



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

Nadège Edouard

► To cite this version:

Nadège Edouard. 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. domain_other. Université de Limoges, 2008. Français. NNT: . tel-00365057

HAL Id: tel-00365057

<https://theses.hal.science/tel-00365057>

Submitted on 2 Mar 2009

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

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

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

**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**

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 –exprès 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 Wimel*, 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 de ces longs mois de manip. 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 manip 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>	9
1.2/ <i>Temps de pâturage journalier</i>	16
1.3/ <i>Ingestion volontaire à l'herbe</i>	18
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>	23
2.2/ <i>Influence de la structure des sites d'alimentation</i>	25
2.3/ <i>Le compromis entre quantité et qualité de la ressource oriente la sélection au sein de sites hétérogènes</i>	27
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>	47
Animals and their management.....	47
Feed.	47
Protocol.	48
<i>Measurements</i>	48
<i>Statistical analyses</i>	49
RESULTS.....	50
<i>Digestibility and intake by the groups of horses</i>	50
<i>Digestibility and intake, controlling for the differences among individual horses</i>	51
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.

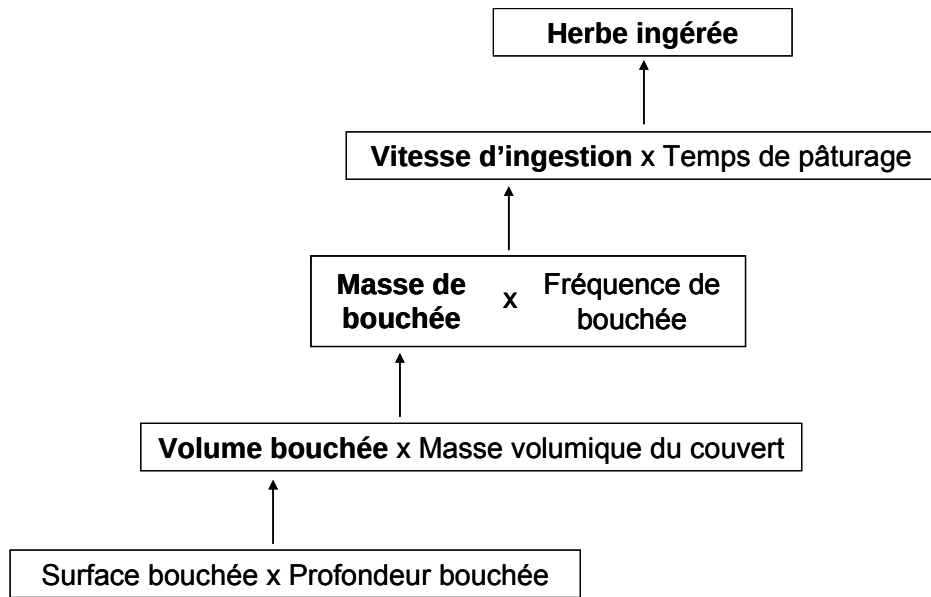


Figure 1 : Décomposition du processus d'ingestion (d'après Parsons et al. 1994b; Baumont et al. 2004).

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**).

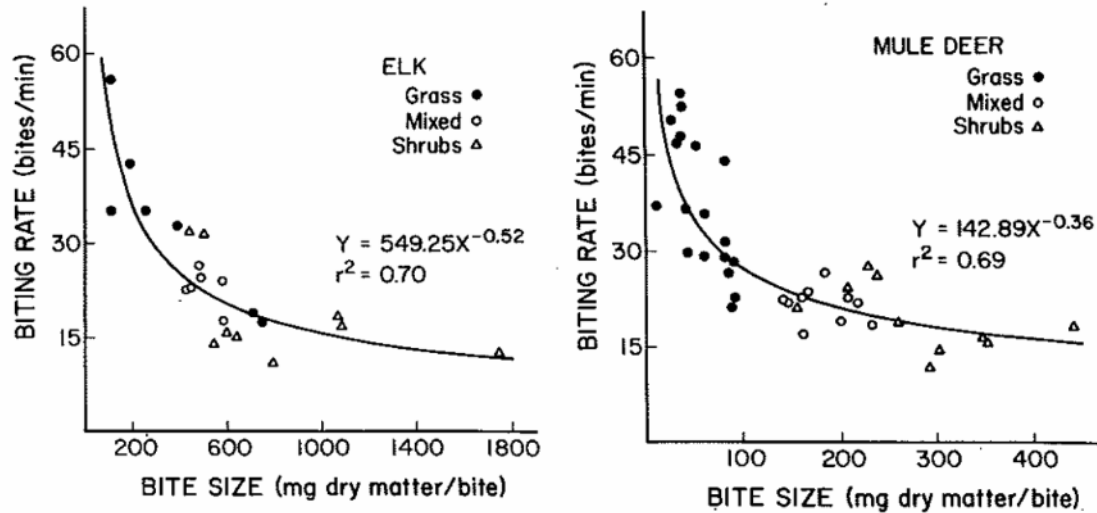


Figure 2 : Relation entre la fréquence (bouchée/min) et la masse (mgMS/bouchée) de bouchées réalisées par des élans (à gauche) et des cerfs (à droite) ; • végétation herbacée, ○ régime mixte, ▲ végétation arbustive (Wickstrom et al. 1984).

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 (Aldden & 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).

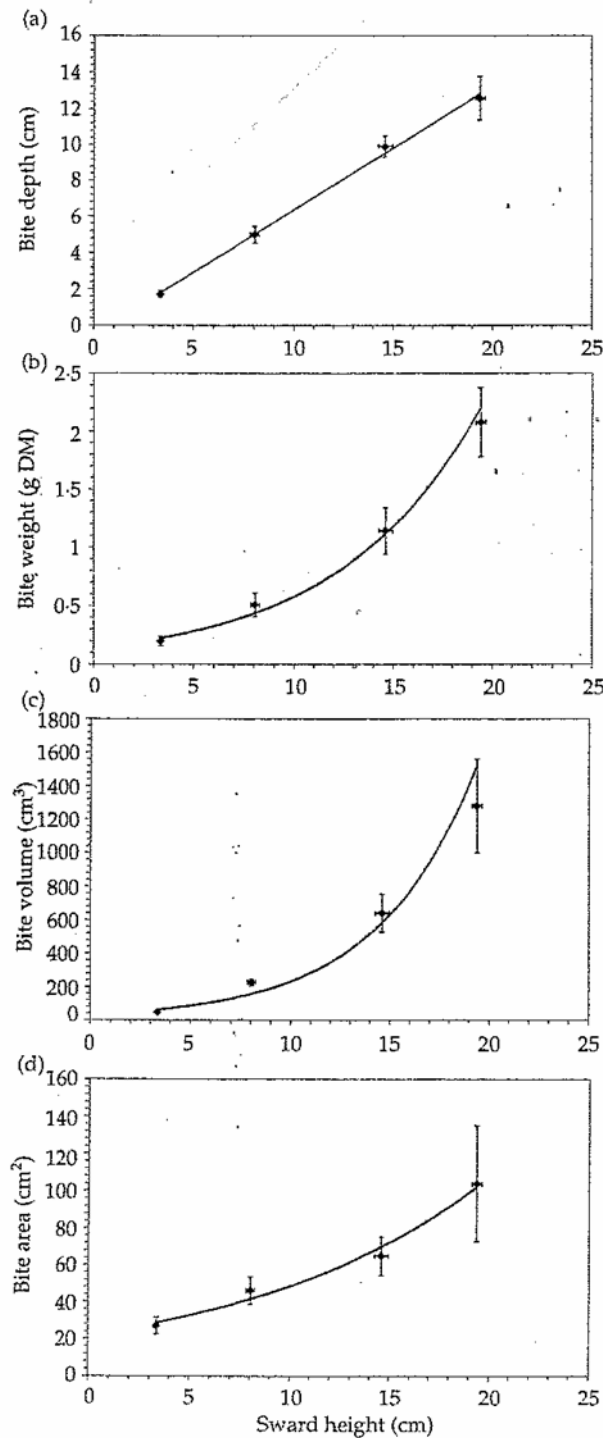


Figure 3 : Influence de la hauteur de l'herbe (cm) sur (a) la profondeur (cm), (b) la masse (gMS), (c) le volume (cm³), (d) l'aire de la bouchée (cm²) chez le cheval (n = 8). Les courbes représentent les meilleures corrélations identifiées : corrélation linéaire entre hauteur d'herbe et profondeur de 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).

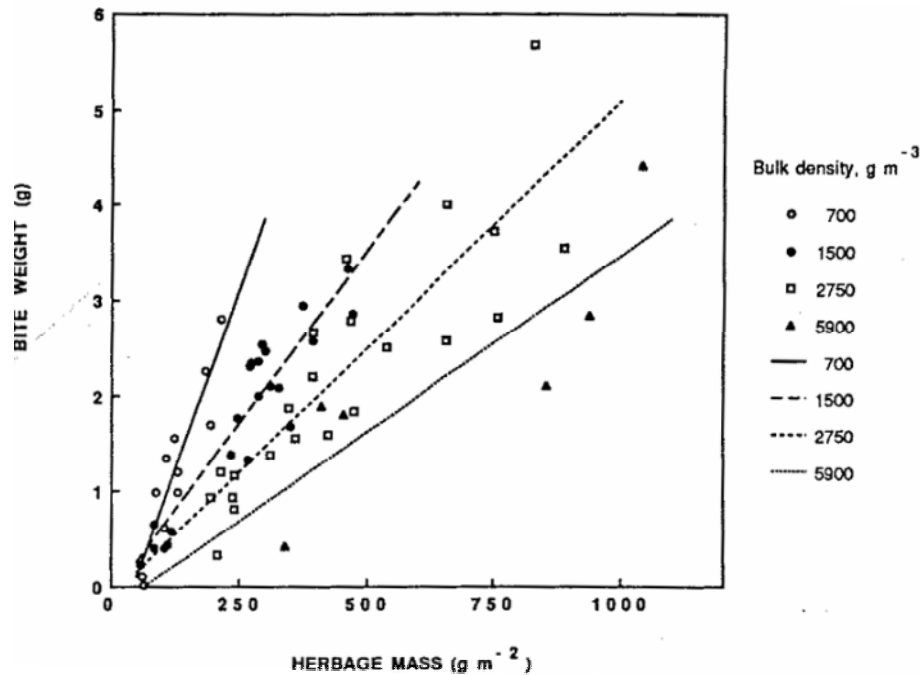


Figure 4 : Relation entre la masse de bouchée (en g) et la biomasse de l'herbe (en g/m^2) pour des patches d'herbe de différentes masses volumiques (« bulk density », en g/m^3) (Laca et al. 1992).

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.

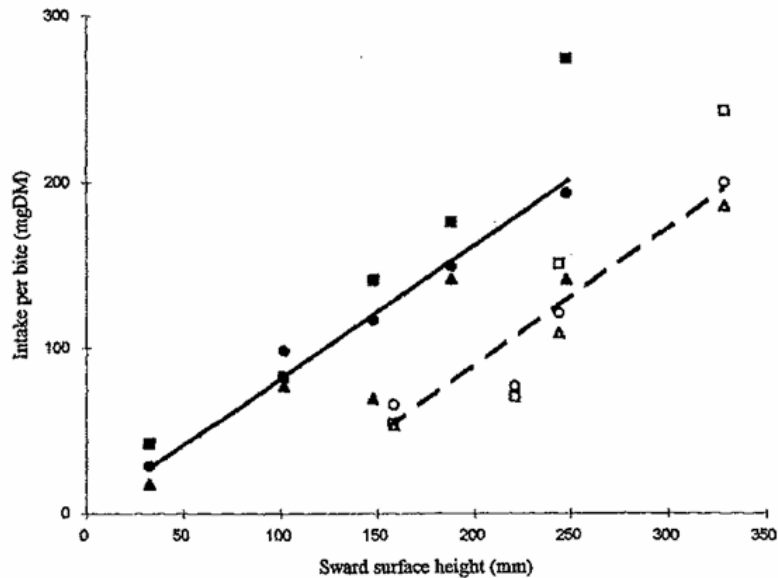


Figure 5 : Relation entre la masse de bouchée (en mgMS) et la hauteur de l'herbe (en mm), symboles fermés pour l'herbe végétative, symboles ouverts pour l'herbe à un stade reproducteur (Prache 1997).

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).

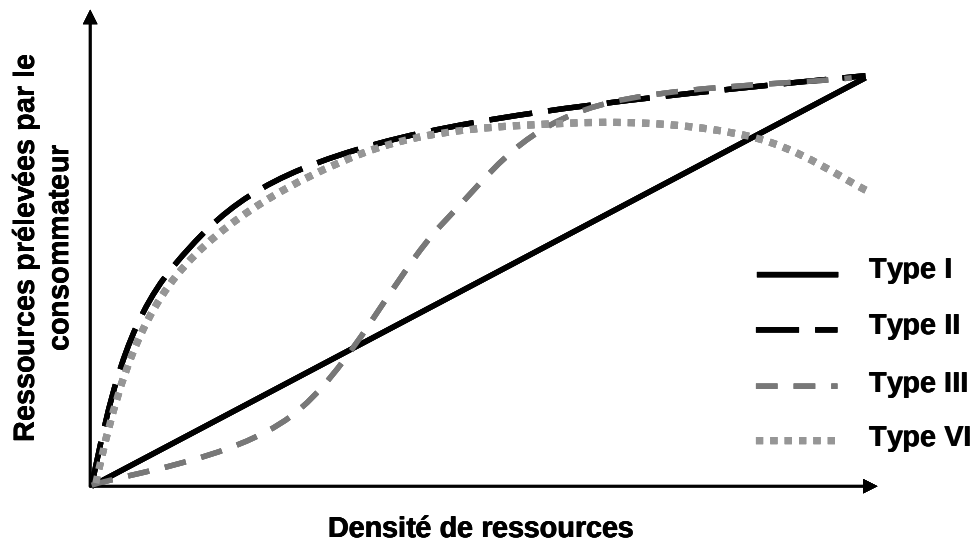


Figure 6 : Les quatre types de réponse fonctionnelle ; type I : linéaire, type II : asymptotique, type III : sigmoïdal, type IV : asymptotique décroissant (d'après Holling 1959; Spalinger & Hobbs 1992).

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 pâurant 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 pâurant 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 (ages, races, formats, niveaux de besoins...).

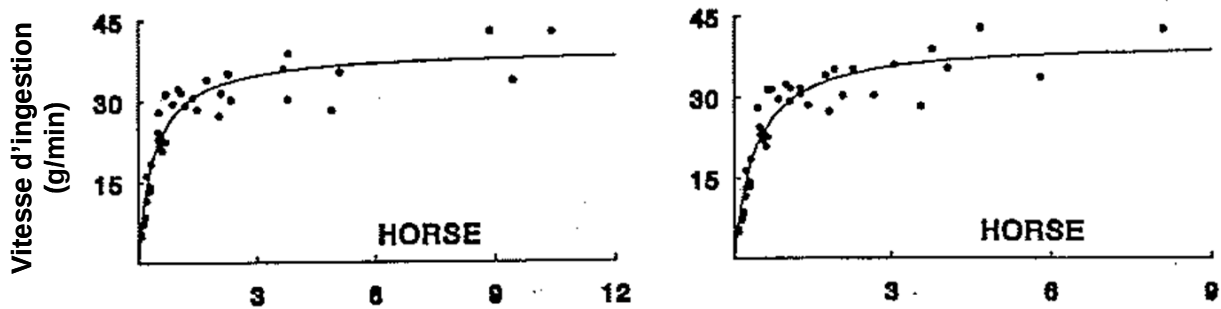


Figure 7 : Vitesse d'ingestion instantanée du cheval (g/min) en fonction de la masse de la plante (g/plante) à gauche et de la masse de la bouchée (g/bouchée) à droite (Gross et al. 1993a).

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.

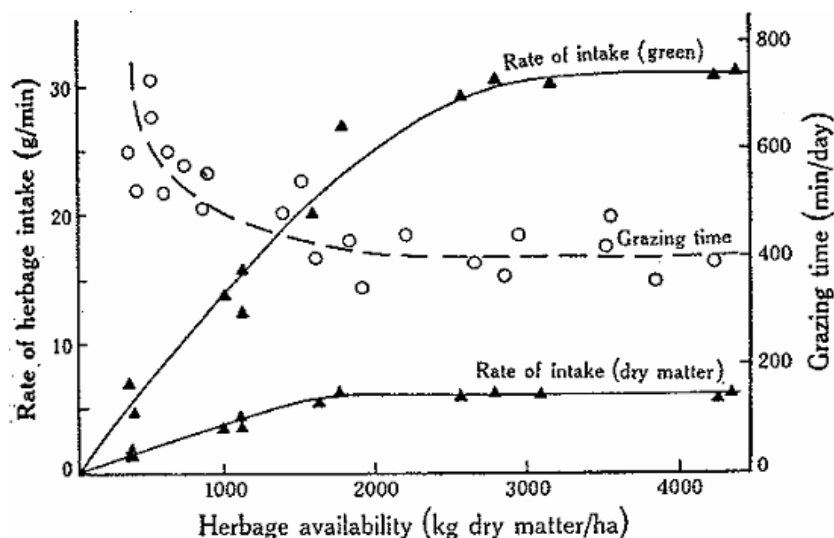


Figure 8 : Vitesse d'ingestion (en g/min, ▲) de fourrage vert et de MS, et temps de pâturage (en min/jour, ○) en fonction de la quantité de ressource disponible (kgMS/ha) (Allden & Whittaker 1970).

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).

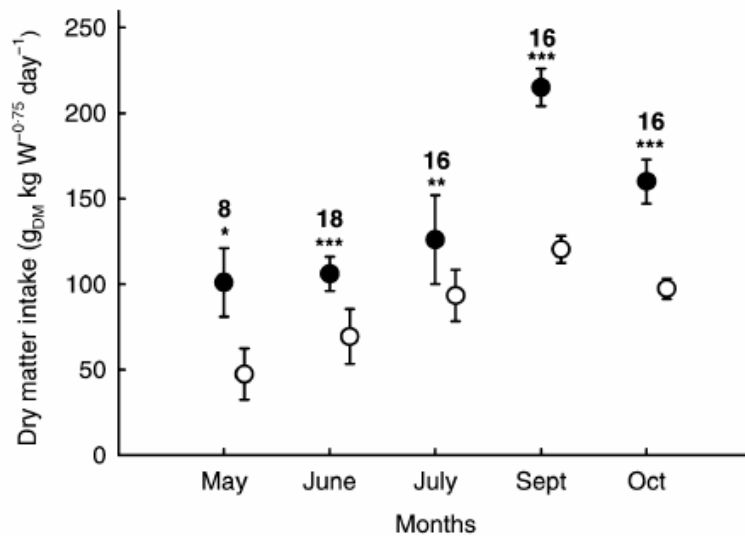


Figure 9 : Ingestion de matière sèche (gMS/kgPV^{0.75}/jour) pour des chevaux (●, PV : 410-850kg) et des bovins (○, PV : 310-570kg) lors des mois de mai, juin et octobre 1998, juillet et septembre 1999. Le nombre de jours de mesure est indiqué pour chaque mois. Les différences significatives entre espèces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

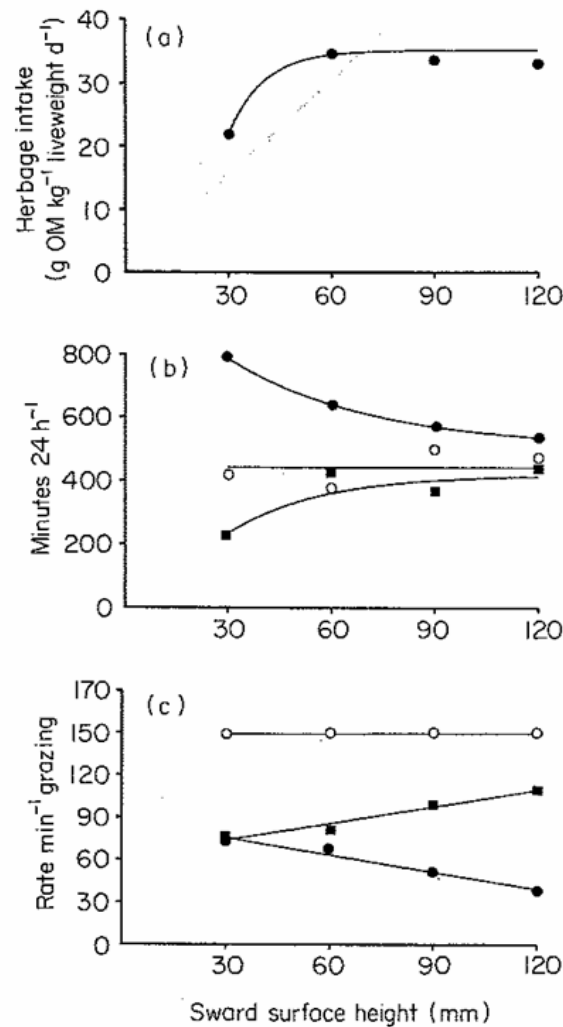


Figure 10 : L'influence de la hauteur de l'herbe (mm) sur (a) l'ingestion d'herbe (gMO/kgPV/jour), (b) le temps de pâturage (min/jour, ●), de rumination (■) et passé inactif (○) et (c) sur la fréquence de mouvements de mâchoires totaux (n/min d'alimentation, ○), de bouchées (●) et de mastications (■)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

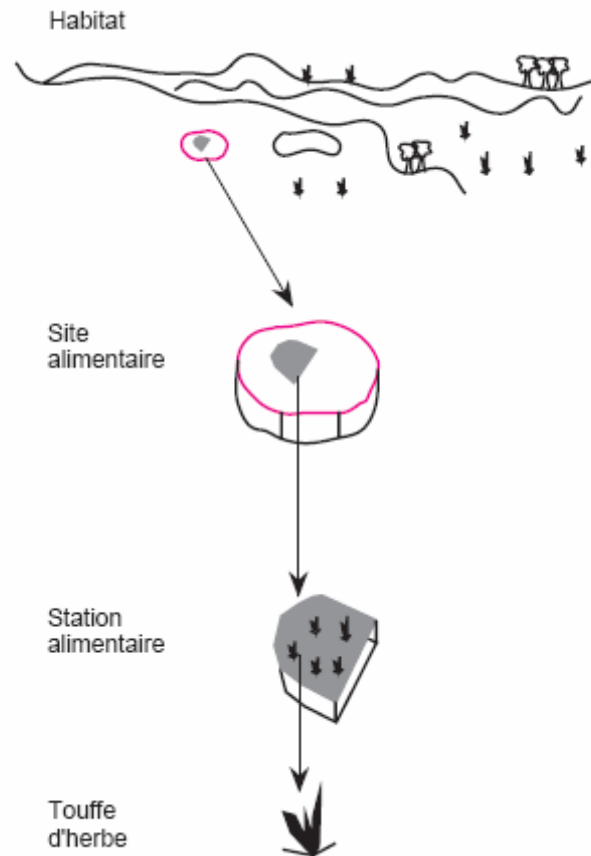


Figure 11 : Représentation hiérarchisée de la sélection du régime alimentaire, depuis l'habitat jusqu'à la touffe d'herbe, en passant par le site et la station alimentaire (Stuth 1991).

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 paisseurs 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).

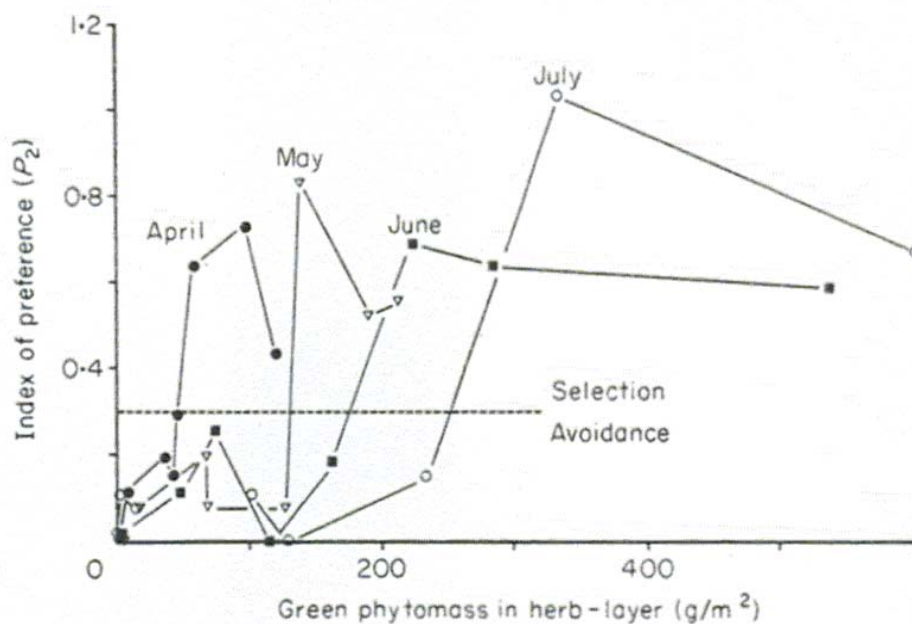


Figure 12 : Relation entre l'index de la préférence exprimée par des chevaux ($\log_{10}$ du % de temps passé à pâturer un site corrigé par l'aire recouverte par ce même site) et la biomasse de fourrage vert de ce site (g/m^2) ; la ligne pointillée sépare la zone d'évitement (en dessous) de la zone de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

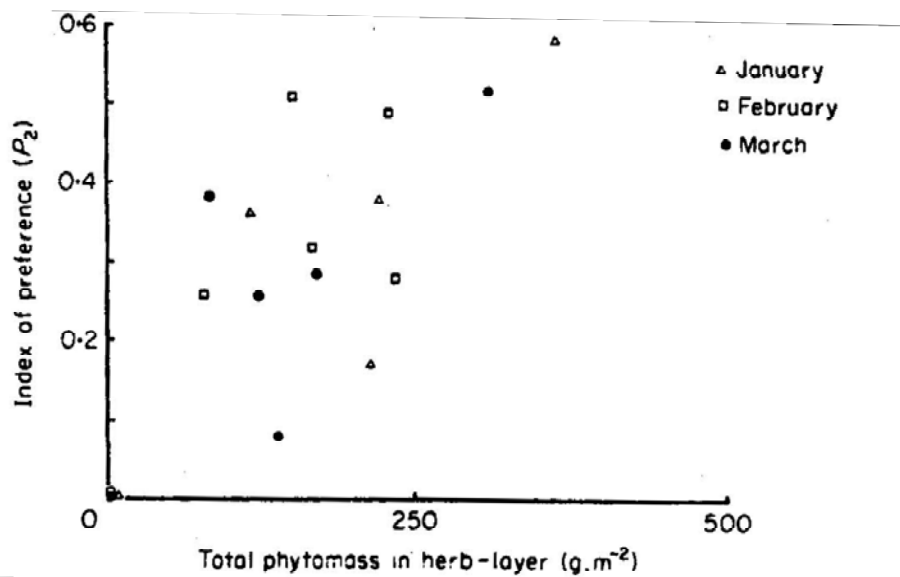


Figure 13 : Relation entre l'index de la préférence exprimée par les chevaux (même définition que pour la Figure 12) et la biomasse totale d'herbe durant l'hiver (g/m²) ; la relation est significative ($p < 0.01$, $R^2 = 0.71$) (Duncan 1983).

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).

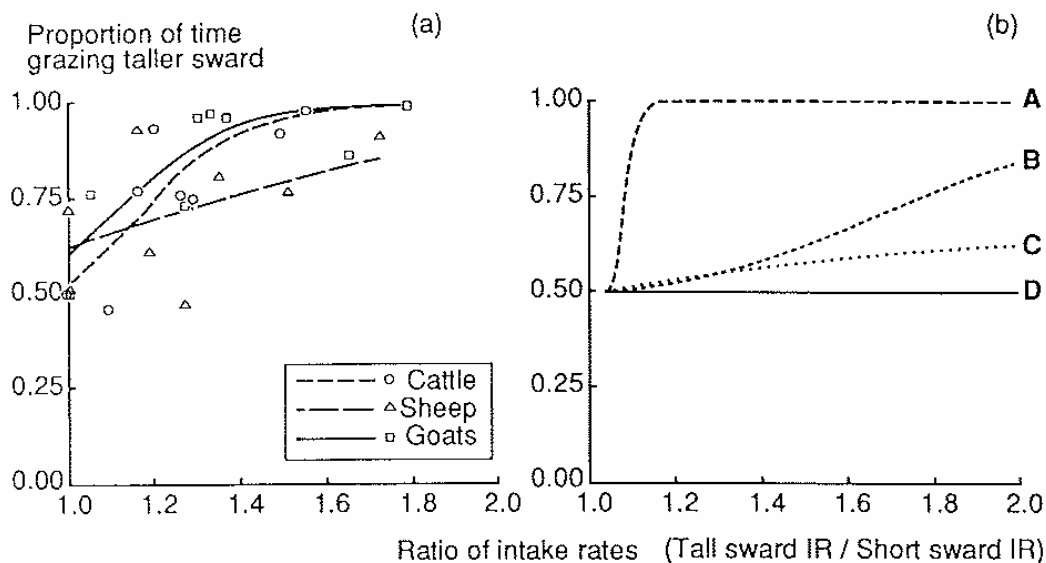


Figure 14 : Proportion du temps passé à s'alimenter sur le couvert le plus haut (en situation de choix binaire) en fonction du ratio des vitesses d'ingestion de MS réalisées sur ces deux couverts (vitesse d'ingestion du plus haut / vitesse d'ingestion du plus court). (a) données expérimentales : $\circ$ 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.

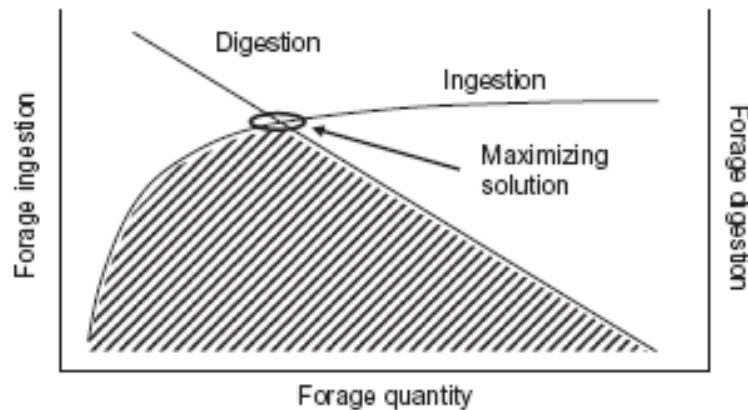


Figure 15 : L'hypothèse de la maturation du fourrage (ou Forage Maturation Hypothesis) propose que l'ingestion d'énergie à l'échelle de la journée est contrainte par les processus d'ingestion et de digestion. Pour de faibles quantités de fourrage, l'ingestion est limitée par la vitesse d'ingestion instantanée ; 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)

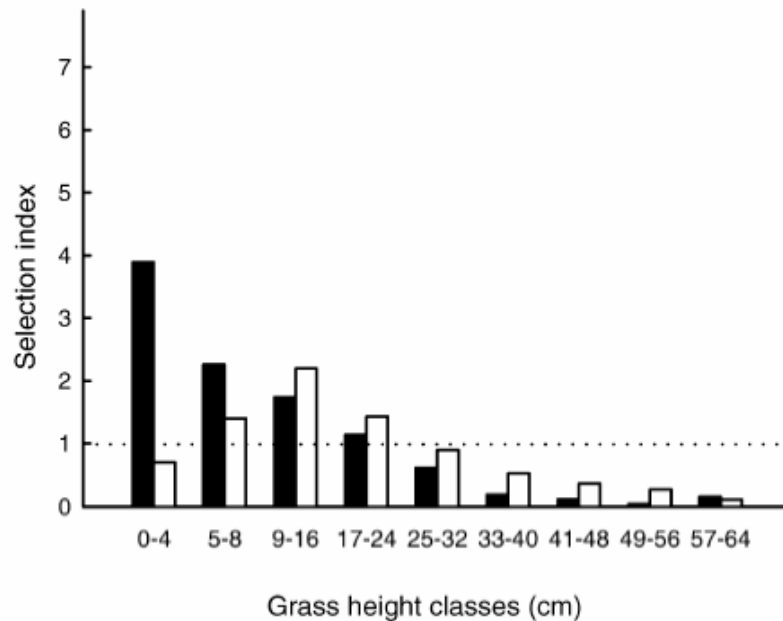


Figure 16 : Indice de sélection des différentes classes d'herbe par des chevaux (barres solides, PV : 410-850kg) et des bovins (barres ouvertes, PV : 310-570kg) ; la ligne en pointillé représente la séparation entre évitement (en dessous) et sélection (au dessus) (Ménard et al. 2002).

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 pâturent 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 pâture.

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., Dubroeucq,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*

Abstract:

Food intake is a key biological process in animals, as it determines the energy and nutrients available for the physiological and behavioural processes. In herbivores, the abundance, structure and quality of plant resources are known to influence intake strongly. In ruminants, as the forage quality declines, digestibility and total intake decline. Equids are believed to be adapted to consume high-fibre low quality forages. As hind-gut fermenters, it has been suggested that their response to a reduction in food quality is to increase intake to maintain rates of energy and nutrient absorption. All reviews of horse nutrition show that digestibility declines with forage quality; for intake, however, most studies have found no significant relationship with forage quality, and it has even been suggested that horses may eat less with declining forage quality similarly to ruminants. A weakness of these reviews is to combine data from different studies in meta-analyses without allowing the differences between animals and diets to be controlled for. In this study we analysed a set of 45 trials where intake and digestibility were measured in 21 saddle horses. The data set was analysed both at the group (to allow comparisons with the literature) and the individual levels (to control for individual variability). As expected dry matter digestibility declined with forage quality in both analyses. Intake declined slightly with increasing fibre contents at the group level, and there were no effects of crude protein or dry matter digestibility on intake. Overall the analysis for individual horses showed a different pattern: intake increased as digestibility and crude protein declined, and increased with increasing fibre. Our analysis at the group level confirms previous reviews and shows that forage quality explains little of the variance in food intake in horses. For the first time, using mixed models, we show that the variable “individual” clarifies the picture, as the horses showed different responses to a decrease in forage quality: some compensated for the low nutritional value of the forages by increasing intake, few others responded by decreasing intake with declining forage quality, but not enough to cause any deficit in their energy and protein supplies. On the whole, all the animals managed to meet their maintenance requirements. The individual variability may be a by-product of artificial selection for performance in competition in saddle horses.

Key words: Horses, Intake, Digestibility, Forage quality, Individual variability

Introduction:

Food intake is a central biological process in animals, as it determines the quantity of energy and nutrients available for the physiological and behavioural processes which ultimately determine fitness (growth, reproduction and survival; Stephens & Krebs 1986). The amount of food eaten by herbivores is affected by many factors, including the characteristics of the resources (chemical composition and digestibility), the animals (breed, sex, live weight, reproductive state etc.) and of their environments (weather, management, housing, etc.). The abundance and structure of plant resources, which vary strongly in time and space, play a particularly important role in free ranging animals (Crawley 1983).

The influence of plant quality on intake in ruminants is well documented: as the fibre content of forages increases with age of the plants, the undegradable fraction of the cell walls increases and the rate of digestion of the degradable fraction declines (Grenet & Demarquilly 1987). Therefore the time required to reduce the large ingested forage particles to small sized particles of sufficient density to escape from the rumen is increased (Baumont et al. 2000 for a review). Since it takes longer for the food to pass through the digestive tract, voluntary intake declines because the rumen has a limited capacity (Reid et al. 1988; Jarrige et al. 1995). For ruminants, therefore, there is a definite cut-off point in the percentage of fibre in the diet that they can tolerate: beyond this they are unable to extract energy at a fast enough rate to maintain their nutrient absorption (Janis 1976; Pérez-Barbería et al. 2004).

Equids are grazing herbivores which are believed to be better adapted for the consumption of high-fibre low quality forages (Duncan et al. 1990). Compared with ruminants, these hind-gut fermenters are not limited by the need to reduce the particle size of food for passage out of the digestive tract, and thus their food intake should be less affected by declines in forage quality, and they may even be able to increase their intake to maintain rates of energy and nutrient absorption (Janis 1976).

It is well known that digestibility in horses declines with forage quality (*e.g.* Duncan et al. 1990). For intake, however, most studies have found no significant relationship with forage quality (Martin-Rosset & Doreau 1984b; Cymbaluk 1990; Duncan 1992). More recently, it has been suggested that horses may respond to declining forage quality (increasing

fibre content or decreasing crude protein content) as in ruminants, and decrease their intake (Dulphy et al. 1997a; Mesochina 2000). In a review of the results of several studies of the literature, a negative relationship between dry matter intake (DMI) and forage fibre content (neutral detergent fibre, NDF) has been found in horses (Mesochina 2000): this relationship was weak though the fibre range was wide, including straws, grass and alfalfa hays (DMI in gDM/kgLW^{0.75}/day = 150.18 – 0.09 x NDF(%), $R^2 = 0.23$, N= 55 forages, 30%<NDF<83%). A similar pattern was found by Dulphy et al. (1997a) on a narrower fibre range (DMI in g/kgLW/day = 53 – 0.05 x NDF(%), $R^2 = 0.63$, N= 12 forages, 53%<NDF<83%).

The crude protein content of forages has been found to have a weak, positive effect (low slope) on intake in horses (Dulphy et al. 1997a: DMI in g/kgLW = 11 + 0.08 x CP(%), $R^2 = 0.63$, N= 12 forages, 30%<CP<47%; see also Chenost and Martin-Rosset 1985; Mesochina 2000). However, this relationship disappeared in reviews covering a large number of forages (79 fresh and dry forages, Dulphy et al. 1997b; see also Martin-Rosset and Doreau 1984; Duncan 1992). But it can be concluded from the study of Vernet et al. (1995) that intake of straws in horse is lower than that of hays, and intake of legume hays is higher than that of grass hays. The influence of forage quality (digestibility, fibre content, crude protein) on intake of horses is still an open question today.

A weakness of the reviews cited above is that they combined data from different studies in meta-analyses without controlling for the differences between individual horses, diets and experimental procedures. In contrast to ruminants, which have been selected principally for their production (Koenen et al. 2004), horses (especially saddle horses) have been selected essentially on the basis of other criteria, *e.g.* athletic performances. It is a common observation that individual horses differ greatly in their ability to consume forages, which may be a consequence of artificial selection. In this study we analyse a large dataset on intake and digestibility in horses fed with different forages of contrasting quality, measured by the INRA to set up tables of chemical composition and nutritive value of forages for horses (Martin-Rosset et al. 1994), using standardised techniques. To allow comparison with the literature, we analyse the data at the level of groups of horses, using mean values of intake and digestibility of the group of individuals tested on each forage. We also analysed the data at the individual level, with statistical models allowing individual variability to be taken into account. Inter-individual differences, commonly considered as random noise, may on the

contrary represent biological relevant variation that is worthy of being pointed out. The aim of this study was to determine in what extent forage quality and digestibility influence intake of fresh and dry forages by horses. This will ultimately help to improve prediction models of intake by horses, in relation to forage characteristics.

Material and methods

Experimental design

The experiments were conducted in the INRA Centre de Clermont-Ferrand/Theix between 1980 and 1988 and between 1992 and 1994 (Chenost & Martin-Rosset 1985; Dulphy et al. 1997a and 1997b). As the results of the analyses of the effect of forage quality on DM intake were not different between the two periods, all these data were combined for the meta-analysis.

Animals and their management.

Twenty one saddle horses (standardbred geldings, between 3 and 16 yrs-old at the time of the experiments and which had reached their adult weight), weighing between 400 and 600 kg (mean $\pm$ s.e. = 490 kg $\pm$ 35) were used in the experiments. The horses were in normal body condition (according to the body condition score method of INRA-HN-IE 1997: $2.5 < \text{BCS} < 3.5$ using a scale 0 to 5), with no thin or very fat individuals. They were stabled in a closed, unheated building and kept in boxes during the adaptation period and tethered in stalls during the measurement period. Keeping horses in stalls had no effect on their voluntary intake (Dulphy et al. 1997b). The horses were led outside three times a week for 1h in a nearby sandy paddock.

Feed.

Over the course of the study the horses were fed 45 different forages: 40 grass and 5 alfalfa hays. Of the 40 grass forages, 33 were grass hays (natural grasslands, see Dulphy et al. 1997a and 1997b); 7 fresh forages (from natural grasslands), harvested the morning of the experiment, were used in 1981 only (see Chenost & Martin-Rosset 1985). The hays were given unchopped; some fresh forages were chopped (5cm long).

Protocol.

The main experiments were conducted between 1980-88, when between five and six individuals (not always the same ones) were tested on 39 forages. The animals were fed the forages for one week for adaptation to the new diets, and to avoid carry-over effects, before testing them on the same forage in the following week. Between 1992-94, six forages were tested in a latin-square design with six animals (some of these animals had already been tested between 1980–88) and six longer periods (two weeks for adaptation and two weeks for measurements).

The hays were offered *ad libitum* (10 to 15% refusal) at 0800h and 1600h. Fresh forages were distributed in three meals, at 0800h, 1200h and 1600h (*ad libitum*, with 10 to 15% refusal).

Measurements

The live weights (LW) of the individuals were known (the mean of the weights at the beginning and the end of each experiment). Samples of forage were taken every day (100 to 200g), first to determine their dry matter (DM) contents, and then their chemical composition from bulked samples from each week of measurement. Ash contents were determined after incineration at 550°C, crude protein (CP in %DM) was estimated using the Kjeldahl method ($N \times 6.25$, Association of Official Analytical Chemists 1980), crude fibre (CF in %DM) using the Weende method (Henneberg & Stohmann 1859) and neutral detergent fibre (NDF in %DM, cell walls) with the Van-Soest method (Goering & Van-Soest 1970). Measures of individual dry matter digestibility (DMDi in %) were performed every day of the measurement week on each forage for each individual.

Voluntary daily DM intakes of each individual were calculated as the difference between quantities offered and refused. Individual dry matter intakes (DMIi) were expressed in g/kg of live weight ($\text{gDM.kgLW}^{-1}.\text{day}^{-1}$) as the main determinant of intake is body size. In this study, 21 horses were fed 45 forages of different quality (not all horses tested on all forages), involving 229 measures of individual daily intake and digestibility.

Forage quality was expressed as NDF (range: 47.7 to 73.7% of DM in this study) and CP (range: 5.5 to 21.4% of DM in this study) as they are the most accurate predictors of intake and digestibility in herbivores (Van-Soest 1994b).

Statistical analyses

Relationships between voluntary DM intake and DM digestibility, between DM digestibility and forage quality (NDF or CP) and between DM Intake and forage quality were investigated with two different approaches:

- First we used General Linear Models (GLM) for the groups of horses, on the mean values of intake and digestibility for the 5 or 6 individuals tested on each forage (N= 45);
- Second we analysed the data set for the measures on the 17 individual horses (of the 21) for which we had more than 5 measures (N= 210).

