur les couverts les plus hauts, indiquant probablement un besoin de réévaluer régulièrement chacune des alternatives offertes. Les chevaux, comme les ruminants, apparaissent avoir besoin d'échantillonner continuellement les différents sites pour en réactualiser la valeur dans un environnement hétérogène et changeant (Wilmschurst & Fryxell 1995) ; ceci peut également être vu comme une discrimination imprécise de cette valeur (voir Wilmschurst et al. 1995; Dumont et al. 1998; Illius et al. 1999; Ginane et al. 2003).

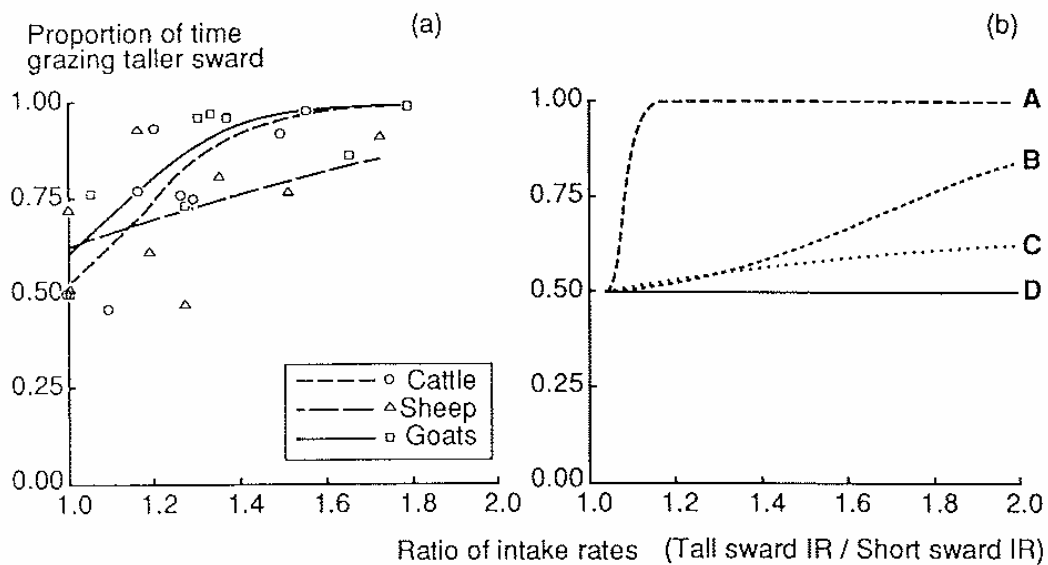


Figure 14 : Proportion du temps passé à s'alimenter sur le couvert le plus haut (en situation de choix binaire) en fonction du ratio des vitesses d'ingestion de MS réalisées sur ces deux couverts (vitesse d'ingestion du plus haut / vitesse d'ingestion du plus court). (a) données expérimentales : \circ bovins, Δ ovins, \square chèvres. (b) schémas hypothétiques : A pour un animal très sensible et possédant de bonnes informations quant à la valeur des alternatives, B pour un animal intéressé par les différentes alternatives mais avec une faible perception de leur valeur, C et D pour un animal ne détectant pas (ou peu) les différences entre alternatives (Illius & Gordon 1990).

2.3/ Le compromis entre quantité et qualité de la ressource oriente la sélection au sein de sites hétérogènes

En situation de pâturage extensif, les zones non pâturées au printemps deviennent de plus en plus délaissées par les animaux, créant ainsi une mosaïque de zones d'herbe végétative régulièrement pâturée et de zones d'herbe épiée plus accessible mais de moins bonne qualité (Adler et al. 2001; Garcia et al. 2003; Dumont et al. 2007). Ainsi, les sites d'alimentation qui permettent les vitesses d'ingestion les plus élevées (herbe haute et mûre) sont aussi ceux qui sont le moins digestibles du fait de leur importante teneur en fibres ; inversement les sites qui permettent les plus forts taux de digestion sont souvent ingérés bien plus lentement (Demment et al. 1995). Ceci génère un compromis entre la quantité d'herbe que l'herbivore peut prélever par unité de temps et sa qualité, déterminant le taux d'assimilation d'énergie à plus long terme (Fryxell 1991; Wilmshurst et al. 1995). Les bases théoriques pour la compréhension des choix exprimés par les herbivores prévoient que les animaux préféreront des sites d'alimentation maximisant la vitesse d'ingestion instantanée de matière sèche, l'ingestion à court terme d'énergie et de nutriments, l'ingestion journalière de matière sèche, ou l'ingestion journalière d'énergie et de nutriments (voir Fryxell 2008 pour une synthèse). A l'échelle de quelques minutes de test, les herbivores ont semble-t-il intégré ce compromis, augmentant leurs préférences pour l'herbe épiée avec la diminution de l'accessibilité de l'herbe végétative (*e.g.* ovins et bovins, Dumont et al. 1995; Ginane et al. 2002b). Ce comportement est ainsi conforme à la théorie de maximisation du flux d'ingestion d'énergie prévu par l'Optimal Foraging Theory. A l'échelle de la journée de pâturage, en revanche, lorsque l'offre alimentaire se limite à un choix binaire entre de l'herbe végétative rase et de l'herbe épiée, les ruminants orientent le plus souvent leurs choix vers les couverts moins accessibles mais de meilleure qualité (WallisDeVries et al. 1999), ceci d'autant plus que le couvert le plus haut est mûre et peu digeste (Ginane et al. 2003) parfois même aux dépens des quantités ingérées journalières (Ginane & Petit 2005). L'enrichissement en fibres induit par le processus de maturation de l'herbe haute implique une corrélation inverse entre quantité et qualité de l'herbe (Van-Soest 1982). C'est pourquoi, en conditions naturelles, les animaux devraient sélectionner une biomasse végétale maximisant l'assimilation des nutriments digestibles, en pâturant préférentiellement un couvert de hauteur intermédiaire (**Figure 15**) (Forage Maturation Hypothesis, Fryxell 1991). Plusieurs études conduites sur des

ruminants sauvages à différentes échelles appuient cette hypothèse (cervidés dans Wilmshurst et al. 1995; Wilmshurst et al. 2000, bovidés dans Drescher et al. 2006b). Mais aucune étude expérimentale n'a encore testé ce modèle pour des herbivores domestiques et plus particulièrement chez les équidés.

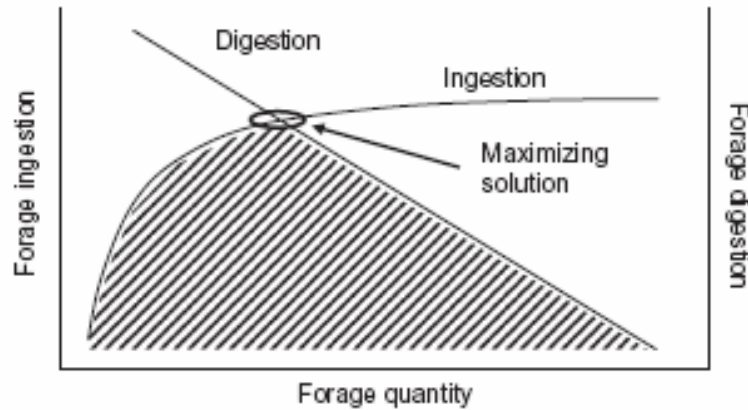


Figure 15 : L'hypothèse de la maturation du fourrage (ou Forage Maturation Hypothesis) propose que l'ingestion d'énergie à l'échelle de la journée est contrainte par les processus d'ingestion et de digestion. Pour de faibles quantités de fourrage, l'ingestion est limitée par la vitesse d'ingestion instantanée ; pour de fortes quantités de ressource, l'ingestion est à l'opposé principalement limitée par la digestibilité. L'espace créé en dessous de ces deux contraintes (hachures) représente les vitesses d'ingestion potentielles. L'intersection des deux courbes donne la vitesse d'ingestion maximisant l'ingestion de nutriments (Drescher et al. 2006b).

Les adaptations comportementales mises en place par les chevaux face à l'hétérogénéité de leurs ressources végétales sont à ce jour peu connues. Ces non ruminants peuvent ingérer plus de fourrages de mauvaise qualité et les faire transiter plus rapidement au travers du système digestif (Janis 1976) ; il a ainsi été suggéré que leur réponse à un compromis entre quantité et qualité de la ressource pourrait être moins prononcée que celle des ruminants (Fryxell 1991). Pourtant, de récents travaux mettent en évidence une forte sélection en faveur des zones de végétation très rase par le cheval (< 4cm, **Figure 16**) et un évitement des zones d'herbe haute et reproductrice (Fleurance et al. 2001; Ménard et al. 2002; Lamoot et al. 2005), comportement d'autant plus marqué en pâturage équin, par rapport à un pâturage bovin par exemple (Ménard et al. 2002)

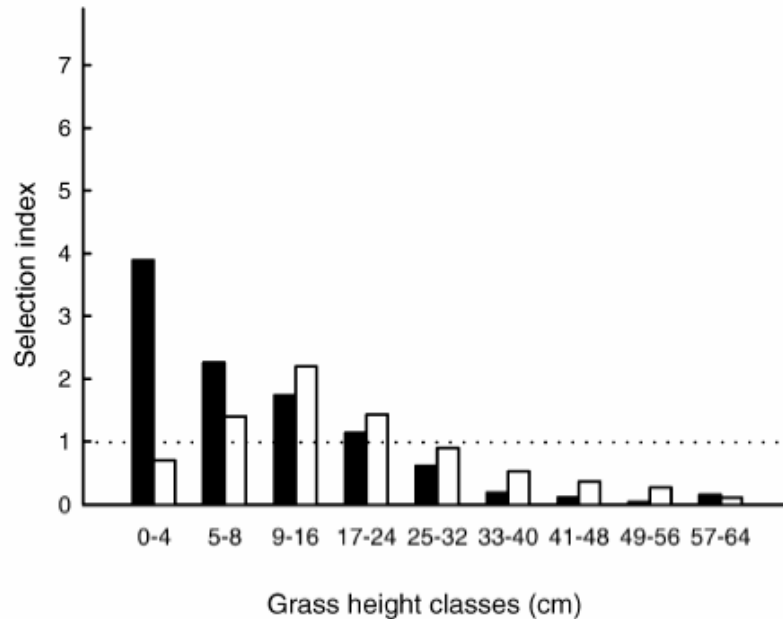


Figure 16 : Indice de sélection des différentes classes d'herbe par des chevaux (barres solides, PV : 410-850kg) et des bovins (barres ouvertes, PV : 310-570kg) ; la ligne en pointillé représente la séparation entre évitement (en dessous) et sélection (au dessus) (Ménard et al. 2002).

Depuis Taylor (1954), il était couramment admis, sans que ce soit démontré scientifiquement au pâturage, que ce mode d'utilisation hétérogène des prairies par les chevaux résultait d'un comportement d'évitement des parasites gastro-intestinaux. Un certain nombre d'études montre en effet que les chevaux ont tendance à regrouper leurs fèces dans ces zones d'herbe plus haute -qualifiées de latrines- qui sont largement moins utilisées pour l'alimentation bien qu'elles puissent représenter 30 à 35% de la surface prairiale (Ödberg & Francis-Smith 1976; Loiseau & Martin-Rosset 1988). Ce comportement a également été largement rapporté pour des ovins qui évitent de s'alimenter près de leurs fèces d'autant plus qu'ils sont eux mêmes parasités (Hutchings et al. 1998; Hutchings et al. 1999). Récemment, il a été suggéré que les caractéristiques nutritionnelles de l'herbe pourraient jouer au moins autant que le parasitisme dans le choix des sites d'alimentation par les chevaux (Fleurance et al. 2005; Fleurance et al. 2007). Dans les études de Fleurance et al. (2001), Ménard et al. (2002) et Lamoot et al. (2005) les chevaux ont alors pu utiliser leur double rangée d'incisives pour maintenir la végétation dans de jeunes stades de croissance, de meilleure qualité que dans les zones d'herbe haute peu exploitées. De plus amples études devront à l'avenir clarifier les raisons de l'intensité de la sélection en faveur des couverts ras exprimée par les chevaux et

vérifier notamment si, par leur mode d'utilisation des prairies, les chevaux maintiennent un niveau d'apport de nutriments satisfaisant. Les résultats rapportés par ces dernières études étant essentiellement descriptifs, des tests expérimentaux offrant des situations de choix simples, en conditions contrôlées, devront être mis en place, sur le modèle de certaines études menées sur des ruminants (Ginane et al. 2003).

Conclusions

Les chevaux sont, tout comme les ruminants, des herbivores « paiseurs » accordant une importance particulière aux variations des caractéristiques de leurs ressources. Quelques spécificités de leur comportement alimentaire en font pourtant des herbivores singuliers pour lesquels il est intéressant d'apporter un éclairage particulier.

Les chevaux consacrent plus de la moitié de leur journée à s'alimenter (soit deux fois plus que des ruminants), principalement de graminées, d'autres familles végétales pouvant être consommées en réponse aux variations de disponibilité, et de qualité du couvert végétal. Ils semblent capables d'ajuster leur comportement alimentaire aux contraintes liées à la hauteur de l'herbe, au moins pour des couverts végétatifs (par une augmentation du temps de pâturage, ou un ajustement de leur vitesse d'ingestion), ceci dans le but de maintenir leurs niveaux d'ingestion volontaire. Néanmoins, l'effet de la hauteur de l'herbe n'a pas pu être dissocié de celui de la qualité dans les quelques travaux rapportés dans cette synthèse. De plus, aucune étude n'a encore précisé l'effet de la qualité, notamment du stade phénologique, de la ressource pâturée sur les variations de masse ou de fréquence de bouchée chez le cheval. Des études expérimentales devront être mises en place dans le but d'explorer la forme de la relation entre vitesse d'ingestion et disponibilité de la ressource sur des couverts hétérogènes, résultant de l'exploitation extensive de la prairie.

Les facteurs à l'origine des variations d'ingestion à l'herbe mesurés pour des animaux aux besoins à priori semblables nécessitent d'être abordés plus en détails, en particulier dans des conditions de pâturage contrôlées. Il apparaît que les chevaux sont capables d'ingérer de plus grandes quantités de fourrage que les ruminants, notamment des fourrages de mauvaise qualité. Ils pourraient donc se trouver nettement moins contraints par la qualité de la ressource que ne le sont les ruminants (Janis 1976). Cette hypothèse nécessite aujourd'hui d'être testée expérimentalement.

De même, les déterminants de leur mode d'utilisation hétérogène des prairies (entretien de zones d'herbe rase au sein d'une mosaïque de zones d'herbe haute peu exploitées) nécessitent encore d'être approfondis. Il faudra ainsi faire la part entre les stratégies anti-parasitaires et nutritionnelles, et déterminer l'influence propre des caractéristiques structurelles et qualitatives du couvert. La théorie selon laquelle les herbivores devraient sélectionner des couverts leur permettant de maximiser leur ingestion de nutriments digestibles n'a encore jamais été testée chez le cheval pâturant des couverts hétérogènes. Des tests expérimentaux offrant des situations de choix simples pourraient être mis en place afin de déterminer dans quelle mesure les chevaux sélectionnent leurs sites d'alimentation sur la base de facteurs liés à la structure et/ou à la qualité du couvert pâturé.

La compréhension des déterminants des choix alimentaires et des niveaux d'ingestion des chevaux au pâturage est un préalable indispensable à une alimentation raisonnée des animaux et à une gestion adaptée des prairies. Il est donc nécessaire aujourd'hui de mettre en place des essais en conditions contrôlées afin d'analyser l'influence propre des caractéristiques liées au couvert végétal. Ces travaux permettront d'aboutir à la construction de modèles de prévision de l'ingestion et de l'impact du pâturage des chevaux dans différentes situations d'exploitation.

Etudes expérimentales :

Objectifs et hypothèses de travail, déroulement de la thèse

La synthèse bibliographique qui introduit cette thèse souligne l'importance particulière des variations de la structure (hauteur, biomasse) et de la qualité (teneurs en nutriments, en fibres) de la ressource exploitée par les herbivores. Chez les chevaux, l'effet de ces variables sur les composantes de l'ingestion volontaire et sur le mode de sélection des sites alimentaires au pâturage est encore mal connu. Or, la compréhension des relations entre végétation, d'une part, et ingestion et sélection alimentaire, d'autre part, doit passer par la mise en place **d'études expérimentales en conditions contrôlées** où chacune des variables étudiées peut varier indépendamment des autres. C'est pourquoi cette thèse se focalise plus particulièrement sur **l'évolution des niveaux d'ingestion et des choix de sites alimentaires en relation avec des variations de la hauteur et/ou de la qualité de la ressource**, ceci par la valorisation de données déjà existantes à l'auge et la mise en place de tests expérimentaux. Ainsi la première partie aborde l'influence de la qualité de fourrages distribués à l'auge en vert ou après conservation en foin sur l'ingestion volontaire et la digestibilité des chevaux. Nous avons conduit cette étude à partir de l'analyse d'une base de données dans laquelle les mesures individuelles étaient disponibles afin de clarifier la relation entre ingestion, digestibilité et qualité, pour laquelle les résultats rapportés à ce jour dans la littérature sont contradictoires. Puis nous nous sommes concentrés sur l'étude de l'ingestion et du comportement alimentaire du cheval au pâturage par la mise en place de dispositifs expérimentaux spécifiques. Une première expérimentation a traité de l'effet de la hauteur de l'herbe à qualité constante sur l'ingestion et les choix alimentaires de jeunes chevaux. Une seconde expérimentation avait pour objectif d'étudier l'influence, sur ces mêmes composantes, du compromis entre hauteur et qualité de la ressource pâturée.

Première partie : Effet de la qualité du fourrage sur l'ingestion mesurée à l'auge et variabilité individuelle

Parmi les herbivores domestiques, les chevaux sont connus pour être plus aptes que les ruminants à consommer et valoriser des fourrages grossiers de mauvaise qualité (Duncan et al. 1990). En tant qu'« hind-gut fermenters », les chevaux ne sont pas limités par le besoin de réduire le fourrage en petites particules pour le passage au travers du tractus digestif. Nous pouvons ainsi nous attendre à ce qu'ils soient **capables de maintenir des niveaux d'ingestion élevés sur des fourrages de faible valeur alimentaire, voire même à manger plus pour compenser la faible concentration en nutriments** (Janis 1976).

La littérature scientifique est abondante concernant les ruminants qui apparaissent au contraire limités dans leur ingestion sur des fourrages de mauvaise qualité (Reid et al. 1988; Jarrige et al. 1995). **Les références sont** malheureusement beaucoup moins nombreuses et même **contradictoires concernant les équidés**. La majorité des revues bibliographiques (Cymbaluk 1990; Martin-Rosset & Doreau 1984b; Duncan 1992) indique que les chevaux maintiendraient des niveaux d'ingestion stationnaires quelle que soit la qualité de ce qu'ils ingèrent. Des études récentes suggèrent pourtant que les chevaux pourraient au contraire réduire leur ingestion sur des foin fibreux (Dulphy et al. 1997b; Mesochina 2000). Cette limitation de l'ingestion serait néanmoins plus restreinte que pour les ruminants.

L'objectif de cette étude (Chapitre 1), menée sur un grand jeu de données acquises à l'INRA de Clermont/Theix, est de clarifier cette relation entre ingestion des chevaux et qualité du fourrage, et notamment de tester l'hypothèse émise par Janis (1976) : les chevaux maintiendraient, voire augmenteraient, leur ingestion de fourrage de faible valeur nutritive. Nous avons conduit cette étude par le biais d'une méta-analyse de la base de données (Sauvant et al. 2005) considérant pour la première fois la réponse propre à chaque individu (chevaux de selle adultes à l'entretien) sur différents types de fourrages.

Deuxième partie : Effets de la hauteur et de la qualité de la ressource sur l'ingestion et les choix alimentaires au pâturage

Bien que quelques études se soient intéressées récemment aux niveaux d'ingestion volontaire et aux modes d'utilisation des sites d'alimentation par les chevaux au pâturage (Mesochina 2000; Fleurance 2003), **l'influence propre des caractéristiques de la végétation n'a jamais été clairement déterminée**, du fait d'effets confondants entre les différents facteurs étudiés. C'est pourquoi nous avons choisi de mettre en place des **protocoles expérimentaux** en conditions contrôlées afin de mieux comprendre le rôle de deux caractéristiques majeures de la végétation pâturée : **sa hauteur et sa qualité**. Nous avons ainsi **quantifié les niveaux d'ingestion** volontaire et **déterminé les préférences** de jeunes chevaux confrontés à des **couverts offerts seuls ou en choix binaires** (couverts homogènes adjacents) dont les **alternatives variaient soit en hauteur** uniquement (qualité constante, Chapitre 2), **soit en hauteur et en qualité simultanément** (Chapitre 3). Des **chevaux en croissance** (de 2 ans) ont été choisis, car ils **représentent un modèle d'étude pertinent** pour l'examen de l'effet des variations de disponibilité et de qualité de l'herbe **dans la mesure où ils présentent des besoins élevés** (Mesochina 2000).

Sur la base des connaissances acquises pour d'autres herbivores domestiques, nous avons testé l'hypothèse résultant de l'Optimal Foraging Theory selon laquelle les chevaux devraient préférer le couvert leur permettant un taux d'ingestion instantanée de nutriments digestibles maximum (Black & Kenney 1984; Illius & Gordon 1990; Distel et al. 1995; Van Wieren 1996; Prache & Damasceno 2006). Nous avons de plus, lorsque cela a été possible, examiné si le couvert sélectionné permettait une ingestion journalière de nutriments supérieure, que nous avons comparé avec l'ingestion réalisée en situation de choix.

En 2006, le travail expérimental a visé à analyser, à l'échelle du bilan alimentaire journalier, **l'effet de différents niveaux de hauteur d'herbe sur l'ingestion et les préférences alimentaires des chevaux (Chapitre 2)**. Afin de définir les hauteurs d'herbe permettant des vitesses d'ingestion instantanées contrastées et une qualité similaire, nous nous sommes basés sur une étude précédente, à laquelle j'ai participé, visant à décrire la **relation entre vitesse d'ingestion instantanée et disponibilité de la ressource (réponse**

fonctionnelle) sur une large gamme de biomasses et de hauteurs, pour des chevaux de même race (ainsi que pour des poneys et des chevaux de trait) pâturant les mêmes prairies que dans la présente thèse. Cette étude constitue l'**Annexe 1**. Il en résulte que la réponse fonctionnelle mise en place par des chevaux de selle est de type II (comme démontré par Gross et al. 1993a). A partir de cette fonction, nous avons ainsi pu choisir trois hauteurs d'herbe végétative : un couvert ras limitant le flux d'ingestion des animaux, un couvert haut pour lequel les chevaux étaient sensés avoir atteint une vitesse d'ingestion proche de sa valeur maximale (atteinte du plateau), et un couvert intermédiaire.

Nous avons donc proposé, à 3 lots de 3 pouliches de selle de 2 ans, de **l'herbe végétative de différentes hauteurs mais de bonne qualité constante** (court : 6cm, moyen : 11cm, haut : 17cm ; NDF : 49%, MAT : 18%), en choix binaires au cours de 3 périodes de 3 semaines. Le niveau d'ingestion journalier de matière sèche mesuré sur chacun des couverts offert séparément a été pris comme témoin et comparé à celui réalisé dans chaque situation de choix binaire. Nous avons également caractérisé la vitesse d'ingestion instantanée permise par chacun des couverts à partir de plateaux expérimentaux.

Nous testons ici l'hypothèse selon laquelle les chevaux devraient préférer le couvert maximisant leur taux d'ingestion instantanée de matière sèche (dans le cas d'une qualité constante).

En 2007, nous avons mis en place une démarche expérimentale similaire pour étudier comment les **variations simultanées d'accessibilité et de qualité** du couvert végétal au cours de la saison de pâturage **agissaient sur les niveaux d'ingestion réalisés par les chevaux et sur leurs choix de sites alimentaires (Chapitre 3)**. Les couverts végétaux testés ici en conditions contrôlées (herbe végétative et épiée) sont le reflet d'une utilisation extensive de la prairie pâturée. Suivant le même principe qu'en 2006, nous avons proposé à 3 lots de 2 pouliches de selle de 2 ans des couverts d'accessibilité et de qualité variables en choix binaires, et ce au cours de 3 périodes (couvert court végétatif de bonne qualité : 7cm, NDF : 56%, MAT : 13% ; couvert intermédiaire de hauteur et de qualité moyenne : 13cm, NDF : 60%, MAT : 11% ; couvert reproducteur de qualité faible : 80cm, NDF : 62%, MAT : 7%). Par ailleurs, la qualité du couvert le plus haut a diminué au cours du temps du fait de sa maturation, ainsi les différences de qualité offertes entre couverts ont été croissantes entre le début et la fin des tests. La vitesse d'ingestion instantanée a été estimée sur chacun des

couverts à partir de plateaux expérimentaux et les niveaux d'ingestion de matière sèche ont été mesurés pour chaque situation de choix.

De la même manière que précédemment, nous testons l'hypothèse résultant de l'Optimal Foraging Theory selon laquelle les chevaux devraient préférer le couvert leur permettant un taux d'ingestion instantanée de nutriments maximum (de matière sèche digestible, d'énergie et/ou de protéines digestibles).

PREMIERE PARTIE

Effet de la qualité du fourrage sur l'ingestion mesurée à l'auge et variabilité individuelle

CHAPITRE 1

Ingestion volontaire et digestibilité chez le cheval : effet de la qualité du fourrage et variabilité individuelle

Ingestion volontaire et digestibilité chez le cheval : effet de la qualité du fourrage et variabilité individuelle

Edouard,N., Fleurance,G., Martin-Rosset,W., Duncan,P., Dulphy,J.P., Grange,S., Baumont,R., Dubroeuq,H., Perez-Barberia,F.J. & Gordon,I.J. 2008. Voluntary intake and digestibility in horses: effect of forage quality with emphasis on individual variability. Animal 2, 1526-1533.

Objectifs :

La structure, la distribution et la valeur nutritive des ressources influencent largement l'ingestion des herbivores. Lorsque la qualité du fourrage est réduite, la digestibilité et les quantités ingérées par les ruminants diminuent. Les équidés sont connus pour être plus aptes à consommer des fourrages grossiers de mauvaise qualité que ne le sont les ruminants. Les chevaux étant moins limités par le besoin de réduire le fourrage en petites particules pour le passage au travers du tractus digestif, devraient être capables de maintenir des niveaux d'ingestion élevés sur des fourrages de faible valeur alimentaire, voire même de compenser en mangeant plus. La majorité des revues bibliographiques indique que la digestibilité diminue avec la qualité du fourrage mais aucune n'a pu mettre en évidence d'influence sur les quantités ingérées par les chevaux. Des études récentes suggèrent même que ceux-ci pourraient au contraire réduire leurs niveaux d'ingestion à mesure que le foin devient fibreux, de manière néanmoins plus restreinte que les ruminants. Une faiblesse de ces études est d'avoir combiné des données de différentes expérimentations sans tenir compte des variations entre individus et entre types de fourrages. L'objectif de cette étude est donc de déterminer dans quelle mesure la qualité de la ressource influence l'ingestion de fourrages conservés par les chevaux, en considérant pour la première fois la réponse propre à chaque individu

Méthodes :

Nous avons ici analysé un jeu de données composé de 45 essais conduits à l'INRA de Theix pour lesquels la digestibilité et les niveaux d'ingestion réalisés par 21 chevaux de selle (hongres à l'entretien) ont été mesurés individuellement, sur trois types de fourrage (7 fourrages verts de graminées, 33 foins de graminées, 5 foins de légumineuses). Ces fourrages ont été distribués successivement à l'auge, *ad libitum*, à des groupes de 5 à 6 animaux. La

digestibilité et les niveaux d'ingestion (offert – refus) réalisés par les chevaux ont été mesurés après une période d'adaptation. Ce jeu de données a été traité à la fois au niveau du groupe de chevaux ($n = 45$, pour permettre des comparaisons avec la littérature) et au niveau des individus ($n = 229$, modèles mixtes contrôlant la variabilité individuelle).

Résultats :

Comme attendu, la digestibilité de la MS a diminué avec la qualité du fourrage, ceci pour les deux types d'analyses. L'ingestion a légèrement diminué avec l'augmentation de la teneur en fibres au niveau du groupe de chevaux ($R^2 = 0.10$), et aucun effet de la teneur en protéines ou de la digestibilité n'a été mis en évidence. Au contraire, à l'échelle individuelle, l'ingestion a augmenté avec la réduction de sa qualité (augmentation de sa teneur en fibres ou diminution de sa teneur en protéines et par conséquent de sa digestibilité). Notre analyse à l'échelle du groupe confirme donc les conclusions de la littérature et montre que la qualité du fourrage influence peu l'ingestion. En revanche, la considération de l'individu clarifie cette relation. Les chevaux ont exprimé des réponses différentes : la majorité des animaux a compensé la faible valeur nutritive par une augmentation de son ingestion ; quelques autres ont mangé moins, sans induire pour autant un déficit dans leurs apports de nutriments. D'une manière générale, tous les animaux ont couvert leurs besoins nutritionnels.

Conclusions :

Cette étude montre, pour la première fois, que les chevaux sont capables de compenser la faible valeur nutritive de leurs ressources par une augmentation de leurs niveaux d'ingestion, bien que tous les individus n'aient pas exprimé la même réponse sur tous les types de fourrage. Cette analyse souligne l'importance de tenir compte de la variabilité individuelle dans l'étude des déterminants de l'ingestion des grands herbivores domestiques. La variabilité individuelle pourrait être ici un résultat du déséquilibre du plan expérimental, conçu avec un autre objectif ; elle pourrait aussi découler de la sélection artificielle, qui favorise la performance en compétition pour des chevaux de selle, et pas la capacité d'exploiter les ressources alimentaires.

Animal (2008) 2:10, 1526-1533

Voluntary intake and digestibility in horses: effect of forage quality with emphasis on individual variability

**N. Edouard^{1,2}, G. Fleurance^{3,1}, W. Martin-Rosset¹, P. Duncan², J.P. Dulphy¹, S. Grange²,
R. Baumont¹, H. Dubroeuq¹, F.J. Pérez-Barbería⁴ and I.J. Gordon⁵**

¹*Institut National de la Recherche Agronomique, UR 1213 Unité de Recherches sur les Herbivores, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France*

²*Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique UPR 1934, 79360 Beauvoir-sur-Niort, France*

³*Les Haras Nationaux, Direction des Connaissances, 19230 Arnac-Pompadour, France*

⁴*The Macaulay Institute, Craigiebuckler, Aberdeen, UK, AB15 8QH*

⁵*Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation – Davies Laboratory, PMB PO Aitkenvale, Qld 4814, Australia*

DEUXIEME PARTIE

Effets de la hauteur et de la qualité de la ressource sur l'ingestion et les choix alimentaires au pâturage

CHAPITRE 2

Influence de la hauteur de l'herbe pâturée sur la sélection des sites d'alimentation et l'ingestion volontaire par les chevaux

Influence de la hauteur de l'herbe pâturée sur la sélection des sites d'alimentation et l'ingestion volontaire par les chevaux

Edouard,N., Fleurance,G., Dumont,B., Baumont,R. & Duncan,P. How does sward height affect feeding patch choice and voluntary intake in horses? Soumis à Applied Animal Behaviour Science.

Objectifs :

L'herbe pâturée représente une large part de l'alimentation annuelle des chevaux et la compréhension de leur mode d'utilisation de la végétation est indispensable à la gestion des animaux et des écosystèmes prairiaux. A ce jour, peu de connaissances sont disponibles concernant les principes qui régissent la sélection des sites d'alimentation et l'ingestion des chevaux en réponse aux variations des caractéristiques de leurs ressources. L'objectif de cette étude est de déterminer si les chevaux adaptent leur comportement alimentaire en accord avec les prévisions issues des modèles d'optimisation. Nous leur avons ainsi offert des choix binaires entre des couverts végétatifs, de bonne qualité constante, variant en hauteur : notre hypothèse est que les chevaux exprimeront une préférence pour le couvert le plus haut, c'est-à-dire celui permettant la vitesse d'ingestion de MS la plus élevée.

