



HAL
open science

Etude des relations entre le bien-être, la santé et la croissance chez le lapin élevé avec un accès à un parcours herbager

Manon Fetiveau

► **To cite this version:**

Manon Fetiveau. Etude des relations entre le bien-être, la santé et la croissance chez le lapin élevé avec un accès à un parcours herbager. Médecine vétérinaire et santé animale. Institut National Polytechnique de Toulouse - INPT, 2023. Français. NNT : 2023INPT0027 . tel-04164364

HAL Id: tel-04164364

<https://theses.hal.science/tel-04164364>

Submitted on 18 Jul 2023

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.



Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (Toulouse INP)

Discipline ou spécialité :

Infectiologie, Physio-pathologie, Toxicologie, Génétique et Nutrition

Présentée et soutenue par :

Mme MANON FETIVEAU

le mardi 30 mai 2023

Titre :

Étude des relations entre le bien-être, la santé et la croissance chez le lapin élevé avec un accès à un parcours herbager

Ecole doctorale :

Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

Unité de recherche :

Génétique, Physiologie et Systèmes d'Elevage (GENPHYSE)

Directrice de Thèse :

MME LAURENCE FORTUN-LAMOTHE

Rapporteurs :

M. HEIKO RODEL, UNIVERSITE SORBONNE

MME CELINE TALLET, INRA LE RHEU

Membres du jury :

MME CHRISTINE DUVAUX-PONTER, AGROPARISTECH, Présidente

M. BERTRAND MEDA, INRA TOURS, Membre

MME LAURENCE FORTUN-LAMOTHE, INRA TOULOUSE, Membre

M. PHILIPPE LESCOAT, AGROPARISTECH, Membre

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier Laurence pour m'avoir convaincue de faire cette thèse et pour son encadrement rigoureux et bienveillant. Cette dernière ligne droite de rédaction a été très contrainte en temps mais tu as été là pour m'épauler avec efficacité et soutien, merci. Je remercie aussi Davi pour son aide sur le terrain et dans mes diverses questions statistiques, mais surtout pour les repas du midi partagés avec Mathieu, Frédéric, Pierre et Anne-Sophie. Ces échanges ont permis de rendre la thèse plus agréable. Je remercie Valérie pour son écoute, sa gentillesse et notre amour partagé pour les lapins. Je suis extrêmement reconnaissante que tu aies réussi à offrir une retraite aux lapins du dernier essai. Cette action m'a permis de réaliser ce dernier travail en pleine sérénité d'esprit. Merci à Carole pour sa bienveillance et son aide précieuse sur le terrain. Merci au reste de l'équipe Sysed (Manon, Yayu, Thierry et Marion) de m'avoir accueillie et aux animaliers (dont Sébastien, Patrick, Virginie, et Coco) avec qui j'ai beaucoup travaillé. Merci aussi à ma stagiaire/amie Mathilde T., à Adrien et à Mathilde B. qui m'ont fait revivre pour quelques semaines mes années d'agro. Merci aussi à mes colocs de bureau (Anne-Sophie, Éloïse, Cécile et Tania). Merci à tous les autres « non-permanents », dont je regrette avoir connu trop tard pour certains, pour les chouettes moments passés ☺. Je tiens à remercier Andrew, Janicke et Lucille qui m'ont chaleureusement accueillie pendant mon séjour en Norvège. Merci pour les connaissances nouvelles que vous m'avez apportées et l'expérience de *kos* à la norvégienne que vous m'avez fait vivre. Merci à mes amis et ma famille qui, de près ou de loin, m'ont soutenue dans tous les moments. Merci à mon frère Mathieu que j'admire pour sa passion et son dévouement quotidien à faire de la vraie agriculture, malgré tous les sacrifices que cela implique.

Enfin, merci à tous les lapins en expérimentation qui sont les premiers concernés et impactés par nos activités. Merci aussi à mon tout premier animal de compagnie qui, il y a 19 ans déjà, a été ma source d'apprentissage la plus enrichissante.

LISTE DES PUBLICATIONS

1] Fétiqueau, M., Savietto, D., Gidenne, T., Pujol, S., Aymard, P., Fortun-Lamothe, L. 2021. Effect of access to outdoor grazing and stocking density on space and pasture use, behaviour, reactivity, and growth traits of weaned rabbits. *Animal*, 15, 1-11. doi.org/10.1016/j.animal.2021.100334.

2] M. Fétiqueau, D. Savietto, C. Bannelier, V. Fillon, M. Despeyroux, S. Pujol, L. Fortun-Lamothe. 2023. Effect of outdoor grazing-area size and genotype on space and pasture use, behaviour, health and growth traits of weaned rabbits. *Animal Open Space*, <https://doi.org/10.1016/j.anopes.2023.100038>.

3] M. Fétiqueau, D. Savietto, V. Fillon, C. Bannelier, S. Pujol, L. Fortun-Lamothe. 2023. Effect of outdoor grazing-area access time and enrichment on space and pasture use, behaviour, health and growth traits of weaned rabbits. *Animal*, doi.org/10.1016/j.animal.2023.100724.

4] Manon Fétiqueau, Davi Savietto, Andrew M. Janczak, Carole Bannelier, Anne-Sophie Plagnet, Mathilde Tauveron, Laurence Fortun-Lamothe. 2023. Time budget of two rabbit genotypes having access to different-sized pasture areas. *Applied Animal Behaviour Science*, <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2023.105872>.

5] Manon Fétiqueau, Davi Savietto, Andrew M. Janczak, Laurence Fortun-Lamothe, Valérie Fillon. Thoughtful or distant farmer: how the human-animal relationship may influence rabbits' stress, behaviour, emotions, health and growth in two distinct living environments. En préparation pour soumission chez *Animal Welfare*.

COMMUNICATION EN CONGRÈS SCIENTIFIQUE

Fétiqueau, M., Savietto, D., Warin, L., Pujol, S., Gidenne, T., Huang, Y., Fortun-Lamothe, L. 2021. Outdoor access for growing rabbits: effect of stocking rate on behaviour and performance. World Rabbit Science Association, 12th Rabbit Congress, Nantes, 1-4.

LISTE DES ABRÉVIATIONS

AB : Agriculture Biologique

ADF : Acide Detergent Fibre

ADL : Acide Detergent Lignin

CIWF : Compassion in World Farming

GMQ : Gain Moyen Quotidien

IA : Insémination Artificielle

IC : Indice de Consommation

IFTA : Index de Fréquence des Traitements par les Antibiotiques. Il oscille entre 0 et 3 et est correspond au nombre de traitements reçus par animal et par jour sur la durée de vie de l'animal.

ITAVI : Institut Technique des filières Avicoles

MF : Matière Fraîche

MS : Matière Sèche

OPG : Oocystes par gramme d'excrément

LISTE DES FIGURES ET DES TABLES

Figure 1. Photo du biotope de type « brousse » (Google images).....	19
Figure 2. Photo du biotope de type "prairie" (Google images)	20
Figure 3. Photo du biotope de type « écotone » (Google images).....	20
Figure 4. Photo d'un A. Ciste à gomme (<i>Cistus ladanifer</i>) (Google images) et d'une B. Épine de Jérusalem (<i>Parkinsonia aculeata</i>) (Google images).....	21
Figure 5. Photo d'une garenne à lapins dans la forêt de Val-Suzon datant du Moyen-âge (https://archives.cotedor.fr/v2/site/AD21/Decouvrir/Documents_du_mois/Publications_en_2017/Septembre_-_Des_garences_a_lapins_du_Moyen_Age_a_Val-Suzon).....	41
Figure 6. Dessin de cages de type « Flat-deck » (Chabeauti)	42
Figure 7. Dessin d'une cage de type « Morant » (cuniculture.info).....	42
Figure 8. Modèle conceptuel illustrant trois classes de problèmes lorsque les adaptations possédées par l'animal (cercle bleu) correspondent imparfaitement aux challenges auxquels il est confronté (cercle jaune) dans son milieu (d'après Fraser et al., 1997).....	66
Figure 9. Effets de la suppression de l'agentivité dans les environnements très restreints (ex : cages), d'après Špinka et Wemelsfelder (2018)	74
Figure 10. Fréquence du comportement « bondir » par heure chez les lapins en plein air (barres noires) et en cages (barres hachurées) (Intervalles : 10 événements/h) (Lehmann, 1987)	76
Figure 11. Faisabilité du comportement « bondir » dans une cage (L x l x h : 45 x 40 x 28 cm) (Lehmann, 1987)	76
Figure 12. Fréquence des comportements « sauter » et « courir » par heure chez les lapins en plein air (barres noires) et en cages (barres hachurées) (Lehmann, 1987)	77
Figure 13. Faisabilité du comportement « sauter » dans une cage (L x l x h : 45 x 40 x 28 cm) (droite) et en dehors d'une cage (gauche)(Lehmann, 1987)	78

Figure 14. Relation entre l'altération du système physiologique d'un animal et le stress (adapté de Moberg, 2000).....	87
Figure 15. Illustration des courbes de demande pour les produits à demande élastique et inélastique d'après Fraser (2008).....	91
Figure 16. Stratégie scientifique adoptée pour répondre à l'objectif de la thèse	98
Figure 17. A. Schéma du dispositif expérimental « Mobi-garenne ». Le bâtiment d'élevage se compose de 8 parcs (en jaune) donnant chacun accès (rampe bleue) à un parcours extérieur (vert). B. Parcs à l'intérieur du bâtiment. Chaque parc comporte 2 plateformes, une mangeoire et 6 pipettes d'eau. C. Vue extérieure de la Mobigarenne.....	100
Figure 18. A. Schéma du dispositif expérimental « Lapoésie ». L'abri est localisé au milieu d'un parcours herbager clôturé et traversé d'une rangée de pommiers. B. Photographie d'un parcours sous verger. C. Photographie des parcours hors verger.	101
Figure 19. Schématisation des facteurs de variation étudiés au cours des essais.....	307
Table 1. Principales recommandations pour la composition d'aliments complets granulés chez le lapin en croissance (tiré de Gidenne et al., 2015)	47
Table 2. Distribution des causes de mortalité selon l'âge des animaux sur la base des résultats de 329 autopsies réalisées entre janvier 1994 à juin 1998 (adapté de Marlier et al., 2003)	51
Table 3. Récapitulatif des facteurs de variation étudiés et de leurs effets sur le bien-être, la santé et la croissance des lapins élevés avec accès à un parcours herbager	308
Table 4. Récapitulatif des caractéristiques du système d'élevage pour chaque essai	309
Table 5. Récapitulatif des mesures réalisées dans chacun des essais pour évaluer le bien-être, les paramètres de croissance et la santé des lapins	312

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'élevage des animaux en cages est fortement critiqué par les citoyens. Ces derniers réclament une meilleure prise en compte du bien-être animal et sont de plus en plus nombreux à rejeter les systèmes de production industrielle qui sont dominants notamment pour les élevages porcin, avicole et cunicole. Quatre-vingt-quinze pourcents des lapins sont en effet logés dans des cages grillagées en France, sans enrichissements, concentrés au sein de bâtiments fermés et sans accès à l'extérieur. Les citoyens demandent comme mesure prioritaire l'accès à l'extérieur pour les animaux en élevage, car il leur permet d'exprimer une plus grande variété de leurs comportements spécifiques (Delanoue *et al.*, 2018). Pour répondre à cette demande, certains distributeurs (comme Monoprix et Grand Frais) se sont engagés à interdire la vente de produits issus de systèmes d'élevage où les animaux sont élevés en cages (par exemple : œufs au code 3) tandis qu'une minorité d'éleveurs (une cinquantaine en France) a fait le choix d'offrir aux lapins un accès à un parcours herbager dans le cas de l'Agriculture Biologique.

Suite à un rapport sur les conditions d'élevage, de transport et d'abattage des lapins (Eck, 2017), l'Union Européenne s'est dotée de dispositifs de réflexion et d'expertise sur le bien-être des animaux, comme le Centre européen de référence sur le bien-être des volailles et autres petits animaux d'élevage (EURCAW-SA). En parallèle, l'initiative « Pour une nouvelle ère sans cage » lancée par le CIWF a recueilli plus d'1,3 millions de signatures et a été présentée à la commission Européenne en 2020 qui, en retour, s'est engagée à exposer d'ici à la fin 2023, une proposition législative visant à supprimer progressivement l'utilisation des cages pour tous les animaux concernés (dont les lapins).

Cependant, fournir un accès à l'extérieur peut avoir des conséquences sur la santé des animaux, à travers un risque de plus forte exposition aux agents pathogènes, à la faune sauvage et à la difficulté de mise en place des protocoles de prophylaxie, sur leur état de stress, à travers une plus forte exposition aux stimuli externes non maîtrisés, et sur leur croissance, expliquée par une dépense énergétique additionnelle liée à l'approvisionnement alimentaire, l'activité physique et la thermorégulation. Tout ceci peut au final impacter la rentabilité des systèmes.

Il y a donc un enjeu socio-économique à mieux répondre aux attentes sociétales et aux besoins des animaux en concevant des systèmes d'élevage qui prennent en compte le bien-être animal, tout en préservant la santé et les performances de croissance des animaux. Il y a également un enjeu scientifique à comprendre les facteurs (techniques, biologiques, anthropiques) qui influencent les relations entre le bien-être, la santé et la croissance des animaux avec un accès à l'extérieur.

L'objectif de cette thèse est de mieux comprendre les facteurs qui influencent les réponses des lapins qui ont accès à un parcours extérieur, en termes de croissance, de santé et de bien-être. La finalité est de disposer d'éléments permettant de raisonner la conception d'un système d'élevage cunicole qui conjugue une activité économique viable au respect du bien-être animal. L'accès des animaux à une surface herbagère est la variable centrale de ce système. Offrir aux lapins un accès à une surface herbagère semble répondre aux besoins comportementaux de l'espèce car ce système permettra aux animaux l'expression d'un répertoire comportemental plus diversifié en comparaison du mode de logement en confinement (cages ou parcs dans un bâtiment). L'accès à l'extérieur peut exposer néanmoins les animaux à des contraintes, comme l'exposition à la faune sauvage (prédation), à certaines maladies (virales et parasitaires), ainsi qu'aux aléas climatiques (chaleur, froid, humidité, vent). L'accès à l'extérieur peut donc avoir un impact négatif sur le développement (croissance), sur la santé et en conséquence sur le bien-être si les paramètres cités précédemment sont mal maîtrisés. C'est donc dans un contexte de recherche d'équilibre entre les bénéfices et les contraintes potentiels de l'élevage de lapins à l'extérieur que s'inscrit cette présente thèse.

Le travail réalisé s'est centré sur les lapins en croissance car ils représentent la catégorie qui compte le plus grand nombre d'animaux au sein d'un élevage (29 millions de lapereaux sont abattus chaque année en France) et constituent l'essentiel du revenu des éleveurs cunicoles.

Ce manuscrit présente dans une première partie une étude bibliographique qui vise à connaître le lapin sous un angle comportemental centré ainsi que les problématiques soulevées par son

élevage. Dans une seconde partie, nous présenterons notre travail expérimental sous la forme d'articles scientifiques. Enfin, une troisième partie est consacrée à la discussion générale de l'ensemble des résultats dans le but de répondre à l'objectif initial. La dernière partie est consacrée aux perspectives de recherches et d'application offertes par notre travail.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	1
LISTE DES PUBLICATIONS	2
LISTE DES ABRÉVIATIONS	3
LISTE DES FIGURES ET DES TABLES	4
INTRODUCTION GÉNÉRALE	6
ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE.....	15
CHAPITRE I. Écoéthologie du lapin européen (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	16
1.1. Caractéristiques phénotypiques de <i>Oryctolagus cuniculus</i>	17
1.2. Biotopes occupés par l'espèce	19
1.3. Budget temps des activités de l'espèce.....	22
1.4. Comportements spécifiques de l'espèce.....	23
1.4.1. Le comportement spatial	24
1.4.2. Le comportement social	25
1.4.3. Le comportement d'approvisionnement	28
1.4.3.1. Le comportement alimentaire.....	29
1.4.3.2. Le comportement de recherche de nourriture	33
1.5. Mortalité et ses causes.....	34
CHAPITRE II. Élevage de <i>Oryctolagus cuniculus</i>	39
2.1. De <i>Oryctolagus cuniculus cuniculus</i> à <i>Oryctolagus cuniculus domesticus</i>	40
2.1.1. Prémices d'élevage et domestication du lapin sauvage	40

2.1.2. Différences morphologiques et génétiques entre le lapin sauvage et le lapin domestique	43
2.1.3. Différences comportementales entre le lapin sauvage et le lapin domestique	44
2.2. Systèmes d'élevage cunicole	45
2.2.1. Systèmes d'élevage en claustration	45
2.2.1.1. Milieu de vie des animaux	45
2.2.1.2. Alimentation	46
2.2.1.3. Type génétique	48
2.2.1.4. Hygiène et prophylaxie	49
2.2.1.5. Principales pathologies chez le lapin en croissance	50
2.2.1.5.1. La coccidiose : une pathologie parasitaire	51
2.2.1.5.2. L'Entéropathie épizootique du lapin : une pathologie bactérienne	52
2.2.1.5.3. Myxomatose et VHD : les principales pathologies virales	53
2.2.1.5.4. Pathologies de production	54
2.2.1.6. Référentiel zootechnique	55
2.2.1.6.1. Référentiel sur les animaux	56
2.2.1.6.2. Référentiels du système	56
2.2.2. Système d'élevage au pâturage	58
2.2.2.1. Milieu de vie des animaux	58
2.2.2.2. Alimentation	58
2.2.2.3. Type génétique	59
2.2.2.4. Hygiène et prophylaxie	60

2.2.2.5. Pathologies	60
2.2.2.5.1. Principales pathologies parasitaires.....	61
2.2.2.5.2. Principales pathologies virales.....	61
2.2.2.6. Référentiel zootechnique.....	62
2.2.2.6.1. Référentiel sur les animaux.....	62
2.2.2.6.2. Référentiel sur le système.....	62
CHAPITRE III. Bien-être des lapins en milieu captif	64
3.1. Définitions du bien-être animal.....	65
3.2. Demandes sociétales sur la prise en compte du bien-être animal en élevage	69
3.3. Importance de la complexité du milieu de vie pour le bien-être animal	72
3.4. Effet du degré de captivité (cages vs plein air) sur l'expression des comportements spécifiques du lapin.....	75
3.5. Effet de la relation homme-animal sur le bien-être animal	79
3.6. Évaluations du bien-être animal	81
3.6.1. Les cadres conceptuels existants pour l'évaluation du bien-être animal.....	81
3.6.2. Les indicateurs utilisés dans l'évaluation du bien-être animal	83
3.6.2.1. Les indicateurs comportementaux	84
3.6.2.2. Les indicateurs physiologiques	86
3.6.2.3. Les indicateurs de production.....	89
3.6.2.4. Les indicateurs sanitaires.....	89
3.6.3. Évaluer les préférences et les motivations des animaux pour accéder à leurs besoins comportementaux	90
OBJECTIF ET DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX.....	96

ESSAIS EXPÉRIMENTAUX ET PUBLICATIONS ASSOCIÉES.....	102
Essai 1 - Publication 1.....	103
Essai 2 - Publication 2.....	143
Essai 2 - Publication 3.....	178
Essai 3 - Publication 4.....	211
Essai 4.....	259
Essai 5 - Publication 5.....	271
DISCUSSION GÉNÉRALE.....	305
1. Analyse critique des choix méthodologiques réalisés lors des essais expérimentaux.....	313
2. Facteurs de variation du bien-être, de la santé et des paramètres de croissance de lapins élevés dans des systèmes avec accès à un parcours herbager.....	317
2.1. Influence de la conduite des animaux.....	317
2.2. Influence des caractéristiques du milieu de vie.....	321
2.3. Influence du type génétique des animaux.....	324
3. Contribution des essais à la conception d'un système d'élevage.....	326
4. Perspectives.....	328
4.1. Perspectives scientifiques.....	328
4.1.1. Offrir des prairies diversifiées à l'animal.....	328
4.1.2. Travailler plus finement sur les attentes des animaux.....	330
4.2. Perspectives d'application.....	331
4.2. 1. Adopter un pilotage adaptatif de l'accès à l'extérieur.....	331
4.2.2. Créer un référentiel zootechnique adapté à l'élevage à l'extérieur.....	332

CONCLUSION GÉNÉRALE.....	333
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	335
RÉSUMÉ	365

ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE

CHAPITRE I. Écoéthologie¹ du lapin européen (*Oryctolagus cuniculus*)

¹ Étude scientifique des relations entre le comportement des animaux et leur environnement, principalement en milieu naturel.

1.1. Caractéristiques phénotypiques de *Oryctolagus cuniculus*

L'*Oryctolagus cuniculus*, de son nom vernaculaire « Lapin de garenne », appartient à l'ordre *Lagomorpha* de part, sa dentition caractérisée par deux paires d'incisives supérieures qui le distingue de l'ordre *Rodentia*, dont les membres n'en possèdent qu'une seule. Au moins cinq sous-espèces de l'*Oryctolagus cuniculus* ont été listées par le « Mammal Species of the World » (Wilson et Reeder, 2005) dont l'*Oryctolagus cuniculus cuniculus*, qui est celle à l'origine du lapin domestique (*Oryctolagus cuniculus domesticus*).

Certaines particularités phénotypiques propres permettent de caractériser l'espèce. Le lapin de garenne adulte (*Oryctolagus cuniculus cuniculus*) mesure entre 32 et 50 cm de long pour un poids compris entre 0,9 et 2,5 kg. La longueur des oreilles n'excède pas 9 cm. Il possède des dents dites hypsodontes, c.-à-d. à croissance continue. Les incisives de la mâchoire supérieure poussent à une vitesse de 2 mm par semaine et celles de la mâchoire inférieure de 2,4 mm par semaine. Le pelage du lapin, caractérisé par une fourrure grise-beige ou grise-brune sur le dos et les flancs et blanche sur le ventre – appelée aussi « agouti », l'aide à se camoufler des prédateurs (Tislerics, 2000). Il se compose de trois types de poils : les poils de garde – ou jarres -, qui mesurent de 3 à 4 cm de long avec un diamètre de 50 à 60 μm , les poils des arêtes – ou barbes -, qui mesurent entre 3 et 3,5 cm de long pour un diamètre de 25 à 30 μm , et les sous-poil - ou duvet - qui mesurent entre 2,5 et 3 cm de long pour un diamètre de 15 μm . Les poils du duvet sont les plus nombreux chez le lapin puisqu'ils représentent entre 90 et 95 % de l'ensemble des poils. Ils forment le pelage interne qui assure l'isolation thermique de l'animal tandis que les deux autres types de poils forment le pelage externe qui joue un rôle dans la protection physique de l'animal. Les lapins subissent une mue ou remplacement de leur pelage à la fois ventral et dorsal suivant un cycle. Ainsi, les poils du dos et des flancs sont remplacés annuellement à partir de l'automne. La durée d'un cycle de renouvellement est de 3 à 4 mois (Dorożyńska et Maj, 2020).

Le lapin, comme toutes les autres espèces animales, possède un environnement sensoriel spécifique appelé Umwelt (von Uexküll, 2004) dont les principales caractéristiques sont présentées ci-dessous.

Le champ de vision du lapin est large (presque 360°) grâce à la position latérale des yeux. Il existe cependant une zone d'angle mort sur une dizaine de centimètres au-devant du museau où l'animal sonde son environnement uniquement avec ses vibrisses. L'espèce est hypermétrope, c.-à-d. que les individus voient plus clairement des objets s'ils sont loin que s'ils sont près (De Graauw et van Hof, 1980). Les yeux du lapin possèdent un nombre limité de cônes (uniquement des cônes verts jusqu'à 13 000 par mm² et bleus jusqu'à 2500 par mm²), qui sont les récepteurs sensibles à la couleur, ce qui rend l'espèce légèrement daltonienne. En revanche, ils possèdent un nombre important de cellules en bâtonnet (jusqu'à 300 000 par mm² soit deux fois plus que chez l'Homme) qui lui permettent de voir à faible obscurité (Famiglietti et Sharpe, 1995). Il cligne des yeux en moyenne 1 fois toutes les 5 minutes.

L'ouïe est un sens très développé chez le lapin qui possède une bonne sensibilité auditive. Les oreilles représentent environ 12 % de la surface corporelle de l'animal. Elles sont mobiles, peu denses en poils et peuvent se mouvoir indépendamment l'une de l'autre. Les pavillons sont également hautement vascularisés et jouent un rôle dans la thermorégulation de l'animal. Les oreilles du lapin lui permettent de percevoir des sons entre 360 et 50 000 Hz. L'animal entend donc mal les sons graves mais est sensible aux ultrasons. Le lapin localise avec une faible précision l'origine d'émission des sons (autour de 20 – 30° contre 0,5 à 1° pour l'Homme).

L'odorat est également un sens développé puisque la muqueuse olfactive de l'espèce est tapissée de 50 à 100 millions de récepteurs contre 5 millions chez l'Homme. Le nez du lapin est de plus ultrasensible et se contracte jusqu'à 120 fois par seconde pour analyser les odeurs.

Concernant le goût, la langue du lapin est recouverte de 17 000 cellules gustatives ce qui lui permet de distinguer le salé, le sucré, l'acide et l'amer (Lebas, 2009).

1.2. Biotopes occupés par l'espèce

Le lapin sauvage prospère dans une variété de milieux de vie qui lui fournissent à la fois une ressource alimentaire diversifiée, des aires de protection et de refuge, et une structure du sol adaptée à l'emplacement des terriers (Rogers et Myers, 1979). Il occupe majoritairement trois milieux de vie distincts – ou biotopes - aux caractéristiques physiques hétérogènes (Lombardi *et al.*, 2007).

Le biotope « brousse » (voir Figure 1.) est constitué d'une succession régulière de bandes d'arbustes de type méditerranéen (garrigue, maquis) qui occupent une grande partie de l'espace (43 %), séparées par des bandes de sol à faible couverture herbacée.



Figure 1. Photo du biotope de type « brousse » (Google images)

Le biotope « prairie » (voir Figure 2.) se caractérise par une abondance de plantes herbacées basses de type graminées qui recouvrent presque la totalité de l'espace (environ 88 %), le reste étant recouvert d'arbres, de buissons et d'arbustes parsemés.



Figure 2. Photo du biotope de type "prairie" (Google images)

Le dernier habitat privilégié par le lapin est l'écotone (voir Figure 3.). Par définition, l'écotone est une zone de transition écologique entre deux écosystèmes (Larousse). Dans le cas du lapin, cette zone peut marquer la transition entre une zone de brousse et de prairie. L'herbe y est abondante (75 % de l'espace), le reste étant recouvert par des buissons et des arbustes.



Figure 3. Photo du biotope de type « écotone » (Google images)

La décision de sélection du milieu de vie par les lapins repose en priorité sur la structure de la végétation dominante plutôt que sur la disponibilité en ressources alimentaires (Lombardi *et al.*, 2003 ; Lombardi *et al.*, 2007). Beja *et al.* (2007) ont ainsi montré que la distribution spatiale et l'abondance en nombre de lapins étaient gouvernées par le type d'arbustes présents dans le milieu qui offrent des pouvoirs d'occultations variés contre les prédateurs. Par exemple, dans des régions méditerranéennes, des arbustes comme le Ciste à gomme (*Cistus ladanifer* ; Figure 4.A) et l'Épine de Jérusalem (*Parkinsonia aculeata* ; Figure 4.B) sont privilégiés par les animaux car ils sont caractérisés par une canopée dense tandis que le sous-étage est éparse et clairsemé.



Figure 4. Photo d'un A. Ciste à gomme (*Cistus ladanifer*) (Google images) et d'une B. Épine de Jérusalem (*Parkinsonia aculeata*) (Google images)

Ceci offre à l'animal une aire de protection contre les prédateurs aériens et terrestres. En effet, une canopée dense occulte la vision d'un prédateur aérien tandis qu'un sous-étage clairsemé permet aux proies de repérer plus facilement et rapidement un prédateur terrestre approchant,

ce qui facilite leur fuite. Les graines produites par le Ciste à gomme offrent également un avantage nutritionnel aux lapins puisqu'elles sont riches en protéines brutes et en graisses (Rodríguez, 1978b). De plus, il a été montré qu'il persistait une couverture herbeuse sous cet arbuste tout au long de l'année ce qui offre une aire de nourrissage supplémentaire et pérenne pour les lapins. D'autres arbustes comme par exemple la lavande papillon (*Lavandula stoechas*) ne servent pas à la fonction de « se cacher » car ne répondent pas au critère de protection évoqués précédemment (Rueda *et al.*, 2008).

1.3. Budget temps des activités de l'espèce

Mykytowycz et Rowley (1958) ont observé sur 24 h pendant trois jours consécutifs une population de 53 lapins sauvages afin de connaître l'activité générale des individus du groupe et le temps consacré à réaliser chaque activité. Le nombre de lapins actifs en surface, c.-à-d. à l'extérieur du terrier, augmente graduellement de 14 h à 16 h, où près de 20% des individus totaux sont observés. Ce nombre atteint un pic à 21 h où 50 % des lapins sont visibles en surface. Une heure avant le lever du soleil, (à 6 h dans l'étude), la majorité des lapins n'est plus visible en surface et ce, jusqu'à 14 h. Le temps passé hors du terrier varie entre les individus de 6h30 à 13h15. Ce temps est maximal chez les mâles dominants.

Le lapin est un animal crépusculaire. Une plus grande proportion de lapins a été observée à pâturer à partir de 18 h (environ 20 % des animaux) jusqu'à 5 h du matin (environ 20 % des animaux) avec plus de 30 % des individus entre 20 et 23 h. Le temps passé à se nourrir varie de 2h30 à 6h par jour, ce temps étant plus important chez les femelles gestantes et les juvéniles (jusqu'à 7 h par jour). Les adultes ont été observés souvent seuls à se reposer tôt le matin et tôt l'après-midi, le plus souvent sous ou près d'un refuge et à se toiletter après le lever du soleil pendant 45 min à 2 heures.

En moyenne, un lapin sauvage occupe 47,2 % du temps total observé (12 h dans l'étude de Mykytowycz et Rowley, 1958) à se nourrir, 21,4 % à se reposer, 5,4 % à courir, 8,6 % à se toiletter, 8,8 % en interactions négatives type agression avec un autre individu et 8,6 % à exprimer des comportements de reproduction. Ces budget-temps sont dépendants du statut social et de l'âge de l'individu. Ainsi, le temps passé à pâturer est plus important chez les femelles gestantes et les juvéniles (64 % et 53 % sur 12 h, respectivement) ; le temps passé à se reposer est lui plus important chez les femelles subordonnées gestantes et plus faible chez les juvéniles (36 % et 15 %, respectivement) ; le temps passé à se déplacer sous la forme de course est plus grande chez les mâles dominants et plus faible chez les femelles gestantes (14 % et 2 %, respectivement), le temps passé au toilettage est plus grand chez les juvéniles (19 % contre 6 % chez les adultes), celui passé à agresser est le plus élevé chez les mâles dominants (16 % contre 9 % chez les juvéniles) et le temps passé à exprimer des comportements de reproduction est plus important chez les femelles vierges (36 % contre 7 % chez les mâles dominants).

1.4. Comportements spécifiques de l'espèce

On définit par comportement l'ensemble des réactions observables chez un individu placé dans son milieu de vie et dans des circonstances données (Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales). L'étude des comportements permet de traduire ce qu'un animal **fait** (c.-à-d. la description du comportement), **où** (la composante spatiale du comportement), **quand** (la composante temporelle du comportement), **comment** (les aspects moteurs et physiologiques du comportement) et **pourquoi** (la motivation de l'animal à exprimer ce comportement ; Petit, 2019). Dans cette partie, nous nous intéressons aux trois grandes catégories de comportement spécifiques du lapin que sont le comportement spatial, le comportement social et le comportement d'approvisionnement.

1.4.1. Le comportement spatial

Le comportement spatial témoigne de l'utilisation de l'espace par un animal. Il est en relation étroite avec les composantes physiques du milieu de vie (Benhamou et Bovet, 1989 ; Lombardi *et al.*, 2007).

L'utilisation de l'espace par les lapins est dépendante du sexe, de l'âge, du rang social, de l'heure de la journée et aussi de leur statut de proie (Cowan et Bell, 1986 ; Moreno *et al.*, 1996).

La notion d'espace fait référence au domaine vital et au territoire en écologie. Le domaine vital est par définition, la zone spatiale restreinte utilisée par un ou plusieurs individus dans ses activités dites « normales » telles que le nourrissage, la reproduction et le repos. Le territoire lui, est l'espace défendu par ses occupants contre des membres étrangers de la même espèce (Burt, 1943). Le territoire d'un groupe de lapins peut représenter 9 à 10 hectares et la surface vitale d'un individu peut varier de 0,4 à 4 ha. Toutefois, près de 80 % des lapins ne s'éloignent pas à plus de 300 m voire 250 m de leur terrier (Coureaud *et al.*, 2015). Myers et Poole (1959) ont montré que le domaine vital des lapins diminue quand le nombre d'individus augmente, et que celui des femelles est plus restreint que celui des mâles. Ainsi, le domaine vital passe de 8094 m² à 3521 m² à 2509 m² quand le nombre de mâles augmente de 2 à 4 à 9 individus ; et de 8094 m² à 2509 m² à 1578 m² quand le nombre de femelles augmente de 4 à 6 à 10. De plus, une augmentation du nombre d'individus conduit à une diminution de la taille du domaine vital par individu, de la taille du territoire pour le groupe et d'une augmentation du nombre de groupe dans la population.

L'exploration de l'espace par les lapins est dépendante de leur sexe (Vastrade, 1987). Ainsi, les mâles se déplacent plus que les femelles avec, en moyenne, 2337 m parcourus par jour contre 1297 m parcourus par jour par les femelles. L'utilisation et l'exploration de l'espace par les lapins est indissociable de la présence de refuges de types arbustes comme présentés dans 1.2 (Villafuerte et Moreno, 1997). Ainsi, s'ils fournissent à l'animal une protection haute, en termes

de non visibilité des prédateurs, un lapin va plus facilement aller explorer les alentours tandis que quand le milieu est pauvre en refuges, l'animal se déplace moins et tend à rester près du terrier. De plus, l'utilisation de l'espace par les lapins est dépendante de l'heure de la journée puisqu'ils s'aventurent plus loin des zones de refuge ou du terrier la nuit (jusqu'à 50 % des animaux retrouvés à plus de 18 m d'un abri) par rapport au jour (0 % des animaux retrouvés à plus de 18 m d'un abri et jusqu'à 90 % retrouvés à moins de 2 m d'un abri) car le risque de prédation y est plus faible la nuit que le jour (Moreno *et al.*, 1996).

1.4.2. Le comportement social

Le comportement social fait référence aux interactions qui se déroulent entre des individus de la même espèce ou d'espèces différentes (Bouissou *et al.*, 2001). Les interactions sont des événements décrits en termes physiques à travers des actions et des signaux qui utilisent divers canaux sensoriels, stimulations tactiles, toilettage, dépôts de substances odorantes, vocalisations, etc. Elles définissent les comportements par lesquels les individus agissent les uns sur les autres et s'influencent. Les relations sociales impliquent une succession d'interactions entre les individus et sont dépendantes des interactions passées (Thierry, 2019).

Le lapin est un animal grégaire qui forme des groupes d'individus stables. Les différents groupes se partagent plusieurs terriers reliés en réseaux appelés garennes. En général, la taille d'un groupe contient 2 à 3 mâles (au maximum 4 mâles) et 3 à 4 femelles (au maximum 6 femelles ; Myers et Poole, 1959 ; von Holst *et al.*, 1999). La formation des groupes est initiée par les femelles les plus âgées (Myers et Poole, 1961). Une partie des mâles d'un groupe est allopatrique, c'est-à-dire qu'ils quittent leur domaine natal et leur groupe d'origine à maturité sexuelle tandis que les femelles sont philopatrices, c'est-à-dire qu'elles restent dans leur groupe initial.

Au sein d'un terrier, l'association durable (au moins 4 mois) entre un mâle et une femelle constitue la paire dominante. Pendant la période de mise en place de la hiérarchie, qui a lieu

au début de la saison de reproduction, de nombreuses touffes de poils sont visibles à la surface des garennes, ce qui témoigne de comportements agressifs entre les individus. Ce sont en effet des courses poursuites entre l'individu dominant et ceux dominés qui marquent la mise en place de la hiérarchie. Quand le groupe est stable, les dominants peuvent chasser sans raison particulière les subordonnés pour réaffirmer leur rang. Les individus dominés ne sont jamais observés à résister ou à attaquer les individus dominants. Les individus dominés sont au contraire fréquemment observés en train de se cacher. Les courses poursuites ou attaques n'existent pas, ou que très rarement, entre individus de sexes différents. Ainsi, les mâles sont attaqués par d'autres mâles et les femelles par d'autres femelles. Le lapin alpha - ou dominant - peut être facilement identifié puisque c'est lui qui contrôle les garennes en pouvant y exclure certains individus et en tolérer d'autres, mais également car il se déplace plus que les autres individus (Mykytowycz et Rowley, 1958).

Cette relation entre dominant et subordonné est plus marquée lors de la saison de reproduction pour les mâles et lors de la recherche des meilleurs sites de nidification pour les femelles (Bell, 1983). C'est pendant cette période que le mâle alpha fait la démonstration du plus grand nombre de comportements agressifs, mais seulement envers les autres mâles adultes et les mâles étrangers au groupe, et non pas envers les femelles et les jeunes (Myers et Poole, 1959).

Lehmann (1991) a montré que les jeunes lapins exprimaient des comportements similaires aux adultes à partir de 90 jours d'âge. Avant cet âge, les jeunes passent plus de 50 % du jour allongés côte-à-côte. Les comportements de pré-dominance sont l'aplatissement du corps au sol et l'abaissement des oreilles et de la tête. Ils sont présents dès 30 jours d'âge, mais sont de plus forte occurrence après 70 jours d'âge (2,7 vs 4,5 occurrences par 10 h ; respectivement). Les comportements de dominance comme les coups de museau, l'encerclement (c.-à-d. deux animaux dans une position de nez à queue se tournant autour en se reniflant la région urogénitale), l'attaque et la course poursuite sont moins fréquents avant qu'après 50 jours d'âge. À partir de 50 jours d'âge, la relation entre jeunes et adultes reste inchangée, mais les

tentatives de téter diminuent fortement. À partir de 90 jours, les mâles et les femelles commencent à exprimer des comportements sexuels.

La saison de reproduction chez le lapin varie selon les conditions climatiques. Ainsi, dans les climats méditerranéens, elle s'étend de l'automne/hiver à la fin du printemps/début de l'été, alors que dans les zones tempérées aux hivers plus froids, elle s'étend du début du printemps jusqu'à l'été/l'automne (Rödel *et al.*, 2008). En phase reproductive et souvent quand elles sont gestantes, les femelles explorent de manière affinée les terriers pour y construire leur nid et élever leurs jeunes. Elles sont souvent observées en train de creuser le sol pendant cette période. C'est également à ce moment que les comportements agressifs sont les plus exprimés. Ils sont dirigés principalement envers d'autres femelles pour protéger le nid et éloigner les femelles étrangères au groupe. Ces événements d'agression sont d'autant plus nombreux que la densité animale augmente (Myers et Poole, 1961).

Au-delà de la mise en place et du maintien du statut hiérarchique, la vie en groupe offre des avantages à ses membres. Villafuerte et Moreno (1997) ont montré que les lapins en groupe s'aventurent plus loin du terrier que les lapins seuls qui, plus vulnérables aux prédateurs, restent plus fréquemment à l'abri. De plus, la vie en groupe permet aux individus de limiter les déperditions de chaleur au terrier, en se tenant côte-à-côte (Cowan et Bell, 1986).

Les individus d'un même groupe passent du temps en contact les uns des autres mais sa durée dépend du sexe (Vastrade, 1986). Chaque femelle passe, en moyenne, 1355 min (soit 22h30) par jour proche d'une autre femelle et 317 min (soit près de 5 h) par jour proche d'un mâle alors que les mâles passent 0 min par jour proches d'un autre mâle et 635 min (soit près de 10h30) par jour proche d'une femelle.

Les phéromones jouent un rôle primordial dans le comportement social du lapin. Le lapin possède en effet des glandes olfactives dans la région anale, dans l'aîne et sous le menton. Les odeurs déposées par ces glandes permettent de démarquer les limites du territoire propre à

chaque individu d'un même groupe (Mykytowycz, 1968 ; Sneddon, 1991). Les phéromones produites par les glandes olfactives de la région anale sont émises par le biais des fèces. Autour d'une garenne, Mykytowycz (1968) a observé une moyenne de 30 tas de fèces, ou latrines, interconnectés par d'étroits chemins créés puis empruntés par les lapins du groupe pour se déplacer d'une latrine à l'autre. Selon leur position par rapport au terrier, les latrines ont un rôle informatif divergeant. Monclús et Miguel (2003) ont ainsi montré que les latrines proches du terrier donnaient des informations sur les individus du groupe tandis que celles dites périphériques signalaient les limites du territoire de chaque groupe aux lapins étrangers au groupe. La position des latrines est également stratégique. Elles sont rarement placées dans des endroits à végétation dense pour ne pas s'exposer au risque de prédation (Zollner *et al.*, 1996) et elles sont localisées dans des endroits où l'accès au terrier est facile et rapide en cas de danger. Cebrián *et al.* (2013) ont ainsi montré que le nombre de latrines diminue quand la distance au terrier augmente et Monclús et Miguel (2003) ont mesuré que la distance moyenne des latrines au terrier est de 15 m.

Il existe un lien entre la taille des glandes olfactives et la position hiérarchique des individus et leur sexe (Mykytowycz, 1968) de sorte que les lapins dominants possèdent des glandes plus grandes que les lapins subordonnés, et que celles des mâles sont plus grandes que celles des femelles. Leur activité sécrétoire est également plus élevée chez les dominants et chez les mâles que chez les subordonnés et les femelles. Le marquage olfactif sur des surfaces localisées comme les troncs, les branches et les brins d'herbe est assuré par la glande sous le menton. Ce type de marquage est très fréquent au sein d'un groupe et notamment chez les mâles. Ce comportement apparaît en général à partir de 57 jours d'âge.

1.4.3. Le comportement d'approvisionnement

Le comportement d'approvisionnement est le temps dédié par l'animal à s'alimenter et il comprend également les déplacements impliqués dans les choix des aires d'alimentation

(Massé, 2011). Dans cette partie, nous décrirons en premier lieu le comportement alimentaire du lapin *stricto sensu*, c'est-à-dire ce qu'il consomme préférentiellement et le temps qu'il dédie à cet acte d'ingestion alimentaire, puis, dans une deuxième partie nous nous intéresserons plus spécifiquement au comportement de recherche de nourriture. L'effet de divers facteurs du milieu de vie qui peuvent impacter à la fois le comportement alimentaire et celui de recherche de nourriture sera présenté.

1.4.3.1. Le comportement alimentaire

En tant que phytophage, le comportement alimentaire du lapin est caractérisé par le pâturage, c'est-à-dire le nourrissage d'herbes, de végétations basses et de la consommation d'aliments mixtes (comme les fleurs, les graines, l'écorce des arbres et les fruits ; Chapman et Reiss, 1999).

Mykytowycz et Rowley (1958) ont montré que les lapins pâturent en moyenne entre 2h30 et 6 heures par jour, la majorité de l'activité étant concentrée la nuit. Thompson (1951), lui, a observé qu'un plus grand nombre d'individus pâturent de l'aube jusqu'à 7-8 h puis de 17h30 au coucher du soleil.

Trois types de pâturage ont été décrits chez le lapin (Southern, 1940). Le premier, qualifié « *d'occasionnel* », se déroule le plus souvent autour de l'entrée du terrier. L'animal combine généralement la prise alimentaire à une autre activité comme le repos. C'est d'ailleurs dans la position allongée qu'il est le plus souvent observé à exprimer ce type de pâturage. Le deuxième, qualifié de « *normal* », se caractérise par un pâturage franc, sur des zones déjà hautement consommées. L'animal avance lentement en zig-zag, pâture en demi-cercle en mastiquant rapidement, à une vitesse de 120 mouvements de mâchoire par minute, et s'arrête à des intervalles fréquents pour relever la tête, parfois se dresser afin de scruter les alentours tout en continuant à mastiquer. Enfin le troisième, qualifié de « *vorace* », se déroule généralement avant une tempête ou un orage. La tête de l'animal est laissée abaissée au sol pendant toute la phase de pâturage, l'animal avance en ligne droite et se nourrit rapidement sans aucune

sélection herbagère. La position des oreilles varie de manière continue pendant le pâturage. Le plus souvent, les oreilles sont étalées en arrière, sur le dos de l'animal, et périodiquement, l'une des deux oreilles se redresse et se tourne vers l'avant.

Les conditions météorologiques ont un impact sur le comportement alimentaire du lapin. Ainsi, Thompson (1951) a montré que le comportement alimentaire n'était pas perturbé lors de précipitations stratiformes – ou pluies légères -, alors que des précipitations convectives – ou averses – y mettaient un terme et faisaient rentrer les lapins aux terriers. Des températures froides combinées à un vent fort mettent également fin au pâturage. Les individus rentrent alors soit au terrier, ou bien s'aplatissent au sol, les oreilles collées au dos, ou certains encore, continuent à pâturer dans les dépressions du sol. L'impact du soleil est lui plus contrasté. Il a été montré qu'il stimule à pâturer les individus qui ne pâturent pas et stimule à se prélasser voire à se toiletter les individus qui pâturent. Les animaux, en cas de manque d'herbe ou bien de non accessibilité de la ressource à cause de la neige par exemple, adoptent un nouveau régime alimentaire, basé sur une consommation accrue de lignine. L'annélation, qui est fréquente pendant cette période de disette, consiste à retirer en un anneau caractéristique l'écorce des arbres. Martins *et al.* (2002) ont aussi remarqué ce comportement au cours d'une sécheresse en été, sur des Chênes verts (*Quercus ilex*) où les individus ont été observés à manger l'écorce, mais aussi les feuilles et les glands. Certains lapins ont même été vus à grimper aux arbres pour accéder aux feuilles (Cooke, 1974). C'est également au cours des périodes de pénurie alimentaire que de nombreux trous sont visibles sur les sols de prairies ou de parcelles de terrain dénudées. Ces trous se caractérisent par leur superficialité, comprise entre 7,6 à 10,2 cm de profondeur et traduisent la recherche des racines par les lapins. Les racines peuvent représenter, en été, jusqu'à 35 % du contenu stomacal des individus (Martin *et al.*, 2007).

Le lapin a un régime alimentaire varié qui change selon la disponibilité des ressources et donc, en fonction des saisons et du milieu de vie de l'animal. L'espèce est qualifiée de sélective et

d'opportuniste. Son régime alimentaire est dominé par l'herbe (Martins *et al.*, 2002). Néanmoins, il n'est pas limité aux graminées. Par exemple, des individus observés sur trois habitats du sud-ouest de l'Australie, proches d'une végétation de type méditerranéenne, ont consommé plus de 65 espèces de plantes différentes sur une année tandis que Kotsiotis *et al.* (2015) ont identifié près de 112 espèces consommées dans un habitat insulaire méditerranéen. Dans ces milieux secs, Martin *et al.* (2007) ont également montré que les lapins préfèrent consommer les organes végétaux riches en eau (ex : feuilles et les cormes de la Romulée rose (*Romulea rosea*)) qui représentent 50 % de leur contenu stomacal, plutôt que d'autres formes de végétation comme les feuilles adultes de chêne ou les repousses d'arbres, plus riches en matière sèche. Chapuis (1980) a lui aussi confirmé, par analyse micrographique des fèces, la stratégie opportuniste du lapin en montrant que sa diversité alimentaire est influencée par le milieu de vie. Ainsi, il a répertorié que des lapins vivant dans la lande (étendue non cultivée de terrain sablonneux comportant une végétation basse), consomment jusqu'à 11 espèces végétales. Il s'agit de monocotylédones dont la Houlque laineuse (*Holcus lanatus*), la Molinie bleue (*Molinia caerulea*), l'Iys Kerry (*Simethis planifolia*) et la Laïche faux panic (*Carex panicea*) ; et de dicotylédones dont l'Ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*), la Bruyère cendrée (*Erica cinerea*) et la Callune (*Calluna vulgaris*). La Houlque laineuse et les feuilles de la Bruyère cendrée sont consommées toute l'année, La Molinie bleue est consommée principalement en été et en automne, les ajoncs sont consommés toute l'année avec deux pics en été et en hiver tandis que la Callune est principalement consommée en hiver. Au contraire, quand les individus vivent sur la dune (étendue de sable fin en bordure de certaines plages ou dans les régions désertiques), 11 des 12 monocotylédones présentes dans le milieu sont consommées par les lapins. Il s'agit de la Fétuque (*Festuca juncifolia*) consommée toute l'année ; de la Vulpie des dunes (*Vulpia membranacea*), du Brome mou (*Bromus hordeaceus*), de la Fléole des sables (*Phleum arenarium*) consommées au printemps ; du Brachypode penné (*Brachypodium pinnatum*), de la Houlque laineuse (*Holcus lanatus*), du Dactyle pelotonné (*Dactylis glomerata*) et de la Laïche des sables (*Carex arenaria*) consommés principalement

en automne et en hiver ; tandis que l'Oyat (*Ammophila arenaria*) et le Chiendent à feuilles de jonc (*Agropyron junceum*) sont consommés en faible proportion toute l'année. Cinq espèces de dicotylédones sur les 18 présentes dans ce milieu sont également consommées. Il s'agit de l'Ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*), ingérée en hiver et en été ; du Gaillet des sables (*Galium arenarium*), du Thym de Druce (*Thymus drucei*), du Bec-de-grue à feuilles de ciguë (*Erodium cicutarium*), de la Ronce commune (*Rubus fruticosus*) consommées toute l'année avec un pic en été.