We used the Residual Maximum Likelihood algorithm in General Linear Mixed Models (GLMM) generally more accurate for meta-analyses of repeated measures from the same individuals (Pinheiro & Bates 2000), incorporating random effects. This analysis allows the specific effects of covariates and factors (fixed variables) to be tested while accounting for the variance explained by potentially confounding variables which are included as “random variables”. This prevents the variance due to these random variables being erroneously incorporated in the error term of the analysis. Appetite, and consequently food intake, in herbivores is known to show seasonal variations (Iason et al. 2000) partly under the control of endogenous cycles of hormonal secretions linked with the photoperiod, via melatonin, which exhibits a strong rhythmicity in horses (Piccione et al. 2005). Unfortunately, in the present data set, the diets fed to the horses were not balanced among seasons and adding this factor in the model did not explain a significant part of the variance in intake levels. The only random variable integrated here was the “individual” as we analysed individual repeated measures. In this last approach, we examine the individual variations by performing GLM for each of the 15 individuals tested more than 5 times on one diet type (two of them were tested at least 6 times on two different diet types). For each model (GLM and GLMM), the factor diet (grass hay, alfalfa hay or fresh grass forage) was considered to be a treatment and was incorporated as a three-level factor (fixed effect in the case of GLMM).

The variables were log-transformed when necessary to normalise their distribution (Kolmogorov-Smirnov tests). Model selection was performed with analyses of variance, and

AIC values (Akaike's Information Criterion, Akaike 1973): the best models were considered as those with AIC values smaller than the others by 2 units (Burnham & Anderson 1998).

All the statistical analyses were performed with the R2.4.1 free software (<http://cran.r-project.org/>, Ihaka & Gentleman 1996), with the functions “lm” (Linear Models, package “base”) and “lme” (Linear Mixed Effect models, package “nlme”).

Results

Digestibility and intake by the groups of horses

Forage characteristics, digestibility and intake levels for each diet by the groups of horses are presented in **Table 1**. The average DM digestibility declined significantly with declining forage quality ($DMD = 102.76 - 0.81 \times NDF$, $R^2 = 0.71$, $P < 0.001$, $N = 45$; $DMD = 36.05 + 1.31 \times CP$, $R^2 = 0.63$, $P < 0.001$, $N = 45$), but there was no effect of the diet. These two models explained about two thirds of the variance in DMD.

Table 1: Forage quality (NDF for the fibre content and CP for the protein content), dry matter digestibility and dry matter intake levels for each diet by the group of horses (mean +/- s.e.)

Diet	N	NDF (%DM)	CP (%DM)	DMD (%DM)	DMI (gDM/kgLW/d)
fresh forages	7	57.3 +/-2.8	15.4 +/-3.2	58.1 +/-4.2	18.8 +/-1.4
grass hays	33	63.7 +/-5.9	11.6 +/-3.8	50.8 +/-6.2	16.6 +/-2.2
alfalfa hays	5	51.7 +/-5.3	16.5 +/-1.6	58.4 +/-4.9	19.6 +/-3.5

There was no significant relationship between DMI (expressed in $\text{gDM.kgLW}^{-1}.\text{day}^{-1}$) and DMD (in %) ($P > 0.05$), whatever the diet. The crude protein content had no effect on DMI either ($P > 0.05$), though the intercepts differed significantly between diets (Intercepts = 19.2 $\text{gDM.kgLW}^{-1}.\text{day}^{-1}$ for fresh grass forages and for alfalfa hays, 17.0 $\text{gDM.kgLW}^{-1}.\text{day}^{-1}$ for grass hays, $P < 0.05$). In contrast, DM intake declined significantly as the fibre content

increased ($\text{DMI} = 24.91 - 0.12 \times \text{NDF}$, $R^2 = 0.10$, $P < 0.05$, $N = 45$); there was no effect of diet or of the interaction, and this model explained only 10% of the variance in DMI (**Figure 17**).

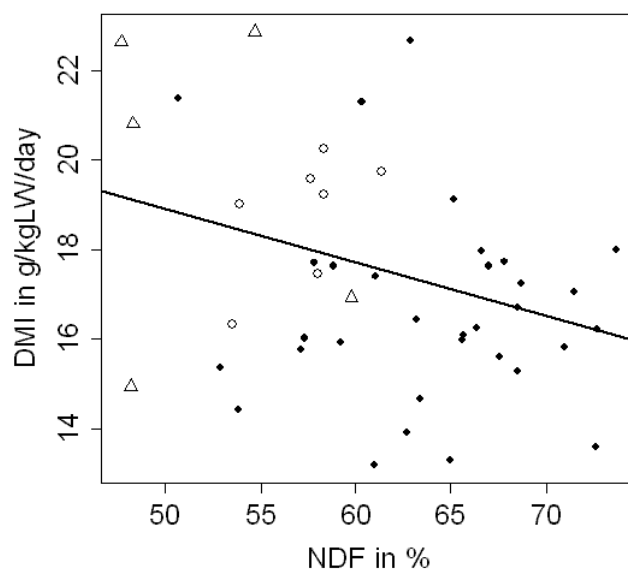


Figure 17 : The average dry matter intake of forages by the groups of horses in relation to their fibre content for the three diets (grass hays ●, fresh grass forages ○ and alfalfa hays △), the — line represents the relation for the three diets together ($\text{DMI} = 24.91 - 0.12 \times \text{NDF}$, $R^2 = 0.10$, $P < 0.05$)

Digestibility and intake, controlling for the differences among individual horses

As in the previous analysis, individual DM digestibility declined significantly with fibre content of the forage (NDF, $\text{AIC} = -822.49$, $P < 0.001$, $N = 210$), and increased significantly with the crude protein content (CP, $\text{AIC} = -761.92$, $P < 0.001$, $N = 210$). The intercepts differed significantly among the three diets for NDF, being highest for fresh forages and lowest for alfalfa hays ($\log_{10}\text{DMDi} = 3.55 - 1.02 \times \log_{10}\text{NDF}$ for fresh forages, $\log_{10}\text{DMDi} = 3.50 - 1.02 \times \log_{10}\text{NDF}$ for alfalfa hays and $\log_{10}\text{DMDi} = 3.53 - 1.02 \times \log_{10}\text{NDF}$ for grass hays; $P < 0.001$, $N = 210$). For CP there were differences of intercept between grass hays and the two other diets, which did not differ among themselves and had a higher intercept ($\log_{10}\text{DMDi} = 1.41 + 0.30 \times \log_{10}\text{CP}$ for fresh forages and alfalfa hays, $\log_{10}\text{DMDi} = 1.39 +$

0.30xlog₁₀CP for grass hays; $P < 0.05$, $N = 210$). NDF was a better predictor of DMDi than CP (the AIC of the NDF model was much smaller, see above).

When the differences among individual horses were controlled for, individual DM intake increased significantly as individual DM digestibility declined (AIC= -606.58; $P < 0.05$, $N = 210$). The intake level of grass hays was lower than those of the two other diets ($P < 0.001$); the difference between the last two was not significant (**Figure 18**).

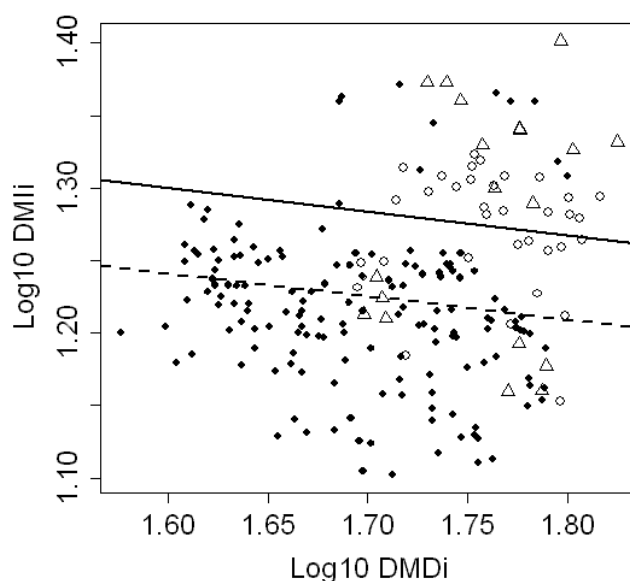


Figure 18 : The individual dry matter intake in relation to individual dry matter digestibility (both log-transformed) for the three diets (grass hays ●, fresh grass forages ○ and alfalfa hays Δ); — fresh forages and alfalfa hays: $\log_{10} \text{DMIi} = 1.563 - 0.164 \times \log_{10} \text{DMDi}$; --- grass hays: $\log_{10} \text{DMIi} = 1.504 - 0.164 \times \log_{10} \text{DMDi}$.

The DMIi increased as forage fibre content increased (AIC= -603.08; NDF: t-value= 2.28, $P < 0.05$, $N = 210$) with significant differences of intercepts and slopes between forages (**Figure 19**). This relation was strong for fresh forages ($P < 0.05$), weak but significant for grass hays ($P < 0.05$) and not significant for alfalfa hays. There was a significant negative relation between DM intake and crude protein content (AIC= -606.90; CP: t value= -2.73, $P < 0.01$, $N = 210$) with differences of intercepts between grass hays and the two other diets ($P < 0.001$, no significant difference between the two other diets; (**Figure 20**). DMDi and CP (with AICs of -607) were slightly better predictors of DMIi than NDF (AIC= -603).

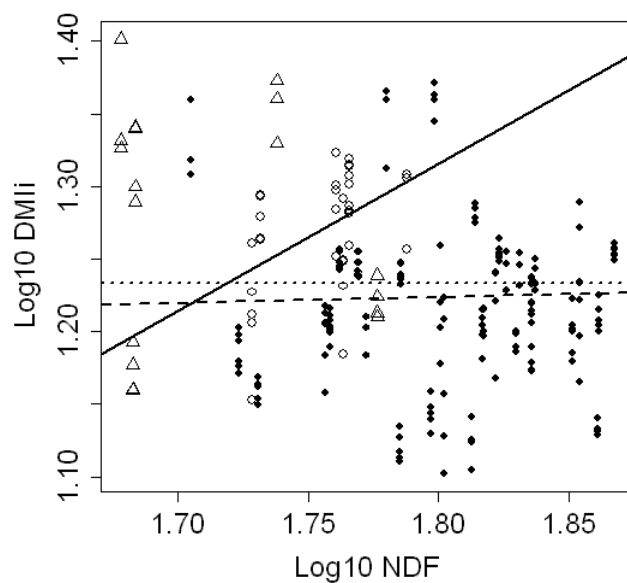


Figure 19: The individual dry matter intake in relation to fibre content (NDF, both log-transformed) for the three diets (grass hays ●, fresh grass forages ○ and alfalfa hays Δ), — fresh forages ($\log_{10} \text{DMIi} = -0.52 + 1.02 \times \log_{10} \text{NDF}$); alfalfa hays ($\log_{10} \text{DMIi} = 1.23 + 0 \times \log_{10} \text{NDF}$); --- grass hays ($\log_{10} \text{DMIi} = 1.146 + 0.04 \times \log_{10} \text{NDF}$).

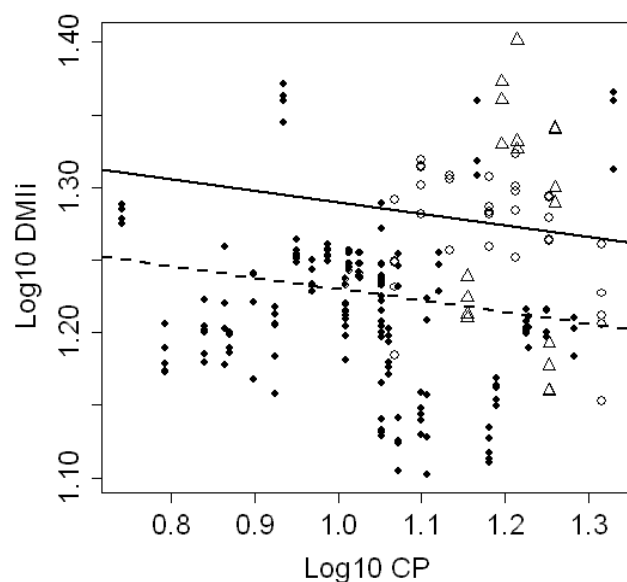


Figure 20: The individual dry matter intake in relation to crude protein content (CP, both log-transformed) for the three diets (grass hays ●, fresh grass forages ○ and alfalfa hays Δ); — fresh forages and alfalfa hays ($\log_{10} \text{DMIi} = 1.37 - 0.08 \times \log_{10} \text{CP}$); --- grass hays ($\log_{10} \text{DMIi} = 1.31 - 0.08 \times \log_{10} \text{CP}$).

For the 15 individuals where there were adequate data (tested more than 5 times on one diet, two of them tested on two different diet types), digestibility clearly declined with declining forage quality: all the individuals showed a negative effect (**Table 2**, eleven of which were significant for NDF, $0.52 < R^2 < 0.91$, nine for CP, $0.40 < R^2 < 0.66$). The majority of horses tended to eat more as digestibility declined (12/17, two of which were significant, $0.23 < R^2 < 0.45$); however one animal significantly increased its intake as digestibility increased (No. 18), and four others tended to do so. This effect was stronger in the models of intake on plant based measures of forage quality: the great majority of horses increased their intake as forage quality declined (**Table 2**, 15/17 for both NDF and CP, two of which were significant for NDF, $0.37 < R^2 < 0.49$, and five for CP, $0.21 < R^2 < 0.70$).

Table 2: The intake and digestibility of forages by individual horses (P values, sign of the slopes; R² values are given when the models are significant).

Individual	Diet	N	Models														
			DMD~NDF			DMD~CP			DMI~DMD			DMI~NDF			DMI~CP		
			P value	Sign	R ²	P value	sign	R ²	P value	sign	R ²	P value	sign	R ²	P value	sign	R ²
10	fresh forages	7	0.48	-		0.12	+		0.68	+		0.35	+		0.43	-	
	grass hays	8	0.14	-		0.16	+		0.92	-		0.60	+		0.74	-	
11	fresh forages	7	0.16	-		*	+	0.51	0.31	-		*	+	0.49	*	-	0.70
	grass hays	7	***	-	0.91	0.34	+		0.11	+		0.18	-		0.36	+	
12	fresh forages	7	0.43	-		0.11	+		0.38	+		0.36	+		0.77	-	
13	fresh forages	7	0.13	-		*	+	0.66	0.61	-		0.09	+		0.26	-	
14	fresh forages	6	0.19	-		0.12	+		0.99	+		0.36	+		0.44	-	
18	grass hays	7	**	-	0.77	0.52	+		*	+	0.48	0.15	-		0.06	+	
20	grass hays	11	**	-	0.52	0.05	+		0.12	-		0.46	+		0.20	-	
24	grass hays	19	***	-	0.76	***	+	0.55	0.08	-		0.31	+		0.13	-	
25	grass hays	14	***	-	0.66	**	+	0.40	**	-	0.45	*	+	0.37	*	-	0.26
26	grass hays	19	***	-	0.71	***	+	0.50	0.08	-		0.28	+		*	-	0.21
28	grass hays	10	**	-	0.63	0.05	+		0.07	-		0.18	+		**	-	0.54
29	grass hays	8	**	-	0.76	**	+	0.65	0.37	-		0.30	+		0.72	-	
30	grass hays	15	***	-	0.84	***	+	0.60	0.11	-		0.42	+		0.08	-	
31	grass hays	16	***	-	0.84	***	+	0.65	*	-	0.23	0.26	+		**	-	0.39
32	grass hays	9	***	-	0.79	*	+	0.51	0.11	-		0.07	+		0.54	-	
Sign of slopes			0 +			17 +			5 +			15 +			2 +		
			17 -			0 -			12 -			2 -			15 -		

*: < 0.05; **: < 0.01; ***: < 0.001

Discussion

As expected, the digestibility of forages in these horses declined consistently with forage quality (fibre and crude protein content) according to both the mean and individually-based analyses. Further, the fibre content of the forages was a better predictor of DM digestibility than crude protein; this regression for fibre content ($\text{DMD}(\%) = 102.8 - 0.81 \times \text{NDF}$, $P < 0.05$, $R^2 = 0.71$, $N = 45$) is close to the one obtained from the review by Duncan et al. (1990, $\text{DMD}(\%) = 93.3 - 0.64 \times \text{NDF}(\%)$, $P < 0.001$, $R^2 = 0.87$, $N = 25$) on the same fibre range (40-80%), though our intercept and slope are higher. This difference could be due to the forages used, which were hays in Duncan et al. (1990), whereas we also included fresh forages, which were more digestible. If we consider only hays in our study, the regression becomes $\text{DMD}(\%) = 100.3 - 0.78 \times \text{NDF}$ ($P < 0.05$, $R^2 = 0.71$, $N = 38$), which is even closer to the regression obtained by Duncan et al. (1990). The relation between DMD and NDF in ruminants is also negative, but cattle digest fibrous forages better than do horses, so the slope of the regression for cattle is shallower over the same range of forage quality, $\text{DMD}(\%) = 86.6 - 0.49 \times \text{NDF}(\%)$ ($P < 0.001$, $R^2 = 0.36$, $N = 54$, Duncan et al. 1990).

There was no suggestion that the average intake of groups of horses was affected by the DM digestibility or crude protein content, but intake did appear to decline slightly as the fibre content increased ($\text{DMI} = 24.91 - 0.12 \times \text{NDF}$, $P < 0.05$, $R^2 = 0.10$, $N = 45$). A similar pattern, but with a lower slope was found by Mesochina (2000), who used a wider range of diets, including straws (see Introduction). However, when mixed models, which take into account differences between individuals, were used to analyse the effects of DM digestibility on intake, a very different picture emerged. As digestibility declined there was a significant increase in intake, and the analysis of the data on individual horses shows that 12/17 increased their intake (or tended to do so); five did not, with one animal decreasing its intake significantly (**Table 2**). The results for the plant-based measures of quality show that as the crude protein declined, so dry matter intake increased (**Figure 20**), and this was true for 15/17 individuals feeding on grass forages (fresh and hays, **Table 2**). For NDF there was a strong effect in fresh forages, but the range of fibre (53-61%) and the number of tests (34) were small. In grass hays the effect went in the same direction (**Figure 19**). Of the 17 individual

regressions, 15 showed an increase of intake of grasses, or tended to do so, as NDF content increased (**Table 2**). The effect was non-existent in alfalfa (**Figure 19**). We conclude that most horses respond to declining quality in grass forages by increasing their intake. The net energy content of the feed, predicted from forage characteristics (fibres and proteins), was comprised between 1 and 1.5 Mcal.kgDM⁻¹ as recommended by the INRA tables for adult horses at rest (Martin-Rosset 1990). In ruminants, the amount of dry matter consumed increases with increasing concentration of the digestible energy in the ration until it reaches a plateau on high caloric density diets (concentrate feeds). However, this plateau does not express on pure forage diets (Van Soest 1994b). In horses, we did not found such an effect (see also Mesochina 2000 for a review) with on the contrary a tendency to observe a decline in intake as the net energy content of the forage, highly correlated with dry matter digestibility, increases. These results are consistent with the experimental demonstration that ponies respond to a dilution of their (concentrate) diet with an indigestible element (hardwood sawdust) by increasing their intake (Laut et al. 1985). When dilution was slight, compensation was complete and the horses maintained their digestible energy intake, but at a higher dilution, the slight increase in intake was not sufficient to maintain energy intake constant (Laut et al. 1985). This conclusion is very consistent as well with DMI determined in feeding trials using young horses (1 or/and 2 years old) fed during the winter period at trough either with hay based diet fed *ad libitum* and supplemented with 1 or 3 kg concentrate or with hay and straw diet fed *ad libitum* supplemented with 1 or 3 kg concentrate. Horses fed with low amount of concentrate attempted to compensate DMI of forage to meet the same total energy intake and their energy requirements. But the compensation on DM basis was only partial (Martin-Rosset & Doreau 1984b). Horses are therefore capable of increasing DMI to some extent when the quality of forage decreases, because time spent eating and the rate of intake (gDM.min⁻¹) can be increased (Vernet et al. 1995).

The higher intake of alfalfa hays, compared to grass hays, even at the same digestibility, is consistent with other studies of horses (Vernet et al. 1995; Bastian et al. 2005), and is also true for ruminants (Baumont et al. 1997). Alfalfa usually has less cell wall, and a higher rate of digesta passage (LaCasha et al. 1999), and lignification affects more of the digestible matter in grasses than in alfalfas, resulting in lower intake relative to digestibility (Van-Soest 1994a). Sensorial properties can also affect intake: for ruminants, low intake of silage is often attributed to low palatability since digestibility is only slightly different from that of green forages (Baumont et al. 2000). At the same level of digestibility, eating alfalfa

involves higher digestion and passage rate and thus lower fill effect in the ruminant rumen compared to grass hays. If horses are sensitive to this phenomenon, palatability may explain why fresh forages and alfalfa are eaten more readily by horses than grass hays, for equal levels of digestibility. However, it is known from other studies that horses reduce their DMI on straws, which are very lignified forages, compared to grass (Vernet et al. 1995; Dulphy et al. 1997a). Low intake of straws may be due to low palatability (*i.e.* the characteristics of the forage that determine its rate of intake via its smell, its taste and its texture, Dulphy et al. 1997a). Very fibrous forages like straws also involve costs and time to manipulate (more mastication to reduce in small particles) which could compete with intake itself. It seems therefore that horses are able to increase their intake on fibrous forages, but only until a threshold.

For ruminants, the NDF content of forages is the feed component most consistently related to intake. Animals require time to eat and time to ruminate, both of which are related to net NDF consumption (Van-Soest 1994b). The negative relation between fibre and intake on coarse forages has usually been interpreted as a fill effect. Short term control of feeding behaviour is partly linked to satiety processes, and gastric distension is perhaps the essential factor involved in satiation, acting as a post-ingestive signal to prevent excess feeding (Faverdin et al. 1995). Another possibility is that low quality diets may be deficient in nitrogen or some other nutrient, which could limit intake by slowing rates of digestion. Nutrient deficiency is, however, not an alternative explanation, since retarding digestion will increase rumen fill (Van Soest 1994b). Overall, intake declines with forage maturation, and toughness acts as a physical constraint on intake in ruminants (Weston 1996). All large herbivores are thus ultimately limited in their intake by gut fill: the difference between horses and ruminants appears to be that the passage rate of ruminants is slow and decrease even more on high fibre diet whereas the food flow rate is more rapid in the tract of horses which are consequently less limited by their gut capacity.

Our analysis at the group level is consistent with previous reviews and suggests that forage quality explains little of the variance in food intake in horses, so the intake of groups of horses is not predictable from the chemical composition of forages. For the first time, using mixed models, we show that the variable “individual” clarifies the picture, as the horses showed different responses to a decrease in forage quality. This study demonstrates what is well known to horse owners: some animals are “good eaters” and others are not. In our study,

these differences (coefficients of variation for intake were quite high: 9% for fresh forages, 13% for grass hays and 17% for alfalfa hays) did not result from differences in age, body mass or reproductive state, and we were not able to determine their cause. The consequence of these differences among individuals is that, with an unbalanced experimental design, it is possible to get the opposite result from the real one. This may explain why previous analyses have suggested that horses may, like ruminants, eat less as food quality declines (Dulphy et al. 1997a; Mesochina 2000).

For many years, there has been a tendency to regard individual variation as an obstacle to understanding basic principles. Intra and inter-individual variations were considered to be only noise, reducing the capacity of statistical tests to detect differences between groups. Berteaux et al. (1996) however pointed up that inter-individual differences, in physiological characteristics for example, may represent biological relevant variation rather than random noise and that inter-individual variability is the raw material upon which natural selection acts. Selection (natural or artificial) can favour the coexistence of different types of behaviour patterns, referred to as “strategies” within a population (Jensen 1995). More attention needs to be paid to this, in domestic as well as wild animals. The differences observed between individual horses in this study may result from artificial selection over millennia, which never focused on parameters linked with productivity as in other farm animals. The value of individuals in most livestock species like cattle is determined by production of milk or meat, which depends directly on the animals’ ability to extract energy and nutrients from plants. Individual variability in intake by ruminants is similar to that observed in this study of horses (*e.g.* 9 to 15% of variation for sheep intake of conserved forages excluding straw and silage, Baumont et al. 2004), however this variability it can largely be explained by parameters like age, physiological status, breed or genetic ascendance (Jarrige et al. 1995). In saddle horses, on the other hand, traits linked to performance in competition and/or conformation scores are the main criteria for selection. Estimates of cardiovascular, metabolic, muscular and locomotor parameters are even being used for selection today, since there are relationships between these traits and success in competition (Rivero & Barrey 2001). As a result, horses were and are selected on traits that are not linked with feeding, and this could lead to variability in their ability to ingest and digest their feed.

For the two individuals which increased their DMI significantly as digestibility declined (Nos. 25 and 31, see **Table 2**) the increase was enough to allow them, even on the

worst quality forages, to reach their requirements of digestible energy and protein according to the INRA standards for adult horses at rest (see Martin-Rosset et al. 1994). For the other individuals, which tended to eat more as digestibility declined, their intake of digestible energy and protein was always above or close to requirements. For the three individuals, which ate less on low quality forages, the decrease was not enough to cause any deficit in their energy and protein supplies. For alfalfa hays, as their quality was moderate (digestible crude protein content was between 8.5 and 11.5%) the horses were also eating well above their requirements of energy and protein on all the hays without having to increase their DM intake. In general therefore, these horses were able to compensate for declining quality by eating more, as suggested by Janis (1976), when it was necessary to reach the levels of digestible energy and protein for maintenance.

It would clearly be of interest to repeat this study on other types of horses, like ponies or draught horses that have not been selected primarily for their athletic performance, to test whether these breeds show less variability in their intake strategy when faced with low-quality forages. Similarly, horses with higher requirements, like pregnant or lactating mares, might show stronger responses to variable forage quality, as even digestibility seems to be affected by level of requirements: DMD is lower in pregnant than in lactating mares, and both are lower than in dry ones (Martin-Rosset et al. 1990).

Conclusion

This study shows, for the first time, that individual horses can increase their intake as forage quality and digestibility decline, but not all individuals respond in the same way on all forages. On grass forages, most individuals compensate, at least partially, for a decline in forage digestibility by an increase in their voluntary intake. This response is different to that of cattle, in which intake declines on poor quality forages. This analysis highlights the importance of taking individual differences into account in the analysis of determinants of levels of intake in large herbivores; it may well be that individual horses are more variable than individual cattle, and perhaps other ruminants because of the selection on the latter has been for production purposes. These results should be tested on other types of horses to attempt and design a predictive model of intake and digestibility for different types of diets in horses using criteria linked to forage quality.

Acknowledgments

The authors would like to thank Dr D. Berteaux and two anonymous referees for their useful comments on the manuscript.

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

Abstract

Grass represents a large part of the diet of horses, so a proper understanding of the tactics they use for extracting energy and nutrients from swards is essential for their management. Since the numbers of horses are increasing in developed countries, understanding the principles governing their feeding selectivity is also important for the management of grasslands (*e.g.* for nature conservation). Resource acquisition in herbivores can be optimised through the modulation of their voluntary intake and patch selection, and both are strongly dependent on the characteristics of pastures. However, little is known of the principles by which horses adjust their grazing behaviour in response to variations in sward features, in particular the reasons why they select much shorter patches than cattle is not fully understood. The aim of this study was to determine whether the behaviour of horses conforms to optimal foraging models. They were offered binary choices between vegetative swards of a good and constant quality at three different heights where they were assumed to select the taller sward, *i.e.* that allowing a higher reward in terms of dry matter intake rates. Three groups of three 2-yr-old saddle horses were grazed on a semi-natural pasture that was managed to produce three contrasting sward heights at 6, 11 and 17 cm in a Latin-square design. The instantaneous intake rate was determined from bite rate measured at pasture on the three sward heights, and bite mass estimated from measurements using trays indoors. Daily dry matter intake was estimated individually by total faecal collection and an estimation of digestibility from faecal nitrogen. Short term (first 30 minutes) and daily preferences were assessed in pair-wise tests at pasture. Daily voluntary intake and total grazing time were independent of sward height and of the offered choice, and averaged 21gDM/kgLW/day and 14h/day. In choice situations, the animals spent more time grazing on the taller sward, both at a short term and at a daily scale. These results show that horses choose between vegetative patches of a high and constant quality according to the predictions from optimal foraging models. However their preferences were partial rather than strictly optimal, which could be the consequence of partial preferences or sampling behaviour. Additionally, even if differences in dry matter intake rates were high between swards before depletion occurred, they probably rapidly declined over the day and did not result in differences in daily intake and daily grazing time.

Key words: patch selection, intake, sward height, horse, pasture

Introduction

Grass represents a large part of the diet of horses, so a proper understanding of the tactics they use for extracting energy and nutrients from swards is essential for their management. Further, the numbers of horses are increasing in developed countries (> a million in France alone) and these animals are used for the management of biodiversity in conservation areas (Gordon et al. 1990), so understanding the principles governing their feeding selectivity, and thus their impact on vegetation dynamics, is also important for nature conservation.

Resource acquisition in herbivores is determined by their voluntary intake and the quality of the diet: patch selection is a key element of the animals' foraging tactics (Roguet et al. 1998), and it is strongly influenced by the characteristics of pastures. The principles underlying patch selection by large ruminant herbivores are now well understood and form a solid basis for management: the key concepts are Optimal Foraging Theories (Stephens & Krebs 1986), the Forage Maturation Hypothesis (Fryxell 1991) and the Spalinger-Hobbs model (Spalinger & Hobbs 1992). However, it may well be that these principles can not be applied to equids: at pasture, horses, with their two sets of incisors, show a marked selection for short patches, where they may not maximise their energy intake rate, and to avoid feeding on tall grass (Ménard et al. 2002). This has for a long time been interpreted as an anti-parasite strategy, horses avoiding feeding on the tall swards to avoid the ingestion of gastrointestinal parasites (Taylor 1954). However, a recent study suggested that the maintenance of patches of short swards of high quality could enable the horses to maximize their digestible nutrient intake (Fleurance et al. 2005).

The question of the applicability of these principles to horses demands an experimental test of the extent to which the concepts underlying optimal foraging models allow patch selection in horses to be predicted successfully. If animals forage in ways to optimise the long-term acquisition rate of energy (which is often taken to be a surrogate for fitness, Stephens & Krebs 1986) they should select food items that maximize the rate of energy intake at the instantaneous level too (Van Wieren 1996). Studies of patch selection by horses have shown that they can discriminate between vegetative patches of 5, 8 and 15cm, and prefer the taller ones (Naujeck et al. 2005) on which their intake rates are assumed to be

higher. However as the quality of the patches was not measured, it is possible that the animals were tracking quality and not their intake rate. The only study describing the functional response, *i.e.* the quantity of food consumed per unit of time as a function of food availability, of horses was in the stable; it showed that the functional response is asymptotic (Type II) as in most mammalian herbivore species (Gross et al. 1993a). This could result from the competition between cropping and chewing activities (Spalinger & Hobbs 1992), which would also apply in horses. This implies that, on vegetative swards, intake rate should increase with sward height until it reaches an upper limit on high biomass swards.

Changes in sward height are generally confounded with changes in grass quality, since plant growth results in a structural fibre enrichment that decreases quality (Van-Soest 1982). Previous work on patch choice by horses, in natural (Fleurance et al. 2001; Ménard et al. 2002; Lamoot et al. 2005) or even controlled (Naujeck et al. 2005) conditions, has not so far measured the effect of sward height independently of sward quality. In this study, we investigated the response of horses to a decrease in sward height (between 17 and 6cm) while sward quality was kept constant. Our aim was to determine whether horses, offered pair-wise choices between vegetative patches of different heights would express choices on the basis of a nutrient intake maximisation hypothesis as predicted by optimal foraging models (Stephens & Krebs 1986). Doing this, they should preferentially graze on the taller swards where their instantaneous intake rate is higher. The consequences for daily dry matter intake and grazing time were also investigated on each sward and when they had a choice of two sward heights.

Material and Methods

The experiment lasted from May to October 2006 at the experimental farm of the French National Stud (Chamberet, France, 01°43'14" – 45°35'03") at an altitude of 440m. Nine 2 year-old female saddle horses (Anglo-Arab and French Saddle horses) were used for the experiment and were accustomed to the experimental measurements before the tests.

Experimental design and procedure

The experiment followed a Latin-square design with three groups, three treatments and three periods. The three groups of horses were balanced for their liveweight (LW = 514kg $\pm$ 6 S.E.) throughout the experiment, and the individuals in each group were changed for each

period (**Table 3**). This was done to avoid confounding the period effect with a possible group effect which might affect the horses' feeding behaviour. They were treated against infestation by gut parasites. The first two periods lasted from early May to mid-June. A one-month drought in June affected grass regrowth and made it necessary to postpone the third period to mid-September - early October.

Table 3: Experimental design of the tests for the 3 periods

Period	Individuals (N°)	1 st week: experimental trays	2nd week: swards offered alone	3rd week: pair wise choices
1	7, 8, 9	Short	Short	Intermediate-Tall
	4, 5, 6	Intermediate	Intermediate	Short-Tall
	1, 2, 3	Tall	Tall	Short-Intermediate
2	1, 4, 7	Short	Short	Intermediate-Tall
	2, 5, 8	Intermediate	Intermediate	Short-Tall
	3, 6, 9	Tall	Tall	Short-Intermediate
3	3, 4, 8	Short	Short	Intermediate-Tall
	1, 5, 9	Intermediate	Intermediate	Short-Tall
	2, 6, 7	Tall	Tall	Short-Intermediate

Three vegetative sward types of different availability (height and biomass) and constant quality were prepared by mowing at 4cm and allowing regrowth: 3 days for the short sward (S), 11 days for the intermediate sward (I) and 19 days for the tall sward (T). Sward height in S, I and T patches reached 6, 11 and 17cm, respectively. Each period of the Latin-square design was composed of 3 weeks of tests: one week during which the horses were offered experimental trays of one of the three sward heights indoors, one week during which the horses grazed the same sward offered alone, and the last one during which they were offered pair-wise choices between the two other swards, at pasture (see details in **Table 3**). The animals were weighted on the first day of each test week.

Bite mass measurements

The bite masses of the individual horses were determined on the three sward types using experimental trays. Each group was offered a single sward type (S, I or T) on three successive days indoors. The dimensions of the tray (112*72*10cm) were established in preliminary

tests, to allow the horses to take 20 bites without depletion affecting bite mass. Each tray was composed of four sub-trays (56*36*10cm), which were made up using turfs including 10cm of soil and roots, cut out of the pasture on the morning of the tests and wedged in the plastic trays with two horizontal metal bars (5mm diameter) on the soil surface to prevent the horses from pulling the swards out of the trays. The horses were fastened for 5h before the test in order to standardize their motivation to feed.

Swards offered alone

During the second week, each group was grazed at pasture on a single sward type (S, I or T; **Table 3**) during 7 days, a new area being provided every day to prevent the establishment of latrines. We defined the sizes of test areas so that the three sward types supplied the same total amount of dry matter (above ground). To ensure that the horses were not limited in their daily intake by forage availability, the amount of herbage dry matter (DM) offered was the maximal intake level measured for growing horses (31gDM/kgLW/day, Ménard et al. 2002) multiplied by two to allow for trampling (Ferrer Cazcarra et al. 1995). Using biomass data from previous studies on the same sward types (S: 60gDM/m; I: 150gDM/m; T: 240gDM/m; Fleurance pers. com.; Mesochina 2000), the areas offered daily to each group of three horses were 1600m², 640m² and 400m² for the S, I and T swards, respectively. During this week, we measured individual bite rate, daily grazing time and voluntary intake on each sward.

Pair-wise choices

Each group was offered a binary choice (S/T, I/T, S/I; during 7 days, a new plot being provided every day): a plot for one day consisted of four strips of one of the sward types alternated with four strips of the other sward type. Strip dimensions were determined from the area calculated for each sward type, in order to provide the same amount of herbage DM from each sward (S/T: 1600+400m², I/T: 640+400m², S/I: 1600+640m²; see **Figure 21**). As grazing ruminants are known to show a preference for the sward that they did not recently graze (*e.g.* Parsons et al. 1994a), the swards offered in the pair-wise test for each group of horses were different from the sward offered the week before (**Table 3**). During the week when pair-wise choices were conducted, we determined preferences, daily grazing time and total daily intake.

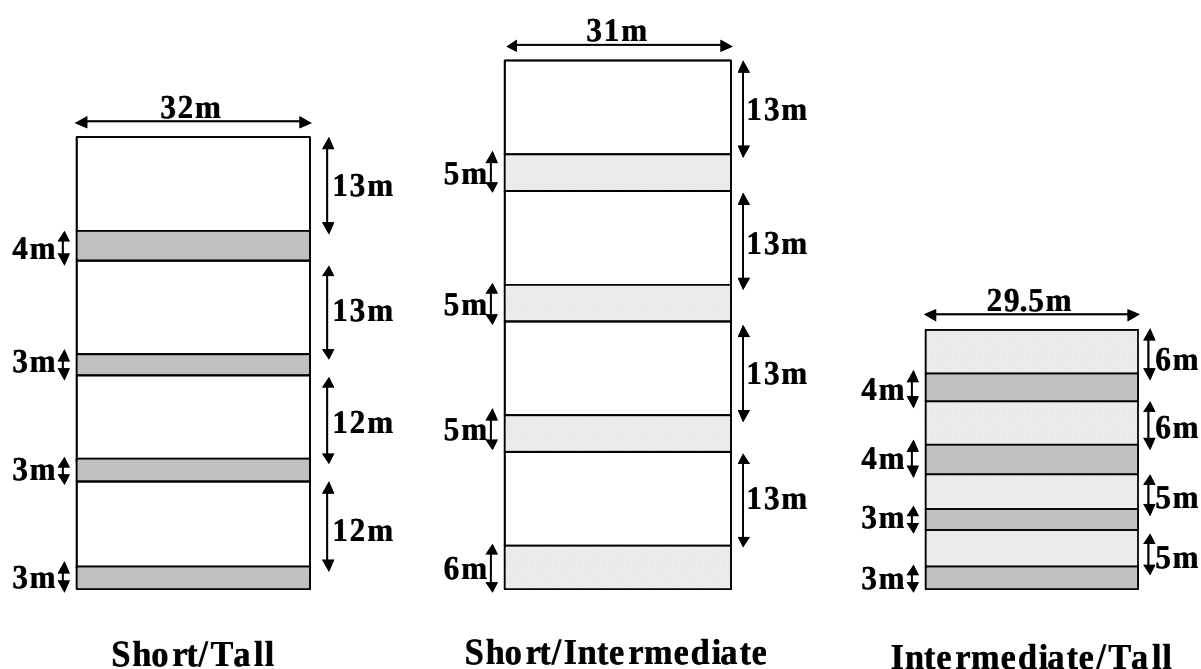


Figure 21 : Design of a one-day plot and stripe dimensions for the three pair-wise choices; in white the short swards, in diagonal lines the intermediate swards and in dark grey the tall swards

Vegetation

Sward height and herbage biomass were measured each day of the tests. At pasture, sward height was measured every day before grazing (at 08:00 h, N=40 per sward) and after grazing (24h later, N=40 per sward) using a sward stick (*i.e.* a sliding square of polystyrene 100cm²; 2.7g, Stewart et al. 2001). For trays, heights were measured just before the turfs were cut out of the pasture (N=20 per sward x 3 days). To check whether sward heights remained different between sward types during the test despite sward depletion, we also realised measurements every 6h over one of the seven days of pair-wise tests (N=20 per sward at 14:00 h, 20:00 h and 02:00 h). Herbage biomass was measured before grazing from grass samples cut at ground level in a 25*25cm² cell (N=8 per sward x 3 days for trays and x 7 days for swards offered alone; N=6 per sward x 7 days for pair-wise choices). Grass samples (N=4 taken at random, except for S swards in trays where N=2 because of the small amount of grass sampled) were then analysed for DM, ash, Crude Protein (CP, Kjeldahl method $N \times 6.25$) and fibre (NDF: Neutral Detergent Fibre, Goering & Van-Soest 1970).

Animal behaviour and voluntary intake

For the pair-wise choices and when the swards were offered alone, the first day of the week was used to accustom the animals to the new sward conditions. Patch choice and daily grazing time were recorded using scan sampling (one observation/individual each 15min, involving 96 observations per individual over 24h; Altmann, 1974) in eight 3-hours sessions spread over days 2 to 4. The observer noted whether horses were grazing (searching, biting, chewing or swallowing food; and where they were grazing in pair-wise choices), resting, moving (foraging overriding walking if both occurred simultaneously) or doing other activities. We calculated total daily grazing time and assessed patch choice from the proportion of grazing time spent foraging on each sward type. For the pair-wise choices, we also observed the animals during the first 30 minutes in the test area (on days 2, 3 and 4). The same measurements were made as for the 24h observations, using scan sampling at more frequent intervals (one observation/individual each 30s, so 60 observations/individual x three days). As a consequence we were able to assess the short-term preferences of the horses before grass depletion and trampling occurred.

Bite and chew rates (number of bites and chews per minute on each sward type) were recorded at pasture on day 2, during the 3 hours following the horses' arrival in the test areas (*i.e.* when patch heights were similar to those offered on the trays): 3-5 measurements were made per individual. Bite mass (in gDM) was estimated on 3 consecutive days by weighing the experimental trays before and after the horses had taken 20 bites, indoors. The weight loss was then corrected for evapo-transpiration losses by weighing non-grazed trays kept in the test area during the measurements of bite masses. Instantaneous intake rates (IIR) was then calculated for each individual on each sward from its average bite mass measured on trays and average bite rate at pasture during the three first hours of grazing.

Daily intake was estimated by total faecal collection, on the swards offered alone and on the pair-wise choices, with digestibility estimated from faecal crude protein concentrations (Mesochina et al. 1998). The faeces were individualised by giving each horse 60g of small coloured plastic balls (one colour per horse) in 140g of oats every morning. The faeces were collected twice a day (9h and 16h) during days 5 to 7.

Statistical analyses

The individual animals were treated as replicates for statistical analyses as the design of the plots (see **Figure 21**) allowed horses to graze different swards while staying in a group

(see also Dumont et al. 1995; Illius et al. 1999; Ginane et al. 2002b). We compared the characteristics of the sward types using the ANOVA procedure of SAS (Statistical Analysis System 1999). We tested the differences of 'heights', 'biomasses' or 'quality' (NDF or CP) between 'sward' types (S, I, T), 'period' and their interaction.