Méthodes :

Trois groupes de trois chevaux de selle (femelles de 2 ans) se sont vus offrir, sous forme d'un carré latin, des choix binaires entre des couverts végétatifs de hauteur différente (S : 7cm, I : 11cm, T : 17cm) dont la qualité a été maintenue constante (préparés par tonte puis repousse). La vitesse d'ingestion instantanée permise par chacun des couverts a été déterminée à partir de la masse de bouchée mesurée sur des plateaux expérimentaux proposés au box, et la fréquence de bouchée réalisée au pré. Les niveaux d'ingestion journaliers, réalisés sur chacun des couverts offert seul ainsi qu'en situation de choix, ont été estimés individuellement par la récolte totale des fèces et une estimation de la digestibilité du régime par le dosage de l'azote fécal. Enfin, la sélection des sites d'alimentation a été évaluée à court terme (30 premières minutes) ainsi qu'à l'échelle de la journée par le temps passé à pâturer chacun des couverts en situation de choix au pâturage. L'ensemble de ces données a été traité

par le biais de modèles mixtes, tenant compte de la variabilité individuelle (« facteur aléatoire »).

Résultats :

Les niveaux d'ingestion (21gMS/kgPV/jour) et les temps de pâturage journaliers (14h/jour) n'ont pas varié quelle que soit la situation considérée. En situation de choix, les chevaux ont largement sélectionné le couvert le plus haut, sur lequel ils ont réalisé des vitesses d'ingestion de MS supérieures, en accord avec notre hypothèse, ceci à court terme comme à l'échelle de la journée. Les préférences exprimées n'étaient pas strictement optimales, les chevaux n'ayant pas pâturé exclusivement le couvert le plus profitable. Ce comportement est probablement le résultat d'un échantillonnage régulier de la valeur des couverts offerts au cours de la journée. De plus, bien que les différences de vitesses d'ingestion de MS aient été importantes entre couverts au début de la journée de test, elles ont probablement rapidement diminué du fait du prélèvement par les chevaux, ce qui explique au moins en partie l'absence de variation des temps de pâturage ou des quantités ingérées journalières.

Conclusions :

Cette étude met en évidence que la hauteur de l'herbe affecte la sélection des sites d'alimentation et le comportement d'ingestion des chevaux. Les chevaux ont sélectionné le couvert leur permettant de maximiser l'ingestion instantanée de matière sèche : l'application des modèles d'optimisation de l'acquisition des ressources a donc permis de prévoir correctement les choix exprimés par les animaux entre des sites d'alimentation de qualité constante.

Submitted to Applied Animal Behaviour Science

How does sward height affect feeding patch choice and voluntary intake in horses?

Nadège Edouard^{a, c, *}, Géraldine Fleurance^{b, a}, Bertrand Dumont^a, René Baumont^a
and Patrick Duncan^c

^a*INRA Clermont/Theix UR1213, 63122 St-Genès-Champanelle France*

^b*Les Haras Nationaux Direction des connaissances, 19230 Arnac-Pompadour France*

^c*Centre d'Etudes Biologiques de Chizé CNRS UPR 1934, 79360 Beauvoir-sur-Niort France*

*Corresponding author: Tel: +33 4 73 62 41 27, fax: +33 4 73 62 41 18

Email address: nadege.edouard@clermont.inra.fr

CHAPITRE 3 :

**Pâturage au sein d'un environnement
hétérogène : une étude expérimentale du
compromis entre vitesse d'ingestion et
qualité de la ressource**

Pâturage au sein d'un environnement hétérogène : une étude expérimentale du compromis entre vitesse d'ingestion et qualité de la ressource

Edouard,N., Fleurance,G., Dumont,B., Baumont,R. & Duncan,P. Foraging in a heterogeneous environment – an experimental study of a trade-off between intake rate and diet quality. En préparation pour Oecologia.

Objectifs :

La sélection des sites d'alimentation est un composant central de l'interaction entre les herbivores et leurs ressources. La compréhension des processus impliqués est essentielle au développement de modèles de prévision de l'impact des animaux sur leur environnement. D'après les théories d'optimisation développées ces dernières années, les animaux sélectionneraient leurs sites d'alimentation de façon à maximiser leur taux d'acquisition d'énergie. Pour les herbivores paisseurs, les sites autorisant les vitesses d'ingestion les plus élevées impliquent une faible digestibilité du fait de leur importante teneur en fibres ; inversement, les sites les plus digestibles concernent souvent de l'herbe courte, et imposent par conséquent une faible vitesse d'ingestion. Les herbivores sont ainsi confrontés à un compromis entre la vitesse d'ingestion instantanée et la qualité du régime, déterminant le taux d'acquisition d'énergie à plus long terme. Le but de cette étude est d'explorer le comportement alimentaire de chevaux face à un compromis entre la hauteur et la qualité de l'herbe pâturée, afin de tester quelques modèles d'optimisation (de la vitesse d'ingestion de MS digestible, d'énergie et/ou de protéines).

Méthodes :

Trois groupes de deux chevaux de selle (femelles de 2 ans) se sont vus offrir, sous forme d'un carré latin, des choix binaires entre des couverts de hauteur et de qualité variables (court bon, Sg : 7cm, NDF=56%, MAT=13% ; intermédiaire, Mi : 13cm, NDF=60%, MAT=11% ; haut pauvre, Tp : 80cm, NDF=62%, MAT=7%). La vitesse d'ingestion instantanée permise par chacun des couverts a été estimée à partir de la masse de bouchée mesurée sur des plateaux expérimentaux proposés au box, et la fréquence de bouchée réalisée au pré. Les niveaux d'ingestion journaliers, réalisés sur chacune des situations de choix, ont

été estimés individuellement par la récolte totale des fèces et une estimation de la digestibilité du régime par le dosage de l'azote fécal, ceci afin d'évaluer les conséquences des choix exprimés par les animaux. Enfin, la sélection des sites d'alimentation a été déterminée à court terme (première heure) ainsi qu'à l'échelle de la journée par le temps passé à pâturer chacun des couverts en situation de choix au pâturage. L'ensemble de ces données a été traité par le biais de modèles mixtes, tenant compte de la variabilité individuelle (« facteur aléatoire »).

Résultats :

La qualité du couvert le plus haut a diminué au cours du temps du fait de sa maturation. Les chevaux ont sélectionné le couvert le plus haut durant la première période de tests, et ont reporté leur temps d'alimentation vers l'alternative plus courte lors des deux périodes suivantes. Les vitesses d'ingestion de MS digestible et d'énergie ont été plus importantes sur les couverts les plus hauts alors que la vitesse d'ingestion de matières azotées digestibles a été plus élevée sur les couverts les plus courts (et notamment le couvert intermédiaire), et s'est ainsi avérée être un meilleur facteur de prévision de la sélection des sites d'alimentation par les chevaux. Ceux-ci ont exprimé des préférences partielles, particulièrement à l'échelle de la journée. Dans cette étude, les couverts qui ont permis de maximiser les apports en matières azotées digestibles (les plus courts) impliquaient de plus faibles apports en énergie que les couverts les plus hauts. Les chevaux ont peut-être pâturé les deux couverts à leur disposition afin d'équilibrer leurs apports en protéines et en énergie.

Conclusions :

Confrontés à des variations de la valeur nutritive de leur environnement, les chevaux ont pâturé de façon sélective. Lorsque les différences de qualité entre les couverts offerts ont augmenté, les chevaux ont largement sélectionné les couverts courts et intermédiaires sur lesquels ils ont maximisé leur vitesse d'ingestion de matières azotées digestibles, au détriment de la VII de MS digestible ou d'énergie. Ils ont par conséquent maintenu une forte intensité de pâturage sur ces couverts en croissance, processus qui entretient l'hétérogénéité structurale de la végétation. Néanmoins, la sélection en faveur des couverts maximisant les apports en nutriments azotés n'a été que partielle : à l'échelle du bilan journalier, les chevaux ont ingéré des régimes mixtes. Par la modulation de leur temps de pâturage sur les différentes alternatives, les chevaux ont adapté leur comportement à l'hétérogénéité de leur environnement, afin de maintenir un régime de bonne qualité et de satisfaire leurs besoins nutritionnels.

In preparation for a submission to Oecologia

Foraging in a heterogeneous environment – an experimental study of a trade-off between intake rate and diet quality

**Nadège Edouard^{a, b, *}, Géraldine Fleurance^{a, c}, Bertrand Dumont^a,
René Baumont^a and Patrick Duncan^b**

^a*INRA UR1213 Herbivores, 63122 St-Genès-Champanelle France*

^b*Centre d'Etudes Biologiques de Chizé CNRS UPR 1934, 79360 Beauvoir-sur-Niort France*

^c*Les Haras Nationaux Direction des connaissances, 19230 Arnac-Pompadour France*

*Corresponding author: Tel: +33 4 73 62 41 27, fax: +33 4 73 62 41 18

Email address: nadege.edouard@clermont.inra.fr

DISCUSSION GENERALE

Dans une première partie, nous discuterons nos résultats concernant l'effet de la quantité et de la qualité de la ressource sur l'ingestion volontaire des chevaux (en terme de vitesse d'ingestion instantanée, de temps de pâturage journalier et de quantités totales ingérées), ceci au regard de la littérature scientifique. Nous tenterons également de proposer quelques modèles de prévision des quantités ingérées en fonction de variables simples caractérisant la qualité du fourrage. Nous aborderons enfin les conséquences liées à la variabilité individuelle mise en évidence dans le premier chapitre.

La deuxième partie sera consacrée à l'effet de la quantité et de la qualité de la ressource sur les choix de sites alimentaires au pâturage. Nous confronterons nos résultats aux hypothèses émises (notamment aux prédictions issues de l'Optimal Foraging Theory décrite en introduction) et discuterons de l'adaptation comportementale des chevaux face au compromis quantité/qualité de la ressource.

Enfin dans une troisième partie, nous tenterons de faire le lien entre nos différentes études en précisant comment la sélection des sites alimentaires au sein d'un environnement hétérogène peut permettre aux chevaux de réguler leur ingestion de nutriments à l'échelle du bilan journalier.

1/ Ingestion instantanée et journalière

Les différents chapitres de cette thèse apportent de nouvelles données concernant les niveaux d'ingestion volontaires de chevaux à l'auge et au pâturage. La **Table 12** résume les caractéristiques structurelles (hauteurs et biomasses) et qualitatives (teneurs en fibres, matières azotées totales, énergie nette, azote digestible et digestibilité de la matière sèche) des fourrages ou des couverts offerts dans chacune de ces études. La **Table 13** récapitule l'ensemble des paramètres mesurés en lien avec l'ingestion volontaire (temps de pâturage, caractéristiques de l'ingestion instantanée, quantités ingérées) à l'auge et au pâturage.

Table 12 : Caractéristiques structurelles et qualitatives des différents fourrages ou couverts offerts lors de nos trois études (moyennes \pm S.E.)

Etude	Période	Fourrages ou Couverts	Hauteur (cm)		Biomasses (gMS/m ²) Entrée	Qualité				
			Entrée	Sortie		Fibre NDF (%MS)	Matières Azotées Totales (%MS)	Digestibilité de la MS (%)	MADC (g/kgMS)	Energie nette (Mcal/kgMS)
Chapitre 1 auge	-	Fourrages verts	-	-	-	57.3 \pm 1.0	15.4 \pm 1.2	56.5 \pm 0.7	95.4 \pm 4.0	1.40 \pm 0.01
	-	Foins de gram	-	-	-	63.7 \pm 1.0	11.6 \pm 0.7	52.3 \pm 0.7	58.3 \pm 2.0	1.21 \pm 0.01
	-	Foins de leg	-	-	-	51.7 \pm 2.4	16.5 \pm 0.7	60.0 \pm 1.5	96.2 \pm 2.6	1.24 \pm 0.03
Chapitre 2 pâturage 2006	Toutes confondues	Court	6.0 \pm 0.1	5.2 \pm 0.1	64.8 \pm 1.4	49.4 \pm 0.9	18.1 \pm 0.5	61.5 \pm 0.6	113.5 \pm 4.2	1.53 \pm 0.01
		Moyen	11.0 \pm 0.1	6.3 \pm 0.1	118.3 \pm 1.8	50.3 \pm 0.7	19.6 \pm 0.4	61.0 \pm 0.5	125.5 \pm 3.7	1.57 \pm 0.01
		Haut	17.8 \pm 0.1	7.7 \pm 0.1	201.6 \pm 3.5	48.4 \pm 1.2	18.0 \pm 0.3	62.2 \pm 0.8	111.6 \pm 3.3	1.56 \pm 0.01
1	Court bon		8.2 \pm 0.1	6.4 \pm 0.1	52.1 \pm 2.4	57.2 \pm 0.6	13.0 \pm 0.5	56.5 \pm 0.4	73.5 \pm 3.9	1.35 \pm 0.02
	Moyen interm		13.6 \pm 0.2	9.0 \pm 0.2	121.8 \pm 4.2	58.4 \pm 0.9	11.3 \pm 0.4	55.7 \pm 0.6	60.9 \pm 3.0	1.28 \pm 0.01
	Haut pauvre		81.3 \pm 0.6	36.6 \pm 0.8	559.0 \pm 18.5	59.7 \pm 0.5	8.3 \pm 0.4	54.9 \pm 0.3	37.7 \pm 3.8	1.17 \pm 0.01
Chapitre 3 pâturage 2007	Court bon		7.0 \pm 0.1	5.4 \pm 0.1	63.5 \pm 2.3	56.2 \pm 0.8	13.9 \pm 0.4	57.1 \pm 0.5	80.6 \pm 3.3	1.38 \pm 0.02
	Moyen interm		12.5 \pm 0.2	8.5 \pm 0.2	140.7 \pm 4.7	60.7 \pm 0.9	12.1 \pm 0.3	54.3 \pm 0.6	69.1 \pm 2.5	1.26 \pm 0.02
	Haut pauvre		83.9 \pm 0.7	39.7 \pm 0.7	780.9 \pm 18.8	61.9 \pm 0.5	7.4 \pm 0.4	53.5 \pm 0.3	30.5 \pm 2.9	1.15 \pm 0.01
3	Court bon		6.8 \pm 0.2	4.4 \pm 0.1	67.6 \pm 2.7	55.1 \pm 0.4	13.3 \pm 0.6	57.9 \pm 0.3 ^a	76.1 \pm 5.2	1.36 \pm 0.02
	Moyen interm		12.7 \pm 0.2	8.4 \pm 0.1	169.6 \pm 5.5	60.8 \pm 1.0	11.7 \pm 0.3	54.2 \pm 0.6	66.1 \pm 2.4	1.25 \pm 0.02
	Haut pauvre		75.7 \pm 1.0	39.2 \pm 0.8	884.2 \pm 21.2	64.8 \pm 0.7	7.0 \pm 0.2	51.6 \pm 0.5	29.4 \pm 2.1	1.10 \pm 0.02

Table 13 : Récapitulatif des paramètres d'ingestion journalière et instantanée mesurés lors des deux études menées au pâturage (moyennes \pm S.E.)

Etude	Couverts ou Choix	Temps de pâturage journalier (%)	Vitesse d'Ingestion Instantanée				Quantités Ingérées			
			Masse bouchée (g/MS)	Fréquence bouchée (n/min)	VII MS (g/MS/min)	VII MSD (g/MSD/min)	Digestibilité du régime (%)	QI MS (g/MS/kgPV)	QI MSD (g/MSD/kgPV)	
Chapitre 1 auge	Fourrages verts	-	-	-	-	-	58.1 \pm 4.2	18.8 \pm 1.4	10.9 \pm 1.1	
	Foins de gram	-	-	-	-	50.8 \pm 6.2	16.6 \pm 2.2	8.5 \pm 1.6		
	Foins de leg	-	-	-	-	58.4 \pm 4.9	19.6 \pm 3.5	11.5 \pm 2.5		
Chapitre 2 pâturage 2006	Court	60.2 \pm 1.9	0.34 \pm 0.08	42.2 \pm 1.6	13.5 \pm 3.3	8.5 \pm 1.3	60.9 \pm 0.3	20.6 \pm 2.7	12.4 \pm 1.7	
	Moyen	59.2 \pm 1.9	0.51 \pm 0.08	43.1 \pm 1.6	21.9 \pm 3.3	13.0 \pm 1.3	60.6 \pm 0.3	19.3 \pm 2.6	11.8 \pm 1.6	
	Haut	57.4 \pm 1.9	1.06 \pm 0.08	30.3 \pm 1.7	32.5 \pm 3.3	20.5 \pm 1.3	61.2 \pm 0.3	19.4 \pm 2.6	11.9 \pm 1.6	
	Court / Moyen	58.4 \pm 1.9	-	-	-	-	61.9 \pm 1.0	22.3 \pm 3.7	13.8 \pm 2.5	
	Court / Haut	57.4 \pm 1.9	-	-	-	-	62.1 \pm 1.0	21.0 \pm 3.5	13.1 \pm 2.4	
	Moyen / Haut	59.3 \pm 1.9	-	-	-	-	61.7 \pm 1.0	20.3 \pm 3.7	12.7 \pm 2.5	
Chapitre 3 pâturage 2007	Court bon	-	0.44 \pm 0.07	49.5 \pm 1.3	21.7 \pm 2.5	12.4 \pm 1.3	-	-	-	
	Moyen interm	-	0.80 \pm 0.07	42.9 \pm 1.3	33.6 \pm 2.5	18.4 \pm 1.3	-	-	-	
	Haut pauvre	-	4.17 \pm 0.07	10.7 \pm 1.3	43.1 \pm 2.5	22.9 \pm 1.3	-	-	-	
	Court bon / Moyen interm	57.4 \pm 1.6	-	-	-	-	55.8 \pm 0.4	23.3 \pm 0.9	13.0 \pm 0.5	
	Court bon / Haut pauvre	60.6 \pm 1.6	-	-	-	-	52.2 \pm 0.4	24.6 \pm 0.9	12.9 \pm 0.5	
	Moyen interm / Haut pauvre	58.9 \pm 1.6	-	-	-	-	53.5 \pm 0.4	24.2 \pm 0.9	12.9 \pm 0.5	

1.1/ Effets de la quantité et de la qualité de la ressource sur l'ingestion instantanée

1.1.a/ Caractéristiques de l'ingestion instantanée

Dans les chapitres 2 et 3, nous avons pu mettre en évidence que les caractéristiques de l'ingestion instantanée ont varié en fonction du couvert proposé au pâturage (**Table 13**). La masse des bouchées effectuée sur les plateaux du couvert le plus haut a été trois fois supérieure à celle effectuée sur le couvert le plus court en 2006 et entre 6 et 12 fois supérieure (selon la période) sur le haut pauvre que sur le court bon en 2007. L'augmentation de la fréquence de bouchée sur le couvert court n'a pas suffi à maintenir la vitesse d'ingestion instantanée de MS (ou de MSD) quelle que soit l'année de test, comme cela avait été montré pour des ovins (Allden & Whittaker 1970) ou des bovins (Ferrer Cazcarra et al. 1995) sur des couverts similaires.

D'après le modèle de Spalinger & Hobbs (1992), le temps de manipulation de la bouchée (défini par le temps de préhension et de mastication de la bouchée) est, dans le cas de couverts de qualité homogène, entièrement dépendant de la masse de la bouchée, elle-même fortement contrainte par la quantité d'herbe disponible. Dans le cas l'expérimentation menée en 2007, les couverts ont varié simultanément en hauteur et en qualité. Or, dans l'étude de Fleurance et al. (2008), l'intégration de la teneur en fibres du couvert (NDF : 53-68%MS) n'a pas permis d'améliorer le modèle de prévision du temps de manipulation de la bouchée pour des chevaux de selle. Ainsi, la vitesse d'ingestion, sur cette gamme de couverts, semble principalement contrainte par la hauteur de l'herbe. Cela mériterait néanmoins d'être vérifié sur une gamme de qualité plus large.

1.1.b/ Modèles de réponse fonctionnelle

La réunion des données des chapitres 2 et 3 (pâturage) permet de tracer un modèle de la réponse fonctionnelle des chevaux de 2 ans sur une large gamme de hauteur de l'herbe (5-90cm, 48-65%NDF). Ce modèle est néanmoins limité par l'absence de mesures entre 22 et 65cm. En accord avec le modèle proposé par Spalinger et Hobbs (Spalinger & Hobbs 1992), cette réponse est asymptotique (type II : $y = (4.51*x) / (1 + 0.09*x)$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.73$, **Figure 28** ; ce modèle explique plus de variance qu'une relation linéaire de type I dont le $R^2 = 0.51$), comme déjà suggéré par Gross et al. (1993a) pour une majorité d'herbivores dont le cheval, sur des couverts homogènes de luzerne.

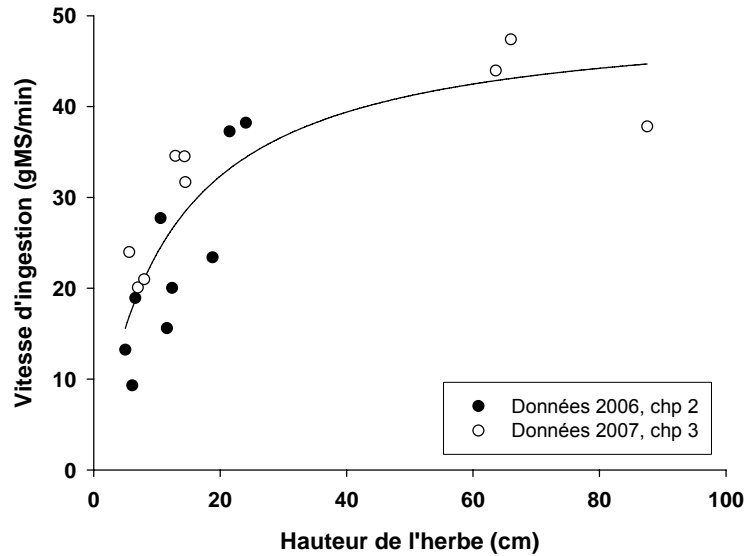


Figure 28 : Relation entre la vitesse d'ingestion de MS (moyenne des 2 ou 3 individus testés sur chaque couvert) et la hauteur du couvert, à partir de la réunion des données issues des expérimentations menées en 2006 (Chapitre 2) et en 2007 (Chapitre 3).

Les données issues des deux études sont cohérentes, bien que les vitesses d'ingestion de MS soient un peu plus élevées en 2007 qu'en 2006 pour des hauteurs proches (7-13cm), ce qui est probablement dû aux différences de teneurs en MS de l'herbe entre les deux années (2006 : 17-21%MS, 2007 : 20-25%MS). La valeur de l'asymptote (a/b dans l'équation $y = (a \times x)/(1 + b \times x)$) donne une vitesse d'ingestion instantanée maximale de 50.1gMS/min. Cette valeur est plus élevée que la vitesse maximale de manipulation de la bouchée rapportée par Gross et al. (1993a) sur des hongres de selle adulte (40gMS/min). Néanmoins la masse corporelle de ces derniers était plus faible que celle des poulains considérés dans les chapitres 2 et 3 (490kg en moyenne vs. 432kg pour Gross et al. 1993a) ce qui est susceptible d'expliquer au moins en partie ces différences. Il a en effet été montré que, pour plusieurs espèces de mammifères herbivores, la vitesse d'ingestion maximale est corrélée à la masse corporelle selon une relation allométrique ($0.63 \times \text{masse}^{0.71}$, Shipley et al. 1994). D'après ce modèle, la vitesse d'ingestion maximale estimée pour les chevaux de Gross et al. (1993a) serait : $0.63 \times 432^{0.71} = 46\text{gMS/min}$. Cette valeur est un peu plus élevée que celle estimée par les auteurs sur des couverts homogènes de Luzerne de bonne qualité. En revanche, dans notre cas, la VII maximale calculée à partir de la réponse fonctionnelle tracée pour les données 2006 et 2007 est cohérente avec celle prévue par cette relation allométrique : $0.63 \times 490^{0.71} = 51.2\text{gMS/min}$.

L'étude de Fleurance et al. (2008, voir **Annexe 1**), apporte un éclairage particulier sur la relation entre vitesse d'ingestion et quantité de la ressource, ceci pour la première fois sur trois formats d'équidés et sur une large gamme de couverts. Pour les trois formats considérés (poneys, selles, traits), la réponse fonctionnelle est de type II. Nous avons ainsi réuni les données de Fleurance et al. (2008, sur les chevaux de selle uniquement) avec celles issues des chapitres 2 et 3, les vitesses d'ingestion ayant été au préalable corrigées par le poids vif des animaux (PV = 602kg dans Fleurance et al. 2008) pour tenir compte de son effet allométrique (Shiple et al. 1994). L'équation obtenue est la suivante : $y = (0.009 * x) / (1 + 0.077 * x)$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.76$ (**Figure 29**). Les vitesses d'ingestion (en gMS/min/kgPV) calculées dans ces trois études sont cohérentes quelles que soient les hauteurs testées ; de plus l'apport des données de Fleurance et al. (2008) permet l'ajout de quelques points entre 20 et 65cm, ce qui semble améliorer le modèle ($R^2 = 0.76$). L'asymptote (a/b) donne une VII maximale de 0.11gMS/min/kgPV, soit 54gMS/min pour les poulains des Chapitres 2 et 3 et 66gMS/min pour les chevaux de selle adulte de l'étude de Fleurance et al. (2008). Néanmoins la variabilité observée pour des hauteurs supérieures à 30cm reste élevée et de nouvelles données devront confirmer ces estimations.

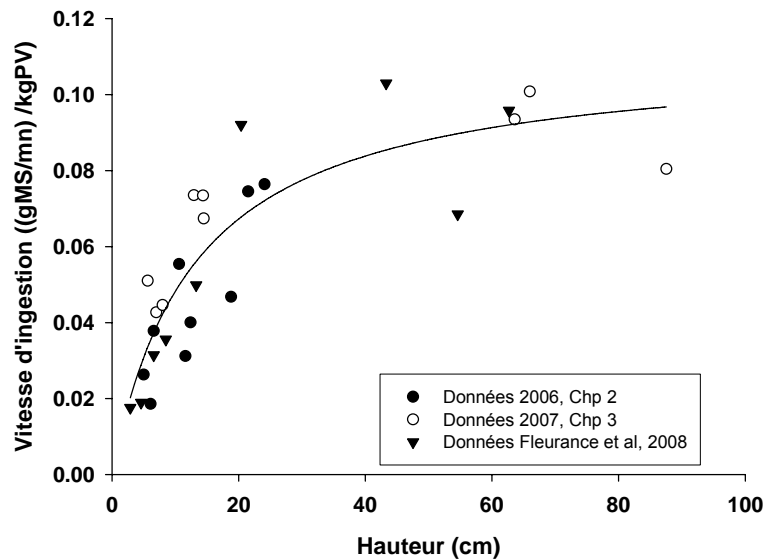


Figure 29 : Relation entre la vitesse d'ingestion de MS (moyenne des 2 ou 3 individus testés sur chaque couvert, corrigée par le PV des animaux) et la hauteur du couvert, à partir de la réunion des données issues des expérimentations menées en 2006 (Chapitre 2, PV moyen = 503kg) et en 2007 (Chapitre 3, PV moyen = 470kg) ainsi que celles rapportées par Fleurance et al. (2008, PV moyen = 602kg).

La forme asymptotique de la réponse fonctionnelle (type II) a été largement vérifiée pour des herbivores domestiques, dans la plupart des cas sur des couverts homogènes et végétatifs (voir notamment Allden & Whittaker 1970; Penning et al. 1991; Gross et al. 1993a; Newman et al. 1994a; Ginnet & Demment 1995). Des bovins ont néanmoins montré une limitation de leur vitesse d'ingestion pour des valeurs de biomasses plus élevées et de fortes densités de tiges (réponse fonctionnelle de type IV, Benvenuti et al. 2006; Drescher et al. 2006a). Ceci indique que la pente de la réponse fonctionnelle pourrait décroître pour des herbivores pâturant sur des couverts offrant de fortes quantités d'herbe, du fait de la diminution de la masse de bouchée sur des couverts épiés (Flores et al. 1993). Dans notre cas, la masse de bouchée a effectivement été plus faible sur le couvert dont le stade reproducteur était avancé (3^{ème} période de l'expérimentation 2007) comparé à des stades reproducteurs plus précoces (1^{ère} et 2^{ème} périodes). Il faudrait néanmoins à l'avenir réitérer ces mesures sur des couverts à forte densité de tiges pour pouvoir conclure quant à la mise en place de ce type de réponse fonctionnelle chez les chevaux.

1.2/ Conséquences en terme d'ingestion journalière

Les niveaux d'ingestion journaliers de fourrages conservés réalisés par des hongres adultes à l'entretien mesurés dans le premier chapitre (en moyenne $17.3 \pm 0.4 \text{gMS/kgPV/jour}$ soit $9.2 \pm 0.2 \text{gMSD/kgPV/jour}$, **Table 13**) sont tout à fait cohérents avec la littérature. En effet, les niveaux d'ingestion de matière sèche varient de 15 à 25gMS/kgPV/jour pour des hongres ou des femelles à l'entretien dans le cadre de fourrages verts ou secs distribués à volonté à l'auge (voir par exemple Boulot 1987; Cymbaluk 1990; Martin-Rosset & Doreau 1984b; Chenost & Martin-Rosset 1985; Dulphy et al. 1997b). Au pâturage, des chevaux en croissance (2 ans) ont ingéré en moyenne $20.8 \pm 3.0 \text{gMS/kgPV/jour}$ lors de l'étude menée en 2006 et $24.0 \pm 0.9 \text{gMS/kgPV/jour}$ lors de celle menée en 2007 sur des couverts à plus faible digestibilité; dans les deux cas l'ingestion de matière sèche digestible a été de 13 gMSD/kgPV/jour (**Table 13**). Les références concernant les quantités ingérées par des chevaux au pâturage sont peu nombreuses et relativement variables, même pour des animaux dont les besoins sont à priori comparables. A l'intérieur d'une même étude, la variabilité des mesures est également élevée: les niveaux d'ingestion observés chez des chevaux en croissance ont pu varier entre 26 et 32gMS/kgPV/jour chez des poulains de race de trait conduits sur des prairies naturelles humides (Marais Poitevin, pâturage continu, Ménard et al. 2002). Les mesures rapportées dans cette thèse sont plus faibles, bien qu'estimées à l'aide

d'une méthode de mesure similaire, et ces différences sont probablement au moins en partie imputables aux conditions dans lesquelles les quantités ingérées ont été mesurées (e.g. caractéristiques des prairies, conduite des animaux...) ainsi qu'au format des animaux considérés (cheval de selle vs. cheval de trait). Avec la même méthodologie que celle employée dans la Deuxième Partie de cette thèse (récolte totale des fèces et estimation de la digestibilité de l'herbe ingérée par dosage de l'azote fécal), Mesochina (2000) a mesuré des quantités ingérées de 21gMO/kgPV/jour pour des poulains de selle de 2 ans conduits en pâturage tournant sur les mêmes prairies temporaires que dans les chapitres 2 et 3 (Corrèze). Pour comparaison, les niveaux d'ingestion de matière organique au pâturage mesurés dans la présente thèse ont été de 24.8 ± 0.8 gMO/kgPV/j dans le chapitre 2 (donnée non disponible pour ce qui concerne le 3^{ème} chapitre), soit à peine plus élevés que ceux rapportés par Mesochina (2000).

Il apparaît ainsi que les quantités ingérées mesurées à l'auge sur des adultes à l'entretien sont cohérentes avec la gamme de variation retrouvée dans la littérature ; les mesures d'ingestion effectuées au pâturage sur des chevaux en croissance sont quant à elles intermédiaires entre celles rapportées par les quelques références disponibles, bien que les différences de conditions expérimentales dans lesquelles les niveaux d'ingestion ont été estimés limitent ces comparaisons. Les données de temps d'ingestion journaliers mesurés au pâturage sont également cohérentes avec celles rapportées par la littérature : les chevaux ont pâturé en moyenne 14h (12-16h en conditions naturelles, Duncan 1992).