Les espèces de type monocotylédones sont donc les ressources alimentaires herbagères principales du lapin et sont consommées toute l'année. Les dicotylédones et les mousses sont ingérées de manière plus importante au printemps et en été (Badhresa, 1977). Certaines espèces comme la Grande ortie (*Urtica dioica*), le Lierre terrestre (*Nepeta hederacea*) et la Bryone dioïque (*Bryonia dioica*) ne sont jamais ou que très rarement consommées (Thompson, 1951). Thompson (1951) a montré que les herbes préférées des lapins sont l'Agrostis capillaire (*Agrostis vulgaris*) et la Fétuque ovine (*Festuca ovina*). D'autres espèces comme la Digitale pourpre (*Digitalis purpurea*) sont pâturées quand les feuilles sont jeunes tout comme la Canche flexible (*Deschampsia flexuosa*), le Nard raide (*Nardus stricta*), le Myrtillier commun (*Vaccinium myrtillus*), la Grande Bardane (*Arctium lappa*) et la Renoncule bulbeuse (*Ranunculus bulbosus*).

Le lapin ingère également ses caecotrophes, ou fèces molles, qui représentent 40 % du total des fèces produites quotidiennement (Jilge, 1974). Cette stratégie contribue aux apports nutritionnels en fournissant un apport en protéines (entre 20 et 30%) et en vitamines du groupe B. Leur consommation varie de 10 à 55 g par jour, soit entre 15 et 35% de la prise alimentaire totale, entre 1 mois et 2 mois d'âge (Gidenne et Lebas, 1987 ; Gidenne *et al.*, 2020).

1.4.3.2. Le comportement de recherche de nourriture

Le comportement de recherche de nourriture inclut l'ensemble des mouvements délibérés par un individu en vue d'obtenir une ressource alimentaire.

Chez le lapin, le pâturage s'effectue le plus souvent autour du terrier. Southern (1940) a montré qu'une population de 150 individus se nourrissait sur environ 2 acres, soit près de 8091 m² dont la moitié était intensément pâturée et l'autre moitié, plus éloignée du terrier, était utilisée occasionnellement. Farrow (1917) a montré que le point de nourrissage le plus éloigné des lapins par rapport au terrier était de 91,4 m. Comme la proportion de temps passé à exprimer des comportements de vigilance augmente quand la distance au terrier augmente (Thompson, 1951 ; Dekker *et al.*, 2007), le lapin a plus d'intérêt en termes d'ingestion alimentaire à pâturer dans la zone proche de son terrier. Le pâturage s'effectue également préférentiellement dans la zone proche des refuges (autres que le terrier) puisque les individus peuvent plus efficacement y éviter les prédateurs que s'ils se trouvent dans des zones ouvertes et nues (Bakker *et al.*, 2005). Cette stratégie leur permet donc de maximiser leur temps à s'alimenter (Villafuerte et Moreno, 1997).

De nombreuses études ont montré une préférence des lapins pour une végétation basse (~ 2 à 7 cm ; Bakker et Olf, 2003 ; Somers *et al.*, 2012) voire intermédiaire (~ 10 à 15 cm ; Van de Koppel *et al.*, 1996). Ceci pourrait être expliqué par le fait qu'il existe une corrélation positive entre la teneur en protéines brutes et la fréquence de fauche de l'herbe (Pontes *et al.*, 2007) ou entre le pâturage (Pavlú *et al.*, 2006). Cela contribuerait donc aux apports en protéines des animaux. C'est d'ailleurs dans la zone proche du terrier que l'herbe, hautement pâturée, est la plus riche en protéines (Kuijper *et al.*, 2004). Il existe cependant des différences saisonnières de qualité fourragère. Somers *et al.* (2012) ont montré que le taux en protéines brutes de la végétation (en majorité des dicotylédones) chutait en été (pour atteindre 12,7 % CP et 10,1 % CP, respectivement dans les végétations basses et hautes ; $P < 0,05$) par rapport à l'automne

(18,8 % CP et 17,6 % CP, respectivement dans les végétations basses et hautes ; $P = NS$). Les lapins sélectionnent ainsi leur nourriture qualitativement.

La qualité nutritionnelle de la végétation n'est pas l'unique facteur qui intervient dans le choix de sélection alimentaire du lapin. Les lapins pâturent préférentiellement dans la végétation basse plutôt que haute pour avoir une meilleure visibilité des prédateurs. Loughry (1993) a montré que les petits herbivores étaient plus vigilants en végétation dense (pas de données quantitatives disponibles) car les prédateurs terrestres y étaient plus difficilement remarquables. L'effet négatif du volume de la végétation varie néanmoins en fonction des saisons. Rueda *et al.* (2008) ont montré que son effet (pas de données quantitatives des différences de volume entre les milieux étudiés disponibles) est le plus fort au printemps lorsque la croissance végétative de l'herbe est à son maximum, n'a pas d'effet en été puisque la majorité de la végétation s'assèche et se tarit, et est faible en automne-hiver car la croissance végétale est ralentie. D'autres études (Villafuerte *et al.*, 1993 ; Lombardi *et al.*, 2003) ont montré que la sélection de la hauteur d'herbe par les lapins variait avec l'heure de la journée : une végétation dense était privilégiée le jour tandis qu'une végétation éparse était privilégiée la nuit.

Enfin, le choix alimentaire diffère également selon l'âge de l'animal. Les adultes préfèrent pâture dans des zones de végétation de faible hauteur tandis que c'est la présence et la proximité en refuges qui est le principal déterminant du choix des juvéniles et ce, toute saison confondue (Rueda *et al.*, 2008). Cette différence peut s'expliquer par la pression de prédation qui est plus forte chez les jeunes, pouvant engendrer jusqu'à 75 % de mortalité, que chez les adultes (Angulo, 2004).

1.5. Mortalité et ses causes

La mortalité est plus élevée chez les jeunes lapins que chez les adultes si bien que l'espérance de vie moyenne des lapereaux nouveau-nés est de 70 jours en milieu naturel ; la mortalité au

nid pouvant atteindre 50 % (Von Holst *et al.*, 2002) ; alors que les adultes vivent en moyenne jusqu'à $28,2 \pm 1,2$ mois pour les mâles et $31,7 \pm 1,1$ mois pour les femelles (Von Holst *et al.*, 1999).

Le lapin est une espèce hautement soumise à prédation. Moreno *et al.* (1996) ont identifié, en milieu méditerranéen, près de seize espèces animales prédatrices du lapin. Parmi elles, dix oiseaux de proie, majoritairement diurnes, tels que le Milan royal (*Milvus milvus*), le Milan noir (*Milvus migrans*), l'Aigle botté (*Hieraaetus pennatus*) et l'Aigle ibérique (*Aquila adalberti*) ; un carnivore diurne qu'est la Mangouste d'Égypte (*Herpestes ichneumon*) ; et trois carnivores nocturnes que sont le Renard roux (*Vulpes vulpes*), le Blaireau européen (*Meles meles*) et le Lynx pardelle (*Lynx pardinus*). Moreno *et al.* (1996) ont montré que le risque de prédation aviaire est plus important le jour dans les zones ouvertes (53,3 %) alors qu'il tombe à 0 % la nuit dans ces mêmes zones. À l'inverse, le risque de prédation par des mammifères carnivores est nul le jour et la nuit dans les zones ouvertes mais plus élevé la nuit dans les zones arbustives que dans les zones ouvertes (35,1 % vs 11,6 %, respectivement). Le lapin peut représenter entre 61 et 82 % de la biomasse ingérée par l'Aigle botté et 37 % par le Renard roux (Jaksic et Soriguer, 1981 ; Pavez *et al.*, 1992). Tablado *et al.* (2012) ont montré que la prédation constitue la première cause de mortalité du lapin sauvage, pouvant être responsable certaines années, de 100 % des morts relevées. Ils ont également montré une interaction entre le type de prédateurs et la saison. Ainsi, les prédateurs dits spécialistes (comme *Lynx pardinus* et *Aquila adalberti*) consomment du lapin en quantité similaire pendant toute l'année, tandis que les prédateurs dits généralistes (comme *Milvus milvus* et *Vulpes vulpes*) consomment plus de lapins en hiver et au printemps qu'en automne (58 % et 70 % vs 39 %). Les espèces généralistes consomment majoritairement les nouveau-nés (âge < 3 semaines) et les juvéniles (âge compris entre 3 semaines et 4 mois) tandis que les espèces spécialistes consomment majoritairement les individus adultes (âge > 4 mois). Sur toute une année, les individus juvéniles sont la classe

d'âge la plus soumise à prédation tandis que les nouveau-nés sont majoritairement touchés en hiver et au printemps et les adultes en été et en automne.

Les maladies sont la deuxième cause de mortalité identifiée en milieu naturel. Dans l'étude de Tablado *et al.* (2012) conduite sur trois années, la myxomatose et la maladie hémorragique du lapin (VHD) ont représenté jusqu'à 58 % de la mortalité enregistrée. La probabilité d'occurrence de la Myxomatose est plus faible au début de la saison de reproduction, avec un pic d'infection dans les endroits où les précipitations sont modérément élevées (entre 600 et 800 mm/an) en lien avec le mode de transmission de la maladie par les moustiques. La Myxomatose touche majoritairement les lapins juvéniles car les adultes ont généralement développé une résistance à la maladie de sorte qu'en moyenne, 67 % des adultes y survivent (Calvete *et al.*, 2002 ; Tablado *et al.*, 2012). L'émergence de la VHD est plutôt liée à la température avec un pic d'occurrence de la maladie les mois où la température est douce (entre 15 et 20 °C). Il est également plus probable de trouver des lapins malades de la VHD au milieu de la saison de reproduction (printemps). Enfin, Mykytowycz (1962) a montré que la coccidiose pouvait être responsable de 15 % de la mortalité relevée parmi les lapins sauvages étudiés. Les individus les plus sévèrement touchés sont ceux âgés entre 1 et 3 mois, car les animaux plus âgés ont généralement développé une résistance à la maladie.

D'autres causes de mortalité chez le lapin sauvage ont également été relevées. Il s'agit par exemple, les inondations des terriers causées par d'intenses précipitations qui peuvent représenter jusqu'à 16,4 % de la mortalité (Mykytowycz, 1962, Tablado *et al.*, 2012). Il s'agit encore des infanticides qui surviennent en moyenne 4,6 jours après la naissance dans 5 % des portées et qui peuvent représenter 12 % de la mortalité au nid (Rödel *et al.*, 2007). Les infanticides sont généralement induits par une femelle, différente de la mère, qui est en recherche d'un nid pour donner naissance à sa propre portée. Enfin, les épisodes de famine limitent eux-aussi la survie des individus dans les périodes où les ressources alimentaires sont les plus critiques.

La survie au sein d'une population de lapins est dépendante du rang social des individus. Les individus dominants ont en moyenne une espérance de vie 30 % plus longue que les subordonnés. Les lapereaux nés d'une femelle dominante ont plus de chance d'arriver à l'âge adulte que ceux nés d'une subordonnée (Von Holst *et al.*, 1999).

Points clés du chapitre I :

- × Le lapin est une espèce grégaire qui vit en groupe d'un maximum de 10 adultes. Le territoire d'un groupe de lapins peut atteindre jusqu'à 10 hectares et le domaine vital d'un individu peut atteindre 4 ha. Ces surfaces varient en fonction du nombre d'individus dans le groupe.
- × La distance journalière parcourue pour un lapin mâle est supérieure à 2 km (2337 m) et celle d'une femelle est supérieure à 1 km (1297 m).
- × La décision de sélection du milieu de vie du lapin repose principalement sur la structure de la végétation dominante du milieu plutôt que sur la disponibilité en ressources alimentaires.
- × Le lapin est un phytophage sélectif et opportuniste. Son alimentation diffère selon ce que lui offre son milieu de vie et selon la saison de l'année. En situation de choix, il consomme préférentiellement les monocotylédones et la végétation basse.
- × La majorité du temps journalier d'un lapin sauvage est passée à se nourrir et à se reposer
- × La prédation constitue la principale cause de la mortalité chez l'espèce en milieu naturel. Les maladies virales constituent la deuxième cause de mortalité. Les maladies parasitaires de type coccidiose représentent en moyenne 15 % de la mortalité relevée chez les juvéniles.

CHAPITRE II. Élevage de *Oryctolagus cuniculus*

2.1. De *Oryctolagus cuniculus cuniculus* à *Oryctolagus cuniculus domesticus*

La domestication est définie comme le processus qui rend une population animale adaptée à l'homme et à l'environnement captif qu'il lui impose. Ce processus implique généralement à la fois des changements génétiques qui se produisent sur plusieurs générations et des événements de développement induits par l'environnement se reproduisant à chaque génération (Price, 1984). Les modifications génétiques peuvent parfois être contrôlées par l'homme dans le cas d'une sélection génétique. L'environnement peut être plus ou moins anthropisé.

2.1.1. Prémices d'élevage et domestication du lapin sauvage

Des restes fossiles d'*Oryctolagus cuniculus* datés de 6,5 millions d'années ont été retrouvés en Andalousie. Ceux de la sous-espèce *Oryctolagus cuniculus cuniculus* datent de 2 millions d'années et ont été retrouvés dans le nord-est de la péninsule Ibérique. L'extension de l'espèce en France se déroule au cours du Pléistocène moyen (entre – 800 000 et – 128 000 ans) et se concentre dans le sud du pays. Sa diffusion s'accélère ensuite jusqu'en Europe du Nord à partir du Moyen-âge. Les premières mentions d'élevage de l'espèce datent de l'an 116 av. J.-C où Varron préconise de maintenir les lapins dans des parcs murés appelés « leporaria ». Au I^{er} siècle de notre ère, l'élevage de lapins apparaît plus contrôlé. De nombreux squelettes de lapins âgés de 1 à 6 mois entassés sont retrouvés dans un puits d'un site gallo-romain. Les Romains consommaient également des laurices, c.-à-d. des lapereaux nouveau-nés. À la fin du V^{ème} siècle de notre ère les moines maintiennent en claustration des lapines pour accéder plus facilement aux nouveau-nés afin de les consommer. Ils sont considérés comme les précurseurs de la domestication de l'espèce. Les échanges de couples de lapins sont très fréquents entre monastères au XII^{ème} siècle. À l'extérieur des monastères, la noblesse installe des garennes (Figure 5), c.-à-d. des espaces ouverts délimités par des fossés pour y maintenir les lapins (Callou, 2003 ; Garreau *et al.*, 2015). Au XVII^{ème} siècle, Olivier de Serres, dans son ouvrage

« Théâtre d'Agriculture et Mesnage des Champs », fait référence à l'usage de clapiers pour isoler les femelles des garennes. Il fait alors la distinction entre les lapins sauvages qu'il définit comme « plus gouteux », les lapins de garenne qu'il trouve « plus agréables au goût » et les lapins de clapiers qui ont « la chair plus fade ».



Figure 5. Photo d'une garenne à lapins dans la forêt de Val-Suzon datant du Moyen-âge ([https://archives.cotedor.fr/v2/site/AD21/Decouvrir/Documents du mois/Publications en 2017/Septembre - Des garennes a lapins du Moyen Age a Val-Suzon](https://archives.cotedor.fr/v2/site/AD21/Decouvrir/Documents%20du%20mois/Publications%20en%202017/Septembre%20-%20Des%20garennes%20a%20lapins%20du%20Moyen%20Age%20a%20Val-Suzon))

À cette époque, le lapin est aussi considéré comme un animal de compagnie. Dans la première moitié du XIX^{ème} siècle, la description de l'élevage de lapins en cages type « flat-deck » (Figure 6), qui permet l'évacuation des crottes, est réalisée par Dickson dans son traité général d'élevage (Garreau *et al.*, 2015). Les fèces ont à cette époque une valeur marchande importante car elles sont appréciées des maraîchers pour fertiliser les sols.

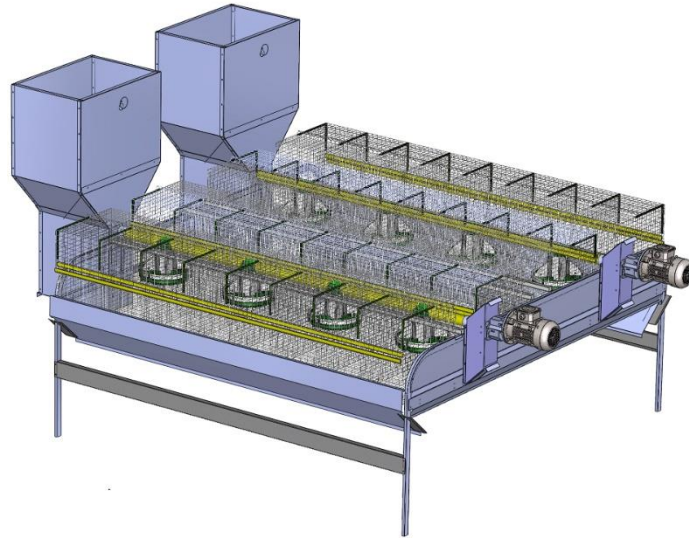


Figure 6. Dessin de cages de type « Flat-deck » (Chabeauti)

Dans la deuxième moitié du XIX^{ème} siècle, les cages Morant (Figure 7), du nom de leur créateur, apparaissent et sont les ancêtres de la cage mobile sur prairie d'aujourd'hui.

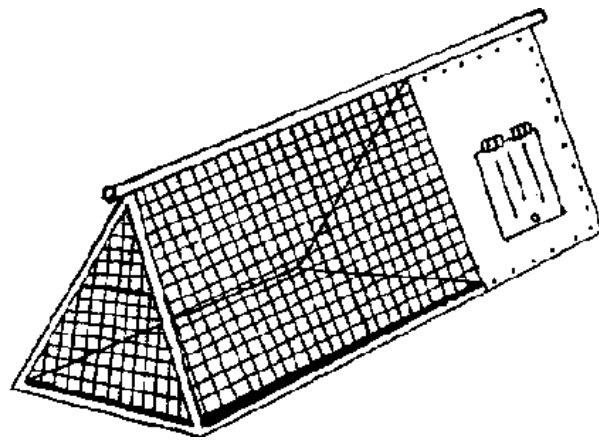


Figure 7. Dessin d'une cage de type « Morant » (cuniculture.info)

C'est aussi à cette époque que la création de nouvelles races s'intensifie et se développe une grande diversité phénotypique. On y trouve notamment des races dites d'agrément comme le Bélier, l'Angora, le Blanc de Chine, le Nicart et le Géant des Flandres. Aujourd'hui près de 200

races sont répertoriées dans le monde (Whitman, 2004) si bien que *Oryctolagus cuniculus domesticus* est considérée par certains comme une sous-espèce du lapin sauvage (Baghdadi et Al-Mathal, 2010).

2.1.2. Différences morphologiques et génétiques entre le lapin sauvage et le lapin domestique

Les races domestiques diffèrent du lapin sauvage en termes de poids et de taille, de longueur des oreilles et de la couleur et du type de poils. Les lapins domestiques sont ainsi en moyenne quatre fois plus lourds que leurs homologues sauvages (4,1 kg *vs* 1.1 kg ; Brusini *et al.*, 2018). La longueur des oreilles et des pattes postérieures est plus importante chez les lapins domestiques que chez les lapins sauvages (en moyenne, 102,4 *vs* 79,2 mm, respectivement, pour la longueur des oreilles ; et en moyenne 108,6 *vs* 90,2 mm, respectivement, pour la longueur des pattes postérieures, chez les lapins adultes ; Stodart et Myers, 1964).

Le processus de domestication et la création des races se sont également accompagnées d'un appauvrissement de la variabilité génétique de l'ordre de 21 % dans le cas du lapin. Il n'a pas été trouvé de gène majeur de domestication mais de nombreux polymorphismes – ou variations du génomes – qui touchent l'ensemble du génome et en particulier les zones de régulation des gènes. Ces polymorphismes affectent particulièrement les gènes impliqués dans le développement du cerveau et du système nerveux (Garreau et Gunia, 2018). Chez les lagomorphes, une réduction pouvant aller de 0 à 13,4 % de la taille du cerveau a été montrée (Kruska, 1988). La taille de l'amygdale, qui est notamment impliquée dans la détection du danger, est réduite de 8,7 à 10,1 % chez le lapin domestique par rapport à celle du lapin sauvage. En revanche, le volume du cortex préfrontal médian est en moyenne 12,1 % plus important chez le lapin domestique que chez le lapin sauvage (Brusini *et al.*, 2018). Cette partie du cerveau est identifiée comme un modulateur d'efficacité de l'encodage perceptif (Lafontaine et Lippé, 2011), c'est-à-dire qu'il est généralement associé à un meilleur contrôle émotionnel. Les

lapins domestiques apparaissent donc moins peureux et ont une réponse à la fuite atténuée par rapport aux lapins sauvages.

2.1.3. Différences comportementales entre le lapin sauvage et le lapin domestique

Il n'a pas été démontré que la domestication ait entraîné l'élimination de certains comportements spécifiques propres à une espèce (Miller, 1977). Les différences d'expression comportementales entre les espèces domestiquées et sauvages sont plutôt d'ordre quantitatives que qualitatives. Elles s'expliquent par des différences dans les seuils de réponse du comportement tels que les stimuli sexuels, les stimuli à la nouveauté, à l'homme et à l'environnement (Price, 1984). Stodart et Myers (1964) ont montré que les effets de la domestication du lapin se manifestaient par une tendance aux activités diurnes plutôt que nocturnes (jusqu'à 30 % des lapins domestiques ont été observés à se reposer la nuit contre moins de 10 % des lapins sauvages), à la diminution de l'utilisation des terriers pour le repos pendant le jour au profit d'abri en surface et à une protection plus faible des jeunes au nid par leurs mères. Ces mêmes auteurs ont également montré que la période de reproduction des lapins domestiques est plus étendue que celle des lapins sauvages (+ 17 jours) et qu'un plus grand nombre de portées et de lapereaux étaient produits (en moyenne, 7,5 *vs* 6,3 portées par an et 78 *vs* 67 nés par an ; respectivement).

La néoténie, ou conservation des caractéristiques juvéniles chez les individus adultes, est également souvent observée chez les espèces domestiquées (Fox, 1968). Cette néoténie est possiblement attribuée à l'environnement de vie des animaux domestiques mais également à la sélection génétique qui a favorisé les individus les plus facilement contrôlables et manipulables par l'homme, caractéristiques attribuables aux animaux juvéniles plutôt qu'adultes. De plus, le fait d'élever des juvéniles à l'écart de leurs congénères adultes socialement dominants peut retarder l'apparition des comportements adultes et maintenir les comportements sociaux juvéniles (Price, 1978). Dans le cas du lapin, une néoténie physique

est surtout attribuable aux lapins de compagnie avec des animaux de petits gabarits, aux visages ronds leur donnant une allure juvénile.

2.2. Systèmes d'élevage cunicole

Un système d'élevage a été défini comme étant un ensemble d'éléments en interaction dynamique, organisé par l'homme en fonction de ses objectifs, pour faire produire et se reproduire un collectif d'animaux domestiques en valorisant et renouvelant différentes ressources (Landais, 1987).

En cuniculture, le système d'élevage dominant est de type intensif ou industriel, et représente 99% des élevages. La production repose en effet sur une main d'œuvre salariée limitée au regard du nombre d'animaux (aujourd'hui, en moyenne 1 UTH pour 600 femelles reproductrices et leurs descendance), une mécanisation des tâches d'élevage (alimentation et évacuation des déjections), une forte spécialisation des élevages (pour près de la moitié des élevages cunicoles, le ferme est réduite à l'atelier cunicole), une parcellisation du travail (ou subdivision du travail en tâches élémentaires répétitives) et des animaux, un fort contrôle de l'environnement et de hautes densités animales (45 kg/m² à 60 jour d'âge), et dont le but principal est de réduire au maximum les coûts de production (Porcher, 2015 ; Saunier, 2019).

Dans cette partie, nous présenterons les deux principaux systèmes d'élevage cunicole existants en France : l'élevage en claustration (dit intensif ou industriel) et l'élevage au pâturage (le plus souvent réalisé sous cahier des charges en agriculture biologique). Ce dernier ne représente que 1% des élevages en France.

2.2.1. Systèmes d'élevage en claustration

2.2.1.1. Milieu de vie des animaux

Depuis les années 70, l'élevage de lapins de chair a subi une rationalisation, une standardisation. Avant cette époque, la majorité des lapins était élevée dans des clapiers sur

litière. Aujourd'hui, dans 95 % des élevages industriels, les lapins sont maintenus hors sol dans des cages grillagées ($L \times l \times h : 0,4 \times 0,9 \times 0,3 \text{ m}$) et sans enrichissement, alignées au sein de longs bâtiments étroits rectangulaires, le plus souvent sans lumière naturelle. Les densités animales y sont hautes avec, en moyenne, 6 à 8 lapins en croissance par cage soit 15-20 lapins/m² et un espace de 0,055 m² alloué par animal (ITAVI, 2017). Seule la norme AFNOR NF V47.001 indique que la densité maximale en élevage cunicole ne doit pas dépasser les 45 kg de poids vif/m² pour les lapins à 60 jours d'âge. Dans 4 % des élevages industriels, les lapins sont élevés dans des logements dits alternatifs. Pour 60 % d'entre eux, ce sont des parcs d'une surface au sol de 2,0 m² pouvant contenir 12 à 16 lapins par m². Ils sont caractérisés par l'absence de toit et la présence d'une ou deux plateformes. Ces parcs peuvent avoir un fond en caillebotis plastique. Pour le reste (40 % des élevages alternatifs industriels), les lapins sont élevés dans des cages dites « bien-être ». Ces cages sont plus hautes ($L \times l \times h : 0,38 \times 0,9 \times 0,6 \text{ m}$) et présentent parfois un sol en caillebotis plastique et une plateforme.

L'uniformisation du milieu de vie comprend également un contrôle strict des paramètres d'ambiance. Ainsi, la température ambiante d'un bâtiment d'élevage est maintenue entre 15 et 18 °C et le taux d'humidité relative est compris entre 55 et 75 %. La vitesse de l'air au niveau des cages est maintenue entre 0,10 et 0,5 m/s. Les concentrations en CO₂ et NH₃, quant à elles, doivent être inférieure à 1000 et 1 ppm, respectivement (Lebas, 2009). Ces concentrations sont gérées par la ventilation.

2.2.1.2. Alimentation

Dans le système cunicole en claustration, les lapins sont nourris exclusivement à partir d'aliments dits « complets » et présentés sous forme de granulés. Les aliments granulés, dont la production est estimée à 247 100 tonnes en 2020 (ITAVI, 2020), sont fournis par six groupes principaux que sont Sanders, Arrivé-Bellanné, Cavac, Evialis, Arrivé Nutrition Animale et Nutréa. Pour l'éleveur, l'achat d'aliment représente entre 50,8 % et 60,0 % du total de ses coûts

de production ce qui en fait le poste de dépense le plus important (Garreau *et al.*, 2015 ; Cadudal et Azizi, 2020).

Ces aliments sont formulés de manière à fournir aux lapins l'énergie, les lipides, les acides-aminés, les vitamines et les minéraux nécessaires à leurs besoins, ainsi que des fibres pour la régulation du transit et la préservation de la santé digestive (voir Table 1).

Dans ce type de système, les lapins en croissance nourris *ad libitum* consomment en moyenne 98 g/j d'aliment à 6 semaines d'âge et 194 g/j à 12 semaines d'âge. Le nombre de repas par jour atteint la quarantaine (Gidenne *et al.*, 2020). Les lapins sont également soumis à une restriction alimentaire après le sevrage pour limiter la fréquence des troubles digestifs (morbidité réduite de 6 % pour les groupes restreints à 60-70 % dans l'étude de Gidenne *et al.*, 2009).

Table 1. Principales recommandations pour la composition d'aliments complets granulés chez le lapin en croissance (tiré de Gidenne *et al.*, 2015)

Unité = g/kg d'aliment		Lapins en croissance (7 à 11 semaines)
Énergie digestible	MJ	9,8 à 10,2
Protéine digestible	g	100 à 115
<i>Acides aminés digestibles</i>		
Lysine	g	5,7
Méthionine + Cystéine	g	4,3
Thréonine	g	4,2
<i>Fibres</i>		
Lignocellulose	g	≥ 170
Lignines	g	≥ 50
Fibres digestibles		< 220
<i>Minéraux</i>		
Calcium	g	7,0
Phosphore	g	3,0
Sodium	g	2,2
<i>Oligoéléments</i>		
Cuivre	mg/kg	6
Fer	mg/kg	30

Zinc	mg/kg	35
<i>Vitamines</i>		
A	UI/kg	6000
D	UI/kg	900
E	UI/kg	40
K3	mg/kg	1

2.2.1.3. Type génétique

Une race est une collection d'individus au sein d'une même espèce qui ont un certain nombre de caractères morphologiques et physiologiques en commun qui sont transmis à la génération suivante. Une lignée correspond à un ensemble homogène d'animaux soumis à une sélection continue et dirigée sur certains caractères, dans un milieu donné et un troupeau fermé. Les races de lapins obtenues sont généralement classées en quatre types se référant au poids des animaux à l'âge adulte : les races lourdes, les races moyennes, les races légères et les races naines.

Dans les systèmes de production industrielle de viande de lapin, ce sont très majoritairement des races moyennes qui sont utilisées. Elles sont presque toutes issues d'un croisement lointain entre les races Californienne et Néo-Zélandaises et sont caractérisées par un poids adulte des individus qui varie de 3,5 à 5 kg. En Europe, la production du lapin de chair repose sur un croisement à 3 voies impliquant 2 lignées maternelles et 1 lignée paternelle. La femelle parentale (qui sert à produire les lapins « de chair » destinés à la consommation humaine) est produite par le croisement de deux lignées maternelles qui sont chacune sélectionnées sur des caractères de reproduction complémentaires tels que la fertilité, la prolificité, les qualités maternelles, et récemment la durée de la carrière reproductive (longévité reproductive). La femelle parentale est accouplée avec un mâle, ou inséminée avec de la semence d'un mâle, issu d'une lignée paternelle sélectionnée pour des caractères de production : vitesse de croissance, efficacité alimentaire et rendement carcasse. Les lapines reproductrices et la semence sont

fournies par des élevages de multiplication ou des sélectionneurs. En France, les deux entreprises de sélection sont Hycole et Hypharm.

Les animaux utilisés dans les systèmes de production industrielle sont qualifiés d'hypertypes. Rauw *et al.* (1998) ont montré que quand ils sont soumis à une sélection pour une efficacité de production élevée, les animaux ont plus de risques de développer des problèmes comportementaux, physiologiques et immunologiques. La cause étant que la sélection pour un caractère peut entraîner des réponses corrélées dans d'autres caractères. Chez le lapin par exemple, la sélection sur la croissance cause des diminutions de fertilité (Naturil-Alfonso *et al.*, 2016).

Il existe également une relation entre la dépigmentation et le comportement de l'animal car la dépigmentation est liée au développement du système nerveux (Grandin et Deesing, 2022). Par exemple, Hohenboken et Nellhaus (1970) ont montré que les lapins Blanc de Vienne avaient des crises d'épilepsie fréquente. La dépigmentation est également liée à des anomalies du système visuel et auditif (Grandin et Deesing, 2022).

En ce qui concerne les corrélations génétiques entre les caractères de production et ceux de résistance aux maladies, Gunia et Garreau (2015) ont obtenu des valeurs nulles, ou faiblement favorables entre ces deux familles de caractères chez le lapin.

2.2.1.4. Hygiène et prophylaxie

L'élevage des animaux à forte densité en milieu confiné a été rendu possible grâce à l'utilisations de produits de synthèse (vitamine D, désinfectants et antibiotiques) ainsi que grâce à des mesures de prophylaxie strictes (vaccins, barrière physique contre les vecteurs de maladies tels que les insectes, les rongeurs, contrôle de la circulation des personnes et des intrants introduits, etc.) (Landecker, 2019).

L'élevage des animaux en cages ou sur caillebotis a été développé dans le but de limiter le contact des animaux avec leurs déjections, qui tombent dans des fosses. Pour autant, Masthoff et Hoy (2019) ont montré que la souillure des pattes, et donc le risque d'infection, est variable selon le design du sol comme le taux de perforation.

Les antibiotiques sont également utilisés pour le traitement des maladies en élevage. En France en 2019, les ventes d'antibiotiques à destination des lapins étaient de 31 tonnes, soit 10 % plus élevé que le tonnage en 2018 mais 56 % plus faible qu'en 2011. L'estimation du niveau d'exposition des lapins aux antibiotiques (indicateur ALEA calculé sur le rapport entre poids vif traité sur la masse animale pouvant potentiellement être traitée) était de 1,860 en 2019 (ANSES, 2020). Des coccidiostatiques (comme la salinomycine et de moins en moins la robénidine) sont également le plus souvent intégrés dans les granulés ou l'eau de boisson (à retrait obligatoire de 24 h avant l'abattage ; AFSSA, 2008) mais des phénomènes de résistance émergent (Kowalska *et al.*, 2012). Les mesures de prophylaxie spécifique à chaque grande catégorie de pathologies (parasitaires, bactériennes et virales) seront décrites en 2.2.1.5.

2.2.1.5. Principales pathologies chez le lapin en croissance

Dans le système en claustration, la mortalité à 36 jours d'âge atteint en moyenne entre 18,6 et 24,3 % et entre 11,5 et 14,9 % à 12 semaines d'âge (Schlolaut *et al.*, 2013). Ces chiffres varient suivant l'utilisation des antibiotiques et la mise en place d'une restriction alimentaire au sevrage. Les derniers recensements donnent 8,6 % de mortalité en engraissement avec un indice de fréquence des traitements par les antibiotiques (IFTA) de 0,23 (Cadudal et Azizi, 2020). Les pathologies digestives sont les principales causes de morbidité et de mortalité du lapin en croissance (Licois, 2004). Elles représentent 49 % des causes de mortalité avant l'âge de 14 semaines (voir Table 2 adapté de Marlier *et al.*, 2003).

Table 2. Distribution des causes de mortalité selon l'âge des animaux sur la base des résultats de 329 autopsies réalisées entre janvier 1994 à juin 1998 (adapté de Marlier *et al.*, 2003)

Type de pathologie	Age des animaux	
	< 14 semaines	> 14 semaines
Respiratoire	27 %	31 %
Respiratoire et digestive	9 %	3 %
Digestive	49 %	10 %
VHD	13 %	35 %
Divers	2 %	21 %

2.2.1.5.1. La coccidiose : une pathologie parasitaire

La coccidiose est l'une des pathologies parasitaires les plus courantes en élevage. Onze espèces d'oocystes, dont dix à tropisme intestinal et une à tropisme hépatique (*E. stiedae*) peuvent infecter le lapin dont les plus pathogènes sont *E. intestinalis* et *E. flavescens*. Ce sont *E. media* (prévalence de 40,5 %), *E. magna* (29,8 %) et *E. perforans* (46,4 %), peu ou moyennement pathogènes, ainsi que *E. intestinalis* (20,2 %) qui sont les espèces les plus fréquemment rencontrées dans les élevages commerciaux (Chowdhury et Fraser, 2008). Chowdhury et Fraser (2008) ont montré une prévalence d'infection aux coccidies de 51,2 % chez les lapins en élevages commerciaux. Les signes cliniques de la maladie sont caractérisés par une apathie générale, des diarrhées, une déshydratation, une réduction de l'appétit et un amaigrissement (Ogolla *et al.*, 2017). La période post-sevrage (entre 5 et 6 semaines d'âge) est la plus critique chez le lapin car les jeunes animaux possèdent une très faible résistance à l'infection (Licois, 2004). La prévalence de la coccidiose augmente dans des conditions d'hygiène faibles, à

densités animales élevées et lorsque les apports en fibres sont insuffisants (Peeters *et al.*, 1984 ; González-Redondo *et al.*, 2008). Pilarczyk *et al.* (2020) ont montré que l'intensité d'infection par les oocystes du genre *Eimeria* est également dépendante de la race de l'animal. Dans son étude, les lapins purs Néo-Zélandais sont plus contaminés que les races croisées, comme celles que l'on peut trouver en élevage (en moyenne, 13 102 OPG *vs* 6676 OPG, respectivement ; $P < 0,05$). Un nombre élevé d'oocystes dans les fèces n'est cependant pas toujours corrélé à la présence de la maladie. C'est en effet la pathogénicité des souches d'*Eimeria* qui importe plus que le taux d'infestation global. Néanmoins, des valeurs d'OPG en dessous de 2000 sont considérées comme non infestantes (Kowalska *et al.*, 2012) tandis qu'un traitement préventif est recommandé si le comptage dépasse les 5000 OPG (Henneb et Aissi, 2013). La prophylaxie médicamenteuse est réalisée en complétant l'eau de boisson ou la nourriture des lapins avec des coccidiostatiques, comme la Robenidine et le Diclazuril, qui limitent l'infestation. Pour autant, certains coccidiostatiques, comme la Robenidine, sont aujourd'hui de moins en moins efficaces car des souches (*E. magna*, *E. media*, *E. perforans*) lui ont développé une résistance (Pakandl, 2009). Une rotation des coccidiostatiques tous les 6 mois est alors recommandée pour y remédier. Concernant les formes cliniques, le traitement repose sur l'administration de sulfamides.

2.2.1.5.2. L'Entéropathie épizootique du lapin : une pathologie bactérienne

L'Entéropathie épizootique du lapin (EEL) est l'une des maladies les plus mortelles et est spécifique de l'élevage intensif. C'est une dysbiose apparue à la fin de l'année 1996 dans les élevages de l'ouest de la France, en Espagne et en Italie. Sa prévalence atteint les 90 % dans les pays producteurs européens. Les signes cliniques de la maladie sont l'apparition de troubles digestifs traduits par un ballonnement abdominal et l'émission de mucus anal. Les animaux ne s'alimentent et ne s'abreuvent plus. La pauvreté de l'alimentation en fibres longues et grossières constitue un facteur de risque. La maladie est très contagieuse de sorte que la morbidité atteint souvent les 100 % et la mortalité varie de 30 à 80 % et touche les lapins en

engraissement âgés de 6 à 8 semaines (Licois *et al.*, 2006). L'étiologie de la maladie est inconnue mais l'hypothèse d'une infection bactérienne est privilégiée (Licois *et al.*, 2006). La prophylaxie repose sur une restriction alimentaire des quantités d'aliment distribuées après le sevrage parfois conjugué à une augmentation de la teneur en fibres des aliments (distribution de foin). De plus, un maintien de l'hygiène des bâtiments est fortement recommandé. L'EEL potentialise également la coccidiose. Le traitement de la maladie repose sur l'administration d'antibiotiques polypeptidiques comme la Bacitracine dans l'eau de boisson qui ciblent préférentiellement les clostridies (*Clostridium perfringens*). La pasteurellose est également l'une des pathologies les plus graves et fréquentes en cuniculture. Elle n'est pas développée ici puisqu'elle touche principalement les reproductrices (Licois *et al.*, 2006).

2.2.1.5.3. Myxomatose et VHD : les principales pathologies virales

La myxomatose et la maladie hémorragique virale (VHD) sont les pathologies virales majeures en élevages cunicoles. Elles sont néanmoins bien maîtrisées grâce à la vaccination.

Le mode de transmission classique de la myxomatose est la piqûre d'arthropodes. Sur une période de 30 ans (de 1988 à 2018), la prévalence de la maladie dans les élevages en claustration en Espagne (1714 analysés au total) était de 6,5 %. La prévalence est plus élevée en septembre (8,9 %) et plus faible en juin (3% ; Rosell *et al.*, 2019). Il existe de nombreuses souches virales de la myxomatose qui sont plus ou moins virulentes. Les souches de grade I, dites hypervirulentes, entraînent jusqu'à 99 % de mortalité et sont associées à des troubles respiratoires, à une déformation de la face et à un larmolement purulent. Les souches de grade V, qui sont atténuées, entraînent moins de 50 % de mortalité et sont associées à des nodules pisiformes non exsudatifs. La prophylaxie repose sur une protection mécanique et chimique contre les arthropodes et sur la vaccination des animaux à partir de 28 jours d'âge (Le Normand *et al.*, 2015).

La VHD est spécifique du lapin européen. La contamination se fait par contact avec des fèces virulents par voie aérogène ou par contact avec des animaux malades ou tout autre vecteur contaminé. Les symptômes sont peu visibles en élevage puisque juste avant sa mort, l'animal s'agite et témoigne d'une souffrance intense avec des soubresauts et des cris. La sensibilité des lapins à ce virus s'accroît à partir de 4 semaines d'âge et est maximale chez les animaux âgés de plus de 10 semaines (Licois et Marlier, 2008). Le taux de mortalité des individus touchés est très élevé et varie entre 70 et 100 % (Morisse, 1988). Sur la même période de 30 ans décrite dans le paragraphe précédent, la prévalence de la VHD a été de 1,9 % avec une prévalence plus élevée au printemps et en été (en moyenne 5,3 % et 7,4 %, respectivement) et plus faible en automne et en hiver (en moyenne 2,5 % et 3,5 %, respectivement). Le virus est très résistant puisqu'il peut persister plusieurs mois dans l'environnement et la prophylaxie hygiénique ne suffit pas à l'éliminer. Depuis 2011, un variant du virus appelé VHD2 est apparu et est aujourd'hui le principal responsable de la maladie. La vaccination existe et confère une excellente protection contre la VHD mais reste à améliorer pour la VHD2 (Le Normand *et al.*, 2015).

2.2.1.5.4. Pathologies de production

Les maladies dites de production sont des maladies liées au système d'élevage dans lequel sont maintenus les animaux (Joshi et Herdt, 2006). Ce sont des maladies multifactorielles, infectieuses ou non, qui affectent la santé et le bien-être des animaux et limitent leur productivité et celle des élevages. Elles ont également été définies comme augmentant avec l'intensification de l'élevage (Le Floc'h *et al.*, 2021).

Les maladies de production prévalent dans les élevages en claustration. Parmi elles, on trouve les pododermatites – ou maux de pattes - qui sont des infections bactériennes plantaires causées par une pression continue des pattes sur le grillage des cages ou des parcs et/ou du collage des pattes avec les excréments et l'urine en cas de mauvais drainage du sol. Masthoff et

Hoy (2019) ont montré que 25,3 % des lapins en croissance élevés sur un sol avec 50 % de perforation dotés de plateformes avec 10 % de perforation souffrent de pododermatites aux pattes arrière dues à la forte souillure du sol (10,4 % des lapins présentaient des lésions modérées et 3,1 % des lésions sévères).

D'autres maladies de production ont été relevées chez les lapins en croissance comme un développement anormal du squelette (os déformés, hypoplasie du tissu osseux, scoliose), de l'ostéoporose (Drescher et Loeffler, 1991 ; Drescher, 1992 ; Valkova *et al.*, 2021), des atrophies du fémur proximal (Lehmann, 1987) et des lésions aux oreilles (22,6 % des animaux en cages ont été observés avec 1 blessure aux oreilles et 12,5 % avec 2 blessures aux oreilles dans l'étude de Martrenchar *et al.*, 2000). La locomotion contrainte des lapins logés en cages limite également un fonctionnement optimal du côlon proximal et, par conséquent, contraint la régulation du transit intestinal. Elle empêche également l'élimination du calcium urinaire qui peut causer des calcifications mortelles, notamment chez les adultes (Boucher et Nouaille, 2002).

2.2.1.6. Référentiel zootechnique

On définit ici le référentiel zootechnique comme un résultat attendu sur l'animal et sur le système. Sur l'animal, il s'agit généralement d'un résultat attendu sur le poids final (au moment de la vente), la vitesse de croissance (GMQ), l'efficacité alimentaire (IC) et la survie (morbidité et mortalité). Sur le système, il s'agit généralement du coût de production, des paramètres de performances animales moyennées à l'échelle du système, du temps de travail de l'éleveur et de son revenu. Le référentiel zootechnique est dépendant du modèle économique choisi par l'éleveur, inhérent au système dont il fait partie. Ce référentiel est sous-jacent dans les analyses de résultats des GTE (Cadudal et Azizi, 2020)

2.2.1.6.1. Référentiel sur les animaux

La taille moyenne des élevages industriels français est de 662 femelles (Cadudal et Azizi, 2020). Dans la majorité des cas, les femelles sont inséminées artificiellement tous les 42 jours, soit 11 jours après leur précédente mise-bas. Seuls 1 % des élevages réalisent des IA tous les 35 jours et 4 % tous les 49 jours (Azard, 2006 ; Gidenne, 2018). Chaque femelle produit en moyenne 53,4 lapins par an, sur une moyenne de 6,6 mises-bas. Pour l'atelier maternité, 90,4 % des lapereaux nés sont gardés à la naissance (le reste est euthanasié), soit une moyenne de 10,12 animaux vivants sous la mère. Une moyenne de 8,61 lapereaux atteint le sevrage. Le taux de renouvellement annuel des femelles s'élève à 112,5 %, avec un taux de mortalité annuel de 28,6 %. En engraissement, le taux de mortalité est en moyenne de 8,6 % (Cadudal et Azizi, 2020).

En engraissement, les lapereaux sont généralement sevrés entre 33 et 35 jours et engraisés jusqu'à 71-73 jours d'âge. Les lapins utilisés en France ont un poids moyen au sevrage de 981 g (Ouyed *et al.*, pas de date de publication). Ils sont vendus à 73 jours à un poids de 2,46 kg. Le GMQ moyen est de 42,4 g/j pour un IC de 3,2 (Cadudal et Azizi, 2020).

2.2.1.6.2. Référentiels du système

Le coût de production du lapin de chair est estimé à 1,88 €/kg de poids vif en 2019. Le coût d'alimentation représente 45,3 % de ce coût total, les frais d'IA et de renouvellement en représentent 7,5 %, les dépenses de santé en représentent 6,9 %, les frais d'élevage (nettoyage, eau, énergie, entretien, ...) en représentent 8,9 %, les cotisations, impôts et taxes en représentent 11,4 %, les frais financiers et d'amortissements en représentent 7,4 % et la rémunération de la main d'œuvre 12,9 % (Cadudal et Azizi, 2020).

Le prix moyen de vente à l'abattoir était en moyenne de 1,91 €/kg poids vif en 2019 soit 3,07 € par carcasse. Environ 40 % du prix de vente au consommateur (établi à 9,91 €/kg carcasse en

GMS) revient à l'éleveur. Selon la taille de l'atelier (entre 320 et 1069 femelles), la marge nette de l'éleveur oscille entre 14 842 €/an et 42 210 €/an (Cadudal et Azizi, 2020).

Les ateliers cunicoles utilisent une ressource en main d'œuvre moyenne de 1,1 UTH. Ils font généralement appel à de la main d'œuvre occasionnelle correspondant à 0,1 UTH (sur les 1,1 UTH de l'élevage) pour les chantiers d'inséminations artificielles, le nettoyage et la désinfection entre chaque bande et/ou l'enlèvement des lapins en fin de bande (Azard, 2006). Le temps de travail hebdomadaire moyen d'un éleveur en atelier cunicole industriel s'élève à 35 h, soit 5 heures par jour. Cette durée est d'autant plus faible (estimée à 33h54 min) que l'automatisation de l'atelier est élevée et que la conduite est en tout plein tout vide² (estimée à 33h30 min). Sur la durée d'élevage d'une bande, soit 42 jours, 29 % du temps est dédié à la gestion de la maternité (contrôle des mises bas, contrôle des lapereaux au nid, mise en place et enlèvements des boîtes à nid, contrôle des jeunes avant sevrage), 15 % du temps est dédié à la vérification du matériel d'élevage et à sa réparation, 10 % du temps est dédié à la surveillance des lapereaux en engraissement et 9 % du temps est consacré au nettoyage et à la désinfection des salles et des cages après enlèvement des animaux. Les autres tâches que sont l'alimentation, les palpations, les inséminations, le transfert et sevrage des animaux, le soin aux animaux et l'enregistrement des données relatives à l'atelier sont estimés à 4 % du temps par tâche (Chambre d'Agriculture Pays de la Loire, 2008).