For daily feeding time, bite and chew rates, bite masses and intake rates, we used the Mixed Proc of SAS (Mixed Models with the Residual Maximum Likelihood algorithm), to test the effect of the 'sward' type (S, I, T) or the 'pair-wise choice' (only for daily feeding time). To prevent the variance due to potentially confounding factors being inaccurately incorporated in the error term of the analysis we integrated the 'period' and 'individual' effects in the random variables. For intake levels, as the herbage biomasses obtained were slightly different from those expected (see **Table 4**), the total amount of DM offered to the horses differed (S: 113kgDM $\pm$ 5 S.E., I: 82kgDM $\pm$ 3 S.E., T: 85kgDM $\pm$ 3 S.E.; S/T: 174kgDM $\pm$ 3 S.E., I/T: 142kgDM $\pm$ 2 S.E., S/I: 196kgDM $\pm$ 3 S.E.). We consequently integrated in the fixed effects of the mixed model a 'food supply' factor and its interaction with 'sward', since the food supply could have affected intake levels. For each of these models, we performed pair-wise t-tests to compare sward types or pair-wise choices, with the Bonferroni adjustment for p-values.

In the pair-wise choices the animals could select between two options only (A or B), so the proportion of the grazing time spent on A (p_A) plus the proportion of the grazing time spent on B (p_B) was equal to 1. To assess the preferences of the horses, these data were therefore treated as non independent compositional data (Aitchison 1986) and the logarithm of the ratio of the grazing time spent on each treatment (p_A/p_B) was used (Illius et al. 1999). Where only one resource was exploited (*i.e.* $p_A=1$, $p_B=0$), the calculation of the correct log ratio was impossible, so we substituted these zeros by the smallest amount observed in the resource use, which was 0.01 in our study (Elston et al. 1996). We then tested whether the degree of preference differed between pair-wise choices using the same type of mixed model as previously ('pair-wise choice' as a fixed effect, 'period' and 'individual' as random effects), and we checked if these preferences (log of the ratio (p_A/p_B)) differed from 0 with a Student's t-test.

To test if the short term choices (in the first 30min of test) were influenced by intake rates, we performed a regression analysis using the NLIN procedure of SAS on the average values of the short term preferences for each individual over the 3 days in each period ($n = 27$). The model (from Dumont et al. 1998; Ginane et al. 2002b) was:

$$\text{Proportion of time grazing taller sward} = A(1 - \exp(-b \cdot (\text{IIRratio})^c))$$

The instantaneous intake rate (IIR) ratio was calculated for each pair-wise choice as the instantaneous intake rate on the taller sward divided by that realised on the shorter sward. As the composition of the groups was changed between periods the design was not a balanced Latin square and IIRs were not measured for each individual on each sward (see **Table 3**). We consequently used the estimated IIR from the functional response fitted to the individual IIRs measured on trays (from bite rate measured during the first 3h x bite mass measured on trays) and the height of the grass on the trays.

Finally, the 24h-observation period was divided into four 6h-intervals to assess the dynamics of the switches between the two sward types offered in the preference tests. The mean number of switches per hour of grazing was compared for each pair-wise choice between these four 6h-intervals, with the ‘period’ and ‘individual’ factors being taken as random effects. The mean number of switches per hour of grazing on a daily basis was also compared between pair-wise choices.

Results

Sward characteristics

The height of the swards for the S, I and T treatments was 6.1cm $\pm$ 0.1, 11.0cm $\pm$ 0.1, and 17.7cm $\pm$ 0.1 (mean $\pm$ S.E.) respectively, and the differences were significant for height and biomass ($p < 0.001$). Depletion occurred over the day, and sward heights decreased for all treatments ($p < 0.05$). However, sward heights were significantly different between treatments until the end of the day ($p < 0.05$; **Table 4**). The quality was constant between treatments (the average values were 49.2%NDF $\pm$ 0.5 S.E. and 18.3%CP $\pm$ 0.3 S.E.), except for the protein content of the I sward which was higher than that of the other two swards in the I/T choice and for the trays (**Table 4**).

Table 4: Characteristics of the short, intermediate and tall swards during the three periods (means $\pm$ S.E.).

Test		Heights (cm)		Biomasses (gDM) Start	Quality	
		Start	End		Fibre NDF (%DM)	Crude Protein (%DM)
Choice S/T	Short	5.9 $\pm$ 0.1 ^a	5.2 $\pm$ 0.1 ^a	61.4a $\pm$ 2.4 ^a	48.5 $\pm$ 1.9 ^a	18.8 $\pm$ 0.9 ^a
	Tall	17.2 $\pm$ 0.2 ^b	7.6 $\pm$ 0.3 ^b	186.8 $\pm$ 7.1 ^b	47.4 $\pm$ 1.9 ^a	18.6 $\pm$ 0.5 ^a
Choice S/I	Short	5.8 $\pm$ 0.1 ^a	5.4 $\pm$ 0.1 ^a	63.1 $\pm$ 2.2 ^a	51.3 $\pm$ 0.9 ^a	17.8 $\pm$ 0.9 ^a
	Interm.	12.1 $\pm$ 0.1 ^b	6.9 $\pm$ 0.1 ^b	132.8 $\pm$ 3.4 ^b	50.2 $\pm$ 0.78 ^a	18.6 $\pm$ 0.7 ^a
Choice I/T	Interm.	10.3 $\pm$ 0.1 ^a	6.3 $\pm$ 0.1 ^a	99.5 $\pm$ 3.1 ^a	51.3 $\pm$ 0.9 ^a	20.4 $\pm$ 0.6 ^a
	Tall	17.5 $\pm$ 0.2 ^b	8.9 $\pm$ 0.2 ^b	188.9 $\pm$ 5.0 ^b	52.4 $\pm$ 1.3 ^a	17.6 $\pm$ 0.7 ^b
Swards alone	Short	6.5 $\pm$ 0.1 ^a	5.0 $\pm$ 0.1 ^a	71.1 $\pm$ 2.5 ^a	48.5 $\pm$ 1.8 ^a	17.6 $\pm$ 0.7 ^a
	Interm.	10.4 $\pm$ 0.1 ^b	5.7 $\pm$ 0.1 ^b	124.2 $\pm$ 3.1 ^b	49.4 $\pm$ 1.9 ^a	19.8 $\pm$ 0.8 ^a
	Tall	17.5 $\pm$ 0.2 ^c	6.8 $\pm$ 0.1 ^c	199.1 $\pm$ 5.1 ^c	45.4 $\pm$ 2.6 ^a	17.8 $\pm$ 0.6 ^a
Trays	Short	5.9 $\pm$ 0.1 ^a	NA	59.4 $\pm$ 4.2 ^a	50.7 $\pm$ 2.6 ^a	15.3 $\pm$ 1.3 ^a
	Interm.	11.5 $\pm$ 0.2 ^b	NA	112.3 $\pm$ 4.2 ^b	49.1 $\pm$ 1.7 ^a	21.2 $\pm$ 0.7 ^b
	Tall	21.5 $\pm$ 0.4 ^c	NA	246.5 $\pm$ 11.2 ^c	46.2 $\pm$ 2.1 ^a	15.8 $\pm$ 1.1 ^a

^{a, b, c} Letters indicate significant differences within tests for each column (p<0.05)

The characteristics of the swards differed significantly between periods (height: P2 < P1 < P3; biomass: P1 = P2 > P3; NDF: P1 < P2 < P3; CP: P1 < P2 < P3; p<0.05), we therefore included ‘period’ as a random variable in the following analyses. The interaction ‘sward x period’ was significant for CP contents, but the pair-wise comparisons revealed that there were no significant differences of quality (neither NDF, nor CP) between any two swards offered simultaneously. Moreover, for each period taken alone, a few of the variations in quality for one particular sward type (S or I or T) were significant, but they were always of limited amplitude: the worst case was for the short trays that were of a lower quality than the S/T choice short sward in period 1 (trays being 8.7% lower in NDF and 4.0% lower in CP, p<0.05) and than the short sward offered alone in period 2 (trays being 8.4% higher in NDF and 3.9% lower in CP, p<0.05). Finally, for each period taken alone, single sward types (S or I or T) were very similar in height between tests (trays, swards offered alone and pair-wise choices). The mean sward heights never differed by more than 3cm (17%) for the tall sward, 2.7cm (24%) for the intermediate sward and 1.7cm (28%) for the short sward.

Daily dry matter intake and grazing time

There were no significant differences in intake levels between swards, and no effect of the ‘food supply’ variable or of its interaction with ‘sward’ type. The horses ingested an average of 20.8gDM/kgLW/day (± 3.0 S.E), with no variations according to the type of test (swards offered alone and pair-wise choices) or the sward type. However, the intake levels of the individual horses varied between 14 and 32gDM/kgLW/day.

The grazing time of the horses averaged 14h05/day ± 28 min, and was very stable across periods and individuals.

Preferences and instantaneous intake rates characteristics

For the first 30min of the pair-wise tests, the horses selected the taller patch in each test (**Table 5**). Bite rates, measured at pasture during the first 3h, were significantly lower on the taller grass while bite masses, measured on the trays, were at least twice as high on the tall sward compared with the two others (**Table 6**). From the chew rate (chews/min), bite rate (bites/min) and bite mass (gDM/bite) measurements, we estimated a number of chews per gDM ((chews/bite)/bite mass). As sward height increased, the horses chewed significantly less per unit of DM intake (**Table 6**). When swards were not depleted, instantaneous intake rates differed between patches, being significantly higher for the tallest ones (**Table 6**).

Table 5: Proportion of grazing time spent on the taller sward for each pair-wise test during the first 30min of tests and at a daily scale, and logarithm of the ratio (pA/pB) where A is the taller sward and B the shorter

	Pair-wise choice (B-A)	Proportion of grazing time spent on A (pA)	Logarithm of the ratio (pA/pB)	T-test p-value
First 30min	Short-Tall	0.92 $\pm$ 0.02	1.30 $\pm$ 0.10 ^a	<0.001
	Short-Intermediate	0.96 $\pm$ 0.01	1.65 $\pm$ 0.10 ^b	<0.001
	Intermediate-Tall	0.75 $\pm$ 0.03	0.57 $\pm$ 0.10 ^c	<0.001
Daily scale	Short-Tall	0.65 $\pm$ 0.02	0.27 $\pm$ 0.06 ^a	<0.01
	Short-Intermediate	0.76 $\pm$ 0.03	0.53 $\pm$ 0.06 ^b	<0.001
	Intermediate-Tall	0.61 $\pm$ 0.03	0.20 $\pm$ 0.06 ^a	<0.01

^{a, b, c} Letters indicate significant differences between pair-wise choices (p<0.05)

Table 6: Bite rate, bite mass, chews per gDM and instantaneous intake rate (IIR) measured at the start of the tests for the three swards (means $\pm$ S.E.)

Swards	Bite rate (n/min)	Bite mass (g)	Chews (n/gDM)	Measured IIR at start (gDM/min)
Short	42.2 $\pm$ 1.6 ^a	0.34 $\pm$ 0.1 ^a	5.3 $\pm$ 0.6 ^a	13.5 $\pm$ 3.3 ^a
Intermediate	43.1 $\pm$ 1.6 ^a	0.51 $\pm$ 0.1 ^a	4.1 $\pm$ 0.6 ^b	21.9 $\pm$ 3.3 ^a
Tall	30.3 $\pm$ 1.7 ^b	1.06 $\pm$ 0.1 ^b	2.9 $\pm$ 0.6 ^c	32.5 $\pm$ 3.3 ^b

^{a, b, c} Letters indicate significant differences between swards for each column ($p < 0.05$)

The functional response, *i.e.* the relation between instantaneous intake rate (IIR) and grass availability, was, as expected, asymptotic. In the range between 5 and 25cm, the relation linking sward height (in cm) and instantaneous intake rates (in gDM/min) was:

$$IIR = (2.45 \times \text{height}) / (1 + 0.027 \times \text{height}) \quad (p < 0.001, R^2 = 0.56, n = 27). \quad (1)$$

The animal's selectivity, expressed as the proportion of the first 30 minutes of test spent grazing on the taller sward (y), was regressed on the ratio of the IIRs of the swards estimated from the regression (1) on the swards offered (IIRA/IIRB; sward A being the taller one). The model was:

$$y = 0.94(1 - \exp(-0.19 \times (x)^{5.85})) \quad (p < 0.001, n = 27). \quad (2)$$

This non-linear regression accounted for 64% of the corrected sum of squares (**Figure 22**). When the intake rate on the taller sward was much higher than that on the shorter sward, the animals spent about 90% of their time on the taller one, and as the rates of intake became more similar (*i.e.* the value of the ratio decreased) the time spent grazing on the taller sward declined. At the scale of a day, the preferences were less pronounced than during the first 30min of grazing but horses always selected the taller swards (**Table 5**).

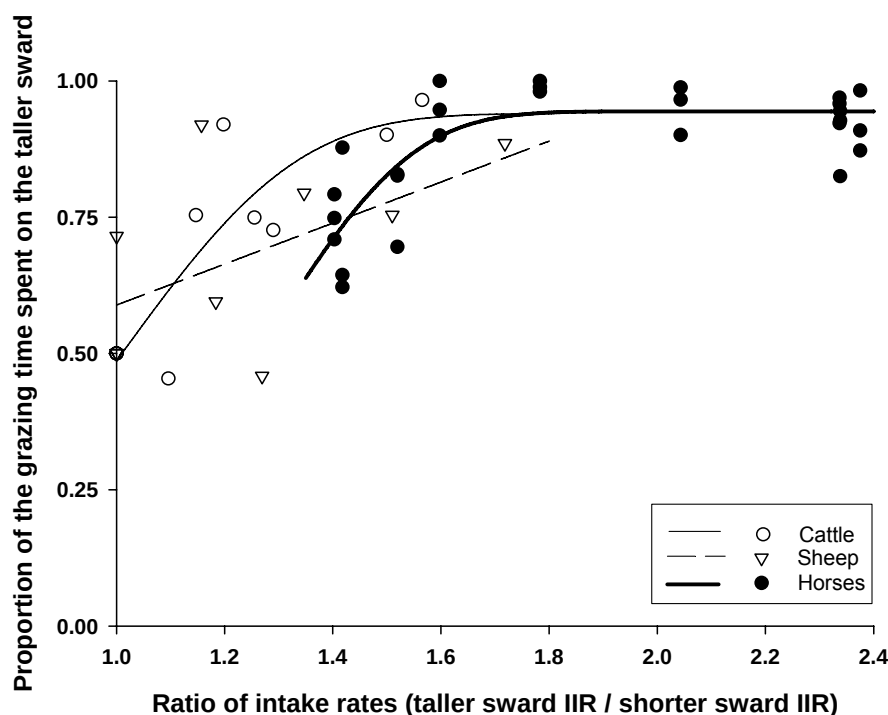


Figure 22: Relationship between the proportion of grazing time spent on the taller grass and the ratio between the instantaneous intake rates of the two swards offered in short-term pair-wise choices (30min) for cattle, sheep ((Illius & Gordon 1990) and horses (present study).

The mean number of switches per hour of grazing is represented in **Figure 23** for each of the three pair-wise tests. The number of switches increased between the beginning and the end of the tests for the S/T and S/I choices, but remained high and constant for the I/T treatment. The mean of number of switches per hour of grazing was significantly higher on the I/T treatment ($1.55 \pm 0.1\text{S.E.}$) than on the S/I one ($1.06 \pm 0.1\text{S.E.}$, $p < 0.01$), the value for the S/T choice was intermediate ($1.27 \pm 0.1\text{S.E.}$).

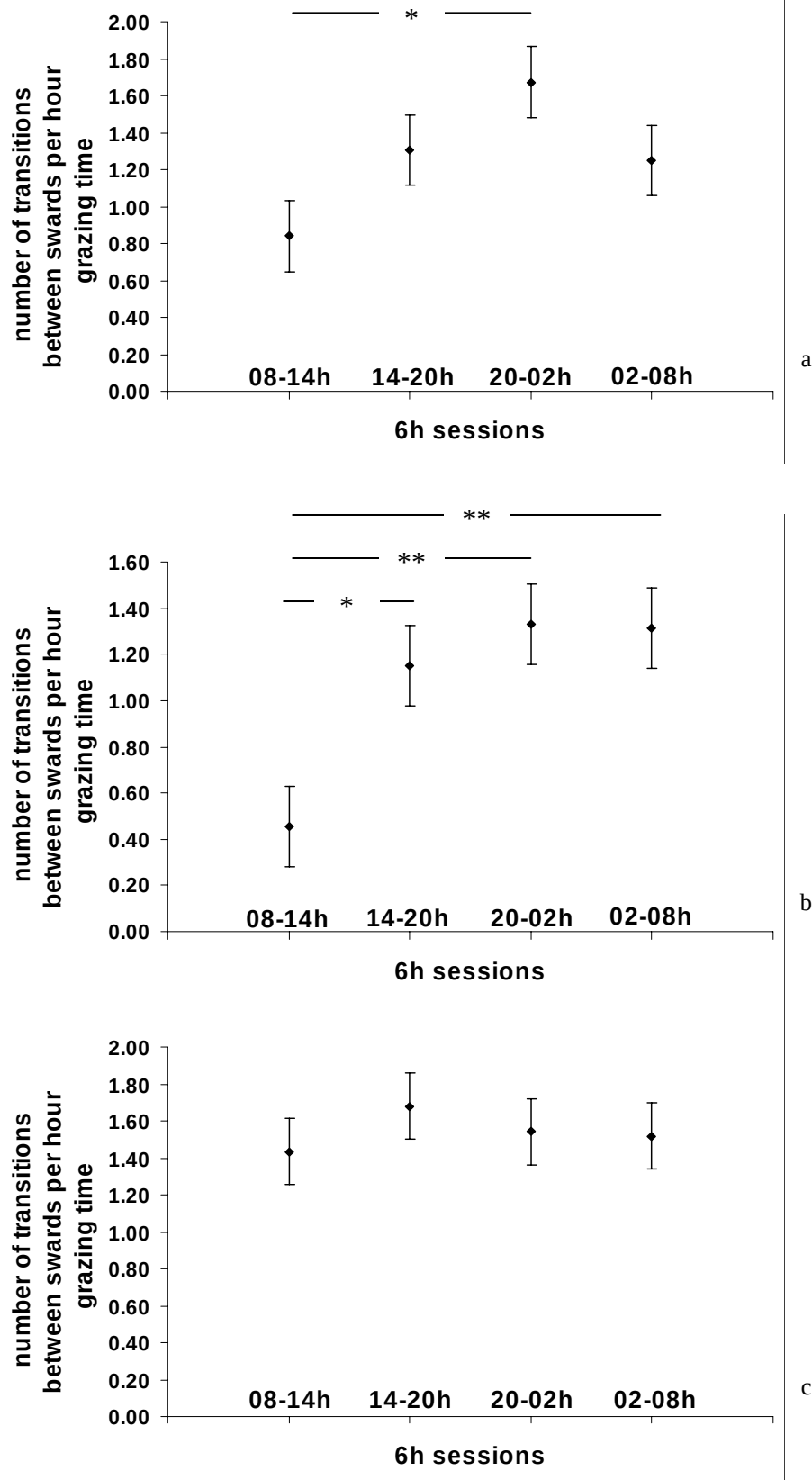


Figure 23: Mean number of switches per hour of grazing (+/-SE) between the two swards offered in pair-wise choices during the time course of the observations (daytime was divided into four 6h-intervals); a: short/tall choice; b: short/intermediate choice; c: intermediate/tall choice; *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$.

Discussion

At the start of the experiments, the swards differed significantly for both height and biomass, and were of similar in nutritional quality, as assessed by the fibre and protein contents particularly when we consider the swards offered in pair-wise choices or alone within each period. Differences in quality are therefore unlikely to have affected preferences or daily intake. As horses grazed, sward height decreased, but differences between the different patch types remained significant until the end of the tests. Additionally the faeces were homogeneously spread out over the stripes of different height into the plots (pers. observations).

Daily intake

The horses grazed for 14 hours per day, which is consistent with the literature: 12-16h in (Duncan 1992). They ingested on the average 21gDM/kgLW/day: the inter-individual variations were large. Neither intake nor feeding time was influenced by sward height or by the test conditions (pair-wise tests or swards offered alone). The digestibility of the ingested grass estimated from faecal nitrogen (on average 61%DMD) was independent of sward type and test conditions, so diet quality remained constant. Contrary to ruminants that have been reported to increase their daily intake in choice situations, *i.e.* between hays of different nutritive value (Ginane et al. 2002a) or between herbage species offered as separate monocultures at pasture (Champion et al. 2004; Cortes et al. 2006), the horses did not increase their daily intake in pair-wise tests compared with swards offered alone.

Daily intake has been well documented for hays fed at trough (Duncan 1992; Edouard et al. 2008) but few references are available at pasture and the reasons for the large variations observed (between 26 and 38gDM/kgLW/day in Duncan 1992; Fleurance et al. 2001; Ménard et al. 2002) are not understood. In a review of experiments on the same pastures as this one, Mesochina (2000) found similar levels of intake by 2-year old horses (saddle breeds), with an average of 21gOM/kgLW/day (OM = Organic Matter) vs. an average of 24.8gOM/kgLW/day (± 2.8 S.E.) in the present study, and did not reveal any effect of sward height between 3.5 and 35cm. These intake levels are low compared with other studies in the literature for horses with similar requirements. Using the same method, Ménard et al. (2002) measured daily intakes ranging from 25 to 41gDM/kgLW/day for growing draught horses continuously grazed on

wet natural grasslands. These pastures were of a lower quality than those used by Mesochina (2000) and in the present study, which could have led horses to eat more to cover their requirements, as they do at trough (see Edouard et al. 2008). The breed may also affect daily intake in horses, like in ruminants (Dulphy et al. 1994). However, none of these studies compared daily intake by horses grazed along a sward height gradient, where the grass was kept at a constant quality.

The factor ‘food supply’ had no measurable effect on intake levels: in particular, the horses did not increase their intake in the pair-wise choice situations, where there was about twice the amount of herbage offered compared with swards offered alone. ‘Food supply’ was the amount of DM available for horses at start of the test (biomass in gDM/m² x surface in m²): during the day, trampling, lying, and defecation caused some of the herbage to be lost, so that it was no longer available for grazing. The amount of wasted herbage was affected by the vertical distribution of biomass and was partly compensated by grass regrowth, so we estimated that the losses have been smaller in short swards because a larger area available for regrowth. This would explain why sward height decreased so strongly in the tallest swards (**Table 4**). Nonetheless, the differences in sward height were maintained all through the day and the voluntary intake by the horses enabled them to cover their nutritional requirements on all the swards offered: they ingested an average of 1200g of digestible CP and 16Mcal of net energy per day which are more than the recommended allowances according to the INRA standards for growing horses (Martin-Rosset 1990) and achieved rapid growth with these intake levels as indicated by daily liveweight gains of 570-740g/day.

Patch choice

When offered a choice between patches of different height, the horses expressed a strong preference for the taller one, in the short term. This behaviour is consistent with the observations made by Naujeck et al. (2005) for horses grazing swards ranging from 3.5 to 15cm. However, in their experiment, no data on grass quality were available to ensure that the choice was not determined by differences in the nutritive value of the swards, rather than differences in their height. In our experiment the quality of the swards was kept constant right across the sward height gradient. The result here is consistent with previous work on cattle (Distel et al. 1995; Griffiths et al. 2003) and sheep (Black & Kenney 1984; Bazely 1990): when the same sward was offered at two different heights, the taller one is preferred. The horses modified their ingestive behaviour in response to a decrease in sward height,

increasing the bite rate when bite mass declined. This response is consistent with the results on horses (Naujeck & Hill 2003), and on ruminants (*e.g.* Laca et al. 1992; Gross et al. 1993a; Prache 1997). The horses also made fewer chews per unit of DM intake on the tallest swards, implying lower costs in resource manipulation. Their preference for the taller patches is consequently consistent with the hypothesis of a dry matter intake rate optimisation: the amount of nutrients is maximised and feeding costs are minimised. This result has often been reported for ruminants at least for short-duration tests (Black & Kenney 1984; Illius et al. 1999; Griffiths et al. 2003). This is however the first time that it can be demonstrated in horses in the case of simple grass patches of similar nutritive values.

In a study comparing diet selection by Red deer, Highland cattle and Konik ponies in a forest environment, the selectivity of the herbivores was also explained by the rate maximization principle (DOMIR: digestible organic matter intake rate), though it was suggested that the ponies may have been less sensitive to the instantaneous intake rate constraint than the two ruminant species (52.1% of the diet composition explained by the rate maximisation for ponies, 65% for the two ruminants, Van Wieren 1996). In our experiment, the horses clearly responded to the instantaneous intake rate gradient in their choice of patches. The differences in the strength of response between these two experiments can result from the contrasting nutritional environments mainly caused by inclusion of woody species with low DOMIR values but with high content in P and Ca- in the diet of ponies in Van Wieren's study. Illius & Gordon (1990) referred to an experiment that was very close to the present one, in which the short-term preferences of cattle and sheep between vegetative sward patches of different height were observed, together with the instantaneous intake rate achieved on each of the swards. Their data are directly compared with ours in **Figure 22**. Sheep expressed the lowest sensitivity to the intake rate ratio. Cattle and horses selected the taller sward more consistently, perhaps because their IIR was more strongly constrained than sheep on the short swards (Illius & Gordon 1987). Both cattle and horses were highly selective spending 90% of grazing time on the most profitable sward when the intake rate ratio was above 1.6. Horses however appeared to be less sensitive to sward height than cattle when the intake rate ratio was around 1.4. However there are not enough data on the horses for low values of the ratio to be sure if horses are less able than cattle to discriminate between alternatives offering similar rewards.

Underlying processes

The horses never spent 100% of their grazing time on the most profitable patch (**Figure 22**): like ruminants they realised a sub-optimal choice rather than a strictly optimal one (Dumont et al. 1998; Illius et al. 1999; Ginane et al. 2002b). Since the alternatives were of high and similar nutritional value, the penalty for expressing sub-optimal choices resulting in partial preferences between high quality swards was slight. This mixed diet could also be due to sampling behaviour by the animals, which need to regularly re-evaluate the value of each sward, especially when the gain from feeding on the tallest swards decreased as the result of their rapid depletion.

At a daily time-scale, horses selected the taller swards but at a lesser extent than during the first 30min. Switches between the two swards increased during the day for the S/T and S/I choices. This increasing number of switches between the two swards could thus reflect the increasing difficulty for the animals to discriminate between alternatives as well as the declining gain from choosing the taller sward as the differences in sward height decreased because of sward depletion (Illius et al. 1999; Prache et al. 2006) or more generally when alternatives were of similar value (Dumont et al. 1995). Additionally, information gained during short periods of grazing could be used by the animals together with pre-consumption cues. This could be particularly useful in the case of I/T association, where differences in sward height may have been difficult to discriminate from the beginning of the test period since the two swards were characterised by a higher variability of leaf length compared with the short homogeneous sward that was cut only three days before the tests. Consistently with this argument, more switches between I and T swards were observed from the beginning of the observation period (**Figure 23**).

Conclusion

We show for the first time that sward height can affect patch selection and ingestive behaviour of horses, independently of variations in the nutritive value of forages. This demonstrates that diet selection in horses is in agreement with the predictions based on the maximization of dry matter instantaneous intake rate, and therefore provides evidence to support the use of optimal foraging models for predicting the choices made by these herbivores between patches of a constant and high quality. The animals realised sub-optimal

choices rather than strictly optimal ones, which could be the consequence of partial preferences or sampling behaviour. However, even if the differences in dry matter intake rates between the swards were high before depletion occurred, the differences probably declined over the day and were not sufficient to cause differences in daily intake and daily grazing time.

Acknowledgements

The authors thank Les Haras Nationaux (the French National Stud) and the Région Limousin (France) for funding this study and acknowledge the staff of the experimental farm of the French National Stud in Chamberet, particularly Guy Arnaud, Patrice Dupuy and Claude Larry for their technical help. We are also grateful to the students Elodie Renaut, Marie Bosquet, Agnès Boyé and Nelly Boyer for their assistance with data collection.

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

Abstract

Food selection is a central component of the interaction between herbivores and vegetation, understanding the processes involved is important in order to develop models to predict the impact of animals on plants. The animals often choose their feeding sites so as to optimize their rates of net energy intake (the Optimal Foraging Strategy). For grazers, patches of grasses which allow high rates of food intake lead to low rates of digestion because the grass in these patches has high fibre contents; conversely, highly digestible patches are short, and often impose low intake rates. In their choices, herbivores therefore face a trade-off between short term intake rates, and diet quality, which determines long term rate of energy assimilation. Little empirical information is available to test current theoretical models for the selection of feeding patches by herbivores. The foraging behaviour of horses facing a trade-off between pasture height and quality was explored to test different explanatory models (optimisation of the instantaneous intake rate of digestible dry matter, energy and/or protein). Three groups of three 2-yr-old saddle horses were grazed on a semi-natural pasture managed to produce three swards varying in both height and quality (from the vegetative to the reproductive stage). They were offered binary choices in a Latin-square design to assess preferences. The instantaneous intake rate was determined from bite rates measured at pasture on the three swards, and bite mass estimated using trays indoors; daily intake was measured in order to assess the consequences of their choices. The taller sward matured during the experiment, so the differences between swards in their quality increased. The horses selected the taller sward in the first period, and the shorter alternative in the following ones. The rates of digestible dry matter and energy intake were higher on the tall swards; and digestible protein was the only good predictor of the horses' selection. They expressed only partial preferences, especially at a daily scale. In this study the sward which allowed them to maximise the digestible protein content of the diets (the shorter swards) provided lower net energy than the taller swards, so the horses may have been balancing their protein and energy intake by feeding on both swards. By modulating their feeding time between the swards, they achieved balanced diet of high-quality, which met their nutritional requirements.

Key words: patch selection, trade-off quantity-quality, nutrient intake, horse, pasture

Introduction

The foraging behaviour of large herbivores is an important determinant of the structure, diversity and dynamics of grassland ecosystems (Crawley 1983). The spatial distribution of grazing (frequency, intensity) influences the seasonal patterns of sward biochemistry (*e.g.* fibrousness), plant growth and the accumulation of litter, which in return determine the quality and the quantity of resources available for herbivores. Food selection is therefore a central component of the interaction between herbivores and vegetation, and it depends not only on the preferences associated with food quality and taste, but also on the costs involved in gathering resources and food availability (Hodgson 1979). A functional approach to understanding feeding strategies proposes that animals forage in ways that optimize the rate of energy intake, *i.e.* the Optimal Foraging Strategy (Stephens & Krebs 1986). The theoretical basis for understanding the choices animals make has, however, been based on unrealistic assumptions about the spatial homogeneity of the resources available: in nature the resources are generally highly clumped (Fryxell 2008).

Patches which allow a high rate of intake (older patches of high biomass) are also those whose quality is low (Demment et al. 1995). Inversely, highly digestible patches are short and often allow only low intake rates. In most circumstances, therefore, herbivores face a trade-off between the short term intake rate (determined by forage quantity) and the quality of the diet. Understanding the principles behind the choices animals make in heterogeneous environments is therefore important. The theoretical basis for understanding and predicting these choices is strong, and leads us to expect that “they might prefer resource patches producing high rates of short-term intake of dry matter [...], short-term intake of energy or nutrients [...], daily intake of dry matter [...], or daily intake of energy or nutrients” (Fryxell 2008).

Empirical information on the choices made at pasture to test the theory is available for some ruminants in controlled tests (Wilmshurst et al. 1995; Dumont et al. 1995; Ginane et al. 2003) or opportunistically in studies of animals at pasture (WallisDeVries & Daleboudt 1994; Garcia et al. 2003; Drescher et al. 2006b). The results were variable among the ruminant species, but generally, the animals expressed a preference for sites of intermediate quality, and increased this preference as the taller grass matured (see Fryxell 2008 for a review).

Non-ruminants are of interest for empirical tests of this theory, as their very different digestive system operates under different constraints. In horses, for instance, food intake is less constrained by the particle size of digesta, so they are able to ingest larger amount of

poor-quality forages than are ruminants (Duncan et al. 1990). Their response to the quantity-quality trade-off should therefore be less pronounced than for ruminants (Fryxell 1991). In addition, numbers of equids are increasing in the developed world (Harris 1998), and they are widely used for the management of biodiversity in conservation areas (Gordon et al. 1990). Nonetheless, the way hindgut fermenters like equids adapt their foraging behaviour to the heterogeneity of the vegetation is not well understood.

Previous work on the selection of feeding sites by horses in natural conditions (Fleurance et al. 2001; Ménard et al. 2002; Lamoot et al. 2005) has found that horses select very short lawns (<4cm) and avoid tall, mature swards. This has been interpreted as an anti-parasite strategy, horses avoiding feeding on the tall swards where their faeces are concentrated, in order to avoid the ingestion of gastrointestinal parasites (Taylor 1954). However, it has also been suggested recently that using short, high-quality patches enables horses to maximize their digestible nutrient intake and could thus also be a nutritional strategy (Fleurance et al. 2005). The processes involved in feeding site selection by horses consequently need further investigation.

Using the theoretical framework above, we designed an experiment to test whether the behaviour of the animals was consistent with maximising the instantaneous intake of dry matter, energy or protein and the consequences of their choices in terms of daily intake. We offered pair-wise choices at pasture, using sward types they normally encounter in a heterogeneous environment: a short re-growth vegetative sward (short good: Sg), a tall and reproductive sward (tall poor: Tp), and a medium height/intermediate quality sward than contained both re-growths and stems (medium intermediate: Mi). A previous study using a similar method has shown that the horses selected the sward that maximised their dry matter (DM) instantaneous intake rate (IIR) when offered variable sward heights of constant quality (Edouard et al. submitted). The horses were kept in a single choice situation over 7 days so that their intake was regulated by constraints (digestive or others) that apply on a daily basis. The behaviour of the animals was recorded over the first hour of test but also over the 24 hours to record any adjustments of daily grazing time and also any changes in their choices during the day. Finally, we obtained estimates of diet digestibility and total intake levels in order to gain a better understanding of the nutritional consequences of their choices in the trade-off situations.

Material and Methods

The experiment was conducted from 25 May to 24 June 2007 at the experimental farm of the French National Stud (*Les Haras Nationaux*, Chamberet, France, 01°43'14" – 45°35'03", altitude 440m). Six 2 year-old female horses (Anglo-Arab and French Saddle Horses) were used; they were treated against gut parasites in mid April and were accustomed to the procedures before the tests.

Table 7: Experimental design of the tests for the 3 periods.

Period	Individuals (N°)	Experimental trays ¹		Pair wise choices
		Day 1	Day 2	Days 3 to 9
1	4, 5	Short good (4, 5, 4)	Short good (5, 4, 5)	Medium intermediate / Tall poor
	1, 2	Medium intermediate (1, 2, 1)	Medium intermediate (2, 1, 2)	Short good / Tall poor
	3, 6	Tall poor (3, 6, 3)	Tall poor (6, 3, 6)	Short good / Medium intermediate
2	2, 3	Short good (2, 3, 2)	Short good (3, 2, 3)	Medium intermediate / Tall poor
	5, 6	Medium intermediate (5, 6, 5)	Medium intermediate (6, 5, 6)	Short good / Tall poor
	1, 4	Tall poor (1, 4, 1)	Tall poor (4, 1, 4)	Short good / Medium intermediate
3	1, 6	Short good (1, 6, 1)	Short good (6, 1, 6)	Medium intermediate / Tall poor
	3, 4	Medium intermediate (3, 4, 3)	Medium intermediate (4, 3, 4)	Short good / Tall poor
	2, 5	Tall poor (2, 5, 2)	Tall poor (5, 2, 5)	Short good / Medium intermediate

¹The succession of the horses tested for the two days of experimental trays is indicated in brackets

Table 8: Characteristics of the three swards (average of the different pair-wise choices and trays) at the three periods (means $\pm$ S.E.).

Period	Swards	Heights (cm)		Biomasses (gDM) Start	Quality at start				
		Start	End		Fibre NDF (%DM)	Crude Protein (%DM)	Forage DM Digestibility (%)	Digestible CP (g/kgDM)	Net Energy (Mcal/kgDM)
1	Sg	8.2 ±0.1 ^a	6.4 ±0.1 ^a	52.1 ±2.4 ^a	57.2 ±0.6 ^a	13.0 ±0.5 ^a	56.5 ±0.4 ^a	73.5 ±3.9 ^a	1.35 ±0.02 ^a
	Mi	13.6 ±0.2 ^b	9.0 ±0.2 ^b	121.8 ±4.2 ^b	58.4 ±0.9 ^a	11.3 ±0.4 ^a	55.7 ±0.6 ^a	60.9 ±3.0 ^a	1.28 ±0.01 ^b
	Tp	81.3 ±0.6 ^c	36.6 ±0.8 ^c	559.0 ±18.5 ^c	59.7 ±0.5 ^a	8.3 ±0.4 ^b	54.9 ±0.3 ^a	37.7 ±3.8 ^b	1.17 ±0.01 ^c
2	Sg	7.0 ±0.1 ^a	5.4 ±0.1 ^a	63.5 ±2.3 ^a	56.2 ±0.8 ^a	13.9 ±0.4 ^a	57.1 ±0.5 ^a	80.6 ±3.3 ^a	1.38 ±0.02 ^a
	Mi	12.5 ±0.2 ^b	8.5 ±0.2 ^b	140.7 ±4.7 ^b	60.7 ±0.9 ^b	12.1 ±0.3 ^a	54.3 ±0.6 ^b	69.1 ±2.5 ^a	1.26 ±0.02 ^b
	Tp	83.9 ±0.7 ^c	39.7 ±0.7 ^c	780.9 ±18.8 ^c	61.9 ±0.5 ^b	7.4 ±0.4 ^b	53.5 ±0.3 ^b	30.5 ±2.9 ^b	1.15 ±0.01 ^c
3	Sg	6.8 ±0.2 ^a	4.4 ±0.1 ^a	67.6 ±2.7 ^a	55.1 ±0.4 ^a	13.3 ±0.6 ^a	57.9 ±0.3 ^a	76.1 ±5.2 ^a	1.36 ±0.02 ^a
	Mi	12.7 ±0.2 ^b	8.4 ±0.1 ^b	169.6 ±5.5 ^b	60.8 ±1.0 ^b	11.7 ±0.3 ^a	54.2 ±0.6 ^b	66.1 ±2.4 ^a	1.25 ±0.02 ^b
	Tp	75.7 ±1.0 ^c	39.2 ±0.8 ^c	884.2 ±21.2 ^c	64.8 ±0.7 ^c	7.0 ±0.2 ^b	51.6 ±0.5 ^c	29.4 ±2.1 ^b	1.10 ±0.02 ^c

^{a, b, c} indicate significant differences between swards within periods (p<0.05)

A, B, C indicate significant differences for one particular sward between periods (p<0.05)

Experimental design and procedure

We used a Latin-square design with three groups of horses, three treatments and three periods (see **Table 7**). The animals were weighed on the first day of each test week, and the three groups were balanced for their live weight ($LW = 477\text{kg} \pm 33 \text{ S.E.}$) throughout the experiment. In order to avoid confounding a period effect with a group effect on the horses' feeding, the individuals in each group were changed for each period so that the individuals were together only once.

Three sward types of different availability (height and biomass) and quality (fibre and protein) were offered: a short, good sward (Sg) was prepared by mowing at 4cm and allowing regrowth for 3 days to produce good quality leaves, a medium height, intermediate quality sward (Mi) was prepared from a reproductive sward (50-70 cm) which was mowed at 10cm and allowed to grow for 7 days to obtain a mix of vegetative leaves and stems, and a tall, poor sward (Tp) was a reproductive sward that was cut once in early spring (mid-April) and then left to mature. Each period of the Latin-square design was composed of 9 days of tests: 2 days during which the horses were offered experimental trays of one of the three swards indoors, 7 days during which they spent the whole period in fields with pair-wise choices of the other two swards. The characteristics of the swards varied somewhat between the beginning and the end of the experiment, mainly due to the maturation of the Tp sward from ear emergence to flowering: the swards therefore differed in quality and availability between periods as well as within them (**Table 8** Erreur ! Source du renvoi introuvable.).

Bite mass, bite rate and chew rate measurements

The bite masses of the individual horses were determined on the three sward types using experimental trays. Each group was offered a single sward type (Sg, Mi or Tp) indoors, three times on two successive days (three individuals tested twice on one sward on day 1 and once on day 2, and conversely for the three other individuals, see **Table 7**). The dimensions of the tray (112*72*10cm) were established in preliminary tests, to allow the horses to take 20 bites without depletion affecting bite mass (Fleurance et al. 2008). Each tray was composed of four sub-trays (56*36*10cm), which were made up using turfs including 10cm of soil and roots, cut out of the pasture on the morning of the tests and wedged in plastic trays with two horizontal metal bars (5mm diameter) on the soil surface to prevent the horses from pulling the swards out of the trays. We presented the trays to the horses on a metal table (70cm high) to prevent trampling. The horses were tied up for 5h before the test in order to standardize

their motivation to feed. On the evening of the second day, the three groups of horses were led successively (in a random order) to 15x20m plots at pasture where their bite and chew rates were recorded on the same type of sward they had been offered on trays. The rest of the time, they were kept in groups and grazed other parts of the test pasture.

Pair-wise choices

Each group was then offered a binary choice (Sg/Tp, Mi/Tp, Sg/Mi) for 7 days, a new plot being provided every day to reduce the effects of depletion and to prevent the establishment of latrines; the plots consisted of four strips of one of the sward types, alternating with four strips of the other sward type. The dimensions of the strips were chosen so that the horses had the same amount of herbage digestible dry matter (DDM) available for each sward: to ensure that they were not limited in their daily intake by forage availability, the amount offered for each sward type was 2.5 times the maximal intake measured for growing horses (17g DDM/kgLW/day from Ménard et al. 2002, i.e; about 40kgDDM/day for each sward). The areas available for the three choices were: Sg/Tp, 990+146m²; Mi/Tp, 365+146m²; Sg/Mi, 990+365m²; see **Figure 24**.

Grazing ruminants are known to prefer swards that they have not recently grazed (*e.g.* Parsons et al. 1994a), the swards offered in the pair-wise tests for each group of horses were therefore different from the sward offered on trays just before. During the week when pair-wise choices were conducted, we determined daily grazing time, short term (first hour) and daily preferences (days 3 to 6), and daily intake (days 7 to 9).