1.2.a/ Effet de la hauteur de la ressource ou de sa quantité sur les niveaux d'ingestion

Dans le chapitre 2, aucune variation n'a été mise en évidence concernant le temps de pâturage journalier (14h/jour) et les quantités ingérées totales (21gMS/kgPV/jour) quel que soit le couvert offert, sur la gamme de hauteurs testées. Des chevaux en croissance conduits sur les mêmes prairies (3 à 35cm, Mesochina 2000) avaient néanmoins pâturé plus de 17h/jour sur les couverts les plus ras pour maintenir un niveau d'ingestion journalier similaire. Dans notre cas, le couvert le plus court n'était peut être pas suffisamment limitant pour que les chevaux mettent en place cette adaptation comportementale. Les niveaux d'ingestion réalisés par des vaches allaitantes ont en revanche diminué sur des couverts inférieurs à 7cm (Baker et al. 1981) malgré une augmentation de leurs temps de pâturage journaliers. De la même manière, la compensation n'a pas été complète pour des moutons dont la quantité

d'herbe ingérée totale a été limitée sur un couvert de 3cm (Penning et al. 1991) malgré un allongement du temps d'alimentation jusqu'à plus de 13h.

Le fait que les niveaux d'ingestion n'aient ici pas varié entre les couverts offerts apparaît surprenant considérant que ceux-ci sont le résultat du produit entre temps de pâturage journalier et vitesse d'ingestion instantanée, cette dernière ayant diminué avec la hauteur du couvert. D'une part, une importante déplétion de la ressource offerte a pu être observée, malgré la prise en compte d'une probable perte d'herbe (due au prélèvement et au piétinement par les animaux) lors du calcul des surfaces nécessaires (multiplication des surfaces minimales par 2). Les hauteurs ont varié significativement entre couverts tout au long des tests (vérifié par des mesures de hauteurs toutes les 6h ainsi qu'à la sortie des animaux des parcs de test) ; la hauteur de l'herbe après 24h de pâturage était toutefois nettement inférieure à celle mesurée à l'entrée des animaux dans les parcs de test (voir **Table 12**). Ainsi, les vitesses d'ingestion ont pu fortement diminuer au cours de la journée (**Figure 30**), notamment pour les couverts les plus hauts intensément pâturés, expliquant au moins en partie l'absence de différences d'ingestion entre les couverts à l'échelle de la journée.

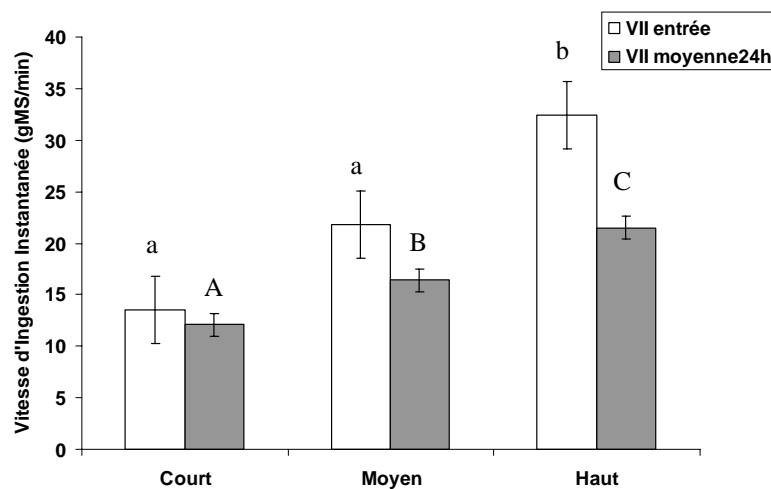


Figure 30 : Pour illustrer l'hypothèse selon laquelle la déplétion des couverts a pu entraîner une diminution de la VII à l'échelle de la journée, un indice de la vitesse d'ingestion journalière a été calculé à partir de l'équation de réponse fonctionnelle estimée sur la gamme testée ($VII \text{ (gMS/min)} = (2.45 \times \text{hauteur}) / (1 + 0.027 \times \text{hauteur})$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.56$, voir Chapitre 2) et des mesures de hauteurs réalisées toutes les 6h sur chacun des couverts au cours de la journée (en cm). Ces VII estimées sont moyennées à l'échelle des 24h (moyenne \pm S.E.). Les VII mesurées sur les plateaux expérimentaux (représentatifs des couverts à l'entrée des animaux) sont également représentées pour illustrer l'effet potentiel de la déplétion. Les lettres différentes

illustrent des différences significatives entre couverts (a, b : VII entrée ; A, B, C : VII moyenne sur 24h ; $p < 0.05$).

D'autre part, il est probable que les masses de bouchées réalisées sur plateau par des animaux à jeun depuis 5h ne soient pas le reflet exact de celles réalisées au pré. Il a en effet été montré que la mise à jeun des animaux pouvait entraîner une augmentation de la masse des bouchées chez certains herbivores (notamment des moutons, Penning et al. 1991; Newman et al. 1994a; Parsons et al. 1994b; Newman et al. 1994b) et par conséquent une surestimation de la vitesse d'ingestion instantanée. Cette dernière a, par ailleurs, pu être d'autant plus importante que le couvert offert était haut. Les valeurs estimées reflètent donc plutôt les vitesses d'ingestion instantanées maximales réalisables sur les couverts offerts. Or, comme suggéré par Newman et al. (1994a), il est peu probable que les animaux maintiennent un taux d'ingestion maximal tout au long de la journée, et les vitesses d'ingestion instantanées, le plus souvent estimées sur des couverts artificiels sur de courtes durées, ne représentent pas forcément la moyenne journalière (Demment et al. 1995).

En situation de choix binaire, les chevaux avaient à leur disposition une quantité de ressource très largement supérieure à celle nécessaire pour couvrir leurs besoins (les deux couverts offerts apportant chacun suffisamment d'herbe dans le cas où les animaux n'en pâtureraient qu'un seul). Qu'il s'agisse de l'expérimentation menée en 2006 (variations de la hauteur seule) ou de celle menée en 2007 (variations de hauteur et de qualité), les chevaux n'ont pas ingéré de plus grandes quantités de matière sèche digestible par rapport aux situations où chaque couvert était offert seul (en 2006 seulement), soit 13gMDS/kgPV/jour quelle que soit la situation. Contrairement aux ruminants, qui ont dans certains cas augmenté leur ingestion dans des situations de choix (entre des foin de valeur nutritive différente dans Ginane et al. 2002a, ou entre des espèces végétales différentes offertes sous forme de monocultures adjacentes au pâturage dans Champion et al. 2004; Cortes et al. 2006), les chevaux n'ont ainsi pas exprimé une motivation accrue à pâturer dans une situation où les couverts étaient diversifiés (en terme de qualité et/ou de quantité). Des niveaux d'ingestion bien supérieurs ont pourtant déjà été enregistrés pour des poulains en croissance (~ 14.5 à 17gMDS/kgPV/jour dans Ménard et al. 2002) sur des couverts résultants de l'utilisation extensive d'une prairie permanente. Néanmoins, ces derniers résultats ont été estimés pour des poulains de trait, et il est possible qu'un effet race puisse faire varier les niveaux

d'ingestion volontaires des chevaux, comme cela a déjà été montré chez des ruminants, ceci indépendamment de leur poids vif (des génisses de race Frisonne ont ingéré 15 à 20% de plus de fourrage que des génisses de race Salers à même poids vif, voir Dulphy et al. 1994 pour une synthèse). Il est possible que la sélection opérée sur ces différentes races ait conduit à des variations de capacités d'ingestion. Les gains de masse quotidiens calculés dans les chapitres 2 et 3 (en moyenne 600g/jour) ayant été supérieurs à ceux attendus pour des poulains de 2 ans (450-550g/jour pour une croissance optimale d'après les tables de prévisions dans Martin-Rosset 1990), ces niveaux d'ingestion semblent satisfaisants au regard des performances zootechniques des animaux.

1.2.b/ Effet de la qualité de la ressource sur les niveaux d'ingestion

Dans le premier chapitre, nous avons pu explorer les variations d'ingestion des chevaux nourris à l'auge sur une large gamme de qualité de fourrages conservés (NDF : 48-74%MS, MAT : 5-21%MS). Dans cette étude, la seule réponse comportementale possible des animaux à une diminution de la qualité du fourrage offert était un ajustement de la quantité ingérée de ce fourrage. Contrairement à ce qui avait été suggéré pour les équidés (pas de relation entre ingestion et qualité du fourrage pour Cymbaluk 1990; Martin-Rosset & Doreau 1984b; Duncan 1992 ; diminution de l'ingestion sur des fourrages fibreux pour Dulphy et al. 1997b; Mesochina 2000), la majorité des animaux a augmenté son ingestion de MS sur des fourrages à forte teneur en fibres et à faible teneur en protéines. Ce comportement est contraire à celui démontré pour des ruminants pour lesquels l'ingestion est limitée par la réduction de la qualité du fourrage. Les chevaux (« hind-gut fermenters ») n'étant pas autant limités que les ruminants par la nécessité de réduire le fourrage en petites particules pour leur assimilation, leurs niveaux d'ingestion sont moins contraints par sa qualité (Janis 1976, pour une synthèse). Ceux-ci sont donc capables d'augmenter leurs niveaux d'ingestion de matière sèche, comme nous avons pu le démontrer ici pour la première fois ; il nous est en revanche impossible de préciser quelle adaptation comportementale a été privilégiée (augmentation de la vitesse de transit, du temps d'alimentation journalier et/ou de la vitesse d'ingestion instantanée, Vernet et al. 1995) du fait de l'absence de ces mesures.

Ces résultats sont cohérents avec le comportement de compensation mis en évidence pour des poneys dont le régime à base de concentrés a été dilué par de la sciure de bois indigestible (Laut et al. 1985). L'augmentation des quantités ingérées semble néanmoins limitée à une certaine gamme de qualité du fourrage puisque des chevaux qui se sont vus

offrir des pailles de très faible digestibilité (NDF > 80%MS) ont au contraire montré une diminution de leurs niveaux d'ingestion (Vernet et al. 1995; Dulphy et al. 1997a), probablement du fait des coûts et du temps accrus pour leur manipulation qui peut entrer en compétition avec l'ingestion (Van-Soest 1994b) ainsi que de leur faible palatabilité (Dulphy et al. 1997a). La mise en place d'essais à l'auge, en conditions contrôlées (*e.g.* un seul type de fourrage pour limiter l'effet des caractéristiques sensorielles) sur une large gamme de fibrosité (foins et pailles), pourrait permettre de préciser le seuil à partir duquel les chevaux ne sont plus capables d'augmenter leurs niveaux d'ingestion.

Dans le cas d'une plus faible gamme de qualité (NDF : 56-62%MS, MAT : 7-13%MS, Chapitre 3), les niveaux d'ingestion volontaire au pâturage n'ont semble-t-il pas été influencés par la valeur nutritive des couverts. Néanmoins, lors de cette expérimentation, les quantités journalières ingérées n'ont été estimées que dans des situations de choix binaire. Une contrainte d'espace disponible (prairie de 9ha seulement) ne nous a pas permis d'offrir seul chacun des trois couverts aux animaux, en plus des situations de choix. Ainsi, même si la valeur nutritive moyenne de la parcelle de test a pu varier entre les trois choix binaires (du fait des couverts proposés), les animaux ont pu partager leur temps d'alimentation entre les couverts offerts pour maintenir des niveaux d'ingestion similaires. Dans tous les cas, les chevaux ont ingéré des quantités de protéines et d'énergie digestibles satisfaisantes au regard des recommandations établies par l'INRA (Martin-Rosset et al. 1994).

1.3/ Modèles de prévision de l'ingestion

Un des objectifs de ce travail de thèse étant de contribuer à l'élaboration de modèles de prévision des quantités ingérées par les chevaux en fonction des caractéristiques de la végétation, nous avons tenté d'établir des relations simples entre l'ingestion et la qualité des différentes ressources offertes dans nos trois études. Pour ce faire, nous avons rassemblé les données obtenues à l'auge et au pâturage afin d'élargir la gamme de qualité considérée. Conscients que différentes contraintes peuvent agir sur les niveaux d'ingestion selon qu'ils sont mesurés en stabulation ou au pré (effets du climat, des congénères...), notre but n'est pas ici de définir des principes généraux mais plutôt de proposer quelques pistes de réflexion quant aux facteurs régissant les niveaux d'ingestion. De plus, lors des études menées au pâturage, les quantités ingérées ont parfois été mesurées en situation de choix entre des couverts dont la qualité a parfois été très variable (en 2007). Nous avons pu au préalable

vérifier que la digestibilité de la MS du régime ingéré en situation de choix était très proche de celle estimée à partir de la composition chimique des fourrages et des couverts ($R = 0.96$), ceci en considérant la moyenne des digestibilités des deux couverts offerts simultanément. Nous avons alors choisi d'utiliser la moyenne des deux couverts offerts en choix binaires pour caractériser la qualité globale de la ressource offerte aux animaux (moyenne des trois périodes). Enfin, la qualité des couverts n'ayant été caractérisée qu'au début de chaque journée de test, nous avons du considérer que celle-ci était restée constante au cours du temps, bien que la valeur nutritive des couverts ait probablement varié à mesure que ceux-ci ont été pâturés. Nous avons ainsi représenté les niveaux d'ingestion moyens mesurés dans chaque situation de test en fonction des variables de qualité couramment considérées pour caractériser la qualité des fourrages (fibres et azote).

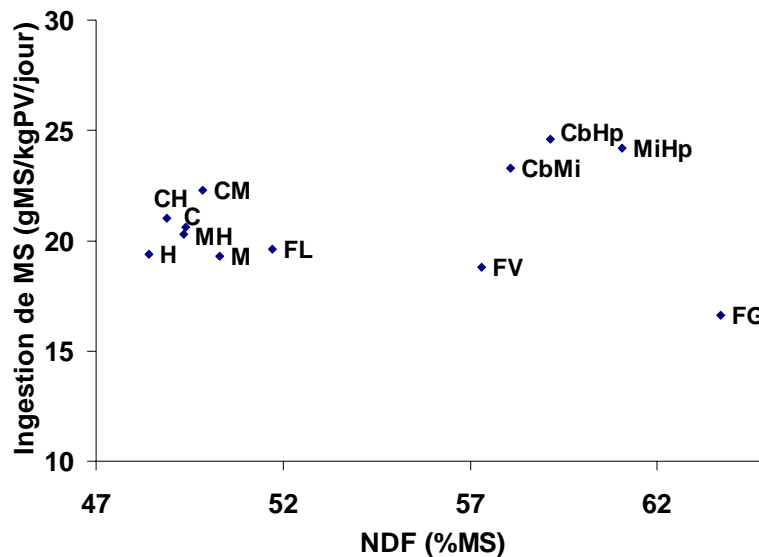


Figure 31 : Ingestion de MS en fonction de la teneur en fibres de la ressource offerte : FV fourrages verts, FG foin de graminées, FL foin de légumineuses (Chapitre 1) ; C court, M moyen, H haut, CM court/moyen, CH court/haut, MH moyen/haut (Chapitre 2) ; CbHp court bon/haut pauvre, CbMi court bon/moyen intermédiaire, MiHp moyen intermédiaire/haut pauvre (Chapitre 3).

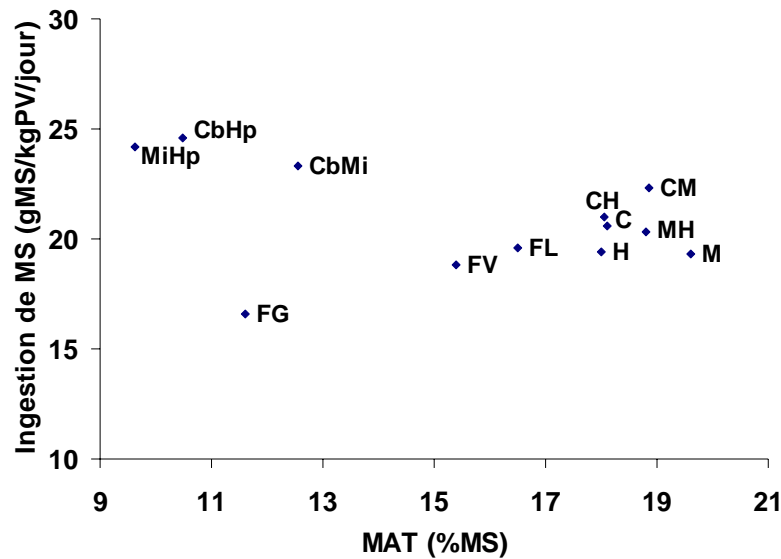


Figure 32 : Ingestion de MS en fonction de la teneur en matières azotées totales de la ressource offerte : pour les définitions, voir la Figure 31.

Comme suggéré dans le premier chapitre, les chevaux maintiendraient leurs niveaux d'ingestion sur cette large gamme de qualité (**Figure 31** et **Figure 32**). Ces résultats semblent de plus confirmer l'hypothèse émise par Janis (1976) et en partie vérifiée dans le chapitre 1, selon laquelle les chevaux seraient capables de compenser la faible valeur nutritive de leur ressource par une augmentation des quantités de MS ingérées. En particulier, la relation entre ingestion et teneur en MAT devient négative ($R^2=0.59$) si l'on ne considère pas le point des foins de graminées (FG), suggérant que l'azote pourrait jouer un rôle important dans le comportement d'ingestion de ces herbivores. Bien que nous ayons vu dans le chapitre 1 que les chevaux pouvaient individuellement compenser la faible qualité des foins de graminées en augmentant leur consommation de ces fourrages, ces derniers sont globalement moins ingérés que des couverts pâturés de même valeur nutritive moyenne. Nous pouvons ici supposer que l'ingestibilité de ces fourrages peu digestes peut être limitée par certaines contraintes de manipulation des bouchées (mastication) ou par leur plus faible appétence par rapport à des couverts herbacés de même teneur en fibres mais non déshydratés.

Nous avons alors cherché à préciser si le maintien des niveaux d'ingestion pouvait être au moins en partie expliqué par une augmentation du transit des particules au travers du système digestif des chevaux. Les quantités moyennes de fèces excrétées sont représentées ci-

dessous en fonction des teneurs en fibres et en matières azotées de la ressource offerte (pour ce qui concerne le chapitre 1, les quantités de fèces émises ont été estimées à partir des niveaux d'ingestion et de la digestibilité de la MS pour chaque type de fourrage) (**Figure 33** et **Figure 34**).

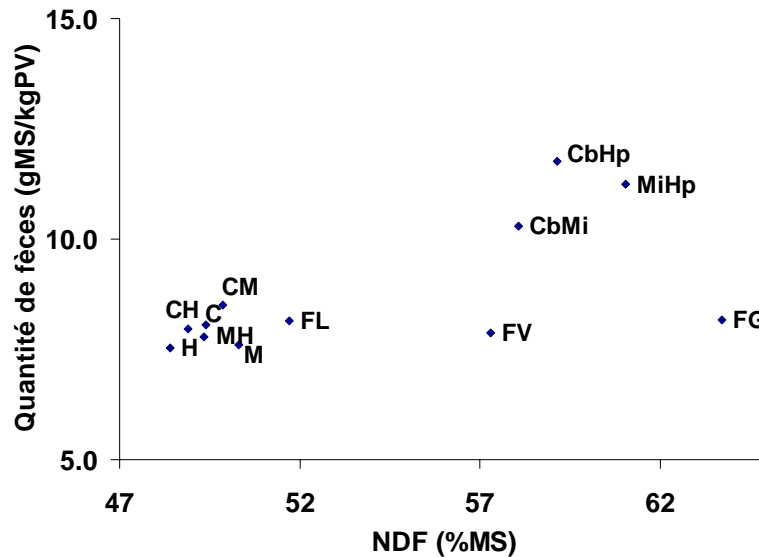


Figure 33 : Quantité de fèces produite en fonction de la teneur en fibres de la ressource offerte : pour les définitions, voir la Figure 31.

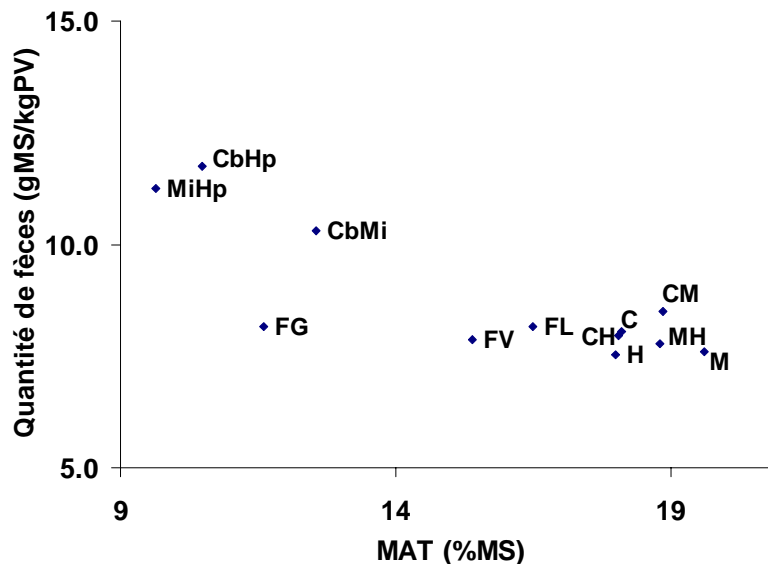


Figure 34 : Quantité de fèces produite en fonction de la teneur en matières azotées totales de la ressource offerte : pour les définitions, voir la Figure 31.

La quantité de fèces produite augmente lorsque les animaux s'alimentent sur des ressources de faible qualité, notamment au pré (l'excrétion est maintenue dans le cas des foin de graminées), suggérant que les chevaux peuvent accélérer leur transit de fourrages peu digestes ($R^2 = 0.40$ pour NDF et $R^2 = 0.68$ pour MAT, ou respectivement 0.71 et 0.87 si l'on ne considère pas FG). Contrairement aux ruminants, la vitesse de passage des particules dans le tractus digestif ne serait pas un facteur limitant l'ingestion chez les équidés.

Nous avons alors tenté de construire un modèle prédictif de l'ingestion de MS à partir de la combinaison des teneurs en fibres et en azote.

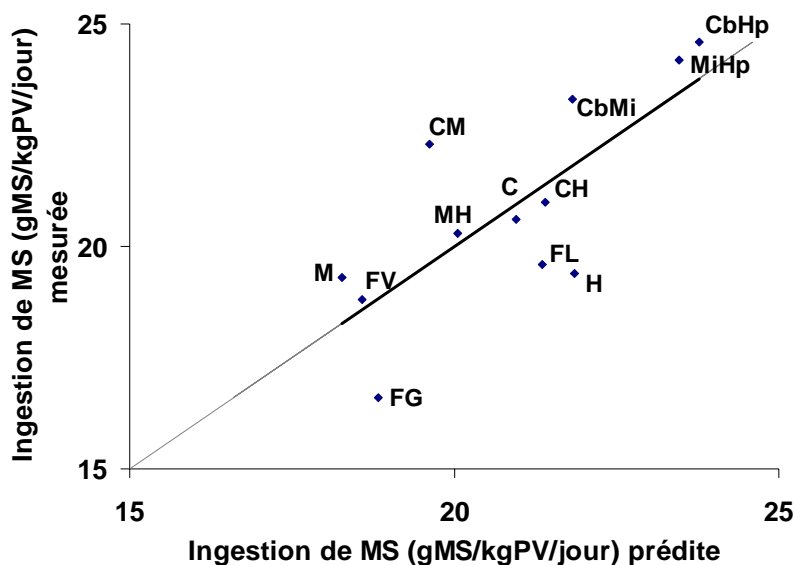


Figure 35 : Relation entre l'ingestion mesurée et l'ingestion prédite par le modèle linéaire multiple intégrant les teneurs en fibres et en matières azotées totales de la ressource : pour les définitions, voir la Figure 31. L'équation de régression est : $\text{Ingestion (gMS/kgPV/jour)} = 82.68 - 1.34 \times \text{NDF}(\% \text{MS}) - 0.76 \times \text{MAT}(\% \text{MS})$, $R^2 = 0.58$. Le trait fin représente la droite $y = x$.

Cette relation linéaire multiple (**Figure 35**) permet de prévoir de façon relativement satisfaisante les niveaux d'ingestion réalisés par les animaux (la différence entre l'ingestion mesurée et prédite n'excède pas 2.7gMS/kgPV/jour). Le coefficient négatif associé à la teneur en NDF apparaît toutefois surprenant, compte tenu de la tendance plutôt positive mise en évidence si ce facteur est considéré seul. Il est possible qu'il résulte d'un compromis entre la satisfaction des besoins azotés (les chevaux ingèrent plus de fourrage si celui-ci est pauvre en

azote) et la nécessité d'ingérer un régime suffisamment digestible (la digestibilité de la MS étant inversement corrélée à la teneur en fibres) pour maintenir les apports en énergie.

1.4/ Variabilité individuelle

L'une des conclusions originales du premier chapitre est la mise en évidence d'une contradiction entre les résultats obtenus à l'échelle du cheval moyen et à l'échelle de l'individu. Considérer la moyenne des ingestions sur chaque fourrage n'a pas permis de conclure quant à l'existence d'un effet de la qualité de la ressource, mise à part une légère limitation des quantités ingérées sur des fourrages à forte teneur en fibre ($R^2 = 0.10$). Au contraire, nous venons de voir que considérer les ingestions individuelles conduit plutôt à la conclusion inverse dans notre étude. Tous les individus ne se sont pas comportés de la même manière face à une diminution de la digestibilité du fourrage qui leur était offert : une majorité d'entre eux semble répondre à une diminution de la digestibilité de la MS par une augmentation de leur ingestion alors que quelques autres expriment le comportement opposé. Toutefois, le protocole expérimental n'a pas été initialement construit pour traiter de l'effet de la qualité du fourrage sur les variations individuelles d'ingestion (le but était en effet d'établir des tables de prévision de la valeur nutritive des fourrages pour les chevaux). Ainsi, tous les animaux n'ont malheureusement pas été testés sur tous les fourrages, et donc sur la gamme entière de qualité, ce qui limite les comparaisons inter-individuelles.

Reste de plus la question de la stabilité de cette variabilité pour un individu donné. En effet, pour pouvoir conclure à une stratégie individuelle, il faut que le comportement de l'animal soit répétable dans le temps sur une même situation, et logique entre deux situations proches (Jensen 1995). Berteaux et al. (1996) ont par exemple montré que 63% de la variabilité individuelle dans les taux métaboliques mesurés sur des campagnols étaient d'origine intra-individuelle alors que seulement 27.6% étaient dus à des différences entre individus. Dans cette dernière étude, la répétabilité entre mesures successives pour un même individu n'a pas été satisfaisante. De plus, si différentes catégories d'individus peuvent être identifiées au sein d'une population, nous pouvons nous attendre à observer une distribution de leurs comportements de type multimodale (Jensen 1995). Dans la présente étude, les coefficients de détermination (R^2) des régressions significatives de l'ingestion en fonction des caractéristiques du fourrage calculées pour chaque individu (digestibilité de la MS, NDF, CP, voir le chapitre 1) sont assez faibles (0.21-0.70, moyenne = 0.41) ce qui indique que la dispersion des points autour des régressions linéaires est importante. Ainsi, il est fort probable

que la variabilité intra-individuelle soit élevée. Néanmoins, la distribution de fréquence des pentes obtenues pour les régressions entre ingestion et digestibilité semble mettre en évidence trois groupes d'individus : ceux pour lesquels la pente est positive (>0.3), ceux pour lesquels la pente est positive mais très proche de 0 et enfin ceux (la majorité) pour lesquels la pente est négative (**Figure 36**).

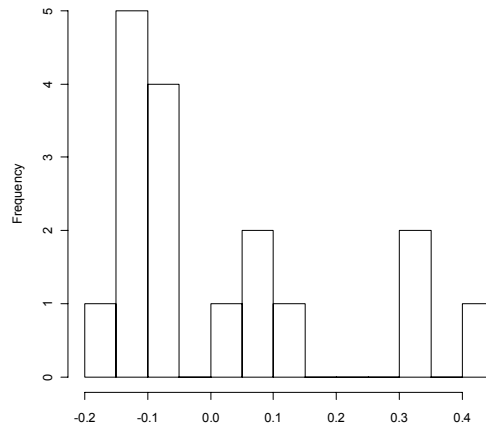


Figure 36 : Histogramme de distribution des pentes issues des régressions individuelles entre l'ingestion de matière sèche (en gMS/kgPV/jour) et la digestibilité de la matière sèche (%).

Cette distribution multimodale n'est en revanche pas clairement mise en évidence concernant les régressions individuelles tracées à partir de la teneur en fibres ou de la teneur en protéines (**Figure 37**).

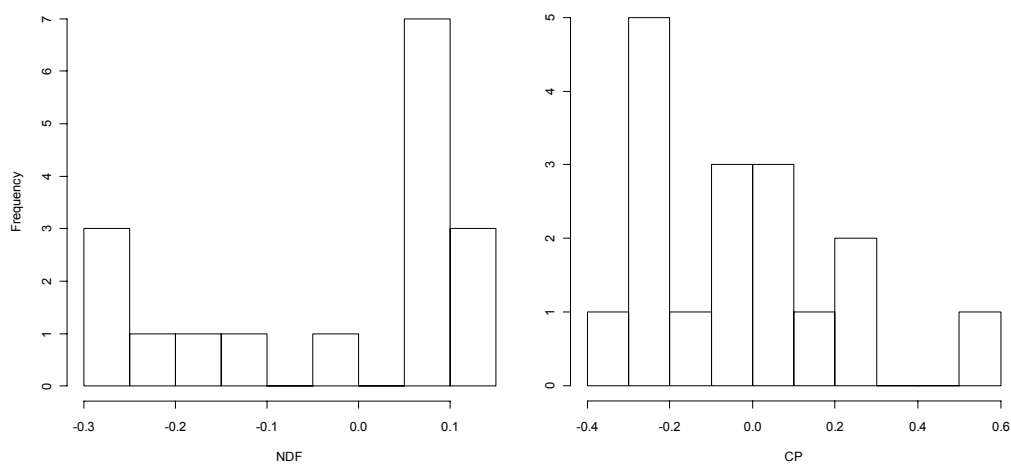


Figure 37 : Histogrammes de distribution des pentes des régressions individuelles entre l'ingestion de matière sèche (en gMS/kgPV/jour) et la teneur en fibres (NDF en %MS, à gauche) ou la teneur en protéines (CP en %MS, à droite).

Il faut donc rester prudent quant à l'interprétation de ces résultats en terme de stratégies individuelles. Cette étude expérimentale n'avait en effet pas pour vocation d'analyser les différences individuelles dans la relation entre ingestion et qualité du fourrage (aucun individu n'a été testé plusieurs fois sur le même fourrage). Certes, les résultats mettent en évidence que tous les chevaux ne se comportent pas de la même manière face à une variation de la qualité de leur ressource. La répétabilité et la stabilité dans le temps de leur comportement dans des situations similaires devront toutefois être explorées plus avant, par la mise en place d'un protocole expérimental sous forme d'un carré latin avec mesures répétées, afin de clarifier la part de la variabilité individuelle réellement due à la mise en place de stratégies précises, de celle due au bruit que représente la variabilité intra individu.

Concernant les deux études menées au pâturage, le faible nombre d'individus considérés (9 en 2006 et 6 en 2007) et la mise en place d'un carré latin (non équilibré en 2006, impliquant quelques répétitions pour certains individus seulement ; aucune répétition en 2007) n'ont pas permis d'explorer cette variabilité inter ou intra individuelle dans l'effet de la quantité et/ou de la qualité de l'herbe sur les niveaux d'ingestion. Nous avons plutôt considéré ici la variabilité comme du bruit dont nous avons tenu compte lors des analyses statistiques par l'intégration de ce facteur en variable aléatoire (modèles mixtes).