² Consiste en une conduite en bande unique (toutes les femelles de l'atelier sont inséminées et sevrées le même jour), couplée à l'existence de deux salles d'élevage polyvalentes pouvant accueillir soit les femelles et leur descendance jusqu'au sevrage, soit les lapereaux en engraissement. Dans cette conduite, ce sont les mères qui changent de logement au moment du sevrage (et non les lapereaux). Cette conduite permet de désinfecter la salle d'élevage après chaque vente d'animaux.

2.2.2. Système d'élevage au pâturage

En France, seuls 1 % des lapins sont élevés dans des systèmes qui leur donnent un accès au pâturage. Ce sont majoritairement des élevages qui s'inscrivent dans le cahier des charges de l'agriculture biologique (AB). Le nombre d'élevage est estimé autour d'une cinquantaine en France.

2.2.2.1. Milieu de vie des animaux

Les systèmes d'élevages sous label AB en France reposent sur des logements en enclos mobiles sur prairies (avec un déplacement souhaité d'au moins 1 fois par jour) et/ou dans des enclos fixes sur prairie clôturée. Dans les cas où un bâtiment est présent (type abri couvert), ce dernier doit être conçu de manière à ce que sa hauteur permette à tous les lapins de se hisser les oreilles dressées, doit posséder des cachettes sombres en nombre suffisant et des matériaux à ronger. L'espace extérieur doit être conçu de manière à ce qu'il offre des abris couverts et une aire végétalisée aux animaux. La surface disponible à l'engraissement à l'intérieur est fixée à au moins 0,2 m²/individu dans les bâtiments fixes et à au moins 0,15 m²/individu dans les bâtiments mobiles. À l'extérieur, la surface disponible doit être d'au moins 0,5 m²/lapin en bâtiment fixe et d'au moins 0,4 m²/lapin en bâtiment mobile (JOUE, 2018).

Les enclos mobiles sont surtout utilisés pour les mâles reproducteurs et les femelles reproductrices tandis que les parcs fixes sont généralement privilégiés pour les lapins en engraissement (Gidenne *et al.*, 2022).

2.2.2.2. Alimentation

Le lapin en croissance commence à pâturer entre 3 et 4 semaines d'âge. Martin *et al.* (2016) ont montré que, chez des lapins élevés en cages mobiles et recevant 60 g/j d'aliment complet granulé, l'ingestion d'herbe représentait 43 % de la prise alimentaire totale quotidienne. Plus

la disponibilité en herbe est élevée, plus cette prise alimentaire augmente (en moyenne, + 6,8 g MS/jour par hausse de 10 g MS de la quantité d'herbe offerte). Duprat *et al.* (2016) ont montré que l'ingestion d'herbe représente en moyenne 76 % de l'ingéré en matières fraîches totale (353 g de MF/lapin/jour), contre 21 % pour l'aliment granulé et 2 % pour le foin. Plus la quantité d'aliment complet granulé offerte aux lapins est restreinte, plus l'animal consomme d'herbe. Le lapin possède une forte capacité d'ingestion d'herbe qui peut atteindre 150 g MS/j/lapin et qui permet de couvrir la totalité des besoins nutritionnels des lapins en croissance.

En cuniculture AB, les lapereaux doivent être allaités jusqu'à 42 jours d'âge minimum. L'alimentation doit être produite à 70 % sur l'exploitation et doit être basée sur une utilisation maximale des fourrages (60 % minimum de fourrages grossiers dans la ration alimentaire) et maximale du pâturage à chaque fois que les conditions climatiques le permettent. Gidenne *et al.* (2022) conseillent une surface de 25 m² par lapin pour couvrir le besoin des lapins en croissance si le système alimentaire est basé sur un pâturage à 100 % (avec au moins 50 % de légumineuses et une production d'herbe de 3 t/ha) sans complémentation en aliment granulé et dans un système en parc fixe. En cage mobile, il faudrait offrir 5 m² par lapin et par jour pour couvrir leurs besoins en pâturage, en considérant un déplacement journalier.

2.2.2.3. Type génétique

Le cahier des charges AB pour l'élevage de lapin ne spécifie pas de génotype particulier. Il est cependant préférable de choisir des races les plus à même de s'adapter aux conditions locales et de tolérer/résister aux maladies car l'usage des antimicrobiens est fortement limité. Ainsi, les femelles sont généralement sélectionnées par l'éleveur lui-même en fonction de leur résistance aux maladies, de leur tempérament (faible agressivité et propreté) et de leur productivité (Chambres d'Agriculture Rhône-Alpes, 2015). En France, la majorité des

cuniculteurs AB utilisent des races dites patrimoniales, comme les lapins Argenté-de-Champagne et le Fauves-de-Bourgogne (<https://www.fccffc.fr/les-races/>).

2.2.2.4. Hygiène et prophylaxie

En cuniculture AB, les traitements allopathiques chimiques sont limités à 1 par an pour les lapins en croissance.

La prophylaxie repose sur la vaccination à partir de 28 jours contre la VHD et la myxomatose, une hygiène du logement (bâtiments, cages mobiles et enclos fixe), et des cures à base de vinaigre de cidre, de charbon végétal, d'argile, d'ail et d'origan (Kowalska *et al.*, 2012 ; Chambre d'Agriculture Rhône Alpes, 2015). Un suivi coprologique est également recommandé pour connaître l'évolution d'infestation parasitaire (coccidies et nématodes) des parcours. Entre 48 et 55 jours d'âge, des lapins sains peuvent excréter plus de 50 000 OPG dans l'environnement. Entre 48 et 97 jours d'âge, l'excrétion moyenne oocystale atteint les 2,6 M OPG, sans diarrhées associées (Legendre *et al.*, 2019). Il n'est pas possible d'éradiquer les coccidies présentes sur les parcours. Néanmoins, Pakandl (2009) a montré que l'ingestion quotidienne d'environ 600 oocystes induit une réponse immunitaire et une amélioration de la capacité immunitaire des lapins à partir de 33 jours d'âge. Pour ce faire, il est recommandé de bien gérer la rotation des parcours afin d'éviter une ingestion excessive chez les jeunes lapins.

2.2.2.5. Pathologies

La mortalité peut être très variable entre les bandes chez les lapins élevés à l'extérieur en cages mobiles : entre 2,7 % et 15,9 %, d'après Lebas *et al.* (2002). Il n'existe pas, à ce jour, de données sur la mortalité chez les lapins élevés en parcs fixes. Peu de données chiffrées existent quant à la morbidité des lapins élevés dans ces systèmes mais les animaux sont principalement touchés par des pathologies parasitaires digestives et virales (s'ils ne sont pas vaccinés).

2.2.2.5.1. Principales pathologies parasitaires

Les lapins produits sous cahier des charges AB ont un risque accru de coccidiose (comme décrite en 2.2.1.5.1) car ils ont une probabilité plus élevée d'être en contact direct avec leurs déjections. Ils sont également plus exposés aux excréments de la faune sauvage. Legendre *et al.* (2019) ont montré que 64 % des foies des lapins ont été impactés par *E. stiedai* au printemps sans avoir impacté individus en termes de croissance et de diarrhées, avec une plus forte prévalence l'été (70 %) et une plus faible l'hiver (50 %). Néanmoins, à notre connaissance aucune autre étude à ce jour ne donne de chiffres précis sur la prévalence de cette maladie en élevage AB. Il est uniquement fait mention que les diarrhées sont les principales causes de mortalité en élevage AB (Gidenne *et al.*, 2022).

Les lapins peuvent également être parasités par des nématodes dont les plus fréquents sont *Passalurus ambiguus* et *Graphidium strigosum*. Legendre *et al.* (2019) ont montré que la prévalence des nématodes *Trichostrongylus sp.* était élevée (93 % des lapins) au printemps alors qu'elle était nulle ou faible en été et en hiver. La prévalence de *Passalurus ambiguus* était supérieure à 70 % à toutes les saisons. L'infestation est néanmoins le plus souvent asymptomatique et n'entraîne pas de chute de poids ni de mortalité (Le Normand *et al.*, 2015).

2.2.2.5.2. Principales pathologies virales

La VHD et la myxomatose sont les principales pathologies virales qui touchent les lapins au pâturage (voir 2.2.1.5.3.). Les animaux sont plus susceptibles, s'ils ne sont pas vaccinés, d'être contaminés que dans les systèmes conventionnels puisqu'ils peuvent plus facilement être en contact avec des vecteurs (arthropodes tels que puces et moustiques pour la myxomatose et lapins de garenne pour la VHD). La vaccination contre ces deux maladies est autorisée en élevage AB ce qui permet de les maîtriser.

2.2.2.6. Référentiel zootechnique

2.2.2.6.1. Référentiel sur les animaux

Les ateliers en production AB sont majoritairement de petite taille puisqu'ils contiennent en moyenne 45 lapines reproductrices par élevage (Roinsard *et al.*, 2016) et sont le plus souvent couplés avec un autre atelier de production animale. La moyenne des lapins produits par élevage et par an est de 710 et un maximum de 6 portées par femelle par an est autorisé. En pratique, le nombre moyen de mises-bas par lapine et par an est de 3, avec en moyenne 7,1 nés-vivants par mise bas et 5,1 sevrés par mise bas. En moyenne, on estime que 10 000 lapins biologiques sont produits par an sur le territoire français (Gidenne *et al.*, 2022).

En engraissement, les lapereaux sont sevrés à un âge minimum de 42 jours et engraisés jusqu'à 120 et 150 jours d'âge à un poids final d'environ 2,4 kg. La croissance des lapins varie selon la composition végétale de la prairie, (28,5 *vs* 19,2 g/j entre une pâture de sainfoin *vs* une pâture de fétuque ; Duprat *et al.* 2016).

2.2.2.6.2. Référentiel sur le système

La commercialisation des lapins se fait majoritairement en vente directe et une minorité en magasins spécialisés. Le prix de vente directe est compris entre 12 et 14,5 €/kg de carcasse et l'abattage est le plus souvent réalisé à la ferme (Chambres d'Agriculture Rhône-Alpes, 2015). La marge nette par femelle et par an est estimée à 87 € (contre 34 € en élevage industriel).

Le temps de travail est estimé à 1100 heures par an, soit 21 h par semaine pour 60 lapines reproductrices. Les éleveurs qui logent leurs lapins en cages mobiles consacrent en moyenne 45 min par jour à leur déplacement pour un total de 100 cages (Chambres d'Agriculture Rhône-Alpes, 2015).

Points clés du chapitre II :

- × La domestication du lapin sauvage n'a pas fait disparaître les comportements spécifiques de l'espèce. Seuls des changements d'ordre quantitatifs dans l'expression des comportements peuvent être présents en fonction du milieu de vie des animaux.
- × L'élevage cunicole est à dominante industrielle en France et en Europe. Les animaux sont logés à 99 % dans des bâtiments sans lumière naturelle et à haute densité (45 kg/m² à 60 j) : 95 % dans des cages grillagées et 4 % dans des parcs ou cages dites « bien-être ». Seuls 1 % des élevages donnent aux lapins un accès au pâturage. En France, ils sont pour la grande majorité labellisés Agriculture Biologique.
- × Les principales pathologies rencontrées chez les lapins en croissance dans les systèmes d'élevage cunicole sont des pathologies digestives. Dans les élevages en claustration, il s'agit surtout de l'Entéropathie épizootique du lapin et dans les élevages AB, il s'agit surtout de la coccidiose.

CHAPITRE III. Bien-être des lapins en milieu captif

La captivité est définie comme un « emprisonnement dans des limites naturelles ou créées par l'homme » (CNRTL). Un milieu captif peut être plus ou moins restreint (ex : cages vs accès à l'extérieur) pour les animaux en élevage.

3.1. Définitions du bien-être animal

Au cours des décennies, la définition du bien-être animal a évolué. Certains scientifiques définissent le bien-être sous l'approche du fonctionnement biologique de l'animal (sa santé, sa fitness) tandis que d'autres le définissent sous l'approche des expériences subjectives de l'animal (ce qu'il ressent comme la souffrance et le plaisir). Nous tenterons ici, de retracer de manière condensée l'historique des définitions du bien-être animal.

Dans les années 70, l'état de bien-être d'un animal est synonyme de son état de santé. Ainsi, un animal en bonne santé est nécessairement considéré comme étant en état de bien-être. Cette vision est encore aujourd'hui souvent partagée par les vétérinaires et les éleveurs (Keeling *et al.*, 2018).

Fraser (1995) et Veissier *et al.* (1999) considèrent le bien-être comme un état d'harmonie physique et mental entre l'animal et l'environnement dans lequel il est placé. Pour parvenir à cet état d'harmonie, l'animal doit avoir un fonctionnement physiologique normal, il doit pouvoir exprimer l'ensemble de son répertoire comportemental et ne doit pas ressentir de la souffrance physique ou mentale (comme la douleur, la peur, la faim et la soif). D'autres encore (Broom, 1986 ; Fraser *et al.*, 1997) considèrent que le bien-être est atteint si l'animal réussit à s'adapter à l'environnement, et ses variations, conçu par l'homme (voir Figure 8).

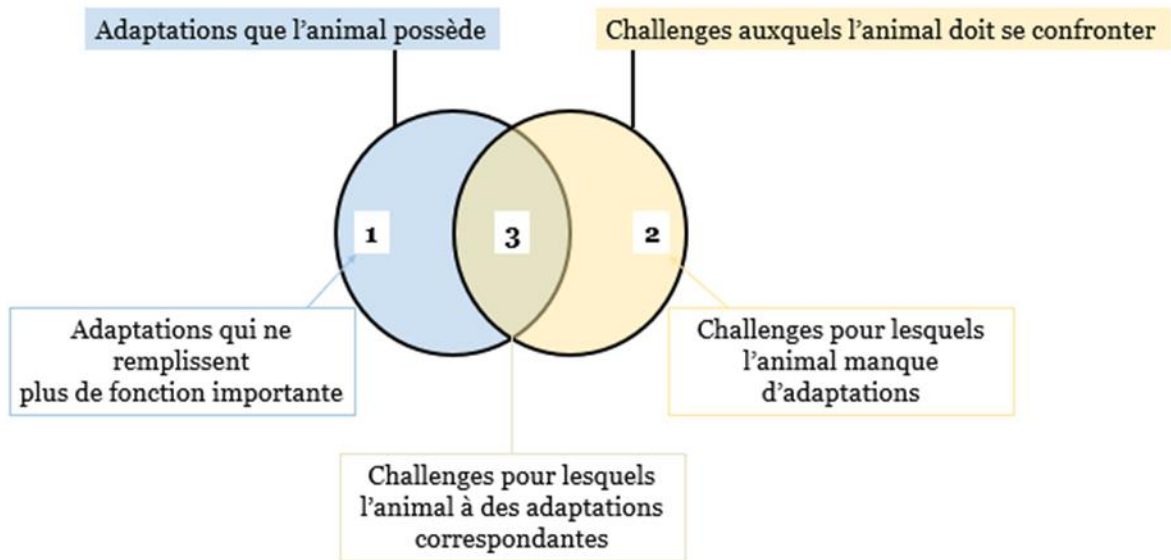


Figure 8. Modèle conceptuel illustrant trois classes de problèmes lorsque les caractéristiques propres à l'animal (cercle bleu) correspondent imparfaitement aux challenges auxquels il est confronté (cercle jaune) dans son milieu (d'après Fraser *et al.*, 1997)

Cette vision part du fait que les animaux possèdent un ensemble de capacités adaptatives (Cercle bleu) de par leur histoire évolutive, des éventuels changements génétiques survenus au cours de la domestication, de leurs apprentissages et de leurs expériences vécues. Ces adaptations peuvent impliquer leur physiologie (ex : catabolisme du glycogène en conditions climatiques hivernales), leur anatomie (ex : fourrure plus épaisse en hiver) et leur comportement (ex : migrations vers des environnements chauds). Le cercle jaune représente les challenges, c'est-à-dire les défis auxquels l'animal est confronté dans son environnement de vie (ex : variations des températures, exposition à des agents pathogènes, agressivité des congénères). L'aire 1 représente les adaptations que l'animal possède naturellement et qui ne remplissent plus une fonction importante car la fonction d'origine est réalisée d'une autre manière (ex : les rayures des zèbres leur servent au camouflage disruptif qui n'a plus d'utilité en captivité). Néanmoins, si une adaptation implique une forte expérience affective (ex : faim, douleur) qui motive un comportement, alors empêcher l'expression de ce comportement peut

laisser l'animal éprouver une forte motivation à effectuer une action qui ne peut être réalisée, et dès lors, ne pas ressentir le sentiment positif associé à la réalisation du comportement (ex : un veau nourri au lait en poudre peut exprimer des tentatives persistantes à téter d'autres animaux car la motivation à téter était importante pour un nourrissage adéquat dans l'environnement naturel de l'espèce). L'aire 2 représente les challenges dans l'environnement de vie pour lesquels l'animal manque d'adaptation (ex : les animaux peuvent devenir obèses si les aliments concentrés sont facilement disponibles et que leur espace est restreint pour faire de l'exercice). Ces problèmes peuvent altérer leur fonctionnement biologique sans que l'animal ne démontre de motivation à éviter ces challenges, ni de signe de souffrance du moins tant que des pathologies associées n'ont pas émergé. Dans l'aire 3, l'animal fait face à des challenges pour lesquels il possède les capacités adaptatives correspondantes (ex : adaptations thermorégulatrices des animaux face à des variations de température). Ces adaptations incluent une expérience subjective (ex : l'animal a froid, l'animal a chaud...). Ainsi, les situations les plus préoccupantes pour les animaux sont celles où ils sont placés dans une situation qui correspond à celle décrite dans l'aire 1 (un animal peut être fortement motivé à se comporter d'une manière que l'environnement empêche, sans dérégler son fonctionnement biologique), et dans l'aire 3 (expérience subjective négative corrélée à un fonctionnement biologique altéré). Des préoccupations pour l'animal concernant son fonctionnement biologique surgiront dans l'aire 2, où des problèmes de fonctionnement biologique peuvent survenir sans que l'expérience subjective de l'animal soit impliquée, et également dans l'aire 3.

Dawkins (1983) est la première à faire référence aux émotions positives pour définir le bien-être. Elle démontre ainsi que le bien-être animal n'est pas seulement d'ordre physique mais qu'il se définit également par l'absence d'émotions négatives (comme la peur et frustration) et la présence d'émotions positives (comme la joie et le plaisir). Cette définition se base sur le fait que les animaux ont la capacité de se représenter leur environnement de vie.

D'autres auteurs dont Duncan et Fraser (1997) mettent l'accent sur le respect de la naturalité de l'environnement pour atteindre un état de bien-être animal. Ainsi, si les animaux sont placés dans un environnement qui ressemble au milieu de vie de l'espèce à l'état sauvage, alors ils pourront exprimer l'ensemble des comportements dits naturels de l'espèce et être en état de bien-être.

En 2009, le Farm Animal Welfare Council propose une définition opérationnelle du bien-être animal exprimée sous la forme des « cinq libertés » qui s'appuie sur le rapport Brambell de 1965. La première est la *liberté physiologique* (absence de faim et de soif), la seconde la *liberté environnementale* (absence d'inconfort), la troisième la *liberté sanitaire* (absence de douleur, de blessures et de maladies), la quatrième la *liberté comportementale* (expression des comportements normaux de l'espèce) et la cinquième la *liberté mentale* (absence de peur et de détresse).

Une des définitions les plus récentes du bien-être animal a été proposée par l'ANSES en 2018. Elle fait en partie la synthèse de toutes les définitions précédentes en mettant l'accent sur la prise en compte de l'individualité de l'animal et de sa subjectivité propre. Il est ainsi défini que le bien-être d'un animal est « l'état mental et physique positif lié à la satisfaction de ses besoins physiologiques et comportementaux, ainsi que de ses attentes. Cet état varie en fonction de la perception de la situation par l'animal ». Un besoin est une exigence pour quelque chose qui est essentiel ou très important (Mills *et al.*, 2010). La non satisfaction d'un besoin entraîne un état de mal-être et/ou de frustration qui peut induire des perturbations comportementales et/ou physiologiques et un accroissement du risque de maladie. Les besoins physiologiques incluent une alimentation appropriée, un accès à de l'eau potable, un abri ou tout autre élément pour maintenir l'homéostasie de l'animal dans un environnement qui ne lui génère pas de blessures ou d'infections. Les besoins comportementaux sont les activités pour lesquelles les animaux ont des propensions instinctives et intrinsèques quel que soit leur environnement de vie et même lorsque les besoins physiologiques auxquels le comportement répond sont

satisfaits. Cela qui suggère que les animaux ont besoin d'exécuter le comportement pour lui-même plutôt que pour le résultat du comportement (Jensen et Toates, 1993 : Mills *et al.*, 2010). Il est cependant difficile, en pratique, de déterminer quels comportements sont réellement des besoins. Plusieurs approches ont néanmoins été proposées et seront développées dans 3.6.3. Enfin, la définition proposée par l'Anses fait référence aux attentes. Une attente est un « processus mental généré par l'anticipation d'un événement, auquel l'animal va se référer pour évaluer la valence de cet événement, d'agréable à désagréable. Les attentes se traduisent par des réponses comportementales et physiologiques anticipatoires. Selon le niveau de satisfaction de ses attentes, l'individu ressent des émotions positives ou négatives ». Les attentes font référence aux capacités cognitives des animaux et à ses expériences passées. Les attentes peuvent être mesurées en soumettant par exemple les animaux à des tests de choix, à des tests de motivation et à l'identification d'indicateurs d'émotions positives en présence d'un stimulus. Elles restent néanmoins difficiles à mesurer en pratique.

Il est également essentiel de considérer le bien-être d'un animal comme un processus dynamique, et de considérer le facteur temps. Ainsi, les situations les plus critiques pour l'animal et incompatibles à son bien-être sont celles qui durent longtemps. Les problèmes de courtes durées sont à considérer, mais les problèmes qui s'inscrivent dans la durée, comme un logement inadapté, sont les plus cruels et antagonistes au bien-être animal (Broom et Johnson, 2019).

3.2. Demandes sociétales sur la prise en compte du bien-être animal en élevage

Les hommes et les animaux non-humains entretiennent une relation multimillénaire qui s'est développée à partir du Néolithique, il y a 12 000 ans, lors de la domestication (Pittard et Reverdin, 1921). Au cours des siècles, la vision que l'Homme a des autres animaux a évolué. Ainsi, au XVII^{ème} siècle, c'est une lecture mécaniste de l'animal qui prédomine, développée par Descartes. Son hypothèse de l'animal-machine est fortement adoptée par Malebranche qui

considère l'animal non-humain comme un être dont les réactions sont automatisées. Au XVIII^{ème} siècle, les philosophes s'intéressent mieux aux animaux et à leurs comportements notamment avec le développement de la taxonomie, ou classification du vivant. On observe alors une remise en cause croissante de la hiérarchisation du vivant comme présentée dans la Scala naturae de Valades (1579) qui plaçait l'Homme au-dessus des autres animaux et au rejet de l'animal-machine de Descartes. La compassion envers les autres animaux est plus répandue et est signe de bienveillance et d'humanité comme le représente William Hogarth (1751) dans sa série de gravures « Les quatre étapes de la cruauté » qui montre que les enfants cruels avec les autres animaux deviendront des adultes violents avec les humains. On s'interroge désormais sur la conscience et la sensibilité animale, qui est au fondement éthique de la relation homme-animal. Les animaux sont alors reconnus en tant qu'êtres sensibles, comme en témoigne Rousseau en 1755 : « *Il semble en effet que si je suis obligé de ne faire aucun mal à mon semblable, c'est moins parce qu'il est un être raisonnable que parce qu'il est un être sensible. Qualité qui étant commune à la bête et à l'homme doit au moins donner à l'une le droit de n'être point maltraitée inutilement par l'autre* » et par Bentham en 1789 : « *La question n'est pas : "peuvent-ils raisonner ?", ni "peuvent-ils parler ?", mais "peuvent-ils souffrir ?* ».

Jusqu'au début du XX^{ème} siècle, la France est majoritairement rurale et 42 % des actifs exercent une profession dans le domaine de l'agriculture, contre 1,5 % en 2019. À cette époque, l'élevage est majoritairement associé à des cultures ; on parle de polyculture-élevage. À partir de 1950, l'élevage s'industrialise et se spécialise, la taille des exploitations s'agrandit et leur nombre diminue (+ 263 % et - 76 %, respectivement, entre 1938 et 2010, Domingues *et al.*, 2019) et la relation avec les animaux s'amenuise. La zootechnie, définie comme la « discipline d'application procédant des sciences les plus diverses et dont le but est l'étude technique et économique des productions animales » (CNRTL) fait son apparition. Son but est de maximiser la productivité des élevages. L'animal est alors dépersonnalisé et désormais qualifié

par ce qu'il est capable de produire – c.-à-d. ses « performances ». Un animal qui n'atteint pas le niveau de performance requis (poids, fertilité, prolificité, ...) est « éliminé » c.a.d. euthanasié. L'éleveur doit produire toujours plus (+95 % de kg/ha de viande produite entre 1938 et 2010 ; Domingues *et al.*, 2019 ; + 20 % de lapins produits par femelle et par an entre 1984 et 2010 ; Coutelet, 2010), toujours plus vite (+ 111 g/j de croissance chez des porcelets en engraissement entre 1988 et 2008 ; Dourmad *et al.*, 2010 ; - 21 % de l'IC des lapins en croissance entre 1984 et 2010 ; Coutelet, 2010), et toujours moins cher (une personne peut désormais acheter avec un SMIC 1098 kg de porc en 2017 contre 79 kg en 1967, Domingues *et al.*, 2019) au détriment du bien-être des animaux qui n'est pas pris en compte ou bien seulement s'il n'interfère pas avec le niveau de production. Ce modèle dit productiviste – ou intensif ou industriel - est cependant remis en cause dès 1964 par Ruth Harrison dans son livre « Animal Machines : The New Factory Farming Industry ». Elle y dénonce les conditions de vie des animaux en élevage intensif. Le rapport Brambell qui fait suite à son ouvrage, propose alors une méthode pour définir les conditions de bien-être des animaux et donne lieu aux 5 libertés rédigées de façon définitive par le Farm Animal Welfare Council en 2009 et présentées en 3.1. Malgré ces premiers rapports et alertes sur les conditions de vie des animaux, l'élevage intensif prédomine encore aujourd'hui en France et plus généralement en Europe. Pourtant, selon un sondage de 2016 (Eurobaromètre spécial 442), 94 % des citoyens européens accordent de l'importance au bien-être des animaux d'élevage et 82 % pensent que ces derniers devraient être mieux protégés (Commission Européenne, 2016). De plus, les citoyens français ont estimé pour 60 % des personnes interrogées qu'offrir à tous les animaux un accès au plein air est l'action prioritaire à mener pour améliorer l'élevage (Delanoue *et al.*, 2018). Cette demande sociétale croissante de meilleure prise en compte du bien-être animal est relayée par les associations de protection animale type welfaristes (CIWF, Welfarm). Par exemple, l'initiative « Pour une nouvelle ère sans cage » lancée par le CIWF a recueilli plus d'1,3 millions de signatures et a été présentée à la commission Européenne en 2020 qui, en retour, s'est engagée

à présenter d'ici à la fin 2023, une proposition législative visant à supprimer progressivement l'utilisation des cages pour tous les animaux concernés (dont les lapins).

Cette volonté à améliorer les conditions d'élevage des animaux a des conséquences sur la consommation de viande (variable suivant les viandes), les pays et les classes sociales des individus. Dans le cas du lapin, sa consommation est déclinante, avec une baisse de l'ordre de 3 % par an (ITAVI, 2020) et une consommation estimée à 444 g/habitant/an loin derrière la viande de porc (33,4 kgec/habitant/an) et de volaille (28,3 kgec/habitant/an) (FranceAgriMer, 2021). Parmi ceux qui consomment de la viande de lapin, ce ne sont pas toujours les conditions d'élevage des lapins qui dictent les choix de consommation mais plutôt l'usage ou le goût. D'après Gomant et Beddiar (2018), 29 % des consommateurs avouent ne pas penser à en consommer (perte d'usage), 18 % trouvent que la viande de lapin a peu de goût et 15 % avouent préférer d'autres viandes. Chez les non-consommateurs, le lapin bénéficie de l'effet « Walt Disney » pour 30 % d'entre eux, c'est-à-dire qu'il est perçu comme un animal de compagnie, et 17 % n'aiment tout simplement pas le goût de la viande de lapin. Les consommateurs de viande de lapin considèrent l'origine française comme le critère le plus important qui dicte leur acte achat (pour 25 % d'entre eux). Seulement 6 % d'entre eux considèrent les conditions d'élevage comme déterminantes. Néanmoins, peu de citoyens consommateurs ou non consommateurs ont été exposés à des informations sur les conditions d'élevage des lapins (33 %), ce qui peut expliquer ce faible pourcentage.

3.3. Importance de la complexité du milieu de vie pour le bien-être animal

Le milieu de vie des animaux sauvages – c'est-à-dire non captifs - est complexe et changeant tandis que le milieu des animaux en élevage – captifs - est souvent simple, prédictible et invariant (McPhee et Carlstead, 1996). Au cours de leur vie, les animaux sauvages font face à de nombreux challenges (prédateurs, maladies, compétition sociale, pénurie alimentaire, etc.) qui menacent leur survie tandis que les animaux en élevage sont confrontés à peu de challenges

voire pas du tout. Leur milieu de vie est en effet très contrôlé et maîtrisé de sorte qu'ils ne peuvent pas exprimer leurs choix. Par exemple, l'eau et la nourriture leur sont fournis en continu au même endroit, ils vivent dans des milieux à forte densité animales et à structure uniforme (même âge, même sexe) et sont protégés des prédateurs (Price, 1984).

Face aux challenges de leur environnement, les animaux ont besoin d'une grande variété de capacités – ou compétences- qui incluent des comportements et activités cognitives et qui reposent sur la communication entre les individus, l'exploration du milieu et l'apprentissage. On parle d'agentivité pour caractériser la propension d'un animal à s'engager activement avec son environnement (à travers le jeu, l'exploration et la résolution de problèmes) dans le but de rassembler des connaissances et d'améliorer ses compétences pour une utilisation future. En d'autres termes, elle traduit la tendance intrinsèque d'un animal à se comporter activement au-delà du degré dicté par ses besoins momentanés et à élargir son éventail de compétences. Des challenges trop élevés pour les capacités des animaux engendrent de la peur qui bloque toute agentivité. Si au contraire les challenges sont en deçà des capacités adaptatives, les animaux ressentent de l'ennui (Hugues et Duncan, 1988, Meehan et Mench, 2007) (Figure 9). Il a été montré qu'un niveau intermédiaire de challenges – dit challenges appropriés - permet de stimuler de la meilleure manière possible l'agentivité d'un animal et ses compétences. Cette notion s'apparente à l'idée d'eustress qui sera évoquée en 3.6.2.2. : des environnements modérément challengeant peuvent évoquer une réponse de stress chez l'animal qui, à plus long terme, a un effet positif sur son bien-être (Langbein *et al.*, 2004).

Les animaux élevés dans des espaces restreints les empêchent d'exprimer des comportements de type exploration curieuse ou de s'engager dans des interactions sociales comme le jeu (Pellis et Pellis, 2009). En cages, les animaux sont souvent dans des postures dites passives qui caractérisent des états d'ennui, de dépression (Fureix et Meagher, 2015) et d'apathie (Martin, 2002). Les animaux sont en effet privés d'exprimer des comportements qui les motivent et s'engagent peu avec leur environnement de vie. Cette suppression de l'agentivité résultante les

prive d'émotions positives (Mellor et Beausoleil, 2015). La suppression d'agentivité entraîne également un sous-développement des compétences qui augmente la peur et l'anxiété des animaux : ils deviennent moins capables d'évaluer les stimuli ce qui compromet leurs capacités d'adaptation (Chaloupková *et al.*, 2007), entraînant de ce fait un cercle non vertueux. Les animaux élevés dans des environnements pauvres sont également susceptibles de guérir moins vite (Ernst *et al.*, 2006).

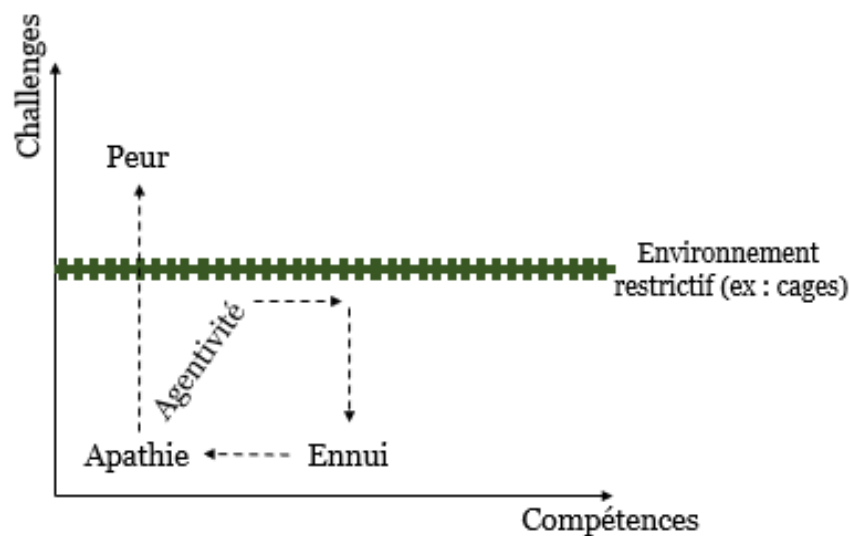


Figure 9. Effets de la suppression de l'agentivité dans les environnements très restrictifs (ex : cages), d'après Špinka et Wemelsfelder (2018)

L'enrichissement du milieu de vie apparaît comme un moyen pour complexifier l'environnement des animaux en élevage et stimuler leur agentivité. Newberry (1995) définit l'enrichissement comme une amélioration du fonctionnement biologique des animaux captifs résultant de modifications dans leur environnement. L'enrichissement doit également permettre de réduire les émotions négatives comme la peur et le stress (Pearce et Paterson, 1993), l'ennui et l'apathie (Wood-Gush et Vestergaard, 1989) et la frustration que l'animal éprouve quand il est privé d'exprimer des comportements pour lesquels il possède une

motivation interne à exprimer (Duncan, 1970). Selon Newberry (1995), offrir une diversité alimentaire aux animaux captifs est un enrichissement efficace car il stimule le comportement de recherche de nourriture ce qui améliore leur condition physique. Ainsi, Ceballos *et al.* (2016) ont montré qu'offrir à des lapins logés en cages simultanément et à volonté de la canne à sucre (*Saccharum officinarum sp.*), des feuilles de mûrier (*Morus alba*) et de ramie (*Boehmeria nivea*) diminuait leur temps passé à consommer des concentrés (16,1 *vs* 6,8 min le matin, sans *vs* avec enrichissement ; $P < 0,05$), à exprimer des stéréotypies (20,23 min *vs* 7 min le matin, sans *vs* avec enrichissement ; $P < 0,05$), à se toiletter (48 min *vs* 34,88 min le matin, sans *vs* avec enrichissement ; $P < 0,05$) et à être inactif l'après-midi (160,8 *vs* 145,8 min, sans *vs* avec enrichissement ; $P < 0,05$). Newberry (1995) encourage également à augmenter la complexité environnementale en ajoutant par exemple un niveau supérieur aux logements des animaux, à diviser l'espace en différentes zones fonctionnelles et à offrir un accès à l'extérieur pour donner aux animaux des possibilités accrues d'exploration et de choix de compagnons sociaux.

3.4. Effet du degré de captivité (cages *vs* plein air) sur l'expression des comportements spécifiques du lapin

Comme présenté dans le chapitre II, les lapins destinés à la consommation humaine sont logés à 95 % dans des cages grillagées et à 99 % dans des milieux de vie sans accès à l'extérieur. Cet environnement de vie ne leur permet pas d'exprimer leurs comportements spécifiques comme pâturer ou courir ce qui compromet leur bien-être car une partie de leurs besoins comportementaux est inhibée.

Lehmann (1987) a comparé l'expression des comportements entre les lapins (No-Zélandais) logés en cages (L x l x h : 45 x 40 x 28 cm) et ceux maintenus en enclos herbagers de 600 m², entre 30 et 90 jours de vie. Il a ainsi relevé une quasi-absence d'expression du comportement « bondir » chez les lapins en cages par rapport aux lapins en plein air (Figure 10), puisque dans

les cages, seuls les jeunes animaux parvenaient à l'exprimer du fait de leur taille plus petite par rapport aux individus adultes (Figure 11).

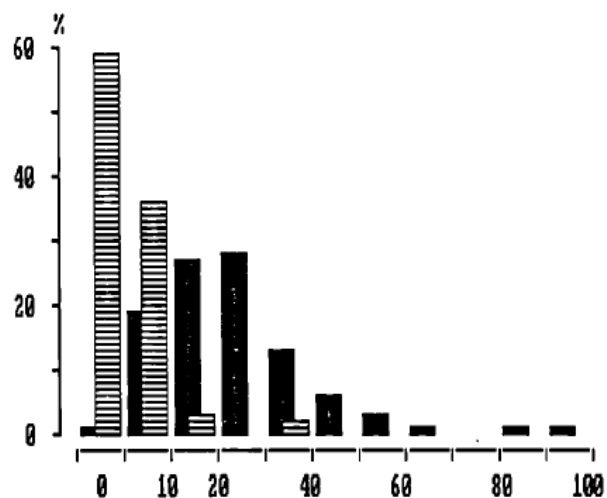


Figure 10. Fréquence du comportement « bondir » par heure chez les lapins en plein air (barres noires) et en cages (barres hachurées) (Intervalles : 10 événements/h) (Lehmann, 1987)



Figure 11. Faisabilité du comportement « bondir » dans une cage (L x l x h : 45 x 40 x 28 cm) (Lehmann, 1987)

Dans cette étude, la même observation a été faite pour les comportements « sauter » et « courir » qui sont caractérisés comme des comportements de jeu (Figure 12). Les lapins en cages ont tenté d'exprimer en partie ces comportements, car le faible espace disponible les empêchait de les réaliser en intégralité (Figure 13). Ceci témoigne d'une volonté, malgré l'espace restreint, à vouloir les réaliser. Les lapins en cages exprimaient plus de changements de comportements par heure par rapport aux lapins en plein air (16 vs 10 changements par heure, respectivement ; $P < 0,05$), ce qui témoigne d'une haute agitation et d'un plus fort stress (Metz, 1987 ; Berthelsen et Hansen, 1999). L'auteur a alors conclu que « maintenir des lapins en croissance dans des cages grillagées n'est pas du tout adapté à leurs besoins ».

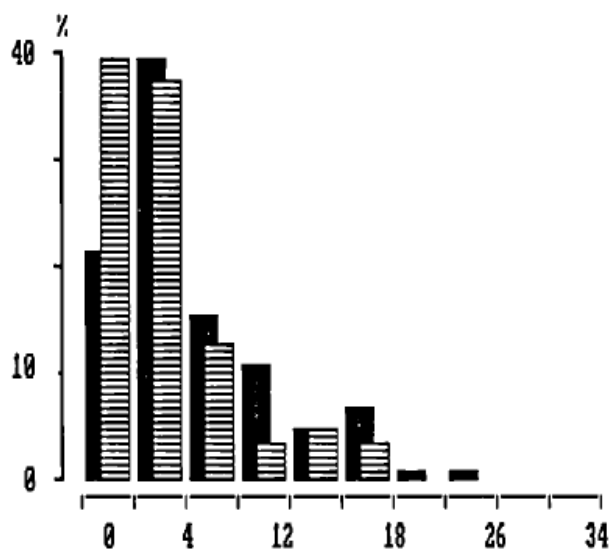


Figure 12. Fréquence des comportements « sauter » et « courir » par heure chez les lapins en plein air (barres noires) et en cages (barres hachurées) (Lehmann, 1987)

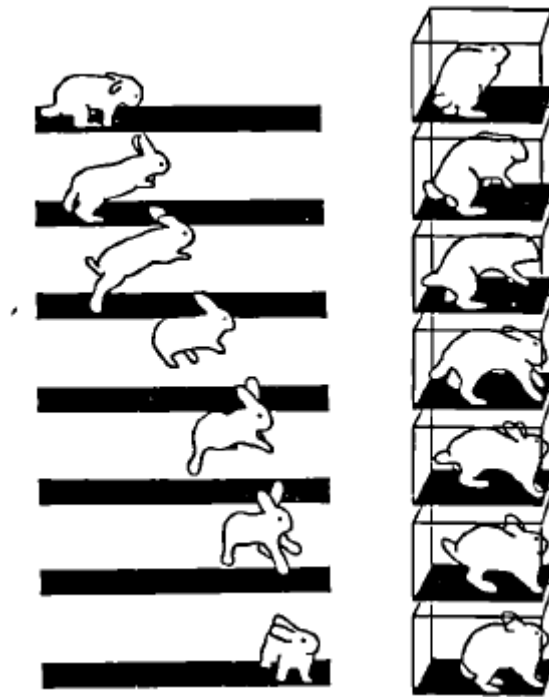


Figure 13. Faisabilité du comportement « sauter » dans une cage (L x l x h : 45 x 40 x 28 cm) (droite) et en dehors d'une cage (gauche)(Lehmann, 1987)

Berthelsen et Hansen (1999) et Hansen et Berthelsen (2000) ont mesuré le budget-temps des lapins élevés en cages grillagées. Sur 24h, les animaux ont passé 40 % du temps allongé, 20 % du temps à se toiletter et 11 % du temps à manger des granulés. Pendant le jour (entre 8 et 16h), les lapins ont été inactifs dans 22 % des observations, ont mangé dans 16 % des observations, et ont rongé les grilles des cages dans 7 % des observations (c'est-à-dire 7 % des observations à exprimer des comportements anormaux appelés stéréotypies). Les stéréotypies se développent lorsque l'animal est empêché d'accomplir certains comportements dont il a une forte motivation interne à réaliser. Chez les herbivores comme le lapin, qui sont susceptibles d'être motivés à rechercher leur nourriture et à pâturer, les stéréotypies les plus fréquentes sont de type orales (ex : mordillements) (Keeling et Jensen, 2017). Entre 16 et 8h, les animaux ont passé près de 65 % du temps inactif, 26 % du temps à se toiletter et 5 % du temps à manger.

Près de 2 % du temps a été passé à renifler l'environnement, 1 % du temps à se mouvoir et à ronger les grilles des cages.

Podberscek *et al.* (1991) ont comparé l'expression des comportements entre les lapins logés en cages (0,45 × 0,45 × 0,60 m) et en parcs (de 1,67 × 1,10 m à 3,4 × 2,4 m). Ils ont montré que les lapins logés en parcs exprimaient plus des comportements de marquage et d'investigation que les lapins logés en cages (12,6 % *vs* 3,1 %, respectivement) et plus de comportements de confort (40,6 % *vs* 22,9 %, respectivement). Les comportements de locomotion (uniquement les bonds) étaient plus exprimés dans les cages que dans les parcs (23,2 % *vs* 19 %, respectivement) mais uniquement dans leur forme restrictive (c'est-à-dire non complète). Podberscek *et al.* (1991) concluent pour autant que les parcs sont plus acceptables que les cages pour l'expression du comportement bondir qui peut se faire entièrement. Les stéréotypies étaient uniquement exprimées dans les cages (6,3 %) (comme montré par Morton *et al.*, 1993) et les comportements agonistiques uniquement dans les parcs (2,5 %). Les auteurs ont conclu que les parcs sont plus acceptables que les cages pour le bien-être animal.

Ainsi, à travers les études présentées précédemment, le fait d'augmenter l'espace de vie offert aux animaux permet de limiter l'expression de stéréotypies et de développer des comportements d'exploration et d'expression intégrale des comportements de locomotion.

3.5. Effet de la relation homme-animal sur le bien-être animal

L'humain est un élément indissociable de l'environnement captif des animaux d'élevage. La relation qu'il entretient avec ses animaux a un impact sur leur bien-être (Waiblinger *et al.* 2006 ; Rault *et al.*, 2020). La relation entre l'humain et les autres animaux est définie comme la perception mutuelle qui se développe entre les deux parties et qui s'exprime dans leur comportement mutuel (Estep et Hetts, 1992). Malgré des années de domestication, les événements les plus effrayants pour les animaux en milieu captif sont l'exposition à l'humain et les changements soudains de leur environnement physique ou social (Boissy, 1995 ; Jones,

1996). Selon Hediger (1965), les animaux attribuent aux humains cinq significations : ils peuvent les percevoir comme des prédateurs, comme des proies, comme faisant partie de l'environnement sans signification sociale, comme symbiote et comme congénère. Différentes expériences affectives sont impliquées dans la perception et la réaction de l'animal vis-à-vis de l'humain, et elles sont susceptibles de déterminer la force (nulle, faible, forte) et la nature de la relation (négative, neutre, positive ; Boivin *et al.*, 2003 ; Waiblinger *et al.*, 2006). Néanmoins, des études ont montré que les animaux d'élevage percevaient le plus souvent l'humain comme un prédateur (Suarez et Gallup, 1982 ; Jones, 1997 ; Boissy, 1998) puisque la majorité du temps, les interactions entre les deux parties impliquent des expériences négatives (traitement vétérinaire, contention, insémination artificielle, élimination, etc.) tandis que très peu engendrent un renforcement positif (associé le plus souvent au nourrissage).

Une relation homme-animal négative peut impacter la productivité d'un animal, sa santé et son bien-être en général via la peur comme mécanisme sous-jacent (Hemsworth *et al.*, 2018). Jones (1993) a montré que la peur de l'homme comptait pour 28 % de la variation de l'efficacité alimentaire chez les poulets. Waiblinger *et al.* (2006) ont montré que chez les poulets et les porcs, une contention aversive réduisait la croissance des animaux, leur efficacité alimentaire et leur santé. Chez les vaches laitières, l'un des facteurs les plus importants dans la prévalence des boiteries est le degré de patience de l'éleveur à emmener ses animaux en salle de traite (Chesterton *et al.*, 1989). L'attitude de l'éleveur est donc un des éléments majeurs qui conduit à renforcer une perception positive ou négative que l'animal a de lui. Par exemple, Ranger (1975) a montré que 35 % contre 67 % des taureaux avaient des troubles de comportements fréquents et pouvaient être violents si l'éleveur avait une attitude calme et confiante contre nerveuse et agressive, respectivement. Ellingsen *et al.* (2014) ont montré que les éleveurs patients et calmes avaient des animaux qui exprimaient plus d'émotions positives de type « content » et « amical » tandis que les éleveurs nerveux, dominants et agressifs avaient plus d'animaux qui exprimaient des émotions négatives comme « nervosité », « frustration » et

« peur ». Une perception positive de l'humain par l'animal, atteinte grâce à une relation homme-animal positive peut réduire le stress des animaux dans des situations challengeantes (Claxton, 2011 ; Hemsworth et Coleman, 2011). Ainsi, le stress lié à l'isolement social est réduit chez les chiens et les moutons qui ont une forte affinité aux humains (Boivin *et al.*, 2000 ; Tallet *et al.*, 2008). Une manipulation douce réduit également la fréquence cardiaque et la concentration salivaire de cortisol chez les agneaux après caudectomie (Tosi et Hemsworth, 2002).

3.6. Évaluations du bien-être animal

3.6.1. Les cadres conceptuels existants pour l'évaluation du bien-être animal

On définit par cadre conceptuel une représentation abstraite (imagée ou textuelle) qui permet de structurer les idées autour d'un phénomène complexe. L'évaluation passe par un cadre méthodologique associé à ce cadre conceptuel et qui définit la procédure à suivre (Lairez *et al.*, 2016). Le cadre conceptuel explicite la vision du phénomène à caractériser et peut se décliner en dimensions, objectifs ou critères, et sert à l'organisation des indicateurs.