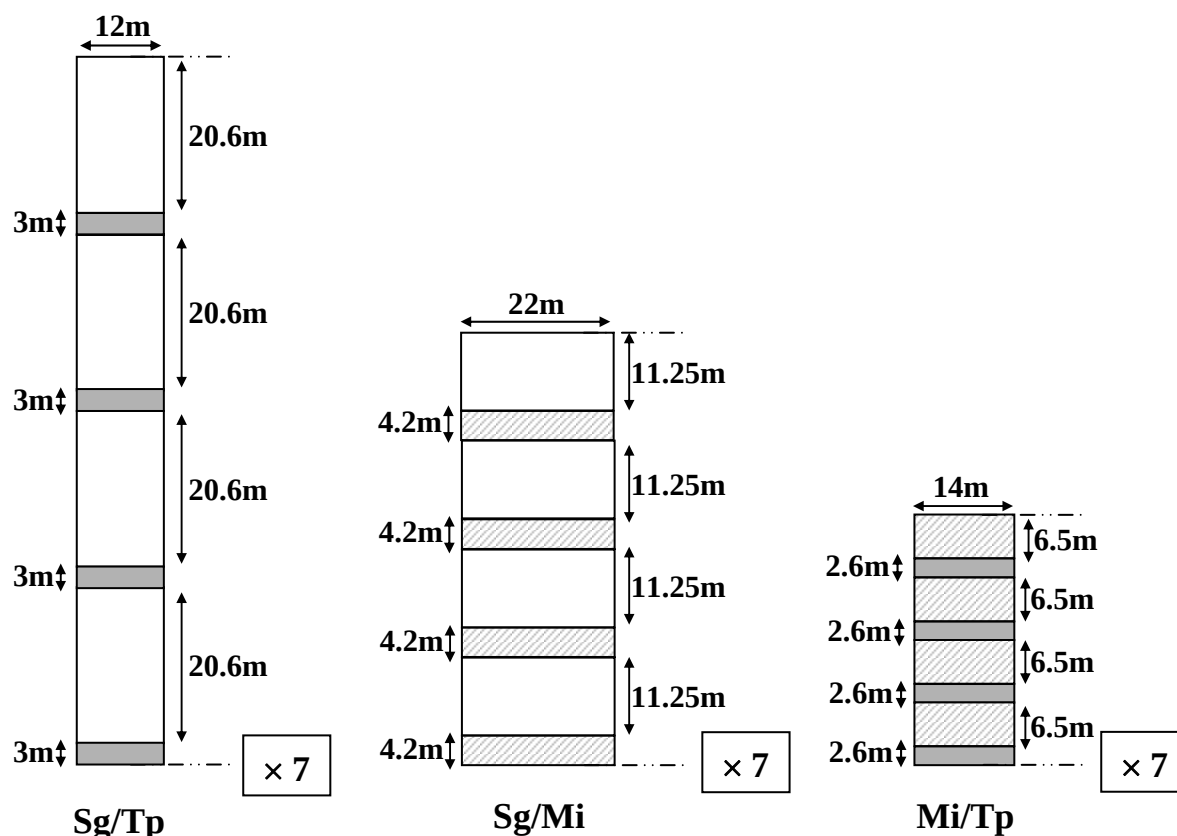


Figure 24: The design of the plots for each day, and the strip dimensions for the three pair-wise choices; white - the Short good swards (Sg), diagonal lines - the Medium intermediate swards (Mi) and grey - the Tall poor swards (Tp).

Vegetation

The dominant species in the, botanically homogeneous, pastures were rough bluegrass (*Poa trivialis*), perennial ryegrass (*Lolium perenne*), white clover (*Trifolium repens*) and dandelion (*Taraxacum spp.*); these accounted for 77-100% of the grass communities. Sward height in the pasture was measured daily before grazing (at 08:00 h, N=32 per sward) and after grazing (24h later, N=32 per sward) using a drop stick (*i.e.* a sliding square of polystyrene 100cm²; 2.7g, Stewart et al. 2001). For the trays, the heights of the swards were measured just before the turfs were cut out of the pasture (N=15 per sward x 2 days). The height of the grass was measured on the 15x20m plot before bite and chew rates were recorded (N = 15 per sward). Herbage biomass was measured daily before grazing from grass samples cut at ground level in a 25*25cm² cell (N=6 per sward x 2 days for trays and x 7 days for pair-wise choices). From the amount of grass removed from the pasture, samples (N=4

taken at random, except for S swards in trays where N=2 because of the small amount of grass) were analysed for DM, ash, Crude Protein (CP, Kjeldahl method $N \times 6.25$) and fibre (CF: Crude Fiber, Weende method, Henneberg & Stohmann 1859; NDF: Neutral Detergent Fibre, Goering & Van-Soest 1970). The results are presented in **Table 8**. We estimated the digestible crude protein (DCP in g/kgDM) and net energy contents (NE in Mcal/kgDM) of the swards from their chemical composition, using the following equations from Duncan et al. (1990) and Martin-Rosset et al. (1994):

$$\text{Forage DDM} = (93.3 - 0.643 \times \text{NDF}) \quad (R^2 = 0.87)$$

$$\text{DCP} = (-74.52 + 0.9568 \times \text{CP} + 0.1167 \times \text{CF}) \times 0.9 \quad (R^2 = 0.98)$$

$$\text{NE} = (0.825 - 0.0011 \times \text{CF} + 0.0006 \times \text{CP}) \times 2250 \quad (R^2 = 0.83)$$

Animal behaviour and voluntary intake

Bite mass (in gDM) was estimated for each individual by weighing the experimental trays before and after the horses had taken 20 bites. The weight loss was then corrected for evapo-transpiration losses by weighing non-grazed trays kept in the test area during the measurements of bite masses. Five measurements of bite rate and 5 measurements of chew rate were recorded alternately, for each individual during 1 minute of uninterrupted feeding at pasture on day 2. The instantaneous intake rate was then calculated for each individual on each sward as the product of the average bite mass (in gDM and in gDDM) measured on trays and the average bite rate at pasture.

For the pair-wise choices, the first day of the week (day 3 in **Table 7**) was used to accustom the animals to the new sward conditions. Patch choice and daily grazing time were recorded using scan sampling (one observation/individual each 10min, involving 144 observations per individual over 24h, Altmann 1974) in eight 3-hour sessions spread over days 4 to 6. The observer noted whether the horses were grazing (searching, biting, chewing or swallowing food) and the sward type, or if they were doing other activities. We calculated total daily grazing time and assessed patch choice from the proportion of grazing time spent foraging on each sward type. We also observed the animals during their first hour in the test area (on days 4 and 6): the same measurements were made as for the 24h observations, using scan sampling at more frequent intervals (one scan every 30s, so 120 observations/individual x two days). As a consequence we were able to assess the short-term preferences of the horses before depletion and trampling affected the grass.

Daily intake was estimated by total faecal collection on each test, with diet digestibility estimated from faecal crude protein concentrations (Mesochina et al. 1998).

$$\text{Diet DDM} = 73.4 - 178.72 / \text{faecalCP} \quad (R^2 = 0.65)$$

The faeces were individualised by giving each horse 60g of small coloured plastic balls (one colour per horse) in 140g of oats every morning; they were collected twice a day (9h and 16h) during days 7 to 9, weighed and a subsample dried to measure faecal dry matter.

Statistical analyses

The individual animals were treated as replicates for statistical analyses as the design of the plots allowed the horses to graze different swards while staying in a group (see **Figure 24**, and Dumont et al. 1995; Ginane et al. 2003). We compared the characteristics of the sward types using the ANOVA procedure of SAS (Statistical Analysis System 1999), testing for differences in ‘height’ (start and end of the day), ‘biomass’ and ‘quality’ (NDF or CP) between ‘sward’ types (Sg, Mi, Tp), ‘period’ and their interactions.

For daily feeding time, daily intake (faecal excretion, digestibility, DM and DDM intake per kgLW), bite and chew rates, bite masses and intake rates, we used the Mixed Proc of SAS (Mixed Models with the Residual Maximum Likelihood algorithm), to test the effect of the ‘sward’ type (Sg, Mi, Tp) or the ‘pair-wise choice’, ‘period’ and their interaction. To prevent this variance being inaccurately incorporated in the error term of the analysis, we included the ‘individual’ effect in the random variables. When the interaction ‘sward x period’ or ‘pair-wise choice x period’ was significant, we performed ANOVAs to test for the effect of ‘sward’ type or ‘pair-wise choice’ within each period. If not, we removed the interaction from the model. We then performed pair-wise comparisons (*post-hoc* t-tests) to compare sward types and pair-wise choices, with the Bonferroni adjustment for p-values, for each of these models.

In the pair-wise choices the animals could select between two options only (A or B), so the proportion of the grazing time spent on A (pA) plus the proportion of the grazing time spent on B (pB) was equal to 1. To assess the preferences of the horses, these data were therefore treated as non independent compositional data (Aitchison 1986) and the logarithm of the ratio of the grazing time spent on the treatments (pA/pB) was used (Illius et al. 1999). Where only one resource was used (*i.e.* pA=1, pB=0), the calculation of the log ratio was impossible, so for these zeros we substituted the smallest value observed, which was 0.01 (Elston et al. 1996). We then tested whether the degree of preference differed between periods

for each pair-wise choice using a mixed model with ‘period’ as a fixed effect, ‘individual’ as a random effect, and we tested whether these preferences *i.e.* $\log(pA/pB)$, differed from 0 using Student’s t-test.

To test if the animals’ choices were influenced by intake rates, we performed regression analyses using the NLIN procedure of SAS on the average values of the short term preferences (*i.e.* under conditions of no depletion, in the first hour of test) for each individual over the 2 days in each period ($n = 18$). The non linear model fitted from Dumont et al. (1998) and Ginane et al. (2002b) was:

$$\text{Proportion of time grazing taller sward} = A(1 - \exp(-b * (\text{IIRratio})^c))$$

The instantaneous intake rate ratios (IIRratio) were calculated for each pair-wise choice as the instantaneous intake rate on the taller sward divided by that realised on the shorter sward. Four models were performed, using IIR of dry matter, of digestible dry matter, of net energy and of digestible crude protein (from forage DM content, forage DM digestibility, NE and DCP feed values, see **Table 8**). This non linear model was compared with a linear one using the coefficient of determination (R^2) and the AIC values (Akaike’s Information Criterion, Akaike 1973; the best model was considered as the one with an AIC value smaller than the other by 2 units, Burnham & Anderson 1998).

Results

Sward characteristics

The swards differed strongly in availability (height and biomass) and quality (NDF and CP). The heights of the Sg, Mi and Tp treatments were $7.4\text{cm} \pm 0.1$, $12.9\text{cm} \pm 0.1$ and $80.3\text{cm} \pm 0.5$ (mean $\pm$ S.E.) respectively, and the differences were significant for height and biomass within each pair-wise choice and period ($p < 0.05$). Depletion occurred over the day, so the sward heights decreased for all treatments ($p < 0.05$); nonetheless the heights were significantly different between treatments offered in pair-wise choices until the end of each day ($p < 0.05$). The quality, too, always varied significantly between the swards offered simultaneously in each pair-wise choices ($p < 0.05$). In addition, the quality of each treatment varied between periods since forage digestibility and nutritive values (DCP, NE) decreased through time ($p < 0.05$), especially for the Tp sward, which decreased in protein content while increasing in fibre content as grass matured (**Table 8**). As a consequence, the differences in

quality between swards offered in pair-wise choices increased through time (average differences in quality: NDF in P1=2.7, P2=4.6, P3=6.1; CP in P1=2.6, P2= 5.0, P3=4.9). This variation in quality may have had consequences for the behaviour of the horses; the ‘period’ was therefore included as a fixed variable in the analyses.

Preferences and instantaneous intake rates

For the first hour of the pair-wise tests, the horses usually selected the Mi patch when it was offered. In the Sg/Tp, the horses expressed a preference for Tp in P1, but fed more on the shorter one in P2 and P3 (though not significantly, **Figure 25**). At the scale of a day, when depletion occurred, the preferences were usually less pronounced (and sometimes non significant) but the horses generally selected the same sward as during the first hour of grazing with the exception of the Mi/Tp choice in P1, where a preference in favour of Tp was expressed at the daily scale only (**Figure 26**).

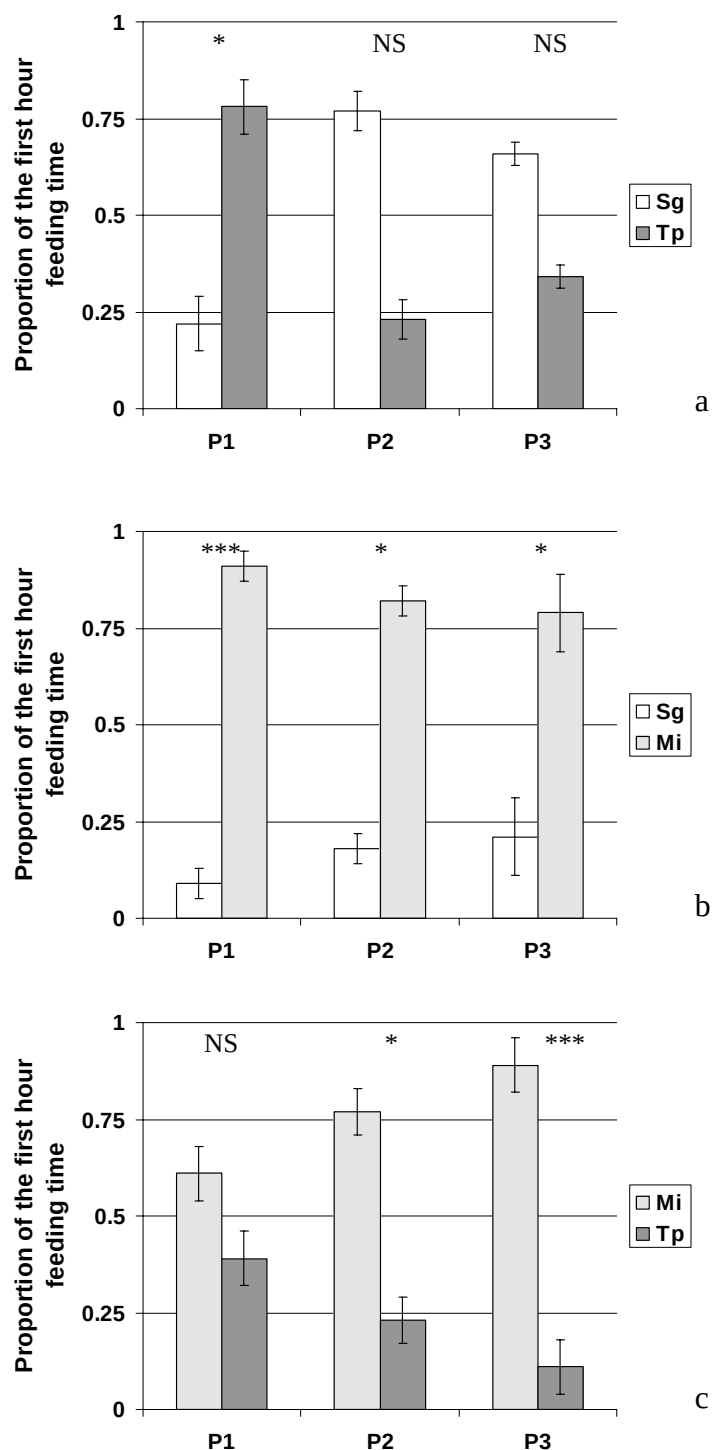


Figure 1: Short term preferences, during the first hour of grazing; a) Short good / Tall poor, b) Short good / Medium intermediate, c) Medium intermediate / Tall poor. Statistics: Student's t-test performed on the Log of the ratio (proportion of grazing time spent on the taller) / (proportion of grazing time spent on the shorter), * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

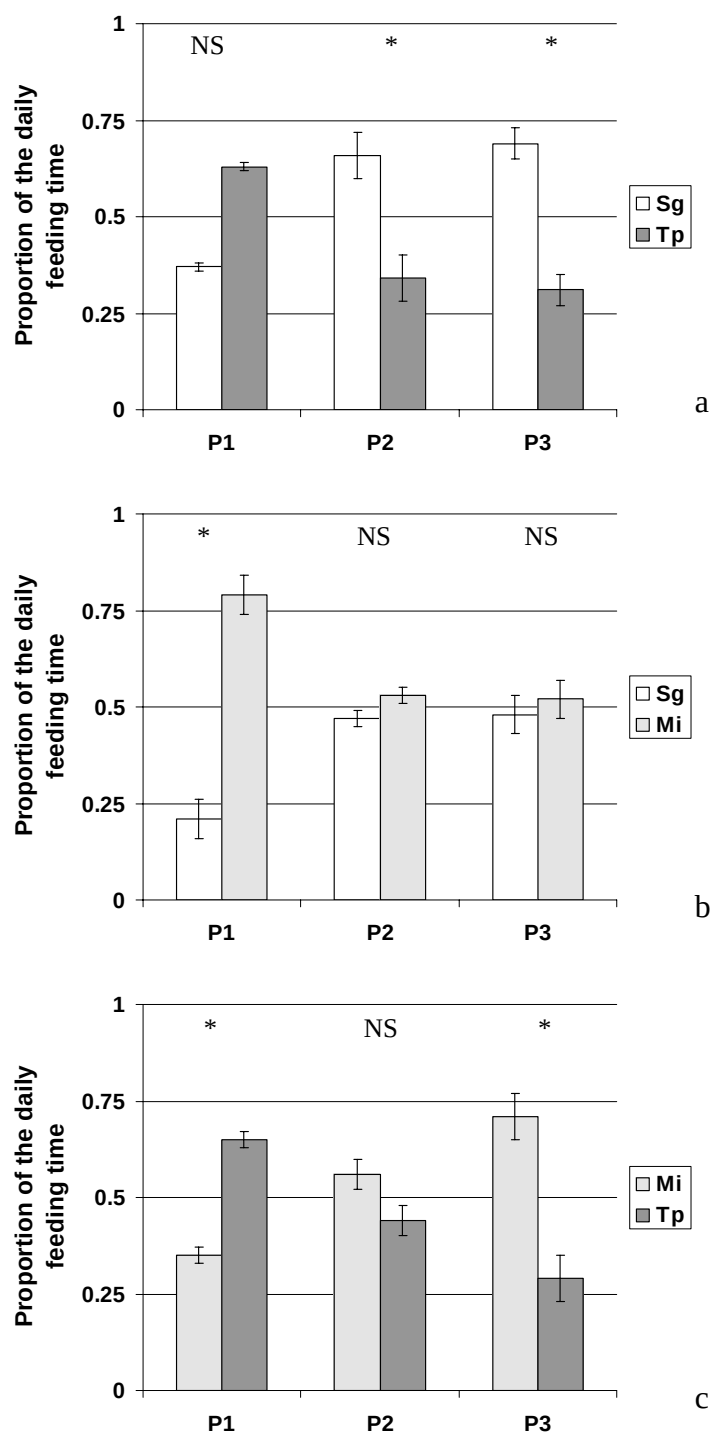


Figure 26: Preferences at the daily timescale; a) Short good / Tall poor, b) Short good / Medium intermediate, c) Medium intermediate / Tall poor. Statistics: Student's t-test performed on the Log of the ratio (proportion of grazing time spent on the taller) / (proportion of grazing time spent on the shorter), * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

For bite processing and the instantaneous intake rates, the ‘sward x period’ interactions were always significant ($p < 0.01$), so the bite characteristics were compared between swards within each period (**Table 9**). Bite rates decreased significantly as sward heights increased, while bite masses (in gDM and gDDM) were always highest on the Tp sward. Chew rates (chews/min) were lowest on the Sg swards, and number of chews per bite increased strongly with sward height.

Table 9: Bite rate, bite mass, chew rate and the number of chews per bite for the three swards within periods (means and S.E. from the ANOVAs).

Period	Swards	Bite rate n/min	Bite mass		Chew rate n/min	Chews/bite
			gDM/bite	gDDM/bite		
1	Short good	57.3 $\pm$ 1.4 ^a	0.4 $\pm$ 0.1 ^a	0.2 $\pm$ 0.1 ^a	56.4 $\pm$ 2.5 ^a	1.0 $\pm$ 0.0 ^a
	Med interm	48.7 $\pm$ 1.5 ^b	0.7 $\pm$ 0.1 ^a	0.4 $\pm$ 0.1 ^a	73.1 $\pm$ 2.9 ^b	1.5 $\pm$ 0.1 ^a
	Tall poor	9.0 $\pm$ 1.0 ^c	4.2 $\pm$ 0.2 ^b	2.3 $\pm$ 0.1 ^b	82.2 $\pm$ 2.5 ^b	10.3 $\pm$ 1.1 ^b
2	Short good	48.0 $\pm$ 2.0 ^a	0.4 $\pm$ 0.0 ^a	0.2 $\pm$ 0.0 ^a	68.8 $\pm$ 1.8 ^a	1.4 $\pm$ 0.1 ^a
	Med interm	45.7 $\pm$ 3.0 ^a	0.8 $\pm$ 0.1 ^a	0.4 $\pm$ 0.0 ^a	79.5 $\pm$ 4.2 ^b	1.8 $\pm$ 0.0 ^b
	Tall poor	9.7 $\pm$ 0.7 ^b	4.9 $\pm$ 0.2 ^b	2.6 $\pm$ 0.1 ^b	81.5 $\pm$ 1.8 ^b	7.9 $\pm$ 0.1 ^c
3	Short good	43.9 $\pm$ 1.7 ^a	0.5 $\pm$ 0.1 ^a	0.3 $\pm$ 0.0 ^a	67.9 $\pm$ 1.4 ^a	1.6 $\pm$ 0.0 ^a
	Med interm	34.5 $\pm$ 1.8 ^b	0.9 $\pm$ 0.1 ^a	0.5 $\pm$ 0.1 ^a	88.1 $\pm$ 3.0 ^b	2.6 $\pm$ 0.0 ^b
	Tall poor	13.4 $\pm$ 0.8 ^c	3.3 $\pm$ 0.1 ^b	1.7 $\pm$ 0.1 ^b	83.4 $\pm$ 2.0 ^b	6.2 $\pm$ 0.3 ^c

^{a, b, c} indicate significant differences between swards within periods for each column ($p < 0.05$)

Instantaneous intake rates (IIR in gDM/min, gDDM/min and kcal/min) differed between swards, being significantly lower for the shortest sward type (**Table 10**Table). The IIRs of digestible crude protein (in gDCP/min) were significantly higher for the Mi swards compared with the two others. The “Sward x period” interactions were never significant.

Table 10: The determinants of the instantaneous intake rates (IIR of Dry Matter, Digestible Dry Matter, Net Energy and Digestible Crude Proteins): the results of the mixed models with least square means $\pm$ S.E., for the three swards.

Dependent variable	P value	Least Square means $\pm$ S.E.	
DM IIR (gDM/min)			
Sward	< 0.001	Short good	21.7 $\pm$ 2.5 ^a
Period	NS	Med interm	33.6 $\pm$ 2.5 ^b
		Tall poor	43.1 $\pm$ 2.5 ^b
DDM IIR (gDDM/min)			
Sward	< 0.001	Short good	12.4 $\pm$ 1.3 ^a
Period	NS	Med interm	18.4 $\pm$ 1.3 ^b
		Tall poor	22.9 $\pm$ 1.3 ^b
NE IIR (kcal/min)			
Sward	< 0.01	Short good	29.6 $\pm$ 2.9 ^a
Period	NS	Med interm	42.5 $\pm$ 2.9 ^b
		Tall poor	48.9 $\pm$ 2.9 ^b
DCP IIR (gDCP/min)			
Sward	< 0.01	Short good	1.7 $\pm$ 0.1 ^a
Period	NS	Med interm	2.2 $\pm$ 0.1 ^b
		Tall poor	1.4 $\pm$ 0.1 ^a

^{a, b, c} indicate significant differences between swards for each variable ($p < 0.05$)

The animal's selectivity, expressed as the proportion of the first hour of tests spent grazing on the taller sward (y), was regressed on the ratio of the IIRs realised on the swards in each period (x : IIRA/IIRB; sward A being the taller one). We tested this relation using the IIRs of dry matter, digestible dry matter, net energy and digestible crude proteins. For IIRs of DM, DDM and NE, neither the linear regression, nor the non-linear one were significant ($p > 0.05$). The only statistically significant model was that linking the time spent grazing the taller sward with the intake rate ratio of DCP:

$$y = 0.84(1 - \exp(-1.62 \cdot (x)^{3.75})) \quad (p < 0.001, n = 18, \text{Figure 27})$$

This non-linear regression accounted for 73% of the corrected sum of squares (pseudo- R^2 for non linear regressions), with an AIC of -61 whereas the linear regression ($y = ax$) only accounted for 61% of the corrected sum of square (R^2), with an AIC of -59. The best model was therefore the non-linear one.

When the intake rate of DCP on the taller sward was higher than that on the shorter sward, the animals spent about 80% of their time on the taller one; as the ratio decreased under 1 (*i.e.* the rates of intake of DCP are higher on the shorter swards) the animals spent more time feeding on the good quality, shorter swards. There were exceptions, with the two

individuals proposed the Sg/Tp choices in P1 selecting the taller sward though the IIR of DCP was slightly higher on the shorter one (the ratio of the IIRs of DCP = 0.85).

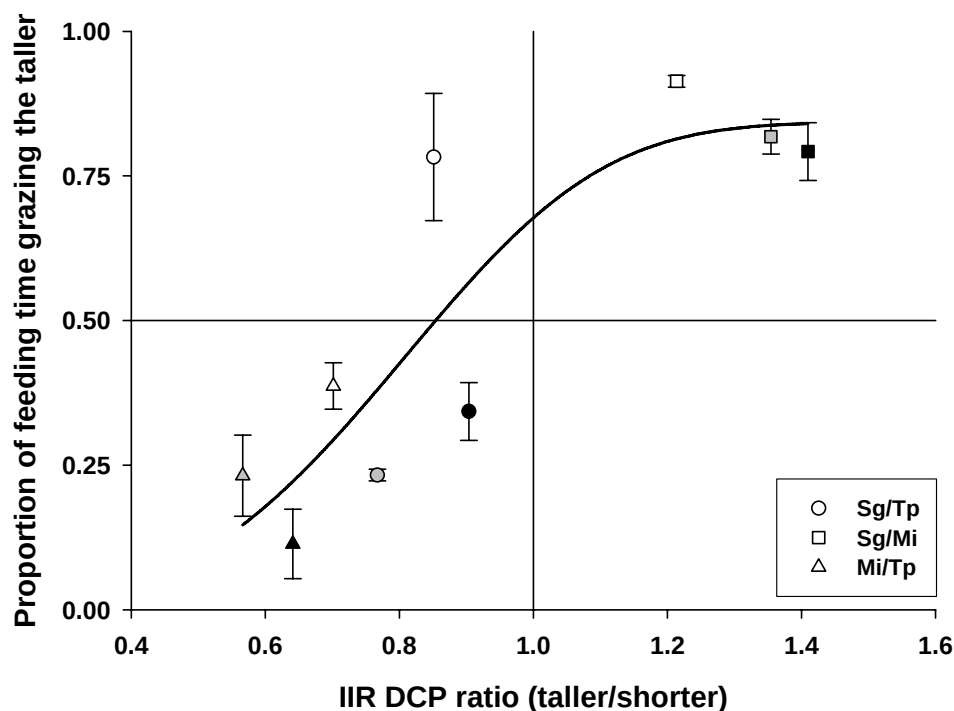


Figure 27: Relationship between the time spent grazing on the taller sward (first hour) and the ratio of the instantaneous intake rates of digestible crude proteins (IIR DCP) of the two swards (mean of the two individuals $\pm$ S.E.); open symbols for Period 1, grey symbols for Period 2 and black symbols for Period 3.

Daily grazing time and intake

The daily grazing time of the horses averaged $59.0\% \pm 1.6\text{S.E.}$ ($14\text{h}09/\text{day} \pm 23\text{min}$). In the complete model, the ‘pair-wise choice x period’ interaction was significant and the ANOVAs performed for each period revealed that in P2, the two horses offered the Sg/Tp association grazed significantly longer than the others (66.7% vs. 56.1%). This pattern did not appear in the two other periods, but large inter and intra- individual variations were observed ($\text{RSD} = 9.2\%$).

As the actual biomasses available were not exactly the planned ones, and they varied among periods, the three pair-wise choices did not offer the same herbage DDM as initially planned (range: $56\text{--}108\text{kgDDM}$ instead of 80kgDDM), and this could have affected intake.

We tested for an effect of total DDM available on total daily intake: no effect was detectable ($p>0.05$). The digestibility of the diet was estimated from faecal nitrogen (in %DM) in each pair-wise choice: the ‘pair-wise choice x period’ interaction was significant ($p<0.001$) and the results of the ANOVAs for each period are presented in **Table 11**. The digestibility of the diet varied between tests and periods. For both faecal production (in gDM/kgLW) and intake models (in gDM/kgLW or in gDDM/kgLW), this interaction was not significant. Faecal excretion (in gDM/kgLW) varied significantly between pair-wise tests but not between periods, and was significantly higher for the two choices where the Tp sward was offered ($p<0.001$). There were no significant differences in intake levels between diet types. The horses ingested an average of 24.0gDM/kgLW/day (± 0.9 S.E.), which corresponds to 13.0gDDM/kgLW/day (± 0.5 S.E.) (**Table 11**).

Table 11: Dry Matter Digestibility of the diets (from faecal Crude Protein, means and S.E. from the ANOVAs), faecal excretion and daily intake (least square means and S.E. from the mixed models with the interaction “pair-wise choice x period” NS) for the three pair-wise choices and the three periods.

Pair-wise choice	Period	Diet digestibility (%DDM)	Faecal excretion (gDM/kgLW)	Intake of DM (gDM/kgLW)	Intake of DDM (gDDM/kgLW)
Sg/Tp	1	49.1 $\pm$ 0.1 ^{a,A}			
	2	53.5 $\pm$ 0.2 ^{b,A}	11.7 $\pm$ 0.5 ^A		
	3	54.0 $\pm$ 0.0 ^{b,A}			
Sg/Mi	1	53.6 $\pm$ 0.8 ^{a,B}			
	2	57.8 $\pm$ 0.1 ^{b,B}	10.3 $\pm$ 0.5 ^B	24.0 $\pm$ 0.9	13.0 $\pm$ 0.5
	3	55.9 $\pm$ 0.3 ^{b,B}			
Mi/Tp	1	54.3 $\pm$ 0.8 ^{a,B}			
	2	50.6 $\pm$ 0.2 ^{b,C}	11.3 $\pm$ 0.5 ^C		
	3	55.6 $\pm$ 0.4 ^{a,B}			

^{a, b, c} indicate significant differences between periods within pair-wise choice ($p<0.05$)

^{A, B, C} indicate significant differences between pair-wise choices (within periods when relevant, $p<0.05$)

Discussion

The three swards differed in availability (height and biomass) and quality (NDF and/or CP contents), so the pair-wise choices offered to the horses were appropriate for investigating how they would adapt their feeding behaviour faced with a trade-off between availability and quality. The magnitude of the difference in quality between swards increased during the experiment: maturation of the Tp sward resulted in an increase of the NDF content after P1, while the CP content became half that of the Sg sward in P3. Consequently, the nutritional value (DCP and NE) of the TP sward decreased.

Preferences and Optimal Foraging

Both in the short-term and at the daily scale, the horses selected the taller sward (Tp or Mi) in the first period and the shorter alternative (Mi or Sg) in periods 2 and 3. The short sward was ingested more slowly than the two others, especially the reproductive one. If the horses were acting to maximise dry matter or energy gain (maximising DM, DDM or NE instantaneous intake rates), they should have spent less of their time grazing the shorter sward than its alternative. This behaviour was observed in a previous experiment, when the horses grazed vegetative swards that differed in height only, *i.e.* between 7 and 17cm, with a constant NDF (49%DM) and CP (18%DM) content (Edouard et al. submitted). This also happened in the first period of the present experiment but not in the two following ones. We suggest that the behaviour changed because the maturation of the swards modified the constraints. Cattle grazing reproductive grass offered as an alternative to vegetative swards also expressed a preference for the shorter vegetative grass (Dumont et al. 1995), and all the more so as the reproductive one matured (Ginane et al. 2003). In both their study and ours, the decreasing nutritional value of the reproductive sward led the animals to favour the shorter ones more strongly.

Selection of the optimal sward: the importance of proteins

The Mi sward was particularly selected at the short time scale, (62 to 91% of the first hour feeding time), and also on a daily basis but to a lesser extent (53 to 79% of the daily feeding time). The Forage Maturation Hypothesis (Fryxell 1991) proposes that the daily forage intake rate of a herbivore is constrained by forage intake rate (commonly found to be

an asymptotic function of forage quantity) and forage digestion (often a negative function of forage quantity). As a consequence these two constraints limit the potential rate of energy intake and its maximum can be found at the intersection of the two curves which has been shown to be usually achieved in patches of intermediate forage biomass and height for ruminants (Fryxell 1991; Wilmshurst et al. 1995; Drescher et al. 2006b). In the present study, the horses did not select patches on the basis of their rate of dry matter, digestible dry matter or energy intake. As daily intake was not measured on swards offered alone, it is not possible to predict which sward would optimize both the ingestion and digestion constraints. Nevertheless, this was the sward on which the horses achieved the highest protein (DCP) intake rate, which was the best predictor of their preferences (**Figure 27**). The shape of the curve implies that the animals were fairly sensitive to DCP intake rate differences and that they could perceive the alternative reasonably well and selected the best one (Illius & Gordon 1990). In P1, however, the two horses fed on the Sg/Tp choice grazed longer on the Tp sward in spite of a higher DCP IIR on the shorter one. This result caused the curve not to pass exactly through the point (1, 0.5) as we had expected (**Figure 27**): the horses therefore over selected the taller swards according to this model. The choices realised in P1 are all above the sigmoid curve, so for all three pair-wise choices, the horses grazed longer on the taller sward offered than expected from the regression. This is consistent with the previous experiment which showed that the animals selected the tallest swards when the differences of feed value between swards were slight (Edouard et al. submitted). Moreover, in the first period, the reproductive sward was at the beginning of its maturation process and was composed of long, good quality leaves which the horses may have been selecting actively, as this is likely to be the best way of achieving the high diet digestibility observed on the Mi/Tp choice in P1 (54%) when the horses grazed longer on Tp at a daily scale (although the digestibility of the whole Tp sward was only 49%). Highly selective behaviour for green leaves has also been observed in ewes grazing a tall reproductive sward (Garcia et al. 2003). In the present study, over-selection of leaves could have led to the under-estimation of the IIR of DCP realised on the taller sward in P1: the ratio of IIR could therefore, in reality, have been >1 .

This study therefore shows that the selection of feeding sites by these horses was constrained mainly by the CP content of the grass. Pearson et al. (2001) have already shown that the low CP content of straws was the main reason for the low daily intake of straw diets by donkey and ponies, due to the inhibition of microbial digestion in the hindgut. At pasture, selection by Brent geese (*Branta bernica*) for short and intermediate swards resulted from constraints on nitrogen absorption rather than on digestibility (Hassal et al. 2001). Sheep are

also able to select a diet that meets their protein requirements when offered a choice between two concentrated feeds that differ in protein content (Kyriasakis & Oldham 1993). From the INRA tables for 2yr-old growing horses, the optimal DCP concentration of forages for optimal live weight gains is 40-55gDCP/kgDM. In the first period, all the swards provided DCP amount close to or above these recommendations (38-74gDCP/kgDM). In P2-P3, the Tp sward feed value declined down to 30gDCP/kgDM and may thus have been limiting. To maintain their protein intake, horses switched toward the alternative sward offering a higher DCP content. Food processing constraints on the reproductive sward may also have limited their selection (Spalinger & Hobbs 1992). Chewing is known to be a major cause of energy expenditure compared with biting (Illius et al. 1995), and this could have increased the cost of feeding on tall grass patches leading horses to avoid this resource.

The modulation of choices when regulating the intake of several nutrients

Even, when differences between the two alternative swards were strong, the horses expressed partial preferences leading to sub-optimal choices. Such behaviour has already been reported for sheep (Dumont et al. 1998), cattle (Ginane et al. 2002b) and horses (Edouard et al. submitted) and has been explained as ‘sampling behaviour’. Over the day, the horses often switch between swards (1.8 ± 0.1 S.E. switches/h grazing for Sg/Tp; 2.3 ± 0.1 S.E. switches/h grazing for Sg/Mi and Mi/Tp, $p < 0.05$). Such switches, which were more frequent when the characteristics of the swards were closer (*e.g.* Sg/Mi and Mi/Tp), could indicate that the horses needed to re-evaluate sward value regularly, as nutrient IIR varies due to depletion by the animals.

Herbivores are expected to select mixed diets (Illius & Gordon 1990; Parsons et al. 1994a) to regulate the intake of multiple nutrients (Simpson et al. 2004). It is unlikely that a single type of plant resource has the perfect balance of nutrients to meet the nutritional needs of the animals, so they should select a mixture of plant resources in order to achieve a diet that provides the optimum nutrient balance (Rutter 2006). In this particular study, the sward maximising digestible protein content (the shorter) was not the one that maximised energy content (the taller) so that the horses could have balanced their protein and energy intake by feeding on both sward types. Horses, like many other herbivores, cannot synthesise at least 10 necessary amino-acids, in consequence these can be obtained only by eating them (Martin-Rosset 1990). In contrast, horses can mobilize their body reserves to compensate for low

energy supplies (Martin-Rosset & Doreau 1984b): dietary nitrogen sources therefore appear to be more constraining than energy, and facing a trade-off, the animals could have primarily selected for nitrogen, particularly when this essential nutrient was a limited resource. This suggests that the animals select their food on the basis of the nutritional quality of their environment, as proposed for deer (Verheyden-Tixier et al. 2008). The protein:energy ratio is an important determinant of food preferences in herbivores (Egan 1977). For young horses, the ideal ratio of DCP/NE should be between 28 and 48gDCP/McalNE (Martin-Rosset & Tisserand 2004). The Tp sward provided on the average 36gDCP/McalNE in P1, decreasing down to 25gDCP/McalNE in P2-P3, which is under the recommended ratio. Sg and Mi swards provided an average of 57 and 52gDCP/McalNE, respectively, which is above the recommended ratio. Selecting a mix of both sward types would thus bring the protein:energy ratio into the optimal range for growth. It has been demonstrated that an excessive amount of protein relative to energy can affect feeding preferences (Provenza et al. 1996). Herbivores which have ingested a level of protein that meets their requirements could then be expected to decrease their preference for this particular nutrient, and reduce their use of the resources with the highest protein content (see Kyriasakis & Oldham 1993 for sheep and Verheyden-Tixier et al. 2008 for red deer). This could be due to postingestive feedbacks, and would limit the costs of protein excretion (Verheyden-Tixier et al. 2008). Whether or not these processes occur in horses needs to be investigated.

In all the pair-wise choices and periods, the horses grazed for 14h per day. The two horses that grazed longer on Sg/Tp in P2 might have been compensating for their low individual intake rates on the Sg sward. Diet digestibility was generally lower for the pair-wise choice offering Tp as an alternative, and faecal excretion was higher here. Compared with ruminants, which are known to be constrained by the rate of passage through the digestive tract for high fibre contents, the horses do not appear to be limited by the rate of passage (Janis 1976; Edouard et al. 2008). The horses ingested an average of 13gDDM/kgLW on all pair-wise choices and periods, which is consistent with previous measurements made on the same pasture when animals were only confronted with changes in the height of the swards (Edouard et al. submitted). The horses adjusted their grazing time and preferences in order to maintain a constant daily intake of digestible dry matter in all the conditions of this experiment.

Conclusions

Faced with variations in their nutritional environment, the horses grazed selectively. When the differences in the nutritive value of the swards available were great, horses selected the intermediate or the shortest swards that maximised their rate of digestible protein intake. Consequently, they maintained an intense grazing pressure on high-quality growing grass, a process that maintains the spatial heterogeneity of vegetation (Adler et al. 2001). These results emphasize the importance of sward quality, a constraint that overrode the effect of intake rate here. However the selection for digestible protein was partial, as animals did not spend all their time on the most profitable alternative. The sward that optimized the protein intake rate was not the one that optimized the energy intake rate, so the horses choices may have resulted from a trade-off between these two essential requirements. By modulating their feeding time between the two swards, they adapted their behaviour to the heterogeneity of their environment and achieved a high-quality, balanced diet that met their nutritional requirements.

Acknowledgements

The authors thank *Les Haras Nationaux* (the French National Stud) for funding this study through a grant to G. Fleurance, R. Baumont and P. Duncan, which also provided half a doctoral fellowship to N. Edouard completed by the *Région Limousin* (France). We thank the staff of the experimental farm of the French National Stud in Chamberet, particularly Laurence Wimel, Patrice Dupuy and Claude Larry for their advices and technical help.

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 structurales (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/m²) 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 ±1.0	15.4 ±1.2	56.5 ±0.7	95.4 ±4.0	1.40 ±0.01
		Foins de gram	-	-	-	63.7 ±1.0	11.6 ±0.7	52.3 ±0.7	58.3 ±2.0	1.21 ±0.01
		Foins de leg	-	-	-	51.7 ±2.4	16.5 ±0.7	60.0 ±1.5	96.2 ±2.6	1.24 ±0.03
Chapitre 2 pâturage 2006	Toutes confondues	Court	6.0 ±0.1	5.2 ±0.1	64.8 ±1.4	49.4 ±0.9	18.1 ±0.5	61.5 ±0.6	113.5 ±4.2	1.53 ±0.01
		Moyen	11.0 ±0.1	6.3 ±0.1	118.3 ±1.8	50.3 ±0.7	19.6 ±0.4	61.0 ±0.5	125.5 ±3.7	1.57 ±0.01
		Haut	17.8 ±0.1	7.7 ±0.1	201.6 ±3.5	48.4 ±1.2	18.0 ±0.3	62.2 ±0.8	111.6 ±3.3	1.56 ±0.01
		Court bon	8.2 ±0.1	6.4 ±0.1	52.1 ±2.4	57.2 ±0.6	13.0 ±0.5	56.5 ±0.4	73.5 ±3.9	1.35 ±0.02
1	Moyen interm	Moyen interm	13.6 ±0.2	9.0 ±0.2	121.8 ±4.2	58.4 ±0.9	11.3 ±0.4	55.7 ±0.6	60.9 ±3.0	1.28 ±0.01
		Haut pauvre	81.3 ±0.6	36.6 ±0.8	559.0 ±18.5	59.7 ±0.5	8.3 ±0.4	54.9 ±0.3	37.7 ±3.8	1.17 ±0.01
		Court bon	7.0 ±0.1	5.4 ±0.1	63.5 ±2.3	56.2 ±0.8	13.9 ±0.4	57.1 ±0.5	80.6 ±3.3	1.38 ±0.02
Chapitre 3 pâturage 2007	2	Moyen interm	12.5 ±0.2	8.5 ±0.2	140.7 ±4.7	60.7 ±0.9	12.1 ±0.3	54.3 ±0.6	69.1 ±2.5	1.26 ±0.02
		Haut pauvre	83.9 ±0.7	39.7 ±0.7	780.9 ±18.8	61.9 ±0.5	7.4 ±0.4	53.5 ±0.3	30.5 ±2.9	1.15 ±0.01
		Court bon	6.8 ±0.2	4.4 ±0.1	67.6 ±2.7	55.1 ±0.4	13.3 ±0.6	57.9 ±0.3*	76.1 ±5.2	1.36 ±0.02
3	Moyen interm	Moyen interm	12.7 ±0.2	8.4 ±0.1	169.6 ±5.5	60.8 ±1.0	11.7 ±0.3	54.2 ±0.6	66.1 ±2.4	1.25 ±0.02
		Haut pauvre	75.7 ±1.0	39.2 ±0.8	884.2 ±21.2	64.8 ±0.7	7.0 ±0.2	51.6 ±0.5	29.4 ±2.1	1.10 ±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 Ingerées		
			Masse bouchée (gMS)	Fréquence bouchée (n/min)	VII MS (gMS/min)	VII MSD (gMSD/min)	Digestibilité du régime (%)	QI MS (gMS/kgPV)	QI MSD (gMSD/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 : $y = (4.51 \cdot x) / (1 + 0.09 \cdot x)$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.73$, **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.