2/ Sélection des sites d'alimentation

Par la mise en place de tests expérimentaux en conditions contrôlées, il a été possible de mesurer la sélection exprimée par des chevaux au pâturage face à un choix entre des couverts dont la quantité et la qualité étaient maîtrisées. Des relevés de la composition floristique de la prairie utilisée lors des deux années de test (N=9 lignes de 25m avec 1 relevé/mètre, représentatives des 3 périodes de chaque situation de choix) ont permis d'identifier 4 espèces majoritaires (Pâturin commun, Ray Grass anglais, Trèfle blanc, Pissenlit) qui comptent à elles seules pour 77 à 100% de la biomasse du couvert. L'indice moyen de similitude de Sorensen ($I = 100 \times 2C/A+B$, avec A et B les nombres d'espèces dans les relevés 1 et 2 respectivement, C le nombre d'espèces communes aux 2 relevés ; Looman & Campbell 1960) est de $77\% \pm 1.7$, indiquant que les relevés sont fortement similaires deux à deux. La prairie de test était donc relativement homogène en terme de composition botanique et il est peu probable que celle-ci ait pu influencer les choix exprimés par les animaux.

La réunion des données des chapitres 2 et 3, permet de mettre en évidence l'évolution de la sélection exprimée par les chevaux entre des couverts de hauteurs différentes sur un gradient de qualité (2006 : pas de différence de qualité, puis 2007 périodes 1 à 3 : différences croissantes de qualité). La sélection pour le couvert le plus haut pour chacun des choix proposé est représentée ci-dessous pour les quatre niveaux de ce gradient (2006, 2007P1, 2007P2, 2007P3) lors de la première heure de test (**Figure 38**) et lors des 24 heures d'observations (**Figure 39**). Un indice de sélection positif correspond à un choix en faveur du couvert le plus haut alors qu'un indice de sélection négatif correspond à un choix en faveur du couvert le plus court.

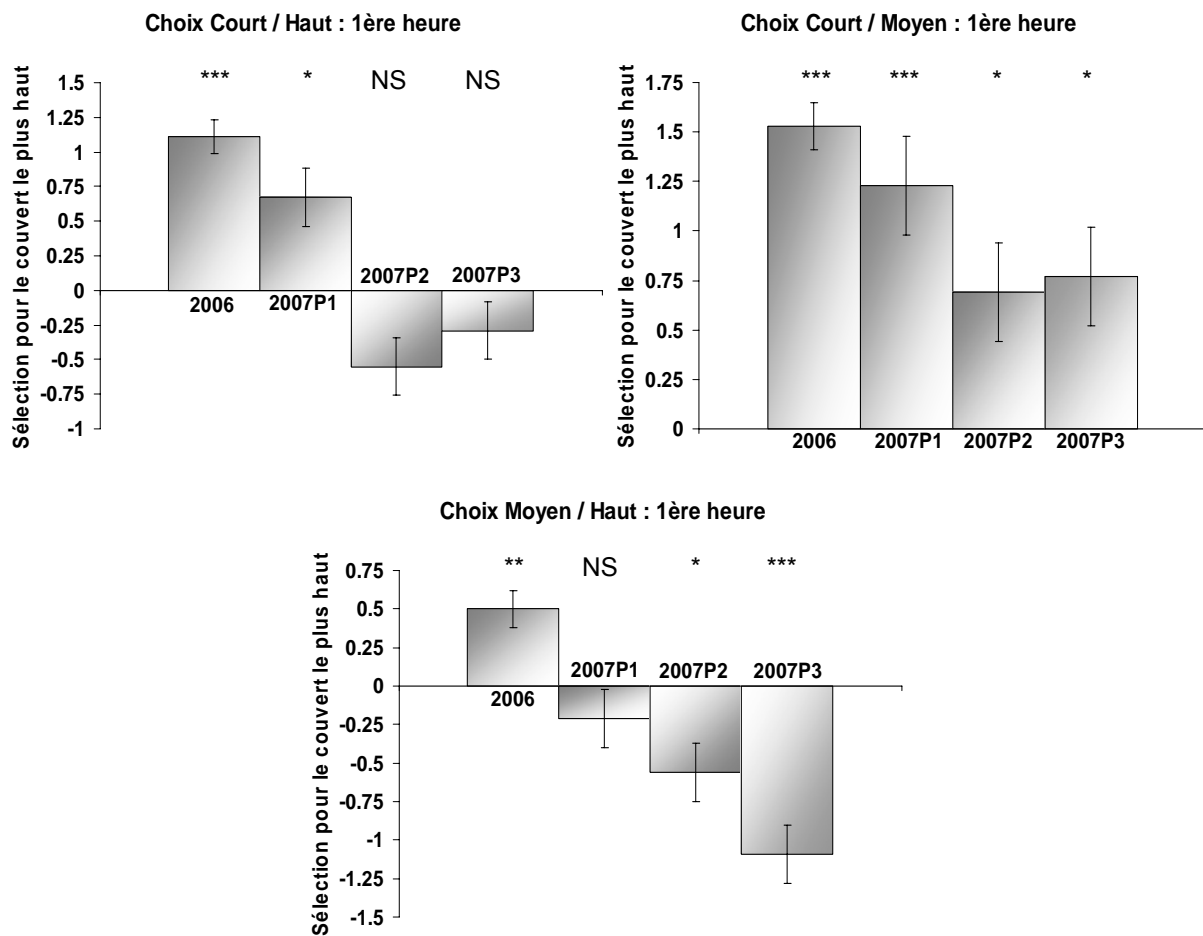


Figure 38 : Sélection pour le couvert le plus haut (logarithme du rapport entre la proportion du temps d'alimentation passé à pâturer le couvert le plus haut, et la proportion du temps d'alimentation passé à pâturer le couvert le plus court), lors de la première heure de test pour les trois choix binaires (moyenne des 3 individus en 2006 et des 2 individus en 2007 \pm S.E.) ; NS : non significatif, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, issus des tests t de Student (indice significativement différent de 0).

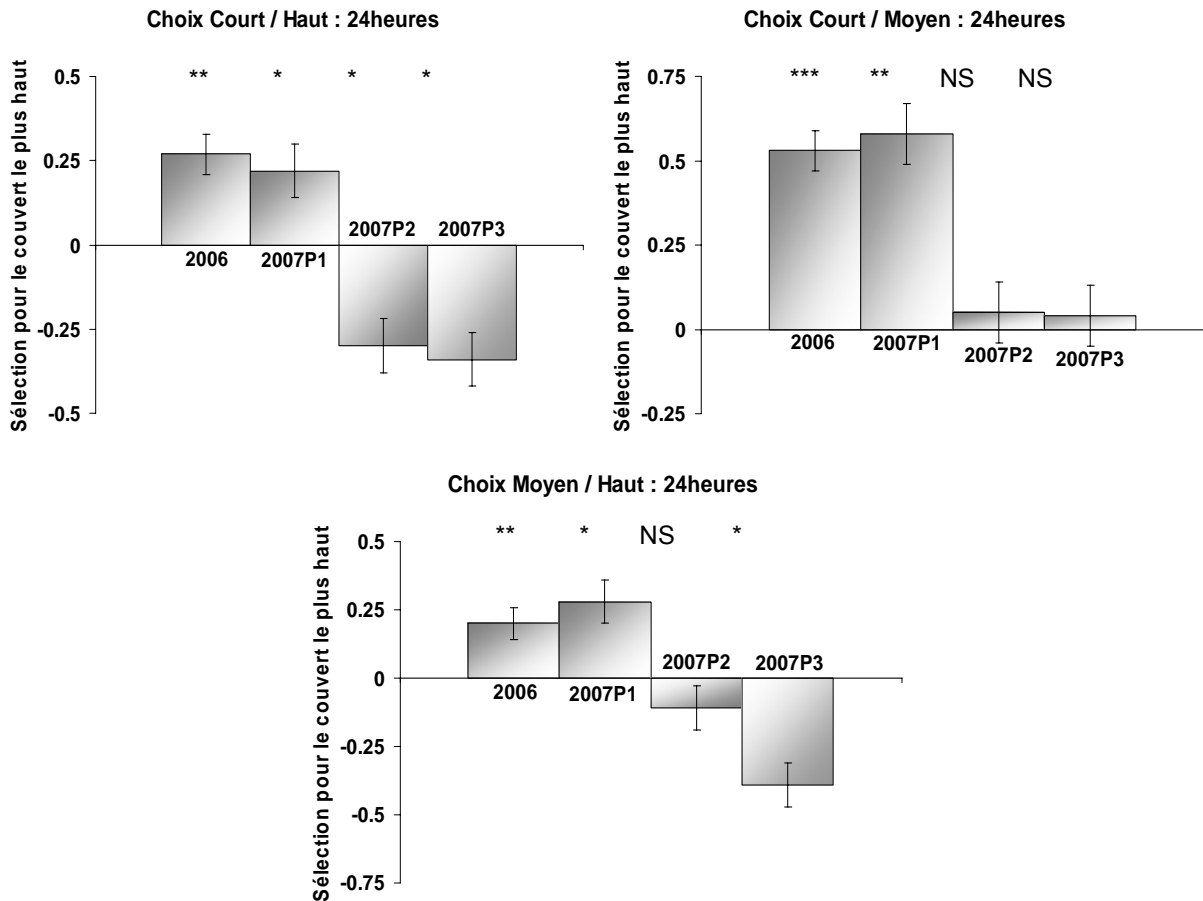


Figure 39 : Sélection pour le couvert le plus haut (même calcul que pour la Figure 38), lors des 24 heures d'observations pour les trois choix binaires (moyenne des 3 individus en 2006 et des 2 individus en 2007 \pm S.E.) ; NS : non significatif, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, issus des tests t de Student (indice significativement différent de 0).

Non seulement les chevaux ont effectivement exprimé des choix entre les deux couverts offerts variant en hauteur et/ou en qualité, mais ils ont de plus répondu à ce gradient de qualité par une évolution de leurs choix : les animaux ont dans un premier temps sélectionné le couvert le plus haut, puis un report progressif du temps d'alimentation est observé en faveur du couvert le plus court.

2.1/ Choix à court terme et prédictions issues des théories d'optimisation

2.1.a/ Lorsque les choix sont cohérents avec la théorie...

Dans le cas où la qualité des couverts offerts n'a pas interféré avec l'effet des variations de hauteur (2006, Chapitre 2), les chevaux ont systématiquement sélectionné le couvert le plus haut. Ce résultat confirme les conclusions de Naujeck et al. (2005) montrant que des chevaux ont sélectionné des sites d'alimentation supérieurs à 7cm (choix entre des couverts de 3.5, 4.5, 7.5 et 15cm). Néanmoins, il s'agit de la première démonstration de ce comportement pour des chevaux pâturant des couverts dont on peut affirmer que seule la hauteur a varié, leur qualité ayant été maintenue constante. Plusieurs études menées sur des bovins (Distel et al. 1995; Griffiths et al. 2003) ou des ovins (Black & Kenney 1984; Bazely 1990) sont arrivées à une conclusion semblable : lorsqu'un couvert végétatif est offert à deux hauteurs différentes, les animaux pâturent préférentiellement le plus haut. Ce dernier est aussi celui sur lequel la vitesse d'ingestion instantanée de MS réalisée par les chevaux a été supérieure. Les poulains ont par ailleurs effectué moins de bouchées par unité de temps et ont mastiqué moins longtemps par gramme de MS sur ces couverts, impliquant de plus faibles coûts de manipulation. Ces résultats montrent que les chevaux choisissent entre des couverts végétatifs de hauteur variable mais de bonne qualité constante en accord avec les prévisions issues des théories d'approvisionnement optimal : l'apport de nutriments est maximisé alors que les coûts sont minimisés (Stephens & Krebs 1986). Ce comportement est tout à fait cohérent avec celui de ruminants placés dans des conditions de choix similaires, pour des tests sur de courtes durées (quelques minutes ou quelques heures, Black & Kenney 1984; Illius et al. 1999; Griffiths et al. 2003).

2.1.b/ ...et lorsque les choix semblent en contradiction avec les prévisions

Le chapitre 3 illustre que l'intégration du facteur qualité modifie le schéma de sélection des animaux face à des variations de hauteur des couverts. En première période (2007P1, **Figure 38** et **Figure 39**), les différences de qualité étaient limitées (<2%NDF et <5%MAT, voir **Table 12**) et les chevaux ont exprimé des choix similaires à ceux observés lorsque les couverts étaient de qualité constante (Chapitre 2). Les poulains ont ainsi pâturé préférentiellement le couvert le plus haut sur lequel ils ont maximisé leur vitesse d'ingestion de MS et de MS digestible, ceci en accord avec les théories d'optimisation. Il semble

néanmoins que les choix lors de la première heure de test soient moins marqués en première période de l'année 2007 que lors de l'année 2006 : les chevaux semblent en effet avoir davantage échantillonné les couverts à leur disposition (plus de transitions entre couverts) dans le cas d'une situation de choix plus complexe créée par le compromis entre quantité et qualité de la ressource. Par la suite, les chevaux ont délaissé le couvert le plus haut, devenu mûre, bien qu'il permette toujours une vitesse d'ingestion instantanée de MS et de MSD supérieure. Le compromis quantité/qualité de la ressource, auquel doivent faire face les herbivores, semble ici jouer un rôle non négligeable dans leur utilisation des sites d'alimentation. Lorsque les différences de qualité entre les couverts offerts ont été plus importantes (P2 et P3), les chevaux ont sélectionné le couvert de meilleure qualité, malgré des vitesses d'ingestion de MSD plus faibles. Ces résultats semblent donc aller à l'encontre des prédictions de l'OFT, tout comme ceux mis en évidence par Ginane et al. (2003) dans une étude similaire : des génisses ont sélectionné le couvert le plus court de meilleure qualité, d'autant plus que le couvert offert en alternative devenait mûre, ceci malgré des VII de MS et d'énergie plus élevées sur le couvert reproducteur.

D'après la Forage Maturation Hypothesis (FMH) l'ingestion journalière d'un herbivore est contrainte à la fois par sa vitesse d'ingestion instantanée et par la digestibilité du fourrage (Fryxell 1991). Par conséquent, les animaux devraient réaliser une ingestion journalière d'énergie maximale à l'intersection de ces deux contraintes, soit typiquement sur des couverts de hauteur ou de biomasse intermédiaires (Fryxell 1991; Wilmshurst et al. 1995; Drescher et al. 2006b). Dans cette étude, le couvert intermédiaire a été particulièrement sélectionné, notamment lors de la première heure de test. Celui-ci n'a pourtant pas permis aux chevaux de maximiser leur vitesse d'ingestion de MS, de MSD ou d'énergie nette. Les niveaux d'ingestion journaliers n'ayant pas été mesurés sur chacun des couverts offerts seul, il n'est pas possible de déterminer si le site intermédiaire aurait optimisé les deux contraintes (ingestion et digestion) à la fois. Néanmoins, le couvert intermédiaire était celui sur lequel les chevaux ont réalisé une vitesse d'ingestion d'azote digestible supérieure, qui apparaît ainsi être un bon facteur de prévision de la sélection de sites alimentaires dans cette étude. L'apport en protéines pourrait alors s'avérer être une contrainte primordiale dans la sélection des sites d'alimentation par les chevaux, plus importante que la contrainte de digestibilité de la MS (voir **Figure 40**). A partir de la deuxième période de test, les apports en protéines sont devenus limitants sur le couvert le plus haut (~30gMADC/kgMS, pour 40-55g recommandés, Martin-Rosset 1990). En situation de choix, les chevaux ont reporté leur alimentation sur l'alternative qui permettait une vitesse d'ingestion d'azote digestible plus élevée. Ici, l'effet

de la qualité du couvert semble surpasser l'effet de sa hauteur, à partir du moment où l'apport en certains nutriments, notamment en protéines digestibles, devient limitant.

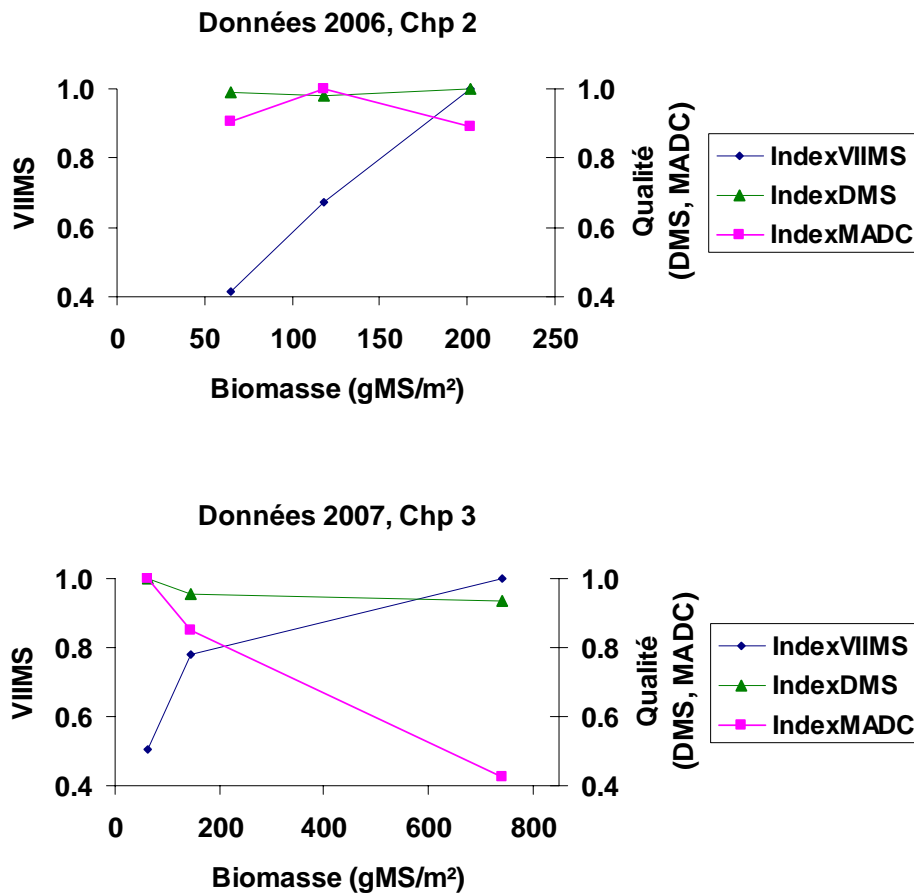


Figure 40 : D'après le principe de la Forage Maturation Hypothesis (Fryxell 1991), les herbivores doivent choisir les sites d'alimentation maximisant les contraintes d'ingestion et de digestion. En l'absence de mesures d'ingestion journalière sur chacun des couverts offert seul en 2007, nous nous sommes basés sur les vitesses d'ingestion instantanées de MS (VIIMS) pour représenter la contrainte d'ingestion. La qualité des couverts est estimée par leur digestibilité (DMS) et leur teneur en matières azotées digestibles (MADC). Afin de standardiser les échelles, nous avons utilisé des index de ces variables en donnant la valeur 1 au couvert dont la variable considérée était maximale, et en attribuant aux deux autres couverts une valeur proportionnelle à cette valeur maximale. Ainsi il apparaît qu'en 2006, les animaux avaient intérêt à choisir le couvert le plus haut, maximisant les trois contraintes (la VII de MS, la digestibilité et dans une moindre mesure les apports en azote digestible). En 2007, sur la base d'une maximisation de la contrainte digestive seule, les chevaux auraient du sélectionner le couvert le plus haut ; or il semble qu'ils ont plutôt répondu à la contrainte des apports azotés en pâturant préférentiellement le couvert intermédiaire.

2.2/ Peut-on définir une ou plusieurs stratégies d'optimisation ?

Nous venons de voir que les chevaux ont maximisé leur vitesse d'ingestion de MS tant que les couverts étaient de bonne qualité, ceci jusqu'à ce que la teneur en protéines du couvert préféré devienne limitante et dirige le choix des animaux vers les couverts maximisant la VII de nutriments digestibles (ici l'azote) pour compenser cette limitation. Ces stratégies d'optimisation de la VII de MS et de la VII d'azote digestible sont-elles mutuellement exclusives où bien l'une d'elle est-elle généralisable à l'ensemble des données issues des deux expérimentations ?

2.2.a/ Maximisation de la vitesse d'ingestion de matière sèche digestible

Lors de l'expérimentation menée en 2006, la vitesse d'ingestion de MS a été un facteur de prévision satisfaisant de la sélection des sites d'alimentation de bonne qualité constante. L'année suivante, les couverts ont varié sur une large gamme de hauteur et de qualité, aussi il n'est plus possible de ne considérer que les variations de VII de MS : il est nécessaire d'intégrer la contrainte de digestibilité des couverts. Dans un premier temps, nous avons représenté la sélection des sites d'alimentation en fonction de la digestibilité de la MS des couverts offerts en choix, afin de déterminer si celle-ci pouvait être prédite à partir de variables simples de la végétation, n'impliquant pas de mesures sur l'animal.

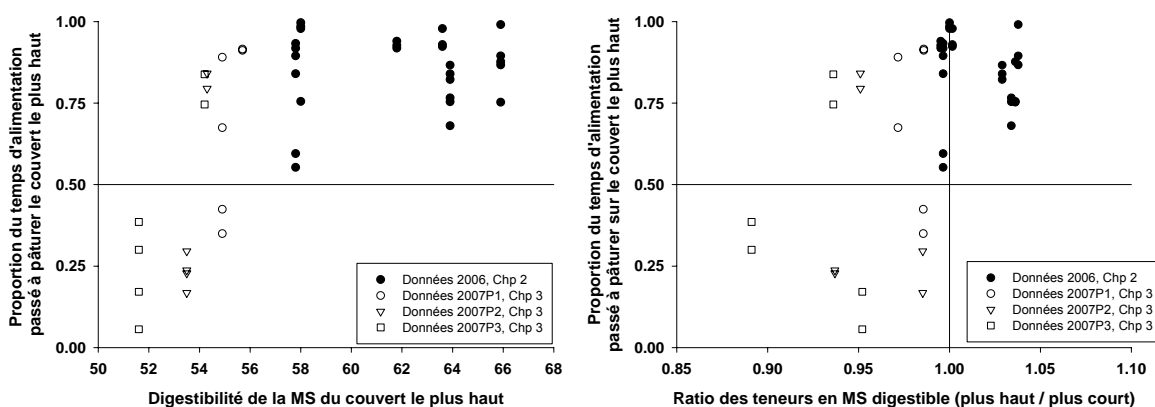


Figure 41 : Relation entre le temps passé à pâturer le couvert le plus haut lors de la 1^{ère} heure de test et la teneur en MSD du couvert le plus haut (en %, à gauche) ou le ratio des teneurs en MSD entre les deux couverts offerts en choix (à droite), à partir de la réunion des données issues des expérimentations menées en 2006 (Chapitre 2) et en 2007 (Chapitre 3).

Il semble que plus la digestibilité de la MS du couvert le plus haut diminue et plus les animaux reportent leurs choix vers le couvert alternatif (**Figure 41**). Néanmoins, la digestibilité de la MS des couverts ne permet pas d'expliquer à elle seule la sélection exprimée par les animaux. D'une part, les différences de digestibilité de la MS entre les couverts offerts en choix binaire sont faibles ($0.9 < \text{ratio} < 1.05$). D'autre part, il apparaît que les chevaux sélectionnent le couvert le plus haut même lorsque celui n'offre pas un apport en MSD supérieur à l'alternative offerte ($\text{ratio} = \text{ou} < 1$). Ces résultats sont vraisemblablement le reflet d'un effet additif de la hauteur du couvert. L'utilisation de la vitesse d'ingestion instantanée de MSD (facteur combinant les effets de la hauteur et de la qualité) pourrait alors permettre une meilleure prévision des choix de sites d'alimentation sur l'ensemble des données.

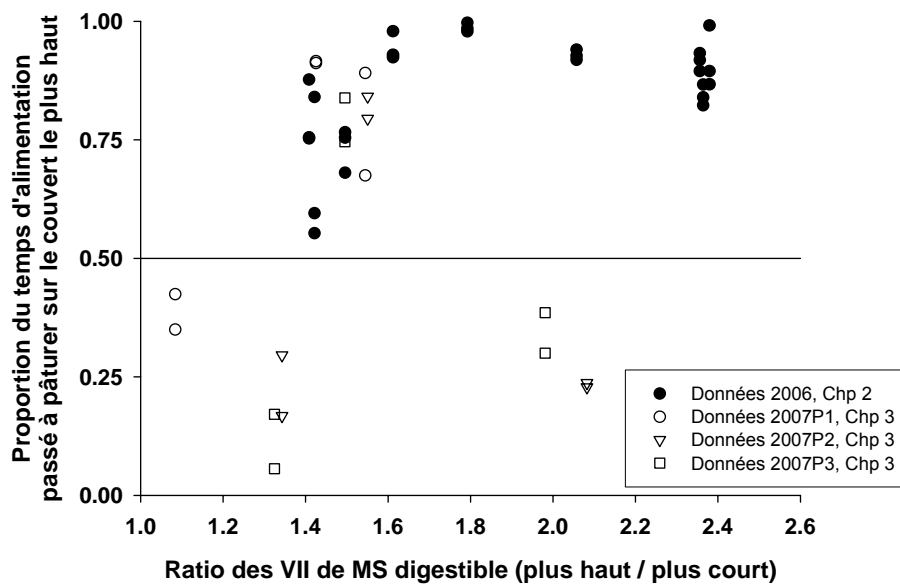


Figure 42 : Relation entre le temps passé à pâturer le couvert le plus haut lors de la 1^{ère} heure de test et le ratio des vitesses d'ingestion de matière sèche digestible entre les deux couverts offerts en choix, à partir de la réunion des données issues des expérimentations menées en 2006 (Chapitre 2) et en 2007 (Chapitre 3).

La **Figure 42** illustre que pour chacun des choix offerts en 2006 et 2007, la vitesse d'ingestion de MSD a été plus importante sur le couvert le plus haut (ratios systématiquement > 1). En effet, la VII de MS a été largement assez élevée sur ces couverts pour compenser une diminution de leur digestibilité au cours du temps. Malgré cela, lors de l'année 2007, les

temps de pâturage sur ce même couvert ont parfois été inférieurs à 50% (cas des choix impliquant le couvert reproducteur, lors des périodes 2 et 3). Ainsi, la VII de MSD ne semble pas pouvoir être utilisée pour prédire la sélection des sites d'alimentation dans les conditions offertes lors des deux années de test. La VII d'énergie nette étant très largement corrélée à la VII de MSD ($R=0.99$), celle-ci ne permet pas d'améliorer le modèle de prévision.

2.2.b/ Maximisation des apports en azote digestible ?

Le chapitre 3 a permis de mettre en évidence l'importance de la teneur en matières azotées digestibles dans la sélection des sites d'alimentation. Sur le même modèle que précédemment, nous avons tout d'abord représenté la sélection des sites d'alimentation en fonction de la teneur en azote digestible des couverts offerts.

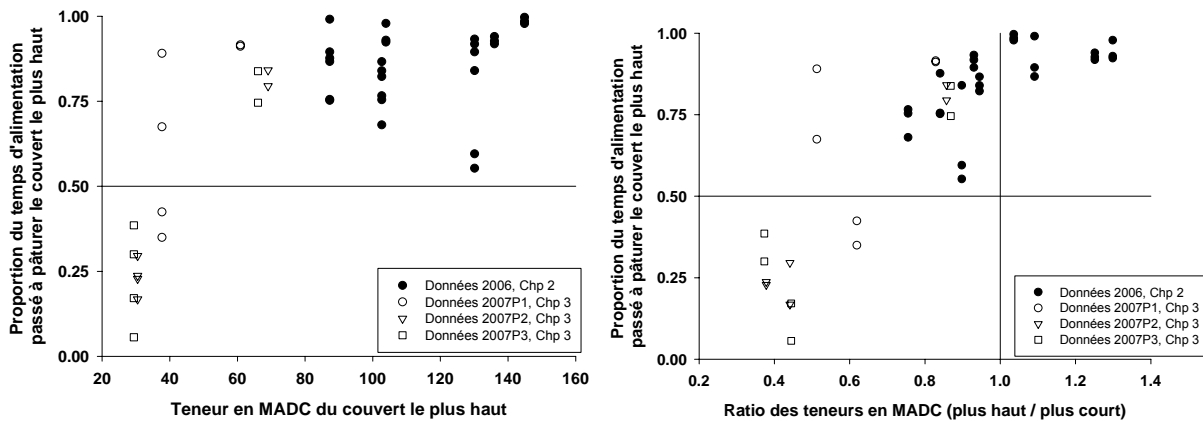


Figure 43 : Relation entre le temps passé à pâturer le couvert le plus haut lors de la 1^{ère} heure de test et la teneur en matières azotées digestibles du couvert le plus haut (en gMADC/kgMS, à gauche) ou le ratio des teneurs en MADC entre les deux couverts offerts en choix (à droite), à partir de la réunion des données issues des expérimentations menées en 2006 (Chapitre 2) et en 2007 (Chapitre 3).

Dés lors que le couvert le plus haut contient plus de 40gMADC/kgMS, il est largement sélectionné (**Figure 43**). En dessous de ce seuil, la teneur en MADC semble être limitante et les chevaux reportent leur choix vers le couvert offert en alternative. Ces observations sont cohérentes avec les données nutritionnelles de Martin-Rosset (1990) : pour une croissance optimale, des chevaux de deux ans doivent en théorie s'alimenter sur un régime procurant au moins 40gMADC/kgMS. De la même manière que pour la digestibilité de la MS, les chevaux ont parfois sélectionné le couvert le plus haut, bien que celui-ci n'offre pas systématiquement une teneur en MADC supérieure (ratio < 1), suggérant dans une certaine mesure une sélection

en faveur de la hauteur de l'herbe. La considération des vitesses d'ingestion instantanées de MADC permet de combiner les effets de la hauteur et de la teneur en protéines digestibles des couverts. Sur le modèle de l'analyse effectuée dans le chapitre 3, nous avons alors représenté la sélection pour le couvert le plus haut en fonction du ratio des VII de MADC entre les deux couverts offerts. L'équation que nous obtenons en appliquant le même modèle non linéaire que Dumont et al. (1998) et Ginane et al. (2002b) est : $y = 0.91 \times (1 - \exp(-1.01 \times (x^{2.45})))$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.78$ (Figure 44).

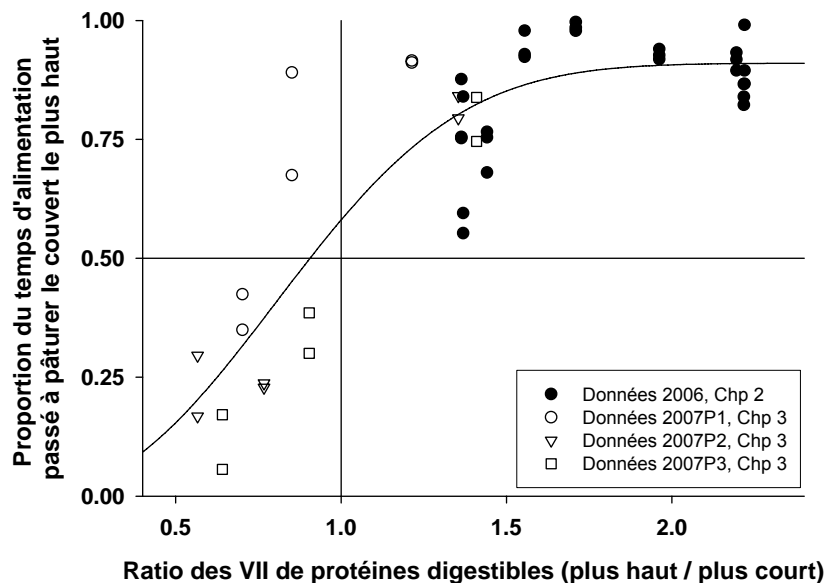


Figure 44 : Relation entre le temps passé à pâturer le couvert le plus haut lors de la 1^{ère} heure de test et le ratio des vitesses d'ingestion de matières azotées digestibles entre les deux couverts offerts en choix, à partir de la réunion des données issues des expérimentations menées en 2006 (Chapitre 2) et en 2007 (Chapitre 3).