Le bien-être animal est multidimensionnel. Son évaluation en situation d'élevage repose sur deux étapes complémentaires. La première consiste à évaluer l'état de bien-être de l'animal en tant qu'individu dans son environnement de vie, et la deuxième consiste à intégrer les données individuelles au niveau du groupe. Il existe aujourd'hui de nombreux outils pour évaluer le bien-être en élevage, qui varient sur la finalité (état des lieux, démarche de progrès, labellisation...) et les contraintes de l'évaluation (durée, difficulté, manipulation ou non des animaux...). On peut noter par exemple le protocole Welfare Quality® (destiné aux espèces bovines, porcines et avicoles) et qui comprend aussi la phase d'abattage et la méthode EBENE® (destiné aux espèces avicoles et cunicoles) qui est issu du protocole Welfare Quality® mais vise une évaluation rapide (1 à 2h) et sans manipulation des animaux. Ces outils ont été développés afin de fournir une démarche d'évaluation objective et quantitative.

Le protocole Welfare Quality® s'appuie sur quatre principes déclinés en 12 critères, développés à partir des 5 libertés comme présentées en 3.1., que sont une bonne alimentation (absence de faim et de soif prolongées), un bon logement (confort de couchage, confort thermique, facilité de mouvement), une bonne santé (absence de blessures, de maladies et de douleurs) et un comportement approprié (expression du comportement social, expression des autres comportements, bonne relation homme-animal, état émotionnel positif). Chacun des critères est évalué par des indicateurs, qui reposent majoritairement sur des mesures sur les animaux et minoritairement sur des mesures (ou des moyens) sur l'environnement. Les mesures sont combinées et fournissent un score de bien-être global (qui s'étend sur une échelle de 0 à 100 ; 0 étant le score le plus faible et 100 le plus élevé) permettant de qualifier l'élevage « d'excellent », « d'amélioré », « d'acceptable » ou de « non classé ». Les contraintes de l'évaluation reposent sur l'ordre de mesure des indicateurs, l'observation d'un échantillon d'individus qui se doit d'être assez représentatif et du temps total dédié à l'évaluation (1 journée en moyenne). Il permet à l'éleveur de se positionner par rapport aux autres élevages et lui donne des pistes d'amélioration.

Le protocole EBENE (Evaluation du Bien-Etre en Elevage), porté par l'ITAVI, est destiné à l'évaluation du bien-être des volailles de chair et des pintades en bâtiments, des poules pondeuses en bâtiments et en plein air et des lapins en bâtiments (maternité et engraissement). C'est un outil d'évaluation simplifié par rapport au Welfare Quality® mais il est basé sur le même cadre conceptuel. Il s'appuie lui aussi sur 4 principes et 12 critères d'évaluation et privilégie les indicateurs basés sur les animaux même si des indicateurs basés sur l'environnement (ex : longueur des mangeoires, repose-patte, etc.) sont également sollicités. L'évaluation porte elle aussi sur un échantillon d'animaux mais dure en moyenne une heure. Elle peut être réalisée par l'éleveur lui-même qui peut obtenir le résultat de l'évaluation directement grâce à une application smartphone. Le résultat de l'évaluation est notamment fourni sous forme de diagramme en radar et permet de situer son élevage parmi d'autres

élevages similaires parmi les 25 % meilleurs élevages, parmi les 25 % moins bons ou parmi la majorité.

3.6.2. Les indicateurs utilisés dans l'évaluation du bien-être animal

Les indicateurs utilisés dans le cadre du bien-être animal ont pour but d'évaluer le degré d'atteinte des objectifs ou critères identifiés dans le cadre conceptuel. On distingue généralement les indicateurs d'état des animaux et les indicateurs de moyens, souvent en relation avec le milieu de vie.

Les indicateurs basés sur l'animal (indicateurs d'état) reposent sur l'observation directe et/ou indirecte des animaux. Ce sont eux qui sont au cœur de l'évaluation du bien-être. L'observation directe regroupe les comportements exprimés par l'animal, son état sanitaire, son état corporel, la présence ou l'absence de lésions, c'est-à-dire tout ce qui est directement visible sur l'animal tandis que l'observation indirecte regroupe ce qu'il produit (ex : des œufs chez la poule pondeuse, du lait chez la vache laitière), ses performances de reproduction, sa longévité reproductive, la qualité de la viande une fois l'animal abattu, etc. c'est-à-dire tout ce qui découle de l'animal. Les indicateurs basés sur l'animal correspondent à une obligation de résultat (Mounier, 2021).

Les indicateurs présentés ci-dessous sont décrits selon leur ordre de sensibilité et de précocité, c'est-à-dire ceux qui sont les premiers à varier face à une contrainte perçue par l'animal. Les indicateurs comportementaux sont les premiers à mobiliser dans l'évaluation du bien-être d'un animal car ce sont les premiers à varier lors d'une contrainte perçue par l'animal. Les indicateurs physiologiques sont généralement aussi précoces et sensibles que ceux comportementaux mais peuvent être plus difficiles à observer. Enfin, les indicateurs de production et sanitaires sont les moins sensibles et précoces face à une contrainte.

3.6.2.1. Les indicateurs comportementaux

Les indicateurs comportementaux permettent de détecter une situation de bien-être dégradée ou améliorée d'un animal. Il existe de nombreuses méthodes d'observation qui diffèrent par les règles d'échantillonnage et les règles d'enregistrement (Martin et Bateson, 2007). Les règles d'échantillonnage - ou « *sampling rules* » - spécifient les individus à observer et quand les observer. On distingue le *Ad libitum sampling*, le *Focal sampling*, le *Scan sampling* et le *Behaviour sampling* (voir ci-dessous). Les règles d'enregistrement - ou « *recording rules* » spécifient de quelle manière les comportements vont être observés. On distingue le visionnage en continu – « *continuous recording* » qui vise à fournir un enregistrement précis et fidèle du comportement en mesurant ses fréquences et durées réelles, et le « *time sampling* » qui implique un échantillonnage périodique du comportement (Martin et Bateson, 2007 ; Altmann, 1973).

L'*Ad libitum sampling* ne repose sur aucune contrainte : tout ce qui est visible et qui semble pertinent est annoté par l'observateur. Le *Focal sampling* signifie observer un individu pendant un laps de temps donné et enregistrer tous les comportements qu'il exprime. Le *Scan sampling* consiste à balayer un groupe d'individus à intervalles de temps réguliers et à annoter le comportement exprimé par chaque individu à l'instant où l'observateur le regarde. Enfin, le *Behaviour sampling* consiste à observer l'ensemble du groupe et à enregistrer chaque occurrence d'un type particulier de comportement ainsi que des détails sur les individus impliqués dans l'expression de ce comportement.

Les indicateurs comportementaux peuvent être également évalués sous l'angle de l'émotivité de l'animal. Une émotion est une réponse intense et de courte durée à un évènement, qui fait intervenir des changements comportementaux (ex : fuite) et physiologiques (ex : augmentation de la fréquence cardiaque) et qui se traduit par une composante subjective (ex : peur). Les émotions sont qualifiées selon leur valence (positive ou négative comme la joie ou

la tristesse) et leur intensité, ou degré d'activation physiologique (faible ou forte comme actif ou calme) (Bellegrade, 2017). Par observation directe, il est possible d'évaluer la composante qualitative, c'est-à-dire émotionnelle, de l'expression comportementale d'un individu et donc de refléter l'expérience que l'animal a de la situation en cours. La méthode QBA, développée par Wemelsfelder (1997) est particulièrement adaptée pour cela puisqu'elle permet de percevoir l'animal comme « un agent qui exécute un comportement d'une certaine manière et avec une certaine expression ». Grosso *et al.* (2016) ont ainsi montré que les chèvres élevées dans des systèmes d'élevage avec accès au pâturage étaient plus « joyeuses », « calmes », « curieuses » et « attentives » que celles élevées en bâtiment. Cette méthode présente également l'avantage d'être facilement applicable en situation d'élevage de sorte qu'elle a été utilisée sur des poulets de chair (Souza *et al.*, 2021), des saumons (Jarvis *et al.*, 2021), des moutons (Diaz-Lundahl *et al.*, 2019), des vaches laitières (Rousing et Wemelsfelder, 2006) et des porcs (Wemelsfelder *et al.*, 2000).

La composante émotionnelle d'un comportement peut également être évaluée par l'intermédiaire de tests de réactivité, qui sont néanmoins plus difficiles à mettre en œuvre en conditions d'élevage. La réactivité d'un animal est définie comme la « capacité d'un animal à répondre à des stimulations externes » (CNRTL). Ces tests évaluent le plus souvent la réaction d'un animal face à une nouveauté (ex : test à l'Openfield pour l'environnement nouveau et test à l'objet nouveau) et à l'Homme. Par exemple, lors d'un test à l'environnement nouveau, les lapins qui bondissent et se dressent le plus sont des animaux jugés « audacieux » tandis que ceux qui se déplacent le moins sont jugés « peureux » (Meijsser *et al.*, 1989). L'interprétation de ce test est cependant complexe car une plus forte locomotion peut aussi traduire une recherche de contact avec les congénères chez les espèces grégaires (Forkman *et al.*, 2007 ; Buijs et Tuytens, 2015).

3.6.2.2. Les indicateurs physiologiques

Le plus souvent face à une contrainte ou à de quelconques stimuli de l'environnement, un animal va réagir par une réaction physiologique de stress. Plusieurs définitions du stress ont été proposées. Fraser *et al.* (1975) définissent le stress comme « l'état d'un animal lorsqu'il est challengé au-delà de ses capacités comportementales et physiologiques à s'adapter à son environnement ». Selye (1976) définit lui le stress comme « une réponse non spécifique de l'organisme à toute demande qui lui est faite ». Moberg (2000) le définit comme « une réponse biologique induite quand un individu perçoit une atteinte à son homéostasie ». La figure 14 permet d'illustrer ce concept. L'homéostasie n'est pas compromise si le challenge auquel est confronté l'animal se situe dans la plage dite élastique de son système physiologique (fonction homéostatique normale ; jusqu'au point A). Quand le stress augmente (en intensité et/ou en durée) alors la réponse adaptative a besoin d'un investissement physiologique supplémentaire (jusqu'au point B). Lorsque le stress dépasse les capacités physiologiques d'adaptation de l'animal (jusqu'au point C) alors la capacité à maintenir l'homéostasie est compromise. Au-delà du point C, l'animal meurt. Enfin, Charmandari *et al.* (2005) définissent le stress comme « un état d'homéostasie menacé ou perçu comme menacé ». Le point commun à toutes ces définitions est que l'animal réagit de manière comportementale et/ou physiologique pour répondre à un stress réel ou perçu.

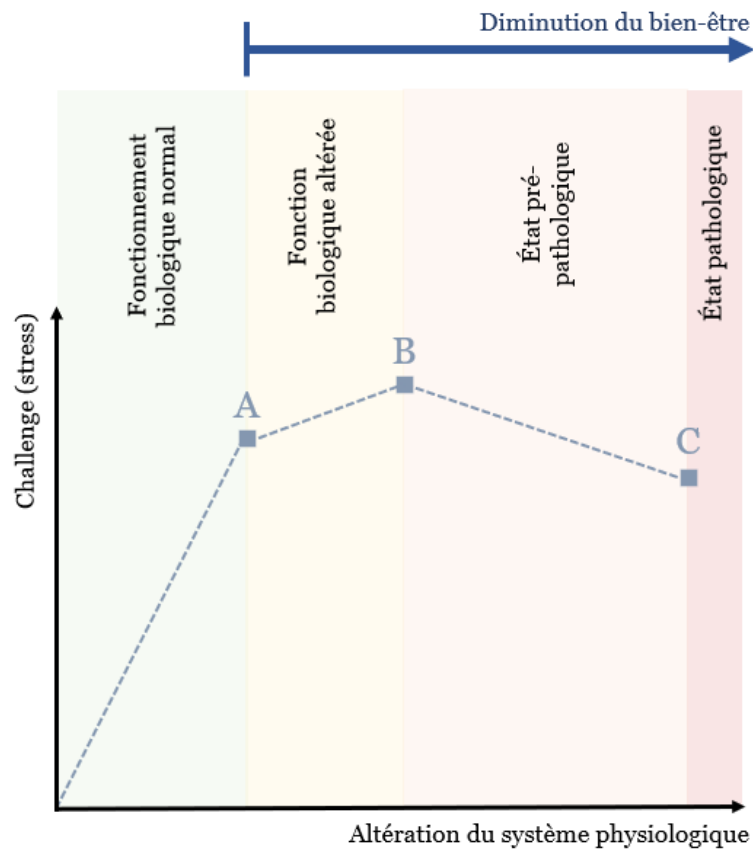


Figure 14. Relation entre l'altération du système physiologique d'un animal et le stress
(adapté de Moberg, 2000)

Un stress peut être vécu de façon négative (un « distress » dans les langues anglo-saxonnes) ou positive (un « eustress » comme le stress lié aux comportements de jeu et lors de la reproduction) selon sa perception par l'animal. Cette perception ainsi que la durée d'exposition à un stress sont déterminantes dans leur impact sur le bien-être de l'animal. Un stress chronique est celui qui a le plus d'effets délétères. Par exemple, il peut entraîner une réduction de croissance de l'animal ainsi qu'une altération de sa fonction immunitaire ce qui le rend plus susceptible aux maladies (Keeling et Jensen, 2017). Le lapin est particulièrement sensible au stress (conditions de logement, changement de régime alimentaire, bruit excessif, transport...).

Dans certaines situations de stress, les clostridies (comme évoquées en 2.2.1.5.2), qui sont les bactéries de l'intestin du lapin, se multiplient de façon excessive ce qui entraîne une entérotoxémie caractérisée par un ballonnement abdominal, une diarrhée et peut conduire à la mort de l'animal. Il est donc impératif d'offrir aux animaux un milieu de vie qui leur permet d'échapper ou du moins leur permettre de contrôler tout type de stress qu'il soit de nature physique (variation de température, restriction alimentaire) et/ou émotionnelle (présence de l'humain, isolation sociale, densités d'élevage élevées avec des individus dominants).

L'exposition à un stress va modifier les fonctions physiologiques de l'animal. Une des réponses au stress est l'activation de la branche sympathique du système nerveux autonome qui provoque une augmentation du rythme cardiaque et de la pression artérielle, une diminution de l'activité gastro-intestinale et une augmentation de la sécrétion de catécholamines (noradrénaline et adrénaline) par la médullosurrénale. Une autre réponse au stress consiste en une sécrétion accrue de l'hormone ACTH (hormone adrénocorticotrope) par l'hypophyse qui stimule la sécrétion de corticostéroïdes (cortisol ou corticostérone selon l'espèce) par le cortex surrénal (Mormède *et al.*, 2007). Les corticostéroïdes sont des hormones stéroïdes métaboliques impliquées dans le recrutement d'énergie sous forme de glucose.

La mesure du taux de cortisol ou corticostérone est souvent l'indicateur utilisé pour traduire l'activation de l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien. Pour ce faire, plusieurs matrices peuvent être utilisées comme le sang, la salive, l'urine, les fèces et les poils. Le taux de corticostérone dans les poils est privilégié chez le lapin par rapport aux autres matrices puisque c'est un indicateur d'un stress chronique contrairement au sang et à la salive qui donnent des taux de cortisol sur une courte période (Heimbürge *et al.*, 2019). De plus, la récolte est peu invasive et non douloureuse contrairement au prélèvement sanguin, et permet une identification individuelle contrairement à la récolte de fèces chez les animaux qui vivent en groupe. L'âge, le sexe, la saison, la couleur des poils et de la zone corporelle peuvent influencer le taux de cortisol (Heimbürge *et al.*, 2019).

Pinheiro *et al.* (2012) ont montré que les lapins en croissance avec accès à un parcours extérieur herbager ont un taux de corticostérone plasmatique deux fois moins élevé que ceux logés en cages grillagées (5,15 µg/ml vs 11,40 µg/ml, respectivement ; $P < 0,05$). Il n'existe cependant pas à ce jour de références sur les taux de corticostérone dit « basaux » ou « normaux » chez le lapin permettant de définir si un animal est stressé ou apathique.

3.6.2.3. Les indicateurs de production

Les modifications comportementales et physiologiques induites par une contrainte ont un coût énergétique qui peut entraîner une diminution de la productivité d'un animal (ex : perte de poids). Cette conséquence dépend de la perception de l'animal pour un même environnement de vie. Les indicateurs de production ne sont cependant pas assez sensibles pour conclure sur l'état de bien-être d'un animal sachant qu'un niveau élevé de production n'est pas forcément synonyme de bien-être. En effet, les animaux en élevage sont pour la plupart issus d'une sélection génétique dont le but est de les rendre plus performants sur des caractères de production ou d'adaptation : on parle ainsi de phénotypes hyperspécialisés. Il a été décrit que des animaux hautement productifs (vitesse de croissance élevée, forte prolificité, etc.) ont des problèmes de santé telles qu'une mammite chez les vaches laitières (Litwińczuk *et al.*, 2015) et une faiblesse osseuse chez les poulets de chair (Hocking *et al.*, 2003). Les indicateurs de production ne sont donc pas à privilégier pour caractériser un bien-être amélioré. En revanche, ils permettent le plus souvent d'alerter sur un bien-être dégradé puisqu'un animal malade ou apathique, diminuera sa consommation ce qui entraîne une perte de poids.

3.6.2.4. Les indicateurs sanitaires

Les indicateurs sanitaires (dont taux de mortalité et de morbidité) concernent l'état de santé de l'animal. D'un point de vue vétérinaire, la santé fait référence à l'absence de maladies ou de blessures (Gunnarsson, 2006). L'Organisation Mondiale de la Santé donne une définition plus

globale et définit la santé comme « un état de complet bien-être physique, mental et social, [qui] ne consiste pas seulement en une absence de maladie ou d'infirmité » (OMS, 1946). Cette définition ne fait pas la distinction entre le bien-être et la santé et paraît donc trop large pour en faire une définition significative. Broom (2006), lui, définit la santé comme « l'état d'un individu au regard de ses tentatives de lutte contre une pathologie ». Une définition plus récente décrit la santé comme « à la fois un état d'homéostasie qui permet la réalisation optimale des fonctions biologiques, et un processus de maintien ou de restauration de cette homéostasie face aux évolutions du milieu de vie » (Fortun-Lamothe *et al.*, 2023). Dans le cadre de cette thèse, nous adopterons cette définition. Santé et bien-être sont donc deux notions disjointes mais recouvrantes.

3.6.3. Évaluer les préférences et les motivations des animaux pour accéder à leurs besoins comportementaux

Pour évaluer le bien-être d'un animal, Dawkins (2004) propose de se poser deux questions principales : « Est-ce que les animaux sont en bonne santé ? » (Q1) et « Est-ce qu'ils ont ce qu'ils veulent ? » (Q2). L'auteur affirme que l'observation de l'expression comportementale, qui a l'avantage d'être non invasive, non intrusive et qui est le résultat de tous les processus de prise de décision de l'animal, peut répondre en grande partie à ces deux questions. De manière plus ciblée, elle propose également de répondre à Q2 en conduisant des tests de préférence, c.-à-d. savoir ce que l'animal souhaite, et d'évaluer sa motivation, c.-à-d. la force de cette préférence. Leslie *et al.* (2004) ont ainsi montré que chez les jeunes lapins qui n'ont jamais été exposés à de l'herbe préfèrent consommer de l'herbe plutôt qu'un aliment granulé. Les tests de préférence ont néanmoins des limites puisqu'il faut s'assurer que les choix proposés aux animaux ne sont pas triviaux et qu'ils ne vont pas choisir le moins pire des deux (« The lesser of two evils »). Les tests de motivation sont de ce fait plus puissants car ils permettent d'accéder au « vouloir » de l'animal. Plusieurs auteurs (Mason *et al.*, 1998 ; Dawkins, 2004 ; Fraser,

2008) ont proposé une approche décrite dans un langage économique (Figure 15) pour accéder à la motivation d'un animal.

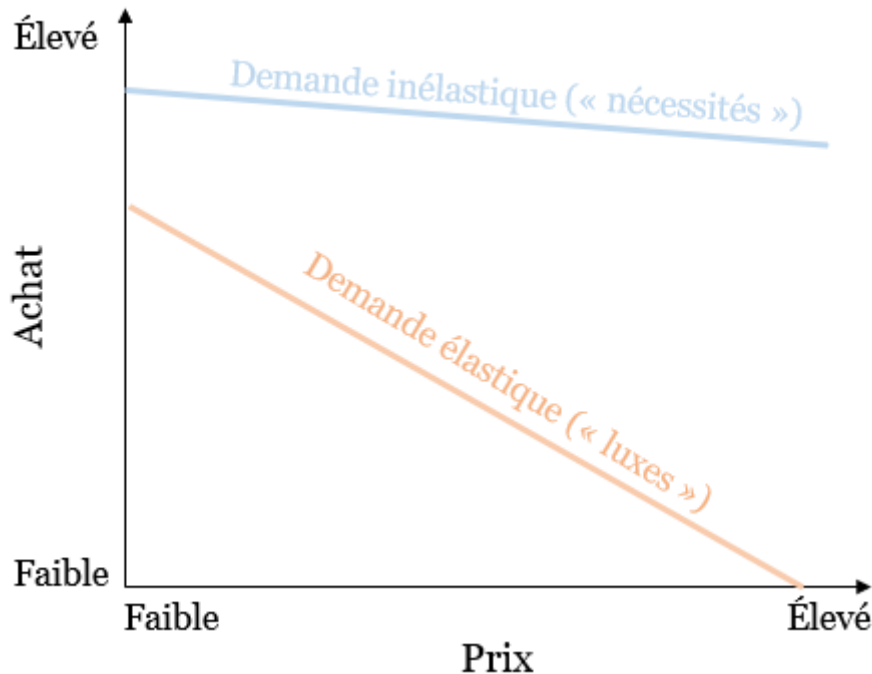


Figure 15. Illustration des courbes de demande pour les produits à demande élastique et inélastique d'après Fraser (2008)

Il a en effet été observé que les consommateurs achètent certains produits dans les mêmes quantités même si leur prix augmente ou que le revenu des personnes diminue (ex : le pain, l'essence). Ces produits ont une demande dite inélastique et sont qualifiés de « produits de nécessités ». D'autres produits au contraire voient leur consommation diminuer si leur prix augmente ou le revenu diminue (ex : le vin). Ces produits ont une demande dite élastique, ils sont qualifiés « produits de luxe ». Dawkins (2004) propose que l'élasticité de la demande puisse être utilisée pour comparer l'importance des différentes options pour les animaux. Par exemple, de la nourriture (un produit) peut être fournie en récompense d'un travail (un prix)

que l'animal doit effectuer, et le travail peut être modifié pour déterminer l'élasticité de la demande. L'animal peut également se voir accorder un temps limité (revenu) pour accéder à diverses ressources. L'hypothèse est que l'animal devrait consacrer de plus en plus d'efforts ou de temps disponible pour maintenir un niveau de récompense donné si la récompense pour lui est très importante (demande inélastique). Expérimentalement, l'élasticité de la demande est établie par exemple en demandant aux animaux d'appuyer sur un levier ou d'ouvrir une porte pour obtenir des récompenses ; puis le prix peut être accru en augmentant le nombre d'appuis et le poids de la porte. Les animaux ont tendance à montrer une demande inélastique pour certaines activités telles que manger, boire et dormir et les activités comme le jeu ou l'exploration ont tendance à être élastiques (Hogan *et al.*, 1970). Néanmoins, des auteurs comme Held et Špinková (2011) et Valníčková *et al.* (2015) ont montré que les comportements dits de luxe persistent même dans des conditions de vie « dures » et reprennent de manière forte quand les restrictions spatiales ou sociales sont rétablies. Le terme de comportement de luxe est donc critiqué car il ne tient pas compte de l'importance de l'expression des émotions positives relatives au bien-être animal. De plus, ces tests sont difficiles à mettre en œuvre car l'élasticité de la demande est influencée par le type de récompense accordé à l'animal, sa capacité physique et cognitive à réaliser un travail et son niveau de déprivation avant le test et le moment du test (Jensen *et al.*, 2004).

La motivation d'un animal peut également être mesurée par l'observation des comportements dits anticipatoires mis en évidence lors des tests Pavlovien (Antle et Silver, 2009). Pour cela, il s'agit de présenter aux animaux un stimulus neutre (ex : lumière, bruit), suivi d'un stimulus inconditionné (ex : nourriture) qui provoque une réponse. Après plusieurs répétitions, l'animal forme une association entre le stimulus neutre et celui non conditionné de sorte que seule la présentation du stimulus neutre suscite une réponse (Hall, 1994). Les comportements dits anticipatoires sont ceux qui sont exprimés après le stimulus neutre et avant l'accès à la récompense. Ce sont eux qui expriment la volonté des animaux à accéder aux différentes

ressources proposées (Anderson *et al.*, 2020). En ce sens, ce sont des indicateurs d'expression d'émotions positives du bien-être (Spruijt *et al.*, 2001 ; Mendl *et al.*, 2010). Les comportements dits anticipatoires en vue d'une récompense positive sont caractérisés par leur spatialité : les animaux restent à proximité de l'endroit où la récompense est attendue. Ceci a été montré chez les visons (Vinke *et al.*, 2006), les poules pondeuses (Wichman *et al.*, 2012), les chevaux (Peters *et al.*, 2012), les agneaux (Chapagain *et al.*, 2014) et les poissons (Folkedal *et al.*, 2012). Ils sont également caractérisés par leur intensité : les animaux expriment une augmentation d'activité quantifiable par le nombre de transitions comportementales, c'est-à-dire par la fréquence totale de tous les comportements exprimés (Anderson *et al.*, 2015). Van der Harst et Spruijt (2007) ont fait l'hypothèse que la sensibilité des animaux à une récompense varie selon leurs expériences vécues, c'est-à-dire que des animaux plus stressés expriment un niveau d'anticipation plus fort pour une récompense alors que des animaux avec des expériences plus positives expriment un niveau d'anticipation plus faible.

Des alternatives aux tests présentés ci-dessus ont également été décrits dans la littérature et proposées par Dawkins (2004) pour répondre à (Q2). Elles reposent par exemple sur l'observation des individus sauvages de l'espèce ce qui permet d'obtenir des connaissances sur ce qu'ils font s'ils ont peur, s'ils sont malades ou bien s'ils sont physiquement et mentalement sains et non contraints par un manque d'espace ou par l'humain. Dawkins (2004) les nomme comme des mesures de préférences *in situ*. Cependant, même si cette approche constitue une base pour connaître l'espèce, certains des comportements exprimés par les individus à l'état sauvage ne sont plus nécessaires en captivité (ex : comportement d'anti-prédation) et dépendent de stimuli externes spécifiques au milieu (Browning, 2019). L'observation de la répartition spatiale des animaux permet également de savoir ce qu'ils aiment ou non sur l'aspect physique de leur milieu mais aussi à quelle proximité ils veulent être ou ne pas être des autres animaux (Dawkins, 2004).

D'autres méthodes qui reposent elles aussi sur l'observation comportementale ont été suggérées pour identifier les besoins. Hughes (1980) a proposé que les comportements qui sont exécutés même en l'absence de stimuli externes (dans des conditions spécifiques) doivent avoir des facteurs de causalité internes forts, ce qui prouve que le comportement est un besoin (ex : le comportement exploratoire chez le lapin qui est visible même dans un espace restreint). Cette méthode est cependant limitée aux cas où il est encore possible pour l'animal de réaliser le comportement malgré l'absence de stimuli externes. Une autre méthode évoquée est l'observation des conséquences physiologiques de la non-expression d'un comportement. Ces conséquences physiologiques peuvent inclure un stress qui se traduit par l'expression de comportements anormaux comme des stéréotypies (ex : rongement des barreaux des cages ou autres matériaux par le lapin). Il peut cependant être difficile d'identifier le comportement manquant à l'origine de ce stress. Enfin, une autre possibilité est de remplir tous les besoins physiologiques de l'animal (ex : nourriture ou fourniture d'un nid avant la parturition) et d'observer s'il continue à exprimer le comportement d'intérêt (ex : pâturer pour les herbivores ou construction/agencement du nid) (Hughes *et al.*, 1989). Cela montre que l'animal a un besoin interne à exécuter le comportement plutôt que d'exiger le résultat du comportement. Cette méthode ne permet cependant pas de savoir si l'animal serait toujours motivé à exprimer le comportement d'intérêt en l'absence de stimuli externe et ne peut donc pas nous dire si l'animal souffre dans des conditions de vie où ce stimulus est inexistant.



Points clés du chapitre III.

- × Le bien-être animal implique la bonne santé de l'animal, son état affectif (absence d'émotions négatives et expression d'émotions positives), et sa capacité à vivre d'une manière pour laquelle il est adapté. Le bien-être est un état fluctuant et les problèmes qui durent dans le temps (ex : logement inapproprié) sont ceux qui l'impactent le plus durement.
- × Plusieurs méthodes existent pour évaluer le bien-être d'un animal. Elles reposent sur l'observation des comportements spécifiques de l'espèce et/ou l'utilisation de tests de préférence et/ou motivation.
- × La complexité du milieu de vie et l'attitude de l'éleveur envers ses animaux jouent un rôle important dans le bien-être animal.

OBJECTIF ET DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX

Le système d'élevage cunicole dominant est actuellement optimisé sur les performances de production. L'expression des comportements spécifiques des lapins y est fortement contrainte par le milieu de vie dans lequel sont logés les animaux. Pour améliorer le bien-être des lapins en croissance, ce travail de thèse avait pour objectif d'évaluer les conséquences de divers facteurs de variation sur l'expression de leurs comportements spécifiques, leur réactivité, la répartition spatiale des individus et leur émotivité. Les conséquences de ces facteurs de variations ont également été évaluées sur la santé des individus (morbidité, mortalité, santé digestive), leur niveau de stress (taux de corticostérone pileire) et sur leur croissance (GMQ). La finalité est de contribuer à la conception de systèmes d'élevage avec accès à l'extérieur en caractérisant l'intérêt de diverses pratiques d'élevage cunicole, alternatives au modèle intensif en claustration. Ce travail doit donc contribuer à terme à faciliter la transition vers un système d'élevage optimisé pour l'animal (voir Figure 16).

Les hypothèses de travail soulevées sont :

- (i) L'accès à un parcours herbager améliore certaines dimensions du bien-être des lapins notamment car il leur permet d'exprimer un plus large répertoire de comportements spécifiques de l'espèce ;
- (ii) L'accès à un parcours herbager peut dégrader certaines dimensions du bien-être des lapins en les exposants à des stress (température, présence de prédateurs)
- (iii) L'accès à un parcours herbager augmente l'exposition des lapins à des agents pathogènes, notamment des coccidies, présents sur le sol ce qui peut impacter leur état sanitaire et leur viabilité ;
- (iv) L'accès à un parcours herbager modifie les activités des lapins ce qui peut impacter leur croissance.

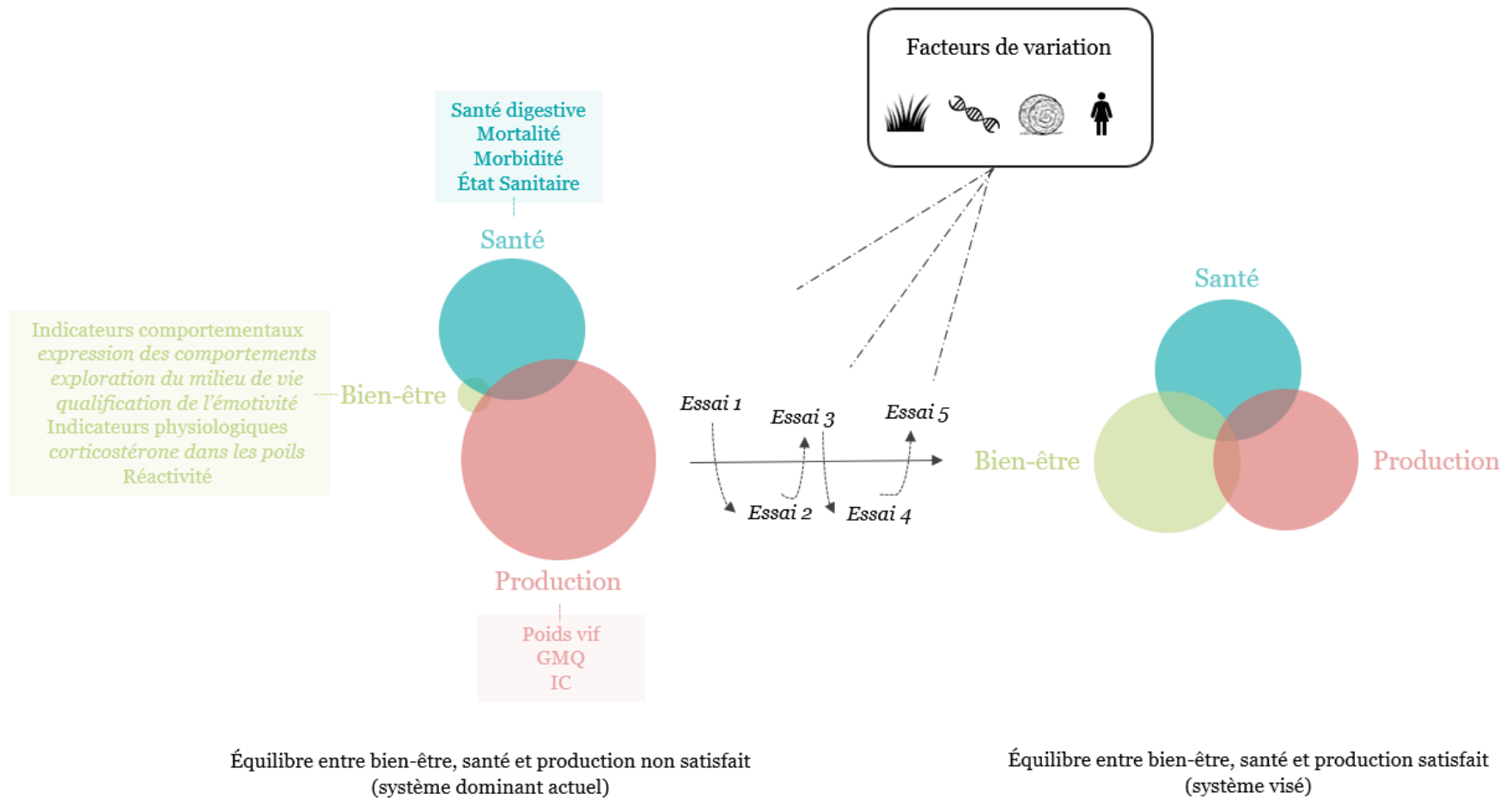


Figure 16. Stratégie scientifique adoptée pour répondre à l'objectif de la thèse

La question scientifique dans laquelle s'inscrit la thèse est : Quels sont les effets des pratiques d'élevage et des caractéristiques du milieu de vie sur le bien-être, la santé et la croissance des lapins après sevrage ?

La stratégie scientifique adoptée est d'étudier l'influence de divers facteurs de variation, de nature biotechnique (type génétique des animaux, densité, surface et enrichissement du parcours, temps d'accès au parcours) ou anthropique (éleveur prévenant ou neutre) sur ces paramètres. Nous avons utilisé une démarche de conception en rupture (conception *de novo* de deux systèmes avec accès à un parcours herbager : changement drastique du milieu de vie des animaux par rapport au système existant) suivi d'une démarche d'amélioration incrémentale couplée à l'analyse des facteurs de variation. Nous avons majoritairement mobilisé des leviers d'action qui visaient à améliorer le bien-être des animaux (densité, surface et enrichissement du parcours, temps d'accès au parcours, relation homme-animal positive) à l'exception du levier « génétique » qui visait plutôt la robustesse des animaux.

Le bien-être a été évalué en combinant l'analyse de l'expression des comportements spécifiques du lapin, leur émotivité, leur réactivité (à l'Homme, l'objet nouveau et l'environnement nouveau), l'exploration spatiale du milieu de vie et l'utilisation des enrichissements du milieu de vie. La santé animale a été évaluée en combinant l'analyse de la mortalité, l'état sanitaire (par observation externe de chaque animal), l'état d'infestation aux coccidies et l'état de stress par la mesure du taux de corticostérone pileaire. Enfin, la production a été analysée sous l'angle de la croissance (poids, vitesse de croissance) et de l'efficacité alimentaire (indice de consommation).

Le travail expérimental a été réalisé sur l'installation expérimentale PECTOUL de l'UMR GenPhySE (INRAE Occitanie-Toulouse) ainsi que sur celle de UERI de Gotheron (INRAE Provence-Alpes-Côte d'Azur). Le premier dispositif, appelé « Mobigarenne » repose sur un bâtiment mobile de 30 m² qui comporte 8 parcs de 2 m² dont les murs latéraux sont percés d'une trappe qui permet l'accès à un parcours herbager (Figure 17). Le second dispositif, appelé

« Lapoésie » (du nom du projet éponyme) repose sur l'utilisation d'abri en bois de 0,52 m² disposé dans un enclos grillagé de 18,75 m² dans un verger de pommiers ou dans une prairie en jachère (Figure 18).

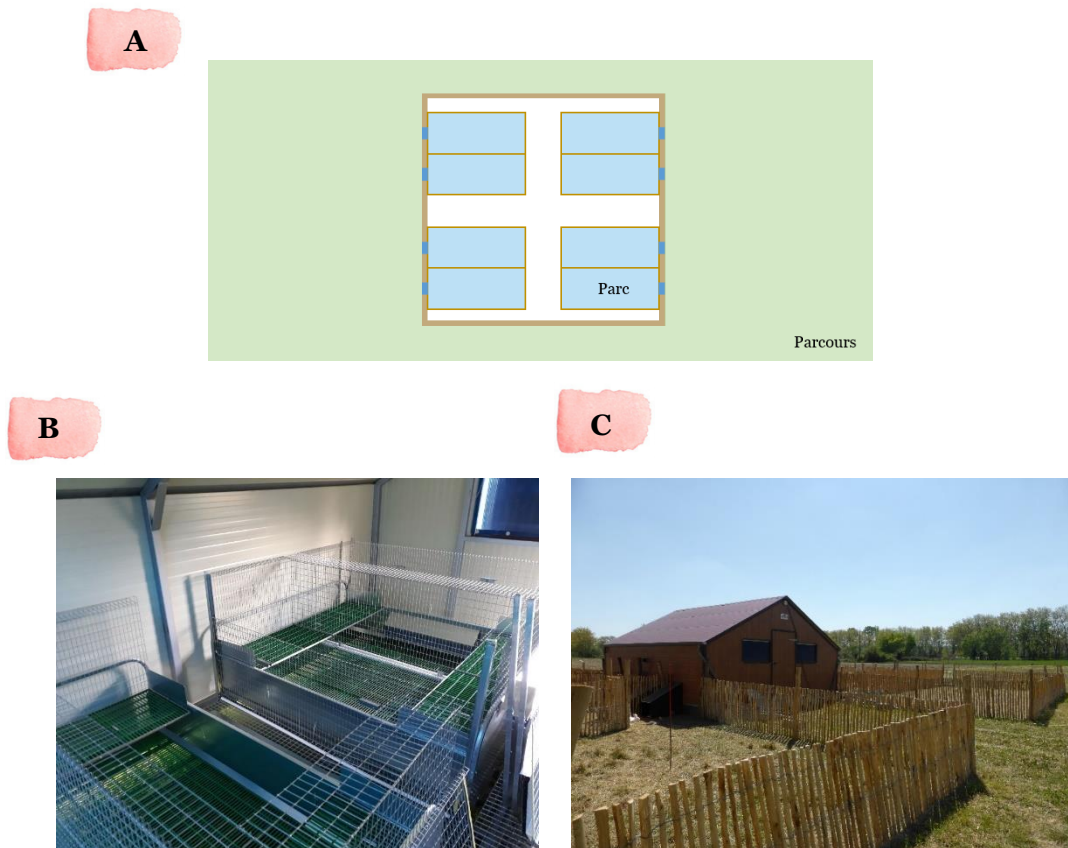


Figure 17. **A.** Schéma du dispositif expérimental « Mobi-garenne ». Le bâtiment d'élevage se compose de 8 parcs (en jaune) donnant chacun accès (rampe bleue) à un parcours extérieur (vert). **B.** Parcs à l'intérieur du bâtiment. Chaque parc comporte 2 plateformes, une mangeoire et 6 pipettes d'eau. **C.** Vue extérieure de la Mobigarenne.

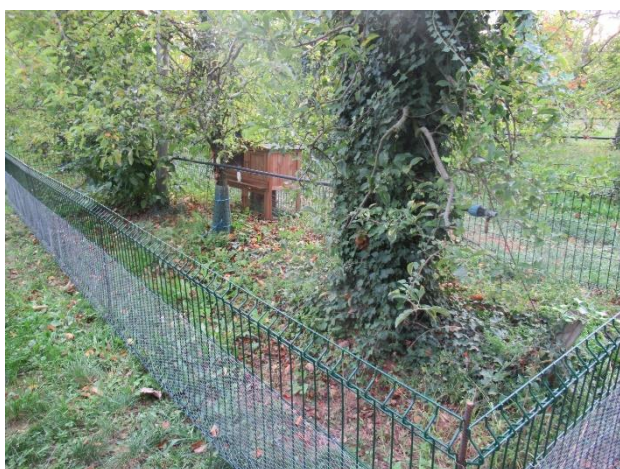
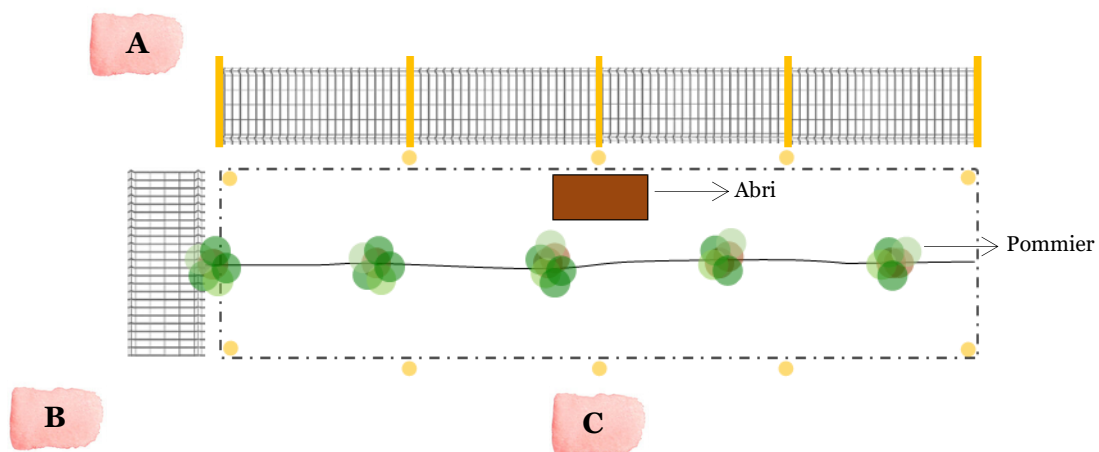


Figure 18. **A.** Schéma du dispositif expérimental « Lapoésie ». L'abri est localisé au milieu d'un parcours herbager clôturé et traversé d'une rangée de pommiers. **B.** Photographie d'un parcours sous verger. **C.** Photographie des parcours hors verger.

ESSAIS EXPÉRIMENTAUX ET PUBLICATIONS ASSOCIÉES

Essai 1 - Publication 1. Effet de l'accès à un parcours herbager et de la densité animale sur l'utilisation de l'espace et de la pâture, le comportement, la réactivité et la croissance chez le lapin

Article publié dans la revue Animal

DOI : 10.1016/j.animal.2021.100334

Résumé :

Dans un contexte de remise en cause des conditions de logement des lapins en élevage, nous avons développé un système qui donne accès à l'extérieur aux animaux. L'objectif était d'étudier la santé, la croissance et le comportement des lapins élevés à deux densités différentes et ayant un accès ou non à un parcours herbager. Nous avons réparti 299 lapins au sevrage en quatre groupes (YH : 100, NH : 99, YL : 50 et NL : 50) selon un schéma factoriel 2×2 incluant l'accès (Y : oui) ou non (N : non) à un parcours extérieur de 23 m² et la densité intérieure (H, haute : 17 ou L, basse : 9 lapins/m²). La croissance et la santé de chaque animal ont été mesurées chaque semaine pendant 42 jours (de 31 à 73 jours d'âge) et des tests de réactivité à l'environnement nouveau, à l'humain et à l'objet nouveau ont été réalisés. Nous avons également évalué le comportement des lapins aux jours 26 et 40 en effectuant un balayage visuel de chaque animal à intervalle de temps régulier. Nos résultats ont montré que la densité n'avait aucun effet sur la mortalité. Bien que la densité n'ait aucun effet sur le GMQ, elle était plus élevée chez les lapins du groupe N que ceux du groupe Y (+ 3,6 g/jour ; $P < 0,05$). Les lapins sont allés sur les parcours extérieurs pour la première fois plus rapidement au début de l'essai (50 s au jour 3 vs 10 min au jour 31 ; $P < 0,001$). La proportion de lapins à l'extérieur après 20 min du test à l'environnement nouveau était plus élevée chez les lapins du groupe L que chez les lapins du groupe H (+24 points de pourcentage au jour 3 et + 11 points de

pourcentage au jour 20 ; $P < 0,001$). Quelle que soit la densité, plus de lapins du groupe N ont eu un contact avec la main de l'expérimentateur (16 % contre 27 % ; $P < 0,05$) et l'objet nouveau (34 % contre 20 % ; $P < 0,05$) que les lapins du groupe Y. L'inactivité était plus fréquente chez les lapins dans les parcs que dehors sur les parcours (70,0 % contre 34,2 % aux jours 26 et 40 ; $P < 0,05$). La locomotion était plus fréquente dehors sur les parcours que dans les parcs intérieurs (20,0 % vs 7,2 % aux jours 26 et 40 ; $P < 0,05$). La densité n'a pas affecté les traits comportementaux mesurés. En conclusion, fournir aux lapins un accès à l'extérieur leur permet d'exprimer certains des comportements spécifiques de l'espèce mais a légèrement réduit leur croissance.

Effect of access to outdoor grazing and stocking density on space and pasture use, behaviour, reactivity, and growth traits of weaned rabbits

M. Fétiqueau^a, D. Savietto^a, T. Gidenne^a, S. Pujol^a, P. Aymard^a, L. Fortun-Lamothe^a

^a*GenPhySE, Université de Toulouse, INRAE, ENVT, F-31326 Castanet-Tolosan, France*

Corresponding author: Laurence Lamothe. Email: laurence.lamothe@inrae.fr

Abstract

In a context of evolving concern over housing conditions of farmed rabbits, we developed a housing system that allows access to an outdoor area. The aim was to study the health status, growth and behaviour of rabbits raised at two stocking density with access to a paddock, or not. We distributed 299 weaned rabbits in four groups (**YH**: 100, **NH**: 99, **YL**: 50 and **NL**: 50) using a 2 × 2 factorial design including access (**Y**: yes) or not (**N**: not) to a 23 m² paddock and the indoor stocking density (**H**, high: 17 or **L**, low: 9 rabbits/m²). We measured the growth and health status of each animal weekly for 42 days (from 31 to 73 days of age) and performed reactivity tests to a new environment, a human and new object. We also assessed the rabbits' behaviour at days 26 and 40 by doing a visual scan of each animal at regular time intervals. Our results showed that stocking density had no effect on mortality, but mortality tended to increase with outdoor access from 3.0% to 7.0% ($P < 0.10$). Although the stocking density had no effect on average daily gain, it was higher in rabbits in the N group than in the Y group (+3.6 g/day; $P < 0.05$). Rabbits entered the paddocks for the first time in less time at the beginning of the trial (50 sec at day 3 vs 10 min at day 31; $P < 0.001$). The proportion of rabbits outside after 20 min of the new environment test was higher among rabbits in the L group than in the H group (+24% points at day 3 and +11% points at day 20; $P < 0.001$). Regardless of the stocking density, more rabbits in the N group touched the experimenter's hand (16% vs 27%;

$P < 0.05$) and the new object (34% vs 20%; $P < 0.05$) than rabbits in the Y group. Inactivity was more frequent in rabbits inside the pens than in the paddocks (70.0% vs 34.2% at days 26 and 40; $P < 0.05$). Locomotion was more frequent in the paddocks than in the indoor pens (20.0% vs 7.2% at day 26 and 40; $P < 0.05$). The stocking density did not affect the behavioural traits measured. In conclusion, providing rabbits access to a paddock could allow them to fulfil some natural behaviours but slightly reduced their growth.