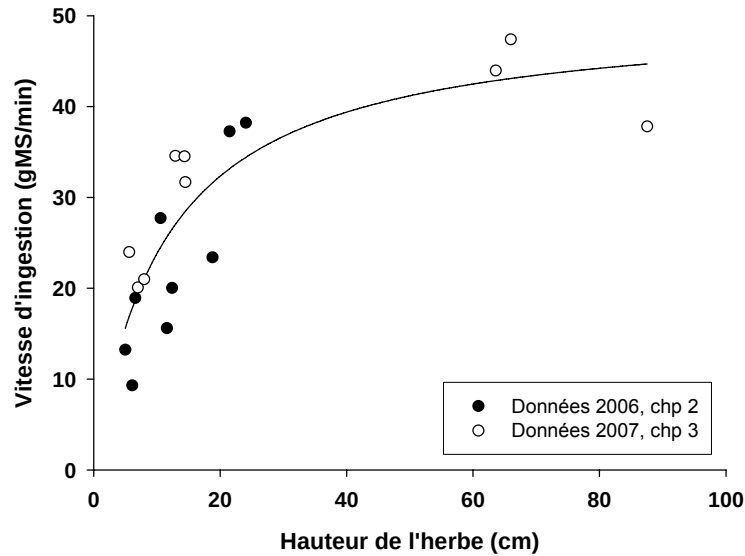


Figure 28 : Relation entre la vitesse d'ingestion de MS (moyenne des 2 ou 3 individus testés sur chaque couvert) et la hauteur du couvert, à partir de la réunion des données issues des expérimentations menées en 2006 (Chapitre 2) et en 2007 (Chapitre 3).

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 (Shipley et al. 1994). L'équation obtenue est la suivante : $y = (0.009 \cdot x) / (1 + 0.077 \cdot x)$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.76$ (**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.

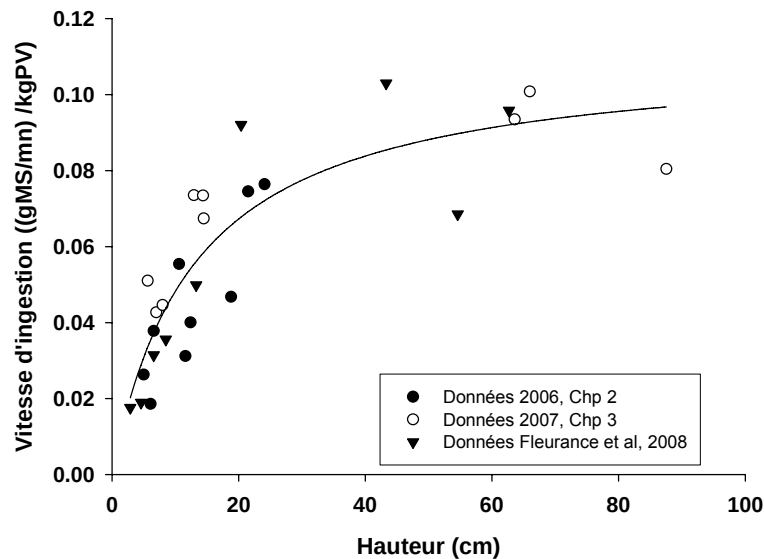


Figure 29 : Relation entre la vitesse d'ingestion de MS (moyenne des 2 ou 3 individus testés sur chaque couvert, corrigée par le PV des animaux) et la hauteur du couvert, à partir de la réunion des données issues des expérimentations menées en 2006 (Chapitre 2, PV moyen = 503kg) et en 2007 (Chapitre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

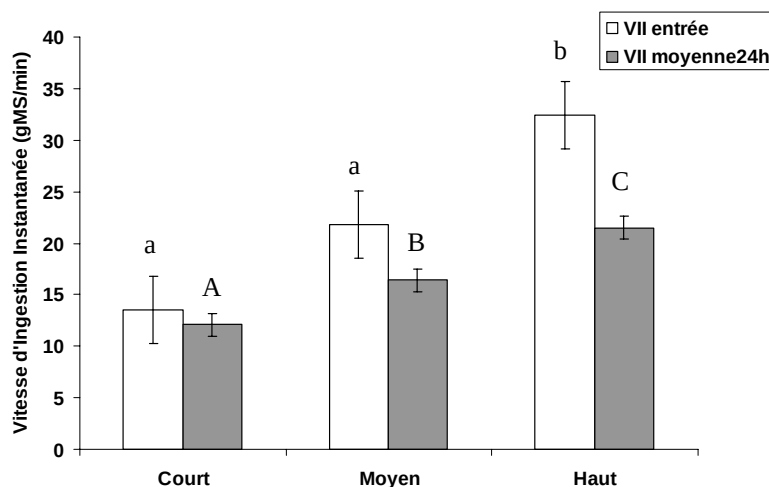


Figure 30 : Pour illustrer l'hypothèse selon laquelle la déplétion des couverts a pu entraîner une diminution de la VII à l'échelle de la journée, un indice de la vitesse d'ingestion journalière a été calculé à partir de l'équation de réponse fonctionnelle estimée sur la gamme testée ($VII \text{ (gMS/min)} = (2.45 \times \text{hauteur}) / (1 + 0.027 \times \text{hauteur})$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.56$, 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).

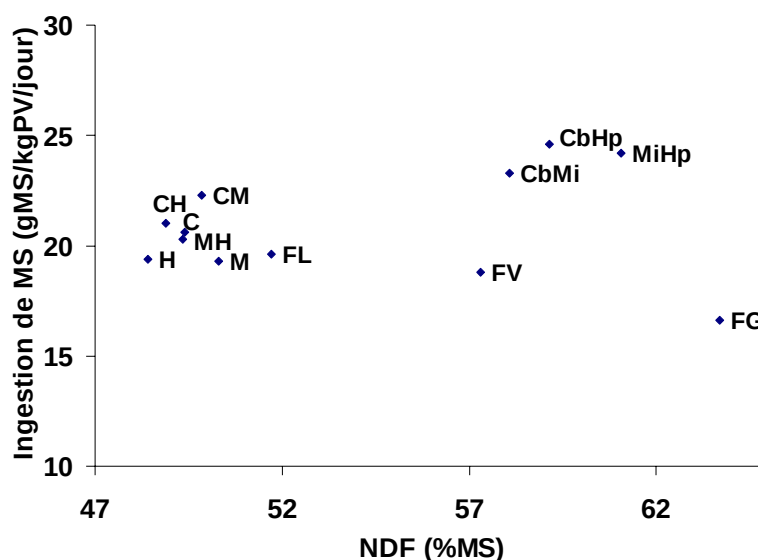


Figure 31 : Ingestion de MS en fonction de la teneur en fibres de la ressource offerte : FV fourrages verts, FG foin de graminées, FL foin de légumineuses (Chapitre 1) ; C court, M moyen, H haut, CM court/moyen, CH court/haut, MH moyen/haut (Chapitre 2) ; CbHp court bon/haut pauvre, CbMi court bon/moyen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

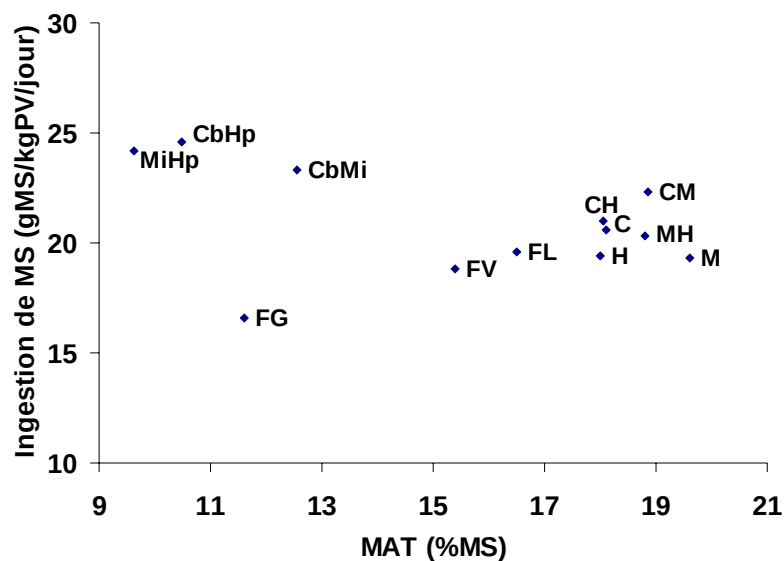


Figure 32 : Ingestion de MS en fonction de la teneur en matières azotées totales de la ressource offerte : pour les définitions, voir la Figure 31.

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 foin 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 foin 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**).

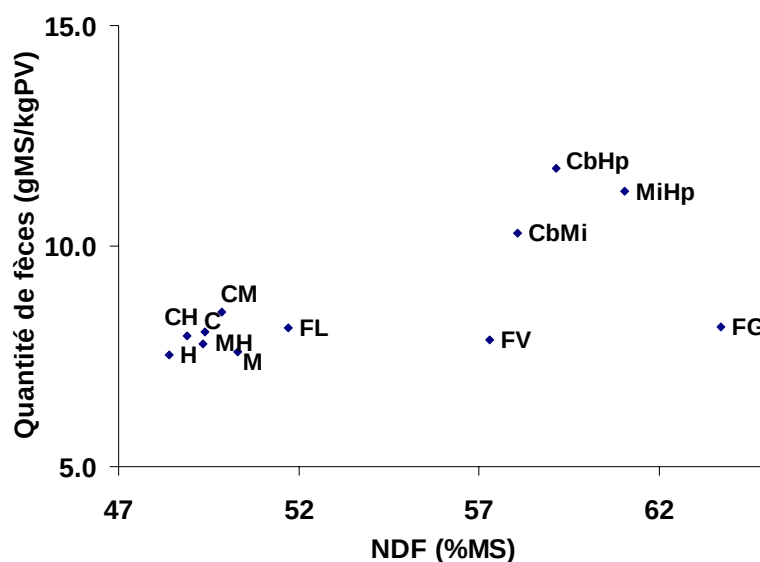


Figure 33 : Quantité de fèces produite en fonction de la teneur en fibres de la ressource offerte : pour les définitions, voir la Figure 31.

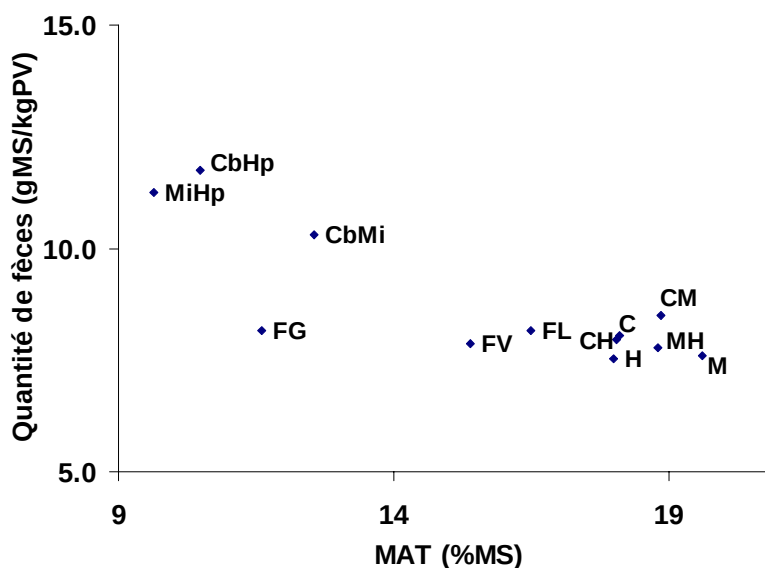


Figure 34 : Quantité de fèces produite en fonction de la teneur en matières azotées totales de la ressource offerte : pour les définitions, voir la Figure 31.

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.

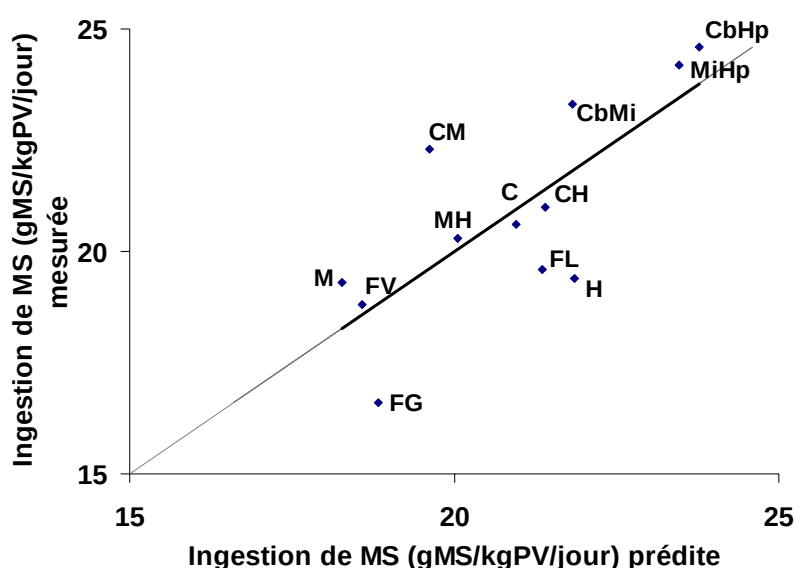


Figure 35 : Relation entre l'ingestion mesurée et l'ingestion prédite par le modèle linéaire multiple intégrant les teneurs en fibres et en matières azotées totales de la ressource : pour les définitions, voir la Figure 31. L'équation de régression est : $\text{Ingestion (gMS/kgPV/jour)} = 82.68 - 1.34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

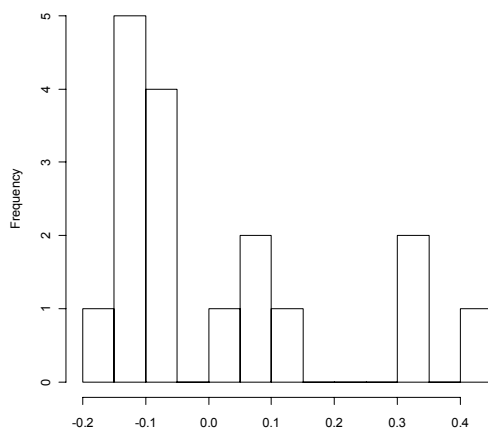


Figure 36 : Histogramme de distribution des pentes issues des régressions individuelles entre l'ingestion de matière sèche (en gMS/kgPV/jour) et la digestibilité de la matière sèche (%).

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**).

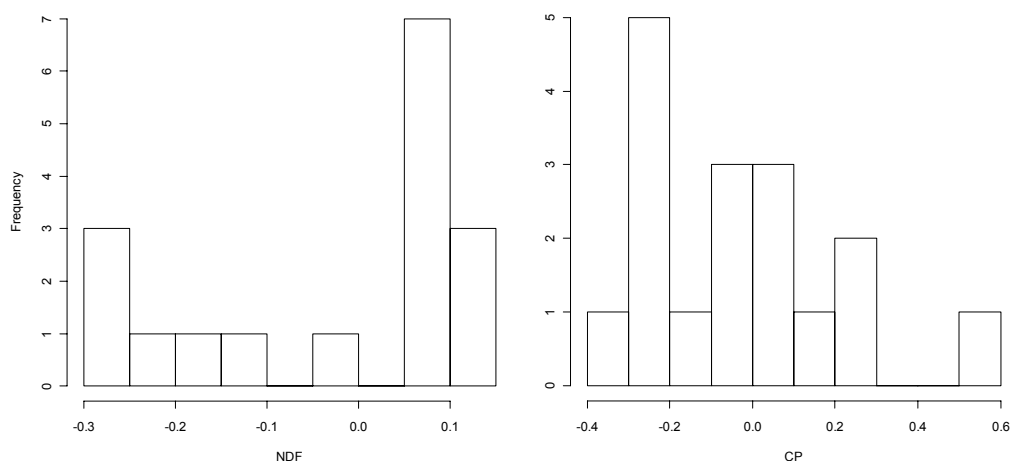


Figure 37 : Histogrammes de distribution des pentes des régressions individuelles entre l'ingestion de matière sèche (en gMS/kgPV/jour) et la teneur en fibres (NDF en %MS, à gauche) ou la teneur en protéines (CP en %MS, à droite).

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.

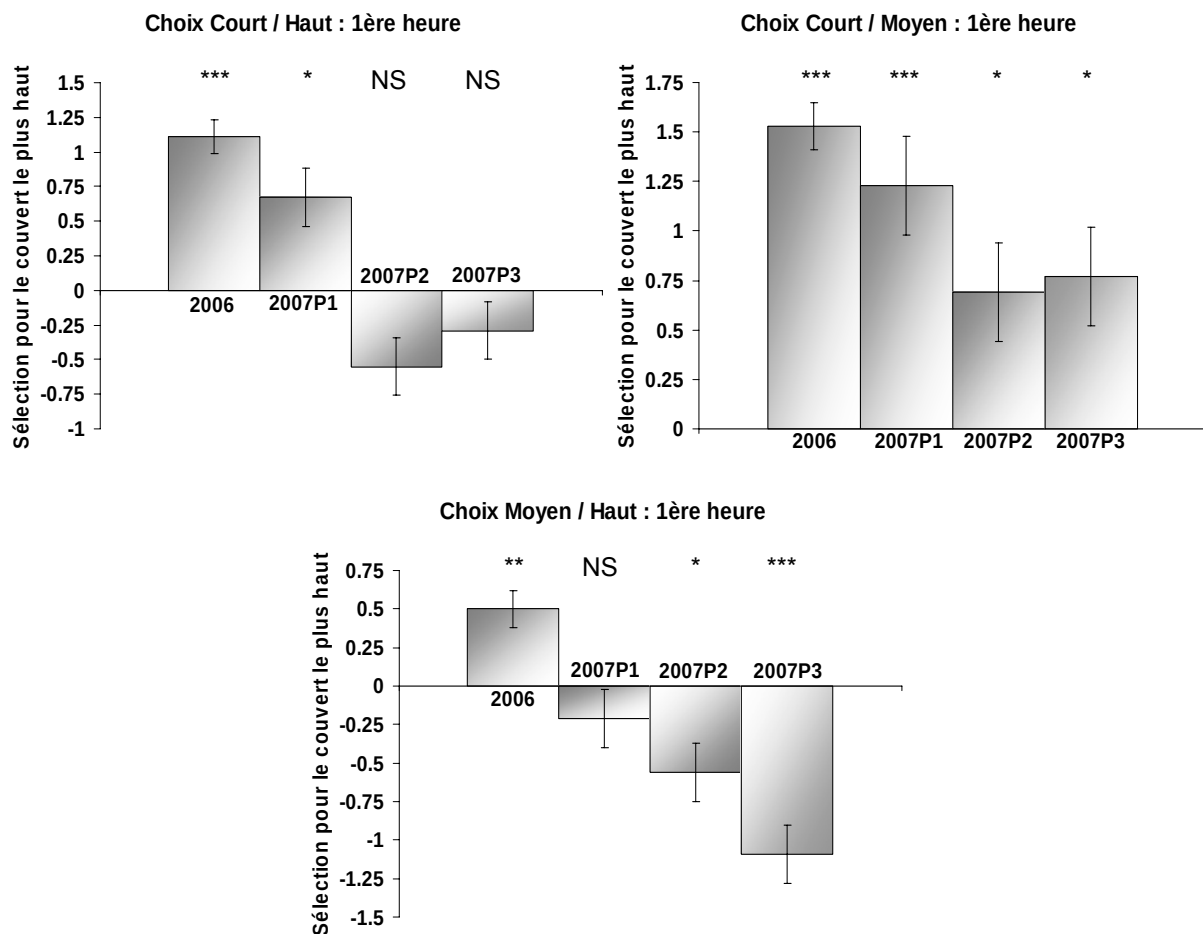


Figure 38 : Sélection pour le couvert le plus haut (logarithme du rapport entre la proportion du temps d'alimentation passé à pâturer le couvert le plus haut, et la proportion du temps d'alimentation passé à pâturer le couvert le plus court), lors de la première heure de test pour les trois choix binaires (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).

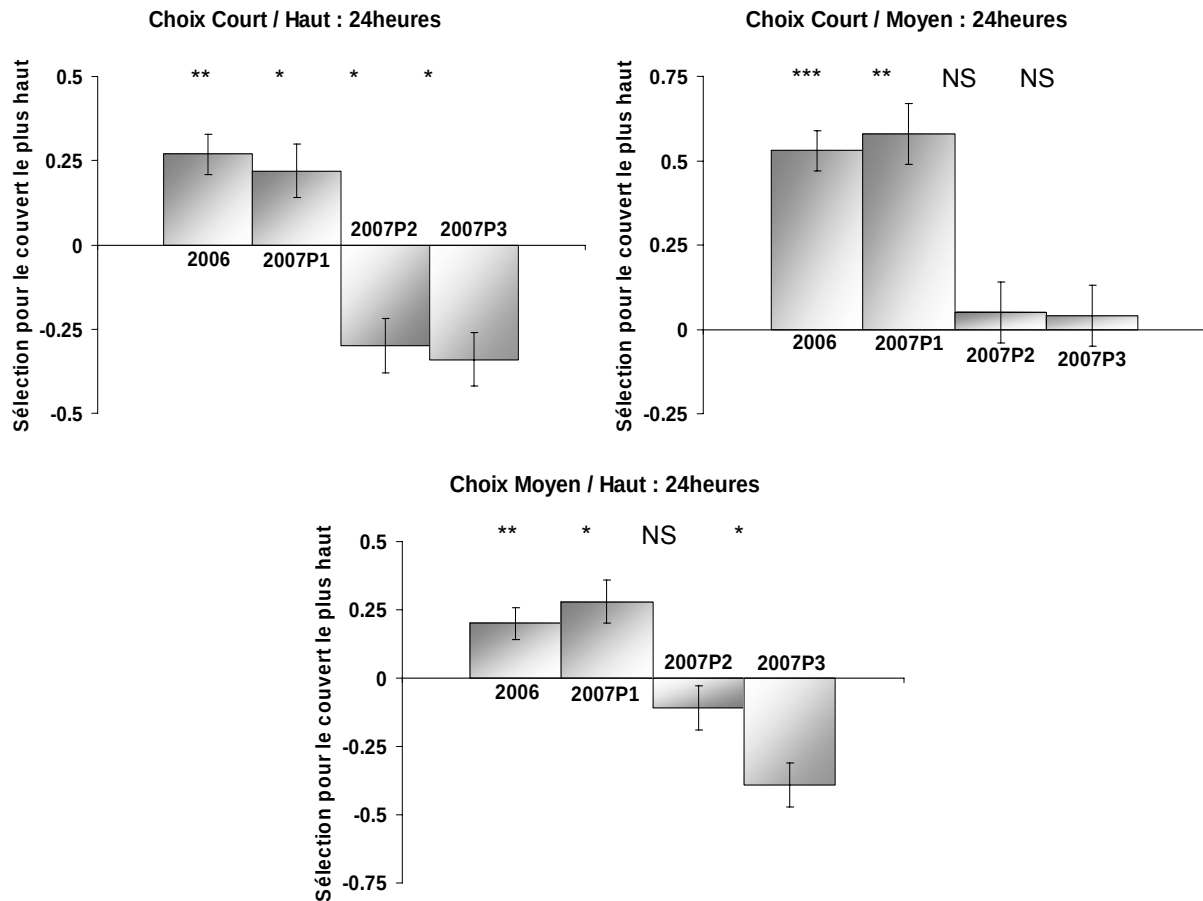


Figure 39 : Sélection pour le couvert le plus haut (même calcul que pour la Figure 38), lors des 24 heures d'observations pour les trois choix binaires (moyenne des 3 individus en 2006 et des 2 individus en 2007 $\pm$ S.E.) ; NS : non significatif, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, issus 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.

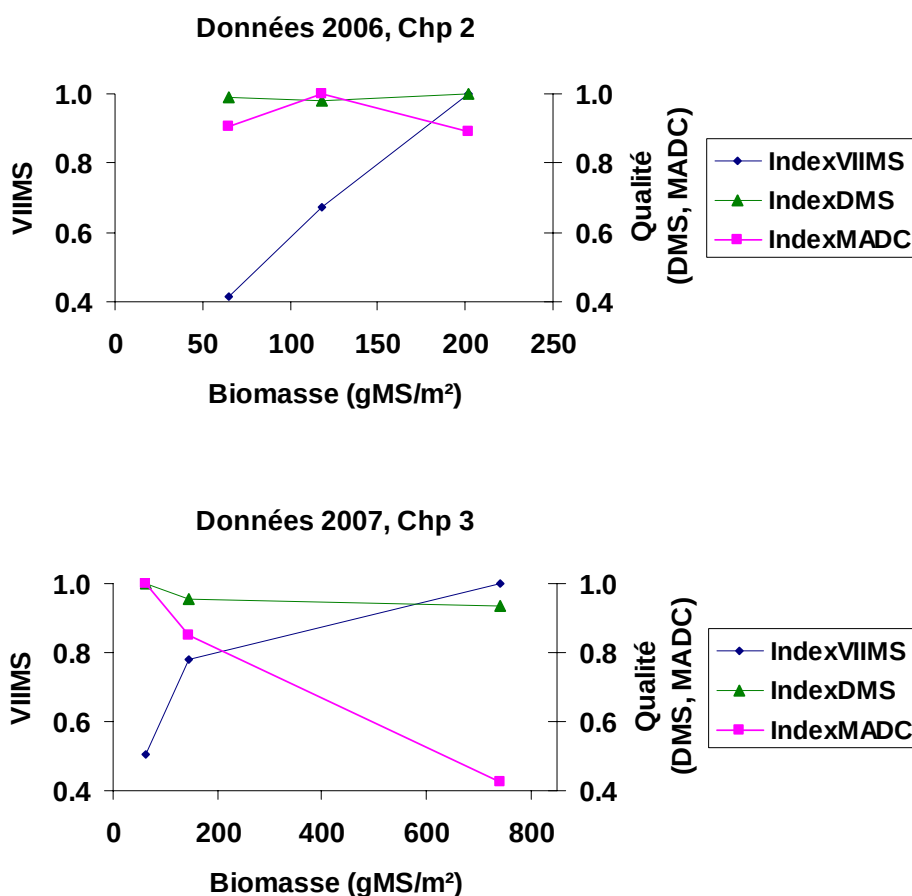


Figure 40 : D'après le principe de la Forage Maturation Hypothesis (Fryxell 1991), les herbivores doivent choisir les sites d'alimentation maximisant les contraintes d'ingestion et de digestion. En l'absence de mesures d'ingestion journalière sur chacun des couverts offert seul en 2007, nous nous sommes 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 pâturent 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.

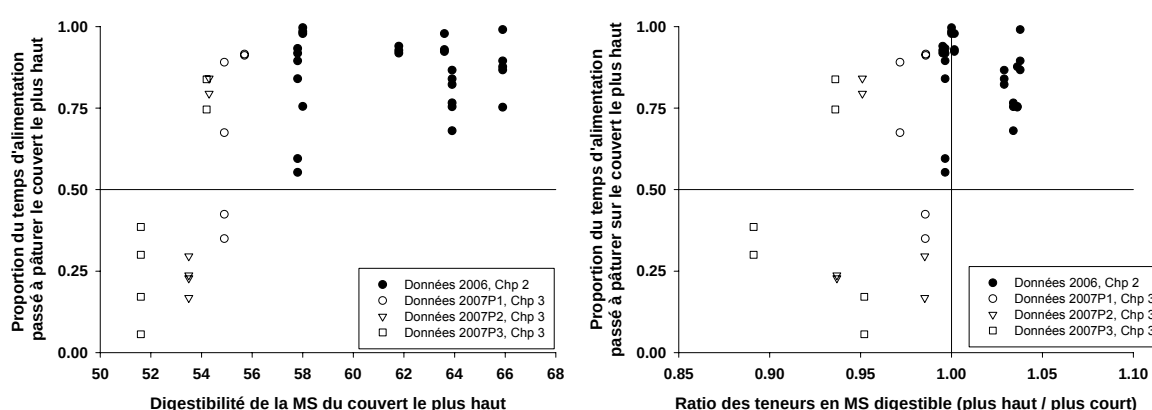


Figure 41 : Relation entre le temps passé à pâturer le couvert le plus haut lors de la 1^{ère} heure de test et la teneur en MSD du couvert le plus haut (en %, à gauche) ou le ratio des teneurs en MSD entre les deux couverts offerts en choix (à droite), à partir de la réunion des données issues des expérimentations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

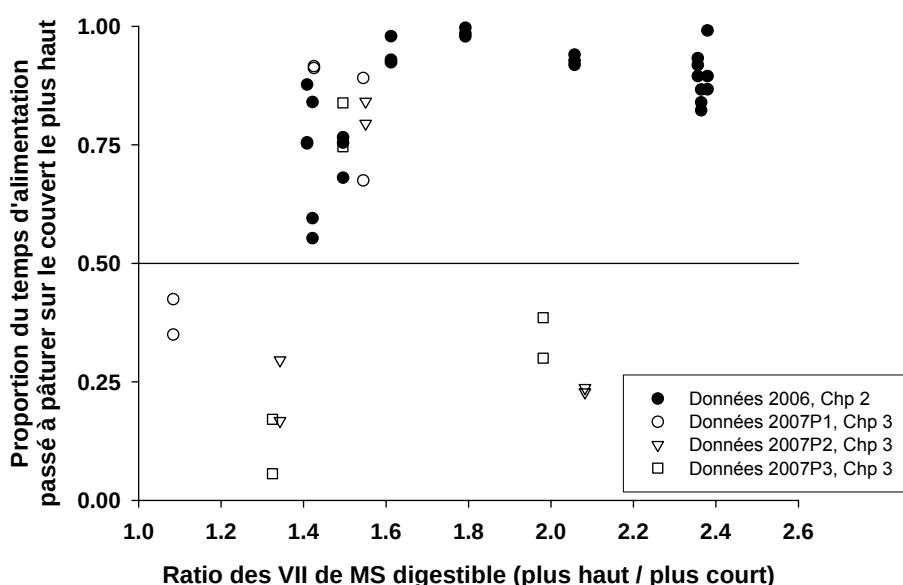


Figure 42 : Relation entre le temps passé à pâturer le couvert le plus haut lors de la 1^{ère} heure de test et le ratio des vitesses d'ingestion de matière sèche digestible entre les deux couverts offerts en choix, à partir de la réunion des données issues des expérimentations menées en 2006 (Chapitre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

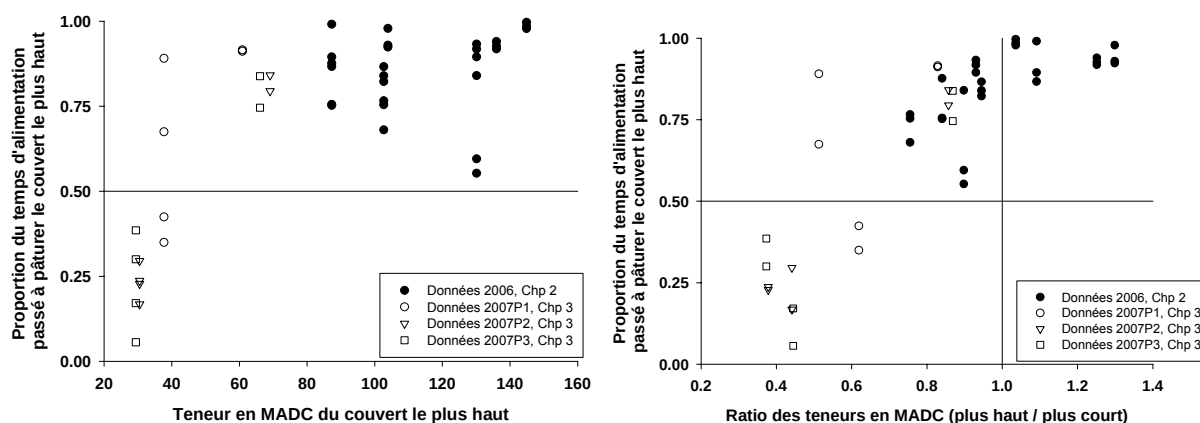


Figure 43 : Relation entre le temps passé à pâturer le couvert le plus haut lors de la 1^{ère} heure de test et la teneur en matières azotées digestibles du couvert le plus haut (en gMADC/kgMS, à gauche) ou le ratio des teneurs en MADC entre les deux couverts offerts en choix (à droite), à partir de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

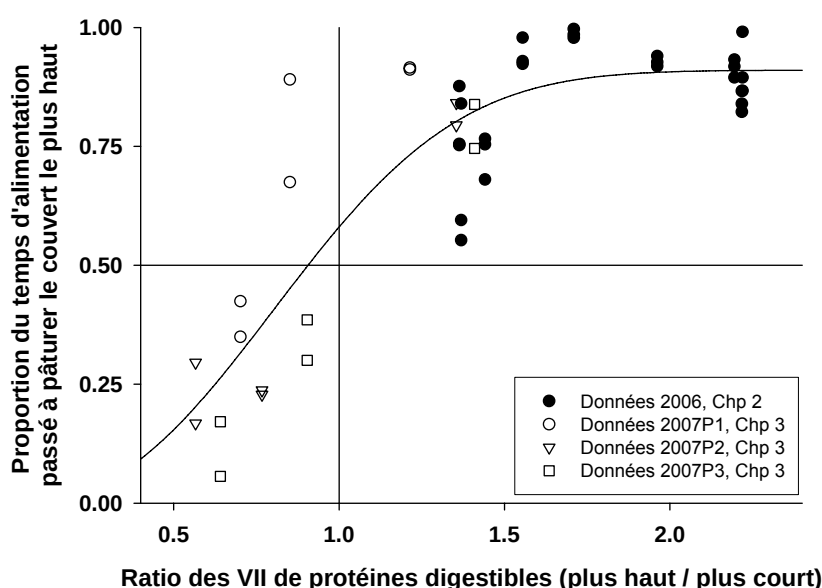


Figure 44 : Relation entre le temps passé à pâturer le couvert le plus haut lors de la 1^{ère} heure de test et le ratio des vitesses d'ingestion de matières azotées digestibles entre les deux couverts offerts en choix, à partir de la réunion des données issues des expérimentations menées en 2006 (Chapitre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

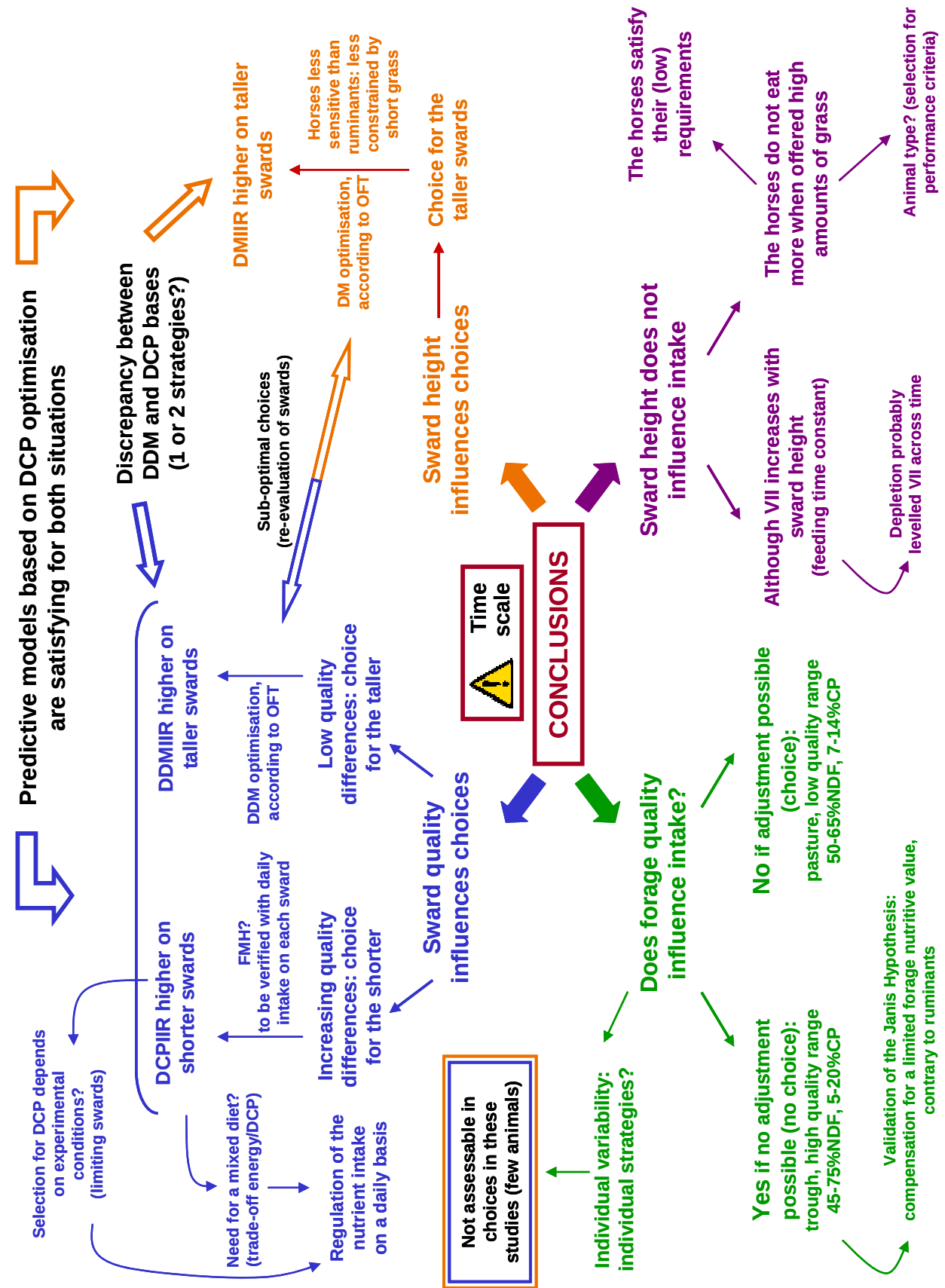
impliquaient un rapport azote/énergie bien supérieur à la valeur recommandée pour l'optimisation des performances de chevaux en croissance (Cb et Mi : 52-57gMADC/Mcal ; ratio recommandé : 28-48gMADC/Mcal d'après Martin-Rosset & Tisserand 2004), impliquant des apports en protéines trop élevés comparés 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 taries (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 pouliche prélève des bouchées sur un plateau du couvert Moyen intermédiaire, 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'Elevage.
- 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. & Ingvarsen,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., Houpt,K.A., Hintz,H.F. & Houpt,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.
- Shipley, 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 Langevelde, 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 Langevelde), 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*}

^a*Les Haras Nationaux, Direction des Connaissances, Station Expérimentale des Haras Nationaux, 19370 Chamberet, France*

^b*INRA, Unité de Recherches sur les Herbivores, Theix, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France*

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

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

^e*CSIRO – 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

INTRODUCTION

The functional response, that is the relationship between the intake rate of a foraging animal and the availability of food items (Holling, 1959), has been subject to numerous investigations because it is central in understanding predator-prey and plant-herbivore interactions (Noy-Meir, 1975; Spalinger and Hobbs, 1992). In mammalian grazing herbivores, for which the rate of forage intake has consequences for fitness and production (Smallegange and Brunsting, 2002), the intake rate has commonly been found to increase asymptotically with grass biomass or grass height on uniformly leafy swards, as a Type II functional response (Gross et al., 1993). Spalinger and Hobbs (1992) provided a theoretical explanation of the asymptotic curve through the competing processes of cropping and processing food in the mouth of grazers foraging on food-concentrated patches. Because larger bites need to be chewed for longer than smaller ones, bite size and bite rate are negatively related. Until recently, less attention has been given to the intake rate by mammalian grazing herbivores faced with mature swards which consist of complex mixture of various plant parts (e.g. leaves and stems), characterized by different structural and chemical properties (Van Soest, 1982) (but see Benvenutti et al., 2006, 2008; Drescher et al., 2006; van Langevelde et al., 2008).

Across species and individuals in mammalian herbivores, intake rates are also commonly affected by both body size and mouth morphology (Illius and Gordon, 1987; Demment and Greenwood, 1988; Gordon et al., 1996). Because intake rate increases with bite size (Spalinger et al., 1988) and larger herbivores obtain larger bites from their larger mouths (Gordon et al., 1996), when the availability of food is not limiting, larger herbivores are able to ingest more plant biomass per unit time than are smaller animals, both at the interspecific (Shipley et al., 1994) and intraspecific (Gordon et al., 1996) level. Theoretically, this scaling would be between 1 (scaling of buccal volume) and 0.75 (scaling of metabolic rate). However, when swards are limiting then large herbivores are more constrained and intake rate will reduce to scale at around 0.33 (Illius and Gordon, 1987).

It is well known that horses at pasture create and maintain patches of short grass where they spend most of their grazing time (Ménard et al., 2002) within a matrix of tall swards contaminated with faeces which are avoided for feeding (Ödberg and Francis-Smith, 1976; Edwards and Hollis, 1982; Putman et al., 1991). The usual explanation was that this feeding behaviour is an adaptation to reduce infection by gastrointestinal parasites (Taylor, 1954) but

recent studies suggest that this could also result, at least partially, from a nutritional strategy (Fleurance et al., 2005, 2007). A better understanding of the mechanisms of food acquisition by horses, obligate grazers (Martin-Rosset et al., 1984), would further contribute to unravel the processes determining grazing behaviour. The application of the concept of functional response has led to major insights into the process of resource acquisition by grazing ruminants, but has been poorly investigated in horses (but see Gross et al., 1993). The influence of body size of horses on their functional response has never been investigated experimentally, nor has the influence of sward quality.

In this study, we tested for the Type II functional response, the most frequently observed in mammalian herbivores, in horses (*Equus caballus*) varying in body size (ponies: 253 kg, saddle horses: 602 kg, heavy horses: 953 kg). We analysed the response of horses when presented with a wide range of biomass and quality in natural swards. As in Durant et al. (2003), we used the approach of Spalinger and Hobbs (1992) to explore the functional response of horses. According to the Process 3 of Spalinger and Hobbs (1992), which generally applies for grazers where the resources are spatially concentrated and apparent, it is primarily handling time that limits the intake rate. Handling time (H , min bite⁻¹), the inverse of bite rate (B , bites min⁻¹), is defined as the time needed to crop a bite (T_c , min bite⁻¹) and to process (chew and swallow) a mouthful (T_s , min bite⁻¹):

$$H = 1/B = T_c + T_s$$

T_s increases with bite size (S , gDM bite⁻¹), constrained by the maximum processing rate (R_{max} , gDM min⁻¹), thus:

$$T_s = S/R_{max}$$

Thus, handling time should increase linearly with bite size:

$$H = 1/B = T_c + (S/R_{max})$$

The objectives of this paper were i) to test if the Type II functional response describes the intake rate of horses of contrasting body sizes, ii) to determine whether Process 3 of Spalinger and Hobbs (1992) is applicable to horses (i.e. if handling time increases linearly with bite size), iii) to investigate the influence of sward fibrousness on handling time and iv) to discuss the influence of body size on the rate of intake by horses.