L'ensemble de ces données permet d'élargir la gamme de ratios considérés (par rapport au chapitre 3) sur laquelle la relation est de forme sigmoïdale. Les chevaux pâturent préférentiellement le couvert sur lequel le gain en nutriments azotés est supérieur. Un plateau semble atteint pour des ratios de VII d'azote digestible supérieurs à 1.5 : les chevaux pâturent à 90% le couvert le plus profitable, ici le plus haut. Pour des rapports inférieurs à 1, les chevaux sélectionnent à l'inverse en majorité le couvert le plus court de meilleure qualité. D'après le modèle, pour un gain similaire entre les deux couverts en terme de protéines digestibles, les chevaux n'exprimeraient pas de choix particulier. Il ressort de plus que la

variabilité est élevée pour des rapports proches de 1 : les animaux éprouvent peut-être des difficultés à discriminer entre deux couverts dont la valeur est proche, notamment lors de la première année de test (2006) où ceux-ci étaient de bonne qualité constante. En première période de l'année 2007, les différences de qualité étaient faibles et il est également possible qu'un effet de la hauteur puisse expliquer pourquoi les chevaux ont choisi de pâturer le couvert le plus haut (en choix court bon / haut pauvre) malgré un ratio de VII d'azote digestible négatif. Par ailleurs, par une sélection active des feuilles végétatives au sein d'un couvert à un stade précoce de maturation, les chevaux ont pu ingérer plus de protéines par unité de temps que ce qui a été estimé à partir des mesures sur plateaux. Nous avons en effet pu remarquer que les chevaux avaient tendance à réaliser de grosses bouchées (probablement motivées par la faim) sur les couverts reproducteurs présentés sur plateaux après une période de mise à jeun, par rapport au pré (souvent sélection des jeunes épis et des feuilles, notamment en première période). Ceci implique que la vitesse d'ingestion instantanée d'azote réalisée sur le couvert le plus haut en première période a pu être sous-estimée.

La sélection des couverts variant en hauteur et en qualité apparaît être mieux expliquée à partir d'un modèle de maximisation de la VII d'azote digestible que par une stratégie de maximisation de la vitesse d'ingestion de la MSD. Cette observation rejoint ainsi les conclusions de Durant et al. (2004) pour des anatidés herbivores, pour lesquels la teneur en azote des couverts semble être un déterminant majeur des décisions en rapport avec leur alimentation. De même, Langvatn & Hanley (1993) ont rapporté que l'utilisation des sites d'alimentation par des cerfs (*Cervus elaphus*) en captivité, qui se sont vus offrir des choix entre différents niveaux de biomasses et de stades phénologiques, a été plus fortement corrélée aux vitesses d'ingestion de protéines qu'à celles de MS digestibles. Les auteurs concluent que la teneur en azote de la ressource est un meilleur indice que sa digestibilité car elle semble être un indicateur plus sensible du stade phénologique de la plante et donc de sa qualité globale. Néanmoins, comme soulevé dans la discussion de cet article, et comme repris quelques années plus tard par Wilmshurst & Fryxell (1995) dans leur analyse des données de Langvatn & Hanley (1993), l'effet du stade phénologique de la plante sur la vitesse de passage des particules dans le tractus digestif n'a pas été pris en compte ici. En effet, les taux d'ingestion journaliers des herbivores sont contraints par la vitesse de manipulation des bouchées ainsi que par la vitesse de transit au travers du système digestif, variant toutes deux avec le stade de maturation de la végétation et avec sa concentration en fibres. En tenant compte de cette contrainte, Wilmshurst & Fryxell (1995) ont montré que les résultats de

Langvatn & Hanley (1993) sont cohérents avec une maximisation de l'ingestion journalière à la fois de protéines et d'énergie. Dans notre étude, les chevaux n'ont semble-t-il pas optimisé leurs VII en énergie en parallèle de leurs VII en azote digestible ; quelques hypothèses sont discutées dans les paragraphes suivants.

3/ La sélection des sites d'alimentation comme moyen de régulation des niveaux d'ingestion journaliers de nutriments au pâturage

Un des aspects originaux de cette thèse (Deuxième Partie) est d'avoir pu considérer, au sein d'une même étude, deux échelles de temps différentes : la première heure (ou demi-heure) de test et le bilan journalier. Cela nous permet d'une part de comparer le comportement de sélection des animaux entre deux pas de temps au niveau desquels des contraintes différentes peuvent agir. D'autre part, nous pouvons faire le lien entre les choix exprimés par les animaux à court et à long terme et leurs conséquences en terme d'ingestion et de couverture des besoins nutritionnels.

3.1/ Cohérence des choix à différentes échelles de temps

Lors des deux tests expérimentaux menés au pâturage, les choix mis en évidence ont été cohérents entre les deux échelles de temps considérées. L'observation des animaux lors des premières minutes de test semble donc être satisfaisante quant à l'interprétation de leur comportement à plus long terme, comme déjà suggéré pour des moutons exploitant des couverts reproducteurs associés à des zones de repousses végétatives (Dumont et al. 1995a). Néanmoins, les auteurs de cette étude ont mis en évidence des variations dans le profil journalier de sélection mis en place par les brebis testées (voir aussi Parsons et al. 1994a; Newman et al. 1995). Ainsi, la période de la journée à laquelle le test déterminant les choix à court terme est effectué peut entraîner des résultats divergents. Dans les études rapportées dans cette thèse, la variabilité des préférences au cours de la journée ne peut pas être dissociée de l'évolution de la valeur des couverts due au prélèvement par les animaux. L'existence d'un schéma journalier des préférences exprimées par le cheval n'a d'ailleurs à ce jour pas été explorée.

Une diminution de l'intensité des préférences exprimées par les chevaux a été observée à l'échelle journalière (voir **Figure 38** et **Figure 39**). Lors de la première année de test, celle-ci s'est accompagnée d'une augmentation du nombre de transitions entre les deux couverts offerts, au cours de la journée. Dans le cas où les couverts étaient de qualité constante et où les différences de hauteur ont diminué au cours du temps du fait du prélèvement par les animaux, il est possible que ces transitions soient le reflet d'une difficulté croissante à discriminer entre les deux couverts offerts de même que d'un bénéfice décroissant à pâturer préférentiellement l'un de ces deux couverts (Illius et al. 1999; Prache et al. 2006). En revanche, lors de la deuxième année de test, il est peu probable que les couverts aient été difficiles à différencier quel que soit le moment de la journée (fortes variations de hauteur cumulées à des variations de qualité). Dans ce cas, le nombre de transitions effectuées par les animaux entre les deux couverts a été élevé dès le départ, comportement également retrouvé chez des ovins et des bovins confrontés à des choix entre de l'herbe végétative et reproductrice (Dumont et al. 1995b). Les animaux ont ainsi échantillonné les couverts à leur disposition et ont utilisé ces informations recueillies à court terme pour effectuer leur choix. En revanche, à l'inverse des génisses et brebis de l'étude de Dumont et al. (1995b) pour lesquelles le nombre de transitions a par la suite diminué une fois que les animaux avaient effectué leur choix, celui des chevaux n'a pas varié au cours du temps. Dans notre cas, ce nombre de transitions est resté élevé tout au long de la journée, traduisant probablement un besoin de réévaluer régulièrement les couverts en conséquence de leur rapide variation de valeur nutritive à mesure que ceux-ci ont été pâturés (Wilmshurst & Fryxell 1995). La détermination des choix à court terme peut donc permettre de prévoir l'expression des choix à plus long terme, mais pas forcément leur intensité.

3.2/ Intégration de la contrainte digestive

A l'échelle du bilan journalier, les choix effectués par les animaux intègrent par ailleurs une contrainte digestive qui peut, à plus long terme, limiter l'ingestion de MS digestible pour des fortes biomasses (Wilmshurst & Fryxell 1995). Dans une étude très similaire à celle rapporté dans le chapitre 3, Ginane et al. (2003) ont montré que des génisses ont reporté leur choix vers des couverts végétatifs de bonne qualité à mesure que le couvert alternatif devenait mûre, sur lequel pourtant la vitesse d'ingestion de MSD restait plus élevée. Les génisses chercheraient même à augmenter leur temps de pâturage sur le couvert

végétatif lorsque sa hauteur est réduite. Les auteurs interprètent ce comportement comme le résultat d'un compromis entre l'ingestion instantanée et la régulation de la vitesse de passage des particules dans le tractus digestif à plus long terme (WallisDeVries & Daleboudt 1994; Wilmshurst et al. 1995; Newman et al. 1995). Ainsi, des ruminants peuvent réduire l'effet d'encombrement du rumen en pâturant préférentiellement les couverts courts de meilleure qualité. Par ce comportement, et comme dans la présente étude, les animaux ont maintenu leurs niveaux d'ingestion journaliers ainsi que la qualité de leur régime pour chacune des situations de choix offerte. La contrainte digestive est très probablement moins importante pour des non ruminants (moins contraints par la nécessité de réduire la taille des particules), comme nous l'avons suggéré dans le premier chapitre (Janis 1976; Edouard et al. 2008). Les chevaux se sont donc montrés capables, dans une certaine mesure, de compenser une faible valeur nutritive par une augmentation de leurs niveaux d'ingestion dans le but de couvrir leurs besoins (faibles dans le cas d'adultes à l'entretien). Des chevaux en croissance ayant des besoins de production plus élevés, il n'est pas certain que cette compensation aurait été totale, notamment pour ce qui concerne les besoins azotés puisque les apports en protéines du couvert le plus haut étaient largement limitants. Ainsi, en présence d'un choix entre deux couverts de qualité nutritionnelle différente, il est possible que les chevaux aient cherché à limiter leur ingestion d'herbe mature peu digestible, lui préférant ici une herbe moins facilement préhensible mais de bien meilleure qualité sur laquelle les besoins nutritionnels pouvaient être plus facilement satisfaits.

3.3/ L'azote : un nutriment essentiel ?

Il s'avère que, dans notre expérimentation, les couverts qui ont permis de maximiser l'ingestion instantanée d'azote digestible n'étaient pas ceux qui permettaient une vitesse d'ingestion d'énergie nette maximale, ceci au moins au début des tests (avant que le prélèvement des chevaux n'ait affecté la structure des couverts). Les chevaux ont donc été confrontés à un deuxième type de compromis, au-delà de celui entre la hauteur et la qualité du couvert : optimiser l'apport en protéines digestibles ou en énergie. Or les protéines contenues dans l'alimentation sont la principale source d'acides aminés, et le cheval, comme d'autres espèces de monogastriques (*e.g.* porc) ou d'herbivores (*e.g.* vache), n'est pas en mesure de synthétiser (ou le fait à une vitesse trop faible) une dizaine de ces acides aminés, qui sont de ce fait dits indispensables ou essentiels (Martin-Rosset 1990). A l'inverse, les chevaux, tout

comme d'autres espèces d'herbivores, sont capables de puiser amplement dans leurs réserves lipidiques corporelles afin de compenser une sous alimentation énergétique, et ceci sans préjudice majeur pour leur santé. Dans le cas d'une restriction des apports énergétiques (de 15 à 40% par rapport aux besoins présumés, la couverture des besoins azotés étant maintenue) des juments en fin de gestation ont mobilisé leurs réserves lipidiques pour assurer le développement du fœtus, parfois au détriment de leur propre masse corporelle (Martin-Rosset & Doreau 1984a pour une synthèse). Il apparaîtrait donc que l'apport en azote digestible soit plus limitant que l'apport en énergie, ceci au moins sur de courtes durées et pour des animaux présentant un bon état corporel. Ainsi, face à un compromis entre azote digestible et énergie, les chevaux ont ici logiquement choisi de maximiser l'apport en azote.

Le rôle prépondérant des protéines dans cette étude est probablement du également à leur concentration limitante dans le milieu. Verheyden-Tixier et al. (2008) ont pu montrer que des cerfs ont sélectionné un régime maximisant l'apport de sucres solubles plutôt que l'apport d'azote. Or, dans leur étude, la quantité de protéines disponible (MAT>11%MS) n'a jamais été limitante ; au contraire, elle a toujours été largement supérieure aux besoins théoriques pour des cerfs à l'entretien (~7%MS). L'apport en sucres solubles était à l'inverse plutôt faible dans la plupart des types de végétaux utilisés (6-9%MS dans la majorité des cas alors que Verheyden-Tixier et al. (2008) considèrent que la ressource est de bonne qualité pour des concentrations en sucres solubles >10%MS). Ainsi, les choix réalisés par les herbivores pourraient être en partie influencés par la richesse nutritive globale du milieu sur lequel ils s'alimentent : les animaux dirigerait leurs choix vers les nutriments limitants au sein de leur environnement. De plus amples recherches (e.g. choix entre des couverts variant en valeur azotée mais permettant aux animaux de couvrir leurs besoins protéiques) devront déterminer si l'optimisation des apports de protéines digestibles est une règle absolue chez le cheval.

3.4/ L'importance des régimes mixtes

D'après les tables d'alimentation élaborées pour les chevaux, la ration idéale pour des chevaux de selle de 2 ans contient, comme nous l'avons vu, au moins 40gMADC/kgMS, mais également 1.35Mcal/kgMS. Parmi les couverts proposés en 2007, seuls les couverts court bon et moyen intermédiaire permettent d'atteindre les recommandations en azote digestible, alors que seul le couvert haut reproducteur permet de couvrir les besoins énergétiques (voir **Table**

12). Le pâturage exclusif d'un seul des deux couverts aurait donc probablement entraîné un déficit dans l'apport de l'un ou l'autre de ces deux éléments nutritifs essentiels. Il n'est de plus pas impossible que d'autres nutriments, non considérés ici, aient pu entrer en ligne de compte dans les choix exprimés par les animaux (*e.g.* la teneur en sucres de l'herbe dont les effets sur les préférences sont connus, Goatcher & Church 1970; Verheyden-Tixier et al. 2008). Ceci n'a malheureusement pas pu être vérifié par l'estimation des quantités de divers nutriments ingérés sur chacun des couverts offerts seul. Dans la mesure où la ressource disponible était plutôt limitante en azote digestible et compte tenu que certains acides aminés ne peuvent être apportés que par l'alimentation, les chevaux ont dans ce cas privilégié les apports en azote digestible par la sélection des couverts les plus courts. Néanmoins, par un partage approprié du temps d'alimentation entre les alternatives offertes, il est possible que les chevaux aient trouvé le meilleur compromis possible entre la vitesse d'ingestion d'énergie et la concentration en azote de la ressource, et, de ce fait, aient équilibré leur régime à l'échelle de la journée. Un avantage d'offrir un choix entre plusieurs couverts de valeur différente comparés à un régime unique est donc que les animaux peuvent varier la composition de leur alimentation en rapport avec leurs besoins (Kyriazakis & Oldham 1993). Il a été suggéré que dans un tel cas, à partir du moment où l'animal a ingéré suffisamment de protéines pour couvrir ses besoins azotés, il n'y a plus d'intérêt à continuer de s'en alimenter. Ce comportement a notamment été observé pour des rats, des porcs et des moutons (voir Kyriazakis & Oldham 1993 pour une synthèse). Dans chacune de ces études, l'évitement du régime surabondant en azote n'a pas été complet, ce qui a été interprété comme un comportement d'échantillonnage régulier de la qualité des sites d'alimentation. Dans notre cas, il n'a pas non plus été observé un abandon complet du couvert le plus court au profit du couvert maximisant l'apport d'énergie digestible. Cette observation appuie l'hypothèse que les chevaux éprouvent le besoin de réévaluer régulièrement la qualité de leur environnement afin d'ajuster leur comportement en conséquence.

Il a par ailleurs été démontré que l'équilibre entre les apports en matières azotées et en énergie est important pour l'expression des préférences chez les herbivores (Egan 1977). Des moutons qui se sont vus offrir un choix entre des aliments dont le ratio protéines/énergie était variable n'ont pas ingéré exclusivement celui dont le ratio était le plus élevé comme attendu, mais plutôt une certaine proportion de chacun de ces différents aliments. Le ratio de protéines/énergie du régime ingéré a ainsi été constant quel que soit le choix proposé (Provenza et al. 1996). Dans l'étude du chapitre 3, les couverts de meilleure qualité

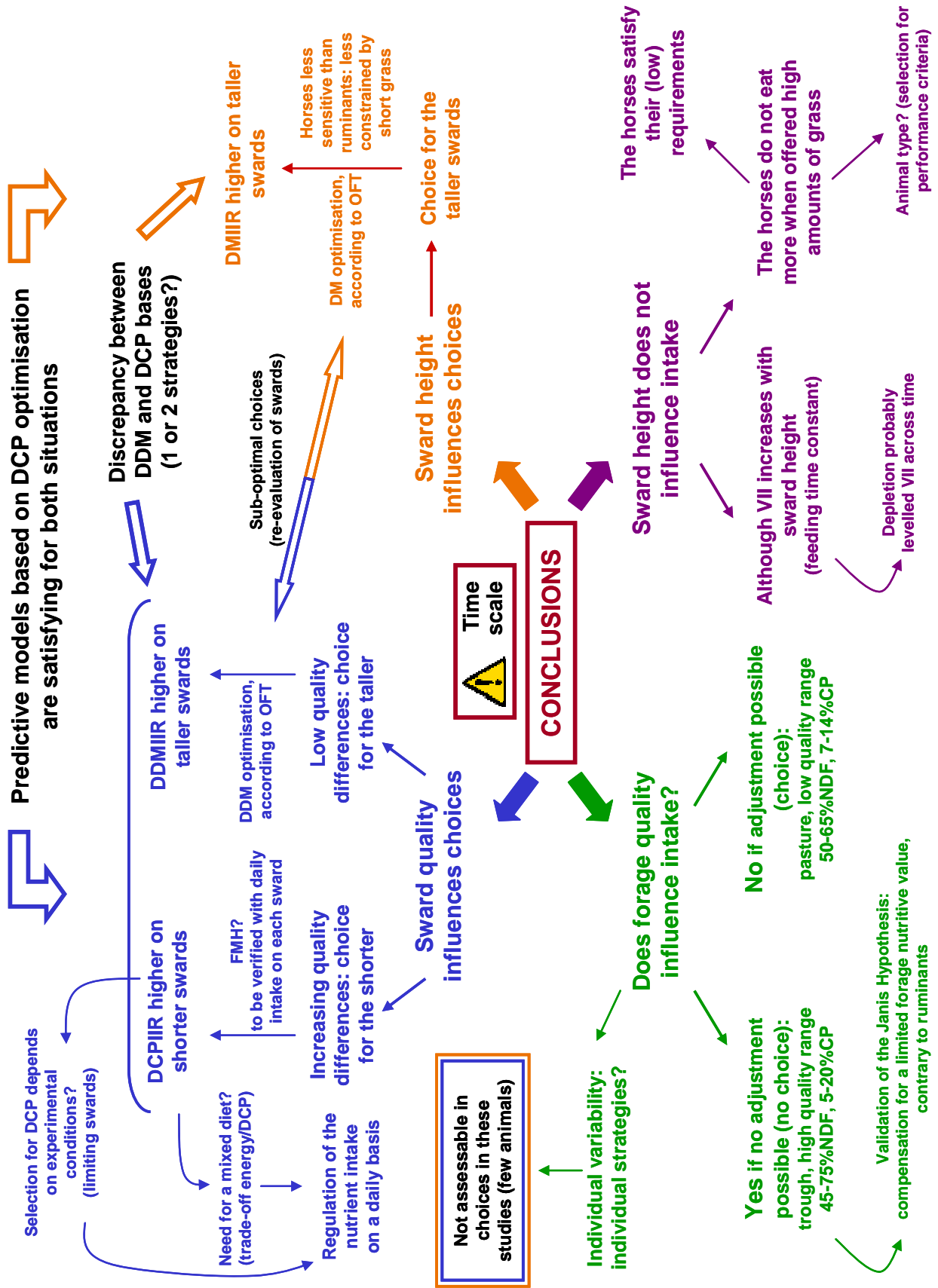
impliquaient un rapport azote/énergie bien supérieur à la valeur recommandée pour l'optimisation des performances de chevaux en croissance (Cb et Mi : 52-57gMADC/Mcal ; ratio recommandé : 28-48gMADC/Mcal d'après Martin-Rosset & Tisserand 2004), impliquant des apports en protéines trop élevés comparés aux apports en énergie. Au contraire, les couverts de mauvaise qualité ne permettaient pas d'atteindre ce rapport (Hp en périodes 2 et 3 : 25gMADC/Mcal). Nos observations laissent donc supposer que les chevaux pourraient ajuster leur temps de pâturage sur les différents sites alimentaires rencontrés au sein d'un environnement hétérogène, ceci dans le but probable d'équilibrer les apports de nutriments digestibles à l'échelle du bilan journalier.

Que ce soit pour des raisons de discrimination, d'échantillonnage ou de préférences partielles, les chevaux n'ont pas montré un comportement strictement optimal : ils n'ont en effet pas concentré la totalité de leur temps de pâturage sur le couvert le plus profitable. Comme évoqué par Wilmshurst & Fryxell (1995), il est de toute façon rare en biologie de ne pas observer de variations autour d'une fonction seuil comme celle démontrée ici (voir **Figure 44**). Certains auteurs préfèrent remplacer le critère d'optimisation par un critère moins strict de satisfaction : un aliment serait consommé quand il présente suffisamment d'intérêt et non uniquement lorsque c'est le meilleur (voir Dumont 1995). Il est peu probable qu'un unique site alimentaire puisse contenir un équilibre parfait de nutriments permettant à un animal de couvrir ses besoins nutritionnels, c'est pourquoi les herbivores sélectionnent généralement une variété de ressources, de manière à atteindre une alimentation satisfaisant un équilibre optimal de nutriments (Simpson et al. 2004; Rutter 2006; Prins & van Langeveld 2008). Quelle que soit la situation de choix qui leur a été proposée, les chevaux ont ingéré des quantités de nutriments digestibles identiques et ont effectué des gains de masses quotidiens tout à fait satisfaisants. Comme la plupart des herbivores, les équidés pâturent en sélectionnant des sites d'alimentation de façon à réguler leur ingestion de divers nutriments, en rapport avec leur concentration au sein d'un environnement hétérogène.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

“the ideal patch of vegetation contains plant material that has all characteristics of animal tissue, and a herbivore would be better off as carnivore!”

(Prins & van Langeveld 2008)



Par ce travail de thèse, nous avons cherché à contribuer à une meilleure compréhension des adaptations mises en place par les chevaux confrontés à des variations des caractéristiques de leurs ressources. Le schéma ci-contre illustre l'ensemble des conclusions importantes que nous pouvons tirer des résultats obtenus dans cette thèse, et qui sont discutées ci-après.

Ainsi, nous avons montré que les chevaux pouvaient compenser la faible valeur nutritive de certains fourrages par une augmentation de leurs niveaux d'ingestion, dans le cas où aucune autre adaptation comportementale n'était possible. En situation de choix, lorsque les chevaux avaient la possibilité d'ajuster leur temps de pâturage sur les différents couverts offerts (variant en hauteur et en qualité), l'ingestion a été maintenue constante, quelle que soit la quantité d'herbe disponible. Bien que la vitesse d'ingestion instantanée ait augmenté avec la hauteur de l'herbe, la déplétion des couverts (due au prélèvement et au piétinement par les animaux) a probablement nivelé les VII moyennes réalisées sur l'ensemble des couverts au cours de la journée, ce qui peut être au moins en partie responsable de l'absence de variations des quantités ingérées. Néanmoins, les chevaux ont exprimé une nette sélection en faveur des couverts les plus hauts sur lesquels ils ont maximisé leurs VII de MS et de MSD lorsque les différences de qualité entre couverts étaient faibles (en accord avec les prédictions issues des théories d'optimisation). En situation de compromis entre la qualité et la hauteur de la ressource, et à mesure que le couvert préféré est devenu mature, les chevaux ont reporté leur temps d'alimentation sur les couverts plus courts de meilleure qualité, bien que la VII de MSD ait été plus élevée sur le couvert reproducteur. Selon la Forage Maturation Hypothesis (Fryxell 1991), en situation de compromis entre la quantité et la qualité de leurs ressources, les herbivores devraient sélectionner les sites leur permettant de maximiser à la fois l'ingestion et la digestion à l'échelle du bilan journalier, soit généralement un couvert de hauteur et/ou de biomasse intermédiaires. Les chevaux ont ici largement sélectionné le couvert intermédiaire, sur lequel ils ont maximisé leur vitesse d'ingestion de matières azotées digestibles, cette contrainte apparaissant plus importante que la digestibilité de la MS. Néanmoins, nous ne sommes pas en mesure de déterminer si l'ingestion d'énergie et de nutriments à plus long terme serait maximisée sur ce couvert. Dans la mesure où les apports en azote étaient devenus limitants pour ce qui concerne le couvert reproducteur, les animaux ont pu privilégier la qualité de leur régime et diriger leurs choix vers le site leur permettant de satisfaire leurs besoins, en rapport avec la qualité nutritionnelle du milieu. Il apparaît également que les chevaux n'ont pas exprimé des choix strictement optimaux, ne pâturant pas

exclusivement le couvert le plus profitable. Ceci peut s'expliquer par des difficultés de discrimination dans le cas où la valeur des sites offerts était proche ; le nombre élevé de transitions entre couverts traduit aussi très probablement un besoin de réévaluer régulièrement le gain à pâturer chacun des couverts à mesure que ceux-ci étaient pâturés. Par ailleurs, il s'avère que lors de la dernière étude au pâturage, les chevaux ont été confrontés à un deuxième type de compromis : optimiser les apports en azote ou ceux en énergie. Ils auraient alors partagé leur temps d'alimentation entre les différents sites, chacun d'eux étant imparfait du point de vue de l'herbivore, mais dont la combinaison permettrait aux animaux d'équilibrer leur régime sur la base de plusieurs éléments nutritifs essentiels et de satisfaire leurs besoins nutritionnels à l'échelle du bilan journalier.

Par la diversité structurale qui en découle, le pâturage par les herbivores domestiques, et notamment les chevaux, est donc un outil primordial pour la préservation des prairies. En revanche, pour un éleveur, qui souhaite que la majorité du disponible soit utilisée en fin de saison de pâturage, cette hétérogénéité implique la perte d'une partie de la ressource offerte aux animaux. Les chevaux semblent capables de pâturer des couverts reproducteurs jusqu'à un certain seuil de maturation à partir duquel les apports en nutriments azotés deviennent limitants. La période durant laquelle les animaux peuvent consommer ce couvert mature reste ainsi limitée si l'on veut contenir son développement et entretenir les surfaces herbagères par le pâturage. Si la contrainte est avant tout la satisfaction des besoins protéiques, la complémentation des animaux en azote pourrait peut-être permettre de rediriger leurs choix vers les couverts ingérés plus rapidement, c'est-à-dire les plus hauts. L'exploration du rôle de l'azote dans l'utilisation des ressources herbagères devra donc être poursuivie afin d'aboutir à des recommandations pour une meilleure gestion des ressources herbagères.

Il sera à l'avenir nécessaire d'élargir ces études analytiques à des situations plus complexes de pâturage ainsi qu'à différents types d'herbivores. D'une part, les choix proposés ici étaient simples, offrant seulement une alternative entre deux couverts clairement séparés et identifiables (bandes d'herbe adjacentes). Nous pouvons donc supposer que les animaux n'ont pas été limités par un effort de discrimination et de recherche trop important. Cependant, dans des conditions plus naturelles de pâturage, notamment extensives, la situation est différente. D'une part, les écarts de valeur nutritive entre les sites d'alimentation sont plus variables et souvent peu prévisibles, et l'hétérogénéité est imbriquée à différentes échelles spatiales (Stuth 1991). D'autre part, la distance entre les sites d'alimentation peut varier sur un large gradient et leur distribution spatiale doit être considérée dans les modèles de sélection au même titre que leur abondance ou leur qualité (Prins & van Langeveld 2008). Dans ce contexte, nous

pouvons nous interroger sur les capacités des chevaux à discriminer les différentes ressources à leur disposition et sur l'extrapolation de nos résultats à des situations plus complexes. Un dispositif pluriannuel mis en place actuellement sur des prairies similaires à celle utilisée dans cette thèse (Chamberet, Corrèze) a permis de confirmer que les chevaux expriment des choix entre différents types de végétation (ici définis par leur hauteur et leur stade de développement) : les chevaux ont pâturé préférentiellement les couverts végétatifs intermédiaires (5-8cm) alors qu'ils ont évité les couverts matures (selon l'indice de Jacobs, tenant compte de la proportion relative de chaque type végétal au sein de la prairie), d'autant plus que la saison était avancée (Fleurance et al. 2008). Les chevaux ont ainsi mis en place un comportement typique de « patch grazing » (Adler et al. 2001), conduisant au développement de l'hétérogénéité structurale de la prairie avec le temps. Le maintien des zones d'herbe de bonne qualité a été d'autant plus prononcé que le chargement imposé était faible, en réponse à la diminution de la valeur nutritive moyenne de la prairie au cours du temps, du fait de la faible pression de pâturage.

D'autres part, nous avons ici principalement considéré la réponse comportementale de chevaux en fin de croissance (Deuxième Partie) ou d'adultes à l'entretien (Chapitre 1). Il est possible que des animaux dont les dépenses énergétiques sont plus élevées aient été davantage contraints par les situations offertes dans ces études. Il a été montré par exemple que la digestibilité des fourrages est plus faible pour des juments gestantes ou en lactation comparées à des juments tarées (Martin-Rosset et al. 1990). L'acquisition de nutriments pourrait alors être restreinte sur des couverts de mauvaise qualité comme ceux offerts dans les chapitres 1 et 3. Ainsi, des juments en reproduction n'auraient peut être pas maintenu la couverture de leurs besoins nutritionnels sur des fourrages à forte teneur en fibres malgré la possibilité d'augmenter leurs niveaux d'ingestion ; en situation de choix entre deux couverts de valeur nutritive variable, ces mêmes juments auraient peut être exprimé un report plus rapide ou plus intense vers les couverts les plus digestibles. La mobilisation des réserves corporelles peut également être un moyen de palier à la diminution des apports en éléments nutritifs : des juments en lactation sont capables d'utiliser leurs réserves lipidiques pour compenser une restriction alimentaire, ceci sans conséquence majeure pour leur santé ou celle de leur progéniture (Martin-Rosset & Doreau 1984a). Pourtant, de nombreux herbivores ne constituent pas (ou peu) de réserves corporelles (« income breeders ») et sont ainsi totalement dépendants de l'énergie qu'ils peuvent acquérir à partir des ressources (Andersen et al. 2000). L'exemple le plus étudié est celui des chevreuils, pour lesquels la qualité de la végétation disponible au sein du domaine vital affecte largement les capacités de reproduction des

femelles (Nilsen et al. 2004). L'utilisation optimale des ressources implique donc non seulement des décisions sur où, quand et comment s'alimenter, mais également sur comment allouer l'énergie acquise (Ingemar 1997). Les stratégies mises en place peuvent alors avoir des conséquences importantes sur les performances des animaux et affecter leur « fitness ». Il serait ainsi intéressant de s'appuyer sur la littérature scientifique pour mener une comparaison multi-espèces (en considération également différentes races voire différents niveaux de besoins) des réponses comportementales (ingestion, sélection...) mises en place face à des variations similaires des caractéristiques de leurs ressources alimentaires.