Keywords: *Oryctolagus cuniculus*, free-range, group size, reaction time, welfare

Implications

Intensive livestock farming systems are criticized by citizens regarding animal welfare, mainly for rabbit reared in cages. The absence of outdoor access is a particular concern. We propose an alternative system that enables access to a paddock. It is intended to be profitable and easily manageable for farmers, while diversifying the behavioural repertoire compared to indoor production. We provide reference values for growth traits and mortality, the rabbit's reaction time to novel stimuli and their behaviour at two stocking density. Under this system, growth and mortality are acceptable and rabbits express most of their specific behaviours.

Introduction

The living conditions of farm animals is a growing societal concern in Europeans (Delanoue *et al.*, 2018), who want to be sure they are purchasing products from animals kept in conditions that respect animal welfare. More specifically, Europeans denounce the use of cages, the lack of free access to outdoors and the high stocking density practiced in industrial farming systems. In this societal context, some consumers choose to eat less meat, while others only consume

ethically distinctive meat from free-range animals (de Boer *et al.*, 2008). More committed citizens plead for the end of the “cage era” (Eck, 2017).

Rabbit farming is not an exception as the vast majority of individuals spend their entire life in wired cages with no, or limited enrichments and are raised at high-density rate. In France, for example, the legislation allows rabbit farmers to house up to 24 rabbits (with a live weight of 1.9 kg) per square meter (or 45 kg per m² at 60 days of age; AFNOR NF V47.001). The European Food Safety Authority (EFSA Journal, 2020) concluded that caged rabbits of all ages lack comfort and have limited space to express their natural behaviours, including locomotion. Alternative housing is available for industrialized rabbit production systems, examples being structurally enriched cages (so-called “welfare cages”), elevated pens and floor pens. However, complete or partial access to outdoors is only used in niche systems, including “*label rouge*” and organic rabbit production (EFSA Journal, 2020). In these niche systems, the variety of housing solutions makes it difficult to provide a standard reference. Although alternative rabbit production systems are considered to better respect rabbit welfare, scientific knowledge of both behavioural and productive traits is limited. By offering more space, access to outdoors allows the rabbit to express a wider range of specific behaviours (like running, hopping, jumping), gives them access to natural light (removed in windowless building), and reduces the level of fear compared to rabbits raised indoor (d’Agata *et al.*, 2009). However, it also reduces growth (Pinheiro *et al.*, 2012; Loponte *et al.*, 2018) and may impair the health status of animals that come into direct contact with their excrement (Lambertini *et al.*, 2001). It is therefore a scientific challenge to understand the combination of elements that would better balance welfare, health, and productive traits of rabbits in systems that allow outdoor access. Several indicators are required to correctly assess the welfare of rabbits with access to an outdoor system. In addition to noting the spatial distribution and the frequency of specific behaviours, a reaction time test (the time needed to explore a new environment and to approach a human or a novel object) provides valuable information on the emotional state of

rabbits. It helps characterise emotions (like fear) when the rabbits are exposed to a new and unknown stimulus (Verga *et al.*, 2007). Fear can result in immobility, attempts to escape or alertness to humans (EFSA Journal, 2017). A longer reaction time to interact with a human, to touch a novel object, or to explore a new environment is considered as an indicator of fear and anxiety. Together with health and productive traits, these measures help construct a holistic view of rabbit housing systems.

Given the increasing concern about how rabbits for meat production are housed, we developed a housing system that aims to combine the benefits of the indoor floor pens for productivity and health with the benefits of access to an outdoor grazing area for animal welfare. The study focused on the effect of access to an outdoor grazing area and stocking density on the health status, the growth and the behaviour of weaned rabbits. We hypothesized that rabbits having an outdoor access will be more active and will have a more diversified behavioural repertoire with no detrimental effects on their growth and health.

Material and methods

Animals and experimental design

A total of 299 rabbits (INRA strain 1777) of both sexes were reared for 42 days starting from weaning (experimental day 0 to 42; rabbits were thus aged 31 to 73 days) in a 30 m² mobile poultry shed (SAS DI.ST.EL, 81340 Valence d'Albigeois, France; W × L × H: 500 × 600 × 250 cm). The mobile shed was placed in a pasture located in Pompertuzat (south of France) in the landing routes of the Toulouse-Blagnac Airport (30 km away). It was equipped with eight roofless pens (PARCLAP26; Chabeauti, 79330 Glénay, France; W × L: 100 × 200 cm each with two 45 x 100 cm platforms; Figure 1). The longitudinal walls of the mobile shed were pierced with 4 hatches allowing access to the paddocks and placed in front of each pens. Sunrise was

around 0700 h and sunset was around 2000 h. No artificial lighting was applied in the building.

At weaning, rabbits of both sexes (pink strip on the male's forehead) were randomly distributed in four groups (**YH**: 100, **NH**: 99, **YL**: 50 and **NL**: 50) according to a 2 × 2 factorial design, including access (**Y**: yes) or not (**N**: not) to a 23 m² paddock (W × L: 2.9 × 8 m) and different indoor stocking density (**H**, high: 17 or **L**, low: 9 rabbits/m²). Fifty or 25 rabbits were kept in each pen (W × L × H: 100 × 200 × 80 cm). Rabbits of the Y groups were given continuous access to a paddock from day 6 (37 days of age) except during the reactivity tests (see below). The outdoor area was protected from predators by wire mesh (25 × 25 mm), a three-wire electric fence and an aviary net. The pasture itself was delimited by a wire fence (100 × 100 mm mesh). Y groups had access to a meadow sown in autumn 2018 with a forage mix (OH-43RM, Otto Hauestein Seed SA, 13H Orbe, Switzerland). Throughout the experiment, the rabbits also received a commercial diet for growing rabbits (STABI-GREEN G, Terrya, Rignac, France) containing 11.3 MJ of digestible energy per kg of DM, 17.8% of CP, 2.8% of fat, 40.1% of NDF, 22.7% of ADF and 7.9% of ADL on a DM basis. This diet contained 66 mg/kg of robenidine hydrochloride to prevent coccidiosis. To reduce the risk of digestive disorders, rabbits followed a feed restriction programme: 85 g/kg of live weight (measured at day 0) per day during the first week then an additional 15 g/rabbit every 7 days until experimental day 42. The amount distributed was adapted to the real number of rabbits in each pen, i.e. it considered the mortality in each pen. In each pen, the feeder was 87 cm long, 26 cm high and 13 cm wide. Rabbits were weighed individually once a week between experimental days 0 and 42 and their health status was checked at the same time. Mortality was monitored daily.



Figure 1: (Left photo) the mobile poultry shed located in a pasture. The four brown squares in the bottom part of the shed are the exit hatches that allow the rabbits access to the paddocks (2 hatches were closed). (Right photo) Two pens (2 m²) inside the portable shed.

Ambient parameters and grassland areas

The temperature inside and outside the shed was recorded daily. Rainfall and wind speed were also monitored daily from the INRAE CLIMATIK platform (<https://intranet.inrae.fr/climatik/>) managed by the AgroClim laboratory (Avignon, France). Herbage height (measured with a grazing stick at 25 points along two transects per paddock) and botanical composition (proportion of legumes or grass in eight 0.25 m² plots) were measured in each paddock (two for the YH and two for YL group). These measurements were taken one day before the animals arrived, and 21 and 35 days after their arrival (corresponding to the rabbits' age of 30, 58 and 72 days, respectively). To estimate plant biomass in the paddocks, four 25 cm² areas were taken at a distance of 0.5 m, 2 m, 4 m and 6 m from the exit hatch one day before the arrival and one day after the departure of animals (corresponding to the rabbits' age of 30 and 74 days, respectively). Inside the plots, the grass was entirely cut at a height of 2 cm from the ground. Samples were pooled and placed in micro-perforated bags

and stored at 4 °C. The samples were subsequently analysed using the methods described by the EGRAN (2001) group as the best suited for rabbit nutritional experiments: dry matter (24 h at 103 °C; ISO 6496.1999 method), ash, crude protein (N x 6.5, Dumas method, ISO 16634.2004 method) and fibres (ADL, ADF and lignin, Van Soest *et al.*, 1991 method) were determined.

Spatial distribution

Spatial distribution of rabbits in the pens and in the pasture was evaluated six times a week (three days a week and twice a day) for six weeks: on Mondays before feeding 0800 h and at 1400 h, on Wednesdays at 1000 h and at 1500 h and on Fridays at 1100 h and at 1600 h. Rabbits were counted in three distinct areas in the pens: on the platforms (corridor and hatch platforms), on the ground floor between the two platforms (floor between the platforms) or under the platforms (corridor and hatch) and in two distinct paddock areas located different distances from the exit hatch: (A1) from 0 to 2 m or (A2) from 2 to 8 m. Before observation of each spatial distribution, ambient temperatures near hatches and hall were checked with an infra-red-light device (Fluke®, TiS45, Everett, WA USA).

Reactivity and behavioural evaluation

New environment test

The test was used to investigate the reactivity of animals to a new environment (outdoor paddocks) at experimental days 3, 20 and 31 (rabbits aged 34, 51 and 62 days, respectively) for 20 minutes before feeding according to the method of Bertrand (2002). Animals in the Y group were tested at day 3 and animals in the N group at days 20 and 31 (one pen per group (H and L) on each of these two days). The latency time for the first rabbit to go outside (i.e., the rabbit's whole body was outside the pen) was measured and the number of rabbits in the pastures

(counted at five minutes intervals) is expressed as the percentage of rabbits in the pen and per sex.

Human approach test

The test was performed on days 5 and 32 of the experiment (rabbits aged 36 and 63 days, respectively) in each pen according to the method of Verwer *et al.* (2009). The aim was to compare the reaction of the rabbits to a human depending on whether they had outdoor access or not (Y or N). At day 32, rabbits were all gathered in their pens and hatches were closed during the test. After lowering the side door of the open, a trained operator with whom the rabbits were familiar placed his hand in the centre of the pen approximately at a height of 10 cm above the floor (i.e., at the height of the animals' withers). Latency time to first contact with the operator was measured and the number of rabbits that touched or approached his hand (to a distance of less than 10 cm) for 5 minutes is expressed as a percentage of rabbits in the pen and per sex.

Novel object test

This test was used to compare the reactivity to a new stimulus between rabbits with outdoor access or not (Y or N) according to the method of Verwer *et al.* (2009). The test was performed at days 4 and 33 of the experiment (i.e., in rabbits aged 35 and 64 days, respectively) for 10 minutes while the exit hatches were closed (only for the test period). An operator gently clapped his hands in the paddock to make the rabbits entered the building while another closed the hatches. A full red painted plastic bottle (H × ø: 32 × 10 cm) anchored with a string to the cap was suspended from the roof into the centre of each pen at a height of approximately 10 cm above the floor. The latency time to first contact with the object was measured and the total number of rabbits that touched or approached the object (to a distance of less than 10 cm) is expressed as a percentage of rabbits in the pen and per sex.

Behavioural evaluation

The behaviour of animals was assessed for 10 minutes using the scan sampling method with video recordings of all groups inside the mobile shed combined with direct observation of the YH and YL groups in the paddocks at days 26 and 40 of the experiment (rabbits aged 57 and 71 days). Observations were made in the morning (between 0700 h and 0800 h just after sunrise), in the afternoon (between 1400 and 1500 h) and in the evening (between 1900 and 2000 h just before sunset). The following behaviours were recorded: stationary active (self-grooming, eating or drinking), positive or negative interaction (between two rabbits or more: in contact, allogrooming, sniffing, fighting), moving (walking, jumping, running), standing up (on their hind legs with their front legs raised). The results are expressed as the percentage of total observations. The occurrence of inactivity (immobile rabbits) was also recorded.

Statistical analysis

All analyses were performed using R statistical software version 4.0.3 (R Core Team, 2020). For each variable detailed below, a compound symmetry covariance structure of the R matrix was used. Live weight on days 0 and 42 of the experiment as well as average daily gain between days 0 and 42 were analysed with a mixed model. The model included outdoor access, the stocking density, and their interaction as fixed effects and the pens as random effects. Mortality between days 0 and 42, a binary trait (0 = dead and 1 = alive), was analysed using a logistic regression model with the same model. Herbage height data were analysed using a series of three independent linear models on each measurement day. The stocking density of the Y groups (two rates: H and L) was used as the explanatory variable for all three models. Spatial distribution data were analysed using a comparative proportion test. Serial pairwise independent *post-hoc* proportion tests were used to compare outdoor access (two levels: Y and N) or the stocking density (two rates: H and L). The proportions represented the total number of rabbits observed at each place (data aggregated over the 36 observation points) over the

total number of possible observations. Behavioural data were analysed with a mixed model. Two independent models were constructed. The first model included only rabbits with access to paddocks (YH and YL) and included the observation site (two levels: pens or paddocks), the time of day (morning, afternoon, evening), the stocking density (H or L) and their interaction as fixed effects and pen as a random effect. The second model for behaviour data included all groups (four levels: YH, YL, NH and NL), but only the data on the behaviour of rabbits present in the pens during videos recordings were analysed. The second model included outdoor access, the stocking density, the time of day (morning, afternoon, evening) and their interactions as fixed effects and pen as the random effect.

The new environment and novel object test data were analysed with a general linear model based on a binomial distribution. The model for the new environment test included the period of observation (four intervals: 0-5, 5-10, 10-15 and 15-20 min), the observation days (days 0, 20 and 31), the stocking density, the sex (male or female) and their interactions. When access to paddocks was considered as the novel environment, this effect was not included in the model (see above). The model for the novel object test included outdoor access, the stocking density, the period of observation (three intervals: 0-3, 3-7 and 7-10 min), the observation days (days 4 and 33; corresponding to the rabbits ages of 35 and 64 days), the sex, and their interaction. The model used for the human approach test was the same as the model used in the novel object test, except for the period of observation.

Results

Environmental conditions and herbage allowance

The average indoor and outdoor temperatures were 18.2 °C (min 7.5 °C and max 31.5 °C) and 13.9 °C (min 1.3 °C and max 24.7 °C), respectively, throughout the experiment. Temperatures near the exit hatches averaged 21.1 °C (min 8.4 °C and max 30.9 °C) for the Y groups and 22.2 °C (min 10.4 °C and max 32.4 °C) for the N groups ($P < 0.05$). Temperatures near the central

aisle averaged 21.1 °C (min 8.2 °C and max 29.6 °C) for the Y groups and 21.7 °C (min 8.2 °C and max 32.7 °C) for the N groups ($P = 0.24$). Outside wind speed averaged 2.8 m/s and rainfall was 2.4 mm (min 0 mm/d and max 24.5 mm/d).

The average overall herbage height was 11.6 ± 5.1 cm at the beginning of the period of outdoor access (Table 1). The botanical composition of pasture was heterogeneous among the plots as the proportion of grass ranged from 35% to 54% and the proportion of legumes ranged from 46% to 61%. The chemical composition (pooled samples) of the meadow was 13.4% DM, 3.8% of CP, 5.5% of NDF, 2.7% of ADF, 0.6% of lignin and 2.0% of ash on a raw basis. Between day -1 and day 27, the respective proportion of grass and legumes respectively decreased from 35.0% to 30.4% and from 61.0% to 27.6% for the YL group, and from 54.0% to 9.5% and from 46.0% to 1.3% for the YH group. Rabbits in the YH group consumed all the herbage in the pasture in 17 days after having access to the paddocks while rabbits in the YL group needed 10 additional days to entirely consume the herbage in the pasture with only stems remaining.

Table 1 Herbage height (cm) and percentage of grass, legumes, and bare ground in the pastures available to rabbits having access to a paddock housed at a low (YL) or high (YH) stocking density inside pens and the day on which the measurements were taken (experimental days: -1, 27 and 41).

	Groups		<i>P</i> value
	YL	YH	
Herbage height (cm) [†]			
Day -1	11.4 ± 0.49	12.2 ± 0.49	0.28
Day 27	2.3 ± 0.16	2.1 ± 0.23	0.42
Day 41	2.3 ^a ± 0.22	1.3 ^b ± 0.39	<0.05
Grass (%) [‡]			
Day -1	35.0 ^a	54.0 ^b	< 0.05
Day 27	30.4 ^a	9.5 ^b	< 0.05
Day 41	38.0 ^a	12.0 ^b	< 0.05
Legumes (%)			
Day -1	61.0	46.0	0.05
Day 27	27.6 ^a	1.3 ^b	< 0.05
Day 41	0.0	0.0	
Bare ground (%)			
Day -1	4.0	0.0	0.10
Day 27	42.0 ^a	89.2 ^b	< 0.05
Day 41	62.0 ^a	88.0 ^b	< 0.05

[†]Means for herbage height do not include the percentage of bare ground (Day -1: 96 points for YL and 100 points for YH; Day 27: 70 points for YL and 34 for YH; Day 41: 38 points for YL and 12 points for YH).

[‡]Proportion of grass in relation to the number of measurements taken in each group (100 measurement points per group)

a-b Values with different superscripts in the same row differ significantly at $P < 0.05$

Mortality and growth traits

During the experiment, one rabbit escaped from the outdoor area and was not recaptured. This animal was included in the animal losses as dead. The mortality rate from day 0 to day 42 reached 5% and no effect of stocking density nor interaction between outdoor access and stocking density was observed. Mortality tended to be higher in groups that had outdoor access (7% in Y and 3% in N groups, $P = 0.06$; Table 2). Rabbits had a good general health status throughout the experiment (98% of live rabbits were diagnosed as healthy at day 42) regardless of the experimental group.

The live weight of rabbits was similar between groups at day 0 (on average 879 ± 98 g; Table 2 and Supplementary Figure S1). The interaction between access and stocking density on live weight and growth rate was not significant. At day 42, the weight of the rabbits was higher in the N than in the Y groups ($+134$ g; $P < 0.05$), but no differences were observed in rabbits reared at high and low stocking density ($2\ 093 \pm 159$ g vs $2\ 056 \pm 170$ g, respectively; $P = 0.24$). Similarly, the average daily gain between day 0 and day 42 was 13% higher in the N groups than in the Y groups (30.2 ± 2.2 vs 26.7 ± 2.7 g/d, respectively; $P < 0.05$) and was 4% higher in the H vs L groups (28.9 ± 3.0 vs 27.7 ± 2.9 g/d, respectively; $P = 0.28$).

Table 2 Growth and mortality of rabbits according to outdoor access (Y: yes or N: no) and stocking density inside pens (H: high or L: low).

	Outdoor Access (A)		Stocking density (S)		<i>P</i> value [†]		
	Y	N	L	H	A	S	A x S
N° of rabbits at day 0	150	149	100	199			
Live weight (g) at day 0	883 (±104)	874 (±93)	886 (±105)	875 (±95)	0.98	0.47	0.12
N° of rabbits at day 42	139	145	95	189			
Live weight (g) at day 42	2011 (±157)	2145 (±141)	2056 (±170)	2093 (±159)	<0.05	0.24	0.43
ADG* (g/d) from day 0 to day 42	26.7 (±2.7)	30.2 (±2.2)	27.7 (±2.9)	28.9 (±3.0)	<0.05	0.28	0.91
Mortality (%) from day 0 to day 42	7.3	2.7	5.0	5.0	0.06	0.97	0.41

[†]Interaction between access and stocking density was not significant. ^{*}Average daily gain

Behavioural tests

Spatial distribution

Throughout the observation period, from experimental day 6 to 41, at observation times, rabbits were more frequently seen under the platforms (Table 3). The proportion of rabbits in the L groups seen under the platforms was higher than the proportion in H groups. Between experimental days 6 to 17, it was 8 percentage points higher in YL than in YH and 10 percentage points higher in NL than in NH groups ($P < 0.05$). Between experimental days 33 to 41, the values were 57% vs 42% in YL vs YH groups, and 52% vs 43% in NL vs NH groups ($P < 0.05$). Conversely, the proportion of rabbits seen on the platforms in the H groups was higher than the proportion in the L groups (16% vs 12% and 22% vs 12% in NH vs NL between days 19 and

31, and between days 33 and 41 respectively; $P < 0.05$). In the same way, the proportion of rabbits seen in the floor area between platforms was also higher in the H groups than in the L groups (26% vs 19% in the YH vs the YL group from day 6 to day 41 and 26% vs 17% in NH vs NL from day 6 to 31, $P < 0.05$). In the Y groups, the second most used area was the paddock, an average of 21% of rabbits were seen in the paddocks between experimental days 6 and 41. The proportion of rabbits in the A2 area was higher in YL between days 19 and 31 (16% vs 10% in YL vs YH, $P < 0.05$) and between days 33 and 41 (14% vs 6% for YL vs YH; $P < 0.05$). However, the opposite was the case in the A1 area, where the proportion of rabbits in the YH group was higher (20% vs 9% in YH vs YL between days 33 and 41; $P < 0.05$). Overall, no pronounced differences in spatial distribution were observed at the different times of day (Data not shown).

Table 3 Spatial distribution of rabbits (expressed as frequency of observations) according to outdoor access (Y: yes or N: no) and stocking density inside pens (L: low or H: high) between day 6 and day 41

	Groups				P value	
	YL	YH	NL	NH	YL-YH	NL-NH
Days 6 - 17						
Floor between the platforms (%)	17	27	33	42	<0.05	<0.05
Floor under the platforms (%)	54	46	62	52	<0.05	<0.05
Platform area (%)	5	6	5	7	0.40	0.20
A1 (0 to 2 m from hatch) (%)	14	11			0.30	
A2 (2 to 8 m from hatch) (%)	11	9			0.30	
Days 19 – 31						
Floor between the platforms (%)	18	25	33	41	<0.05	<0.05
Floor under the platforms (%)	47	45	56	43	0.50	<0.05

Platform area (%)	7	6	12	16	0.40	<0.05
A1 (%)	12	14			0.30	
A2 (%)	16	10			<0.05	
Days 33 – 41						
Floor between the platforms (%)	16	23	36	35	<0.05	0.90
Floor under the platforms (%)	57	42	52	43	<0.05	<0.05
Platform area (%)	4	9	12	22	<0.05	<0.05
A1 (%)	9	20			<0.05	
A2 (%)	14	6			<0.05	

New-environment test

The latency time for rabbits to access the pasture increased with the day of observation (600 ± 89 sec at day 31 vs 50 ± 68 sec at day 3; $P < 0.001$; Supplementary Figure S2). Figure 2 shows the percentage of rabbits observed in the paddocks during the new environment test. Only interactions between stocking density and day of observation, minute in the test and observation day, and stocking density and minute in the test were significant ($P < 0.001$). More rabbits in the L groups were counted in the paddocks at day 3 than at day 20 or at day 31 (37% vs 30% vs 11%; $P < 0.001$) while fewer rabbits in the H groups went outside on day 3 than on day 20 (13% vs 19%, respectively; $P < 0.001$), but more rabbits in the H groups went outside on day 3 than on day 31 (13% vs 9%, respectively; $P < 0.001$). The percentage of rabbits in the paddocks 5 min after the exit hatch opened decreased with day of observation (15%, 5% and 1% at day 3, day 20 and day 31, respectively; $P < 0.001$). Twenty minutes later, the percentage was higher on day 20 than on day 3 (51% vs 36%, respectively; $P < 0.001$), but lower on day 31 than on day 3 (26% vs 36%, respectively; $P=0.25$). Females were more frequently observed in

the paddocks than males ($P < 0.001$) on day 3 (32% vs 18%), on day 20 (30% vs 18%), and on day 31 (13% vs 7%).

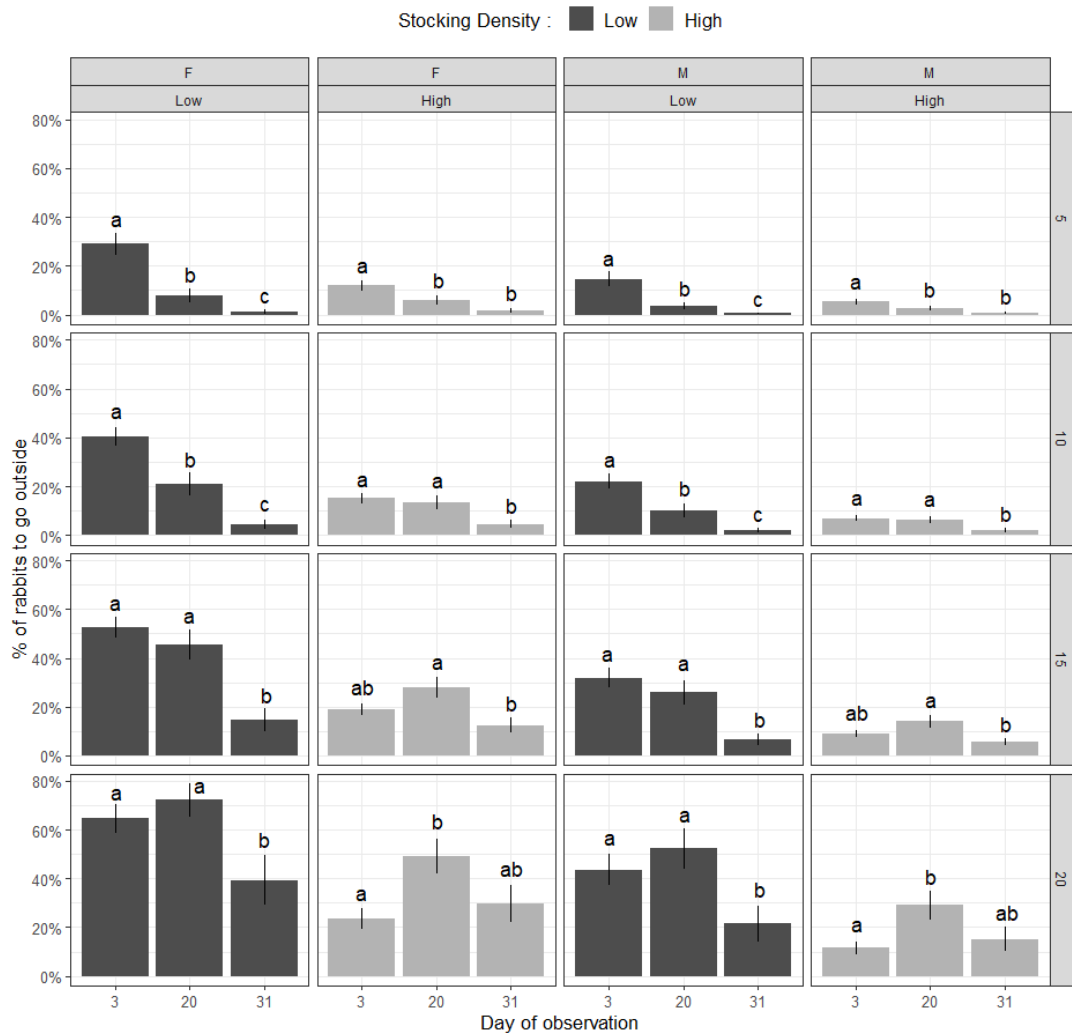


Figure 2 Percentage of rabbits observed in the paddocks during the new environment test as a function of the observation day (OD: 3, 20 or 31, corresponding to ages 30, 51 or 62 days), the sex (S: F or M), the minute in the test (MT: 5, 10, 15 or 20 min) and the stocking density (SD: Low or High). For each sex, bars in each panel (sex and minute) with different letters (a,b,c) differ at $P < 0.05$. The day of observation as well as the two-way interactions between OD \times MT, OD \times SD, and MT \times S were all significant ($P < 0.001$), while the single effects of stocking density, sex and minute in the test were not significant.

Human approach test

Interactions between the day of observation and access and the day of observation and the stocking density for the first contact latency were significant ($P < 0.001$; Supplementary Figure S3). The average time of first contact with the operator's hand was 8.0 ± 5.0 sec on day 5 regardless of the experimental group. On day 32, latency to first contact was higher in animals in the L groups than in animals in the H group (81.0 ± 20.0 sec vs 5.0 ± 3.0 sec, respectively; $P < 0.001$).

Figure 3 shows the percentage of rabbits that touched the operator's hand during the test. Interaction between access and density was significant ($P < 0.05$). At day 5, 44% of rabbits in the NL group touched the operator's hand compared to 18% of rabbits in the NH group ($P < 0.05$) while the percentage was similar in the YL, YH and NH groups. At day 32, the percentage of rabbits that touched the operator's hand was not significantly different among groups. The pattern between groups was very similar at days 5 and 32, with no differences depending on the observation day ($P = 0.52$). Sex had no significant effect on the percentage of rabbits that touched the operator's hand during the test ($P = 0.84$).

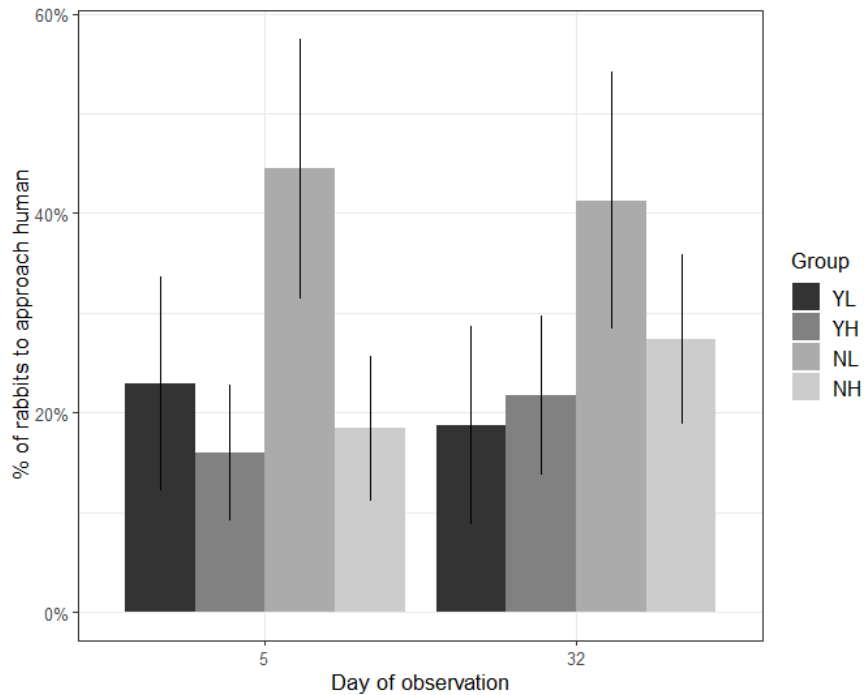


Figure 3 Percentage of rabbits that touched the operator’s hand in the human approach test as a function of the observation day (day 5 or 32, corresponding to ages 36 and 63 days), outdoor access (Y: yes, or N: no) and stocking density (H: high or L: low). The interaction between outdoor access and stocking density was significant ($P < 0.05$).

Novel object test

Only the interaction between day of observation and access was significant for the first contact latency ($P < 0.001$; Supplementary Figure S4). Latency to first contact was 6 times longer in Y groups at day 33 than at day 4 (46.0 ± 33.0 sec vs 7.0 ± 8.0 sec, respectively; $P < 0.001$). At day 33, rabbits in the Y groups took longer time before their first contact than in the N groups (46.0 ± 33.0 sec vs 4.0 ± 3.0 sec; $P < 0.05$). Rabbits in the H groups took less time to first contact than those in the L groups (4.0 ± 2.0 sec vs 10.0 ± 7.0 sec at day 35 and 10 ± 9 sec vs 40 ± 39 sec at day 64; $P < 0.001$).

Duration of the test had no effect on the percentage of rabbits that approached the object ($P > 0.05$). In Figure 4, we thus only show the average percentage of rabbits that approached the

new object according to sex, the day of observation, and the group. The interaction between outdoor access and stocking density was significant ($P < 0.05$) as was the interaction between day of observation and sex ($P < 0.001$). Independently of the sex, the percentage of rabbits that approached the object was higher in the NL group than in YL (30.9 vs 15.5%, respectively; $P < 0.05$). The percentage of females to approach the novel object was higher on day 4 than on day 33 (on average 20% vs 15%; $P > 0.05$) whereas the percentage of males approaching the novel object was lower on day 4 than on day 33 (on average 19% vs 29%; $P < 0.05$).

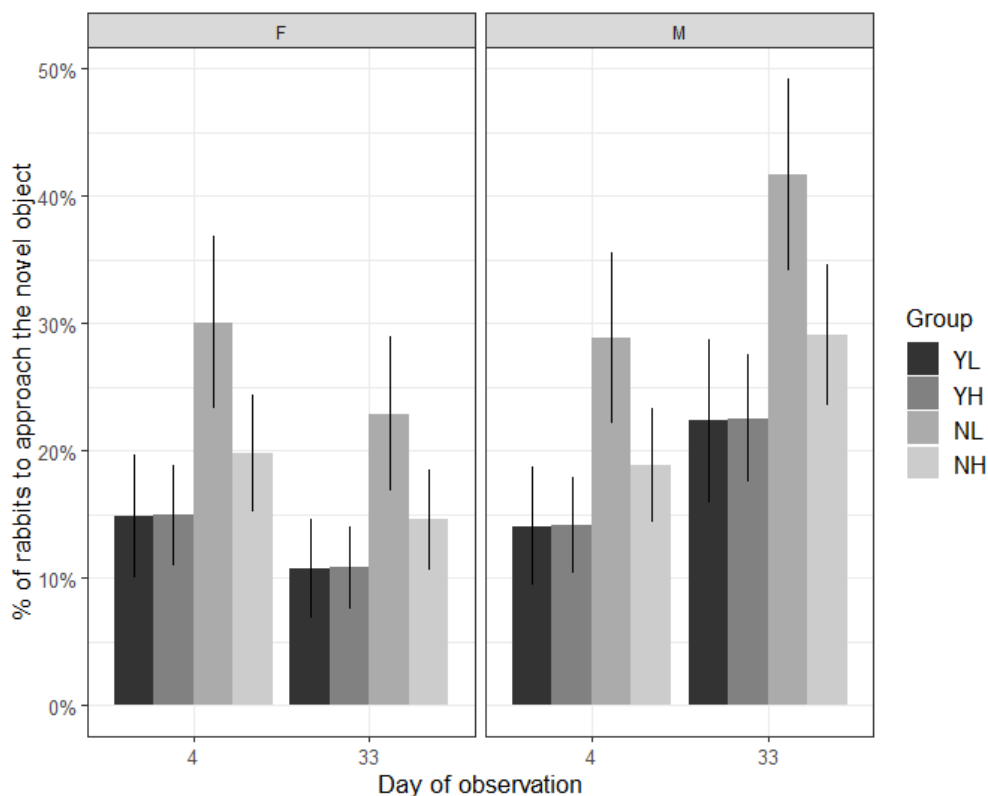


Figure 4 Percentage of rabbits that touched the object during the novel object test as a function of the group (YL, YH, NL, NH), the sex (F or M) and the day of observation (day 4 or 33, corresponding to ages 35 and 64 days). The effect of outdoor access and stocking density was significant ($P < 0.05$) as was the effect of the day of observation and the sex ($P < 0.001$). Abbreviations: Y: yes to outdoor access, N: no to outdoor access, H: High stocking density, L: Low high stocking rate.

Comparison of the behaviour of rabbits in the groups with access to paddocks (Y groups only)

The rabbits' behaviour differed depending on whether the animals were in the paddocks or in the pens (Table 4). Interactions between the time of day and the observation site and the stocking density were only significant for activity at day 26 ($P < 0.05$). Concerning activity, there was also an interaction between the observation site and the time of day ($P < 0.05$). In the pens, rabbits in the L group were more active in the morning than in the afternoon (20.1% vs 15.0%; $P < 0.001$) while rabbits in the H group were more active in the afternoon (15.7% vs 10.9%; $P < 0.001$). Concerning locomotion, only the observation site (paddocks or pens) was statistically significant ($P < 0.05$). Locomotion was more frequent in the paddocks than inside the pens (on average, 17.3% vs 9.5% respectively; $P < 0.05$). The percentage of inactive rabbits in the pens was higher than the percentage observed in the paddocks (68.1 vs 36.1%, respectively; $P < 0.001$). The effect of the time of day on the percentage of inactive rabbits was significant. The percentage of inactive rabbits was higher in the morning and afternoon than in the early evening (50.8%, 67.2% and 30.4%, respectively, $P < 0.05$).

At day 40, more activity was observed in the morning (40.8%) than in the afternoon (14.3%) ($P < 0.001$) and in the evening (24.9%) ($P < 0.05$). Activity was more frequent in the paddocks than in the pens (32.1% vs 21.2%; $P < 0.05$). Locomotion was more frequent in the paddocks than in the pens (on average, 22.3% vs 8.6% respectively; $P < 0.05$). There were more interactions among animals in the paddocks than in the pens (8.7% vs 3.6%; $P < 0.05$). The percentage of standing-up rabbits was higher in the morning than in the afternoon (4.7 vs 0.1%, respectively; $P < 0.05$). On day 26, the percentage of inactive rabbits was higher in the pens than in the paddocks (63.3% vs 28.1%, respectively; $P < 0.05$).

Table 4 Occurrence of behaviours of rabbits according to the time of day (morning, afternoon, early evening), the observation site (paddocks or pens) and the stocking density at days 26 and 40.

Time of day	Morning				Afternoon				Early evening				<i>P</i> value [†]		
	Outside		Inside		Outside		Inside		Outside		Inside				
Site	High	Low	High	Low	High	Low	High	Low	High	Low	High	Low	Time	Site	Stocking density
Day 26															
Rabbits (n)	93	47	93	47	93	47	93	47	93	47	93	47			
Activity (%)	44.1	44.5	10.9	20.1	6.3	37.1	15.7	15.0	50.0	52.5	23.1	25.1	<0.05	<0.001	0.10
Interaction (%)	2.4	5.3	4.3	3.3	0.7	1.7	2.9	3.1	2.7	4.0	4.0	3.8	0.09	0.26	0.38
Moving (%)	17.1	15.3	2.4	11.8	4.9	22.6	6.2	6.0	21.3	22.6	10.2	11.2	0.22	<0.05	0.27
Standing up (%)	4.1	4.2	0.4	6.6	0.8	8.0	0.1	0.2	4.6	6.5	3.3	1.7	0.67	0.15	0.30
Inactivity (%)	32.3	30.7	82.0	58.2	87.3	30.6	75.1	75.7	21.4	14.4	59.4	58.2	<0.05	<0.001	0.15
Day 40															
Rabbits (n)	93	46	93	46	93	46	93	46	93	46	93	46			
Activity (%)	52.0	51.3	29.0	30.7	31.3	19.4	8.0	8.2	15.6	32.8	20.8	30.4	<0.05	<0.05	0.72
Interaction (%)	12.5	12.6	4.4	6.5	2.0	21.6	1.8	2.7	3.8	10.6	3.0	3.4	<0.05	<0.05	0.06
Moving (%)	23.0	24.5	9.0	13.7	36.1	14.0	2.4	1.6	10.5	25.8	8.6	16.4	0.92	<0.05	0.85
Standing up (%)	2.2	5.1	3.6	8.1	0.1	0.0	0.2	0.1	0.3	1.8	1.1	6.2	<0.05	0.22	0.36
Inactivity (%)	10.3	6.5	54.0	41.0	30.5	45.0	87.6	87.4	69.8	29.0	66.5	43.4	0.06	<0.05	0.37

[†]Interactions between time of day, observation site and stocking density were not significant except activity at day 26 ($P < 0.05$).

Comparison of rabbit behaviour in the pens according to outdoor access, stocking density, and the time of day assessed at two ages

Behaviour in the pens was only affected by the time of day (morning, afternoon, or evening; Table 5). At day 26, only the percentage of active rabbits differed. Rabbits were more active in the early evening than in the morning and afternoon (20.7% vs 14.5% and 14.4%, respectively; $P < 0.05$). Inactivity was the most common behaviour inside the pens, with no differences among experimental groups.

At day 40, all behaviours were affected by the time of day. Rabbits were more active in the morning and in the early evening than in the afternoon (25.7% vs 7.0%; $P < 0.05$ and 19.4% vs 7.0%; $P = 0.07$). Interaction among rabbits was more frequently observed in the morning than in the afternoon and in the early evening (5.6% vs 2.2% and 2.9%; $P < 0.05$). Locomotion was more frequent in the morning and in the early evening than in the afternoon (10.1% and 9.6% vs 2.7%; $P < 0.05$). Standing-up behaviour was more frequent in the morning than in the afternoon (4.2% vs 0.1%; $P < 0.05$). Inactivity was higher in the afternoon than in the morning and in the early evening (88 vs 54.4 and 65.7%, respectively; $P < 0.05$).

Table 5 Occurrence of behaviour of rabbits inside the pens according to outdoor access: yes (Y) or no (N), stocking density (L or H), the time of day (morning, afternoon, early evening) at days 26 and 40.

	Outdoor Access (A)		Stocking density (S)		Daytime (D)			<i>P</i> value [†]		
	Y	N	L	H	Morning	Afternoon	Early evening	A	S	D
Day 26										
Rabbits (n)	140	147	96	191	287	287	287			
Activity (%)	18.3	15.2	16.6	16.8	14.5 ^a	14.4 ^a	20.7 ^b	0.11	0.89	<0.05
Interaction (%)	3.6	4.2	3.5	4.2	4.1	2.9	4.7	0.37	0.29	0.08
Moving (%)	7.9	5.9	8.0	5.9	5.4	6.3	8.7	0.29	0.29	0.17
Standing up (%)	2.0	1.6	2.1	1.5	2.4	0.5	2.4	0.76	0.69	0.18
Inactivity (%)	68.2	73.1	69.8	71.6	73.6	75.9	63.5	0.27	0.17	0.06
Day 40										
Rabbits (n)	139	145	94	190	284	284	284			
Activity (%)	21.2	13.5	17.8	16.9	25.7 ^b	7.0 ^a	19.4 ^{ab}	0.16	0.85	<0.05
Interaction (%)	3.6	3.5	3.9	3.2	5.6 ^b	2.2 ^a	2.9 ^a	0.90	0.50	<0.05
Moving (%)	8.6	6.3	8.8	6.1	10.1 ^b	2.7 ^a	9.6 ^b	0.37	0.31	<0.05
Standing up (%)	3.2	1.3	3.1	1.4	4.2 ^a	0.1 ^b	2.4 ^{ab}	0.28	0.33	<0.05
Inactivity (%)	63.4	75.4	66.4	72.4	54.4 ^a	88.0 ^b	65.7 ^{ab}	0.23	0.52	<0.05

[†]Interaction between outdoor access (A) and stocking density (S) and time of day (D) was not significant ($P > 0.05$). Interaction between outdoor access (A) and stocking density (S); outdoor access (A) and time of day (D); stocking density (S) and time of day (D) were not significant ($P > 0.05$).

Discussion

In the light of our main results, we focus our discussion on the main aspects concerning use of pasture and the behaviour of rabbits. We also discuss our results concerning the growth and mortality of weaned rabbits raised in a system allowing outdoor access.

Pasture usage

After the rabbits were given access to outdoors, herbage in the pastures was completely consumed in 17 days by rabbits in the YH group and in 27 days by rabbits in the YL group. Only bare ground, stems, and some patches of very short dry grass remained. This result can be explained by the limited outdoor space provided to the animals at the stocking density applied (23 m² for 25 or 50 rabbits in the YL and YH groups, respectively), compared to the herbage intake capacity of rabbits. Legendre *et al.* (2018) calculated that rabbits can ingest a maximum of 75 g of DM of herbage per kg^{0.75} (roughly 0.6 m²/day/rabbit of pasture area to cover their requirements). These values are far above those applied in our experiment.

Although we cannot precisely describe the botanical characteristics of the herbage consumed in the first two weeks of outdoor access (overall height reduction of 81.5%), the percentage of legumes that disappeared in this period was 55% in the YL group and 97.2% in the YH group, while the observed reduction in grass was 15% and 82.4% in the YL and YH groups, respectively. Based on these rough approximations, we can conclude that legumes were preferred over grass, which can be explained by the selective feeding behaviour of rabbits. According to Gidenne *et al.* (2015), rabbits prefer leaves to stems, and green and tender plant parts to dry parts.

Growth traits and mortality

Average daily weight gain of all examined rabbits during the whole growing period (around 28.5 g/day) was low compared to the gain recorded indoors with pellet feed (43.6 g/day; Read *et al.*, 2016). The difference is mostly explained by our feeding strategy but also by the genotype used in the experiment. Rabbits originated from females belonged to a pure strain of INRA

1777 selected for maternal traits and not from a terminal cross with males selected for growth rate, as was the case in Read *et al.* (2016). In a recent trial in our laboratory, the observed ADG of purebred INRA 1777 growing rabbits was 38.5 g/d (unpublished data). Moreover, the rabbits in the present study were subjected to a feed restriction throughout the experimental period, whereas it is generally recommended to provide *ad libitum* access to the feed in the last two weeks of the growing period (Gidenne *et al.*, 2009). *Ad libitum* access to feed was used in both previous trials (Read *et al.* 2016 and unpublished trial). In the present study, ADG was 3.5 g/day lower in rabbits with access to a paddock than in rabbits with no access. Since the pelleted commercial feed was entirely consumed, the nutritional contribution of grazing was negligible (60 vs 128 g/DM/rabbit for YH and YL, respectively, from day 6 to day 42). We thus hypothesise that the increased physical activity of rabbits in the Y group compared to that in the N group explains their lower ADG. This result agrees with the results of Pinheiro *et al.* (2012) and of Loponte *et al.* (2018).

Overall mortality was low (5.0%). This value is comparable to the mortality rate observed by Read *et al.* (2016) in an indoor production system and was not significantly increased by access to a paddock or by the stocking density.

Behaviour

Spatial distribution

The size of groups had an effect on the spatial distribution of rabbits in the pens. Rabbits in the L groups were more often found under the platforms while rabbits in the H groups were distributed all over the floor of the pen. The reduced space available per rabbit in the H groups may be the explanation. The animals were obliged to occupy the whole floor area.

Even if platforms allow rabbits to increase their locomotion (de Jong *et al.*, 2011), only 9% of rabbits were found on the platforms (average throughout the experimental period, all groups combined). However, and only in the case of rabbits in the NH group, the use of platforms increased with time (7% from days 6 to 17, 16% from days 19 to 31, and 22% from days 33 to 41). The limited space (2 m² excluding platform area) combined with the large number of

rabbits, could explain the observed spatial distribution. The pattern was not reproduced by rabbits with access to the grazing area (YH ~ 7.5% vs NH ~ 19.0%; statistical analyses were not performed). Access to paddocks provided rabbits with more space, and the paddock was preferred to the platform. The area under the platform was preferred to the other areas (including outdoor access). Overall, 51% of the rabbits observed were found on the floor below the platforms (daytime observations only). Kolb (1986) demonstrated that wild rabbits tend to remain in covered areas and burrow during daytime. One can therefore hypothesise that the area under the platform mimics a shelter for rabbits (Lombardi *et al.*, 2007; Beja *et al.*, 2007).

We observed no pronounced differences between the time of day (morning or afternoon) on the spatial distribution of rabbits (data not shown). A wiser choice of observation times would have been preferable. It is known that wild rabbits spent between 6.5 and 13.3 hours outside their burrows (Mykytowycz *et al.*, 1958) and their exploratory behaviour occurs during the scotophase (Jilge *et al.*, 1984; Piccione *et al.*, 2010). Therefore, the observation times used in our experiment mainly reflect rabbits' period of inactivity (use of the area under the platforms) and does not properly reflect the use of the paddocks. In future experiments, we recommend observing the rabbits at dawn and dusk rather than in the morning and afternoon in order to evaluate rabbit behaviour during their periods of peak activity.

Reactivity

Rabbits were slower (regarding latency time) and fewer to go outside in the new environment test with increasing age. Trocino *et al.* (2018) reported a decrease in rabbit's motivation to explore with increasing age. Here we cannot strictly conclude on the effect of age because the same rabbits were not tested on each observation day. In addition to the possible age effect, the lack of grass and legumes available in the pastures (day 23 for YH group and day 33 for YL group) could explain the reduced motivation and the higher latency time for rabbits to go outside.

We observed no effect of stocking density or of access to a paddock in the latency time for the first contact to human at day 5 (Supplementary Figure S3). This may be linked to the fact that

while in the nest, rabbits are handled daily, thus reducing their fear of humans (Kersten et al., 1989; Csatádi et al., 2005). By the end of the experiment, rabbits in the H groups responded more quickly to novelty than rabbits in the L group both in approaching the human operator and the novel object. According to Trocino *et al.* (2018) high stocking density lead to involuntary approaches.