MATERIAL AND METHODS

The experiment was performed from 14 June 2005 to 06 October 2005 at the field station of the French National Stud, the Station Expérimentale des Haras Nationaux (Chamberet, France).

Animals

Nine non-reproductive female horses, between 6 and 11 years old, were used for this experiment: 3 ponies (Welsh breed; 252.8 ± 14.9 kg S.E.), 3 saddle mares (Anglo-Arab and French saddle breeds; 602.1 ± 39.8 kg S.E.) and 3 heavy mares (Breton breed; 952.8 ± 66.3 kg S.E.). From the beginning of the training period (one month prior to the start of the experiment) to the end of the experiment, the different sizes of horses were maintained in 3 enclosures at pasture sown in 1991 (9.1 ha; 30% English ryegrass *Lolium perenne*, 30% tall fescue *Festuca arundinacea*, 20% white clover *Trifolium repens*, 15% cocksfoot *Dactylis glomerata*, 5% alfalfa *Medicago sativa*). Here they were faced with a large range of vegetation varying in height and maturity as they grazed the pasture heterogeneously. During the training period, the nine animals were trained to graze from sward trays (see below) of various heights (between 2.5 and 49.5 cm) by presenting them, on a daily basis, alternating short and tall treatments. The sward trays were prepared (see below) the morning before the training test from another heterogeneous pasture previously grazed by horses, offering a large range of sward heights. The nine horses were held in individual horse boxes for 5 hours before being presented the trays in the test box at 13:30 p.m. to ensure that they ate from the swards offered to them. The horses were then offered an experimental tray from which they were allowed to take 20 bites and then returned to pasture.

The swards

During the experiment, the horses were presented with swards from the experimental area of the same pasture where they were maintained throughout the experiment, prepared to offer a wide range of sward heights and maturities typical of that eaten by horses. Nine sward types with sward heights of 2.9, 4.6, 6.6, 8.5, 13.3, 20.4, 43.3, 54.6 and 62.7 cm were prepared on the pasture by mowing the grass to a height of 2 cm. Nine strips (10 m×90 m each) were mowed every 2 weeks from the end of March and then allowed to grow for 2, 3, 19, 28, 35, 44, 59, 55 and 83 days before the tests to achieve the nine sward heights. Each

strip was divided into 4 areas: 1 area (10 m×12 m) was devoted to the preparation of the sward trays for indoors bite size measurements and 3 areas (ponies: 10 m×19 m, saddle mares: 10 m×24 m, heavy mares: 10 m×34 m) were devoted to the outdoor bite rate measurements of the 3 sizes of horses.

Experimental design

The 9 sward types were offered to the horses over 9 periods on 3 consecutive days. We alternated tests on short and tall treatments so that any time effect would be included in the treatment effect.

The morning before the tests, rectangles of the sward type to be tested, including the top 10 cm of soil and roots, were cut to the dimensions of the sub-trays composing the tray offered to the animal. Each tray was composed either of 2 (ponies), 4 (saddle mares) or 8 (heavy mares) sub-trays (560×360 mm, depth ×108 mm). Rectangles of the sward were wedged in the sub-trays with two horizontal metal bars (5 mm diameter) at the level of the soil surface to prevent the horses from pulling the swards out of the sub-trays. We conducted preliminary trials to choose the dimensions of the trays to ensure that they were large enough to allow the animals to take 20 bites without noticeable depletion of the sward that could have affected bite size.

The 9 animals were brought indoors at 08:30 a.m. and fasted for 5 hours to ensure that they ate from the trays at the beginning of the tests that started at 13:30 p.m. Each horse was then brought from its box to the test box and the sequence in which the individual animals were offered trays was modified each day. We presented the trays to the horses, restrained with a halter by an observer, on a metal table (70 cm high, to prevent trampling) and the animals were allowed to graze from the trays until they had taken 20 bites. On days 1 and 2, the 9 horses returned immediately to their enclosure at pasture at the end of the test. On day 3, the horses were lead to the experimental area in the outdoor pasture that corresponded to the same sward type that they had been presented with in the trays so that bite rate measurements could be made. There horses were then returned to their enclosures.

Measurements

Vegetation

Every morning we measured 90 sward heights (45 on each diagonal) (drop disc; i.e. a sliding square of polystyrene, 2.7 g; see Ménard et al., 2002) on the strip corresponding to the

sward type to be tested before constructing the sward trays. Every 3 sward height measurements (15 on each diagonal), the sward was cut to the ground level in a 25 cm×25 cm square and dried at 60°C to constant weight to estimate dry matter content of the sward and biomass offered. For each sward type, 6 biomass samples were randomly selected and analysed for neutral detergent fiber (NDF).

Bite size

Prior to each test, we weighed each tray (sum of the subtrays). Two extra subtrays were used to measure the mass loss resulting from evapo-transpiration during the test. We kept these subtrays in the test area and weighed them at the same time as the trays presented to the horses. The mass loss resulting from evapo-transpiration during the test was subtracted from the total mass loss of the sward tray, to give herbage consumption. This was then divided by the number of bites (i.e. $n=20$) taken from the tray to give the mean bite size in wet mass (WM) (gWM bite^{-1}). Across the experiment, the evapo-transpiration loss from the two extra subtrays averaged 6.5 ± 0.3 g ($\pm$ S.E.). After each test, we cut the vegetation that remained on the tray to the grazing height and used this sample to determine the dry matter (DM) of the sward ingested (dried at 60°C to constant weight). This was then multiplied to the mean bite size (gWM bite^{-1}) to express it in dry matter (gDM bite^{-1} , dry mass). The 3 replicates (3 days) per individual and per sward type were averaged to give a single value of bite size (S).

Bite rate

The 3 horses of a given body size grazing one of the 9 sward types were simultaneously observed by one observer for each horse. 5 measurements of bite rate (bites min^{-1}), alternated with 5 measurements of chew rate (chew min^{-1}) were recorded per individual during 1min of uninterrupted feeding. The 5 replicates per individual per sward type were averaged to give a single value of bite rate (B). The use of an average value also minimized any effects of inter-individual interactions that could have caused subtle variations in the grazing behaviour of horses as they were tested in groups (with the other individuals of their body size).

Instantaneous intake rate

To determine the effect of the availability of material on the swards (i.e. sward biomass) on dry matter instantaneous intake rate (DMIIR, gDM min⁻¹), we estimated intake rates using the following equation for each sward type and each individual:

$$\text{DMIIR} = S \times B$$

Statistical analyses

We first tested for the type II functional response in the 3 sizes of horses using the model of Holling (1959): $\text{DMIIR} = a \times \text{biomass} / (1 + b \times \text{biomass})$. Under this model, instantaneous intake rate increases to an asymptote as a decelerating function of sward availability. We fitted the equation using a SAS NON-LIN procedure (SAS Institute, 1999) and we compared the fit with linear regression using the coefficient of determination R². The intercept of the quadratic curves was not forced through the origin though the DMIIR must tend to zero as grass biomasses approach zero values. In this paper we present both the asymptotic intake rate given by the model (a/b) and the maximum intake rate measured on the range of sward biomasses tested as well as the influence of body size on them.

We then investigated if the Process 3 of Spalinger and Hobbs (1992) was applicable for the 3 sizes of horses by fitting the linear equation (SAS Institute, 1999):

$$\text{Handling time} = T_c + (S/R_{\text{max}}),$$

where T_c is the time needed to crop a bite (min bite⁻¹), S is the bite size (gDM bite⁻¹) and R_{max} is the maximum processing rate (gDM min⁻¹). Comparison of equation parameters between body sizes were performed using non parametric tests.

Finally, a Mixed Maximum Likelihood model was performed in order to investigate the influence of sward fibrousness (NDF) on the relationship between handling time and bite size. This analysis allows the specific effects of covariates and factors, the “fixed variables”, to be tested while accounting for the variance explained by potentially confounded variables, which are included as “random variables”. This prevents the variance due to these random variables, here the variable “individual”, being erroneously incorporated in the error term of the analysis. We used model selection methodologies based on AIC values to test if handling time in the different types of horses was better explained by i) bite size only, ii) bite size and NDF, iii) bite size, NDF and NDF×bite size. The best models were considered as those with AIC values smaller than the others by 2 units (Burnham and Anderson, 1998). The variables were transformed when necessary to normalise their distribution.

RESULTS

Vegetation characteristics

Sward biomass ranged from 82 to 513 gDM m⁻² and was highly correlated with sward height (2.9 to 67 cm) ($r=0.96$, $n=9$, $p<0.0001$). NDF content increased with sward biomass (from 53 to 68 %, $r=0.86$, $n=9$, $p=0.003$).

Applicability of the Type II functional response to horses

For the three body sizes, a type II functional response produced a satisfactory fit to the relationship between instantaneous intake rate and sward biomass in horses (Fig.1). The asymptotic values of DMIIR given by the model $y = a \times \text{biomass} / (1 + b \times \text{biomass})$ were 40.2 gDM min⁻¹ for ponies, 116.6 gDM min⁻¹ for saddle horses and 412.8 gDM min⁻¹ for heavy horses. Among the heavy horses, one individual (No 8) showed a less asymptotic functional response than the two others: $\text{IIR} = 0.2253 \times \text{biomass} / (1 + 0.0001 \times \text{biomass})$. This individual was not the heaviest and did not have the largest mouth dimensions but she had the highest bite sizes and bite rates on tall swards. When this horse is removed from the analysis, the asymptotic value of DMIIR given by the model (a/b) for heavy horses drops to 250.0 gDM min⁻¹.

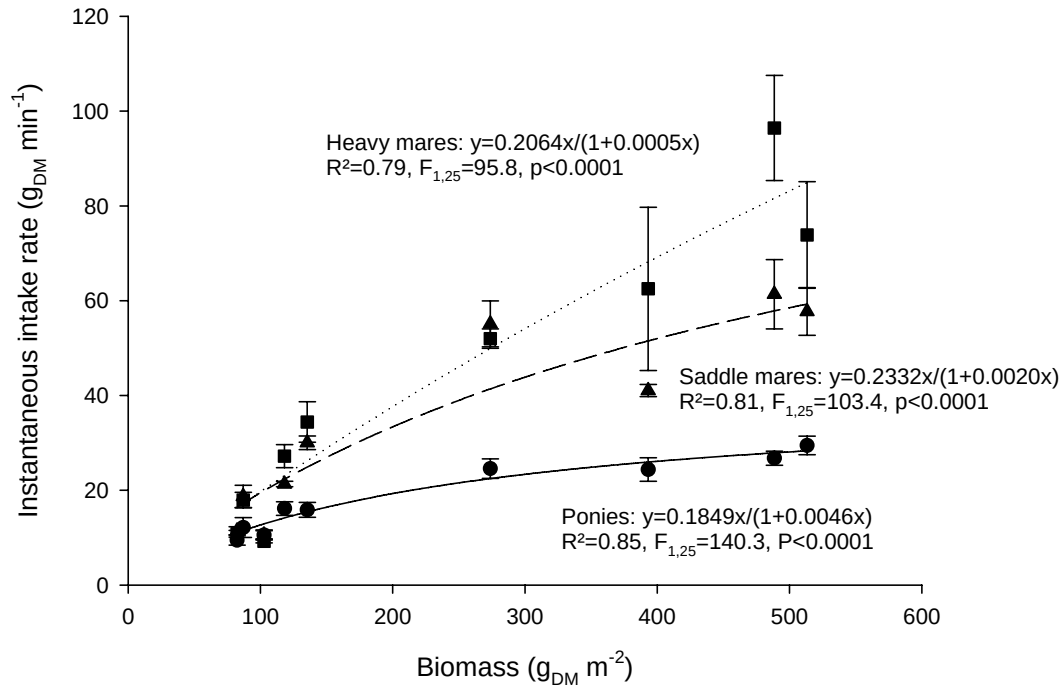


Figure 1: The relationships between sward biomass (gDM m⁻²) and mean instantaneous intake rate ($\pm$ S.E., gDM min⁻¹) in ponies (circles, solid line), saddle mares (triangles, dashed line) and heavy mares (squares, dotted line). The regression analyses were performed on the raw data ($n=27$ for each size of horses); mean values are presented for clarity.

Bite size (gDM bite⁻¹) increased linearly with sward biomass (gDM m⁻²) on the range tested (Ponies: $y = -0.0350 + 0.0031x$, $R^2 = 0.83$, $F_{1,25} = 122.0$, $p < 0.0001$; Saddle mares: $y = -0.1972 + 0.0055x$, $R^2 = 0.92$, $F_{1,25} = 304.0$, $p < 0.0001$; Heavy mares: $y = -0.3507 + 0.0080x$, $R^2 = 0.88$, $F_{1,25} = 176.3$, $p < 0.0001$) and heavier horses increased their bite size faster than the smaller ones (Kruskal-Wallis, $p = 0.027$, $n = 9$ individuals). However, increasing bite size reduced the rate of increase in intake because cropping rate declined (Fig. 2).

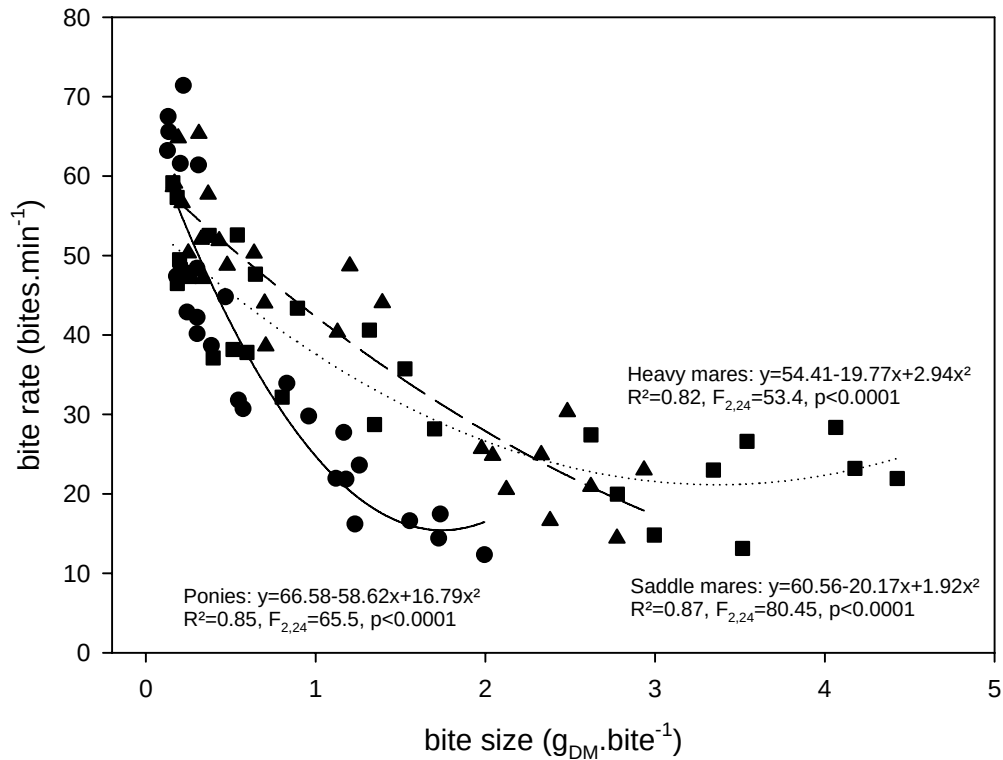


Figure 2: The relationships between bite size ($\text{g}_{\text{DM}} \text{ bite}^{-1}$) and bite rate (bites min^{-1}) in ponies (circles, solid line), saddle mares (triangles, dash line) and heavy mares (squares, dotted line). Each dot represents the mean value for one individual.

Mechanisms regulating the functional responses

For all body sizes, handling time increased linearly with bite size in horses (Fig. 3). We also tested for the influence of sward fibrousness on handling time in the 3 sizes of horses. We compared the model of Spalinger and Hobbs (1992) where handling time is fully explained by bite size (i) with models where fixed effects were bite size, NDF (ii) and bite size, NDF, bite size $\times$ NDF (iii). Taking into account the sward fibrousness did not improve significantly the estimation of handling time compared to the model of Spalinger and Hobbs (1992) (Table 1). In ponies, however, the interaction bite size $\times$ NDF was significant and with a negative coefficient (Table 1), which means that the slope of the relationship between handling time and bite size increased less steeply with increasing fibrousness, for a given bite size. Thus, the ponies seemed to reduce their handling time as sward fibrousness increased.

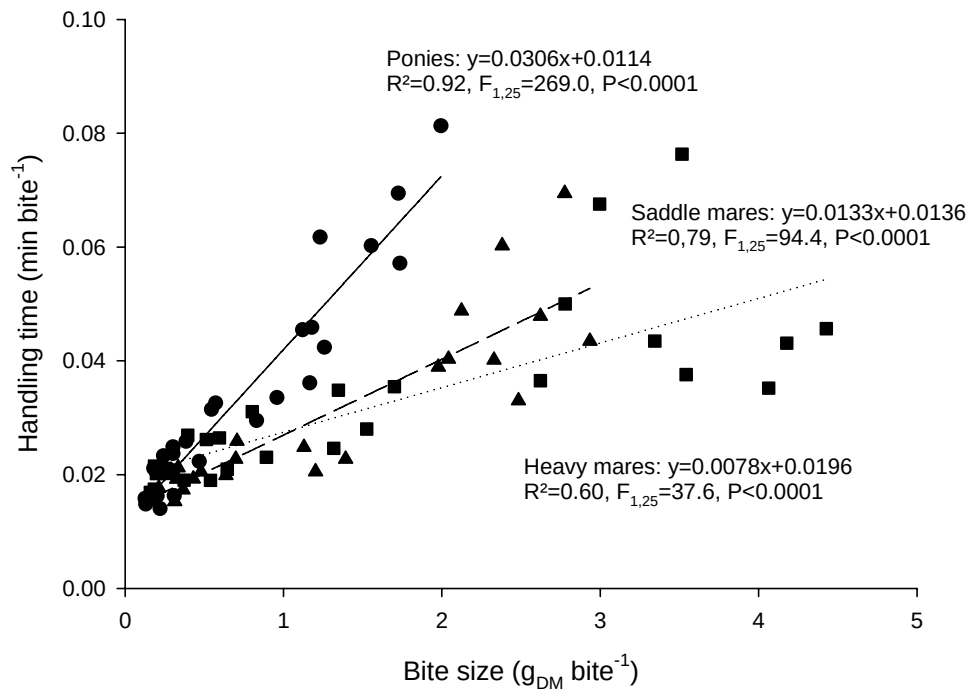


Figure 3: The relationships between bite size ($\text{g}_{\text{DM}} \text{bite}^{-1}$) and handling time (min bite^{-1}) in ponies (circles, solid line), saddle mares (triangles, dash line) and heavy mares (squares, dotted line). Each dot represents the mean value for one individual.

Table 1: Influence of the explanatory variables i) Bite size, ii) Bite size, NDF, iii) Bite size, NDF, Bite size $\times$ NDF on handling time (H) in the 3 sizes of horses (Mixed Maximum Likelihood model). The variable Individual was incorporated as a random effect. sq rt =square root.

Ponies

	Effects on sq rtH	F	P	Coeff	Model AIC
i)	Bite size (S)	$F_{1,24.7}=399.84$	<0.0001	0.07621	-154.4
ii)	Bite size (S)	$F_{1,25.7}=175.45$	<0.0001	0.07897	
	arcsine NDF	$F_{1,25}=0.34$	0.5632	-0.00070	-152.7
iii)	Bite size (S)	$F_{1,24}=9.75$	0.0046	0.29580	
	arcsine NDF	$F_{1,24.6}=2.80$	0.1071	0.00348	
	Bite size $\times$ arcsine NDF	$F_{1,24}=5.28$	0.0305	-0.00432	-155.4

Saddle mares

	Effects on H	F	P	Coeff	Model AIC
i)	sq rtBite size (S)	F _{1,27} =79.65	<0.0001	0.02709	-183.5
ii)	sq rtBite size (S)	F _{1,27} =25.55	<0.0001	0.02514	
	arcsine NDF	F _{1,27} =0.24	0.6256	0.00041	-181.7
iii)	sq rtBite size (S)	F _{1,27} =0.03	0.8703	0.01431	
	arcsine NDF	F _{1,27} =0.00	0.9571	0.00013	
	sq rtBite size× arcsine NDF	F _{1,27} =0.02	0.9014	0.00022	-179.7

Heavy mares

	Effects on sq rtH	F	P	Coeff	Model AIC
i)	sq rtBite size (S)	F _{1,24.1} =78.43	<0.0001	0.05351	-128.1
ii)	sq rtBite size (S)	F _{1,24.2} =33.10	<0.0001	0.05288	
	arcsine NDF	F _{1,24.1} =0.01	0.9288	0.00017	-126.1
iii)	sq rtBite size (S)	F _{1,24.4} =1.28	0.2682	0.24230	
	arcsine NDF	F _{1,24.4} =0.76	0.3913	0.00550	
	sq rtBite size× arcsine NDF	F _{1,24.4} =0.79	0.3840	-0.00379	-124.9

Scaling of maximum instantaneous intake rate

The maximum processing rate ($R_{\max} \pm \text{S.E.}$, gDM min^{-1}) increased strongly with body size (ponies: $R_{\max} = 36.0 \pm 4.0 \text{ gDM min}^{-1}$, saddle mares: $R_{\max} = 76.2 \pm 9.6 \text{ gDM min}^{-1}$, heavy mares: $R_{\max} = 129.4 \pm 27.9 \text{ gDM min}^{-1}$) (Kruskal-Wallis, $p = 0.027$, $n = 9$ individuals). The time needed to crop a bite ($T_c \pm \text{S.E.}$, min bite^{-1}) tended to increase with body size (ponies: $T_c = 0.0126 \pm 0.0010 \text{ min bite}^{-1}$, saddle mares: $T_c = 0.0135 \pm 0.0013 \text{ min bite}^{-1}$, heavy mares: $T_c = 0.0189 \pm 0.0008 \text{ min bite}^{-1}$) (Kruskal-Wallis, $p = 0.055$, $n = 9$ individuals). Similar conclusions are obtained if the heavy mare no. 8 is removed from the analysis (Heavy mares: $R_{\max} = 101.5 \pm 0.5 \text{ gDM min}^{-1}$, $T_c = 0.0200 \pm 0.0007 \text{ min bite}^{-1}$).

Whatever the body size considered, the DMIIR max given by the model $y = a \times \text{biomass} / (1 + b \times \text{biomass})$ (Ponies: $40.2 \text{ gDM min}^{-1}$, Saddle mares: $116.6 \text{ gDM min}^{-1}$,

Heavy mares with/without n°8: $412.8 \text{ gDM min}^{-1} / 250.0 \text{ gDM min}^{-1}$) was higher than our estimation of the maximum processing rate ($R_{\max}$) (Fig.4).

The maximum values of intake rate calculated from the measurements on the two highest sward biomass levels (mean $\pm$ S.E.; Ponies: $28.1\pm1.6 \text{ gDM min}^{-1}$, Saddle mares: $59.5\pm4.4 \text{ gDM min}^{-1}$, Heavy mares: $85.1\pm9.8 \text{ gDM min}^{-1}$) were much lower than the asymptote given by the model and a bit lower than the $R_{\max}$ estimates (Fig.4), as expected from the theoretical models.

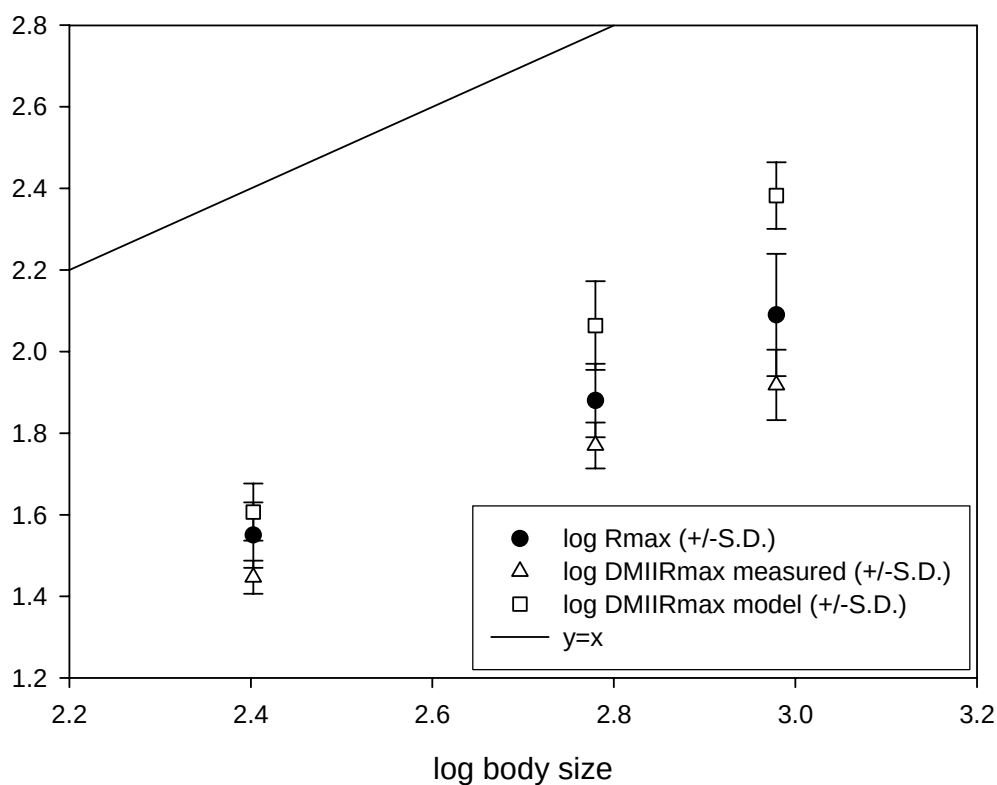


Figure 4: Influence of body size on $R_{\max}$ (gDM min^{-1}), $\text{DMIIR}_{\max}$ measured (gDM min^{-1} , calculated as the mean, for each individual, of the two highest DMIIR values obtained on the two highest biomasses) and $\text{DMIIR}_{\max}$ given by the model ($\text{DMIIR} = a \times \text{biomass} / (1 + b \times \text{biomass})$; gDM min^{-1}). For heavy horses, the $\text{DMIIR}_{\max}$ given by the model was estimated without the data from individual no. 8 (see Results - Applicability of the Type II functional response to horses).

DISCUSSION

Vegetation characteristics

Here we describe, for the first time, the instantaneous intake rate in horses of different body sizes which were offered a wide range of sward types typical of natural sown pastures. Gross et al. (1993) tested the influence of a range of sward biomasses similar to that used in this study (11-467 gDM m⁻²) on intake rate in saddle horses but the sward quality was higher and less variable as these authors used alfalfa (*Medicago sativa*) only, chosen for its consistence in quality between the study locations. Naujeck and Hill (2003) measured the bite dimensions in saddle horse, on swards with a range of biomass/height that was smaller than that used in our study (59 to 399 gDM m⁻², 3 to 19 cm), and the sward quality was probably lower (perennial ryegrass, *Lolium perenne*) as the vegetation was allowed to grow to 19 cm tall before it was cut to the height to be presented in the test, hence having a higher stem to leaf ratio.

Functional responses

The relationship between bite size and sward biomass increased linearly on the range of biomass tested (as in ruminants, Burlison et al., 1991; Laca et al., 1992; Gong et al., 1996) and bite size increased faster with sward biomass for large horses (Illius and Gordon, 1987). On a lower range of biomass of perennial ryegrass, saddle horses increased their bite size exponentially (Naujeck and Hill, 2003). In that study the range of bite size was 0.2 to 2.1 gDM bite⁻¹ which is very similar to the result found in our study for saddle horses on comparable biomasses (0.1 to 2.0 gDM bite⁻¹). In the study of Gross et al (1993), the saddle horses achieved a maximum bite size of 8 gDM bite⁻¹ on plant biomass of 467 gDM m⁻² (i.e. 10.5 gDM plant⁻¹), which is much higher than the maximum value found in our study. This difference might be explained by the vegetation species used. Alfalfa is a forb with easily harvested stems, and in the Gross et al. (1993) study its quality was consistent and high. This limited structures that could potentially reduce bite size such as poor-quality grass stems (Flores et al., 1993; Ginnett et al., 1999; Benvenuti et al., 2006), with high fiber levels (Spalinger et al., 1988).

It is a general rule that herbivores compensate for small bite sizes by increasing bite rates (Trudell and White, 1981; Wickstrom et al., 1984; Spalinger et al., 1988); in this study

the horses increased bite rate to a maximum of about 1 bite sec⁻¹ on the shortest swards (Fig. 2) but this was not enough to maintain instantaneous intake rate (Fig.1). Similar maximum values for bite rate were found in cattle (Gross et al., 1993). On taller swards, bite rate decreased as bite size increased, as in ruminants (Black and Kenney, 1984; Penning, 1986; Penning et al., 1991a, 1991b), which lead to the Type II functional response observed in most mammalian herbivores (Gross et al., 1993). A decrease in intake rate at high biomass (type IV functional response) has been observed in cattle as stem density increased in an artificial sward (sub-tropical guinea grass *Panicum maximum* Jacq.) (Drescher et al., 2006; Benvenuti et al., 2006), indicating that the slope of the functional response curve may decrease for large herbivores in extreme sward conditions. On these swards, stem density had a negative asymptotic effect on bite area, bite mass and instantaneous intake rate for both mature cattle (3-year-old; 605 kg) and younger ones (1-year-old; 324 kg) but this effect was greater for the older cattle (Benvenuti et al., 2008). The authors cautioned, however, that the negative effects of grass stems on bite size and forage intake could be less pronounced in softer grass species.

Mechanisms regulating the functional responses

According to the Process 3 of Spalinger and Hobbs (1992) handling time limits the intake rate in herbivores. As sward height increases, bite size also increases and the handling time per bite increases accordingly, which lowers bite rates. In our study, handling time increased linearly with bite size which confirmed our hypothesis.

Taking account of sward fibrousness did not improve the estimation of handling time, which suggests that horses are relatively tolerant to the range of fibrousness tested. In saddle horses, Brøkner et al. (2006) did not find any effect of grain NDF content (11-31% NDF) on chewing time. Nonetheless, we did find a significant effect of the bite size×NDF interaction in ponies (Table 1) which suggests that horses of small body size would be more affected by sward fibrousness than the heavier ones. Interestingly, the response by ponies was not to compensate for a lower quality by increasing their effort in handling but conversely they increased their handling time to a lesser extent as compared to heavier horses. Our findings suggest that, when the sward fibrousness is high, the ponies limit their investment in chewing activities ($\text{chew/gDM} = 17.447 - 0.221 \times \text{NDF}(\%)$, $R^2=0.43$, $F_{1,25}=18.92$, $p=0.0002$) which may be relatively costly as compared to the nutritional benefits and we hypothesize that they compensate by increasing passage rate of digesta through the digestive tract.

Scaling of maximum instantaneous intake rate

Maximum instantaneous intake rate was found to scale allometrically with body size ($0.63BS^{0.71}$) for mammalian herbivores in a multispecies data set (Shipley et al., 1994). In our study, the DMIIR max given by the model $a \times \text{biomass} / (1 + b \times \text{biomass})$ were much higher than those predicted by Shipley et al. (1994): Ponies: $31.8 \text{ gDM min}^{-1}$, Saddle mare: $59.1 \text{ gDM min}^{-1}$, Heavy mares: $81.9 \text{ gDM min}^{-1}$. These values were also very high compared to the maximum processing rate (R_{max}) (Fig.4). As in the study of Gross et al. (1993), the time needed to crop a bite (T_c) was weakly influenced by body size, while R_{max} significantly increased with body size, indicating that smaller horses are more constrained when bite size increases. Shipley et al. (1994) proposed an allometric relationship between R_{max} and body size ($0.71 BS^{0.70}$); our R_{max} values at the intraspecific level scaled isometrically with body size (Fig.4). This would be consistent with the study of Heuermann (2007) who found an isometric relationship between maximum intake rate and body size in different sub-species of Canada geese (*Branta canadensis*). This would imply that large animals ingest the same proportion of their body size as smaller ones do, while they require less energy per unit body size to meet their metabolic requirements. The smaller ones would, therefore, need to compensate for the lower intake by selecting food of higher quality, and/or are less tolerant for decrease in intake rate and thus select patches where they are always at the maximum value of IIR (Demment and Van Soest, 1985; Illius and Gordon, 1992). According to Illius and Gordon (1992), the upper limit to body size in ungulate herbivores may be imposed by restricted nutrient intake rate under conditions of resource depletion. The absence of equids at or above the present maximum size of ruminants in the extant fauna may, therefore, arise from their lower tolerance of food shortages than ruminants and from seasonality in the food supply (Janis, 1989).

In the context of herbivore foraging under process 3, it is clearly not possible for DMIIR_{max} to be higher than R_{max} . Therefore, in our study, we have overestimated the DMIIR max values with our model because of a lack of data for higher biomasses. Indeed, if the values of DMIIR at the tallest sward tested in our study were already the asymptotic value of DMIIR, our fitted model would not be able to detect it. This is particularly true for the bigger horses for which there is no real sign of any levelling off of the functional response curve (Fig.1). When considering the maximum measured values we actually obtained more realistic estimates. Initially, we tried to use taller swards (i.e. biomass: 965 gDM m^{-2} , sward height: 88 cm) but we faced methodological limitations because the vegetation did not stand

up in the trays. Consequently, the feeding behaviour by horses was not consistent between indoor (bite size) and outdoor (bite rate) measurements: on trays, horses took larger bites than at pasture where they fed mainly on ears and leaves of the grass. In the study of Gross et al. (1993), the horses (432 kg) reached a plateau of intake rate (40 gDM min^{-1}) for a bite size of 3 gDM bite^{-1} and on a sward biomass ($\sim 180 \text{ gDM m}^{-2}$) which was much lower than the maximum value tested in our study. Again this may be due to the type of sward (i.e. alfalfa) and here, saddle horses (600 kg) achieved maximum intake rate ($59.5 \text{ gDM min}^{-1}$) and maximum bite size ($2.4 \text{ gDM bite}^{-1}$) on the highest biomasses tested ($488\text{-}513 \text{ gDM m}^{-2}$). An alternative but not exclusive explanation of the difference between DMIIR_{max} given by the model and R_{max} is that the R_{max} is an underestimate as would occur if T_c also varied with bite size (S) (see also Ginett & Demment 1995). T_c would then be composed of a fixed fraction (T_{cf}) and a variable fraction function of bite size (T_{cv}). The equation would become:

$$H = T_{cf} + (T_{cv} + 1/R_{\max}) \times S$$

hence the estimated slope would be $(T_{cv} + 1/R_{\max})$ and not R_{max}, and thus because $(T_{cv} + 1/R_{\max})$ is always higher than $1/R_{\max}$, the value of R_{max} would be underestimated since the slope of the regression between H and S is taken to be only a measure of $1/R_{\max}$.

It is well known that horses maintain patches of short grass (Ménard et al., 2002) and our results go against the dry matter intake-rate maximisation prediction (Belovsky, 1978; Owen-Smith and Novellie, 1982; Ungar and Noy-Meir, 1988, Thornley et al., 1994; Newman et al., 1995) which has been verified in a few experimental studies (Black and Kenney, 1984; Illius et al., 1999). Fryxell (1991) suggests instead that grazing animals would make a trade-off between sward availability and quality and select intermediate swards where they would maximise their intake rate of digestible nutrients (Forage Maturation Hypothesis). A number of studies confirmed this hypothesis in ruminants (Wilmshurst et al., 1995, 1999a, 1999b) but this has never been tested in horses, even though some studies have shown the role that the rate of digestible energy intake may have in the diet selection in horses (van Wieren, 1996). A recent study suggests that horses may respond to an interaction between a nutritional and an anti-parasite strategy i.e. they avoid patches of tall grass of low quality and areas contaminated with parasite larvae leads horses to select patches of short grass far from faeces more frequently than would be expected from the proportion of these patches in the pasture (Fleurance et al., 2007).

Conclusion

This study provides new insights on the mechanisms of food acquisition in horses of different body sizes. The functional responses of the three sizes of horses tested fitted the Type II model found in many species of mammalian herbivores. Handling time, which limits intake rate, increased linearly with bite size but was not affected by the fibrousness of swards. This suggests that horses were relatively tolerant of forage fibrousness in the range tested. The maximum processing rate of forage increased with body size, confirming that the intake rate of smaller horses was more constrained when bite size increased than was that of larger horses.

Acknowledgments

This work was funded by Les Haras Nationaux, Direction des Connaissances. Particular thanks to colleagues from the experimental farm of the French National Stud at Chamberet, especially Claude Larry, and to Amélie Cauvin who helped with the collection of data.

References

- Belovsky, G. E., 1978. Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theor. Pop. Biol.* 14, 105-134.
- Benvenuti, M., 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 Forage Sci.* 61, 272-281.
- Benvenuti, M. A., Gordon, I. J., Poppi, D. P., 2008. The effects of stem density of tropical swards and age of grazing cattle on their foraging behaviour. *Grass Forage Sci.* 63, 1-8.
- Black, J. L., Kenney, P. A., 1984. Factors affecting diet selection by sheep. II. Height and density of pasture. *Aust. J. Agric. Res.* 35, 551-563.
- Brøkner, C., Nørgaard, P., Mangart Sølund, T. 2006. The effect of grain type and processing on chewing time. *Pferdeheilkunde* 22, 453-460.
- Burlison, A. J., Hodgson, J., Illius, A. W., 1991. Sward canopy structure and the bite dimensions and bite weight of grazing sheep. *Grass Forage Sci.* 46, 29-38.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., 1998. *Model Selection and Inference: a Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag, New-York.
- Demment, M.W., Van Soest, P.J., 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. *Am. Nat.* 125, 641-672.
- Demment, M. W., Greenwood, G. B., 1988. Forage ingestion: effects of sward characteristics and body size. *J. Anim. Sci.* 66, 2380-2392.

- Drescher, M., Heitkönig, I. M. A., Raats, J. G., Prins, H. H. T., 2006. The role of grass stems as structural foraging deterrents and their effects on the foraging behaviour of cattle. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 101, 10-26.
- 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. *J. Anim. Ecol.* 72, 220-231.
- Edwards, P. J., Hollis, S., 1982. The distribution of excreta on New Forest grassland used by cattle, ponies and deer. *J. Appl. Ecol.* 19, 953-964.
- 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. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 108, 288-301.
- Flores, E. R., Laca, E. A., Griggs, T. C., Demment, M. W., 1993. Sward height and vertical morphological differentiation determine cattle bite dimensions. *Agron. J.* 85, 527-532.
- Fryxell, J. M., 1991. Forage quality and aggregation by large herbivores. *Am. Nat.* 138, 478-498.
- Ginnett, T. F., Demment, M. W., 1995. The functional response of herbivores: analysis and test of a simple mechanistic model. *Funct. Ecol.* 9, 376-384.
- Ginnett, T. F., Dankosky, J. A., Deo, G., Demment, M. W., 1999. Patch depression in grazers: the roles of biomass distribution and residual stems. *Funct. Ecol.* 13, 37-44.
- Gong, Y., Lambert, M. G., Hodgson, J., 1996. Effects of contrasting sward heights within forage species on short-term ingestive behaviour of sheep and goats grazing grasses and legumes. *New Zeal. J. Agric. Res.* 39, 83-93.
- Gordon, I. J., Illius, A. W., Milne, J. D., 1996. Sources of variation in the foraging efficiency of grazing ruminants. *Funct. Ecol.* 10, 219-226.
- Gross, J. E., Shipley, L. A., Hobbs, N. T., Spalinger, D. E., Wunder, B. A., 1993. Functional response of herbivores in food-concentrated patches: tests of a mechanistic model. *Ecology* 74, 778-791.
- Heuermann, N., 2007. Tall swards and small grazers: competition, facilitation and coexistence of different-sized grazers. Ph.D. Thesis, Wageningen University, Wageningen.
- Holling, C. S., 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* 41, 385-398.
- Illius, A. W., Gordon, I. J., 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. *J. Anim. Ecol.* 56, 989-999.
- Illius, A.W., Gordon, I.J. 1992. Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: evolution of body size and competitive interactions. *Oecologia* 89, 428-434.
- 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.
- Janis, C.M. 1989. A climatic explanation for patterns of evolutionary diversity in ungulate mammals. *Palaeontology* 32, 463-481.
- 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 Forage Sci.* 47, 91-102.
- 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: Jarrige, R., Martin-Rosset, W. (Eds.), *Le Cheval. Reproduction, sélection, alimentation, exploitation*. INRA, pp. 583-599.
- Ménard, C., Duncan, P., Fleurance, G., Georges, J.-Y., Lila, M., 2002. Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands. *J. Appl. Ecol.* 39, 120-133.