Nous avons enfin mis en évidence que les chevaux semblaient sélectionner leurs sites d'alimentation sur la base d'une optimisation des apports en azote digestible. Ces résultats ne sont toutefois pas indépendants des conditions expérimentales particulières impliquant que les couverts les plus rapidement ingérés étaient limitants en terme d'apports en matières azotées comparés aux besoins théoriques des animaux. Or, il apparaît que les nutriments protéiques sont fréquemment limitants au sein des habitats de nombreuses populations d'herbivores sauvages, ce qui a conduit White (1978) à développer l'hypothèse de la limitation par l'azote (« nitrogen limitation hypothesis »). Même au sein d'un « monde vert », la concentration en azote des sites d'alimentation est souvent trop faible pour permettre aux herbivores, notamment les jeunes, de satisfaire leurs besoins en acides aminés, qu'ils ne peuvent synthétiser eux-mêmes en quantité suffisante. Ceci amène les herbivores à sélectionner, au sein de leur environnement, les sites leur permettant de réguler les apports en azote. Cette théorie, qui a notamment contribué à l'établissement de certains concepts de dynamique de populations (limitation par la ressource ou « bottom-up processes »), a été vérifiée pour des insectes (Berner et al. 2005), de petits mammifères rongeurs (Schetter et al. 1998) ou encore pour de petites oies herbivores (Hassal & Lane 2005). Les résultats obtenus dans cette thèse sur les chevaux suggèrent que cette théorie pourrait s'appliquer aussi à des grands mammifères herbivores, mais de plus amples recherches devront permettre de tester cette hypothèse.



Les chevaux pâturent le couvert Moyen, au sein du choix binaire Court/Moyen offert en 2006



Le choix Moyen/Haut offert en 2006



Le choix Moyen intermédiaire/Haut pauvre offert en 2007



Le choix Court bon/Haut pauvre offert en 2007



Une poulain pr leve des bouch es sur un plateau du couvert Moyen interm diaire, en 2007



Un plateau du couvert Haut pauvre, en 2007.

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

Edouard,N., Fleurance,G., Martin-Rosset,W., Duncan,P., Dulphy,J.P., Grange,S., Baumont,R., Dubroeuq,H., Perez-Barberia,F.J. & Gordon,I.J. 2008. Voluntary intake and digestibility in horses: effect of forage quality with emphasis on individual variability. **Animal** 2, 1526-1533.

Fleurance,G., Fritz,H., Duncan,P., Gordon,I.J., **Edouard,N.** & Vial,C. 2008. Instantaneous intake rate in horses of different body sizes: Influence of sward biomass and fibrousness. **Applied Animal Behaviour Science**, doi: 10.1016/j.applanim.2008.11.006.

Edouard,N., Fleurance,G., Dumont,B., Baumont,R. & Duncan,P. How does sward height affect feeding patch choice and voluntary intake in horses? **Soumis à Applied Animal Behaviour Science.**

Edouard,N., Fleurance,G., Dumont,B., Baumont,R. & Duncan,P. Foraging in a heterogeneous environment – an experimental study of a trade-off between intake rate and diet quality **En préparation pour Oecologia.**

Edouard,N., Fleurance,G. Ingestion et choix alimentaires du cheval au pâturage : une synthèse. **En préparation pour Productions Animales.**

COMMUNICATIONS

Edouard,N., Fleurance,G., Dumont,B., Baumont,R. & Duncan,P. 2008. How does sward height and quality affect the choice of feeding sites and voluntary intake in horses? **21st International Grassland Congress – 8th International Rangeland Congress**, Huhhot, China.
(Poster)

Edouard,N., Fleurance,G., Martin-Rosset,W., Duncan,P., Dulphy,J.P., Grange,S., Baumont,R., Dubroeuq,H., Perez-Barberia,F.J. & Gordon,I.J. 2008. Voluntary intake and digestibility in horses: effect of forage quality with emphasis on individual variability. **21st International Grassland Congress – 8th International Rangeland Congress**, Huhhot, China.
(Poster)

Fleurance,G., Dumont,B., Farruggia,A., **Edouard,N., Lanore,L.** 2008. Effect of horse grazing under different stocking rates on the selection of feeding patches. **21st International Grassland Congress – 8th International Rangeland Congress**, Huhhot, China.
(Poster)

Edouard,N., Fleurance,G., Duncan,P., Dumont,B. & Baumont,R. 2008. Effet de la hauteur de l'herbe pâturée sur l'ingestion et les choix alimentaires des chevaux. Les Haras Nationaux. **34ème Journée de la Recherche Equine.** Paris, France, pp51-62.
(Communication orale et article de vulgarisation)

Edouard,N. & Fleurance,G. 2007. Ingestion et choix alimentaires du cheval au pâturage. Les Haras Nationaux. **33ème Journée de la Recherche Equine**. Paris, France. pp231-243
(Communication orale et article de vulgarisation)

Edouard,N., Fleurance,G., Duncan,P., Dumont,B. & Baumont,R. 2007. How does sward accessibility affect intake and feeding choices in horses? Wageningen Academic Publishers. **58th Annual Meeting of the European Association for Animal Production**. Dublin, Ireland. p298
(Communication orale, article disponible en ligne)

Edouard,N., Fleurance,G., Duncan,P., Dumont,B. & Baumont,R. 2007. Effet de l'accessibilité de la ressource pâturée sur l'ingestion et les choix alimentaires des chevaux. INRA, **2ème Journées d'Animation Scientifique du Département de Physiologie Animale et Système d'Elevage**. Tours, France. p46
(Poster)

Edouard,N., Fleurance,G., Fritz,H., Vial,C. & Duncan,P. 2006. Feeding behaviour and constraints on intake in a large herbivore. **11th Congress of the International Society for Behavioral Ecology**. Tours, France. p186
(Poster)

TRANSFERT DE CONNAISSANCES

Edouard,N. & Fleurance,G. 2008. Ingestion du cheval à l'auge : quelle influence de la qualité du fourrage ? **Equ'idée** N°63, p59
(Article de magazine)

Edouard,N. & Fleurance,G. 2007. Ingestion et choix alimentaires du cheval au pâturage. **Prairiales Normandie du Pin**, France
(Poster)

REFERENCES

- Adler, P.B., Raff, D.A. & Lauenroth, W.K. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* **128**, 465-479.
- Aitchison, J. 1986. *The Statistical Analysis of Compositional Data*.: Chapman and Hall, London, UK
- Akaike, H. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. 1973 Proceedings of the 2nd International Symposium on Information Theory, Petrov, B. pp.267-281. Budapest: Akademiai Kiado.
- Alden, W.G. & Whittaker, I.A.M. 1970. The determinants of herbage intake by grazing sheep: the interrelationship of factors influencing herbage intake and availability. *Australian Journal of Agricultural Research* **21**, 755-766.
- Allison, C.D. 1985. Factors affecting forage intake by range ruminants: a review. *Journal of range management* **38**, 305-311.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* **49**, 227-267.
- Andersen, R., Gaillard, J.M., Linnell, J.D.C. & Duncan, P. 2000. Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology* **69**, 672-682.
- AOAC 1980. *Official Methods of Analysis*. 13rd Ed. Association of Official Analytical Chemists, Washington, DC.
- Arnold, G.W. 1984. Comparison of the time budgets and circadian patterns of maintenance activities in sheep, cattle and horses grouped together. *Applied Animal Behaviour Science* **13**, 19-30.
- Baker, R.D., Le Du, Y.L.P. & Alvarez, F. 1981. The herbage intake and performance of set-stocked suckler cows and calves. *Grass and Forage Science* **36**, 201-210.
- Bastian, A.N., Gagnon, L.C., Cash, S.D., Martin, J.M. & Fisher, D.W. 2005. The comparative intake and nutrient digestibility of legume/grass hays in horses. Nutrition Conference. Bozeman, MT, Montana State University.
- Baumont, R., Jailler, M. & Dulphy, J.P. 1997. Dynamic of voluntary intake, feeding behaviour and rumen function in sheep fed three contrasting types of hay. *Annales de Zootechnie* **46**, 231-244.
- Baumont, R., Prache, S., Meuret, M. & Morand-Fehr, P. 2000. How forage characteristics influence behaviour and intake in small ruminants: a review. *Livestock Production Science* **64**, 15-28.
- Baumont, R., Chenost, M. & Demarquilly, C. 2004. Measurement of herbage intake and ingestive behaviour by housed animals. In: *Herbage Intake Handbook - Second Edition* (Ed. by P.D.Penning), pp. 121-149. The British Grassland Society.
- Bazely, D.R. 1990. Rules and cues used by sheep foraging in monocultures. In: *Behavioural Mechanisms of Food Selection* (Ed. by R.N.Hughes), pp. 343-367. Berlin, Springer-Verlag.
- Benvenuti, M.A., Gordon, I.J. & Poppi, D.P. 2006. The effect of the density and physical properties of grass stems on the foraging behaviour and instantaneous intake rate by cattle grazing an artificial reproductive tropical sward. *Grass and Forage Science* **61**, 272-281.
- Berner, D., Blanckenhorn, W.U. & Körner, C. 2005. Grasshoppers cope with low host plant quality by compensatory feeding and food selection: N limitation challenged. *Oikos* **111**, 525-533.
- Berteaux, D., Thomas, D.W., Bergeron, J.-M. & Lapierre, H. 1996. Repeatability of daily field metabolic rate in female Meadow Voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Functional Ecology* **10**, 751-759.

- Black, J.L. & Kenney, P.A. 1984. Factors affecting diet selection by sheep. II. Height and density of pasture. *Australian Journal of Agricultural Research* **35**, 565-578.
- Boulot, S. 1987. L'Ingestion Chez La Jument. Etude De Quelques Facteurs De Variation Au Cours Du Cycle De Gestation-Lactation ; Implications Nutritionnelles Et Métaboliques. Thèse ENSA Rennes.
- Boyer, S., Couzy, C., Morhain, B., Palzon, R., Rivot, D. & Veron, J. 2005. Mieux connaître la filière équine - Module 1 : Bibliographie. Les éleveurs d'équidés, une nébuleuse encore mal connue. pp. 1-78. Institut de l'Élevage.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 1998. Model Selection and Inference: a Practical Information-Theoretic Approach. Springer Verlag. Berlin.
- Champion, R.A., Orr, R.J., Penning, P.D. & Rutter, S.M. 2004. The effect of the spatial scale of heterogeneity of two herbage species on the grazing behaviour of lactating sheep. *Applied Animal Behaviour Science* **88**, 61-76.
- Chenost, M. & Martin-Rosset, W. 1985. Comparaison entre espèces (mouton, cheval, bovin) de la digestibilité et des quantités ingérées des fourrages verts. *Annales de Zootechnie* **34**, 291-312.
- Cortes, C., Damasceno, J.C., Jamot, J. & Prache, S. 2006. Ewes increase their intake when offered a choice of herbage species at pasture. *Animal Science* **82**, 1-10.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Cymbaluk, N.F. 1990. Comparison of forage digestion by cattle and horses. *Canadian Journal of Animal Science* **70**, 601-610.
- Delagarde, R. & O'Donovan, M. 2005. Les modèles de prévision de l'ingestion journalière d'herbe et de la production laitière des vaches au pâturage. *Productions Animales* **18**, 241-253.
- Demment, M.W., Peyraud, J.L. & Laca, E.A. Herbage intake at grazing: a modelling approach. 1995 (Ed by Journet, M., Grenet, E., Farce, M. H., Theriez, M., and Demarquilly, C.) Proceedings of the IVth International Symposium on the Nutrition of Herbivores. Recent developments in the Nutrition of Herbivores. pp.121-141. INRA Editions, Paris.
- Distel, R.A., Laca, E.A., Griggs, T.C. & Demment, M.W. 1995. Patch selection by cattle: maximisation of intake rate in horizontally heterogeneous pastures. *Applied Animal Behaviour Science* **45**, 11-21.
- Doreau, M., Martin-Rosset, W. & Petit, D. 1980. Activités alimentaires nocturnes du cheval au pâturage. *Annales de Zootechnie* **29**, 299-304.
- Drescher, M., Heitkönig, I.M.A., Raats, J.G. & Prins, H.H.T. 2006a. The role of grass stems as structural foraging deterrents and their effects on the foraging behaviour of cattle. *Applied Animal Behaviour Science* **101**, 10-26.
- Drescher, M., Heitkönig, I.M.A., Van Den Brink, P.J. & Prins, H.H.T. 2006b. Effects of sward structure on herbivore foraging behaviour in a South African savanna: An investigation of the forage maturation hypothesis. *Austral Ecology* **31**, 76-87.

-
- Dulphy,J.P., Jouany,J.P., Martin-Rosset,W. & Theriez,M. 1994. Aptitudes comparées de différentes espèces d'herbivores domestiques à ingérer et digérer des fourrages distribués à l'auge. *Annales de Zootechnie* **43**, 11-32.
- Dulphy,J.P., Martin-Rosset,W., Dubroeuq,H., Ballet,J.M., Detour,A. & Jailler,M. 1997a. Compared feeding patterns in ad libitum intake of dry forages by horses and sheep. *Livestock Production Science* **52**, 49-56.
- Dulphy,J.P., Martin-Rosset,W., Dubroeuq,H. & Jailler,M. 1997b. Evaluation of voluntary intake of forage trough-fed to light horses. Comparison with sheep. Factors of variation and prediction. *Livestock Production Science* **52**, 97-104.
- Dumont,B. 1995. Déterminisme des choix alimentaires des herbivores au pâturage : principales théories. *Productions Animales* **8**, 285-292.
- Dumont,B., D'Hour,P. & Petit,M. 1995a. The usefulness of grazing tests for studying the ability of sheep and cattle to exploit reproductive patches of pastures. *Applied Animal Behaviour Science* **45**, 79-88.
- Dumont,B., Petit,D. & D'Hour,P. 1995b. Choice of sheep and cattle between vegetative and reproductive cocksfoot patches. *Applied Animal Behaviour Science* **43**, 1-15.
- Dumont,B. 1996. Préférences et sélection alimentaire au pâturage. *Productions Animales* **9**, 359-366.
- Dumont,B., Dutronc,A. & Petit,M. 1998. How readily will sheep walk for a preferred forage? *Journal of Animal Science* **76**, 965-971.
- Dumont,B., Garel,J.P., Ginane,C., Decuq,F., Farruggia,A., Pradel,P., Rigolot,C. & Petit,M. 2007. Effect of cattle grazing a species-rich mountain pasture under different stocking rates on the dynamics of diet selection and sward structure. *Animal* **1**, 1042-1052.
- Duncan,P. 1983. Determinants of the use of habitats by horses in mediterranean wetland. *Journal of Animal Ecology* **53**, 93-111.
- Duncan,P., Foose,T.J., Gordon,I.J., Gakahu,C.G. & Lloyd,M. 1990. Comparative nutrient extraction from forages by grazing bovids and equids: a test of the nutritional model of equid/bovid competition and coexistence. *Oecologia* **84**, 411-418.
- Duncan,P. 1992. Horses and Grasses: The Nutritional Ecology of Equids and Their Impact on The Camargue. Springer-Verlag, New-York.
- Durant,D., Fritz,H., Blais,S. & Duncan,P. 2003. The functional response in three species of herbivorous Anatidae : effects of sward height, body mass and bill size. *Journal of Animal Ecology* **72**, 220-231.
- Durant,D., Fritz,H. & Duncan,P. 2004. Feeding patch selection by herbivorous Anatidae: the influence of body size, and of plant quantity and quality. *Journal of Avian Biology* **35**, 144-152.
- Edouard,N., Fleurance,G., Martin-Rosset,W., Duncan,P., Dulphy,J.P., Grange,S., Baumont,R., Dubroeuq,H., Perez-Barberia,F.J. & Gordon,I.J. 2008. Voluntary intake and digestibility in horses: effect of forage quality with emphasis on individual variability. *Animal* **2**, 1526-1533.
- Edouard,N., Fleurance,G., Dumont,B., Baumont,R. & Duncan,P. submitted. How does sward height affect the choice of feeding sites and voluntary intake in horses?

- Edwards,G.R., Parsons,A.J., Penning,P.D. & Newman,J.A. 1995. Relationship between vegetation state and bite dimensions of sheep grazing contrasting plant species and its implications for intake rate and diet selection. *Grass and Forage Science* **50**, 378-388.
- Egan,A.R. 1977. Nutritional status and intake regulation in sheep. VIII Relationships between the voluntary intake of herbage by sheep and the protein/energy in the digestion products. *Australian Journal of Agricultural Research* **28**, 907-915.
- Elston,D.A., Illius,A.W. & Gordon,I.J. 1996. Assessment of preference among a range of options using log ratio analysis. *Ecology* **77**, 2538-2548.
- Faverdin,P., Baumont,R. & Ingvarsten,K.L. 1995. Control and prediction of feed intake in ruminants. (Ed by Journet, M., Grenet, E., Farce, M. H., Theriez, M., and Demarquilly, C.) INRA Editions, Clermont-Ferrand (France). Proceedings of the IVth International Symposium on the Nutrition of Herbivores. pp.95-120.
- Ferrer Cazcarra,R., Petit,M. & D'Hour,P. 1995. The effect of sward height on grazing behaviour and herbage intake of three sizes of Charolais cattle grazing cocksfoot (*Dactylis glomerata*) swards. *Animal Science* **61**, 511-518.
- Fleurance,G., Duncan,P. & Mallevaud,B. 2001. Daily intake and the selection of feeding sites by horses in heterogeneous wet grasslands. *Animal Research* **50**, 149-156.
- Fleurance,G. 2003. Mode D'Acquisition Des Ressources Alimentaires Par Les Chevaux - Rôle Des Stratégies Nutritionnelle Et Anti-Parasitaire Dans L'Utilisation Hétérogène Des Prairies. Thèse, Université de Savoie.
- Fleurance,G., Duncan,P., Fritz,H., Cabaret,J. & Gordon,I.J. 2005. Importance of nutritional and anti-parasite strategies in the foraging decisions of horses: an experimental test. *Oikos* **110**, 602-612.
- Fleurance,G., Duncan,P., Fritz,H., Cabaret,J., Cortet,J. & Gordon,I.J. 2007. Selection of feeding sites by horses at pasture: Testing the anti-parasite theory. *Applied Animal Behaviour Science* **108**, 288-301.
- Fleurance,G., Fritz,H., Duncan,P., Gordon,I.J., Edouard,N. & Vial,C. 2008. Instantaneous intake rate in horses of different body sizes: Influence of sward biomass and fibrousness. *Applied Animal Behaviour Science*, doi: 10.1016/j.applanim.2008.11.006.
- Fleurance,G., Dumont,B., Farruggia,A., Edouard,N. & Lanore,L. 2008. Effect of horse grazing under different stocking rates on the selection of feeding patches. 11th International Grassland Congress - 8th International Rangeland Congress. Hohhot, China.
- Flores,E.R., Laca,E.A., Griggs,T.C. & Demment,M.W. 1993. Sward height and vertical morphological differentiation determine cattle bite dimension. *Agronomy Journal* **85**, 527-532.
- Fryxell,J.M. 1991. Forage quality and aggregation by large herbivores. *The American Naturalist* **138**, 478-498.
- Fryxell,J.M. 2008. Predictive modelling of patch use by terrestrial herbivores. In: *Resource Ecology: Spatial and Temporal Dynamics of Foraging* (Ed. by H.H.T.Prins & F.van Langeveld), pp. 105-123. Springer.

-
- Garcia,F., Carrère,P., Soussana,J.F. & Baumont,R. 2003. The ability of sheep at different stocking rates to maintain the quality and quantity of their diet during the grazing season. *Journal of Agricultural Science* **140**, 113-124.
- Ginane,C., Baumont,R., Lassalas,J. & Petit,M. 2002a. Feeding behaviour and intake of heifers fed on hays of various quality, offered alone or in a choice situation. *Animal Research* **51**, 177-188.
- Ginane,C., Dumont,B. & Petit,M. 2002b. Short-term choices of cattle vary with relative quality and accessibility of two hays according to an energy gain maximisation hypothesis. *Applied Animal Behaviour Science* **75**, 269-279.
- Ginane,C., Petit,M. & D'Hour,P. 2003. How do grazing heifers choose between maturing reproductive and tall or short vegetative swards? *Applied Animal Behaviour Science* **83**, 15-27.
- Ginane,C. & Petit,M. 2005. Constraining the time available to graze reinforces heifer's preference for sward of high quality despite low availability. *Applied Animal Behaviour Science* **94**, 1-14.
- Ginnet,T.F. & Demment,M.W. 1995. The functional response of herbivores: analysis and test of a simple mechanistic model. *Functional Ecology* **9**, 376-384.
- Girard,N., Duncan,P., Rossier,E., Doligez,E., Gleize,J.-C., Boulot,S. & Tesson,J.-L. 1992. *L'Élevage Extensif De Chevaux Pour La Gestion D'Espaces Naturels*. ONC Ed.
- Goatcher,W.D. & Church,D.C. 1970. Taste responses in ruminants. I. Reactions of sheep to sugars, saccharin, ethanol and salts. *Journal of Animal Science* **30**, 777-783.
- Goering,H.K. & Van-Soest,P.J. 1970. *Forage and Fibre Analyses*. US Departement of Agriculture, Agricultural handbook.
- Gordon,I.J., Duncan,P., Grillas,P. & Lecompte,T. 1990. The use of domestic herbivores in the conservation of the biological richness of European wetlands. *Bulletin d'Ecologie* **21**, 49-60.
- Grace,N. 2005. Pasture counts: the contribution of pasture to the diets of horses. In: *Advances in Equine Nutrition III*, pp. 11-21.
- Grenet,E. & Demarquilly,C. 1987. Rappels sur la digestion des fourrages dans le rumen (parois) et ses conséquences. In: *Les Fourrages Secs : Recolte, Traitement, Utilisation* (Ed. by C.Demarquilly), pp. 141-162. Paris, INRA Editions.
- Griffiths,W.M., Hodgson,J. & Arnold,G.C. 2003. The influence of sward canopy structure on foraging decisions by grazing cattle. I. Patch selection. *Grass and Forage Science* **58**, 112-124.
- Gross,J.E., Shipley,L.A., Thomson Hobbs,N., Spalinger,D.E. & Wunder,B.A. 1993a. Functional response of herbivores in food-concentrated patches: tests of a mechanistic model. *Ecology* **74**, 778-791.
- Gross,J.E., Thomson Hobbs,N. & Wunder,B.A. 1993b. Independent variables for predicting intake rate of mammalian herbivores: biomass density, plant density, or bite size? *Oikos* **68**, 75-81.
- Gudmundsson,O. & Drymundsson,O.R. 1994. Horse grazing under cold and wet conditions: a review. *Livestock Production Science* **40**, 57-63.
- Harris,P.A. 1998. Developments in Equine Nutrition: Comparing the Beginning and End of This Century. *Journal of nutrition* **128**, 2698S-2703S.

- Hassal, M., Riddington, R. & Helden, A. 2001. Foraging behaviour of brent geese, *Branta b. bernica*, on grasslands: effects of sward length and nitrogen content. *Oecologia* **127**, 97-104.
- Hassal, M. & Lane, S.J. 2005. Partial feeding preferences and the profitability of winter-feeding sites for brent geese. *Basic and Applied Ecology* **6**, 559-570.
- Henneberg, W. & Stohmann, F. 1859. Über das Erhaltungsfutter volljährigen Rindviehs. *J. Landwirtschaft* **34**, 485-551.
- Hodgson, J. 1979. Nomenclature and definitions in grazing studies. *Grass and Forage Science* **34**, 11-18.
- Holling, C.S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist* **41**, 385-398.
- Hutchings, M.R., Kyriasakis, I., Anderson, D.H., Gordon, I.J. & Coop, R.L. 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., Kyriasakis, I., Gordon, I.J. & Jackson, F. 1999. Trade-offs between nutrient intake and faecal avoidance in herbivores 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., Mantecon, A.R., Sim, D.A., Gonzalez, J., Foreman, E., Bermudez, F.F. & Elston, D.A. 1999. Can grazing sheep compensate for a daily foraging time constraint? *Journal of Animal Ecology* **68**, 87-93.
- Iason, G.R., Sim, D.A. & Gordon, I.J. 2000. Do endogenous seasonal cycles of food intake influence foraging behaviour and intake by grazing sheep? *Functional Ecology* **14**, 614-622.
- Ihaka, R. & Gentleman, R. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **5**, 299-314.
- Illius, A.W. & Gordon, I.J. 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. *Journal of Animal Ecology* **56**, 989-999.
- Illius, A.W. & Gordon, I.J. 1990. Constraints on diet selection and foraging behaviour in mammalian herbivores. In: *Behavioural Mechanisms of Food Selection* (Ed. by R.N. Hughes), pp. 369-393. Berlin.
- Illius, A.W., Gordon, I.J., Milne, J.D. & Wright, W. 1995. Costs and benefits of foraging on grasses varying in canopy structure and resistance to defoliation. *Functional Ecology* **9**, 894-903.
- Illius, A.W. & Jessop, N.S. 1996. Metabolic constraints on voluntary intake in ruminants. *Journal of Animal Science* **74**, 3052-3062.
- Illius, A.W., Gordon, I.J., Elston, D.A. & Milne, J.D. 1999. Diet selection in goats: a test of intake-rate maximization. *Ecology* **80**, 1008-1018.
- Ingemar, J.K. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* **78**, 57-66.
- INRA-HN-IE 1997. Notation de l'état corporel des chevaux de selle et de sport. Guide pratique. Institut de l'Élevage, Paris.

- Janis, C. 1976. The evolutionary strategy of the equidae and the origins of rumen and cecal digestion. *Evolution* **30**, 757-774.
- Jarrige, R., Dulphy, J.P., Faverdin, P., Baumont, R. & Demarquilly, C. 1995. Activités d'ingestion et de rumination. In: *Nutrition Des Ruminants Domestiques - Ingestion Et Digestion* (Ed. by R.Jarrige, Y.Ruckebusch, C.Demarquilly, M.H.Farce & M.Journet), pp. 123-181.
- Jensen, P. 1995. Individual variation in the behaviour of pigs - noise or functional coping strategies? *Applied Animal Behaviour Science* **44**, 245-255.
- Jouven, M., Agabriel, J. & Baumont, R. 2008. A model predicting the seasonal dynamics of intake and production for suckler cows and their calves fed indoor or at pasture. *Animal Feed Science and Technology* **143**, 256-279.
- Koenen, E.P.C., Aldridge, L.I. & Philipsson, J. 2004. An overview of breeding objectives for warmblood sport horses. *Livestock Production Science* **88**, 77-84.
- Krysl, L.J., Hubbert, M.E., Sowell, B.F., Plumb, G.E., Jewett, T.K., Smith, M.A. & Waggoner, J.W. 1984. Horses and cattle grazing in the Wyoming Red Desert, I. Food habits and dietary overlap. *Journal of range management* **37**, 72-76.
- Kyriazakis, I. & Oldham, J.D. 1993. Diet selection in sheep: the ability of growing lambs to select a diet that meets their crude protein (nitrogen x 6.25) requirements. *British Journal of Nutrition* **69**, 617-629.
- Laca, E.A., Ungar, E.D., Seligman, N. & Demment, M.W. 1992. Effects of sward height and bulk density on bite dimensions of cattle grazing homogeneous swards. *Grass and Forage Science* **47**, 91-102.
- LaCasha, P.A., Brady, H.A., Allen, V.G., Richardson, C.R. & Pond, K.R. 1999. Voluntary intake, digestibility, and subsequent selection of Matua Bromegrass, Coastal Bermudagrass, and Alfalfa hays by yearling horses. *Journal of Animal Science* **77**, 2766-2773.
- Lamoot, I., Meert, C. & Hoffmann, M. 2005. Habitat use of ponies and cattle foraging together in a coastal dune area. *Biological Conservation* **122**, 523-536.
- Langvatn, R. & Hanley, T.A. 1993. Feeding-patch choice by red deer in relation to foraging efficiency. An experiment. *Oecologia* **95**, 164-170.
- Laut, J.E., Hout, K.A., Hintz, H.F. & Hout, T.R. 1985. The effect of caloric dilution on meal patterns and food intake of ponies. *Physiology and Behavior* **35**, 549-554.
- Lemaire, S. 2003. Economie et avenir de la filière chevaline. *Productions Animales* **16**, 357-364.
- Loiseau, P. & Martin-Rosset, W. 1988. Evolution à long terme d'une lande de montagne pâturée par des bovins ou des chevaux. I. Conditions expérimentales et évolution botanique. *Agronomie* **8**, 873-880.
- Looman, J. & Campbell, J.B. 1960. Adaptation of Sorensen's K (1948) for estimating unit affinities in prairie vegetation. *Ecology* **41**, 409-416.
- Magnusson, S.H. & Magnusson, B. 1990. Studies in the grazing of a drained lowland fen in Iceland. II. Plant preferences of horses during summer. *Iceland Agricultural Science* **4**, 109-124.

-
- Martin-Rosset,W., Doreau,M. & Cloix,J. 1978. Etude des activités d'un troupeau de poulinières de trait et de leurs poulains au pâturage. *Annales de Zootechnie* **27**, 33-45.
- Martin-Rosset,W. & Doreau,M. 1984a. Besoins et alimentation de la jument. In: *Le Cheval. Reproduction, Selection, Alimentation, Exploitation* (Ed. by R.Jarrige & W.Martin-Rosset), pp. 255-370. Paris, INRA.
- Martin-Rosset,W. & Doreau,M. 1984b. Consommation d'aliments et d'eau par le cheval. In: *Le Cheval. Reproduction, Selection, Alimentation, Exploitation* (Ed. by R.Jarrige & W.Martin-Rosset), pp. 333-354. Paris, INRA.
- Martin-Rosset,W., Trillaud-Geyl,C., Jussiaux,M., Agabriel,J., Loiseau,P. & Beranger,C. 1984. Exploitation du pâturage par le cheval en croissance ou à l'engrais. In: *Le Cheval. Reproduction, Selection, Alimentation, Exploitation* (Ed. by R.Jarrige & W.Martin-Rosset), pp. 583-599. Paris, INRA.
- Martin-Rosset,W., Doreau,M., Boulot,S. & Miraglia,N. 1990. Influence of level of feeding and physiological state on diet digestibility in light and heavy breed horses. *Livestock Production Science* **25**, 257-264.
- Martin-Rosset,W. 1990. *L'Alimentation Des Chevaux*. Paris: INRA.
- Martin-Rosset,W., Vermorel,M., Doreau,M., Tisserand,J.L. & Andrieu,J. 1994. The French horse feed evaluation systems and recommended allowances for energy and protein. *Livestock Production Science* **40**, 37-56.
- Martin-Rosset,W. & Tisserand,J.L. 2004. Evaluation and expression of protein allowances and protein value of feeds in the MADC system for the performance horse. (Ed by Julliand, V. and Martin-Rosset, W.) EAAP publication N°111, Dijon, Wageningen Academic Publishers. Nutrition of the performance horse. pp.103-140.
- Mesochina,P., Martin-Rosset,W., Peyraud,J.L., Duncan,P., Micol,D. & Boulot,S. 1998. Prediction of the digestibility of the diet of horses: evaluation of faecal indices. *Grass and Forage Science* **53**, 189-196.
- Mesochina,P. 2000. Niveau D'Ingestion Du Cheval En Croissance Au Pâturage : Mise Au Point Méthodologique Et Étude De Quelques Facteurs De Variation. Thèse Institut National Agronomique Paris-Grignon.
- Ménard,C., Duncan,P., Fleurance,G., Georges,J.Y. & Lila,M. 2002. Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands. *Journal of Applied Ecology* **39**, 120-133.
- Micol,D., Martin-Rosset,W. & Trillaud-Geyl,C. 1997. Systèmes d'élevage et d'alimentation à base de fourrages pour les chevaux. *Productions Animales* **10**, 363-374.
- Moulin,C. 1997. Le pâturage du cheval : questions techniques posées par les pratiques d'éleveurs. *Fourrages* **149**, 37-54.
- Naujeck,A. & Hill,J. 2003. Influence of sward height on bite dimensions of horses. *Animal Science* **77**, 95-100.
- Naujeck,A., Hill,J. & Gibb,M.J. 2005. Influence of sward height on diet selection by horses. *Applied Animal Behaviour Science* **90**, 49-63.