Independently of the observation day, the proportion of rabbits to touch a human was higher in the N groups (Figure 3). Firstly, we can hypothesize that outdoor access is a stimulus in itself (space, natural light, sounds, odours, food resources, etc.) reducing the rabbits' interest in humans (even when they were placed in the pen for the test). They were also less responsive to the first contact latency during the novel object test, and were fewer to approach it (Supplementary Figure S4 and Figure 4). In the wild, rabbits are easy prey. We can also hypothesize that in this study, their fear could have increased with external stimuli. Indeed, we frequently observed that the rabbits in the pasture took an alert posture when a plane flew overhead. Once the novel object was hung above them, they could have transliterated it with the planes. In our conditions, the test of the novel object was limited by being used to assess the fear of the group and not of individual rabbits.

In rodents, Archer (1975) showed that males tended to stay stiller than females, while females showed a less emotional reaction to a new environment. In rabbits, males are more alert, cautious, and territorial than females (Coureaud *et al.*, 2015). Here, we observed a similar pattern. More females went outside than males in the new environment test (Figure 2).

Variety of behaviours

Rabbits in the pastures were more *active*, *moved more*, and were less *inactive* than rabbits in the pens (Table 4). The bigger area available to each rabbit and the outdoor area itself, which offered several stimuli, allow rabbits to express a more diversified behavioural repertoire (D'Agata *et al.*, 2009; Mugnai *et al.*, 2014).

Rabbits were less *inactive* in the morning and in the evening (Table 5). Prud'hon *et al.* (1975) observed that rabbits adapted their behaviour to the predator pressure by being more active in

the early morning, and in the evening. Princz *et al.* (2008) confirmed this observation and showed that rabbits were less active between 1100 h and 1700 h.

In our study, regardless of the stocking density and for rabbits observed inside pens, a high proportion of *inactive* rabbits was observed all day long. Morisse *et al.* (1997) showed that high stocking density (>16 rabbits/m²) led rabbits to spend more time inactive than low stocking density (12 rabbits/m²). Luzi *et al.* (2003) reported that rabbits lacking stimuli are less prone to activity.

Conclusion

Present results showed that the outdoor access reduced the growth of rabbits and tended to increase their mortality rate regardless of the stocking density. However, both growth rate and survival were acceptable with respect to the genotype and feeding strategy used in our experiment. When they had access to pasture, rabbits were more active than indoor and displayed a wider range of behaviours (hopping, standing up, grazing, positive interactions, etc.), which is in favour of animal welfare. However, emotions of animals need to be better characterized. If grazing seems to meet the expectations of rabbits, the outdoor access may increase alertness and/or fear when they are outside. The total consumption of pasture biomass may hinder subsequent grass regrowth. Therefore, further studies concerning the optimum paddock area and the management of the access time to the outdoor area seem necessary to improve the functioning of such a farming system.

Ethics approval

The French Committee (number 115) for Ethics, Science and Animal Health approved all the experimental interventions on animals. The committee followed the provisions laid down in articles R.214-87 to R.214-126 of the French Rural Code. The experiment permit number is 16330-20180727162112112.

Data and model availability statement

None of the data were deposited in an official repository. The access rights to data are available upon request.

Author ORCIDS

M. Fetiveau: 0000-0001-5374-8950

D. Savietto: 0000-0002-1833-5832

L. Fortun-Lamothe: 0000-0002-3300-8178

T. Gidenne: 0000-0003-3611-5400

Author contributions

M. Fetiveau: Methodology, Investigation, Formal Analysis, Writing- Original Draft, Visualisation. **D. Savietto:** Conceptualization, Methodology, Validation, Formal Analysis, Writing- Review & Editing, Visualisation, Supervision. **T. Gidenne:** Conceptualization, Methodology, Writing- Review & Editing. **S. Pujol:** Investigation, Resources. **P. Aymard:** Investigation, Resources. **L. Fortun-Lamothe:** Conceptualization, Methodology, Validation, Visualisation, Investigation, Writing- Review & Editing, Supervision, Project administration, Funding acquisition.

Declaration of interest

The authors declare no conflict of interest of any sort.

Acknowledgements

Special thanks to M. Paccanelli, C. Trainini, C. Lille-Larroucau, V. Helies, F. Benitez, F. Richard, M. Aletru, J.P. Bonnemere, D. Labatut and A.M. Debrusse for the daily care of animals, C. Bannelier and J.P. Theau for their help in measuring and analysing pasture data and Y. Huang for his advice on statistical analyses.

Financial support statement

The authors acknowledge the European Union (FEDER-FSE Midi-Pyrénées et Garonne, n°17014721), the Occitanie region (Living Lab Rabbit project, n°2017-006701) and INRAE (PHASE division) for financial support.

References

- AFNOR NF V18 – 122 (1997). Animal feeding stuffs – Determination of sequential cell-wall – Method by treatment with neutral and acid detergent and sulphuric acid. Association Française de Normalisation, Paris.
- Archer, J., 1975. Rodent Sex Differences in Emotional and Related Behavior. In Behavioral Biology 14, 451-479.
- Bertrand, M.C., 2002. Contribution à la réactivité émotionnelle chez le cheval. PhD thesis, Paul-Sabatier University, Toulouse.
- Beja, P., Pais, M., Palma, L. 2007. Rabbit *Oryctolagus Cuniculus* habitats in Mediterranean scrubland: The role of scrub structure and composition. *Wildlife Biology*, 1, 28-37.
- Coureaud, G., Le Normand, B., Rodel, G., Fortun-Lamothe, L., Bignon, L, 2015. Habitat et comportement. In *Le lapin De la Biologie à l'élevage* (ed. Gidenne, T.). Quae, Versailles, France, pp. 107-134.
- Csatádi, K., Kustos, K., Eiben, Cs., Bilko, Á., Altbacker, V, 2005. Even minimal human contact linked to nursing reduces fear responses toward humans in rabbits. *Appl. Anim. Behav. Sci.*,9, 123-128.
- D'Agata, M., Preziuso, G., Russo, C., Dalle Zotte, A., Mourvaki, E., Paci, G, 2009. Effect of an outdoor rearing system on the welfare, growth performance, carcass and meat quality of a slow-growing rabbit population. *Meat Sci.*, 83, 691-696.
- De Boer, J., Boersema, JJ., Aiking, H, 2008. Consumers' Motivational Associations Favoring Free-Range Meat or Less Meat. *Ecological Economics*, 68, 850-60.

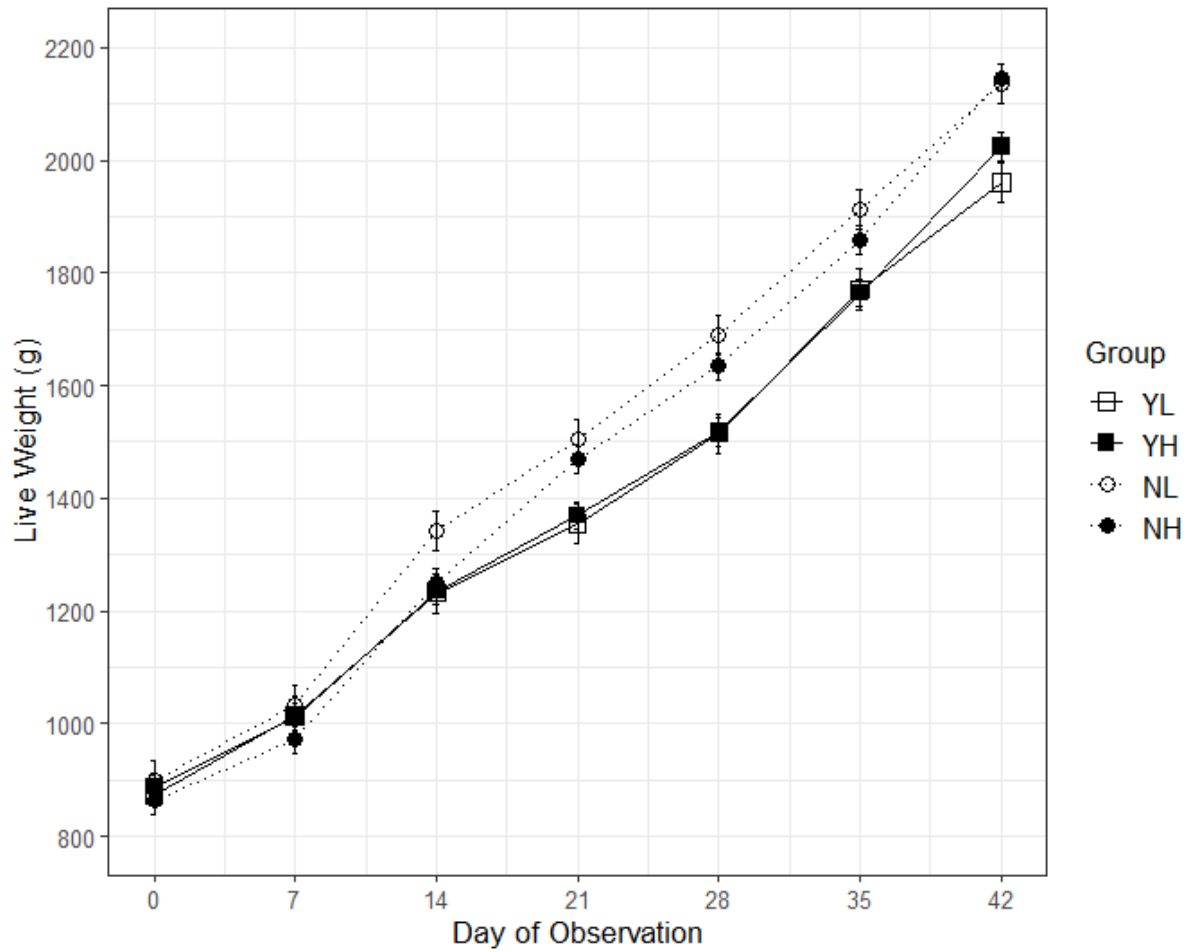
- Delanoue, E., Dockes, A.C., Chouteau, A., Roguet, C., Philibert A, 2018. Regards croisés entre éleveurs et citoyens français : vision des citoyens sur l'élevage et point de vue des éleveurs sur leur perception par la société. *INRA Prod. Anim.* 31, 51-68.
- Eck, S., 2017. Rapport sur des normes minimales relatives à la protection des lapins d'élevage. Retrieved on 26 November 2020, from https://www.europarl.europa.eu/doceo/document/A-8-2017-0011_FR.html
- Egran 2001. Technical note: attempts to harmonize chemical analyses of feeds and faeces, for rabbit feed evaluation. *World Rabbit Sci.*, 9, 57-64.
- European Food Safety Authority, 2017. Textes adoptés - Normes minimales relatives à la protection des lapins d'élevage. Retrieved on 26 November 2020, from http://www.europarl.europa.eu/doceo/document/TA-8-2017-0077_FR.html.
- European Food Safety Authority, 2020. Health and Welfare of rabbits farmed in different production systems. *EFSA Journal* 18, 1-96.
- Gidenne, T., Combes, S., Feugier, A., Jehl, N., Arveux, P., Boisot, P., Briens, C., Corrent, E., Fortune, H., Montessuy, S., Verdelhan, S, 2009. Feed restriction strategy in the growing rabbit.2. Impact on digestive health, growth and carcass characteristics. *Animal*, 4, 509-515.
- Gidenne, T., Lebas, F., Savietto, D., Dorchies, P., Duperray, J., Davoust, C., Lamothe, L, 2015. Nutrition et alimentation. In *Le lapin De la biologie à l'élevage* (ed Gidenne, T.). Quae, Versailles, France, pp. 139-184.
- Jilge, B., Stähle, H. 1984. The internal synchronization of five orcadian functions of the rabbit. *Chronobiology International*, 3, 195-204.
- De Jong, IC., Reuvekamp, BFJ., Rommers, JM. 2011. A welfare assessment protocol for commercially housed rabbits. *Wefeningen UR Livestock Research*, 532, 36.
- Kersten, A.M.P., Meijsser, F.M., Metz, J.H.M, 1989. Effects of Early Handling on Later Open Field Behaviour in Rabbits. *Applied Animal Behaviour Science*, 24, 157-67.
- Kolb, H.H, 1986. Circadian activity in the wild rabbit (*Oryctolagus Cuniculus*). *Mammal Review*, 16, 145-150.

- Lambertini, L., Vignola, G., Zaghini, G., 2001. Alternative pen housing system for fattening rabbits: effects of group density and litter. *World Rabbit Science*, 9, 141-147.
- Legendre, H., Goby, J.P., Duprat, A., Gidenne, T., Martin, G., 2018. Herbage intake and growth of rabbits under different pasture type, herbage allowance and quality conditions in organic production. *Animal*, 13, 495-501.
- Lombardi, L., Fernández, N., Moreno, S. 2007. Habitat use and spatial behaviour in the European rabbit in three Mediterranean environments. *Basic and Applied Ecology*, 5, 453-463.
- Loponte, R., Secci, G., Mancini, S., Bovera, F., Panettieri, V., Nizza, A., Di Meo, C., Piccolo, G., Parisi, G., 2018. Effect of the housing system (free-range vs. open air cages) on growth performance, carcass and meat quality and antioxidant capacity of rabbits. *Meat Sci.*, 137-143.
- Luzi, F., Ferrante, V., Heinzl, E., Verga, M., 2003. Effect of environmental enrichment on productive performance and welfare aspects in fattening rabbits. *J. Anim. Sci.*, 2, 438-440.
- Morisse, JP., Maurice, R., 1997. Influence of stocking density or group size on behaviour of fattening rabbits kept under intensive conditions. *Applied Animal Behaviour Science*, 54, 351-357.
- Mugnai, C., Zamparini, C., Dal Bosco, A., Mourvaki, E., Castellini, C., 2014. Pasture availability and genotype effect in rabbit: Performance, carcass and meat characteristics. In 9th World Rabbit Congress, 10-13 June 2008, Verona, Italy, pp.1405-1409.
- Mykytowycz, R., Rowley, I. 1958. Continuous observations of the activity of the wild rabbit, *Oryctolagus Cuniculus* (L.), during 24-hour periods. *CSIRO Wildlife Research*, 1, 26-31.
- Piccione, G., Giannetto, C., Casella, S., Giovanni, C. 2010. Daily locomotor activity in five domestic animals. *Animal Biology*, 1, 15-24.
- Pinheiro, V., Mourao, J.L., Monteiro, D., Silva, S., 2012. Growth performances and behavior of growing rabbits housed on cages, closed parks or open-air system. In Proc. 10th World Rabbit Congress, 3-6 September 2012, Sharm El- Sheikh, Egypt, pp.1097-1100.

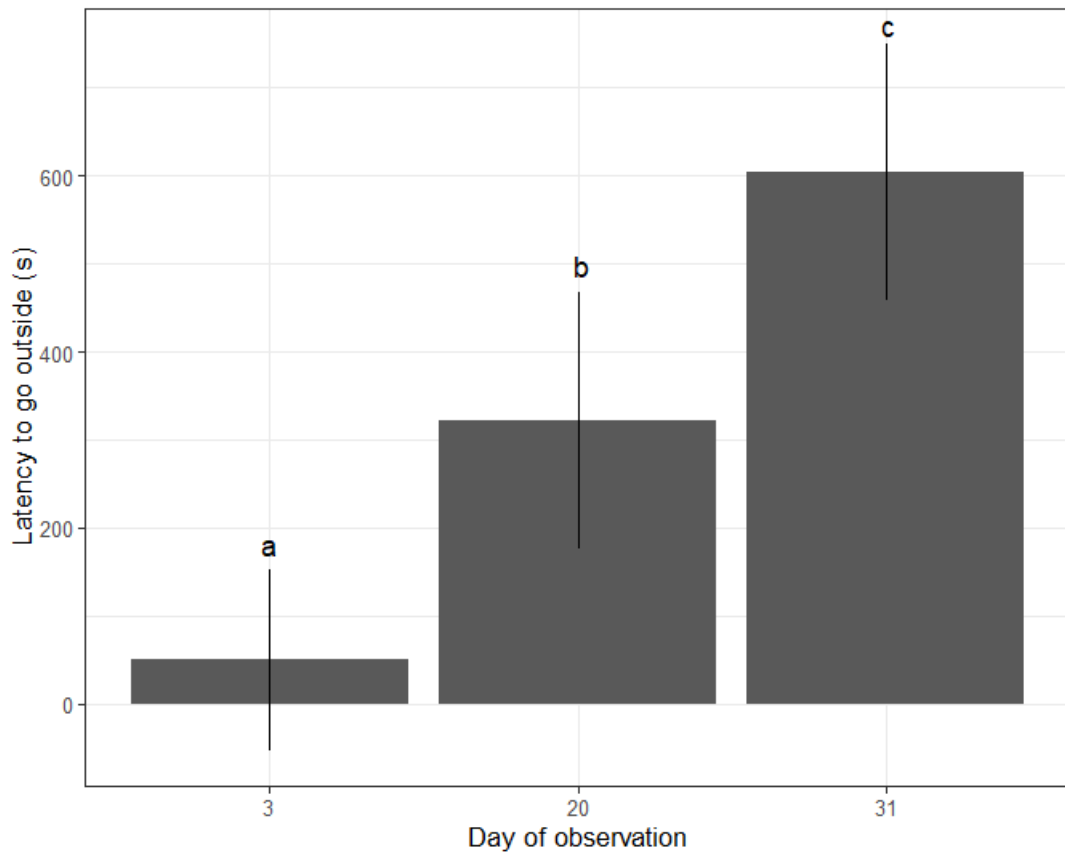
- Princz, Z., Dalle Zotte, A., Radnai, I., Biro-Nemeth, E., Matics, Z., Gerencser, Z., Nagy, I., Szendro, Z, 2008. Behaviour of growing rabbits under various housing conditions. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 342-356.
- Prud'hon, M., Chérubin, M., Goussopoulos, J., Carles, Y., 1975. Evolution au cours de la croissance, des caractéristiques de la consommation d'aliments solides et liquides du lapin domestique nourri ad libitum. *Annales de zootechnie*, 24, 289-298.
- R CORE TEAM, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Read, T., Combes, T., Gidenne, T., Destombes, N., Bébin, K., Balmisse, E., Fortun-Lamothe, L, 2016. Influence of feeding strategy and diet for reproductive rabbit does on intake, performances, and health of young and females before and after weaning. *Journal of Animal Science*, 11, 4848-4859.
- Trocino, M., Filiou, E., Zomeno, C., Birolo, M., Bertotto, D., Xiccato, G, 2018. Behaviour and reactivity of growing rabbits housed in collective pens: Effects of floor type and stocking density at different ages. *World Rabbit Sci.*, 26, 135-147.
- Van soest, P.J., Robertson, J.B., Lewis, B.A, 1991. Methods for Dietary Fiber, Neutral Detergent Fiber, and Nonstarch Polysaccharides in Relation to Animal Nutrition. *Journal of Dairy Science*, 74, 3583-3597.
- Verga, M., Luzi, F., Carezzi, C, 2007. Effects of husbandry and management systems on physiology and behaviour of farmed and laboratory rabbits. *Hormones and Behavior*, 1, 122-129.
- Verwer, CM., Van Amerongen, G., Van Den Bos, R., Hendriksen, F.M, 2009. Handling effects on body weight and behaviour of group-housed male rabbits in a laboratory setting. *Applied Animal Behaviour Science*, 117, 93-102.

Supplementary Material

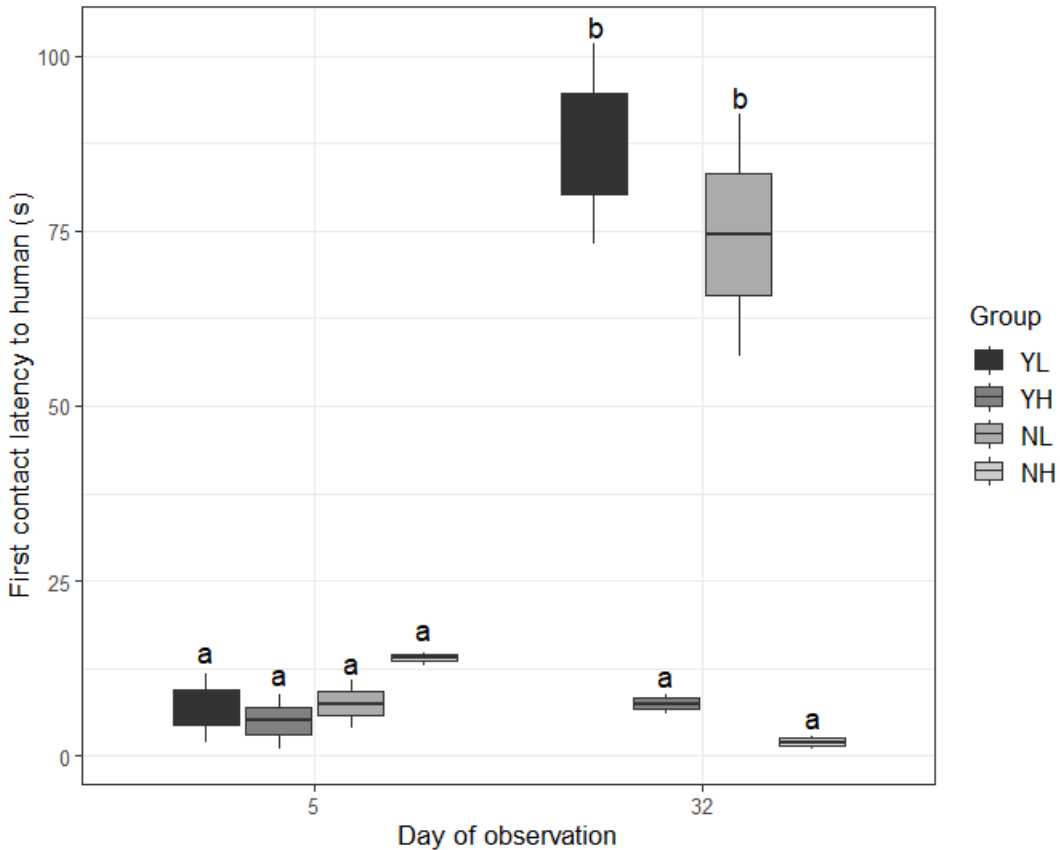
Supplementary Figure S1 Live weight (g) of rabbits as a function of the day of observation (from day 0 to day 42, corresponding to rabbits from 30 to 73 days old), outdoor access (yes: Y or no: N) and the stocking rate (L: low or H: High).



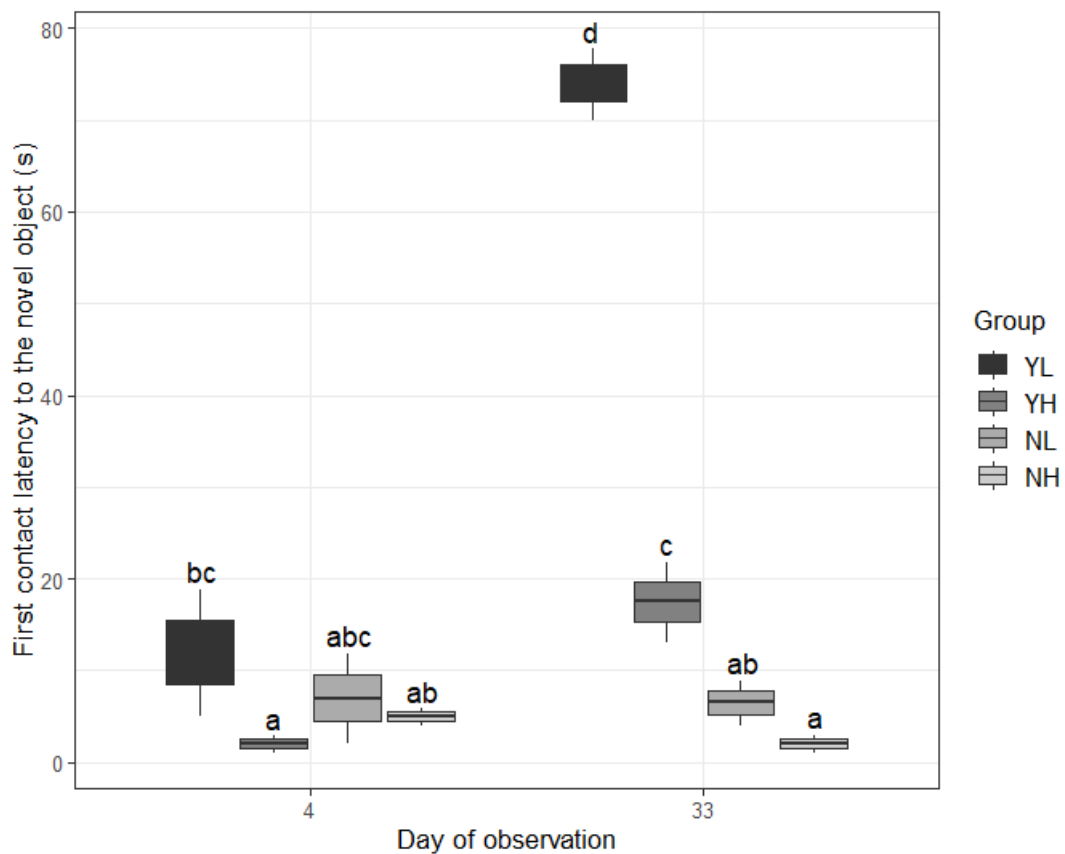
Supplementary Figure S2 Latency time (in seconds) the rabbits took to enter the new environment as a function of the observation day (days 3, 20 and 31, corresponding to rabbits 34, 51 and 62 days old). ^{a-b} Bars with different letters differ at $P < 0.05$.



Supplementary Figure S3 Latency time (in seconds) to the first contact with the operator's hand as a function of the day of observation (days 5 and 32, corresponding to rabbits 36 or 63 days old), outdoor access (Y: yes, N: no) and stocking rate (H: high or L: low). ^{a-b} Boxplots with different letters differ significantly at $P < 0.05$. The interaction between Day of observation \times Outdoor access and between Day of observation \times Stocking rate were significant at $P < 0.05$.



Supplementary Figure S4 Latency time (in seconds) to the first contact with the novel object as a function of the day of observation (days 4 and 33, corresponding to rabbits 35 and 64 days old), outdoor access (Y: yes or N: no) and stocking rate (H: high or L: low). ^{a-b} Boxplots with different letters differ significantly at $P < 0.05$. The interaction between Day of observation \times Outdoor access was significant at $P < 0.05$.



Essai 2 - Publication 2. Effet de la surface des parcours herbagers et du génotype sur l'utilisation de l'espace et des pâtures, le comportement, la santé et la croissance chez le lapin

Article publié dans la revue Animal Open Space

Résumé :

Fournir aux lapins un accès à l'extérieur leur permet d'exprimer un large répertoire comportemental et répond aux attentes sociétales concernant le bien-être des animaux dans les systèmes d'élevage. L'objectif de cette étude était d'étudier la croissance, la santé et l'expression des comportements spécifiques des lapins en fonction du type génétique et de la surface des parcours. Nous avons réparti 192 lapins au sevrage en deux groupes qui diffèrent par la surface de pâturage, à savoir un grand parcours (LP) : 60 m² (n = 4 × 24) et un petit parcours (SP) : 30 m² (n = 4 × 24). Chaque groupe contenait la moitié de lapins 1001 × 1777 (**1001**) et la moitié de lapins PS119 × 1777 (**PS119**). La croissance et la morbidité des lapins ont été mesurées sur chaque individu à chaque semaine pendant 36 jours (de 31 à 67 jours d'âge). Le comportement des lapins a été évalué trois fois par jour aux âges 44, 58 et 70 par un examen visuel direct et l'utilisation de l'espace a été évaluée six fois par semaine par distribution spatiale. La biomasse disponible a été évaluée aux âges 35, 50 et 73. Enfin, le taux de corticostérone accumulé a été mesuré dans des échantillons de poils de 18 lapins de chaque génotype et chaque taille de parcours à 72 jours d'âge. Les lapins PS119 étaient plus lourds que les lapins 1001 à 67 jours d'âge (2444 vs 2113 g, respectivement ; $P < 0,05$) mais aucun effet du génotype sur la mortalité et la morbidité n'a été montré. Les animaux de chaque génotype ont exprimé une grande variété de comportements spécifiques à l'extérieur sur les parcours, le pâturage étant le comportement prédominant. Nous avons trouvé un niveau de corticostérone plus faible chez les lapins PS119 que chez les lapins 1001 (2,19 vs 6,34 pg par mg de poil,

respectivement ; $P < 0,05$). Il n'y a pas eu d'effet de la surface des parcours sur la croissance, la santé et les taux de corticostérone dans les poils. Les parcours LP ont offert de l'herbe jusqu'à la fin de la période d'engraissement, permettant aux lapins d'exprimer le comportement de pâturage tout au long de la durée d'élevage. Le comportement de pâturage était plus fréquent chez les lapins du groupe LP que ceux du groupe SP (25,4% vs 21,5% d'occurrences, respectivement ; $P < 0,05$). Cette étude a montré qu'un parcours de 60 m² pour 24 lapins permet aux animaux d'exprimer le comportement de pâturage pendant toute la période d'engraissement. Nous avons également constaté que le génotype des lapins influençait l'expression de certains de leurs comportements.

Effect of outdoor grazing-area size and genotype on space and pasture use, behaviour, health, and growth traits of weaned rabbits

M. Fétiqueau, D. Saviotto, C. Bannelier, V. Fillon, M. Despeyroux, S. Pujol, L. Fortun-Lamothe^a

^a*GenPhySE, Université de Toulouse, INRAE, ENVT, 31326 Castanet-Tolosan, France*

Corresponding author: Laurence Fortun-Lamothe. Email: laurence.lamothe@inrae.fr

Abstract

Providing rabbits with outdoor access allows them to express a large repertoire of behaviours and addresses societal expectations surrounding animal welfare in livestock systems. The aim of this work was to study rabbit growth, health, and behaviour according to genetic type and pasture-area size. We distributed 192 weaned rabbits into two groups with different pasture sizes, i.e., a large pasture (**LP**): 60 m² (n = 4 × 24) and a small pasture (**SP**): 30 m² (n = 4 × 24). Each group contained half Californian 1001 × New Zealand 1777 rabbits (**1001**) and half PS119 × New Zealand 1777 rabbits (**PS119**). Rabbits were reared from 31 to 73 days of age. Rabbit growth and morbidity were measured individually weekly for 36 days (from 31 to 67 days of age). The rabbits' behaviours were assessed three times a day on days 44, 58, and 70 by a direct visual scan, and the use of space was evaluated six times a week based on the rabbits' spatial distributions. The available biomass was evaluated on days 35, 50, and 73. Finally, the amount of corticosterone was measured in hair samples from 18 rabbits of each genotype in LP and SP on day 72. PS119 rabbits were heavier than 1001 rabbits on day 67 (2 444 vs. 2 113 g, respectively; $P < 0.05$) but we observed no effect of genotype on mortality or morbidity. The animals expressed a large variety of specific behaviours on pastures, with grazing and resting being predominant. We found a lower level of corticosterone in PS119 rabbits than in 1001 rabbits (2.19 vs. 6.34 pg per mg of hair, respectively; $P < 0.05$). LP pastures offered herbage until the end of the fattening period, enabling the rabbits to express grazing behaviour until the end of the experiment, and grazing behaviour was more frequent in LP-group rabbits

(25.4% vs. 21.5% of occurrences in LP vs. SP; $P < 0.05$). This study found that a pasture of 60 m² for 24 rabbits enables the animals to express grazing for the entire fattening period. The rabbit genotype was found to influence some of their behaviour.

Keywords: *Oryctolagus cuniculus*, free-range, welfare, genetic-type, corticosterone

Implications

Outdoor access allows rabbits to express a large repertoire of behaviours and addresses social expectations surrounding animal welfare in livestock systems. The alternative of caged systems tested here provides rabbits with different genotypes access to pastures differing in surface area. The larger pastures enable the rabbits to graze consistently throughout the growing period and to better accommodate their behavioural needs. As rabbits farmed outdoors are also exposed to external stressors, we tested two different genotypes to find out how they coped. We found both pasture size- and genotype-related differences in expression of behaviours, and genotype-related differences in growth and stress.

Specification Table

Subject	Welfare
Type of data	Tables, Figures, Images
How data were acquired	Scale, direct observation of animals, microscope, ELISA immunoassay kit, data logger, statistical analysis with R 4.0.3 software
Data format	Raw and pre-treated
Parameters for data collection	We collected herbage measures and we observed the expression of behaviours of rabbits under non-rainy and non-windy conditions. For the other measures, there were no specific conditions.
Description of data collection	Live weight: once a week, individually Behaviours: scan-sampling method, three times a day at three ages Corticosterone: at 72 days, a patch of hair was shaved from 80 rabbits between the shoulders, and corticosterone was extracted from the hair samples

	Spatial distribution: animals were counted in different areas in the pens and in the pastures three times a week and twice a day
Data source location	Institution: INRAE Town/Region: Pomportuzat, Occitanie, France
Data accessibility	Repository name: Mendeley Data identification number: https://data.mendeley.com/datasets/v22g4c8454/1
Related Research article	No research article is related to this article

Introduction

Industrial rabbit production systems are attracting mounting criticism in Europe relating to the use of cages, the small amount of space available per rabbit, and the limited range of expression of their specific behavioural repertoire. Rabbit husbandry is of particular concern, as more than 90% of meat rabbits farmed in the EU live in wire cages (Szendrő *et al.*, 2019). It has now long been proven that cage housing is not suitable for rabbit welfare, as it restricts locomotion (Lehmann, 1987), reduces the expression of several specific behaviours such as social activity (Trocino and Xiccato, 2006), and has adverse effects on health (spinal column deformation and pododermatitis; Drescher, 1992; Rosell and Fernando de la Fuente, 2013). There is, therefore, an urgent need to carry out a transition to cage-free systems that provide better animal health and welfare conditions.

One possible solution is to provide rabbits with outdoor access. The foremost priority for the French citizens surveyed as part of the ‘ACCEPT’ project was that breeding animals should have access to the outdoors (Delanoue *et al.*, 2018). Moreover, as rabbits are herbivores, they benefit from a grassy area to express specific behaviours such as foraging (Prebble *et al.*, 2015) and grazing and hopping (Mykytowycz and Rowley, 1958). Organic farming specifications impose at least 0.5 m² of outdoor area per animal for rabbits raised in a fixed building (European Commission, 2020). However, Fétiqueau *et al.* (2021) showed in a non-organic fixed park system with restricted access to pellet feeding and free access to a grassy 23 m² pasture for 50 or 25 rabbits that the grass biomass available quickly disappeared (17 to 27 days,

respectively), leaving mainly only bare ground at the end of the fattening period, which is detrimental to subsequent grass regrowth. The small grazing area associated with restricted access to pellet feed could explain this result. Legendre *et al.* (2019) described rabbit herbage intakes in organic production systems, thus providing indications regarding grazing area requirements. However, contrary to fixed housing, a mobile cage system can provide access to new grass each time the cage is moved. There is, therefore, a need to better define the appropriate outdoor area size for fixed systems to enable rabbits to express their behavioural repertoire, such as grazing, while preserving the re-growth capacity of grass throughout the experimental period.

When rabbits have outdoor access, they need to cope with a number of climatic and/or biological constraints such as parasites that can affect their growth and health (Fetiveau *et al.*, 2021), as well as various other stressors such as noise and predators (D'Agata *et al.*, 2009). It would, therefore, be instructive to evaluate the benefits of using different genotypes in a free-range system in terms of behaviour, growth traits, and stress factor. Here we compared two genotypes with different origins, selection criteria, and histories of selection. Heimbürge *et al.* (2019) showed that corticosterone is a relevant marker of stress over a long period of time, so we determined corticosterone levels in hair as a measure of chronic stress to find out whether the genotype is a factor in terms of dealing with stress under such rearing conditions. Combined with behavioural indicators such as spatial distribution and frequency of expression of specific behaviours, these indicators can globally assess the welfare of rabbits that have access to an outdoor area.

The majority of the literature dealing with outdoor rabbits dates back to the 1950s and especially concerns wild individuals as almost all rabbits continue to be raised in confinement. There is, therefore, a need to provide updated knowledge on domestic rabbits raised outdoors. The study focused on the effects of pasture size and rabbit genotype on the growth traits, health status, behaviour, and hair corticosterone levels of weaned rabbits. We hypothesized that (i) a large pasture area would enable rabbits to graze during the entire fattening period and express

a broader behavioural repertoire, preserve grass resource availability and integrity, and limit the coccidian infestation due to a lower density of droppings, and that (ii) a better-adapted genotype would better withstand the environmental conditions and exhibit faster growth traits and less stress. Given that ability to express specific behaviours and the absence of distress and disease are key prerequisites for animal welfare (The National Archives, 2012), this work also aimed to help shape the development of rabbit farming systems that are geared more to enhancement of animal welfare.

Material and methods

Animals and experimental design

A total of 192 rabbits of both sexes (50% males and 50% females) were reared for 43 days during spring, starting from weaning (at 31 days of age) to 73 days of age. Rabbits were housed in a 30 m² building placed on a pasture and equipped with eight 2 m² roofless pens as described by Fétiqueau *et al.* (2021). The building had been designed to be moved at each end of the growing period in order to allow better health management as well as appropriate management of biomass. Thus, in this experiment, no rabbits had previously been raised in this location. Each pen was equipped with a hayrack (W × L × H: 24 × 41 × 48 cm) placed on the opposite side of the feeder. The hayracks were 28 cm from the floor, and a wire netting (L × H: 11 × 2 cm) prevented the hay from falling. The longitudinal walls of the building had four hatches cut out to allow access to the pasture in front of each pen. The outdoor area was protected from predators by a three-wire electric fence. The pastures were enclosed by a sweet-chestnut (*Castanea sativa*) fence (H: 1.0 m). The pasture was a meadow sown in 2016 with pure fescue (*Festuca arundinacea*). The experiment took place in April 2021, and the grassland was composed of various herbaceous plants (*Festuca arundinacea*, *Lolium perenne*, *Trifolium repens*, *Crepis setosa*, and *Dactylis glomerata*).

Half of the rabbits were crossbred Californian 1001 × New Zealand 1777 (both INRAE genetic types selected on post-weaning growth rate; **1001**) and the other half were PS119 × 1777

(semen from a commercial genetic type selected for robustness and carcass weight; <https://hypharm.fr/en/products/male-ps-119/>; Hypharm, 49450 Sèvremoine; **PS119**) (see Supplementary Figure S1). At weaning, rabbits of both sexes and both genotypes were distributed into two experimental groups differing in pasture surface area, i.e., 60 m² (W × L: 6 × 10 m; Large pasture: **LP**) or 30 m² (W × L: 3 × 10 m; Small pasture: **SP**). Each group, housed in a pen having access to one pasture, contained 24 rabbits (i.e., 12 ‘1001’ and 12 ‘PS119’; half males and half females). The rabbits were allowed continuous access to the pasture from days 37 to 73. Throughout the experiment, the rabbits were fed *ad libitum* with a pelleted diet without coccidiostat (STABI-FIBRE, Terrya, Rignac, France; 15.2 MJ of gross energy per kg DM, 15.0% CP, 3.0% fat, 41.2% NDF, 20.8% ADF, and 6.4% ADL on a DM basis) and with sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) hay (15.6 MJ of gross energy per kg DM, 4.4% CP, 56.6% NDF, 43.1% ADF, and 10.2% ADL on a raw basis). The animals were weighed individually once a week on days 31, 39, 46, 53, 60, and 67. The pelleted feed and hay intake per pen were measured weekly.

Ambient parameters and grassland areas

The temperature and humidity inside and outside of the building were recorded daily with a probe (Omega OM-CP-RHTEMP101A). Rainfall was also monitored daily from the INRAE CLIMATIK platform (<https://intranet.inrae.fr/climatik/>) managed by the AgroClim laboratory (Avignon, France). The herbage height was measured in each pasture using a grazing stick at 25 points along two (for SP) or four (for LP) transects per pasture on days 35, 50, and 73. Botanical composition, defined as the proportion of legumes or grass in eight (for SP pastures) or sixteen (for LP pastures) 0.25 m² plots, was also measured on days 35, 50, and 73. To estimate the plant biomass in the pastures, four (for SP) or eight (for LP) 0.25 m² plots were collected at a distance of 0.5, 2, 4, and 6 m from the exit hatch along two (for SP) or four (for LP) transects on days 35, 50, and 73 by cutting all the grass inside the plots to a height of 2 cm from the ground. The samples were pooled and placed in micro-perforated bags and stored at 4°C until analysed using the methods described by the E.G.R.A.N (2001) group as

most appropriate for rabbit nutritional experiments, i.e., dry matter (48 h at 60°C; ISO 6496:1999 method), ash, crude protein (N x 6.25, Dumas method, ISO 16634:2004 method), and fibres (ADL, ADF, and lignin; Van Soest *et al.* (1991) method).

Spatial distribution of the rabbits

The spatial distribution of the rabbits in the pens and in the pastures was evaluated six times a week (i.e., three times a day, two days a week) for six weeks, i.e., on Mondays and Thursdays at 0730 h, 1400 h and 1800 h. We distinguished the genotype (i) in three areas in the pens: on the platforms (corridor and hatch platforms), on the ground floor between the two platforms (floor between the platforms), or under the platforms, and ii) in four areas in the pastures: (A1) from 0 to 2.5 m from the exit hatch, (A2) from 2.5 to 5.0 m, (A3) from 5.0 to 7.5 m, and (A4) from 7.5 to 10.0 m.

Behavioural evaluation

The behaviour of the animals was assessed for 10 minutes using the scan sampling method, which consists of scanning the whole group of animals and recording each individual behaviour (Altmann, 1974), with direct observations simultaneously in the pens and on the pastures. Observations were made in the morning (between 0700 h and 0900 h just after sunrise), in the afternoon (between 1300 h and 1500 h), and in the evening (between 1800 h and 2000 h just before sunset) on rabbits aged 44, 58, and 70 days old. Two pairs of trained observers were required at each observation. The following behaviours described by Podberscek *et al.* (1991) were recorded: moving (hopping and walking), maintenance (grazing, eating, and resting), comfort (grooming), exploration and alertness (rearing, sniffing, stamping, and paw scraping),

interaction (between two or more rabbits: side-by-side, allo-grooming, nose-to-nose, capering, and high-speed chase). The results are expressed as percentages of the total observations.

Hair corticosterone level

A patch of hair (5 × 5 cm) was shaved using small clippers from 80 rabbits (5 males and 5 females of each genotype chosen from each of the four repetitions of each LP and SP outdoor grazing area) from each animal's back just behind the shoulder blades at 37 days of age, and the hair was then discarded. Then, at 72 days of age, approximately 250 mg of hair was collected by shaving following the same protocol. The samples were stored at -20°C until extraction of corticosterone. The method used was an adapted ELISA corticosterone immunoassay: we used a competitive immunoassay kit designed for the quantitative measurement of salivary cortisol (Salimetrics® Cortisol Enzyme Immunoassay kit) following the procedure developed by Salimetrics. Optical density was read on a Glomax spectrophotometer (Promega) at 450 nm and 490 nm. The concentration of each sample was determined by interpolation using a 4-parameter non-linear regression curve fit (Myassays software) and converted into pg/mg considering dilution factors.

Rabbit health

The health status of the animals was checked once a week between days 31 and 67 (the following criteria were annotated: healthy as no signs of disease, thinness, digestive problem, and abscess). Mortality was monitored daily. Coccidia oocysts were counted on 9 g of faeces taken once a week in each pen. Samples were collected on a steel shelf placed under one of the two platforms of each pen and were then stored at 5°C for no more than 3 days before analysis according to the McMaster method (Gibbons *et al.*, 2005).

Statistical analysis

All analyses were performed using R statistical software version 4.0.3 (R Core Team, 2020). The herbage height data were analysed using independent linear models for each day of

measurement. The biomass available in pastures on days 35, 50, and 73 were analysed using a Poisson regression model including pasture area (two levels: LP or SP), day (three levels: 35, 50, and 73 days), and their interaction as fixed effects. The live weights of the rabbits at 31 and 67 days of age and the average daily gain in this period were analyzed with a mixed model including pasture area, genotype (two levels: 1001 and PS119), and their interaction as fixed effects and the animal as random effect. Mortality between 31 and 67 days of age was analyzed as a binary trait (0 = dead and 1 = alive) using a logistic regression model with pasture area, genotype, and their interaction as fixed effects. The spatial distribution data was analyzed using a Poisson regression model including pasture area (two levels: SP and LP), genotype (two levels: 1001 and PS119), and their interaction as fixed effects. The proportions corresponded to the total number of rabbits observed at each place over the total number of observations. The hair corticosterone level was analyzed using a linear model including pasture area, genotype, sex, and their interactions as fixed effects. The *Coccidia* oocyst count was analyzed using a Quasi-Poisson regression model including pasture area, rabbit age, and their interaction as fixed effects. Behavioural data were analysed with zero-inflated negative binomial regression including pasture area, genotype, and their interaction as fixed effects for each observation site (pastures or pens). All non-significant interactions were not described.

Results

Environmental conditions and herbage allowance

Average indoor and outdoor temperatures over the experiment were 17.6°C (min 6.6°C and max 27.1°C) and 12.0°C (min -1.9°C and max 23.8°C), respectively. Before allowing rabbits to access the pastures, the overall herbage height was 16.3 ± 0.5 cm for SP and 14.1 ± 0.3 for LP ($P < 0.05$); see Table 1. The botanical composition of the pastures was homogenous between SP and LP, as the proportion of grass ranged from 79% to 84%. The chemical composition of the meadow was 40.2% DM, 6.9% CP, 20.1% NDF, 10.0 ADF, 2.8% lignin, and 5.8% ash on a raw basis. Between rabbits aged 35 and 73 days, the proportion of grass and legumes decreased

by 44.3% and by 73.3%, respectively, for SP pastures, and by 17.9% and 47.5%, respectively, for LP pastures ($P < 0.05$). The proportion of bare ground increased from 0.6% on day 35 to 47.5% on day 73 in SP pastures ($P < 0.05$) and from 0.3% to 7.8% in LP pastures ($P < 0.05$). In the same period, the proportion of stems increased from 0.0% to 2.5% in SP pastures ($P = 0.12$) and from 0.0% to 14.7% in LP pastures ($P < 0.05$). The mean amount of biomass available was similar between LP and SP pastures on day 35 (124.2 vs. 159.9 g/m², respectively; $P = 0.88$; Figure 1) and then decreased at a similar rate in the first two weeks of the trial (between day 35 and day 50) on LP and SP pastures (-70.2% vs. -74.9%, respectively; $P = 0.99$). However, between day 50 and day 73, the amount of biomass available remained similar in LP pastures (from 36.9 to 36.2 g DM/m²; $P = 1.00$) but decreased drastically in SP pastures (from 40.1 to 2.1 g DM/m²; $P = 0.12$).

Table 1 Means (\pm SE) for herbage height (cm) and percentage of grass, legumes, bare ground, and stems in the pastures according to pasture size [small pasture (SP): 30 m², or large pasture (LP): 60 m²] and day of measurements (day 35, 50, or 73)

	Pasture Size			P-value
	SP	LP	RSD	
Herbage height (cm) on day [†]				
35	16.3	14.1	6.1	< 0.05
50	5.9	9.9	5.1	< 0.05
73	1.1	2.7	1.4	< 0.05
Grass (%) on day [†]				
35	78.7 \pm 3.2	83.7 \pm 2.1	NE ¹	0.20
50	78.7 \pm 3.2	90.3 \pm 1.6	NE	< 0.05
73	44.4 \pm 3.9	69.1 \pm 2.6	NE	< 0.05
Legumes (%) on day				
35	20.6 \pm 1.7	15.9 \pm 2.1	NE	0.30
50	1.2 \pm 0.1	1.5 \pm 0.0	NE	1.00
73	5.6 \pm 1.8	8.4 \pm 1.6	NE	0.40
Bare ground (%) on day				
35	0.6 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0	NE	1.00
50	9.4 \pm 2.3	4.4 \pm 1.1	NE	0.05
73	47.5 \pm 3.9	7.8 \pm 1.5	NE	< 0.05
Stems (%) on day				
35	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	NE	1.00
50	10.6 \pm 2.4	3.7 \pm 1.5	NE	< 0.05
73	2.5 \pm 1.2	14.7 \pm 1.9	NE	< 0.05

[†]Means for herbage height did not consider the percentage of bare ground (Day 35: 0 points for SP and LP; Day 50: 15 points for SP and 14 points for LP; Day 73: 76 points for SP and 25 points for LP).