- Naujeck, A., Hill, J., 2003. Influence of sward height on bite dimensions of horses. *Anim. Sci.* 77, 95-100.
- 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. *Funct. Ecol.* 9, 255-268.
- Noy-Meir, I., 1975. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *J. Ecol.* 63, 459-481.
- Ödberg, F. O., Francis-Smith, K., 1976. A study on eliminative and grazing behaviour - The use of the field by captive horses. *Eq. Vet. J.* 8, 147-149.
- Owen-Smith, N., Novellie, P., 1982. What should a clever ungulate eat? *Am. Nat.* 119, 151-178.
- Penning, P. D., 1986. Some effects of sward conditions on grazing behaviour and intake by sheep. In: Gudmundsson, O. (Ed.), *Grazing research at northern latitudes*. Plenum Press, New-York, pp. 219-226.
- Penning, P. D., Parsons, A. J., Orr, R. J., Treacher, T. T., 1991a. Intake and behaviour responses by sheep to changes in sward characteristics under continuous stocking. *Grass Forage Sci.* 46, 15-28.
- Penning, P. D., Rook, A. J., Orr, R. J., 1991b. Patterns of ingestive behaviour of sheep continuously stocked on monocultures of ryegrass or white clover. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 31, 237-250.
- Putman, R. J., Fowler, A. D., Tout, S., 1991. Patterns of use of ancient grassland by cattle and horses and effects on vegetational composition and structure. *Biol. Cons.* 56, 329-347.
- SAS Institute, 1999. *SAS/STAT user's guide*. SAS Institute Inc., Cary, USA.
- Shipley, L. A., Gross, J. E., Spalinger, D. E., Hobbs, N. T., Wunder, B. A., 1994. The scaling of intake rate in mammalian herbivores. *Am. Nat.* 143, 1055-1082.
- Smallegange, I. M., Brunsting, A. M. H., 2002. Food supply and demand, a simulation model of the functional response of grazing ruminants. *Ecol. Model.* 149, 179-192.
- Spalinger, D. E., Hobbs, N. T., 1992. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new model of functional response. *Am. Nat.* 140, 325-347.
- Spalinger, D. E., Hanley, T. A., Robbins, C. T., 1988. Analysis of functional response in foraging in the sitka black-tailed deer. *Ecology* 69, 1166-1175.
- Taylor, E. L., 1954. Grazing behaviour and helminthic disease. *Br. J. Anim. Behav.* 2, 61-62.
- Thornley, J. H. M., Parsons, A. J., Newman, J., Penning, P. D., 1994. A cost-benefit model of grazing intake and diet selection in a two-species temperate grassland sward. *Funct. Ecol.* 8, 5-16.
- Trudell, J., White, R. G., 1981. The effect of forage structure and availability on food intake, biting rate, bite size and daily eating time of reindeer. *J. Appl. Ecol.* 18, 63-81.
- Ungar, E. D., Noy-Meir, I., 1988. Herbage intake in relation to availability and sward structure: grazing processes and optimal foraging. *J. Appl. Ecol.* 25, 1045-1062.
- van Langevelde, F., Drescher, M., Heitkönig, I. M. A., Prins, H. H. T., 2008. Instantaneous intake rate of herbivores as function of forage quality and mass: Effects on facilitative and competitive interactions. *Ecol. Model.* 213, 273-284.
- 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, 374p.
- van Wieren, S.E., 1996. Do large herbivores select a diet that maximizes short-term energy intake rate? *Forest Ecol. Manag.* 88, 149-156.
- 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. *J. Wildl. Manage.* 48, 1285-1301.
- Wilmschurst, J. F., Fryxell, J. M., Hudson, R. J., 1995. Forage quality and patch choice by wapiti (*Cervus elaphus*). *Behav. Ecol.* 6, 209-217.
- Wilmschurst, J. F., Fryxell, J. M., Colucci, P. E., 1999a. What constraints daily intake in Thomson's gazelles? *Ecology* 80, 2338-2347.

Wilmschurst, J. F., Fryxell, J. M., Farm, B. P., Sinclair, A. R. E., Henschel, C. P., 1999b. Spatial distribution of Serengeti wildebeest in relation to resources. *Can. J. Zool.* 77, 1223-1232.

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

Abstract

Grass use by horses: methods of estimation and review of the literature

Grass represents a large part of the diet of horses which are increasingly used for the conservation of grasslands in France. A proper understanding of the way they extract nutrients from sward as well as the determinants of their feeding selectivity is essential for animals and pastures management. This review reports the available methods for the estimation of feeding selection by horses and of their voluntary intake at pasture; in particular the recent alkane method which seems accurate. Horses feed mainly on graminoids and their selection of habitats for feeding is well explained by the abundance of green phytomass. Their heterogeneous use of grasslands might be partially explained as a response to the variations of height and quality of the vegetation. Measures of voluntary intake at pasture are scarce and large variations are reported even for horses with similar requirements (e.g. 21-32gDM/kgLW/day for growing horses); few studies have analysed the influence of different factors in controlled conditions and none of them could underline an effect of vegetation features. Our knowledge of the use of grasslands by horses needs therefore to be improved to ultimately lead to the establishment of predictive models of voluntary intake and impact of grazing on pastures.

Key-words: horse, grazing, grasslands, intake, feeding choices

« Chapeau introductif »

Les chevaux, dont les effectifs ont presque doublé en France ces vingt dernières années, suscitent un regain d'intérêt économique, notamment grâce à l'essor actuel de la filière loisir, récente et dynamique. Dans un contexte agricole favorable au développement de modes de conduite des herbivores domestiques plus durables, les équidés ont un rôle majeur à jouer dans une occupation de l'espace respectueuse de l'environnement et de la biodiversité. L'analyse des relations entre les chevaux et leurs ressources est un préalable nécessaire pour déterminer la part de leurs besoins nutritionnels couverte par l'herbe dans différentes situations de pâturage ainsi que leur impact sur fonctionnement et la dynamique des prairies.

Introduction

On dénombre aujourd'hui près d'1 000 000 d'Équidés en France (effectif estimé en 2007 par l'Observatoire Économique et Social du Cheval, OESC 2007) et la filière loisir est en plein essor (Lemaire 2003). Les chevaux de sport amateur, de loisir et de trait utilisent l'herbe pour 70 à 100% de leur alimentation annuelle (Martin-Rosset *et al* 1984 ; Micol *et al* 1997), ce qui place la gestion de cette ressource au centre des préoccupations des éleveurs. Dans un contexte agricole favorable à l'extensification des conduites des herbivores domestiques, l'enjeu est 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 biodiversité dans les espaces herbagers. Or si l'activité d'élevage d'équidés se développe, notamment sur l'ensemble des exploitations agricoles en France (+35% d'équidés entre 1988 et 2000, Boyer *et al* 2005), la filière semble faire face à un manque de références et d'appuis techniques quant à l'alimentation des chevaux à partir des ressources herbagères. L'analyse des relations entre les chevaux et leurs ressources est alors nécessaire pour comprendre comment les facteurs - liés à l'animal, à la végétation, à l'environnement - agissent sur l'utilisation des ressources pâturées par les chevaux et ainsi être en mesure de prédire à terme, la part des besoins nutritionnels couverte par l'herbe dans différentes situations de pâturage. A ce jour, ces connaissances sont encore très peu développées. Par ailleurs, le cheval a aujourd'hui un rôle croissant dans la gestion et la valorisation des espaces naturels, notamment en milieux sensibles (espaces montagnards, milieux secs et pauvres, zones humides, landes..), où le pastoralisme est utilisé comme outil de gestion (Girard *et al* 1992). Il est donc particulièrement important de développer notre compréhension des déterminants de ses choix alimentaires et de son mode d'utilisation de l'espace pour *in fine* aboutir à un élevage durable tant sur le plan des performances animales que sur celui de la gestion des espaces naturels.

Depuis quelques dizaines d'années, l'intérêt accru pour le cheval exprimé par la communauté scientifique a abouti à une amélioration des méthodes d'estimation utilisées ainsi que des connaissances dans le domaine de la nutrition et ceci plus particulièrement à l'auge (voir la synthèse bibliographique sur l'ingestion du cheval à l'auge dans Mesochina 2000). Il reste pourtant encore beaucoup à éclaircir concernant les déterminants de l'ingestion et des choix alimentaires des chevaux au pâturage. Le moment apparaît alors opportun pour faire le point à la fois sur l'efficacité des méthodes de mesures développées à ce jour et sur les connaissances acquises durant les dernières décennies concernant les stratégies alimentaires

adoptées par les chevaux au pâturage. D'une part, cette synthèse pourra servir de référence pour les différents acteurs de la filière équine quant aux conséquences, connues à ce jour, impliquées par l'alimentation des chevaux au pâturage (influence des différentes contraintes intrinsèques et extrinsèques). D'autre part, nous serons en mesure de mieux identifier les lacunes, encore nombreuses, et les questions qui attendent toujours d'être résolues pour enfin comprendre comment et pourquoi les chevaux adaptent leur comportement alimentaire en fonction des variations de leur environnement. Cette synthèse pourra ainsi servir de base à l'orientation des recherches futures, pour permettre à terme d'aboutir à l'optimisation de l'utilisation de l'herbe par le cheval au pâturage.

1 / Méthodes de mesure des niveaux d'ingestion et du comportement alimentaire au pâturage

Les méthodes basées sur la végétation, telles que des mesures d'ingestion ou de préférences alimentaires estimées par différence de biomasse ou de hauteur de l'herbe avant et après pâturage (Archer 1978 ; Meijs *et al* 1982 ; Loiseau et Martin-Rosset 1988) sont assez peu précises (voire destructives si la récolte totale de l'herbe par fauche est nécessaire) et peu utilisées aujourd'hui (Meijs *et al* 1982). C'est pourquoi nous ne développerons que les méthodes basées sur les animaux, très généralement employées actuellement.

1.1 / Méthodes d'évaluation du comportement alimentaire

Concernant la caractérisation du comportement alimentaire du cheval au pâturage, la méthode communément utilisée est basée sur l'observation directe des animaux. Le budget temps (partage du temps journalier entre les différentes fonctions vitales) et les choix alimentaires des chevaux sont classiquement mesurés par la méthode du « scan sampling » (notation régulière de l'activité des individus à des points déterminés dans le temps, par exemple toutes les 5mn) (Altmann 1974). Cette technique permet de suivre les individus sur 24h et de quantifier de manière précise chaque élément de leur répertoire comportemental, comme l'alimentation, le repos, les déplacements ou les interactions sociales. Lorsque l'objectif est l'analyse des choix alimentaires, le fait de renseigner le type de végétation (par exemple les familles végétales) exploité à chaque pointage où l'animal est en activité alimentaire permet d'estimer la part du temps de pâturage consacrée à l'utilisation de ce type végétal particulier. L'évaluation des préférences alimentaires peut également être réalisée en mesurant le nombre de bouchées réalisé sur les différents types de couverts disponibles au

sein d'une prairie rapporté au nombre total de bouchées prélevées en un temps donné (Marinier et Alexander 1992). Enfin, la composition du régime peut être estimée avec une précision allant jusqu'à l'espèce végétale par la méthode indirecte d'analyse micro histologique des fèces, technique qui consiste à identifier les espèces consommées et à en estimer la proportion dans le régime à partir de leurs composants indigestibles retrouvés dans les fèces (Duncan 1992). La précision de cette dernière méthode a été testée en stabulation pour des chevaux dont la composition du régime était parfaitement connue (Skelton 1978). Il apparaît que les résultats étaient tout à fait satisfaisants, exception faite du trèfle blanc qui était significativement sous-représenté dans les fèces, probablement mieux digéré que les autres espèces, du fait de sa faible teneur en fibre (Duncan 1992).

1.2 / Méthodes d'estimation des niveaux d'ingestion

Concernant l'estimation des quantités ingérées, une première méthode consiste à évaluer la quantité d'herbe ingérée à partir de la variation de poids des animaux, corrigée par la consommation d'eau, la production de fèces et d'urine ainsi que par les pertes dues à la respiration (Le Du et Penning 1982). Cette méthode est particulièrement utile pour des mesures sur de courtes périodes mais nécessite des appareillages particuliers notamment pour les mesures de respirométrie.

Depuis plusieurs dizaines d'années, la méthode basée sur l'animal la plus utilisée pour l'évaluation de l'ingestion au pâturage s'appuie sur la production fécale et l'estimation de la digestibilité du régime ($\text{Quantité ingérée (g de matière organique)} = \text{production fécale (g)} / (1 - \text{digestibilité (\%)})$) ; Garrigus 1934). Cette méthode utilise la relation entre l'ingestion d'un régime alimentaire, son « indigestibilité » ($1 - \text{sa digestibilité}$) et la production fécale résultante. Cette dernière peut être mesurée directement par collecte totale durant plusieurs jours, soit en équipant les animaux de sacs attachés à un harnais, soit en collectant les fèces au pré. Dans ce dernier cas, les fèces peuvent être individualisés à l'aide de particules plastiques colorées distribuées quotidiennement aux animaux dans une faible quantité d'aliments concentrés (Edouard *et al* soumis ; Ginane *et al* 2003). Cette technique est utile et précise pour mesurer les niveaux d'ingestion des chevaux au pâturage. Elle est néanmoins lourde à mettre en place et coûteuse en temps. Le développement de techniques basées sur l'utilisation de marqueurs permet de limiter ces contraintes. En effet, la production fécale peut alors être estimée à partir de la dilution dans les fèces d'un marqueur externe (molécule indigestible soluble ou insoluble non naturellement présente dans l'organisme), administré oralement

pendant plusieurs jours avant les mesures puis dosé dans des échantillons de fèces. La production fécale est calculée en divisant la dose journalière de marqueur ingérée par la concentration du marqueur dans les fèces. Parmi les marqueurs couramment utilisés chez les chevaux, on retrouve la lignine, le molybdate de silice, l'« Acid Detergent Fibre » indigestible, des métaux lourds ou encore le plus souvent l'oxyde de chrome (voir Mesochina 2000 pour une revue). Cette méthode a néanmoins reçu de nombreuses critiques, en particulier dues à un taux de récupération des marqueurs souvent incomplet dans les fèces ainsi qu'une concentration diurne variable qui peuvent fausser les résultats obtenus (Mayes et Dove 2000).

L'estimation de la digestibilité du régime est également une grande source d'erreur dans l'estimation de l'ingestion (Dove et Mayes 1996). L'utilisation de marqueurs internes indigestibles, comme les « chromogènes », la lignine ou encore l'« Acid Detergent Fibre » indigestible, à partir de leur concentration dans le régime et dans les fèces a été évaluée mais aucun n'a fait l'unanimité au sein de la communauté scientifique (Dove et Mayes 1996). Au contraire, chez les chevaux, l'estimation de la digestibilité à partir d'indices fécaux, comme la teneur en protéines ($\text{Digestibilité} = 0.734 - 17.872 / \text{quantité de protéines fécale}$; Mesochina *et al* 1998) apparaît efficace (bonne corrélation, $R^2=0.65$) et a été utilisée dans plusieurs études récentes au pâturage (Edouard *et al* soumis ; Fleurance *et al* 2001 ; Ménard *et al* 2002).

Parmi les marqueurs internes les plus développés récemment, les n-alkanes, hydrocarbures saturés naturellement présents et largement répandus dans les plantes, ont été dans un premier temps proposés pour estimer la digestibilité d'un régime. Une étude récente menée à l'auge sur des chevaux montre que les coefficients de digestibilité (de matières sèches, matières organiques, énergie nette et protéines) obtenus par la méthode des alcanes sont proches de ceux obtenus par la méthode de collecte totale des fèces ($\text{digestibilité} = [1 - (\text{production fécale} / \text{ingestion moyenne})] \times 100$, Peiretti *et al* 2006), bien que la variabilité reste élevée dans les deux cas.

La méthode des n-alkanes a par la suite été développée pour l'estimation des quantités ingérées. Deux n-alkanes de longueurs de chaîne de carbones adjacentes (exemple C_{31} et C_{32}) sont alors utilisés de façon concurrente. L'un des marqueurs (longueur de chaîne impaire) est utilisé comme marqueur interne de la digestibilité alors que l'autre (chaîne paire) est dosé et utilisé comme marqueur de la production fécale. Cette méthode offre de nombreux avantages, notamment l'accès aux quantités ingérées individuelles. De plus, alors que les estimations de la digestibilité et la production fécale semblent biaisées à cause du taux incomplet de récupération du marqueur dans les fèces, l'estimation résultante de l'ingestion serait non

biaisée du fait que les taux de récupération des deux marqueurs utilisés sont identiques (Mayes et Dove 2000). Contrairement aux ruminants, dans la plupart des études menées sur des équidés le taux de récupération du marqueur dans les fèces n'a pas pu être relié à la longueur de la chaîne de carbone (Ordakowski *et al* 2001 ; Smith *et al* 2007). La majorité des études conclue que cette méthode semble satisfaisante pour estimer l'ingestion de chevaux en condition de pâturage, malgré parfois une légère sur-estimation, ceci quelle que soit la paire d'alkanes utilisées, et s'avère utile notamment lorsque la collecte totale des fèces est difficile. La principale limite réside dans la parfois faible concentration des alkanes à la fois dans la ressource et dans les fèces (Ferreira *et al* 2007). De plus, au pâturage, il est nécessaire de s'assurer que la concentration en alkanes de l'échantillon du régime prélevé est représentative de ce que l'animal consomme réellement. Ceci est relativement aisé pour des prairies uniformes, mais devient plus difficile lorsque les animaux pâturent une mosaïque complexe de végétation. Dans ces situations, la caractérisation de la composition botanique du régime est une étape nécessaire au préalable pour permettre de déterminer la concentration en alkanes de chaque composant du régime ingéré (Dove et Mayes 1996).

La méthode des n-alkanes est également utilisée avec succès pour la détermination de la composition du régime alimentaire. En effet, chaque espèce de plantes diffère dans sa composition en hydrocarbures. Ainsi, ces différences de configuration en alkanes peuvent être utilisées pour estimer les proportions de différentes espèces ou de différentes fractions de plantes dans le régime (Mayes et Dove 2000). Néanmoins, le nombre maximum de composants pouvant être discriminés selon cette méthode est en théorie égal au nombre de marqueurs disponibles (environ 15), et peut même se révéler inférieur dans la pratique du fait de la faible concentration de certains alkanes (Mayes et Dove 2000). Dans le cas de prairies complexes, la méthode des alkanes pourra être combinée avec d'autres méthodes d'estimation de la composition botanique (observation des animaux, micro-histologie...).

D'une manière générale, cette méthode, récente, d'estimation des niveaux d'ingestion et du régime alimentaires par le dosage des n-alkanes est aujourd'hui encore peu employée chez les chevaux (mais voir McMeniman 2003 ; Friend *et al* 2004 ; Kuntz *et al* 2006). Néanmoins, ces dernières années, des études, dans un premier temps à l'auge (Ordakowski *et al* 2001 ; Stevens *et al* 2002), puis dernièrement au pâturage (Smith *et al* 2007), ont validé l'utilisation de cette méthode pour des chevaux, dont les estimations obtenues ont été proches voire non différentes des mesures directes d'ingestion effectuées. A l'avenir, d'autres études

sur l'estimation des niveaux d'ingestion de chevaux au pâturage à partir de la méthode des alcanes devront confirmer ses conclusions.

2 / Déterminants du comportement alimentaire au pâturage

2.1 / Temps de pâturage et facteurs de variation

L'activité alimentaire chez les chevaux est longue (environ 15h/jour dans des conditions naturelles, 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. L'intervalle entre les prises alimentaires peut être inférieur à 10mn pour cause de vigilance, de déplacement ou de plus longue durée (entre 30 et 60 minutes en moyenne, rarement plus de 3h30) pour le repos (Duncan 1992 ; Houpt 2006). En particulier, les deux gros repas mis en évidence, au lever du jour et à la tombée de la nuit, ont une périodicité pouvant être attribuée à un rythme biologique (Doreau *et al* 1980).

Des variations dans les temps de pâturage journaliers ont pu être observées et sont dans certains cas dues aux évolutions de l'accessibilité de la ressource au cours de la saison de pâturage. En effet, (Arnold 1984) avait pu observer que le temps de pâturage diminuait (jusqu'à 11h/jour) avec l'augmentation de l'accessibilité de la ressource, notamment parce que la taille de la bouchée augmentait conjointement. En Camargue, la diminution du temps de pâturage à 12h en été a par contre pu être corrélée à la présence d'insectes piqueurs (Duncan 1992). A l'inverse, le temps de pâturage peut s'allonger significativement en réponse à une diminution de la disponibilité de la ressource, les animaux pouvant pâture jusqu'à 19h par jour sur des couverts inférieurs à 3cm (Mesochina 2000). Les chevaux paraissent donc capables d'ajuster leur comportement alimentaire aux contraintes liées à certaines caractéristiques du couvert végétal ou de leur environnement, ce dans le but de maintenir leurs niveaux d'ingestion volontaire.

L'alimentation nocturne peut représenter entre 20 et 50% du temps de pâturage journalier total (Martin-Rosset et Doreau 1984), la durée d'ingestion nocturne augmentant généralement linéairement avec la durée d'ingestion totale (Doreau *et al* 1980).

2.2 / Choix de sites alimentaires et facteurs de variation

a) Influence des caractéristiques du milieu

Les chevaux présentent une très large répartition, inféodée aux systèmes prairiaux, et sont observés sous quasiment toutes les latitudes et altitudes. En conditions naturelles, ces animaux occupent des domaines vitaux de taille variable (de 10km² à plus de 1000km² ; Rubenstein 1986) dépendant de la disposition spatiale des différents habitats occupés au cours de l'année. Notamment, les prairies représentent un milieu capital pour ces herbivores, les chevaux utilisant préférentiellement les habitats qui offrent les phytomasses les plus importantes de fourrages verts (Duncan 1983). La disponibilité en eau est également un facteur déterminant de l'utilisation de l'espace. En effet, les chevaux s'éloignent rarement de plus de 20km d'un point d'eau en saison sèche (Western 1975).

L'utilisation de l'habitat pour l'alimentation peut varier en fonction de la saison en réponse aux variations de disponibilité et de qualité du couvert végétal. (Duncan 1992) a pu montré que la sélection était principalement dirigée vers les sites d'alimentation offrant la plus forte phytomasse de fourrages verts mais que lorsque celle ci devenait limitante, notamment en hiver, les chevaux changeaient de stratégie et se dirigeaient préférentiellement vers les sites offrant la plus forte biomasse totale incluant les parties mortes des plantes. (Linklater *et al* 2000) ont également pu mettre en évidence un changement dans l'utilisation des sites d'alimentation au cours de la saison de pâturage, essentiellement du à l'évitement des zones de gel en hiver et à un retour vers les prairies de vallées et de bassins de rivières au printemps.

b) Influence des caractéristiques de la végétation

Les chevaux sont considérés comme de « vrais paiseurs » qui se nourrissent en majeure partie à partir d'herbe (Putman *et al* 1987 ; Duncan 1992). Les mélanges d'espèces sont toujours plus appréciés (Martin-Rosset et Doreau 1984, pour une synthèse). Même si les graminées sont les espèces les plus appréciées par les chevaux (Salter et Hudson 1979 ; Magnusson et Magnusson 1990), d'autres familles végétales peuvent être consommées, particulièrement lorsque la disponibilité des espèces préférées diminue, en hiver par exemple ou en raison d'une forte pression de pâturage (Duncan 1992 ; Gudmundsson et Drymundsson 1994). L'utilisation de la végétation au sein d'un habitat peut varier au cours de la saison de pâturage. Ainsi, (Salter et Hudson 1979) ont rapporté que la proportion de graminées consommées a été plus importante au printemps et en été par rapport à l'hiver contrairement à la consommation de feuilles de dicotylédones qui a vu sa part augmenter en hiver, lorsque les

graminées devenaient moins abondantes. Parallèlement, une forte variabilité de la qualité du régime en fonction des saisons (proportion élevée de fibres dans le régime en mars puis forte chute au printemps pour remonter progressivement durant l'été et l'automne alors qu'un pic de protéines apparaît au printemps et en été) a été observée. Il semble ainsi qu'un changement saisonnier s'opère, avec une sélection au printemps, et tout au long de la période de pousse de l'herbe, des repousses végétatives sur les zones déjà pâturées, permettant de prolonger la période de disponibilité de ressources de bonne qualité.

La hauteur offerte du couvert est également un facteur influençant la sélection des sites d'alimentation. Des chevaux qui se sont vus offrir des choix binaires entre des couverts végétatifs de 6, 11 et 17cm mais de bonne qualité constante ont exprimé une nette préférence pour les couverts les plus hauts (Edouard *et al* soumis). Les animaux n'ont pourtant pas pâturé 100% de leur temps d'alimentation sur ces mêmes couverts, indiquant probablement un besoin de ré-évaluer régulièrement chacune des alternatives offertes. Une étude menée par (Naujeck *et al* 2005) montre également que le cheval échantillonne son environnement et sélectionne des couverts supérieurs à 7cm (choix entre des couverts de 3.5, 4.5, 7.5 et 15cm, préparés par coupe d'un couvert à 15cm à la hauteur voulue la veille des tests). Ces résultats ne sont toutefois pas en accord avec ceux obtenus par (Fleurance *et al* 2001 ; Ménard *et al* 2002 ; Lamoot *et al* 2005) qui mettent en évidence une forte sélection pour les zones de végétation rase ($< 4\text{cm}$). La différence entre ces études réside dans les choix offerts aux animaux. Dans l'étude de (Edouard *et al* soumis), les couverts étaient de qualité égale, et les animaux ont sélectionné les plus hauts, où leur vitesse d'ingestion de matière sèche était maximale. Dans l'étude de (Naujeck *et al* 2005), il est possible que les couverts les plus courts, certainement majoritairement constitués de tiges en raison de leur mode de préparation, soient de moins bonne qualité que les couverts plus hauts où la proportion de feuilles peut 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. Au contraire, dans les études de (Fleurance *et al* 2001 ; Ménard *et al* 2002 ; Lamoot *et al* 2005), les couverts les plus hauts étaient mûres et probablement peu digestes. Les chevaux ont 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.

c) Pâturage hétérogène : stratégie anti-parasitaire ou nutritionnelle ?

Un certain nombre d'études montre que les chevaux ont tendance à regrouper leurs fèces dans ces zones d'herbe plus haute (appelées latrines), qui sont largement moins utilisées pour l'alimentation et qui peuvent représenter 30 à 35% de la surface prairiale (Ödberg et Francis-Smith 1976 ; Loiseau et Martin-Rosset 1988). Depuis Taylor (1954), il était couramment admis, sans que ce soit prouvé scientifiquement au pâturage, que ce mode d'utilisation hétérogène des prairies par les chevaux résultait d'un comportement d'évitement des parasites gastro-intestinaux présents dans les latrines. Ce comportement n'est toutefois pas général et n'est en particulier pas retrouvé en cas de fort chargement de pâturage (nombre d'individus/ha élevé), les chevaux pâturant partout et déféquant également dans les zones d'alimentation (Medica *et al* 1996). A plus large échelle, Moehlman (1998) et Lamoot *et al* (2004) montrent également que la distribution spatiale des fèces est largement liée à la répartition de l'alimentation dans le cas de pâturage en liberté, autrement dit que les chevaux défèquent à l'endroit où ils mangent. La faible densité de fèces déposés impliquerait une trop faible probabilité de rencontre pour qu'un troupeau pâturant ait intérêt à mettre en place ce comportement.

Récemment, il a été montré 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). En effet, une augmentation de la biomasse végétale s'accompagne généralement d'une diminution de la qualité de la ressource du fait de l'enrichissement en fibres lors du processus de maturation de l'herbe (Van-Soest 1982). Les chevaux pourraient donc partager leur temps d'alimentation entre des zones d'herbes rases, où la végétation reste de bonne qualité, et des zones d'herbes plus hautes où la vitesse d'ingestion est supérieure, ceci afin de maximiser l'ingestion de nutriments digestibles. Une étude récente montre d'ailleurs que la qualité du couvert pourrait prévaloir sur l'effet de sa hauteur lorsque les couverts les plus hauts sont très peu digestes et n'apportent plus suffisamment de nutriments pour permettre aux animaux de couvrir leurs besoins, notamment protéiques (Edouard *et al* 2008a). A plus large échelle, (Fleurance *et al* 2008) ont montré qu'au sein d'une prairie hétérogène, les chevaux ont largement sélectionné les repousses de bonne qualité (végétatif intermédiaire et dans une moindre mesure végétatif ras) au détriment des patches d'herbe au stade reproducteur, et ce d'autant plus que le chargement appliqué et donc la pression de pâturage étaient faibles. Ainsi, les animaux ont entretenu par leur pâturage ces zones d'herbe plus courte de meilleure qualité, renforçant par la même l'hétérogénéité du milieu.

d) Influence des caractéristiques de l'animal et de ses congénères

Aucune étude ne s'est réellement penchée sur l'influence des caractéristiques de l'animal sur ses choix de sites alimentaires. Ainsi, les effets du type d'équidé (selle, trait, poney, domestique/sauvage...) ou de sa race, de son sexe ou encore de ses besoins sur sa sélection alimentaire sont aujourd'hui inconnus.

Chez le cheval, herbivore social pâtureur en groupe, on peut proposer l'hypothèse que les relations sociales influencent également les stratégies individuelles concernant la sélection de sites alimentaires. En effet, le contact avec des partenaires peut permettre à un individu naïf d'orienter plus rapidement son attention vers les éléments pertinents de son environnement et donc d'accélérer les processus d'apprentissage (Nicol 1995). De la même manière, chez le jeune, les processus d'apprentissage par imitation sont à la base de la transmission sociale des préférences alimentaires. Le jeune peut ainsi prendre exemple sur des modèles sociaux (sa mère puis d'autres congénères) qui vont faciliter l'acquisition de préférences et d'évitement plus rapidement que par apprentissage individuel par essai-erreur (Dumont et Boissy 1999). L'influence de l'environnement social sur la sélectivité alimentaire du cheval n'a quasiment pas été étudiée, notamment au pâturage. Dans l'étude de (Clarke *et al* 1996) l'utilisation d'un individu démonstrateur ayant appris à discriminer deux seaux de couleur différente pour trouver de la nourriture n'entraîne pas de discrimination efficace chez les chevaux observateurs. Ces derniers ont simplement appris à se diriger plus rapidement vers les deux seaux comparativement à des animaux naïfs. (Baker et Crawford 1986) montrent même étonnamment qu'à l'inverse les chevaux observateurs évitent significativement le seau dans lequel s'est alimenté l'individu observé. D'après Clarke *et al* (1996), ce comportement pourrait néanmoins s'avérer profitable pour un animal qui évite ainsi les sites récemment épuisés.

Au pâturage, la ressemblance entre les régimes alimentaires de 2 individus semble plutôt reliée à l'appartenance de ces individus au même troupeau. En effet il apparaît qu'un individu qui change de troupeau change également de régime alimentaire, en relation avec l'accessibilité des plantes disponibles dans le domaine vital de ce même troupeau. Au sein d'un même groupe, l'intense proximité entre 2 individus (mère/jeune ou à l'intérieur d'une classe d'âge) n'a pas pu être reliée à la composition de leurs régimes alimentaires (Camargue, Duncan 1992). Les chevaux ne semblent donc pas se copier les uns les autres.

3 / Ingestion et facteurs de variation

3.1 / Quelques généralités sur l'ingestion à l'auge

Les niveaux d'ingestion de matière sèche chez le cheval sont bien documentés dans le cadre de fourrages verts ou secs distribués à volonté à l'auge (voir par exemple Boulot 1987 ; Cymbaluk 1990 ; Martin-Rosset et Doreau 1984 ; Chenost et Martin-Rosset 1985 ; Dulphy *et al* 1997). Les mesures obtenues varient de 15 à 25 gMS/kgPV/jour (MS = matière sèche, PV = poids vif) pour des hongres ou des femelles à l'entretien, de 17 à 20 gMS/kgPV/jour pour des juments gestantes, peuvent atteindre 36gMS/kgPV/jour pour des chevaux de selle en croissance et jusqu'à 32 à 40 gMS/kgPV/jour pour des juments en lactation (Duncan 1992, pour une synthèse). Le facteur prioritaire à l'origine de ces variations semble être le niveau de besoins (Martin-Rosset et Doreau 1984). En revanche, le poids, la race ou le type de fourrage semblent peu jouer (Duncan 1992, pour une synthèse). L'effet de la qualité du fourrage sur les niveaux d'ingestion des chevaux a longtemps été considéré comme négligeable. Pourtant une étude récente montre que les chevaux sont dans une certaine mesure capables de compenser la faible valeur nutritionnelle de certains fourrages (notamment des fourrages verts et secs de graminées) en augmentant leurs niveaux d'ingestion afin de couvrir leurs besoins nutritionnels (Edouard *et al* 2008b). Une forte variabilité individuelle a en particulier été observée, probablement à l'origine de l'absence d'effet de la qualité du fourrage sur l'ingestion moyenne des groupes de chevaux considérés dans la plupart des études ou synthèses (Duncan 1992, pour une synthèse). Cet ajustement a néanmoins ses limites puisque les chevaux montrent plutôt une plus faible ingestion sur des fourrages à très forte teneur en fibres (pailles, Dulphy *et al* 1997).

3.2 / Ingestion à l'herbe

Comparativement aux ruminants, les chevaux sont capables de consommer de plus grandes quantités de fourrages (Ménard *et al* 2002), et notamment des fourrages grossiers de qualité médiocre. Au pâturage, les connaissances sont limitées et un certain nombre d'études récentes ont 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 chez des animaux à forts besoins peuvent 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. Il est par contre étonnant que ces niveaux d'ingestion soient également comparables avec ceux de juments de trait à l'entretien, dont les besoins sont à priori plus faibles, conduites au pâturage continu dans 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, MO = matière organique) et Edouard *et al* (soumis) (21gMS/kgPV/jour) chez des poulains de selle en croissance conduits en pâturage tournant sur des prairies temporaires (Corrèze). Ces variations sont certainement au moins en partie imputables aux différentes conditions expérimentales dans lesquelles les quantités ingérées ont été mesurées (e.g. caractéristiques des prairies, conduite des animaux, méthodes de mesures). Malheureusement, aucune étude mesurant l'ingestion de chevaux ayant des besoins différents et pâturant sur des couverts similaires n'a été mise en place pour éclaircir ce point.

Très peu d'études ont analysé les effets du couvert végétal sur les niveaux d'ingestion et, dans la plupart des cas, les caractéristiques de l'herbe (hauteur, biomasse, digestibilité, qualité), n'ont pu être reliées aux niveaux d'ingestion réalisés au pâturage (hauteurs testées entre 3.5 et 35cm, biomasse non limitante, fibrosité comprise entre 40 et 80%, digestibilité MS mesurée entre 40 et 70% ; Duncan 1992 ; Mesochina 2000). En particulier, Mesochina (2000) montre que les niveaux d'ingestion mesurés sur des couverts de 3.5 à 35cm ne varient pas, ce grâce à une augmentation de leur temps de pâturage journalier sur les couverts les plus ras. En revanche, la croissance des chevaux testés en a été affectée.

McMeniman (2003) a toutefois mis en évidence chez de jeunes chevaux une relation positive, mais faible, entre l'ingestion et la digestibilité de la matière sèche du régime (digestibilité MS mesurée entre 40 et 80%, pente de 0.16). Cependant, seulement 23% des variations d'ingestion sont expliquées par cette relation. D'autres facteurs non testés ici sont donc certainement à prendre en compte. Mc Meniman a également suggéré l'existence d'une corrélation positive entre le pourcentage de feuilles dans le régime et l'ingestion de matière sèche. Il semble donc, dans ce cas, que l'ingestion ait été optimisée lorsque les chevaux ont eu l'opportunité de pâturer sur des couverts à forte digestibilité de la matière sèche.

L'ingestion journalière semble subir les effets de la saison avec des variations mensuelles importantes. Les quantités moyennes (sur l'année) de matière sèche ingérées de chevaux de Przewalski conduits en conditions naturelles (ici estimées par la méthode des n-

alkanes) ont été de plus de 35gMS/kgPV/jour ; elles ont pu descendre à 25gMS/kgPV/jour en janvier (Kuntz *et al* 2006). Cette faible ingestion hivernale est assez surprenante et ne semble pas avoir été due à une limitation de la ressource. Les animaux n'ont en effet pas compensé par une augmentation de leur temps de pâturage sur 24h, celui-ci ayant au contraire été est réduit à 45% (mais il ne s'agit ici que du temps d'observation diurne). Les chevaux ont néanmoins mobilisé leurs réserves corporelles (résultant en pertes de poids) lors de ces mois de janvier froids (autour de 0°C) et neigeux. Ce comportement (limitation de l'ingestion et mobilisation des réserves corporelles) est considéré comme adaptatif si les coûts énergétiques de l'alimentation et de la digestion sont plus importants que l'ingestion d'énergie possible. Les animaux éviteraient ainsi les pertes d'énergie en diminuant de façon substantielle leur activité locomotrice (Arnold *et al* 2006), ce qui peut avoir pour conséquence une réduction de leur aire d'alimentation (Kawai *et al* 2004).

Les variations d'ingestion également observées par Ménard *et al* (2002) en fonction des saisons (autour de 20gMS/kgPV/jour au printemps/été et jusqu'à 43gMS/kgPV/jour en automne) n'ont pas pu être reliées à la qualité, à l'accessibilité ou à la digestibilité de la ressource pâturée et la cause de l'augmentation en automne reste inexpiquée.

Conclusion

Des techniques modernes permettent aujourd'hui d'estimer avec précision les niveaux d'ingestion réalisés par les chevaux et ceci même au pâturage, où les conditions d'échantillonnage peuvent être difficiles. Par un suivi journalier simple, il est également possible d'enregistrer leur comportement alimentaire pour déterminer leur utilisation de l'espace et des ressources pour l'alimentation. Les chevaux sont des herbivores « paiseurs » consacrant plus de la moitié de leur journée à s'alimenter, principalement de graminées, d'autres familles végétales pouvant être consommées en réponse aux variations de disponibilité et de qualité du couvert végétal. Les déterminants de leur mode d'utilisation hétérogène des prairies (entretien de zones d'herbe rase au sein d'une mosaïque de zones d'herbes hautes peu exploitées) nécessitent encore d'être approfondis, notamment pour faire la part entre les stratégies anti-parasitaires et nutritionnelles. L'effet des caractéristiques des chevaux (e.g. besoins, race, environnement social) sur les choix de sites alimentaires n'a quant à lui quasiment pas été abordé. De même, les facteurs à l'origine des variations d'ingestion à l'herbe mesurés pour des animaux à besoins à priori semblables (e.g. de 21 à

32gMS/kgPV/jour pour des poulains en croissance selon les études) devront être abordés plus en détails.

Cette synthèse met ainsi en évidence notre manque de connaissances concernant les déterminants des choix alimentaires et des niveaux d'ingestion des chevaux au pâturage, informations pourtant indispensables à une alimentation raisonnée des animaux et à une gestion adaptée des prairies. Il est donc plus que nécessaire de mettre en place des essais en conditions contrôlées afin d'analyser l'influence propre des caractéristiques liées au couvert végétal, aux animaux, ainsi qu'à leur environnement. Ces travaux sont en effet indispensables pour aboutir à la construction de modèles prédictifs de l'ingestion et de l'impact du pâturage des chevaux dans différentes situations d'exploitation, modèles disponibles depuis longtemps déjà pour les ruminants.

De plus, afin de trouver les équilibres permettant de concilier alimentation des animaux, entretien de la ressource et préservation de la diversité dans les espaces herbagers, il sera à l'avenir important de développer des études intégratives permettant à la fois d'estimer la productivité des prairies, leur valeur alimentaire et de les mettre en parallèle avec les déterminants des niveaux d'ingestion de nutriments digestibles et des choix réalisés par les chevaux.

Références

- Altmann, J., 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49, 227-267.
- Archer, M., 1978. Studies on producing and maintaining balanced pastures for studs. *Equine Veterinary Journal* 10, 54-59.
- 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.
- Arnold, W., Ruf, T., Kuntz, R., 2006. Seasonal adjustments of energy budget in free ranging Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*). II. Energy expenditure. *The Journal of Experimental Biology* 209, 4566-4573.
- Baker, A.E.M., Crawford, B.H., 1986. Observational learning in horses. *Applied Animal Behaviour Science* 15, 7-13.
- 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 de doctorat, 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. Rapport de l'Institut de l'Élevage, 1-78.
- 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.

- Clarke, J.V., Nicol, C.J., Jones, R., McGreevy, P.D., 1996. Effects of observational learning on food selection in horses. *Applied Animal Behaviour Science* 50, 177-184.
- Cymbaluk, N.F., 1990. Comparison of forage digestion by cattle and horses. *Canadian Journal of Animal Science* 70, 601-610.
- Doreau, M., Martin-Rosset, W., Petit, D., 1980. Activités alimentaires nocturnes du cheval au pâturage. *Annales de Zootechnie* 29, 299-304.
- Dove, H., Mayes, R.W., 1996. Plant wax components: a new approach to estimating intake and diet composition in herbivores. *The Journal of Nutrition* 126, 13-26.
- Dulphy, J.P., Martin-Rosset, W., Dubroeuq, H., Jailler, M., 1997. 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., Boissy, A., 1999. Relations sociales et comportement alimentaire au pâturage. *Productions Animales* 12, 3-10.
- Duncan, P., 1983. Determinants of the use of habitats by horses in mediterranean wetland. *Journal of Animal Ecology* 53, 93-111.
- Duncan, P., 1992. Horses and Grasses: The Nutritional Ecology of Equids and Their Impact on The Camargue. Billings, W.D., Golley, F., Lange, O.L., Olson, J.S., Remmert, H. (Ed) Springer-Verlag, New-York.
- Duncan, P., Foote, 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.
- Edouard, N., Fleurance, G., Dumont, B., Baumont, R., Duncan, P., soumis. How does sward height affect the choice of feeding sites and voluntary intake in horses?
- Edouard, N., Fleurance, G., Dumont, B., Baumont, R., Duncan, P., 2008a. How does sward height and quality affect the choice of feeding sites and intake in horses? 11th International Grassland Congress - 8th International Rangeland Congress. Hohhot, China.
- 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., 2008b. Voluntary intake and digestibility in horses: effect of forage quality with emphasis on individual variability. *Animal* 10, 1526-1533.
- Ferreira, L.M.M., Garcia, U., Rodrigues, M.A.M., Celaya, R., Dias-da-Silva, A., Osoro, K., 2007. Estimation of feed intake and apparent digestibility of equines and cattle grazing on heathland vegetation communities using the n-alkane markers. *Livestock Science* 110, 46-56.
- 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.
- 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., 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., Mallevaud, B., 2001. Daily intake and the selection of feeding sites by horses in heterogeneous wet grasslands. *Animal Research* 50, 149-156.
- Friend, M.A., Nash, D., Avery, A., 2004. Intake of improved and unimproved pastures in two seasons by grazing weanling horses. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production* 25, 61-64.
- Garrigus, W.P., 1934. The forage consumption of grazing steers. *Proceedings of the American Society of Animal Production*, 66.
- 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.