-
- Newman,J.A., Parsons,A.J. & Penning,P.D. 1994a. A note on the behavioural strategies used by grazing animals to alter their intake rates. *Grass and Forage Science* **49**, 502-505.
- Newman,J.A., Penning,P.D., Parsons,A.J., Harvey,A. & Orr,R.J. 1994b. Fasting affects intake behaviour and diet preference of grazing sheep. *Animal Behaviour* **47**, 185-193.
- Newman,J.A., Parsons,A.J., Thornley,J.H.M., Penning,P.D. & Krebs,J.R. 1995. Optimal diet selection by a generalist grazing herbivore. *Functional Ecology* **9**, 225-268.
- Nilsen,E.B., Linnell,J.D.C. & Andersen,R. 2004. Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer *Capreolus capreolus*. *Journal of Animal Ecology* **73**, 44-50.
- OESC 2007. Observatoire Economique et Social du Cheval. Chiffres clés 2007. Les Haras Nationaux.
- Ödberg,F.O. & Francis-Smith,K. 1976. A study on eliminative and grazing behaviour. The utilisation of field captive horses. *Equine Veterinary Journal* **8**, 147-149.
- Parga,J., Peyraud,J.L. & Delagarde,R. 2000. Effect of sward structure and herbage allowance on herbage intake and digestion by strip-grazing dairy cows. (Ed by Rook, A. J. and Penning, P. D.) Proceedings of the British Grassland Society Conference. Harrogate. Grazing Management - the principles and practice of grazing, for profit and environmental gain, within temperate grassland systems.
- Parsons,A.J., Newman,J.A., Penning,P.D., Harvey,A. & Orr,R.J. 1994a. Diet preference of sheep: effects of recent diet, physiological state and species abundance. *Journal of Animal Ecology* **63**, 465-478.
- Parsons,A.J., Thornley,J.H.M., Newman,J. & Penning,P.D. 1994b. A mechanistic model of some physical determinants of intake rate and diet selection in a two-species temperate grassland sward. *Functional Ecology* **8**, 187-204.
- Pearson,R.A., Archibald,R.F. & Muirhead,R.H. 2001. The effect of forage quality and level of feeding on digestibility and gastrointestinal transit time of straw and alfalfa given to ponies and donkeys. *British Journal of Nutrition* **85**, 599-606.
- Penning,P.D., Parsons,A.J., Orr,R.J. & Treacher,T.T. 1991. Intake and behaviour responses by sheep to changes in sward characteristics under continuous stocking. *Grass and Forage Science* **46**, 15-28.
- Penning,P.D., Parsons,A.J., Orr,R.J. & Hooper,G.E. 1994. Intake and behaviour responses by sheep to changes in sward characteristics under rotational grazing. *Grass and Forage Science* **49**, 476-486.
- Perez-Barberia,F.J., Elston,D.A., Gordon,I.J. & Illius,A.W. 2004. The evolution of phylogenetic differences in the efficiency of digestion in ruminants. *Proceedings of the Royal Society of London B* **271**, 1081-1090.
- Peyraud,J.L., Comeron,E.A., Wade,M.H. & Lemaire,G. 1996. The effect of daily herbage allowance, herbage mass and animal factors upon herbage intake by grazing dairy cows. *Annales de Zootechnie* **45**, 201-217.
- Piccione,G., Caola,G. & Refinetti,R. 2005. Temporal relationships of 21 physiological variables in horse and sheep. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* **142**, 389-396.

- Pinheiro, J.C. & Bates, D.M. 2000. *Mixed Effects Models in S and S-Plus*. New York, Springer.
- Pittroff, W. & Kothmann, M.M. 1999. Regulation of intake and diet selection by herbivores. In: *Nutritional Ecology of Herbivores* (Ed. by H.J.G.Jung & G.C.Jr.Fahey), pp. 366-422. Savoy, Illinois, USA, The American Society of Animal Science.
- Prache, S. 1997. Intake rate, intake per bite and time per bite of lactating ewes on vegetative and reproductive swards. *Applied Animal Behaviour Science* **52**, 53-64.
- Prache, S. & Peyraud, J.L. 2001. Foraging behaviour and intake in temperate cultivated grasslands. Proceedings of the XIX International Grassland Congress. Brazil. pp.309-319.
- Prache, S., Bechet, G. & Damasceno, J.C. 2006. Diet choice in grazing sheep: A new approach to investigate the relationships between preferences and intake-rate on a daily time scale. *Applied Animal Behaviour Science* **99**, 253-270.
- Prache, S. & Damasceno, J.C. 2006. Preferences of sheep grazing down conterminal monocultures of *Lolium perenne-Festuca arundinacea*: Test of an energy intake rate maximisation hypothesis using the short-term double weighing technique. *Applied Animal Behaviour Science* **97**, 206-220.
- Prins, H.H.T. & van Langeveld, F. 2008. Assembling a diet from different places. In: *Resource Ecology: Spatial and Temporal Dynamics of Foraging* (Ed. by H.H.T.Prins & F.van Langeveld), pp. 129-155. Springer.
- Provenza, F.D., Scott, C.B., Phy, T.S. & Lynch, J.J. 1996. Preference of sheep for food varying in flavors and nutrients. *Journal of Animal Science* **74**, 2355-2361.
- Reid, R.L., Jung, G.A. & Thayne, W.V. 1988. Relationships between nutritive quality and fiber components of cool season and warm season forages: a retrospective study. *Journal of Animal Science* **66**, 1275-1291.
- Ribeiro Filho, H.M.N., Delagarde, R. & Peyraud, J.L. 2005. Herbage intake and milk yield of dairy cows grazing perennial ryegrass swards or white clover/perennial ryegrass swards at low- and medium herbage allowances. *Animal Feed Science and Technology* **119**, 13-27.
- Rivero, J.L.L. & Barrey, E. 2001. Heritabilities and genetic and phenotypic parameters for gluteus medius muscle fibre type composition, fibre size and capillaries in purebred Spanish horses. *Livestock Production Science* **72**, 233-241.
- Roguet, C., Dumont, B. & Prache, S. 1998. Sélection et utilisation des ressources fourragères par les herbivores : théories et expérimentations à l'échelle du site et de la station alimentaires. *Productions Animales* **11**, 273-284.
- Rutter, S.M. 2006. Diet preference for grass and legumes in free-ranging domestic sheep and cattle: current theory and future application. *Applied Animal Behaviour Science* **97**, 17-35.
- Salter, R.E. & Hudson, R.J. 1979. Feeding ecology of feral horses in Western Alberta. *Journal of range management* **32**, 221-225.
- Sauvant, D., Schmidely, P. & Daudin, J.J. 2005. Les méta-analyses des données expérimentales : applications en nutrition animale. *Productions Animales* **18**, 63-73.

-
- Schetter, T.A., Lochmiller, R.L., Leslie, D.M.J., Engle, D.M. & Payton, M.E. 1998. Examination of the nitrogen limitation hypothesis in non-cyclic populations of cotton rats (*Sigmodon hispidus*). *Journal of Animal Ecology* **67**, 705-721.
- Shiple, L.A., Gross, J.E., Spalinger, D.E., Thomson Hobbs, N. & Wunder, B.A. 1994. The scaling of intake rate in mammalian herbivores. *The American Naturalist* **143**, 1055-1082.
- Simpson, S.J., Sibly, R.M., Purnell, K., Behmer, S.T. & Raubenheimer, D. 2004. Optimal foraging when regulating intake of multiple nutrients. *Animal Behaviour* **68**, 1299-1311.
- Spalinger, D.E. & Hobbs, N.T. 1992. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional response. *The American Naturalist* **140**, 325-348.
- Statistical Analysis System 1999. *SAS/STAT Guide*. Cary, NC, USA: SAS Institute Inc.
- Stephens, D.W. & Krebs, J.R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press.
- Stewart, K.E.J., Bourn, N.A.D. & Thomas, J.A. 2001. An evaluation of three quick methods commonly used to assess sward height in ecology. *Journal of Applied Ecology* **38**, 1148-1154.
- Stuth, J.W. 1991. Foraging behavior. In: *Grazing Management and Ecological Perspective* (Ed. by R.K.Heitschmidt & J.W.Stuth), pp. 64-83. Portland, Oregon, Timber press.
- Taylor, E.L. 1954. Grazing behaviour and helminthic disease. *British Journal of Animal Behaviour* **2**, 61-62.
- Ungar, E.D. & Noy-Meir, I. 1988. Herbage intake in relation to availability and sward structure: grazing processes and optimal foraging. *Journal of Applied Ecology* **25**, 1045-1062.
- Van-Soest, P.J. 1982. Nutritional Ecology of the Ruminant: Ruminant Metabolism, Nutritional Strategies, the Cellulolytic Fermentation and the Chemistry of Forages and Plant Fibres. Corvallis, Oregon.
- Van-Soest, P.J. 1994a. Plant, Animal, and Environment. In: *Nutritional Ecology of the Ruminant (2nd Edition)* (Ed. by Comstock Publishing associates), pp. 77-92. Cornell University Press.
- Van-Soest, P.J. 1994b. Intake. In: *Nutritional Ecology of the Ruminant (2nd Edition)* (Ed. by P.J.Van-Soest), pp. 337-353. Cornell University Press - Comstock Publishing Associates.
- van Langeveld, F. & Prins, H.H.T. 2008. Introduction on Resource Ecology. In: *Resource Ecology: Spatial and Temporal Dynamics of Foraging* (Ed. by H.H.T.Prins & F.van Langeveld), pp. 1-6. Springer.
- Van Wieren, S.E. 1996. Do large herbivores select a diet that maximizes short-term energy intake rate? *Forest Ecology and Management* **88**, 149-156.
- Verheyden-Tixier, H., Renaud, P.-C., Morellet, N., Jamot, J., Besle, J.-M. & Dumont, B. 2008. Selection for nutrients by red deer hinds feeding on a mixed forest edge. *Oecologia* **156**, 715-726.
- Vernet, J., Vermorel, M. & Martin-Rosset, W. 1995. Energy cost of eating long hay, straw and pelleted food in sport horses. *Animal Science* **61**, 581-588.
- WallisDeVries, M.F. & Daleboudt, C. 1994. Foraging strategy of cattle in patchy grassland. *Oecologia* **100**, 98-106.

- WallisDeVries, M.F., Laca, E.A. & Demment, M.W. 1999. The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. *Oecologia* **121**, 355-363.
- Weston, R.H. 1996. Some aspects of constraint to forage consumption by ruminants. *Australian Journal of Agricultural Research* **47**, 175-197.
- White, T.C.R. 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* **33**, 71-86.
- Wickstrom, M.L., Robbins, C.T., Hanley, T.A., Spalinger, D.E. & Parish, S.M. 1984. Food intake and foraging energetics of elk and mule deer. *Journal of Wildlife Management* **48**, 1285-1301.
- Wilmshurst, J.F., Fryxell, J.M. & Hudson, R.J. 1995. Forage quality and patch choice by wapiti (*Cervus elaphus*). *Behavioural Ecology* **6**, 209-217.
- Wilmshurst, J.F. & Fryxell, J.M. 1995. Patch selection by red deer in relation to energy and protein intake: a re-evaluation of Langvatn and Hanley's (1993) results. *Oecologia* **104**, 297-300.
- Wilmshurst, J.F., Fryxell, J.M. & Bergman, C.M. 2000. The allometry of patch selection in ruminants. *Proceedings of the Royal Society of London B* **267**, 345-349.

ANNEXES

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Vitesse d'ingestion instantanée de chevaux de différents formats : influence de la biomasse et de la teneur en fibres de la ressource

Cette étude a pour but de décrire la réponse fonctionnelle de chevaux, à partir de couverts offrant une large gamme de biomasse (82-513gMS/m², 3-63cm) et de qualité (NDF : 53-68%MS), et pour la première fois avec des animaux de différents formats (poneys : 253kg, chevaux de selle : 602kg, chevaux de trait : 953kg). Les vitesses d'ingestion instantanées ont été calculées à partir du produit entre masse de bouchée, mesurée sur des plateaux expérimentaux, et fréquence de bouchée, mesurée sur les mêmes couverts au pré. Le modèle de Spalinger-Hobbs (Spalinger & Hobbs 1992) développé pour les mammifères herbivores est testé afin de déterminer si la réponse fonctionnelle de type II communément démontrée pour les ruminants s'applique aussi au cheval, ceci quel que soit son format. L'influence de la qualité de l'herbe (teneurs en fibres) sur cette relation est explorée.

Annexe 2 : Déterminants de l'utilisation de la ressource pâturée par les chevaux : méthodes de mesure et synthèse des connaissances

Cette synthèse rapporte dans un premier temps les méthodes de mesures couramment utilisées pour mesurer les différentes composantes du comportement alimentaire du cheval au pâturage ; elle présente ensuite l'ensemble des connaissances actuelles sur l'influence des caractéristiques intrinsèques (liées à l'animal) et extrinsèques (liées à la ressource ou à l'environnement) sur l'ingestion et les choix de sites alimentaires du cheval au pâturage.

Annexe 3 : Ingestion du cheval à l'auge : quelle influence de la qualité du fourrage ?

Article publié dans le magazine Equ'idée (N°53, p69, les Haras Nationaux), dont le sujet porte sur les résultats issus du Chapitre 1.

Annexe 4 : Effet de la hauteur de l'herbe pâturée sur l'ingestion et les choix alimentaires des chevaux

Article publié dans les actes de colloque de la 34^{ème} Journée de la Recherche Equine, organisée par les Haras Nationaux (2008), dont le sujet porte sur les résultats issus du Chapitre 2.

Annexe 5 : Valorisation des compétences des docteurs, « un nouveau chapitre de la thèse® »

Synthèse des compétences acquises lors de la thèse, réalisée dans le cadre de la formation proposée par l'Association Bernard Gregory et l'école doctorale Science, Technologie, Santé.

Annexe 1

Instantaneous intake rate in horses of different body sizes: Influence of sward biomass and fibrousness

Géraldine Fleurance^{a,b}, Hervé Fritz^c, Patrick Duncan^d, Iain J. Gordon^e, Nadège Edouard^b, Céline Vial^{a*}

^aLes Haras Nationaux, Direction des Connaissances, Station Expérimentale des Haras Nationaux, 19370 Chamberet, France

^bINRA, Unité de Recherches sur les Herbivores, Theix, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France

^cUniversité de Lyon; Université Lyon 1, CNRS UMR 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, 69622 Villeurbanne cedex, France.

^dCentre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Beauvoir-sur-Niort, France

^eCSIRO – Sustainable Ecosystems, Davies Laboratory, PMB PO Aitkenvale, Qld 4814, Australia

**Present address: INRA, UMR 1110, Centre de recherches de Montpellier, 34060 Montpellier Cedex 2, France*

Corresponding author :

Géraldine Fleurance

Tel. (33) 473 62 4652

Fax. (33) 473 62 4118

geraldine.fleurance@clermont.inra.fr

ABSTRACT

The functional response, that is the relationship between the food intake rate of a forager and the availability of food items, has been subject to numerous investigations in ruminants. In horses however, the functional response has been poorly studied despite of the importance of grazed forage in horse nutrition and the increasing role of horses in the management of grasslands in Europe. Large differences in body size can be found in adult horses of different breeds and intake rates are commonly affected by body size and mouth morphology in mammalian herbivores. This study describes the functional response of horses using, for the first time, natural swards offering a wide range of biomass (from 82 to 513 gDM m⁻², i.e. heights from 3 cm to 63 cm) and varying in quality (NDF: 53-68 %), and animals of different body sizes (ponies: 253 kg, saddle horses: 602 kg, heavy horses: 953 kg). Instantaneous intake rate was the product of bite size measurements on sward trays and bite rate values obtained on the same swards whilst horses were grazing at pasture. Using the Spalinger and Hobbs (1992) model developed for mammalian herbivores, we found that Type II functional responses (i.e. asymptotic curve) provided a satisfactory fit to the intake rate by horses of contrasting body sizes on the range of biomass tested. As has been found in ruminants, handling time (i.e. the time needed to crop and to process a mouthful) increased linearly with bite size in the three sizes of horses. The maximum processing rate increased with body size, indicating that smaller horses are more constrained when bite size increases. Taking into account the fibrousness of swards did not improve the estimation of handling time which means that horses were relatively unaffected by the range of fibrousness in our study.

Keywords: biomass, body size, functional response, grazing, horses, sward quality

Annexe 2

Déterminants de l'utilisation de la ressource pâturée par les chevaux : méthodes de mesure et synthèse des connaissances

N. Edouard^{1,3}, G. Fleurance^{1,2}, P. Duncan³

¹ INRA, UR 1213 Unité de Recherches sur les Herbivores, 63122 Saint-Genès-Champanelle

² Les Haras Nationaux, Direction des Connaissances, 19230 Arnac-Pompadour

³ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé CNRS UPR 1934, 79360 Beauvoir-sur-Niort

Courriel : nadege.edouard@clermont.inra.fr

Résumé

L'herbe pâturée constitue une ressource alimentaire importante pour les chevaux et ceux-ci jouent un rôle croissant dans l'occupation et la préservation des espaces herbagers en France. Connaître la part des besoins couverts par l'herbe ainsi que les déterminants de la sélection de sites alimentaires des chevaux au pâturage est indispensable à une gestion raisonnée des animaux comme des prairies. Cette synthèse présente dans un premier temps les méthodes de mesure des niveaux d'ingestion et de la sélection alimentaire développées jusqu'à ce jour, et notamment l'utilisation récente des alcanes qui semble satisfaisante en conditions de pâturage. Les chevaux sélectionnent généralement les habitats où l'abondance en matériel végétal vert est élevée et préfèrent les graminées. Les facteurs à l'origine de la mise en place du pâturage hétérogène particulier au cheval pourraient être liés entre autres à certaines caractéristiques du couvert herbager (i.e. hauteur et qualité). Les données concernant les niveaux d'ingestion à l'herbe sont encore rares et largement variables même pour des animaux à besoins semblables (e.g. de 21 à 32gMS/kgPV/jour pour des poulains en croissance selon les études) ; les quelques études qui ont analysé l'influence de différents facteurs de variation en conditions contrôlées n'ont pas mis en évidence d'effet des caractéristiques de la végétation. Le développement des connaissances sur les spécificités de l'alimentation à l'herbe est donc nécessaire et devra conduire à des modèles de prédiction de l'ingestion et de l'impact des chevaux sur la dynamique du couvert prairial.

Mots-clés : cheval, pâturage, prairies, ingestion, choix alimentaires

Annexe 3



Ingestion du cheval à l'auge : QUELLE INFLUENCE DE LA QUALITÉ DU FOURRAGE ?

Parmi les herbivores domestiques, les chevaux sont connus pour être plus aptes à consommer et valoriser des fourrages grossiers de mauvaise qualité que ne le sont les ruminants. Nous pouvons ainsi nous attendre à ce qu'ils soient capables de maintenir des niveaux d'ingestion élevés sur des fourrages de faible valeur alimentaire, voire même à manger plus pour compenser la faible concentration en nutriments.

La littérature scientifique est abondante concernant les ruminants qui apparaissent au contraire limités dans leur ingestion sur des fourrages de mauvaise qualité. La forte teneur en fibres entraîne, en effet, une diminution de la digestibilité du fourrage et implique un temps accru pour sa réduction en particules dans le système digestif. Les références sont malheureusement beaucoup moins nombreuses et contradictoires concernant les équidés. La majorité des revues bibliographiques n'a pas pu mettre en évidence d'influence de la qualité du fourrage sur les quantités ingérées indiquant que les chevaux maintiendraient des niveaux d'ingestion identiques quel que soit ce qu'ils ingèrent, exception faite des pailles qui sont généralement moins ingérées que les foin. Pourtant des études récentes suggèrent que les chevaux pourraient au contraire manger moins sur des foin très fibreux. Cette limitation de l'ingestion serait néanmoins nettement plus restreinte que pour les ruminants.

Une étude originale menée sur un grand jeu de données de l'INRA (centre de Clermont/Theix) a permis de clarifier cette relation entre ingestion des chevaux et qualité du fourrage, en considérant pour la première fois la réponse propre à chaque individu (ici sur des chevaux de selle adultes à l'entretien). Les ingestions journalières se sont élevées à 9.2 kgMS ± 0.7 pour des fourrages verts de graminées, 8.1 kgMS ± 1.1 pour des foin de graminées et 9.6 kgMS ± 1.7 pour des foin de légumineuses (MS : matière sèche). Il apparaît que la majorité des chevaux montre une augmentation de la matière sèche ingérée (MSI) lorsque le fourrage devient de mauvaise qualité (forte teneur en fibres, donc peu digeste), compensant ainsi sa faible valeur nutritionnelle. Ceci s'avère ici particulièrement vrai pour les fourrages verts de graminées (MSI = -3.3 + 10.5 x teneur en fibres) et dans une moindre mesure pour les foin de graminées (MSI = 14 + 1.1 x teneur en fibres) comme l'attestent les pentes de signe positif. Aucune relation n'a en revanche été mise en évidence concernant les foin de légumineuses.



© LARCHEL C.

Cette étude montre ainsi pour la première fois que les **chevaux sont capables de réguler leur ingestion en fonction de la qualité de leur ressource alimentaire** et peuvent manger plus de fourrage peu digeste afin de couvrir leurs besoins. Cette relation est opposée à ce que réalisent les ruminants, en grande partie du fait des particularités de leurs systèmes digestifs. Simplement, la variabilité qui existe entre les chevaux peut entraîner une forte perte d'informations lorsque l'analyse est effectuée sur la moyenne du groupe de chevaux, ceci pouvant aboutir à une conclusion erronée. C'est probablement pourquoi les synthèses réalisées sur le sujet n'ont pas pu mettre en évidence d'effet de la qualité du fourrage sur l'ingestion d'un « cheval moyen ». Nous pouvons, d'ailleurs, ajouter que l'analyse de nos données à l'échelle de la moyenne du groupe de chevaux, ne permet pas de mettre en évidence la relation entre ingestion et qualité du fourrage qui apparaît pourtant lorsque les individus sont considérés séparément.

Tenir compte de la variabilité individuelle concernant les niveaux d'ingestion apparaît donc essentiel : certains chevaux sont de bons mangeurs, d'autres moins. Il sera à l'avenir nécessaire de continuer à développer ces recherches sur d'autres types de chevaux (races, différents niveaux de besoins...) et sur des gammes de qualité encore plus larges (incluant par exemple des pailles très peu digestes) pour aboutir à un modèle simple de prévision de l'ingestion en fonction de la valeur nutritive du fourrage. ■

Nadège EDOUARD et Géraldine FLEURANCE
Les Haras nationaux – INRA centre de Clermont/Theix – Centre d'études biologiques de Chizé-CNRS

Source :
Edouard N., Fleurance G., Martin-Rosset W., Duncan P., Dulphy J.P., Grange S., Baumont R., Dubroeuq H., Perez-Barberia F.J., Gordon I.J. *Voluntary intake and digestibility in horses: effect of forage quality with emphasis on individual variability, in revision for Animal.*

Annexe 4

EFFET DE LA HAUTEUR DE L'HERBE PATUREE SUR L'INGESTION ET LES CHOIX ALIMENTAIRES DES CHEVAUX

Par :

- N. Edouard¹, G. Fleurance^{1,2}, P. Duncan³, B. Dumont¹, R. Baumont¹
- ¹INRA Clermont/Theix UR1213 63122 St-Genès-Champanelle France ; ²Les Haras Nationaux, Direction des connaissances 19230 Arnac-Pompadour France ; ³CEBC, CNRS UPR 1934, 79360 Beauvoir-sur-Niort France

Résumé

Les ressources herbagères représentent une part importante de l'alimentation des chevaux. Pourtant, les éleveurs manquent de références concernant la part des besoins couverts par l'herbe et l'impact du pâturage équin sur la structure des prairies. L'objectif de cette étude est donc de contribuer à mieux comprendre le rôle des caractéristiques de la ressource pâturée déterminant l'ingestion et les préférences des chevaux. Trois groupes de 3 chevaux de selle de 2 ans ont ainsi pâturé selon un carré latin une prairie semi-naturelle exploitée à 3 hauteurs d'herbe végétative contrastées (6, 11 et 17 cm) de bonne qualité constante. Les préférences ont été établies à partir du temps d'alimentation sur chacun des couverts offerts en choix binaire alors que les niveaux d'ingestion journaliers et la vitesse d'ingestion instantanée ont été déterminés sur ces mêmes couverts offerts seuls. Les chevaux ont montré de nettes préférences pour le couvert le plus haut (72 à 95% du temps d'alimentation), sur lequel ils ont augmenté leur vitesse d'ingestion instantanée (de 14gMS/min sur le plus court à 32gMS/min sur le plus haut) et limité les coûts liés à la manipulation de la nourriture. Les niveaux d'ingestion journaliers (20gMS/kgPV/jour) n'ont pas différencié entre les 3 types de couverts mais la déplétion observée pourrait avoir atténué les variations potentielles d'ingestion.

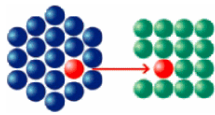
Mots-clés : chevaux, pâturage, ingestion, choix alimentaires, hauteur de l'herbe

Summary

Grass represents a large part of the diet of horses. However, few references are available for horse breeders about the nutritional requirements covered by grass and their impact on grasslands. The aim of this study was to understand how grass characteristics influence intake and the choice of feeding sites by horses at pasture. Three groups of three 2-yr-old saddle horses were thus grazed on a semi-natural pasture that was managed to produce three contrasting vegetative sward heights of similar quality, i.e. 6, 11 and 17 cm, in a Latin-square design. Preferences were assessed by the time spent grazing each sward offered in pair-wise tests. Daily food intake and instantaneous intake rates were measured on these swards offered alone. In preference tests, animals spent more time grazing on the taller sward (72-95% of their feeding time) where they realised higher instantaneous intake rates (from 14gDM/mn on the shorter sward to 32gDM/mn on the taller one) and where handling costs were limited. Voluntary intake was not affected by sward height and averaged 20gDM/kgLW/day, but depletion that affected sward heights could have reduced the potential variations in intake.

Key-words: horses, pastures, intake, feeding choices, sward height

Annexe 5



Association Bernard Gregory
www.abg.asso.fr



*Valorisation des compétences des docteurs
«un nouveau chapitre de la thèse ®»*

Nadège Edouard

Ecole doctorale Science Technologie Santé

Formations doctorales suivies au sein de l'école doctorale : Sensibilisation à l'économie d'entreprise, Management de groupe, Informations sur le projet professionnel, Formation Premiers Secours, Séminaire de la pluridisciplinarité

Université de Pharmacie de Limoges

Nom du "mentor" : Michelle Denis-Gay

Utilisation de l'herbe pâturée par les chevaux et impact sur le couvert prairial



Date probable de présentation orale du « NCT » : octobre 2008

Sujet académique de la thèse : Ingestion et choix de sites alimentaires par les chevaux, influence des caractéristiques de la ressource

Noms des directeurs de thèse : Patrick Duncan & Gilles Dreyfuss

Date probable de soutenance de la thèse : mi-décembre 2008

Cadre général et enjeux de la thèse

Les nouvelles contraintes économiques et sociales poussent à donner une place de choix à l'herbe et plus encore à l'herbe pâturée, ressource abondante et de faible coût, dans l'élevage des herbivores. Par ailleurs, le rôle de ces derniers dans l'entretien d'espaces par le pâturage est de plus en plus reconnu. On assiste ainsi aujourd'hui à un encouragement vers des modes d'élevage plus durables sur le plan économique mais aussi environnemental (au travers notamment d'incitations financières dans le cadre de la Politique Agricole Commune). Parmi les grands herbivores domestiques, les chevaux (dont les effectifs atteignent 1M aujourd'hui en France) utilisent l'herbe pour une part importante de leur alimentation (jusqu'à 70% de leur alimentation annuelle). Au pâturage, leur prélèvement agit à la fois sur leurs propres performances (croissance, reproduction...) et sur la structure et la biodiversité du couvert. L'enjeu majeur pour un éleveur est donc de pouvoir alimenter efficacement ses chevaux à partir des ressources herbagères tout en contribuant à la préservation de ces espaces. Or à ce jour, les connaissances concernant l'alimentation des chevaux au pâturage et son impact sur la structure de la prairie sont très limitées. Notamment, l'influence des caractéristiques de la végétation n'a quasiment jamais été étudiée, alors qu'il a été montré que celles-ci pouvaient jouer un rôle fondamental dans les variations d'ingestion et de choix de sites alimentaires d'autres herbivores domestiques comme les ruminants.

C'est pourquoi Géraldine Fleurance, ingénieur de recherche aux Haras nationaux, a répondu à un appel d'offre émis par les Haras nationaux en 2005 pour mettre en place un projet de recherche sur 4 ans ayant pour thème l'utilisation de l'herbe pâturée par les chevaux et son impact sur le couvert prairial. Le but de cette thèse, qui s'intègre dans le projet de recherche de Géraldine Fleurance et dont la direction est assurée par Patrick Duncan (CNRS) et Gilles Dreyfuss (Université de Limoges), est de définir précisément l'influence de deux caractéristiques principales de la ressource, que sont sa hauteur et sa qualité, sur les quantités d'herbe ingérées par les chevaux ainsi que sur leurs choix de sites alimentaires. Au travers d'une démarche expérimentale permettant de contrôler les variations de chaque facteur, notre objectif est d'aboutir à des modèles simples de prévision de l'ingestion et des choix alimentaires de chevaux dans différentes situations de pâturage.

Je réalise cette thèse en collaboration avec le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC-CNRS), les Haras nationaux et l'INRA de Clermont-Ferrand/Theix. G Fleurance et moi-même sommes actuellement accueillies au sein d'une équipe de l'INRA de Clermont-Ferrand/Theix (Relations Animal-Plante-Aliment) qui a pour mission de comprendre les déterminants de l'ingestion d'herbe et de fourrages, les régulations des choix alimentaires, des éléments nutritifs ingérés et des performances animales réalisées au pâturage, dans différentes conditions de végétation. Cette équipe travaillait jusqu'à présent principalement sur le modèle animal ruminant (vaches, moutons, chèvres) et a eu l'occasion d'ouvrir son champ d'investigation au modèle cheval avec l'intégration de G Fleurance et la mienne. Certains membres de l'équipe RAPA sont ainsi directement investis dans mon encadrement scientifique (notamment René Baumont).

Déroulement, gestion et coût du projet

Au moment de la construction du projet de recherche par Géraldine Fleurance, je venais d'accomplir au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC) un stage de Master recherche portant sur l'influence de la qualité du fourrage sur l'ingestion de chevaux nourris à l'auge (analyse et valorisation d'un grand jeu de données récoltées et mises à disposition par l'INRA de Clermont/Theix), encadré par Patrick Duncan et Géraldine Fleurance, et j'étais très désireuse de poursuivre au travers d'une thèse de doctorat. Nous avons donc proposé que le projet déposé aux Haras nationaux inclût un financement de thèse se focalisant plus précisément sur les aspects liés à l'influence des caractéristiques de la ressource pâturée sur l'ingestion et les choix de sites alimentaires des chevaux. Le projet de recherche ainsi qu'un demi-financement de thèse ont été acceptés par le Comité d'Orientation Scientifique et Technique des Haras nationaux (l'autre demi-financement a été pourvu par la Région Limousin), et ont démarré à l'automne 2005 (au 1^{er} décembre pour ce qui concerne ma thèse). L'ensemble des expérimentations a ainsi pu se dérouler au sein d'une ferme expérimentale appartenant aux Haras nationaux, mettant à disposition de la recherche près de 150 chevaux sur 150ha de prairie, le tout entretenu par 8 agents techniques sous la direction d'un technicien et d'un ingénieur, totalement investis dans le bon déroulement des expérimentations. La thèse étant réalisée en collaboration entre plusieurs laboratoires de recherche, il a été convenu que je partage mon temps de recherche entre les différentes équipes investies dans mon encadrement. Ainsi, j'ai pu passer ma première année de thèse au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CNRS) auprès de mon directeur de thèse Patrick Duncan (selon une convention d'accueil entre le CNRS et l'INRA), puis je me suis rapprochée de Géraldine Fleurance et de mon équipe d'accueil à l'INRA en m'installant début 2007 à Clermont-Ferrand pour mes deux dernières années de thèse.