*Proportion of grass in relation to the number of measures for each group (40 or 80 measurement points for each SP or LP, respectively)

[†]NE: not estimable

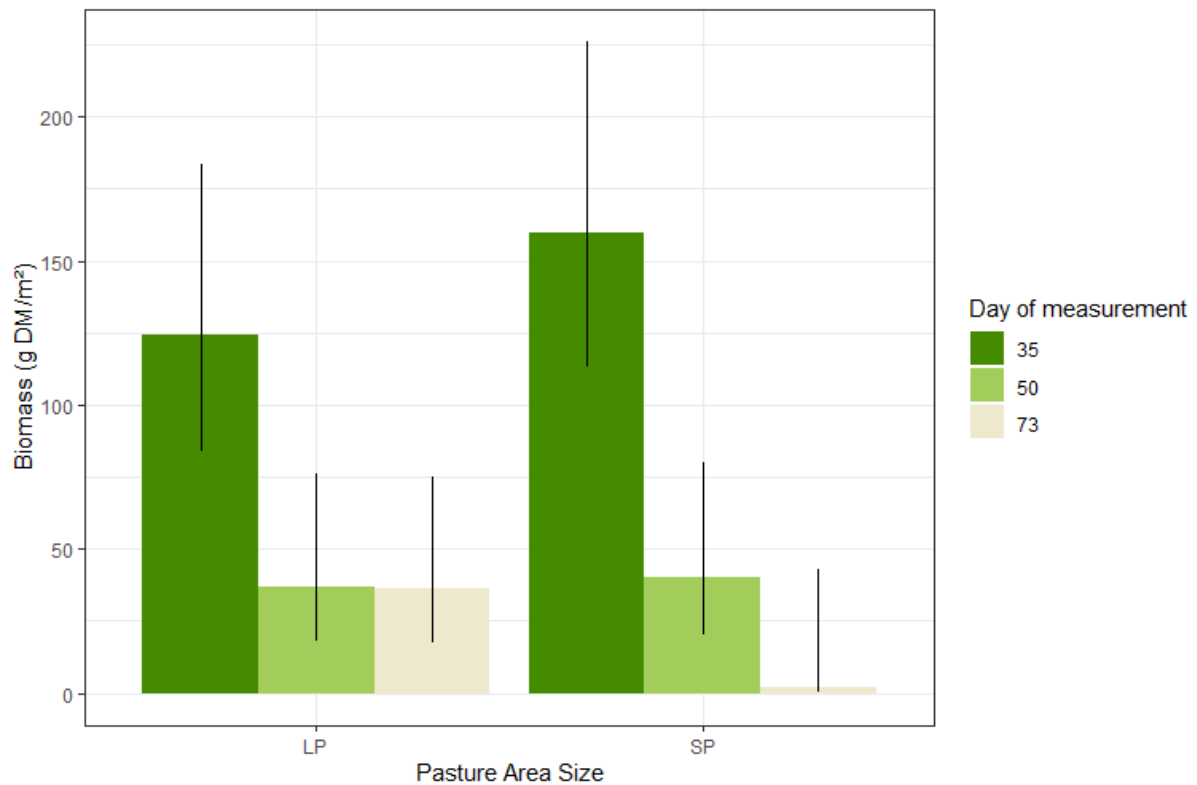


Figure 1: Biomass available in the pastures (g DM/m²) according to pasture size [small pasture (SP): 30 m² vs. large pasture (LP): 60 m²] and the day of the experiment (day 35, 50, or 73). Error bars represent the 95% confidence limits.

Animal traits

The overall mortality rate was 9.9% over the entire growing period and showed no effect of pasture size, genotype, or between pasture size × genotype interaction (Table 2). All the rabbits that died had digestive problems (diarrhoea). Note that 14.3% of the deaths occurred in the first week post-weaning; i.e., before the rabbits had outdoor access. Peak mortality occurred when the rabbits were aged between 38 and 45 days (33.3%). All the live rabbits that reached

73 days of age were clinically healthy (no diarrhoea, no stomach swelling, no grown hollow cheeks, no lethargy, and no weight loss). The live weights of rabbits at weaning were similar regardless of the pasture size or genotype, at an average of 887 ± 92 g (Table 2 & Supplementary Figure S2). At 67 days of age, the PS119 rabbits were 331 g heavier than the 1001 rabbits (2 444 vs. 2 113 g, respectively; $P < 0.05$), with no difference between rabbits that had access to a 30 m² (SP) vs. a 60 m² (LP) pasture ($2\,273 \pm 218$ g vs. $2\,270 \pm 213$ g, respectively; $P = 0.87$).

Table 2 Rabbit growth and mortality according to pasture area [small pasture (SP): 30 m², or large pasture (LP): 60 m²], and rabbit genotype (1001 or PS119)

	Pasture Size (S)		Genotype (G)			<i>P</i> -value [†]		
	SP	LP	1001	PS119	RSD	S	G	S × G
Number of rabbits at 31 days of age	96	96	96	96				
Liveweight (g) at 31 days of age	887	886	877	896	92.4	0.89	0.26	0.86
Number of rabbits at D67	83	88	89	82				
Liveweight (g) at 67 days of age	2 273	2 270	2 113	2 444	157.4	0.87	< 0.05	0.86
ADG* (g/d) between 31 and 67 days of age	39.9	39.7	35.3	44.3	3.7	0.91	< 0.05	0.95
Mortality between 31 and 67 days of age (%)	12.6	7.4	7.2	12.9	NE [‡]	0.17	0.14	0.57

[†]The interaction between pasture area and genotype was not significant ($P > 0.05$)

*ADG: average daily gain

[‡]NE: not estimable

Hair corticosterone build-up in the period (i.e., 37 to 73 days of age) was higher in 1001 rabbits than in PS119 rabbits (6.34 pg/mg vs. 2.19 pg/mg of hair, respectively; $P < 0.05$; Figure 2). Neither the size of the pasture nor the sex of the animals had an effect on this parameter.

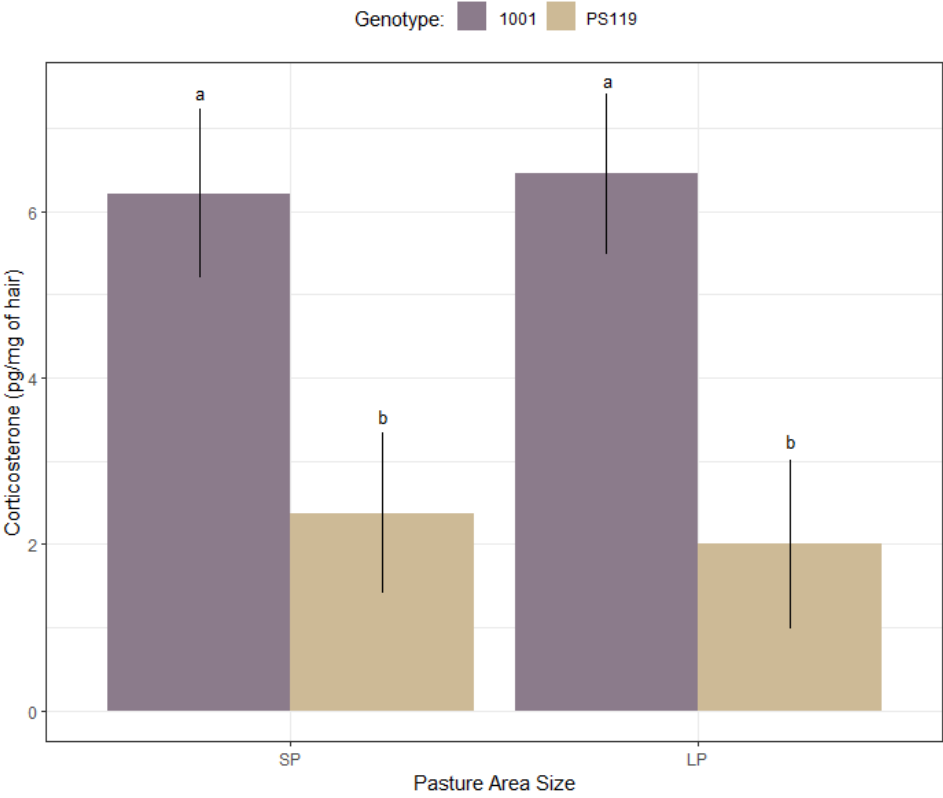


Figure 2: Concentration of corticosterone (pg/mg of hair) in the rabbits’ hair according to genotype (1001 vs. PS119) and pasture size [small pasture (SP): 30 m² vs. large pasture (LP): 60 m²]. Error bars represent the 95% confidence limits. Superscripts with different letters (a,b) differ significantly at $P < 0.05$.

The number of oocysts per gram of faeces (OPG) changed during the experiment (Figure 3). It started at 60 000 OPG at 36 days of age and then peaked at 46 days of age (75 725 OPG faeces) before decreasing by 85% between 46 and 67 days of age ($P < 0.05$). The size of the pasture had no effect on this parameter. The effect of genotype could not be studied as the faeces collected could not be individually identified.

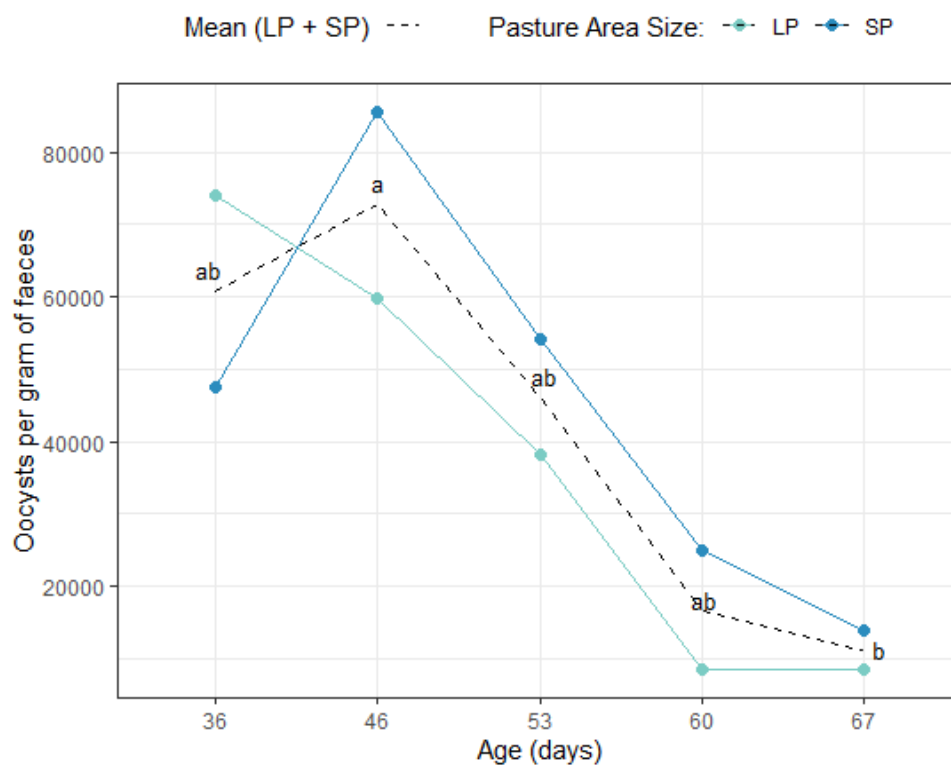


Figure 3: Dynamics of oocyst counts (oocysts per gram of faeces; OPG) in rabbit faeces between 36 and 67 days of age according to pasture size [small pasture (SP): 30 m² vs. large pasture (LP): 60 m²]. Superscripts with different letters (a,b) differ significantly at $P < 0.05$.

Pelleted feed and hay intake

Over the entire growing period, the average feed intake was 110.7 g/day/rabbit and the average hay intake was 16.7 g/day/rabbit. There was a peak of feed intake at five weeks post-weaning (average 141.8 g/day/rabbit) and a peak of hay intake at six weeks post-weaning (average 37.6 g/day/rabbit), without differences between LP and SP (Figure 4). Note however that a large amount of hay fell under the pens and was wasted, which means the consumption evaluation was biased and thus warrants being interpreted with a degree of caution.

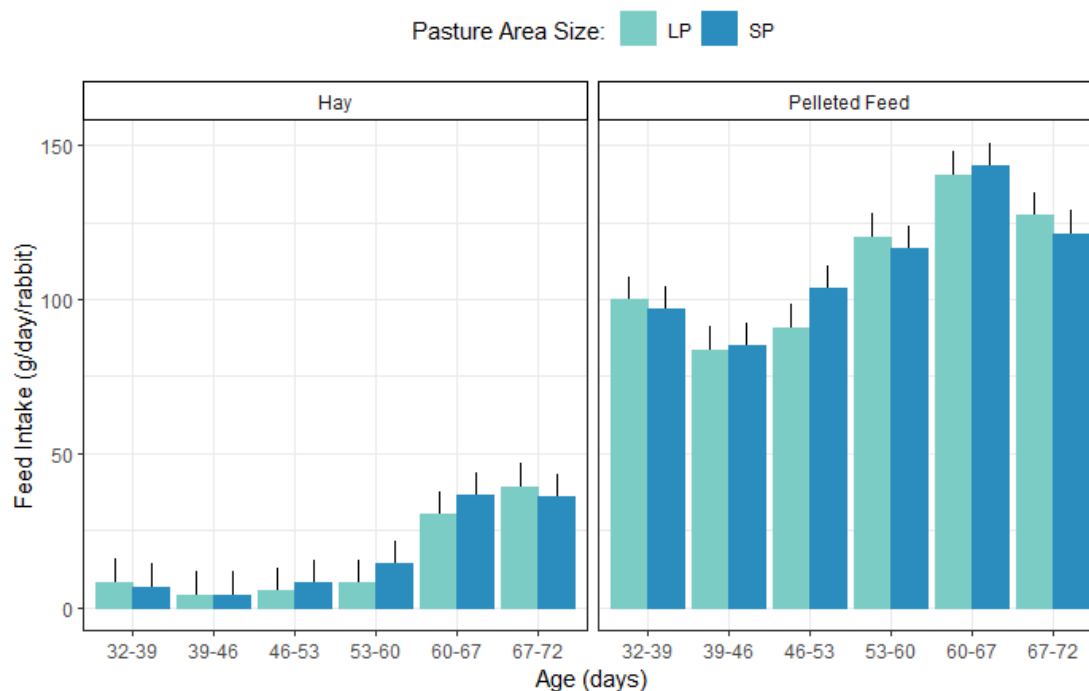


Figure 4: Hay and pelleted feed intake consumed by rabbits (g/day/rabbit) according to pasture area [small pasture (SP): 30 m² vs. large pasture (LP): 60 m²] and the age of rabbits (from 32 to 72 days of age). Error bars represent the 95% confidence limits.

Behavioural evaluation

Spatial distribution

Throughout the entire period, rabbits were more frequently observed outside in the pastures than indoors in the pens (53.9% vs. 46.1%, respectively; $P < 0.05$; Table 3). When they were outside, the rabbits were observed more frequently in the A1 area than in the A2, A3, and A4 areas (35.9% vs. 23.3%, 15.6%, and 25.2%, respectively; $P < 0.05$; data not shown). When they were inside, rabbits were observed more frequently on the floor below the platforms (80.9% were on the floor below the platform from the hatch side) than on the floor between the platforms or on top of the platforms (62.1% vs. 30.6% vs. 7.3%, respectively; $P < 0.05$). The SP-group rabbits were seen less frequently in the A1 area than the LP-group rabbits (14.0% vs. 24.9%, respectively; $P < 0.05$). The time of day had an effect on the spatial distribution of the animals: the rabbits were more frequently observed in the pastures in the morning and in the early evening than in the afternoon (on average 75.1% and 70.9% vs. 15.5%, respectively; $P < 0.05$; see Supplementary Figure S3).

Table 3 Mean (\pm SE) spatial distribution of rabbits (%; expressed as frequency of total observations) according to pasture size [small pasture (SP): 30 m², or large pasture (LP): 60 m²], and rabbit genotype (1001 or PS119) between 42 and 67 days of age

	Pasture Size (S)		Genotype (G)		P-value		
	LP	SP	1001	PS119	S	G	S \times G
Distribution of rabbits							
Inside (pens)	45.3 \pm 4.9	46.8 \pm 4.9	45.0 \pm 4.8	47.1 \pm 4.9	0.82	0.76	0.92
Outside (pastures)	54.7 \pm 5.3	53.2 \pm 5.3	55.0 \pm 5.3	52.9 \pm 5.2	0.84	0.78	0.92
Zones inside the building							
Between platforms	12.4 \pm 2.6	15.7 \pm 2.9	13.3 \pm 2.7	14.7 \pm 2.8	0.39	0.74	0.85
Below platforms	30.0 \pm 3.9	27.0 \pm 3.6	28.9 \pm 3.8	28.0 \pm 3.7	0.58	0.87	0.95
Above platforms	2.7 \pm 1.2	3.9 \pm 1.5	2.6 \pm 1.2	4.2 \pm 1.5	0.49	0.35	0.74
Zones outside							
[0;2.5[m [†]	24.9 \pm 3.6	14.0 \pm 2.7	19.3 \pm 3.2	18.1 \pm 3.2	< 0.05	0.94	0.51
[2.5;5[m	9.3 \pm 2.2	15.8 \pm 2.9	13.1 \pm 2.6	11.2 \pm 2.5	0.08	0.68	0.63
[5;7.5[m	6.5 \pm 1.8	10.3 \pm 2.3	8.2 \pm 2.0	8.1 \pm 2.1	0.19	0.93	0.84
[7.5;10] m	13.8 \pm 2.7	13.0 \pm 2.6	13.4 \pm 2.6	13.4 \pm 2.6	0.81	0.99	0.72

[†] Distance from the hatch: [0;2.5[for A1; [2.5;5[for A2; [5;7.5[for A3; [7.5;10] for A4

Expression of specific rabbit behaviours

Comparison of rabbit behaviour in pastures and in pens according to the size of the pasture area (Figure 5 A & B)

Outside in pastures, regardless of age and the time of day, the behaviours *Walking* and *Grazing* were more frequent in the LP group than in the SP group (on average 5.7% vs. 4.7% and 25.4% vs. 21.5%, respectively; $P < 0.05$). *Rearing* behaviour was observed more frequently in the SP than in the LP group (on average 7.5% vs. 5.8%, respectively; $P < 0.05$). In the pens, the behaviours *Eating* and *Rearing* were more frequent in the SP group than in the LP group (on average 22.0% vs. 18.7% and 5.2% vs. 4.5%, respectively; $P < 0.05$).

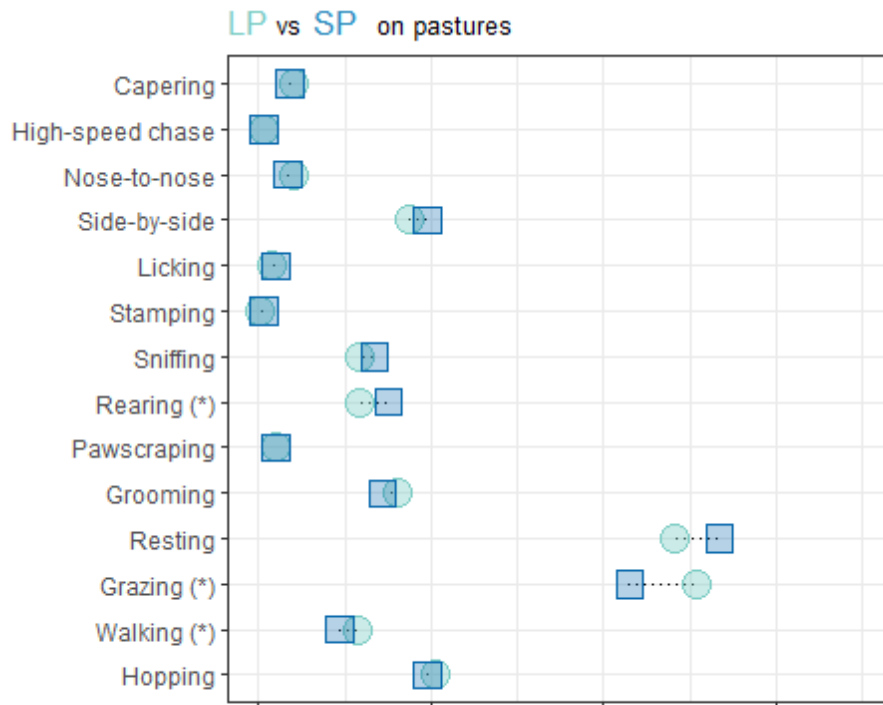
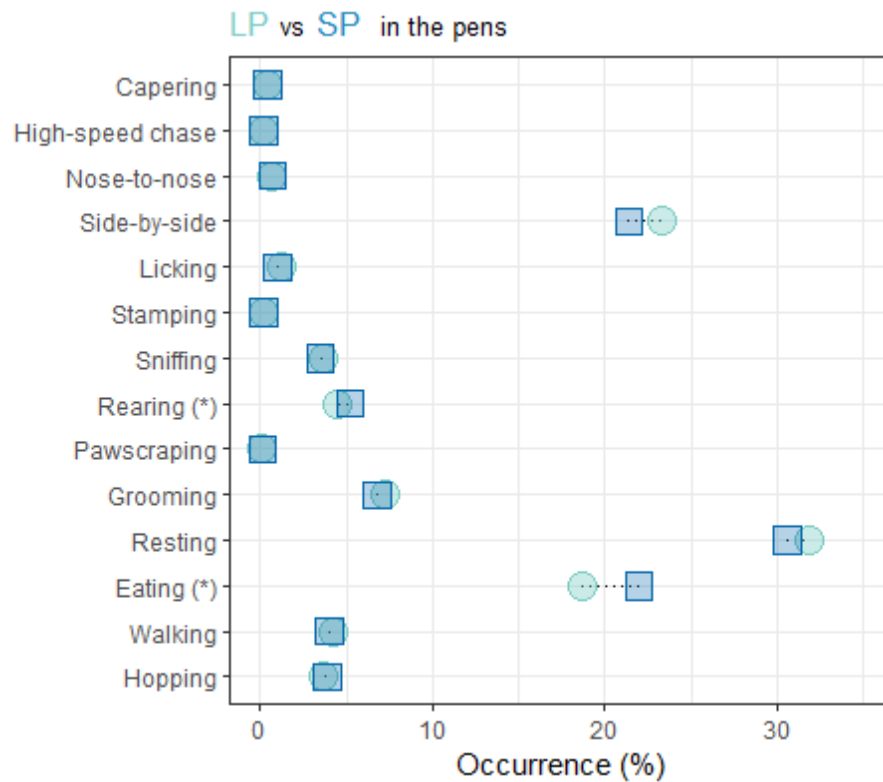
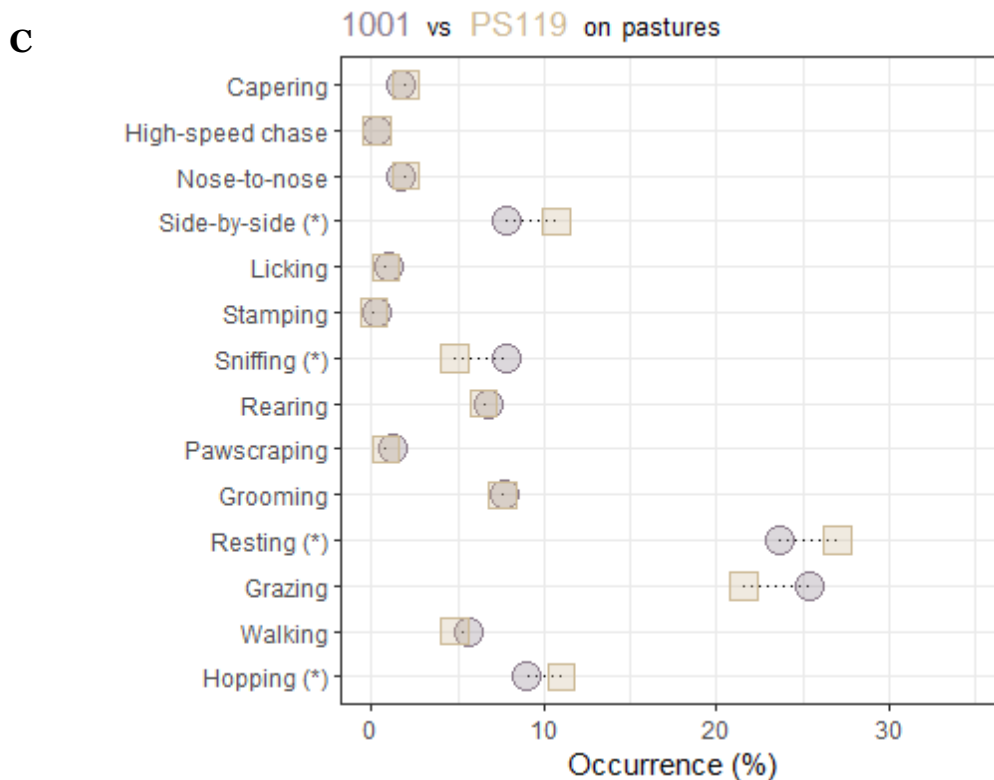
A**B**

Figure 5: Effect of pasture size [small pasture (SP): 30 m² vs. large pasture (LP): 60 m on occurrences of behaviours in rabbits (%) measured at 44, 58, and 70 days of age; aggregated data. **A:** in pastures or **B:** in pens. The (*) marks mean that the differences are statistically significant ($P < 0.05$).

Comparison of rabbit behaviour on pastures and in the pens according to genotype (Figure 6 C & D)

Outside in pastures, regardless of age and time of day, *Hopping*, *Resting*, and *Side-to-Side* were more frequent in PS119 rabbits than in 1001 rabbits (11.0% vs. 9.1%, 27.0% vs. 23.7%, and 10.7% vs. 7.8%, respectively; $P < 0.05$), whereas *Sniffing* was more frequent in 1001 rabbits than PS119 rabbits (7.8% vs. 4.8%, respectively; $P < 0.05$). In the pens, *Resting* and *Sniffing* were more frequent in 1001 rabbits than in PS119 rabbits (32.4% vs. 30.0% and 4.0% vs. 3.1%, respectively; $P < 0.05$).



D

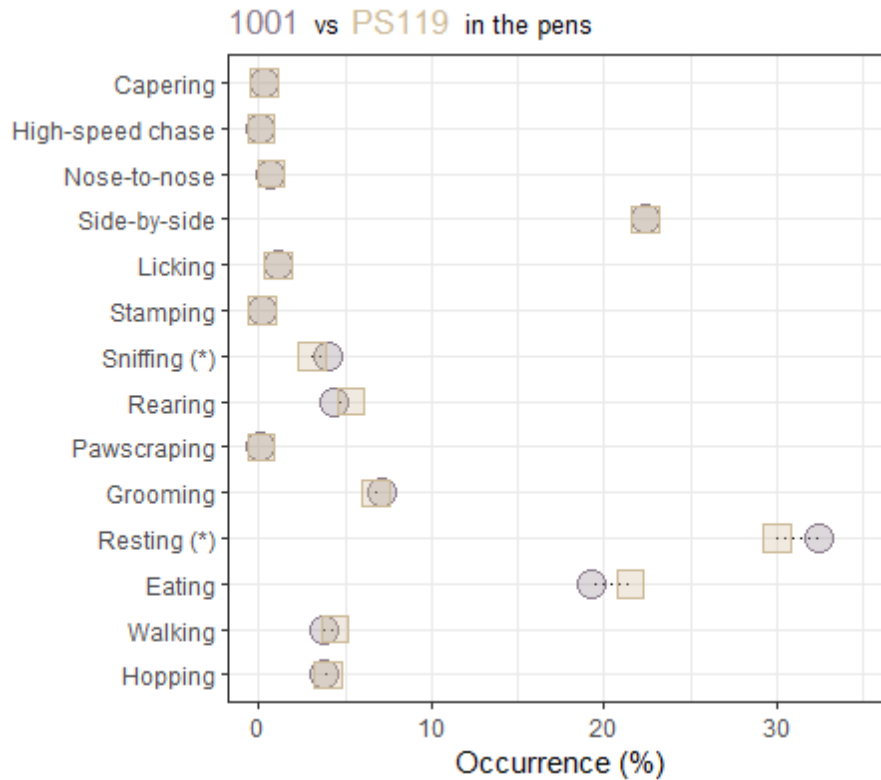


Figure 6: Effect of genotype (1001 or PS119) on occurrences of behaviours in rabbits (%) measured at 44, 58, and 70 days of age; aggregated data. **C:** in pastures and **D:** in pens. The (*) marks mean that the differences are statistically significant ($P < 0.05$).

Author's points of view

The aim of this study was to evaluate the effects of pasture size and rabbit genotype on growth, health, behaviour, and corticosterone levels in fattening rabbits. The results show that (i) the size of the outdoor grazing area influenced the grass availability and thus rabbit behaviour: *Walking* and *Grazing* behaviours were observed more frequently in larger than in smaller pastures, (ii) the rabbit genotype influenced growth traits and rabbit behaviour: PS119 rabbits were heavier at the end of the fattening period, had lower hair corticosterone levels, and *Hopping*, *Resting*, and *Side-to-Side* were observed more frequently in the grazing area.

Pelleted feed and hay consumption, health, and general behaviour of rabbits in a system with outdoor access

During the entire growing period, the pelleted feed intake was similar between rabbits in small pastures (111.0 g/day/rabbit) and large pastures (110.3 g/day/rabbit). The nutritional contribution of grazing, although weak (199.9 and 310.4 g DM/rabbit in SP and LP, respectively, over the entire growing period), may have lowered pelleted feed consumption in the periods where forage biomass was most abundant. Hay intake during the entire growing period was low (approximately 17 g/day/rabbit) compared to the value reported by Goby *et al.* (2013; 84 g/day/rabbit). Although the hay consumption data warrants being interpreted with a degree of caution, it confirms the preference of the rabbits for green and tender plants rather than dry ones (Gidenne *et al.*, 2015). Prebble *et al.* (2015) reported a lower hay intake when the front paws are placed on the hayrack than in a natural grazing posture from either the floor or whilst sitting in the hayrack. Here, most of the rabbits ate the hay with the front paws placed on the hayrack (see Supplementary Figure S4), although we also frequently observed that rabbits sat in the hayrack (see Supplementary Figure S5). Moreover, the space between the bars of the hayracks was too wide to catch and hold the hay, which facilitated hay waste. It would be preferable to lower the hayracks to the height of the rabbits' mouths so that they do not have to rear up to eat, and to narrow the bars to reduce hay waste.

Coccidiosis, due to infection with one or several species of the genus *Eimeria*, is very common in domesticated rabbits (Pakandl, 2009). Rabbits are orally infected by consuming feed or water contaminated with oocysts. Pasture-raised rabbits are particularly exposed to this disease (Legendre *et al.*, 2021) as the wild fauna plays a key role as a reservoir (Tizzani *et al.*, 2011). This makes it useful to evaluate contamination by counting oocysts, even if the presence of oocysts in faeces does not necessarily equate with the onset of a clinical form (Pilarczyk *et al.*, 2020). Here, the number of OPG in faeces was high before the rabbits had outdoor access, and it reached a peak one week after the animals went outside.

In the pens, the rabbits preferred to be on the floor below the platforms. We assume that this area mimics a shelter for rabbits (Lombardi *et al.*, 2007; Beja *et al.*, 2007), as wild rabbits tend to remain in covered areas and burrows during the daytime (Kolb, 1986). The time of day strongly influenced the spatial distribution of rabbits, as they were more frequently observed in the pastures in the morning and in the evening (see Figure 3). This agrees with Mykytowycz and Rowley (1958), who showed that wild rabbits were mostly found outside their burrows from 16:00 h to 06:00 h.

Resting was the most frequently expressed behaviour regardless of the location of the observation, followed by *Grazing* in pasture areas and *Eating* in pens. This is consistent with Prebble *et al.* (2015), who showed that rabbits spend 30% to 70% of their time grazing but remain mainly inactive in daylight. Behaviours linked with vigilance (*Rearing* and *Stamping*) were relatively rare. Monclús and Rödel (2009) reported that young animals exhibited lower vigilance rates because vigilance competes with energy gain through feed intake.

Effect of genotype

The PS119 semen used to produce the crossbred rabbits is marketed as producing robust animals, and the PS119 rabbits had higher live weights and higher average daily gains than the 1001 rabbits produced with 1001 semen. Thus, the paternal line is an interesting lever for choosing the most suitable genetic type for breeding rabbits in a system with outdoor access. Fétiqueau *et al.* (2021) showed that providing outdoor access to purebred 1777 rabbits slightly reduced their growth compared to purebred 1777 rabbits with no outdoor access. In our case, an increase in pasture size associated with a potential increase in physical activity did not appear to have an impact on the growth of both of the crossbred genotypes used. These observations may be related to the use of cross-bred rabbits. Indeed, Jaouzi *et al.* (2004) showed that crossed-breed rabbits are less impacted in terms of growth traits than purebred ones. The pelleted feeding strategy chosen in this trial may also have played a role in this result. Indeed, Fétiqueau *et al.* (2021) used a restricted feeding strategy (85 g/kg of live weight + 15 g/rabbit every 7 days), while in this present trial, the rabbits were fed *ad libitum*.

On pastures, PS119 rabbits more frequently expressed the *Resting* behaviour than did 1001 rabbits. Conversely, 1001 rabbits more frequently expressed the *Sniffing* behaviour, both in pastures and in the pens. These observations indicate a more relaxed behavioural pattern in PS119 rabbits, as further suggested by the lower corticosterone level in their hair, which suggests that they may be less affected by their environment. Corticosterone levels are known to be age-dependent, with higher levels in young animals compared to in adults (Heimbürge *et al.*, 2019), and also genotype-dependant (Redgate *et al.*, 1981). In future trials, it would be informative to compare corticosterone levels in the hair of rabbits of similar age and genotype reared in cages vs. free-range in order to evaluate the consequence of outdoor access on corticosterone levels. Indeed, D'Agata *et al.* (2009) showed that fattening rabbits kept in an outdoor system had lower fear levels in the open field test compared to indoor rabbits, and they argued that outdoor-reared animals were probably exposed to a greater number of stimuli that lead them to be less emotionally reactive and better adapted to face stressors.

Effect of pasture size

Before rabbits were given outdoor access, a difference in herbage height without a difference in the biomass production can be explained by great variability in herbage density. After rabbits were allowed access to outdoor grass, the available herbage in the 30 m² pastures was entirely consumed in 20 days, leaving only small and dry patches of short grass on otherwise bare ground. In the 60 m² pastures, grassy biomass, mainly short grass, remained available for grazing right up until the end of the fattening period. Here, we found that providing a 60 m² pasture with *ad libitum* pelleted feed and hay to 24 rabbits appeared to be sufficient in the season studied to enable rabbits to express grazing until the end of the fattening period.

The larger space available and higher biomass provided by LP pastures resulted in more observations of *Walking* and *Grazing* by rabbits in the pastures. In return, the smaller space available and lower biomass offered in SP pastures resulted in more rabbits observed *Eating* in the pens. However, we cannot relate this observation to higher pellet feed and hay intakes,

even at the end of the fattening period when there was no more grass on the smaller pastures, as our system could not reliably discriminate eating and chewing behaviours.

To conclude, this study showed that the size of the pasture area had no specific effect on rabbit growth or health. However, in the spring season, providing rabbits with a larger pasture area enhanced the expression of grazing behaviour, as there was still herbage present up until the end of the fattening period. It would be interesting to confirm these results in another season when the grass biomass could be less abundant. The rabbit genotype had an influence on their behaviour patterns, and animals from the line selected for robustness and growth traits appeared to cope better with the external stimuli, as suggested by lower corticosterone levels in their hair. The ability of all the animals to express their specific behaviours during the entire growing period together with the low incidence of digestive disorders in the present work is indicative of enhanced animal welfare. Further studies could use enrichment of the pastures to homogenize pasture use. Moreover, capturing the time budget of specific behaviours for each rabbit could help better characterize individual variability in behaviours in such a farming system.

Ethics approval

The animals were handled in accordance with the recommendations of the European Union (2010) and French legislation on the protection of animals used for scientific purposes (EU Directive 2010/63 / EU, Official Journal of the French Republic (Decree No. 2013-118)). All the protocols were approved by the Ethics Committee n° 115 of the Ministry of National Education, Higher Education and Research (approval number 16330-2018072716211212).

Author ORCIDS

M. Fetiveau: [0000-0001-5374-8950](https://orcid.org/0000-0001-5374-8950)

D. Saviotto: [0000-0002-1833-5832](https://orcid.org/0000-0002-1833-5832)

L. Fortun-Lamothe: [0000-0002-3300-8178](https://orcid.org/0000-0002-3300-8178)

V. Fillon: [0000-0003-3289-7417](https://orcid.org/0000-0003-3289-7417)

Author contributions

M. Fetiveau: Conceptualization, Methodology, Investigation, Formal analysis, Writing–Original Draft, Visualization, Project administration.

D. Saviotto: Methodology, Validation, Formal analysis, Writing–Review & Editing, Visualization.

V. Fillon: Methodology, Validation, Writing–Review & Editing, Visualization.

C. Bannelier: Investigation, Formal analysis, Writing–Review & Editing.

M. Despeyroux: Investigation, Formal Analysis.

S. Pujol: Investigation, Resources.

L. Fortun-Lamothe: Conceptualization, Methodology, Validation, Visualization, Investigation, Writing–Review & Editing, Supervision, Project administration, Funding acquisition.

Declaration of interest

None

Acknowledgments

The authors thank C. Trainini, M. Paccanelli, C. Lille-Larrocau, V. Helies, F. Benitez, and F. Richard for undertaking the daily care of the animals. We also give special thanks to all the rabbits we worked with.

Financial support statement

This study received financial support from the INRAE as part of the SANBA metaprogram.

References

- Altmann, J., 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-266.
- Beja, P., Pais, M., Palma, L., 2007. Rabbit *Oryctolagus Cuniculus* habitats in Mediterranean scrubland: The role of scrub structure and composition. *Wildlife Biology*, 1, 28-37.
- D'Agata, M., Preziuso, G., Russo, C., Dalle Zotte, A., Mourvaki, E., Paci, G., 2009. Effect of an outdoor rearing system on the welfare, growth performance, carcass and meat quality of a slow-growing rabbit population. *Meat Science*, 83, 691-696.
- Delanoue, E., Dockès, A-C., Chouteau, A., Roguet, C., Philibert, A., 2018. Regards croisés entre éleveurs et citoyens français : vision des citoyens sur l'élevage et point de vue des éleveurs sur leur perception par la société. *INRA Productions Animales*, 31, 51-68.
- Drescher, B., 1992. Housing of rabbits with respect to animal welfare. *Journal of Applied Rabbit Research*, 15, 678-83.
- European Group on Rabbit Nutrition. 2001. Technical note: attempts to harmonize chemical analyses of feeds and faeces, for rabbit feed evaluation. *World Rabbit Science*, 9, 57-64.
- Fetiveau, M., Savietto, S., Gidenne, T., Pujol, S., Aymard, P., Fortun-Lamothe, L., 2021. Effect of access to outdoor grazing and stocking density on space and pasture use, behaviour, reactivity, and growth traits of weaned rabbits. *Animal*, 15, 1-11.
- Gibbons, L.M., Jacobs, D.E., Fox, M.T., Hansen, J., 2005. McMaster egg counting technique. Retrieved on 6 January 2023 from <https://www.rvc.ac.uk/review/parasitology/EggCount/Step1.htm>
- Gidenne, T., Lebas, F., Savietto, D., Dorchies, P., Duperray, J., Davoust, C., Lamothe, L., 2015. Nutrition et alimentation. In *Le lapin : de la biologie à l'élevage* (ed. Gidenne, T, France). Quae, Versailles, France, pp. 139-184.

Goby, J.P., Huck, C., Fortun-Lamothe, L., Gidenne, T., 2013. Intake growth and digestion of the growing rabbit fed alfalfa hay or green whole carrot: first results. 3rd Conference of Asian Rabbit Production Association, Denpasar, Bali, Indonesia.

Heimbürge, S., Kanitz, E., Otten, W., 2019. The use of hair corticosterone for the assessment of stress in animals. *General and Comparative Endocrinology*, 270, 10-17.

Jaouzi, T., Barkok, A., Bouzekraoui, A., Bouymajjane, Z., 2004. Evaluation of some production parameters in rabbit. Comparative study of local Moroccan rabbit and Californian breed in pure and cross breeding. Proceedings of the 8th World Rabbit Congress, 7-10 September 2004, Puebla, Mexico, 1194-1201.

Kolb, H.H., 1986. Circadian activity in the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Mammal Review*, 16, 145-150.

Legendre, H., Goby, J.P., Duprat, A., Gidenne, T., Martin, G., 2019. Herbage intake and growth of rabbits under different pasture type, herbage allowance and quality conditions in organic production. *Animal*, 13, 495-501.

Legendre, H., Goby, J.P., Le Stum, J., Hoste, H., Cabaret, J., Gidenne, T., 2021. Parasitisme gastro-intestinal du lapin pâturage en fonction de l'âge, de la saison et du type du pâturage. 1. Nématodes. In Proceedings of the 18^{emes} Journées de la Recherche de Cunicole, Nantes, France, 9-12.

Lehmann, M., 1987. Interference of a restricted environment – as found in battery cages – with normal behaviour of young fattening rabbits. In *Rabbit Production Systems Including Welfare* (ed. Auxilia, T.), Luxembourg, Belgium, 257-268.

Lombardi, L., Fernández, N., Moreno, S., 2007. Habitat use and spatial behaviour in the European rabbit in three Mediterranean environments. *Basic and Applied Ecology*, 5, 453-463.

Monclús, R., Rödel, H.G., 2009. Influence of different individual traits on vigilance behaviour in European rabbits. *Ethology*, 115, 758-766.

Mykytowycz, R., Rowley, I., 1958. Continuous observations of the activity of the wild rabbit, *Oryctolagus Cuniculus* (L.), during 24-hour periods. *CSIRO Wildlife Research*, 1, 26-31.

Pakandl, M., 2009. Coccidia of rabbit: a review. *Folia Parasitologica*, 56, 153-166.

Pilarczyk, B., Tomza-Marciniak, A., Pilarczyk, R., Januś, E., Stanek, P., Seremak, B., Sablik, P., 2020. The effect of the sex, age, and breed of farmed rabbits and the choice of management system on the extensivity and intensity of *Eimeria* infection. *Veterinary World*, 1654-1660.

Podberscek, A.L., Blackshaw, J.K., Beattie, A.W., 1991. The behaviour of group penned and individually caged laboratory rabbits. *Applied Animal Behaviour Science*, 28, 353-363.

Prebble, J., Langford, F., Shaw, D., Meredith, A.L., 2015. The effect of four different feeding regimes on rabbit behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 169, 86-92.

R CORE TEAM, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Redgate, E.S., Fox, R.R., Taylor, F.H., 1981. Strain and age effects on immobilization stress in JAX Rabbits. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine*, 166, 442-448.

Rosell, M., Fernando de la Fuente, L., 2013. Assessing ulcerative pododermatitis of breeding rabbits. *Animals*, 3, 318-326.

Szendrő, Z., Trocino, A., Hoy, S., Xiccato, G., Villagrà, A., Maertens, L., 2019. A review of recent research outcomes on the housing of farmed domestic rabbits: reproducing does. *World Rabbit Science*, 27, 1-14.

Tizzani, P., Menzano, A., Catalano, S., Rossi, I., Meneguz, P.G., 2011. First report of *Obeliscoides cuniculi* in European brown hare (*Lepus europaeus*). *Parasitology Research*, 109, 963-966.

The National Archives, 2012. Five Freedoms. Farm Animal Welfare Council. Retrieved on 10 December 2021 from <https://webarchive.nationalarchives.gov.uk/20121010012427/http://www.fawc.org.uk/freedoms.htm>

Trocino, A., Xiccato, G., 2006. Animal welfare in reared rabbits: a review with emphasis on housing systems. *World Rabbit Science*, 14, 77 – 93.

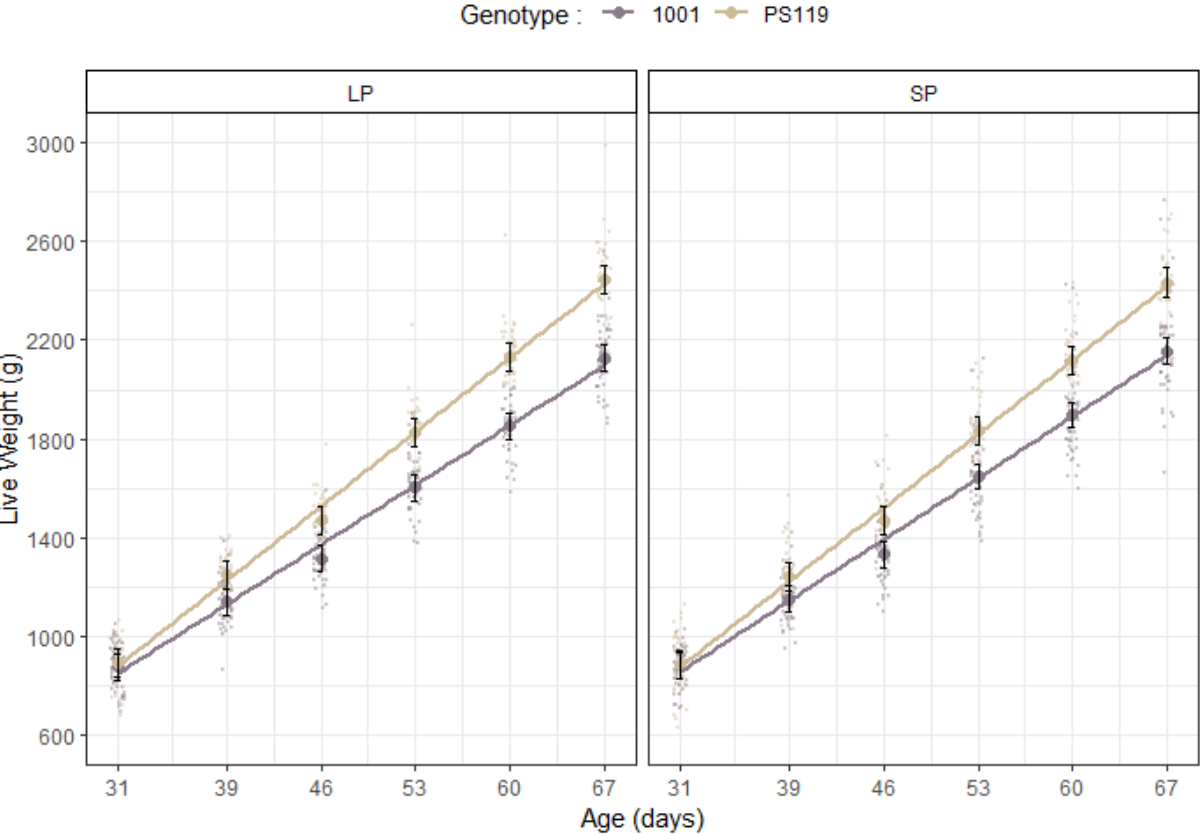
Van Soest, P.J., Robertson, J.B., Lewis, B.A., 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science*, 74, 3583-3597.