- 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, 64p.
- Gudmundsson, O., Drymundsson, O.R., 1994. Horse grazing under cold and wet conditions: a review. *Livestock Production Science* 40, 57-63.
- Haupt, K.A., 2006. Mastication and feeding in horses. In: *Feeding in Domestic Vertebrates: From Structure to Behaviour*. V.Bels (Ed) Oxford University Press, 195-209.
- Kawai, M., Hisano H., Yabu, N., Matsuoka, S., 2004. Effects of fallen snow on the voluntary intake and grazing behavior of Hokkaido native horses in winter woodland with underlying *Sasa senanensis*. *Animal Science Journal* 75, 435-440.
- Kuntz, R., Kubalek, C., Ruf, T., Tataruch, F., Arnold, W., 2006. Seasonal adjustment of energy budget in a large wild mammal, the Przewalski horse (*Equus ferus przewalskii*) I. Energy intake. *The Journal of Experimental Biology* 209, 4557-4565.
- Lamoot, I., Callebaut, J., Degezelle, T., Demeulenaere, E., Laquière, J., Vanderberghe, C., Hoffmann, M., 2004. Eliminative behaviour of free-ranging horses: do they show latrine behaviour or do they defecate where they graze? *Applied Animal Behaviour Science* 86, 105-121.
- 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.
- Le Du, Y.L.P., Penning, P.D., 1982. Animal based techniques for estimating herbage intake. In: *Herbage Intake Handbook*. J.D.Leaver (Ed), 37-75.
- Lemaire, S., 2003. Economie et avenir de la filière chevaline. *Productions Animales* 16, 357-364.
- Linklater, W.L., Cameron, E.Z., Stafford, K.J., Veltman, C.J., 2000. Social and spatial structure and range use by Kaimanawa wild horses (*Equus caballus*: Equidae). *New Zealand Journal of Ecology* 24, 139-152.
- 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.
- 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.
- Marinier, S.L., Alexander, A.J., 1992. Use of field observations to measure individual grazing ability in horses. *Applied Animal Behaviour Science* 33, 1-10.
- Martin-Rosset, W., Doreau, M., 1984. Consommation d'aliments et d'eau par le cheval. In: *Le Cheval. Reproduction, Sélection, Alimentation, Exploitation*. Jarrige, R., Martin-Rosset, W. (Ed), Paris, INRA, 333-354.
- 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., 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, Sélection, Alimentation, Exploitation*. Jarrige, R., Martin-Rosset, W. (Ed), Paris, INRA, 583-599.
- Mayes, R.W., Dove, H., 2000. Measurement of dietary nutrient intake in free-ranging mammalian herbivores. *Nutrition Research Reviews* 13, 107-138.
- McMeniman, N.P., 2003. Pasture intake by young horses. *Rural Industries Research and Development Corporation*, 17p.
- Medica, D.L., Hanaway, M.J., Ralston, S.L., Sukhdeo, M.V.K., 1996. Grazing behavior of horses on pasture: predisposition to strongylid infection? *Journal of Equine Veterinary Science* 16, 421-427.
- Meijs, J.A.C., Walters, R.J.K., Keen, A., 1982. Sward methods. In: *Herbage Intake Handbook*. J.D.Leaver (Ed), Hurley, 11-36.
- 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.

- Mesochina, P., 2000. Niveau D'Ingestion Du Cheval En Croissance Au Pâturage : Mise Au Point Méthodologique Et Étude De Quelques Facteurs De Variation. Thèse de doctorat, Institut National Agronomique Paris-Grignon.
- 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.
- 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.
- Moehlman, P.D., 1998. Behavioural patterns and communication in feral asses (*Equus africanus*). *Applied Animal Behaviour Science* 60, 125-169.
- Naujeck, A., Hill, J., Gibb, M.J., 2005. Influence of sward height on diet selection by horses. *Applied Animal Behaviour Science* 90, 49-63.
- Nicol, C.J., 1995. The social transmission of information and behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 44, 79-98.
- 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.
- OESC, 2007. Chiffres clés 2007. Observatoire Economique et Social du Cheval, Les Haras Nationaux.
- Ordakowski, A.L., Kronsfield, D.S., Holland, J.L., Hargreaves, B.J., Gay, L.S., Harris, P.A., Dove, H., Sklan, D., 2001. Alkanes as internal markers to estimate digestibility of hay or hay plus concentrate diets in horses. *Journal of Animal Science* 79, 1516-1522.
- Peiretti, P.G., Meineri, G., Miraglia, N., Mucciarelli, M., Bergero, D., 2006. Intake and apparent digestibility of hay or hay plus concentrate diets determined in horses by the total collection of feces and n-alkanes as internal markers. *Livestock Science* 100, 189-194.
- Putman, R.J., Pratt, R.M., Ekins, J.R., Edwards, P.J., 1987. Food and feeding behaviour of cattle and ponies in the New Forest, Hampshire. *Journal of Applied Ecology* 24, 369-380.
- Rubenstein, D.I., 1986. Ecology and sociality in horses and zebras. In: *Ecological Aspects of Social Evolution*. Rubenstein, D.I., Wrangham, R.W. (Ed), Princeton, 282-302.
- Salter, R.E., Hudson, R.J., 1979. Feeding ecology of feral horses in Western Alberta. *Journal of range management* 32, 221-225.
- Skelton, S.T., 1978. Seasonal Variations and Feeding Selectivity in the Diets of Horses (*Equus Caballus*) of the Camargue. M.Sc. thesis, Texas A & M University College Station.
- Smith, D.G., Mayes, R.W., Hollands, T., Cuddeford, D., Yule, H.H., Malo Ladrero, C.M., Gillen, E., 2007. Validating the alkane pair technique to estimate dry matter intake in equids. *Journal of Agricultural Science* 145, 1-10.
- Stevens, C.E., van Ryssen, J.B.J., Marais, J.P., 2002. The use of n-alkanes markers to estimate the intake and apparent digestibility of ryegrass and Kikuyu by horses. *South African Journal of Animal Science* 32, 50-56.
- Taylor, E.L., 1954. Grazing behaviour and helminthic disease. *British Journal of Animal Behaviour* 2, 61-62.
- 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.
- Western, D., 1975. Water availability and its influence on the structure and dynamics of a savannal large mammal community. *East African Wildlife Journal* 13, 265-286.

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 $9.2 \text{ kgMS} \pm 0.7$ pour des fourrages verts de graminées, $8.1 \text{ kgMS} \pm 1.1$ pour des foin de graminées et $9.6 \text{ kgMS} \pm 1.7$ 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 ($\text{MSI} = -3.3 + 10.5 \times \text{teneur en fibres}$) et dans une moindre mesure pour les foin de graminées ($\text{MSI} = 14 + 1.1 \times \text{teneur en fibres}$) comme l'attestent les pentes de signe positif. Aucune relation n'a en revanche été mise en évidence concernant les foin de légumineuses.



© L'ARCHER 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 différé 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 horses 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

1. Introduction

D'après l'Observatoire Economique et Social du Cheval (OESC, 2006), le nombre d'équidés présents en France a atteint 1 million, particulièrement du fait de la demande croissante pour les activités de loisirs. Les chevaux de sport amateur, de loisirs et de trait utilisent les ressources herbagères pour 70% de leur alimentation (Martin-Rosset et al., 1984) et depuis 2005, les acteurs de la filière équine peuvent bénéficier des mesures agro-environnementales mises en place pour l'élevage des herbivores domestiques (comme la Prime Herbagère Agro-Environnementale). Pourtant, les éleveurs de chevaux, qui souhaitent concilier performances zootechniques et préservation des espaces herbagers, manquent aujourd'hui de références techniques quant à la conduite de leurs animaux au pâturage. Il est donc nécessaire de développer l'analyse des relations entre les chevaux et les ressources herbagères qui, comparativement aux ruminants, ont été relativement peu étudiées. En effet, au pâturage le prélèvement des chevaux va agir à la fois sur leurs performances zootechniques au travers de leur ingestion et de leur choix de sites alimentaires, mais aussi sur la structure et la biodiversité du couvert prairial au travers de leur sélectivité et de leur mode d'occupation de l'espace. Ainsi, pour être en mesure de prédire à terme la part des besoins nutritionnels couverts par l'herbe et l'impact du pâturage équin sur le couvert, dans différentes situations de pâturage, il est indispensable de comprendre au préalable comment les facteurs - liés à l'animal, à la végétation, aux modes de conduite des troupeaux, à l'environnement - agissent sur le mode d'utilisation des ressources par les chevaux et déterminent l'impact de leur pâturage.

Les niveaux d'ingestion de matière sèche par les chevaux ont été bien documentés dans le cadre de fourrages frais ou conservés distribués à volonté à l'auge (Martin-Rosset et Doreau, 1984 ; Chenost et Martin-Rosset, 1985 ; Boulot, 1987 ; Cymbaluk, 1990 ; Dulphy et al., 1997a, b). Le facteur principal à l'origine des variations d'ingestion de fourrage chez les chevaux semble être le niveau des besoins (Martin-Rosset et Doreau, 1984). Contrairement aux ruminants, les caractéristiques de la végétation semblent avoir un rôle limité sur les niveaux d'ingestion. Par exemple, une diminution de la qualité des fourrages restreint fortement l'ingestion de ruminants nourris à l'auge (Jarrige et al., 1995) alors que la réponse des chevaux est moins tranchée et très dépendante de l'individu puisque certains augmentent leur ingestion alors que d'autres mangent moins de même que les ruminants (Edouard et al., soumis). Au pâturage, les références sont beaucoup plus limitées (mais voir Duncan, 1992 ; Mesochina, 2000 ; Fleurance et al., 2001 ; Ménard et al., 2002) et les facteurs de variations des niveaux d'ingestion n'ont presque pas été abordés (mais voir Mesochina, 2000).

Les préférences des chevaux sont en revanche plus dépendantes des caractéristiques de la végétation. Le choix de sites alimentaires par les chevaux peut ainsi varier au cours de la saison de pâturage, en lien avec les variations de l'accessibilité et de la qualité du couvert végétal. Duncan (1992) a par exemple montré que les chevaux sélectionnent généralement les sites offrant les plus fortes biomasses de végétaux verts. Cependant, si leur quantité diminue, les chevaux reportent leurs choix vers des sites offrant les plus fortes biomasses totales, incluant les parties mortes des végétaux, et ce particulièrement en hiver. Une autre étude, menée par Naujeck et al. (2005), a mis en évidence que les chevaux sélectionnent les couverts de hauteur supérieure à 7cm lorsqu'ils ont le choix entre des couverts de 3.5, 4.5, 7.5 et 15cm. Ce résultat est cohérent avec ce qui a été observé chez des ruminants (bovins) pâturant des couverts denses de 7 à 12cm qui ont sélectionné les couverts les plus hauts (Distel et al., 1995). Malheureusement ces deux études ne fournissant aucune donnée de qualité d'herbe, il est difficile d'attribuer ces choix uniquement à la variation de l'accessibilité de l'herbe offerte. En effet, dans l'étude de Naujeck et al. (2005), tous les couverts ont été tondus à partir d'une hauteur de 15cm à la hauteur voulue la veille des tests. Il est donc possible que les couverts les



plus courts aient contenu une proportion plus importante de tiges (et donc plus de fibres) entraînant une plus faible qualité que les couverts plus hauts, orientant ainsi les choix.

L'abondance, la structure et la qualité des ressources herbagères, qui varient fortement dans le temps et dans l'espace, jouent un rôle particulièrement important dans l'alimentation des herbivores (Crawley, 1983). L'objectif de notre projet de recherche est donc de mieux comprendre le rôle des caractéristiques de la ressource pâturée (hauteur, qualité) qui déterminent son aptitude à être consommée et les préférences des chevaux. Pour cela nous avons dans un premier temps mis en place une démarche expérimentale visant à quantifier, à court terme ainsi qu'à l'échelle du bilan journalier, l'influence de la hauteur de la ressource (à qualité constante) sur l'ingestion et les choix alimentaires. Trois couverts végétatifs de hauteurs différentes de bonne qualité constante ont été offerts seuls et en choix binaires. Confrontés à un choix entre des couverts de hauteurs différentes, nous avons émis l'hypothèse que les chevaux devraient sélectionner le couvert le plus haut sur lequel ils maximiseraient leur ingestion.

2. Matériels et Méthodes

L'étude expérimentale s'est déroulée de mai à octobre 2006, à la Station Expérimentale de Chamberet (Corrèze), à une altitude de 440m. Neuf chevaux de selle de 2 ans (femelles Anglo-Arabe et Selles Français) ont été utilisés pour les tests, après avoir été habitués aux manipulations et mesures expérimentales.

2.1. Schéma expérimental

L'expérimentation a été mise en place sous forme d'un carré latin (3 groupes de trois chevaux, 3 types de tests, 3 périodes). Les trois groupes de chevaux ont été constitués de sorte qu'ils soient équilibrés sur la base du poids (poids moyen = $514\text{kg} \pm 6.0$) et de l'origine paternelle des animaux. La composition des groupes a été modifiée à chaque période de sorte que les animaux ne se rencontrent jamais deux fois pour ainsi s'affranchir de l'effet du groupe sur le comportement individuel des chevaux. Les deux premières périodes se sont déroulées entre le 1^{er} mai et mi-juin. Pour cause de repousse de l'herbe insuffisante liée à une sécheresse (courant juin), la 3^{ème} période a été décalée à mi-septembre 2006.

Trois couverts végétatifs de différentes hauteurs et de qualité constante ont été préparés par tonte à 4cm puis repousse (3 jours pour le couvert Court (C), 11 jours pour le couvert Moyen (M), et 19 jours pour le couvert Haut (H)). Les trois couverts obtenus ont ainsi pu atteindre respectivement (moyennes $\pm$ erreur standards) $6.1\text{cm} \pm 0.04$, $11.0\text{cm} \pm 0.07$ et $17.7\text{cm} \pm 0.11$.

Pour les tests au pré, la surface d'herbe à offrir a été calculée de sorte que les trois couverts apportent la même quantité de ressource (en matière sèche - MS) et afin que les chevaux ne pâturant qu'un seul type de couvert (en situation de choix ou pour les couverts offerts seuls) ne soient pas limités dans leur ingestion. Dans ce but, nous avons utilisé des données de biomasses obtenues lors d'expérimentations précédentes menées sur les mêmes prairies (C : 60gMS/m^2 , M : 150gMS/m^2 , H : 240gMS/m^2 ; Mesochina, 2000 ; Fleurance, données personnelles) et les données d'ingestion maximales mesurées pour des chevaux en croissance de cet âge relevées dans la littérature ($150\text{gMS/kgPV}^{0.75}/\text{jour}$, Ménard et al., 2002). Cette surface a ensuite été multipliée par deux pour tenir compte de la perte d'herbe liée au piétinement (Ferrer Cazcarra et al., 1995).

Chaque période du carré latin a été divisée en trois tests d'une semaine chacun, décrits ci-dessous (et voir détails dans le Tableau 1). Les animaux ont été pesés le premier jour de chaque semaine de test.

o Plateaux expérimentaux

Ce test avait pour objectif la mesure de la masse de bouchée réalisée sur chacun des couverts, cette variable entrant dans le calcul de la vitesse d'ingestion instantanée. Chaque groupe de trois chevaux s'est vu offrir au box des plateaux issus d'un seul type de couvert (C, M ou H) sur trois jours consécutifs. Les plateaux expérimentaux ont été réalisés à partir de micro-parcelles d'herbe incluant 10cm de sol, prélevées au pré le matin des tests. La masse moyenne des bouchées a été obtenue par pesée successive de ces plateaux avant et après pâture par les chevaux. La dimension des plateaux (112*72*10cm) a été établie lors de tests préliminaires, pour permettre aux chevaux de prélever 20 bouchées sans que la déplétion (diminution de la hauteur du couvert du fait du pâture des animaux) n'affecte leur vitesse d'ingestion. Afin de s'assurer de leur motivation à s'alimenter sur les plateaux, les chevaux étaient à jeun depuis 5h au début des tests.

o Couverts offerts seuls

Ce test nous a permis de mesurer la durée d'alimentation totale et les niveaux d'ingestion journaliers réalisés sur chacun des couverts offerts seuls. Chaque groupe de trois chevaux a donc pâture au pré le même couvert que celui offert sur les plateaux (C, M ou H), pendant 7 jours, une nouvelle surface de test étant offerte tous les jours.

o Choix binaires

Afin de mesurer les préférences des animaux, chaque groupe a enfin pâture pendant 7 jours un choix binaire (C/M, C/H, M/H), une nouvelle surface de test étant offerte tous les jours. Le choix offert aux chevaux était constitué des deux couverts non offerts en plateaux ou seuls les semaines précédentes. Ainsi, les deux couverts offerts simultanément pouvaient bénéficier du même attrait pour la nouveauté (puisque différents de celui présenté les deux semaines précédentes) et la motivation à pâture l'un ou l'autre des deux couverts ne pouvait être biaisée par ce facteur en faveur de l'un d'eux. Chacun des choix binaires était constitué de quatre bandes d'un des couverts alternées avec quatre bandes du deuxième couvert offert. Les dimensions des bandes dépendaient du type de couvert offert, les quantités offertes pour chacun des couverts étant identiques.

Tableau 1 : Déroulement des tests pour les 3 périodes (C : couvert court, M : couvert moyen, H : couvert haut) ; *The timing of the tests for the 3 periods (C: short, M: medium, H: tall swards)*

Période <i>Period</i>	Individus <i>Individuals</i> (N°)	1 ^{ère} semaine - 1 st week Plateaux expérimentaux <i>Experimental trays</i>	2 ^{ème} semaine - 2 nd week Couverts offerts seuls <i>Swards offered alone</i>	3 ^{ème} semaine - 3 rd week Choix binaires <i>Pair-wise choices</i>
1	7, 8, 9	C	C	M/H
	4, 5, 6	M	M	C/H
	1, 2, 3	H	H	C/M
2	1, 4, 7	C	C	M/H
	2, 5, 8	M	M	C/H
	3, 6, 9	H	H	C/M
3	3, 4, 8	C	C	M/H
	1, 5, 9	M	M	C/H
	2, 6, 7	H	H	C/M



2.2. Végétation

Les hauteurs et biomasses ont été mesurées chaque jour de test pour chacune des situations. Les hauteurs ont été mesurées à l'entrée et à la sortie des chevaux sur les surfaces de test, ainsi que toutes les 6h au cours de la journée, à l'aide d'un herbomètre polystyrène (comme décrit dans Fleurance et al., 2001). Les biomasses ont été mesurées à l'entrée des chevaux à partir de prélèvements d'herbe coupée au ras du sol dans une cellule de 25*25cm². Ces échantillons d'herbe ont ensuite été séchés à 60°C pour déterminer leur proportion de matière sèche (MS), puis analysés pour connaître leur teneur en Matières Azotées Totales (MAT) et en fibres (Neutral Detergent Fibre – NDF ; Goering et Van Soest, 1970).

2.3. Comportement alimentaire et niveaux d'ingestion

Pour les couverts offerts seuls et en choix binaires, le 1^{er} jour de la semaine a servi à habituer les animaux au nouveau traitement offert. Le comportement des chevaux a ensuite été relevé à l'aide de la méthode du « scan sampling » (une observation/individu toutes les 15mn), les 24h étant divisées en huit sessions de 3h réparties sur les jours 2 à 4 de la semaine. La durée journalière d'alimentation a ainsi pu être établie, ainsi que les préférences, à partir du temps passé à s'alimenter sur chacun des couverts offerts. Des « scans sampling » plus rapprochés (une observation par individu toutes les 30s) ont également été effectués durant la première heure suivant l'entrée des animaux sur les surfaces de test en choix binaires, afin de déterminer les préférences avant que la hauteur des couverts n'ait été affectée par le prélèvement des animaux. La fréquence de bouchées (bouchées/mn) et la fréquence de mastications (mastications/mn) ont été mesurées sur chaque couvert lors des 3 premières heures de test, alors que la déplétion n'avait pas encore affecté les hauteurs.

Les niveaux d'ingestion journaliers sur les couverts offerts seuls ont été estimés lors des jours 5 à 7 à partir de la détermination du poids sec total de fèces produits dans la journée (collecte totale) associée à une estimation de la digestibilité de l'herbe à partir de la mesure de l'azote fécal (comme décrit dans Mesochina et al., 1998). Les crottins ont été individualisés grâce à l'ingestion par les chevaux chaque matin de 60g de particules plastiques colorées (une couleur par cheval) distribuées dans 140g d'orge.

La masse des bouchées a été déterminée en pesant les plateaux expérimentaux avant et après prélèvement de 20 bouchées par les chevaux. Après avoir corrigé la perte de masse des plateaux présentés aux chevaux par la perte de masse liée à l'évapotranspiration de l'herbe (par pesage d'un plateau témoin gardé dans la salle de test), celle-ci a ensuite été divisée par le nombre de bouchées prélevées par l'animal (comme décrit dans Fleurance et al., 2005). La vitesse d'ingestion instantanée a été calculée pour chaque individu sur chaque couvert à partir de la multiplication de la masse de bouchées mesurée sur les plateaux et de la fréquence de bouchées mesurée au pré pendant les 3h suivant l'entrée des animaux sur les surfaces de test (lorsque les hauteurs mesurées au pré, non affectées par la déplétion, étaient les mêmes que sur les plateaux).

2.4. Analyses statistiques

Les animaux ont été considérés comme des répétitions pour les analyses statistiques, le schéma des surfaces de choix binaires ayant permis aux animaux de rester à proximité les uns des autres tout en pâtureant des couverts différents. Ils pouvaient ainsi passer d'un couvert à l'autre indépendamment de leurs compagnons, et donc effectuer leurs propres choix.



Nous avons comparé les caractéristiques des trois types de couverts à l'aide d'analyses de variances (procédure ANOVA dans le logiciel SAS, Statistical Analysis System, 1999). Les différences de hauteurs, de biomasses et de qualité (NDF et MAT) ont été testées au sein de chaque période et entre chaque période. Des différences significatives entre périodes ayant souvent été mises en évidence, nous avons du prendre ce facteur en compte dans les analyses suivantes.

Lors des tests de choix entre deux couverts, les chevaux pouvaient choisir entre deux options (pâture A ou pâture B), la proportion de temps passé à pâture A (pA) plus la proportion de temps passé à pâture B (pB) étant égale à 1. Par conséquent, ces données non indépendantes ont été traitées en utilisant le logarithme du rapport pA / pB , A étant ici systématiquement le couvert le plus haut offert dans chacun des choix binaire (Illius et al., 1999). Lorsque l'observateur a enregistré l'utilisation exclusive d'un seul des deux couverts proposés (par exemple $pA = 100\%$ et $pB = 0\%$), le calcul du logarithme du rapport était impossible. Nous avons donc substitué les 0 par la plus petite quantité observable dans notre jeu de données, soit 1% (Elston et al., 1996).

Concernant la durée journalière d'alimentation, les fréquences de bouchées et de mastications ainsi que la vitesse d'ingestion instantanée, des modèles mixtes ont été utilisés (procédure Proc Mixed dans SAS, algorithme du Residual Maximum Likelihood) pour tester les effets du type de couvert (C, M ou H), tout en intégrant la période et l'individu en effets aléatoires. Pour les niveaux d'ingestion, les biomasses obtenues ayant été légèrement différentes de celles attendues (voir tableau 2) et cela pouvant affecter les quantités ingérées par les animaux, le facteur « quantité de ressource offerte » (quantité d'herbe totale disponible pour les chevaux sur la surface de test) et son interaction avec le type de couvert ont été intégrés aux effets fixes. Enfin, pour les préférences, la valeur du logarithme du ratio (pA/pB) a été comparée à 0 pour chacun des choix, les facteurs période et individu étant toujours considérés dans les effets aléatoires. Ainsi, un logarithme significativement supérieur à 0 indique une préférence pour le couvert A, soit le couvert le plus haut, alors qu'un logarithme égal ou inférieur à 0 indique une absence de préférence ou une préférence pour le couvert B, soit le plus court.

Pour chaque modèle statistique, des tests-t binaires ont été réalisés pour comparer les couverts 2 à 2 (avec ajustement des « p-values » par la méthode de Bonferroni).

3. Résultats

3.1. Caractéristiques de la végétation

Les hauteurs et biomasses obtenues ont été significativement différentes entre couverts, alors que la qualité de ces couverts (MAT et NDF) est restée généralement constante, excepté pour le couvert M dont la quantité de matière azotée totale a été plus importante lors du choix M/H et pour les plateaux (Tableau 2).

Néanmoins, pour chacune des périodes considérée séparément, les couverts offerts en choix binaire n'ont jamais différencié en qualité (ni MAT, ni NDF). Ainsi, de façon générale, les couverts courts s'élevaient à 6.1cm pour une biomasse de 65gMS/m², les couverts moyens à 11.0cm pour une biomasse de 118gMS/m² et les couverts hauts à 17.7cm pour une biomasse de 202gMS/m². La qualité moyenne des couverts était de 49% de NDF et 18% de MAT. Suite au pâturage des animaux, les couverts ont significativement diminué en hauteur (phénomène de déplétion), mais même à la sortie des chevaux des surfaces de tests les hauteurs des couverts étaient significativement différentes. Les caractéristiques de la végétation ont parfois significativement varié entre les trois périodes (hauteurs : $P2 < P1 < P3$; biomasses : $P1 = P2 <$

P3 ; NDF : $P1 < P2 < P3$; MAT : $P1 < P2 < P3$), justifiant l'utilité de tenir compte de ce facteur dans les modèles statistiques suivants.

Tableau 2 : Caractéristiques des couverts Court, Moyen et Haut pour les trois périodes confondues (moyennes $\pm$ erreurs standards) ; *The characteristics of the Short, Medium & Tall swards for the three periods confounded (means $\pm$ S.E.)*

Test		Hauteur - Heights (cm)		Biomasses entrée - start (gMS) (gDM)	Qualité - Quality	
		Entrée - Start	Sortie - End		Fibre (% NDF)	Azote (% MAT)
Choix C/H Choice S/T	Court Short	5.9 $\pm$ 0.05 ^a	5.2 $\pm$ 0.07 ^a	61.4a $\pm$ 2.4 ^a	48.5 $\pm$ 1.9 ^a	18.8 $\pm$ 0.9 ^a
	Haut Tall	17.2 $\pm$ 0.20 ^b	7.6 $\pm$ 0.3 ^b	186.8 $\pm$ 7.1 ^b	47.4 $\pm$ 1.9 ^a	18.6 $\pm$ 0.5 ^a
Choix C/M Choice S/M	Court Short	5.8 $\pm$ 0.06 ^a	5.4 $\pm$ 0.07 ^a	63.1 $\pm$ 2.2 ^a	51.3 $\pm$ 0.9 ^a	17.8 $\pm$ 0.9 ^a
	Moyen Medium	12.1 $\pm$ 0.12 ^b	6.9 $\pm$ 0.10 ^b	132.8 $\pm$ 3.4 ^b	50.2 $\pm$ 0.78 ^a	18.6 $\pm$ 0.7 ^a
Choix M/H Choice M/T	Moyen Medium	10.3 $\pm$ 0.12 ^a	6.3 $\pm$ 0.12 ^a	99.5 $\pm$ 3.1 ^a	51.3 $\pm$ 0.9 ^a	20.4 $\pm$ 0.6 ^a
	Haut Tall	17.5 $\pm$ 0.19 ^b	8.9 $\pm$ 0.16 ^b	188.9 $\pm$ 5.0 ^b	52.4 $\pm$ 1.3 ^a	17.6 $\pm$ 0.7 ^b
Couverts offerts seuls Swards alone	Court Short	6.5 $\pm$ 0.08 ^a	5.0 $\pm$ 0.08 ^a	71.1 $\pm$ 2.5 ^a	48.5 $\pm$ 1.8 ^a	17.6 $\pm$ 0.7 ^a
	Moyen Medium	10.4 $\pm$ 0.12 ^b	5.7 $\pm$ 0.09 ^b	124.2 $\pm$ 3.1 ^b	49.4 $\pm$ 1.9 ^a	19.8 $\pm$ 0.8 ^a
	Haut Tall	17.5 $\pm$ 0.20 ^c	6.8 $\pm$ 0.13 ^c	199.1 $\pm$ 5.1 ^c	45.4 $\pm$ 2.6 ^a	17.8 $\pm$ 0.6 ^a
Plateaux Trays	Court Short	5.9 $\pm$ 0.10 ^a	-	59.4 $\pm$ 4.2 ^a	50.7 $\pm$ 2.6 ^a	15.3 $\pm$ 1.3 ^a
	Moyen Medium	11.5 $\pm$ 0.23 ^b	-	112.3 $\pm$ 4.2 ^b	49.1 $\pm$ 1.7 ^a	21.2 $\pm$ 0.7 ^b
	Haut Tall	21.5 $\pm$ 0.37 ^c	-	246.5 $\pm$ 11.2 ^c	46.2 $\pm$ 2.1 ^a	15.8 $\pm$ 1.1 ^a

^{a, b, c} Les lettres indiquent des différences significatives à l'intérieur de chaque cellule ($p < 0.05$)

^{a, b, c} Letters indicate significant differences within cells ($p < 0.05$)

3.2. Ingestion de matières sèche et temps d'alimentation journaliers

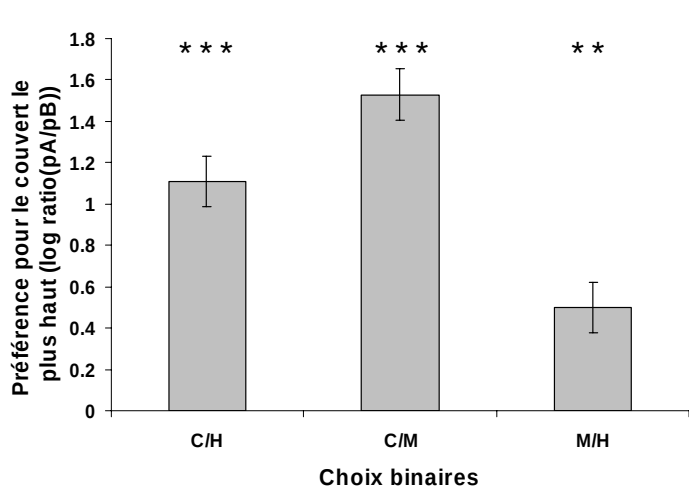
Aucune différence de niveau d'ingestion de MS entre couverts n'a été mise en évidence, le facteur « quantité de ressource offerte » et son interaction avec le type de couverts ne se sont pas révélés significatifs. Les chevaux ont ingéré en moyenne 20.5gMS/kgPV/jour ($\pm$ 2.6) quel que soit le couvert offert.

Quels que soient les couverts proposés et la situation (choix ou couverts offerts seuls), les chevaux se sont alimentés environ 14h ($\pm$ 30mn), valeur qui est restée très stable entre périodes et individus.

3.3. Choix de sites alimentaires

La déplétion ayant entraîné une diminution de la hauteur des couverts au cours du temps, nous présentons ici les préférences dites initiales, mesurées lors des « scans sampling » rapprochés d'1h mis en place suite à l'entrée des animaux dans les surfaces de tests. Pour les trois situations de choix binaires, les chevaux ont pâturé significativement plus longtemps sur le couvert le plus haut. Ces préférences sont illustrées sur la Figure I par le logarithme du rapport (% du temps passé à pâture le plus haut / % du temps passé à pâture le plus court). Les chevaux ont ainsi passé 89% de leur temps d'alimentation sur le couvert H du choix C/H ; 95% sur le M de C/M ; 72% sur le H de M/H. Ces préférences sont cohérentes avec celles mesurées à l'échelle des 24h (respectivement 65, 76 et 61% du temps d'alimentation passé sur le couvert le plus haut des choix C/H, C/M et M/H).

Figure I : Préférence pour le couvert le plus haut pour chacun des choix binaires lors de la 1^{ère} heure de test, exprimée par le logarithme du rapport (pA/pB) où A correspond au couvert le plus haut et B au plus court (moyennes $\pm$ erreurs standards), C=Court, M=Moyen, H=Haut, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$; *Preference for the taller sward for each pair-wise test during the first hour of tests, by the logarithm of the ratio (pA/pB) where A is the taller sward and B the shorter (means $\pm$ S.E.), C=Short, M=Medium H=Tall swards, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$*



3.4. Vitesse d'ingestion instantanée

La fréquence de bouchées, mesurée au pré, a été significativement plus faible sur le couvert le plus haut alors que la masse des bouchées, mesurée sur les plateaux, a été au moins deux fois plus élevée sur ce même couvert. La fréquence de mastications a été significativement plus faible sur le couvert le plus court, mais une fois exprimée en nombre de mastications par gMS ((mastications/bouchée) / masse de bouchée), c'est le couvert le plus haut qui a nécessité le moins de mastications par g de matière sèche (Tableau 3). La vitesse d'ingestion instantanée (VII) a été significativement plus importante sur le couvert le plus haut par rapport aux deux autres couverts (Figure II).

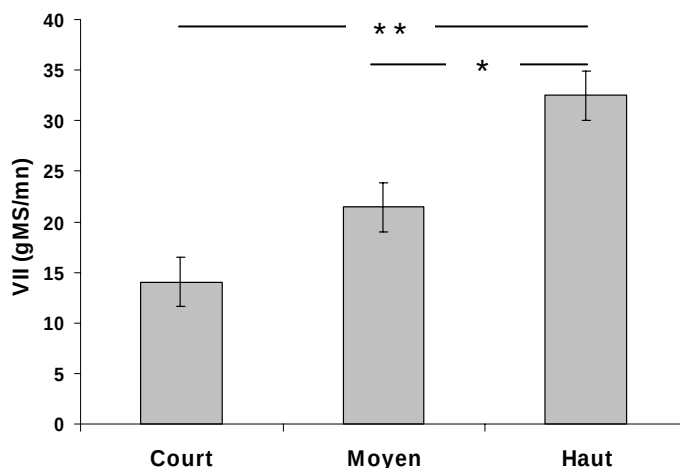
Tableau 3 : Fréquences de bouchées et de mastications, masses de bouchée et nombre de mastications par gMS pour les trois couverts (moyennes $\pm$ erreurs standards) ; *Bite and chew rates, bite masses and chews per gDM for the three swards (means $\pm$ S.E.)*

	Fréquence de bouchées (bouchées / mn) <i>Bite rate (bite / mn)</i>	Fréquence de mastications (mastications / mn) <i>Chew rate (chew / mn)</i>	Masse de bouchée (gMS) <i>Bite mass (gDM)</i>	Mastications / gMS <i>Chews / gDM</i>
Court - Short	42.2 $\pm$ 1.62 ^a	66.8 $\pm$ 3.24 ^a	0.34 $\pm$ 0.08 ^a	5.3 $\pm$ 0.56 ^a
Moyen - Medium	43.1 $\pm$ 1.58 ^a	79.2 $\pm$ 3.24 ^b	0.51 $\pm$ 0.08 ^a	4.1 $\pm$ 0.56 ^b
Haut - Tall	30.3 $\pm$ 1.66 ^b	81.7 $\pm$ 3.28 ^b	1.06 $\pm$ 0.08 ^b	2.9 $\pm$ 0.56 ^c

^{a, b, c} Les lettres indiquent des différences significatives entre les couverts ($p < 0.05$)

^{a, b, c} Letters indicate significant differences among swards ($p < 0.05$)

Figure II : Vitesse d'Ingestion Instantanée (VII en gMS/mn) pour les trois couverts (moyennes $\pm$ erreurs standards) - * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$; *Instantaneous Intake Rates (gDM/mn) for the three swards (means $\pm$ S.E.)* - * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ (Short, Medium and Tall swards)



4. Discussion

A l'entrée des animaux ainsi que tout au long de la journée, les chevaux ont eu accès à des couverts de hauteurs et de biomasses significativement différentes, et dont la qualité est restée constante (Tableau 2), particulièrement si l'on considère les couverts offerts en choix ou seuls au sein de chaque période. Les préférences et les différences d'ingestion mesurées ne peuvent ainsi pas être attribuées à la qualité des couverts.

A l'échelle de la journée, les chevaux ont pâturé pendant 14h, quelle que soit la situation, ce qui est tout à fait cohérent avec la littérature (12-16h dans une synthèse de Duncan, 1992). Sur des couverts plus courts (<3cm, 72-83gMS/m²), Mesochina (2000) a montré que les chevaux devaient pâture plus longtemps (jusqu'à 19h) pour maintenir leur ingestion journalière. Les quantités ingérées se sont élevées ici à 20.5gMS/kgPV/jour et n'ont pas été affectées par la hauteur du couvert offert. Mais la déplétion des couverts observée ainsi que de fortes variations inter-individuelles ont pu dissimuler les éventuelles variations d'ingestion de matière sèche entre couverts.



Les niveaux d'ingestion mesurés dans cette étude sont très comparables à ceux obtenus par Mesochina (2000, 21gMS/kgPV/jour) pour des chevaux de selle de 2ans conduits sur les mêmes prairies (Chamberet). Pourtant, ces valeurs sont faibles comparées aux quelques autres références disponibles dans la littérature pour des chevaux dont les besoins attendus sont similaires (de 26 à 32gMS pour des poulains de trait de 2 ans conduits sur des prairies naturelles humides, Ménard et al., 2002). L'une des explications possibles concerne la qualité de la ressource offerte qui est plus élevée dans notre étude (Ménard et al., 2002 : $9 < \text{MAT} < 25\% \text{MS}$ et $48 < \text{NDF} < 64\% \text{MS}$; notre étude : $15 < \text{MAT} < 21\% \text{MS}$ et $45 < \text{NDF} < 52\% \text{MS}$), et qui a pu conduire les animaux à réaliser de plus faibles niveaux d'ingestion de matière sèche. Il sera important de tester par la suite l'effet de ce facteur qualité, ce qui n'a jamais été fait, tout comme celui de différents modes de conduite (pâturage tournant comme dans notre étude, pâturage continu comme dans l'étude de Ménard et al., 2002). Par ailleurs, les niveaux d'ingestion mesurés par Ménard et al. (2002) concernent des races dites rustiques alors que nous avons travaillé avec des chevaux de selle qui ont été sélectionnés pendant des années sur des critères de performances sportives plus que sur des critères d'alimentation optimale (Rivero et Barrey, 2001).

L'ingestion de matière sèche a été mesurée dans cette étude à 10.3kgMS/individu/jour. L'énergie nette apportée par la ressource a atteint les recommandations établies par l'INRA (Martin-Rosset, 1990) et les apports d'azote digestible ont été supérieurs à ces recommandations. Les gains de poids réalisés par les chevaux (entre 570 et 740g/jour) ont été supérieurs aux attentes pour des chevaux de cet âge (450-550g/jour).

Durant la première heure de test (lorsque les différences de hauteur entre les trois couverts étaient maximales), les chevaux ont très fortement sélectionné le couvert le plus haut (72 à 95% de leur temps d'alimentation). Ces préférences sont tout à fait cohérentes avec les caractéristiques de leur ingestion instantanée, puisqu'ils ont pu réaliser de plus grosses bouchées sur le couvert le plus haut. De plus ce couvert leur a permis une fréquence plus faible de bouchées et a nécessité un nombre moins élevé de mastications par g de matière sèche, impliquant de plus faibles coûts d'acquisition et de manipulation de la ressource. La vitesse d'ingestion instantanée a été significativement plus élevée sur le couvert le plus haut, et tend à être plus élevée sur le couvert moyen que sur le couvert court ($p = 0.11$), en adéquation avec les préférences exprimées par les animaux.

En résumé, les chevaux ont pâturé le même temps et ont ingéré les mêmes quantités de matière sèche par jour quels que soient les couverts offerts ; pourtant ils ont également réalisé des vitesses d'ingestion instantanées plus élevées sur les couverts les plus hauts pour lesquels ils ont montré une préférence marquée. Cette incohérence apparente peut être au moins en partie expliquée par le fait que les vitesses d'ingestion estimées dans cette étude étaient celles réalisées par les animaux au début des tests, lorsque les hauteurs de l'herbe étaient maximales. Au cours de la journée, les hauteurs diminuent et les vitesses d'ingestion ont pu s'en être trouvées réduites également, particulièrement pour le couvert le plus haut fortement pâturé. Par ailleurs, le faible nombre de chevaux testés et l'importante variabilité inter-individuelle observée peuvent avoir masqué l'effet potentiel de la hauteur de l'herbe sur les durées d'alimentation et les niveaux d'ingestion journaliers.

Or dans des conditions naturelles, les chevaux font plus généralement face à une hétérogénéité de la végétation et montrent un tout autre schéma de sélection de la ressource. En effet, au fil de la saison de pâturage, l'augmentation de la biomasse de l'herbe s'accompagne d'un accroissement de la proportion de fibres structurales qui en diminue sa qualité. Les chevaux sont ainsi connus pour entretenir des zones d'herbe courte où ils s'alimentent préférentiellement, au sein d'une matrice de zones d'herbe haute, où sont souvent concentrées les déjections (Fleurance et al., 2001 ; Ménard et al., 2002 ; Lamoot et al., 2005). Cette



utilisation particulière de l'espace a longtemps été interprétée par une stratégie anti-parasitaire, les chevaux évitant de s'alimenter sur les zones d'herbe haute pour limiter leur ré-infestation par les larves de parasites gastro-intestinaux (Taylor, 1954). Pourtant, une étude a récemment suggéré que l'entretien de zones d'herbe rase de bonne qualité pourrait également permettre aux chevaux de maximiser leur ingestion de nutriments digestibles (Fleurance et al., 2005). C'est pourquoi la deuxième partie de notre étude, réalisée en 2007, a pour but d'étudier l'évolution des préférences et des caractéristiques de l'ingestion lorsque le couvert le plus haut offre une qualité plus faible (maturation), et que les chevaux doivent faire face à un compromis entre vitesse d'ingestion instantanée plus importante sur l'herbe haute et apports de nutriments digestibles plus élevés dans l'herbe courte. L'ensemble de ce travail contribuera à identifier et à hiérarchiser l'influence de ces facteurs dans le but d'établir des modèles et des outils de prévision des niveaux d'ingestion et du mode d'utilisation de l'espace par les chevaux dans différentes situations de pâturage.

Bibliographie

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. ENSA Rennes.

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.

Crawley, M.J. 1983. *Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles edn.

Cymbaluk, N.F. 1990. Comparison of forage digestion by cattle and horses. *Canadian Journal of Animal Science* 70, 601-610.

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.

Dulphy, J.P., Martin-Rosset, W., Dubroeuq, H. & Jailler, M. 1997a. 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.

Dulphy, J.P., Martin-Rosset, W., Dubroeuq, H., Ballet, J.M., Detour, A. & Jailler, M. 1997b. Compared feeding patterns in ad libitum intake of dry forages by horses and sheep. *Livestock Production Science* 52, 49-56.

Duncan, P. 1992. *Horses and Grasses: The Nutritional Ecology of Equids and Their Impact on The Camargue*. Springer-Verlag, New-York edn.

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

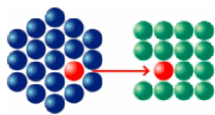
Elston, D.A., Illius, A.W. & Gordon, I.J. 1996. Assessment of preference among a range of options using log ratio analysis. *Ecology* 77, 2538-2548.

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., 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.
- Goering,H.K. & Van-Soest,P.J. 1970. *Forage and Fibre Analyses*. US Departement of Agriculture, Agricultural handbook edn.
- 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.
- 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.
- 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.
- Martin-Rosset,W. 1990. Alimentation du cheval en croissance. In: *L'alimentation du cheval* (Ed. by W.Martin-Rosset), pp. 91-107. Paris, INRA.
- Martin-Rosset,W. & Doreau,M. 1984. 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.
- 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.
- 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 de doctorat, Institut National Agronomique Paris-Grignon, France.
- Naujeck,A., Hill,J. & Gibb,M.J. 2005. Influence of sward height on diet selection by horses. *Applied Animal Behaviour Science* 90, 49-63.
- OESC. Observatoire Economique et Social du Cheval. 2006. Fiche Technique. <http://www.haras-nationaux.fr/portail/mieux-nous-connaître/expertise-et-diffusion-dinformation/la-librairie/fiches-techniques/economie/index.html>
- 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.
- Statistical Analysis System. 1999. *SAS/STAT User's Guide*. Version 8 SAS institute Inc, Cary, NC, USA.
- Taylor,E.L. 1954. Grazing behaviour and helminthic disease. *British Journal of Animal Behaviour* 2, 61-62.

Annexe 5



**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 meilleures 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 dû 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