L'organisation de la thèse était relativement bien définie dans le cadre du projet de recherche financé par les Haras nationaux dans lequel les principales hypothèses de travail avaient été posées. Ainsi, j'ai pu débiter rapidement ma première expérimentation qui portait sur l'influence de la hauteur de l'herbe (à qualité constante) sur l'ingestion et les choix de sites alimentaires des chevaux au pâturage. L'élaboration du protocole a pris 4 mois (décembre 2005 à mars 2006) pour un démarrage au 1^{er} avril. Le mois d'avril a ensuite servi à la préparation des couverts prairiaux à offrir aux chevaux testés (tontes régulières) ainsi qu'à l'habituation de ces derniers aux observations comportementales (notamment à supporter d'être observés la nuit au moyen de torches électriques). L'herbe devant rester de bonne qualité, les expérimentations ont dû se dérouler entre mai et juin (7j/7, 24h/24). En effet, au cours de l'été, l'herbe atteint un stade reproducteur (fleurs, épis) qui en dégrade sa qualité. La fenêtre d'action était donc étroite. Les mois suivants ont permis de traiter les nombreuses données récoltées et de commencer à les analyser statistiquement.

Durant l'hiver 2006, j'ai eu l'occasion de rédiger une synthèse bibliographique sur l'ingestion et les choix de sites alimentaires du cheval au pâturage. J'ai donc effectué des recherches qui m'ont permis d'acquérir la littérature scientifique rattachée à mon sujet de thèse et j'ai rédigé un texte publié aujourd'hui par les Haras nationaux. J'ai également eu l'occasion de présenter ce texte à l'oral lors de la Journée de la Recherche Equine 2007, organisée chaque année par les Haras nationaux.

Je me suis ensuite attelée à l'élaboration du nouveau protocole expérimental à mettre en place pour l'été 2007. Cette fois, nous voulions reprendre le même principe que l'année précédente, mais en faisant varier simultanément la hauteur et la qualité de l'herbe. Les expérimentations se sont ainsi déroulées sur juin et juillet pour avoir à la fois de l'herbe maintenue courte et de bonne qualité (par tontes régulières) et de l'herbe haute au stade reproducteur (épis). De la même manière une période de préparation des couverts prairiaux et

d'habitation des animaux a été nécessaire avant le démarrage des mesures. Les mois suivants ont encore été consacrés au traitement des données et aux analyses statistiques.

Cette dernière année de thèse (2008) est entièrement vouée à la rédaction des articles scientifiques et de vulgarisation relatifs aux résultats obtenus les deux années précédentes. Ces articles formeront le squelette du manuscrit de thèse, le lien entre eux sera fait au sein d'une partie introductive des grands concepts écologiques et des hypothèses de travail ainsi que d'une discussion générale.

Tout au long de ma thèse, même si j'ai du faire preuve d'autonomie, j'ai été encadrée par des scientifiques des Haras nationaux, du CNRS et de l'INRA, qui ont suivi mon travail de façon très régulière. De plus des discussions annuelles ont été organisées afin de réunir un comité de pilotage de la thèse constitué d'autres scientifiques désireux de participer à la réflexion, aux prises de décisions quant à l'élaboration des protocoles et à l'interprétation des résultats. Ces réunions m'ont permis d'entretenir des collaborations avec d'autres laboratoires français ou internationaux (notamment le Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation en Australie).

De plus, même si le projet de recherche sur 4 ans proposé aux Haras nationaux a été accepté en 2005, le budget alloué par les Haras doit être évalué chaque année. Pour cela nous avons dû rédiger chaque année un document rappelant le contexte et l'intérêt du projet, explicitant les protocoles expérimentaux à mettre en place et détaillant les mesures envisagées ainsi que leur coût pour l'année à venir (établissement de devis, budget prévisionnel pour les analyses, les salaires, les frais de déplacements...). Le Comité d'Organisation Scientifique et Technique des Haras nationaux a ensuite toute autorité pour accorder le budget demandé ou seulement une partie. Un compte rendu d'activité doit également être rédigé chaque année pour rendre compte du travail accompli au cours de l'année afin que le Comité puisse juger de l'adéquation entre le projet proposé à financement et le travail réellement réalisé.

Outre mon investissement personnel, ce projet a nécessité la participation de scientifiques, de techniciens et de stagiaires. Les dépenses diverses concernent l'entretien des animaux (9 en 2006 et 6 en 2007, entre avril et août chaque année), les analyses chimiques réalisées par un prestataire (laboratoire d'analyses), les frais de déplacements de l'ensemble des personnes investies (moi-même, mes encadrants et les personnes du comité de pilotage de la thèse) ainsi que les frais engagés pour les congrès auxquels j'ai pu participer, les frais de « fonctionnement global » (énergie, eau, communication... correspondant aux charges de la structure divisées par le nombre de personnes hébergées), les frais engagés par l'école doctorale pour les diverses formations, enfin également les frais liés au déplacement du jury de la soutenance de thèse. La charge financière totale est répartie entre différents contributeurs que sont les Haras nationaux (HN), la région Limousin (RL), La station expérimentale des Haras nationaux (SEHN), l'INRA de Clermont-Ferrand/Theix, le CNRS de Chizé et l'université de Limoges (UL).

Le tableau ci-dessous résume les coûts en terme de ressources humaines et de dépenses diverses, ainsi que les ressources mises en œuvre lors du déroulement de cette thèse.

* La rubrique « encadrement » inclue les salaires de Géraldine Fleurance (HN), de Patrick Duncan (CEBC-CNRS), de René Baumont (INRA) et de Gilles Dreyfuss (UL).

	décembre 2005	2006	2007	2008 prévisionnel
DEPENSES				
Ressources Humaines				
salaire N Edouard (salaire + charges)	1150 (HN)	13800 (HN)	13800 (HN)	12650 (HN)
	1150 (RL)	13800 (RL)	13800 (RL)	12650 (RL)
Encadrement (salaire + charges selon %ETP)*	2903 (HN, CNRS, INRA, UL)	34836 (HN, CNRS, INRA, UL)	34836 (HN, CNRS, INRA, UL)	31933 (HN, CNRS, INRA, UL)
1 agent technique de la SEHN (5 mois/an)		11500 (SEHN)	11500 (SEHN)	
Stagiaires (salaire + charges)				
Elodie Renaud 6 mois (Ecole d'ingénieur)		2268 (HN)		
Elina Grande 6 mois (Ecole d'ingénieur)			2268 (HN)	
Julie Dewez 3 mois (master 1)			1200 (HN)	
Dépenses diverses				
Entretien animaux (5 mois/an)		3715 (SEHN)	2476 (SEHN)	
Analyses, prestations et petit matériel		9762 (HN)	7063 (HN)	
Frais de déplacements N Edouard		400 (HN)	1632 (HN)	1000 (HN)
aide pour congrès		200 (CNRS)	232 (RL)	
Formations Ecole Doctorale		947 (UL)	631 (UL)	2503 (UL)
Frais de comité de thèse		1500 (HN)	200 (HN)	400 (HN)
Frais de fonctionnement global		800 (CNRS)	1030 (INRA)	950 (INRA)
Frais de jury de thèse				3000 (HN)
Total dépenses	5203	93528	90668	65086
RESSOURCES				
Haras Nationaux (HN)	2028	38266	36699	26708
Région Limousin (RL)	1150	13800	14032	12650
Station Expérimentale HN (SEHN)		15215	13976	
INRA Clermont/Theix	750	9000	10030	9200
CNRS Centre d'Études Biologiques de Chizé	1125	14500	13500	12375
Université de Limoges (UL)	150	2747	2431	4153
Total ressources	5203	93528	90668	65086
TOTAL		254 485€		

Compétences, savoir-faire, qualités professionnelles et personnelles illustrées par des exemples

Concevoir et réaliser un protocole expérimental

La conception d'un protocole expérimental nécessite tout d'abord un certain nombre de connaissances scientifiques. Il est en effet important de décrire le contexte pour savoir ce qui est déjà connu dans la littérature sur le domaine qui nous intéresse. Ces informations nous permettront de définir de nouvelles questions susceptibles d'intéresser la communauté scientifique auxquelles notre protocole devra essayer d'apporter des réponses. Mais au delà des connaissances scientifiques, il est également important de connaître les méthodes existantes permettant de récolter les données de manière précise. Par exemple, si la question de départ a trait aux variations d'ingestion de chevaux dans différentes situations de pâturage, il est nécessaire de connaître les méthodes permettant de calculer leurs quantités d'herbe ingérées. Ces méthodes peuvent être par exemple de se baser sur les variations de poids des animaux sur un laps de temps court, ou de multiplier le temps passé à s'alimenter (en minutes) par la vitesse d'ingestion (en grammes/minute), ou encore de collecter l'ensemble des fèces émis par les animaux (c'est à dire ce qui « sort de l'animal »), donnée qui associée à une estimation de la digestibilité de l'herbe (c'est à dire ce qui « reste dans l'animal ») permet d'estimer ce qui a été ingéré (c'est à dire ce qui « rentre dans l'animal » !). Chacune de ces méthodes est plus ou moins lourde à mettre en place et est associée à un pourcentage d'erreur qu'il est nécessaire de connaître pour utiliser celle qui donnera le degré de précision désiré.

La conception et la réalisation d'un protocole nécessitent également un savoir-faire particulier. Si l'on reste dans le domaine des méthodes, après avoir choisi celles qui conviennent il faut savoir les mettre en place et les adapter. Par exemple, si la méthode choisie est celle de la collecte des fèces, il faut l'organiser au mieux pour perdre le moins possible de matière fécale suite au lessivage par la pluie ou au piétinement des animaux. Il faut aussi savoir mettre en place la méthode d'estimation de la digestibilité de l'herbe, par le dosage d'éléments chimiques au laboratoire. Enfin pour récolter les données dans les meilleurs conditions, il faut avoir réfléchi au matériel nécessaire tout au long de la réalisation du protocole et l'avoir préparé (étalonnage des balances pour les pesées d'échantillons...), avoir préparé les feuilles de notes pour ne pas oublier d'informations importantes, avoir planifié le déroulement des expérimentations...

La conception et la réalisation d'un protocole expérimental demande enfin un haut niveau de préparation, de planification et d'organisation. En effet, lorsque l'on sur l'alimentation des chevaux au pâturage, la fenêtre d'action possible pour les expérimentations est courte. En 2006 par exemple je devais offrir de l'herbe de bonne qualité aux animaux, m'obligeant à travailler uniquement sur les mois de mai et juin (l'herbe devenant de plus mauvaise qualité par la suite). Aussi, si le protocole n'est pas parfaitement au point et que des problèmes surviennent pendant son déroulement, il ne pourra être recommencé qu'un an plus tard ! Chacun sait que si l'on veut accomplir sa thèse en 3 ans, il est impossible de se permettre de perdre une année. Cela nécessite donc qu'avant et pendant les expérimentations tout soit parfaitement calibré, que tous les protagonistes connaissent leur rôle, quand ils doivent intervenir, et comprennent le but des mesures réalisées. Cela demande donc aussi beaucoup de communication entre les membres de l'équipe.

Observer le comportement alimentaire des chevaux

Afin de déterminer quelles sont les préférences des chevaux en terme de sites alimentaires, j'ai du passer beaucoup de temps à les observer pâturer. Il est tout d'abord important de connaître le rythme d'activités journalier d'un cheval pour définir les plages d'observations. Il se trouve que le cheval passe de 12 à 16h par jour à s'alimenter, dont 20 à 50% la nuit. Il est donc indispensable d'observer ces animaux sur 24h, nuit comprise, afin de ne pas négliger une partie importante de leur pâturage. Il est également nécessaire de se renseigner sur les différentes méthodes d'observations utilisées dans la littérature afin de choisir la plus adaptée à notre cas.

Ici, l'utilisation du « scan sampling » nous a permis de noter toutes les 10min quelle était l'activité de chaque cheval observé (selon un éthogramme précis, c'est à dire une liste de comportement pré-établie) et de préciser sur quel site le cheval s'alimentait lorsque c'était le cas, tout cela sur 24h. Ainsi nous avons mesuré le temps total de pâturage de chaque cheval ainsi que la part du temps d'alimentation passée sur chaque site disponible dans la prairie (herbe haute ou courte, de bonne ou mauvaise qualité). Avec cette méthode, il est également possible de préciser la composition de la bouchée prélevée en terme de familles végétales majoritaires (ce que j'ai eu l'occasion de faire dans le cadre d'un autre protocole mené par Géraldine Fleurance).

Ces mesures ont nécessité beaucoup de disponibilité, de patience et le sacrifice de quelques heures de nuit, des jours fériés ainsi que des week-ends pour observer les animaux 7j/7 et 24h/24. Le temps d'observation a été organisé de façon précise afin que les différents observateurs puissent se relayer sur le terrain tout en effectuant en parallèle les autres tâches nécessaires au déroulement du protocole.

Travailler en équipe

Au sein de mon équipe d'accueil (Relations Animal-Plante-Aliment), plusieurs programmes de recherche sont en cours actuellement. Des réunions régulières permettent aux porteurs des projets de présenter leur intérêt et à l'ensemble de l'équipe de suivre leur avancement. Ces réunions sont également le lieu de discussions intéressantes quant aux tenants et aboutissants, aux méthodes et aux résultats de ces recherches. De plus, mes protocoles expérimentaux étant réalisés à la Station Expérimentale des Haras nationaux (SEHN), je suis amenée à conduire les expérimentations avec l'aide d'une équipe d'agents techniques et de stagiaires.

Je suis donc tenue d'une part de présenter régulièrement les avancées de ma recherche à l'équipe de l'INRA qui m'accueille. D'autre part, je dois faire valider les protocoles expérimentaux par la SEHN et les expliquer à l'ensemble du personnel qui participera aux mesures. Je dois également parfois faire le lien entre ces deux équipes, l'une m'apportant des connaissances et critiques scientifiques, l'autre m'épaulant plutôt sur les aspects techniques.

Travailler en équipe nécessite bien sûr de la communication et de l'écoute, pour prendre en compte les avis de chacun. Les diverses réunions m'ont aussi permis de développer une ouverture d'esprit ainsi qu'un sens critique, par rapport aux autres projets de recherche présentés mais surtout par rapport à mon propre programme (recul, auto-critique, justification des choix...). Il a également fallu adapter le discours en fonction de l'auditoire (aspects scientifiques ou techniques). Enfin, j'ai eu la chance d'être intégrée à une équipe où règne une grande entraide, dont j'ai pu bénéficier dans la réalisation de mes protocoles expérimentaux. J'ai donc eu le plaisir de donner des « coups de main » à mon tour en participant notamment à un autre protocole expérimental géré par Géraldine Fleurance mené dans le cadre du projet général « utilisation de l'herbe pâturée par les chevaux et son impact

sur le couvert prairial » ainsi qu'à d'autres programmes de recherche de l'équipe RAPA (principalement observations du comportement alimentaires de chevaux, vaches et moutons, et mesures sur la végétation).

Encadrer et manager des stagiaires

Devant l'ampleur du travail à accomplir pendant les périodes expérimentales, il était indispensable que je me fasse aider par des stagiaires qu'il a donc fallu que j'encadre (j'ai pour cela été épaulée par Géraldine Fleurance). Dans un premier temps il a fallu que je me renseigne sur les demandes de stages qui pouvaient correspondre à mon offre. Après avoir sélectionné des étudiants qui m'apparaissaient motivés, j'ai dû m'informer auprès d'eux sur leur formation (ingénieur, université...) et les objectifs de leur stage afin de définir avec eux le sujet de leur mémoire (en lien avec l'expérimentation), à rendre à la fin de leur stage.

Ces étudiants m'ont secondé dans la réalisation des protocoles expérimentaux et en contre partie je les ai aidé à rédiger leur mémoire de stage. J'ai donc appris à les guider dans leur réflexion, à les conseiller, et à relire et corriger leur rapport de stage et leur soutenance orale.

L'encadrement des ces étudiants a nécessité de ma part de la disponibilité, de la patience et de l'écoute pour les aider à comprendre et à interpréter leurs résultats au regard de la littérature Il a également fallu organiser de façon précise leur temps de travail afin qu'ils puissent participer aux mesures, analyser les résultats et rédiger leur mémoire sur le temps qui leur était imparti. J'ai dû apprendre à donner des consignes précises, à déléguer une partie des mesures à effectuer et à évaluer la qualité du travail accompli sur le terrain ou lors de la rédaction et la présentation de leurs résultats (j'ai notamment fait partie du jury de soutenance de l'une de ces stagiaires).

Analyser/interpréter des données

Toutes les données récoltées lors des périodes expérimentales ont bien entendu été traitées et mises en forme par la suite pour être analysées statistiquement. Ceci a nécessité de connaître les méthodes statistiques à appliquer mais aussi les logiciels de traitement statistique et de représentation graphique ainsi que leur mode d'utilisation (fonctionnement et langage de programmation associé...).

J'ai construit des modèles statistiques adaptés aux données à traiter pour répondre aux questions et aux hypothèses posées, dont j'ai interprété les résultats au regard de la littérature scientifique. J'ai ensuite choisi et utilisé les modes de représentation (équations, graphiques, tableaux...) les plus appropriés pour mettre en valeur ces résultats et les rendre le plus lisible possible.

L'analyse des données et des résultats nécessite toujours une phase d'exploration où l'on essaie divers modèles avant de choisir le plus adéquat. Cette phase requiert beaucoup de concentration et de réflexion car la moindre erreur peut entraîner de fausses interprétations par la suite. Quand les données sont très nombreuses (comme ce fut le cas), il faut savoir être très rigoureux et structuré dans l'organisation des fichiers de données et des analyses pour ne pas perdre d'information ou au contraire traiter deux fois les mêmes données. Enfin, la représentation des résultats doit être claire et lisible, il faut donc être soigné et parfois imaginaire.

Diffuser des résultats scientifiques

Des résultats aussi intéressants soient-ils ne font pas beaucoup avancer les connaissances si ils ne sont pas diffusés. Plusieurs méthodes de diffusion existent (à l'oral, à l'écrit...), dont il faut connaître le public concerné (scientifiques, grand public..) ainsi que le langage à utiliser pour être compris par tous. Il est donc nécessaire de se renseigner sur les supports de communication existants adaptés au message que l'on veut transmettre : journaux scientifiques internationaux, congrès ou groupes de travail internationaux ou nationaux, conférences, magazines...

Chaque support de diffusion possède ses propres consignes de rédaction ou de présentation à respecter. Il est donc nécessaire de savoir rédiger un texte, qu'il soit scientifique ou destiné à un public plus novice ; préparer un exposé pour un congrès, une conférence ou un cours ; construire une affiche...

La diffusion des résultats passe souvent par la communication orale qu'il faut savoir maîtriser. Cet exercice est très stressant et nécessite un peu d'entraînement. Il faut également savoir être réactif pour s'adapter à l'auditoire et répondre à ses questions lorsqu'il y en a. Que ce soit dans la rédaction ou dans la communication orale, il faut être capable de capter l'attention de son auditoire/de ses lecteurs, et faire passer le message voulu de façon claire et concise.

S'investir dans le fonctionnement de l'unité/ la vie collective

Au sein de l'INRA, je suis accueillie dans l'équipe Relations Animal-Plante-Aliment qui elle même fait partie d'une unité plus vaste (regroupant plusieurs équipes) ayant pour nom l'Unité de Recherche sur les Herbivores (ou URH). A ces divers niveaux, il est important que chacun s'investisse dans la vie collective pour un fonctionnement optimal. J'assiste donc régulièrement à des réunions ayant pour but de présenter l'avancée des activités de recherche, la mise en place de nouveaux projets soumis à financements, ou encore l'organisation de travaux pour l'amélioration de la vie collective (comme par exemple la remise à neuf de la cantine).

De façon plus concrète, j'ai eu l'occasion cette année de me porter volontaire, avec deux autres étudiants, pour l'organisation du Conseil Scientifique des thésards et post-doctorants de l'URH. Il s'agit d'une journée consacrée à la présentation orale des travaux des jeunes scientifiques de l'unité (23 pour ce qui concerne l'année 2007-2008), organisée selon la formule consacrée « pour les doctorants et par les doctorants ». Il nous a donc fallu dans un premier temps réunir l'ensemble des informations concernant cette journée : qu'est ce qu'un Conseil Scientifique, qui devra y participer, qui devra y être invité (encadrants, financeurs, collègues...), qu'elles sont les informations qui devront être communiquées par chacun...

Il a ensuite fallu organiser des réunions avec les futurs participants ainsi que les dirigeants de l'URH pour définir une date convenant à tout le monde, le programme de la journée (ordre de passage des différents participants, regroupement en « sessions » des sujets proches) ainsi que le planning des divers événements s'y rapportant (date de dépôt de résumés rédigés par les participants, date de renvoi des corrections après relecture par le directeur de l'unité, date de centralisation des présentations power point...). Ce Conseil Scientifique étant organisé sur l'exemple d'un congrès, nous avons du trouver des scientifiques volontaires pour être rapporteurs et animateurs de sessions. Ces rapporteurs avaient donc pour rôle de relire quelque uns des résumés proposés par les étudiants, de préparer quelques questions à leurs poser à la fin de leur présentation orale et d'animer la session de discussion en donnant la parole au public. Sur un plan pratique, il a fallu également réserver une salle, un ordinateur et

un vidéo-projecteur, ainsi que mettre en place les tables, les chaises et organiser les pauses café.

L'organisation du CS des thésards et post-doctorants a donc nécessité beaucoup de disponibilité et de communication avec les participants ainsi qu'avec les dirigeants de l'unité. Il a également fallu faire preuve de persuasion pour convaincre les scientifiques de l'unité d'être rapporteurs. Enfin nous avons du faire preuve d'adaptation pour répondre au mieux aux demandes, parfois divergentes, de chacun.

Projet professionnel

Actuellement en fin de thèse de doctorat, j'estime avoir développé un certain nombre de connaissances et de compétences me permettant de m'engager dans la vie active. Durant ces trois années d'expérience de recherche j'ai notamment acquis une expertise scientifique dans le domaine particulier de l'alimentation du cheval au pâturage mais aussi plus largement sur l'acquisition des ressources par les herbivores. J'ai eu l'occasion de développer un esprit d'analyse en menant un projet de recherche sur le moyen terme pour lequel j'ai mis en place des protocoles expérimentaux dont j'ai traité les données jusqu'à leur publication scientifique. J'ai de plus acquis la connaissance de méthodologies efficaces et transposables à différents modèles animaux ou domaines d'application. Enfin, j'ai pu mettre en avant mon aptitude à synthétiser et présenter des connaissances et des résultats au travers de communications orales ou écrites en français et en anglais.

Si j'ai choisi d'effectuer une thèse, c'est avant tout pour trouver un emploi dans le domaine de la recherche. Néanmoins, les possibilités sont larges et plusieurs projets professionnels peuvent être envisagés en parallèle. Dans un premier temps, j'ai l'intention de préparer des dossiers de concours pour des postes de chargé de recherche ou d'ingénieur de recherche au sein d'organismes publics (type INRA...), dans le cas où des postes correspondant à mon profil seraient ouverts à candidature. Il se trouve que l'ouverture de ces concours (décembre/janvier) coïncide parfaitement avec la fin de ma thèse que je soutiendrai en décembre 2008. Consciente que les chances d'obtenir un contrat à durée indéterminée sont minces pour un tout jeune docteur, j'ai l'intention de rechercher activement en parallèle des contrats post-doctoraux, notamment à l'étranger, afin d'élargir mon domaine de compétences et de développer mon expérience professionnelle ainsi que ma pratique d'une langue étrangère (de préférence l'anglais). Cette recherche a d'ailleurs déjà débuté puisqu'il n'est jamais trop tôt pour préparer son avenir post-thèse. Plus forte de cette (ou ces) nouvelle(s) expérience(s), je pourrais à nouveau postuler à des concours en France (notamment au CNRS où une expérience post-doctorale à l'étranger est quasi indispensable) ou à l'étranger.

Pour avoir eu l'occasion d'intervenir auprès d'étudiants dans le cadre de leur formation (université, école d'ingénieur), je me suis également découvert un goût pour l'enseignement. C'est pourquoi je souhaite élargir ma recherche d'emploi à des postes d'enseignant-chercheur au sein d'Unités Mixtes de Recherche, voire éventuellement à des postes de maître de conférence. Pour ce faire, il sera certainement nécessaire de parfaire dans un premier temps mon niveau d'enseignement en proposant ma candidature à des postes d'ATER (Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche) au sein d'universités.

Enfin, je ne rejette pas l'idée d'intégrer une entreprise privée en devenant ingénieur en recherche et développement, bien que dans le domaine de l'écologie les offres soient assez limitées. Au besoin, je pourrai élargir cette recherche à des entreprises et des industries dans les domaines de l'alimentation animale (herbivores) ou de l'agronomie en général.

A court terme, je m'imagine donc plutôt engagée sur un contrat à durée déterminée (post-doctorat ou ATER) afin d'élargir mes connaissances scientifiques et de développer de nouvelles compétences (scientifiques, méthodologiques et autres...). A plus long terme, j'espère intégrer un organisme de recherche en tant que chargé de recherche, ingénieur de recherche ou enseignant-chercheur. Si ce parcours s'avère difficile à accomplir (la concurrence est rude et le nombre de postes ouverts chaque année est faible...), je pourrai tenter ma chance en tant qu'ingénieur de recherche et développement en proposant ma candidature à des entreprises privées dans les domaines de l'alimentation animale ou de l'agronomie (par exemple la Société Française de Nutrition Animale, MG2MIX, Eurofourrage...).

Abstract

Determinants of the use of food resources by horses: the influence of the quality and the height of the vegetation on intake and the choice of feeding sites

The characteristics of resources are important determinants of intake and patch selection by herbivores, whatever the time scale considered. In this thesis we have used horses to explore the adaptations of a large herbivore faced with variations in their resource quantity and/or quality, using an experimental approach.

From the meta-analysis of individual measures of intake on a large range of hay quality, we have shown that the horses were able to compensate for the low nutritional value of their food by eating more. However, the animals expressed different responses to a decrease in forage quality and we discuss this individual variability in terms of behavioural strategies. In choice situations at pasture, when the animals could adjust their feeding behaviour between alternative patches differing in height only or in height and quality simultaneously, intake levels were maintained (13gDDM/kgLW/day), whatever the amount of grass offered. Instantaneous intake rates increased with grass height but the average daily intake rates achieved on the different swards types on a daily basis were constant, perhaps because depletion over the day levelled the instantaneous intake rates. From both studies at trough and at pasture, the horses were able to maintain their intake levels when energy and nitrogen content of the resource declined in order to satisfy their nutritional requirements.

In a choice situation between feeding patches that did not differ much in quality, the horses selected the taller swards where they achieved higher DM and digestible DM intake rates (as predicted by optimal foraging theory). When the preferred sward matured, and a trade-off between sward height and quality was deepened, the horses increased their feeding time on the shorter good quality alternative, even though digestible DM intake rates were still higher on the reproductive sward. We demonstrate that, in both studies at pasture, the maximisation of their digestible crude protein intake rate explains the selection of their feeding sites. As protein supplies on the mature swards became limiting, the animals favoured the quality of their diet and selected the patches that met their nutritional requirements. The horses expressed partial preferences leading to sub-optimal choices: they did not graze the most profitable sward only. They may have done so to re-evaluate sward value regularly, as nutrient intake rate varies due to depletion by the animals. In the last study at pasture, when grass height and quality differed simultaneously, the sward maximising protein content was not the one that maximised energy content, and we propose that by feeding on both sward types they probably balanced their protein and energy intake.

By modulating their feeding time between the different feeding sites, the horses adapted their behaviour to the heterogeneity of their environment and achieved a high-quality, balanced diet that met their nutritional requirements. Some prospects for further research are proposed in order to improve the management of horses and their pastures. Finally, the contributions of this work to the understanding of the relationships between large herbivores and their resources are discussed.

Keywords: horses, forages, pastures, feeding behaviour, food intake, patch selection, sward height, diet quality, trade-off, individual variability

Résumé

Les caractéristiques de la ressource occupent une place prépondérante à toutes les étapes des processus d'ingestion et de sélection alimentaire par les herbivores, à court et à long terme. Par une approche expérimentale, nous avons contribué à une meilleure compréhension des adaptations mises en place par les chevaux confrontés à des variations de la qualité et de la hauteur de la végétation offerte.

A partir de l'analyse de données individuelles d'ingestion mesurées à l'auge pour une large gamme de fourrages, nous avons montré que les chevaux pouvaient compenser dans une certaine mesure une faible valeur nutritive du fourrage par une augmentation du niveau d'ingestion. Tous les individus n'ont pourtant pas exprimé la même réponse face à la diminution de la qualité de leur ressource. A partir de deux expériences conduites au pâturage, nous avons montré que lorsque les chevaux avaient le choix d'ajuster leur temps d'alimentation entre deux couverts variant uniquement en hauteur, ou simultanément en hauteur et en qualité, ils pouvaient maintenir un niveau d'ingestion de MSD relativement constant. Bien que la vitesse d'ingestion instantanée de MS digestible ait été plus élevée sur les couverts les plus accessibles, la déplétion des couverts au cours de la journée a probablement nivelé les vitesses d'ingestion moyennes réalisées sur l'ensemble des couverts, ce qui pourrait expliquer, au moins en partie, la constance des quantités ingérées journalières de MS digestible. Les résultats obtenus au pâturage et à l'auge s'inscrivent dans une relation générale montrant que lorsque la concentration en énergie et en azote de la ressource diminue, les chevaux peuvent maintenir leur niveau d'ingestion de façon à couvrir leurs besoins alimentaires.

En situation de choix binaire entre des sites d'alimentation dont la qualité était proche, les chevaux ont pâturé préférentiellement les couverts les plus hauts sur lesquels ils ont maximisé leurs vitesses d'ingestion de MS et de MS digestible (en accord avec les théories d'optimisation). À mesure que le couvert le plus haut est devenu mature, et donc que le compromis entre la qualité et la hauteur de la ressource est devenu important, les chevaux ont reporté leur temps d'alimentation sur les couverts les plus courts de meilleure qualité, bien que la vitesse d'ingestion de MS digestible soit restée plus élevée sur le couvert le plus haut. Nous avons montré que ce comportement est en relation avec la nécessité de satisfaire les besoins azotés, le choix des sites sélectionnés par les animaux pouvant s'expliquer par la vitesse d'ingestion instantanée de matières azotées digestibles permise par les couverts végétaux. Au cours de la journée, les chevaux n'ont pour autant pas exprimé des choix strictement optimaux, ne pâturant pas exclusivement le couvert le plus profitable. Dans l'étude où hauteur et qualité de l'herbe ont varié simultanément, le partage du temps d'alimentation entre les différents sites a probablement permis d'équilibrer leur régime sur la base de l'azote et de l'énergie.

Par la modulation de leur temps de pâturage sur les différents sites d'alimentation, les chevaux ont été capables d'adapter leur comportement à l'hétérogénéité de leur environnement, afin de maintenir un régime de bonne qualité et de satisfaire leurs besoins nutritionnels. Quelques perspectives de recherche sont proposées afin d'aboutir à des recommandations en terme de gestion de l'alimentation de ces herbivores et des prairies pâturées. Enfin, nous concluons sur la contribution de cette thèse à la compréhension des relations entre grands herbivores et ressources végétales.

Mots-clés : chevaux, fourrages, pâturage, comportement alimentaire, ingestion volontaire, choix de sites d'alimentation, hauteur d'herbe, qualité de la végétation, compromis, variabilité individuelle