Supplementary Material

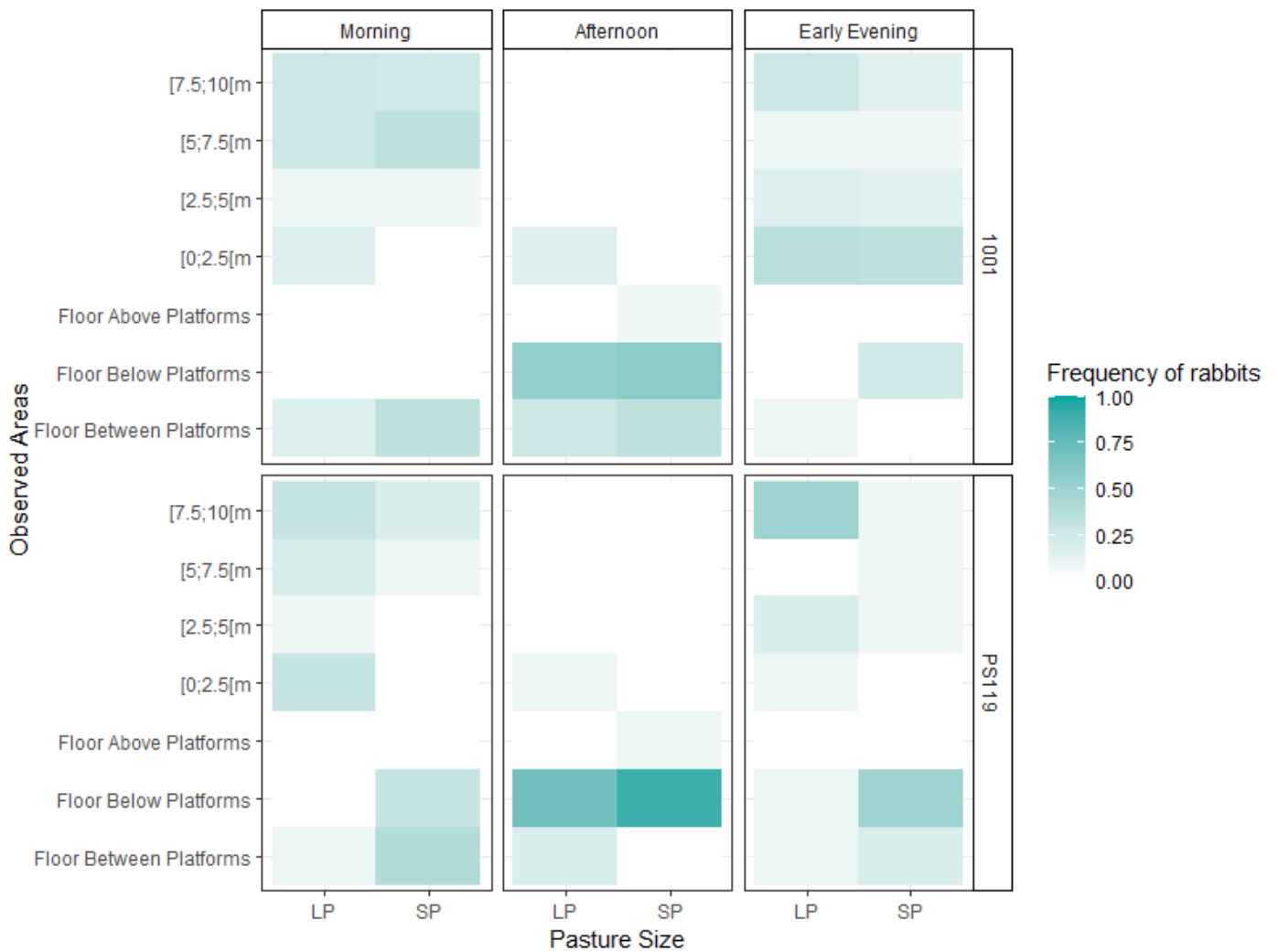
Supplementary Figure 1 Photo of 1777 × 1001 rabbits (white hair and red eyes) and 1777 × PS119 rabbits (coloured hair and black eyes)



Supplementary Figure 2 Live weight (g) of rabbits according to pasture size [small pasture (SP): 30 m² vs large pasture (LP): 60 m²], rabbit genotype (1001 or PS119) and age of the animals (from 31 to 67 days old).



Supplementary Figure 3 Mean spatial distribution of rabbits (expressed as frequency of total observations) according to pasture size [small pasture (SP): 30 m² vs large pasture (LP): 60 m²], genotype (1001 or PS119) and period of the day (morning, afternoon or evening) between 42 and 67 days



Supplementary Figure 4 Rabbits eating the hay with the front paws placed on the hayrack



Supplementary Figure 5 Rabbit seated in the hayrack



Essai 2 - Publication 3. Budget-temps des lapins issus de deux génotypes ayant accès à des parcours herbagers différant en surface

Article soumis dans la revue Applied Animal Behaviour Science.

Révision modérée soumise le 6/02/2023

Résumé :

L'objectif de cette étude était de décrire les comportements des lapins dans un système de parc avec accès à l'extérieur. La méthode du focal-sampling a été utilisée pour annoter les comportements, et nous avons testé les effets de la surface des parcours et du génotype sur l'expression de leurs comportements spécifiques. Nous avons réparti 192 lapins au sevrage en deux groupes expérimentaux qui diffèrent par la surface des parcours, à savoir un grand parcours (LP) de 60 m² (n = 96 dans 4 parcs intérieurs) et un petit parcours (SP) de 30 m² (n = 96 dans 4 parcs intérieurs). Chaque groupe contenait des lapins de deux génotypes, à savoir une moitié de lapins ♂¹⁰⁰¹ × ♀¹⁷⁷⁷ (**1001**) et une moitié de lapins ♂^{PS119} × ♀¹⁷⁷⁷ (**PS119**). Le comportement des animaux a été évalué pendant trois périodes de 15 minutes (07:00-08:00 h, 14:00-15:00 h et 19:00-20:00 h) à 45, 59 et 71 jours d'âge en notant les comportements à partir d'enregistrements vidéo. Pour faciliter l'identification individuelle, dix lapins par parc (50 % issus du génotype 1001 et 50 % issus du génotype PS119) ont été habillés de capes colorées faites main et maintenues par des sangles élastiques. Les individus trackés ont passé une plus grande partie du temps observé à l'extérieur sur les parcours par rapport à l'intérieur dans les parcs (56,9 % contre 43,1 % du temps, respectivement). Ils ont exprimé une grande variété de comportements spécifiques à l'espèce, le pâturage étant prédominant à l'extérieur (25,9 % du temps observé) et le repos étant prédominant à l'intérieur (34,2% du temps observé). Les résultats reflètent le rythme crépusculaire des lapins, les comportements d'activité étant principalement exprimés le matin et le soir. Les lapins ont passé plus de temps à sauter, pâturer et observer sur les parcours LP que SP (en moyenne, 2,5% contre 1,8%, 31,1%

contre 24,6% et 9,9% contre 7,1% du temps, respectivement ; $P < 0,05$). Les lapins PS119 ont passé plus de temps à se dresser et à observer que les lapins 1001 (en moyenne, 2,3% contre 1,1% et 9,6% contre 7,4%, respectivement ; $P < 0,05$) tandis que les lapins 1001 ont passé plus de temps à pâturer que les lapins PS119 (en moyenne, 34,7% contre 22,1%, respectivement ; $P < 0,05$). Cette étude montre qu'une surface de parcours plus importante favorise l'expression des comportements spécifiques à l'espèce. En outre, la durée d'expression de certains comportements varie selon le génotype.

Time budget of two rabbit genotypes having access to different-sized pasture areas

Manon Fétiqueau^a, Davi Savietto^a, Andrew M. Janczak^b, Carole Bannelier^a, Anne-Sophie Plagnet^a, Mathilde Tauveron^a, Laurence Fortun-Lamothe^a

^a *GenPhySE, Université de Toulouse, INRAE, ENVT, 31326 Castanet-Tolosan, France*

^b *Animal Welfare Research Group, Department of Production Animal Clinical Sciences (PRODMED), Faculty of Veterinary Medicine, Norwegian University of Life Sciences (NMBU), Ås, Norway*

Corresponding author: laurence.lamothe@inrae.fr

Abstract

Providing rabbits with an outdoor access allows them to express a large repertoire of their specific behaviours and addresses societal expectations concerning animal welfare in livestock systems. There is a need to provide knowledge on outdoor raised rabbits as, in Europe, almost all rabbits are raised in wired cages. The objective of this study was to describe the behaviours of rabbits living outdoors and the effect of genotype and pasture size. Focal sampling was used to score behaviours, and we tested the effects of pasture size and rabbit genotype on the expression of their specific behaviours. We divided 192 weaned rabbits into two experimental groups that differed in pasture size, i.e. a large pasture (LP) of 60 m² (n=96, in 4 pens with their own outdoor access) and a small pasture (SP) of 30 m² (n=96, in 4 pens with their own outdoor access). Each group contained rabbits of two genotypes, i.e. half ♂ 1001 × ♀ 1777 rabbits (1001) and half ♂ PS119 × ♀ 1777 rabbits (PS119). Rabbit behaviour was assessed for three 15-minutes periods (07:00–08:00 h, 14:00–15:00 h, and 19:00–20:00 h) when animals were aged 45, 59 and 71 days old by scoring behaviours from video recordings. The rabbits spent most of the time outside on the pastures than in the pens inside the building (56.9% vs 43.1% of the time, respectively). They expressed a large variety of species-specific behaviours, with grazing being predominant on the pastures (25.9% of observed time) and resting being

predominant in the pens (34.2% of observed time). Results reflected the crepuscular nature of rabbits, as active behaviours were mainly displayed in the morning and in the evening. More time was spent hopping, grazing and watching in LP than SP pastures (on average, 2.5% vs 1.8%, 31.1% vs 24.6% and 9.9% vs 7.1%, respectively; $P < 0.05$). PS119 rabbits spent more time rearing and watching than 1001 rabbits (on average, 2.3% vs 1.1% and 9.6% vs 7.4%, respectively; $P < 0.05$), while 1001 rabbits spent more time grazing than PS119 rabbits (on average, 34.7% vs 22.1%, respectively; $P < 0.05$). This study finds that a larger pasture size promotes the expression of species-specific behaviours. Furthermore, patterns of some behaviours varied according to genotype. These results can be used to encourage farmers to provide an outdoor area to rabbits and to choose genotypes that are better adapted to outdoor conditions.

Keywords: *Oryctolagus cuniculus*, behaviour, time budget, free-range farming, genetic lines

Introduction

In the EU, more than 90% of all meat rabbits live in wire cages within closed buildings (Szendrő et al., 2019) that restrict the expression of behaviours such as grazing and hopping, to the detriment of animal welfare (Lehmann, 1987). Nevertheless, alternative systems, although in minority, exist. For instance, in France, only 1% of organic meat rabbits have access to an outdoor area with at least 0.5 m² per animal (European Commission, 2020). Space is yet an important aspect of rabbit's life. In the wild, rabbits can travel more than 2000 m daily (Vastrade, 1987) and their home range can go up to 4 ha per individual (Coureaud et al., 2015). Space affects rabbit's behaviour because an increase in spatial availability increases locomotor activity (Jekkel et al., 2010; Dixon et al., 2010) and diversifies their behavioural repertoire (Fetiveau et al., 2021). Another component that can influence the expression of behaviours is genotype. Rabbits' genotype has mainly been studied regarding its effect on growth traits rather than on behavioural expression (Mugnai et al., 2014; Dalle Zotte et al., 2015). Nevertheless, Mugnai et al. (2008) showed that Lepirino of Viterbo rabbits, characterized as a more robust breed, expressed more social behaviours than New Zealand White rabbits,

characterized as a more productive breed (the most raised breed in the actual production system as well as its crossbreed with Californian rabbits), when both were pasture reared.

Behavioural studies can be used to indicate whether the animals' behavioural needs are being met (Dawkins, 2004). Furthermore, these studies also deal with animal's adaptation to environments in which they were put by humans (Broom, 1986; Fraser et al., 1997). Thus, they serve as a basis for animal welfare assessment. The living environment in which farmed animals are kept includes all the non-genetic factors that can influence responses and interact with the animals' genotype (King, 2006). Better meeting the needs of animals to improve their welfare can be achieved by adapting the living environment to both the physiological and behavioural needs of animals, by choosing individuals that are already adapted (or pre-disposed to adapt better) to their environment, or by considering environment–genotype interactions (Mirkena et al., 2010). To contribute to the design of welfare-friendly systems with access to outdoor areas, the main objective of the current study was to describe the behaviours of rabbits living outdoors and the effect of genotype and the pasture size. Variation of behaviour with time of day and rabbit age was also studied. The present work compared rabbits from two genotypes differing in selection history. We hypothesised that (i) a larger pasture area would enable rabbits to spend more time grazing than a smaller pasture area, and that (ii) genotype may have an influence on the expression of specific behaviours such as social interactions and maintenance.

Material and methods

Animals and housing

A total of 192 rabbits (50% males and 50% females) were reared for 42 days starting from weaning (at 31 days of age; 25th March 2021) to 72 days of age (5th May 2021). Rabbits were housed in a 30 m² building placed on a pasture and equipped with eight 2 m² roofless pens. Each pen was equipped with a hayrack (W × L × H: 24 × 41 × 48 cm) placed on the opposite side to the feeder. The longitudinal walls of the building had 4 hatches (W × H: 39 × 42 cm)

cut out to allow access to the pasture in front of each pen. The building thus counted 8 pens inside, each pen giving access to an outside pasture (n=8 pastures; See Supplementary Figure S1). No artificial lighting was provided in the building except for infrared light from an infrared lamp (175 W) placed above the pens (at 70 cm above ground level) between days 31 and 42 from 23:00 h to 06:00 h to prevent thermal stress caused by temperatures below 15 °C during the night. The outdoor area was protected from predators by a three-wire electric fence. The pastures were enclosed by a sweet-chestnut (*Castanea sativa*) fence (H: 1.0 m). The pastures were in a meadow sown in 2016 with pure fescue (*Festuca arundinacea*). The experiment took place in April 2021 and the grassland was composed of various herbaceous plants (*Lolium perenne*, *Trifolium repens*, *Crepis setosa* and *Dactylis glomerata*).

Half of the rabbits (n=96) were crossbred Californian 1001 × New-Zealand 1777 (both INRAE genetic types selected on post-weaning growth rate; 1001). The other half (n=96) were PS119 × New-Zealand 1777 (semen from a commercial genetic type selected for robustness and carcass weight; <https://hypharm.fr/en/products/male-ps-119/>; Hypharm, 49450 Sèvremoine; PS119) (see Supplementary Figure S2). At weaning, rabbits of both sexes and both genotypes were distributed into two experimental groups differing in pasture surface area, i.e., 60 m² (W × L: 6 × 10 m; Large pasture: LP) or 30 m² (W × L: 3 × 10 m; Small pasture: SP). Each group, housed in a pen having access to one pasture, contained 24 rabbits (i.e., 12 '1001' and 12 'PS119'; half males and half females). The rabbits were allowed continuous access to the pasture from days 37 to 73. Throughout the experiment, the rabbits were fed ad libitum with a pelleted diet without anti-coccidian (STABI-FIBRE, Terrya, Rignac, France; 15.2 MJ of gross energy per kg DM, 15.0% CP, 3.0% fat, 41.2% NDF, 20.8% ADF and 6.4% ADL on a DM basis) plus sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) hay (15.6 MJ of gross energy per kg DM, 4.4% CP, 56.6% NDF, 43.1% ADF and 10.2% ADL on a raw basis).

Behavioural observation

For rabbits, animal marking techniques developed and used since the mid-20th century have been disking, tattooing and dyeing (Thompson and Armour, 1954; Rowley, 1956). However,

the use of plastic discs attached to the rabbit's ear has disadvantages, as several of the tagged rabbits lose their disk and many others show suppuration between the disk and washer (Southern, 1940). Ear tattoos are hard to spot from a distance and the ears can get damaged by fighting (Rowley, 1956). Dyeing, using a dye applied either on the rabbit's head, forequarters, girth, hindquarters or back, is effective in terms of visibility, but once dye-marked, the rabbits have to be separated to prevent colour transference and allogrooming (Rowley, 1956). In the present study, we used coloured cotton cloaks inspired from Fanatico et al. (2016) and Ferreira et al. (2019) which enabled us to individually identify the exact same animals over different observation periods and days.

The behaviour of the animals was assessed during 15 minutes \times 3- observation periods using the focal sampling method (Altmann, 1973) with continuous recording when the rabbits were 45, 59 and 71 days old. Cameras (GoPro, Hero 7) were installed to capture the range area of each pen and pasture (one fixed camera per pen and per pasture placed at 1 m height, see Supplementary Figure S1). Video recordings were later decoded by a single observer. A resting pause of 10 minutes was taken every 2 videos to prevent visual fatigue and drift. Observations were made in the morning (15 min between 07:00 h and 08:00 h, just after sunrise), in the afternoon (15 min between 14:00 h and 15:00 h) and in the early evening (15 min between 19:00 h and 20:00 h, just before sunset). Ten rabbits per pen were chosen randomly for individual observation (50% 1001 \times 1777 and 50% PS119 \times 1777). The same ten rabbits per pen were observed at all ages with the help of handmade coloured cotton cloak with elastic straps (L \times W: 16 \times 13 cm; Supplementary Figure S3). We showed that the cloaks did not disturb the rabbits. Each rabbit within the same genotype was equipped with either a yellow, blue, purple, red or pink cloak (Supplementary Figure S4). The rabbits were dressed an hour before the beginning of the morning observation session to habituate them to the cloaks. Cloaks were removed after the evening observation session (i.e. they spent the whole day dressed up). These handmade cloaks were pre-tested two months before the experiment to make sure they did not disturb the rabbits and alter their behaviour. We compared the behaviours of rabbits wearing a cloak to the behaviour of rabbits that were not fitted with a cloak. To do this, we used nineteen

percent of the total number of videos. The videos were chosen randomly, at different ages, periods of the day and place of observation. Four rabbits (two with a cloak and two without a cloak) were followed for 15 minutes and their behaviours were recorded. Video recordings were analyzed using Boris software v.7.9.24 (Friard and Gamba, 2016). We were able to collect data from 95% of the dressed rabbits. The following behaviours described by Gun and Morton (1995) and Coda et al. (2020) were recorded (see Supplementary Table S1): moving (Hopping and Walking), maintenance (Grazing, Eating pellets, Eating hay, Drinking, Resting, Gnawing), comfort (Stretching, Yawning, Grooming), exploration and alertness (Pawscraping, Rearing, Sniffing, Stamping, Chinning, Watching), and interaction (between two rabbits or more: Allogrooming, Side-to-side, High-speed chase, Nose-to-nose) and Capering.

Statistical analyses

All statistical analyses were performed using R statistical software version 4.2.1 (R Core Team, 2022). The package used for analysis was lme4 and p values were extracted with Laplace approximation. To estimate the means, we used the R package emmeans and the Tukey method to adjust the p-value estimates for multiple tests.

The proportions in the data correspond to the time the observed rabbits spent performing a specific behaviour over the total time of observations for each location (pens or pastures).

Data was not normally distributed. It followed a negative binomial distribution confirmed by the difference in μ and σ and the overdispersion of σ (evaluated with a chi-squared test). Data was then analyzed by fitting negative binomial GLMMs as follows:

$$glmer.nb(y \sim a \times b + c + d + (1|e));$$

where a is pasture size (2 levels: SP and LP) and b is genotype (2 levels: 1001 and PS119), both modelled as fixed effects (with their interaction used in the model), c is rabbit age (3 levels: 45, 69, and 71 days) and d is period of the day (3 levels: morning, afternoon, and early evening), set as co-variables. Finally, e was introduced into the model as a random effect associated with the rabbit observed (n = the same 80 rabbits at different ages observed in total) in a specific

observation site (pens or pastures). For each variable, we computed the compound symmetry covariance structure of the variance-covariance matrix of errors. Statistical differences were declared at an alpha value of 0.05.

To test if fitting animals with a cloak changed their behaviour, data was analyzed by fitting negative binomial GLMMs with the rabbit's ID (2 levels: with or without a cloak) as main effect, rabbit age (3 levels: 45, 69 and 71 days) and period of the day (3 levels: morning, afternoon, and early evening) set as covariables and the pen as random effect.

Descriptive data was obtained from the same ten selected rabbits per pen (i.e., 80 rabbits in total).

Results

The results showed no effect ($P > 0.05$) of the cloak on rabbit behaviour (see Supplementary Figure S5).

Descriptive overview of rabbit behaviour in a pen system with access to pasture

The observed rabbits spent 56.9% of the time outside on the pastures and 43.1% of the time in the pens. On the pastures, Grazing and Resting were the predominant behaviours and accounted for 25.9% and 21.2% of observed time, respectively (Figure 1.A). In the pens, Resting and Side-to-Side were the predominant behaviours and accounted for 34.2% and 30.4% of observed time, respectively (Figure 1.B).

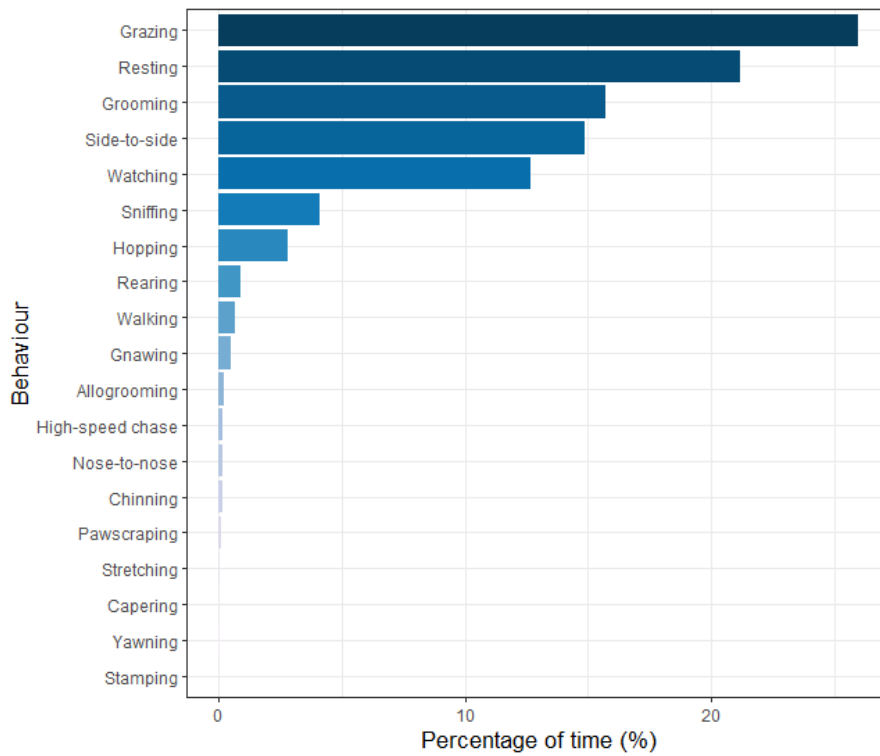


Figure 1.A. Mean percentage (%) of observed time in which rabbits expressed specific behaviours outside on the pastures.

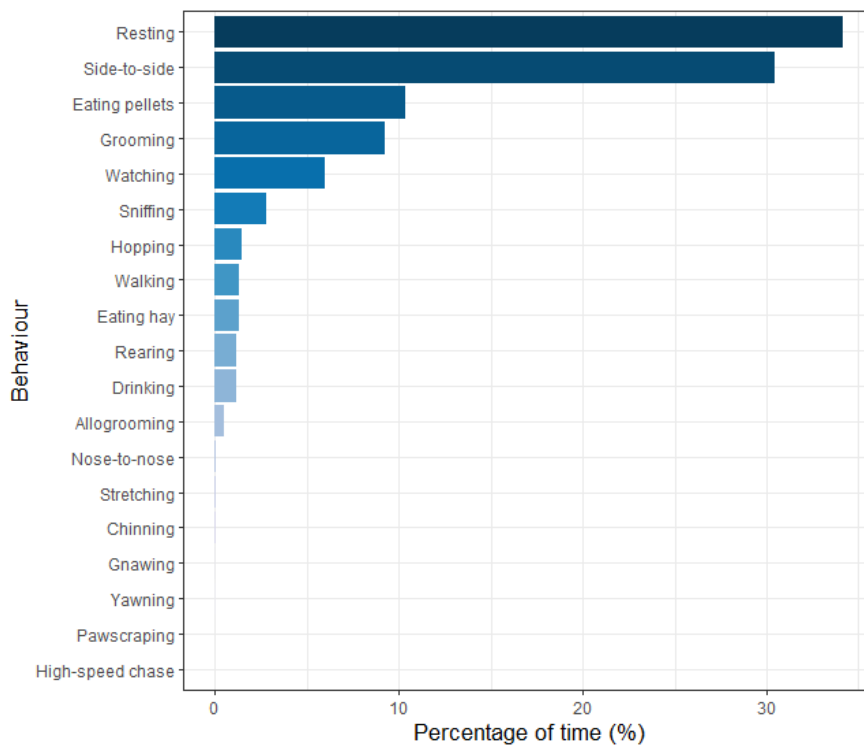


Figure 1.B. Mean percentage (%) of observed time in which rabbits expressed specific behaviours inside in the pens.

Period-of-the-day effects on behaviour

The rabbits spent more time outside on the pastures than in the pens in the morning and in the evening (on average, 64.9% vs 35.1% and 72.6% vs 27.4% of the time, respectively), but in the afternoon they spent less of their time on the pastures (35.9%) than in the pens (64.1%); descriptive statistics only.

On pastures (Figure 2.A), rabbits spent, on average, 4.9% of the time Hopping in the morning but significantly less time Hopping in the evening (2.9%) and in the afternoon (1.9%) ($P < 0.05$). Percentage of time spent Resting and Side-to-Side was significantly higher ($P < 0.05$) in the afternoon (56.4% and 34.7%, respectively) than in the morning (26.3% and 17.2%, respectively) and in the evening (29.5% and 13.6%, respectively). Percentage of time spent Grooming and Sniffing was significantly lower ($P < 0.05$) in the afternoon (7.4% and 1.7%, respectively) than in the morning (20.8% and 3.4%, respectively) and in the evening (23.2% and 3.5%, respectively).

In the pens (Figure 2.B), rabbits spent more time Watching in the morning and in the evening compared to the afternoon (on average, 9.3% and 11.0% vs 4.4%, respectively; $P < 0.05$) and more time Sniffing in the morning compared to the evening and the afternoon (on average, 6.5% vs 2.5% vs 1.6%, respectively; $P < 0.05$). Rabbits spent significantly more time Resting and Side-to-Side in the afternoon than in the morning (on average, 48.7% vs 30.5% and 38.7% vs 28.3%, respectively; $P < 0.05$), but without differences between afternoon and evening or between morning and evening.

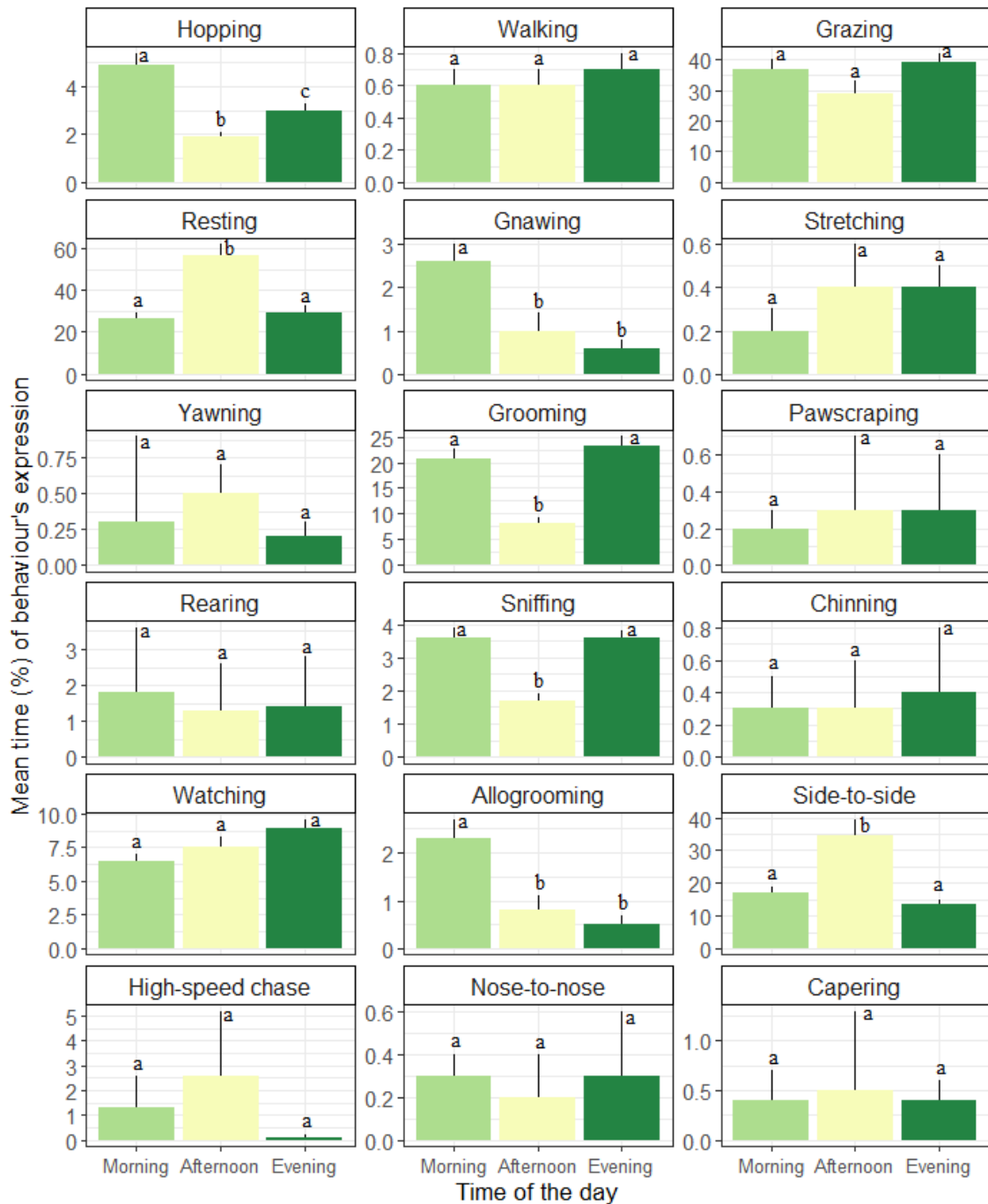


Figure 2.A. Effect of time of the day (morning: light green, afternoon: yellow, evening: dark green) on the expression of rabbits' specific behaviours (expressed as percentage of total observation time) on the pastures. For each behaviour, bars with different letters (a,b,c) differ significantly at $P < 0.05$. The black lines represent the standard error.

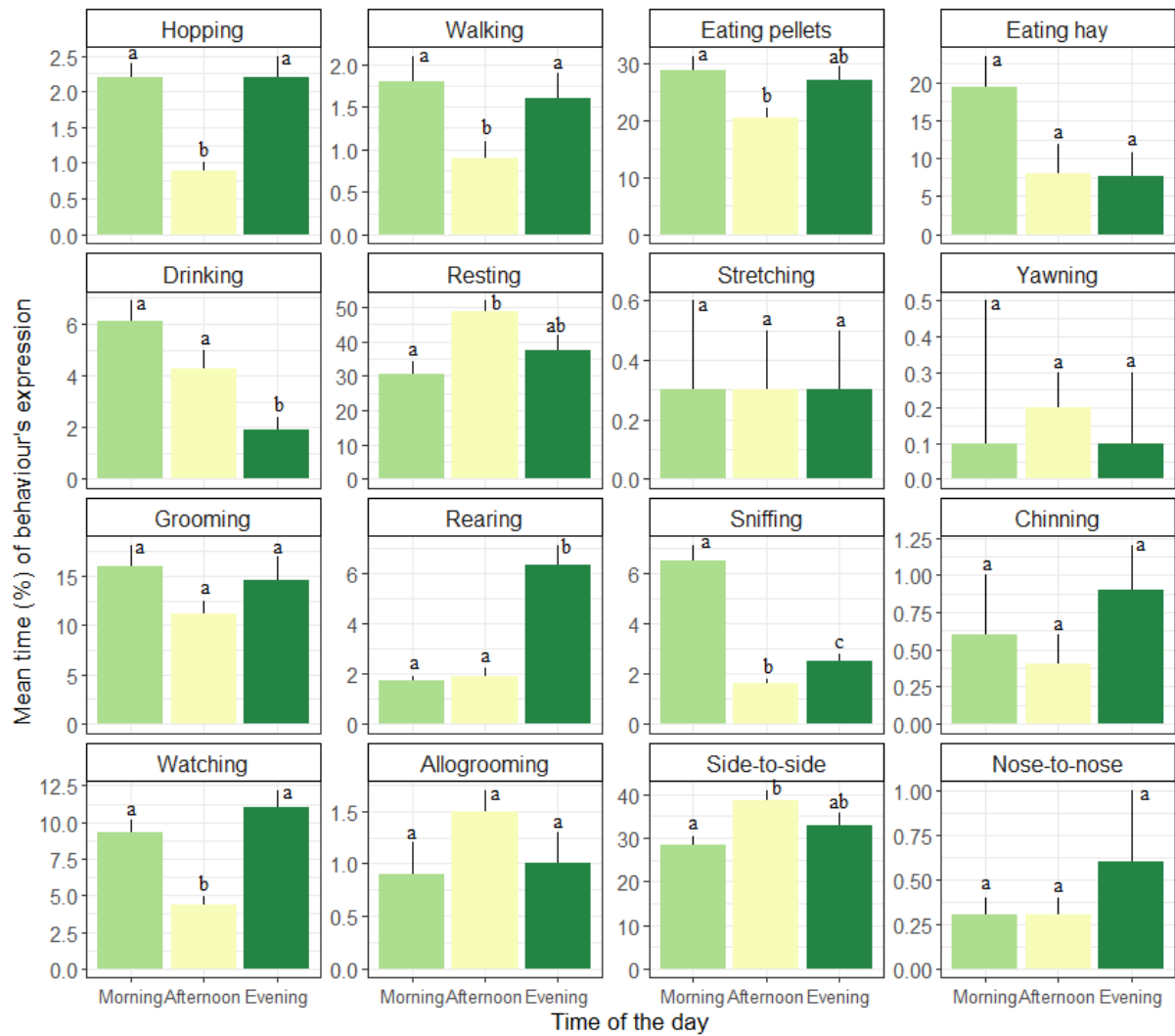


Figure 2.B. Effect of time of the day (morning: light green, afternoon: yellow, evening: dark green) on the expression of rabbits' specific behaviours (expressed as percentage of total observation time) in the pens. For each behaviour, bars with different letters (a,b,c) differ significantly at $P < 0.05$. The black lines represent the standard error.

Age effects on behaviour

At 45 days of age, rabbits spent more time in the pens than on the pastures (on average, 51.7% vs 48.3% of the time, respectively). At 59 and 71 days of age, rabbits spent more time on the pastures than in the pens (on average, 62.7% vs 37.3% and 58.9% vs 41.1% of the time, respectively); descriptive statistics only.

On pastures (Figure 3.A), rabbits spent more time Grazing at age 45 and 59 days than at age 71 days (on average, 46.2% and 41.8% vs 18.2%, respectively; $P < 0.05$) and more time Hopping at age 45 than age 71 days and age 59 days (on average, 5.1% vs 3.4% vs 2.6%, respectively; $P < 0.05$). Rabbits spent less time Resting at age 45 days than at age 59 days and 71 days (on average, 24.4% vs 45.4% and 39.8%, respectively; $P < 0.05$). The rabbits also spent less time Rearing at age 45 days than at age 71 days (on average, 1.2% vs 2.0%, respectively; $P < 0.05$) and more time Watching at age 71 days than at age 45 days and 59 days (on average, 17.6% vs 7.2% and 7.4%, respectively; $P < 0.05$).

In the pens (Figure 3.B), rabbits spent significantly more time Eating hay and Drinking at age 71 days than at age 45 days and 59 days (on average, 15.8% vs 2.2% and 3.6% and 10.5% vs 2.8% and 5.6%, respectively; $P < 0.05$). Moreover, rabbits spent significantly more time Sniffing and Watching at age 71 days than age 45 days (on average, 3.5% vs 1.4% and 12.6% vs 3.7%, respectively; $P < 0.05$). In addition, rabbits spent significantly more time Allogrooming at age 45 days than at age 71 days (on average, 3.2% vs 1.3%, respectively; $P < 0.05$).

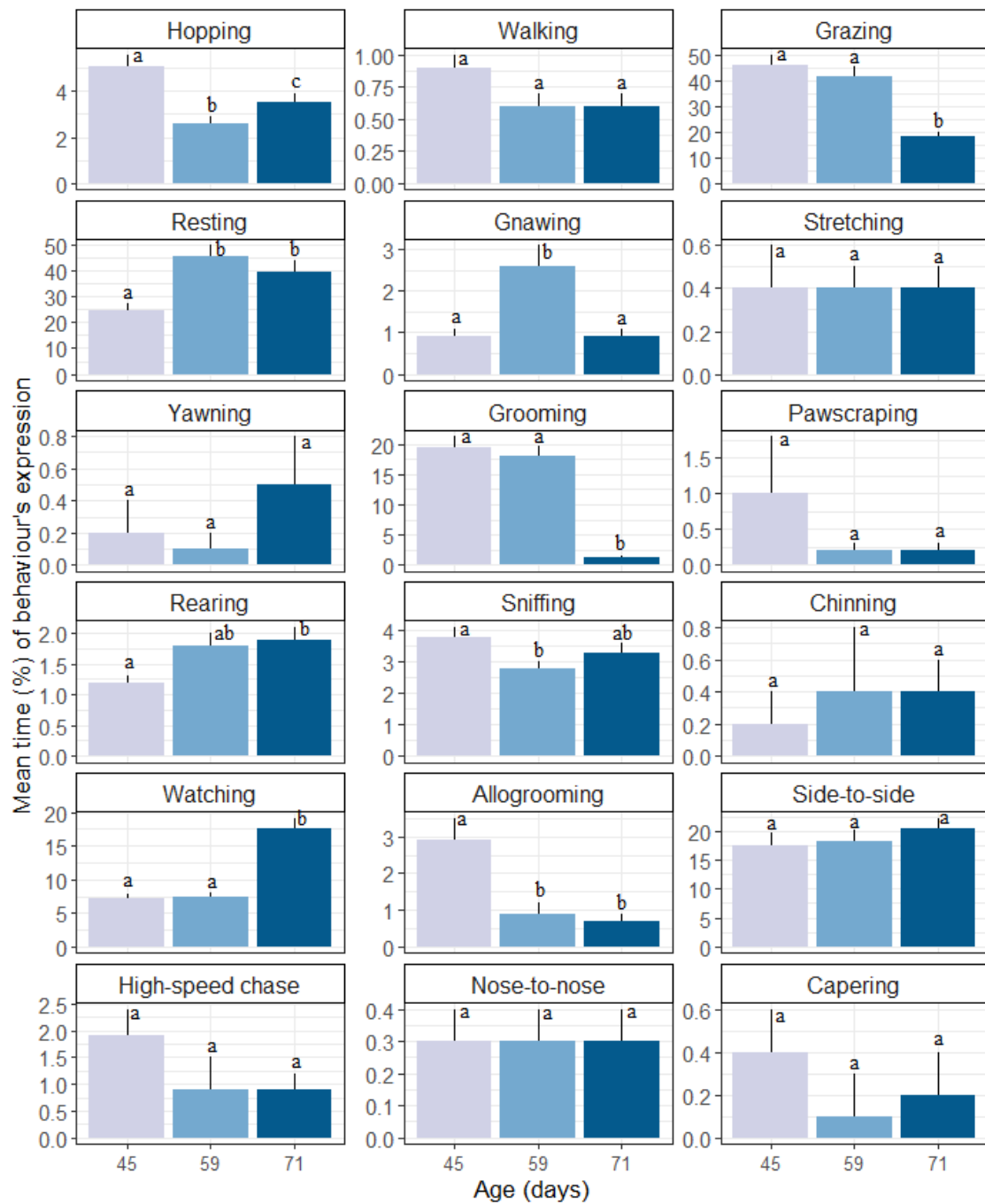


Figure 3.A. Effect of age (45: grey, 59: light blue, and 71 days old: dark blue) on the expression of rabbits' specific behaviours (expressed as percentage of total observation time) on the pastures. For each behaviour, bars with different letters (a,b,c) differ significantly at $P < 0.05$. Black lines represent the standard error.

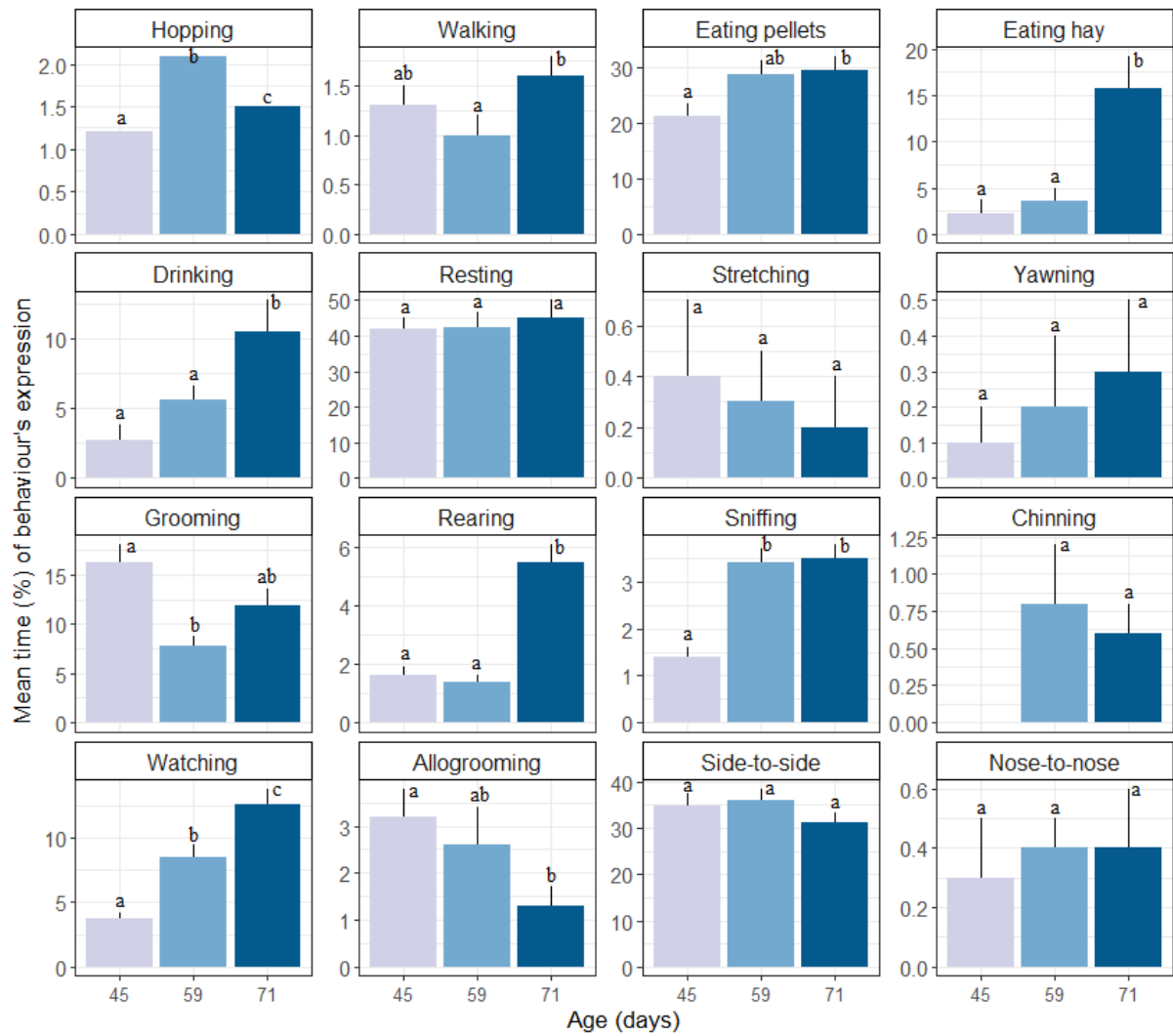


Figure 3.B. Effect of age (45: grey, 59: light blue, and 71 days old: dark blue) on expression of rabbits' specific behaviours (expressed as percentage of total observation time) in the pens.

For each behaviour, bars with different letters (a,b,c) differ significantly at $P < 0.05$. Black

lines represent the standard error.

Pasture-size and genotype effects on behaviour

PS119 rabbits spent more time on pastures than 1001 rabbits (on average, 61.2% vs 52.8% of the observed time, respectively). There was no pasture-size effect on the time rabbits (both genotypes) spent outside (on average, 49.5% on SP and 50.5% on LP); descriptive statistics only.

On pastures (Table 1), a significant interaction between pasture size and genotype was found for Gnawing and Sniffing ($P < 0.05$). More time Gnawing was spent for PS119 rabbits than 1001 rabbits in SP (on average, 2.6% vs 0.6%, respectively; $P < 0.05$) whereas the two genotypes spent a similar amount of time Gnawing in LP (0.5% vs 0.8%, respectively). More time Sniffing was spent for 1001 rabbits than PS119 rabbits in LP (on average, 4.0% vs 2.4%, respectively; $P < 0.01$) whereas the two genotypes spent a similar amount of time Sniffing in SP (on average, 2.9% vs 2.7% for 1001 vs PS119 rabbits). Rabbits spent significantly more time Hopping, Grazing and Watching in LP than SP (on average, 2.5% vs 1.8%, 31.1% vs 24.6% and 9.9% vs 7.1%, respectively; $P < 0.05$) but significantly less time Side-to-side in LP than SP (on average, 16.2% vs 25.3%, respectively; $P < 0.001$). PS119 rabbits spent more time Rearing and Watching than 1001 rabbits (on average, 2.3% vs 1.1%, and 9.6% vs 7.4%, respectively; $P < 0.05$) and significantly less time Grazing than 1001 rabbits (on average, 34.7% vs 22.1% for 1001 vs PS119 rabbits; $P < 0.001$).

Table 1 Mean (\pm SE) expression of specific rabbit behaviours (expressed as percentage of observed time) in the pastures according to pasture size (30 m²: SP and 60 m²: LP) and rabbit genotype (PS119 and 1001).

Genotype (G)	PS119		1001		P-value		
	LP	SP	LP	SP	S	G	S \times G
Hopping (%)	2.4 ^a \pm 0.2	1.9 ^{ab} \pm 0.2	2.6 ^a \pm 0.2	1.6 ^b \pm 0.2	< 0.001	0.70	0.31
Walking (%)	0.7 \pm 0.2	0.7 \pm 0.2	0.6 \pm 0.2	0.8 \pm 0.2	0.56	0.85	0.47
Grazing (%)	24.4 ^{ab} \pm 2.3	19.9 ^a \pm 2.2	39.7 ^c \pm 3.7	30.3 ^{bc} \pm 3.0	< 0.05	< 0.001	0.71
Resting (%)	31.8 \pm 3.5	36.1 \pm 3.9	30.3 \pm 4.1	30.0 \pm 3.6	0.57	0.29	0.56
Gnawing (%)	0.5 ^a \pm 0.3	2.6 ^b \pm 0.6	0.8 ^{ac} \pm 0.3	0.6 ^c \pm 0.2	0.45	< 0.05	< 0.05
Stretching (%)	0.3 \pm 0.8	0.3 \pm 0.2	0.4 \pm 0.2	0.5 \pm 0.2	0.81	0.50	0.83
Yawning (%)	0.3 \pm 0.4	1.4 \pm 1.6	0.2 \pm 0.3	0.3 \pm 0.3	0.13	0.18	0.55
Grooming (%)	20.1 \pm 2.2	17.2 \pm 1.9	17.1 \pm 1.9	15.7 \pm 1.9	0.27	0.26	0.76
Pawscraping (%)	0.5 \pm 0.6	0.3 \pm 0.3	0.4 \pm 0.3	0.3 \pm 0.3	0.67	0.97	0.75
Rearing (%)	2.4 ^a \pm 0.3	2.3 ^a \pm 0.4	1.2 ^b \pm 0.2	1.0 ^b \pm 0.2	0.70	< 0.001	0.79
Sniffing (%)	2.4 ^a \pm 0.3	2.7 ^a \pm 0.3	4.0 ^b \pm 0.4	2.9 ^{ab} \pm 0.3	0.23	< 0.01	< 0.05
Chinning (%)	0.5 \pm 0.5	1.1 \pm 1.2	0.2 \pm 0.3	0.3 \pm 0.4	0.39	0.21	0.69
Watching (%)	10.6 ^a \pm 1.2	8.7 ^{ab} \pm 1.0	9.4 ^a \pm 1.1	5.9 ^b \pm 0.7	< 0.01	< 0.05	0.28
Allogrooming (%)	1.2 \pm 0.3	1.5 \pm 0.4	0.6 \pm 0.4	1.5 \pm 0.4	0.25	0.73	0.29
Side-to-side (%)	16.7 ^a \pm 1.7	25.4 ^b \pm 2.9	15.6 ^a \pm 1.8	25.2 ^b \pm 3.1	< 0.001	0.72	0.80
High-speed chase (%)	0.7 \pm 0.5	0.5 \pm 0.4	0.2 \pm 0.2	0.4 \pm 0.3	0.83	0.25	0.44
Nose-to-nose (%)	0.3 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.80	0.78	0.71
Capering (%)	0.3 \pm 0.3	0.5 \pm 0.5	0.2 \pm 0.3	0.3 \pm 0.3	0.68	0.84	0.74

^{a-c} Means with different letters (a,b,c) in the same row differ significantly at an alpha value of 0.05

In the pens (Table 2), the effect of pasture size \times genotype interaction was significant for Eating hay, Drinking, Chinning and Allogrooming ($P < 0.05$). PS119 rabbits spent more time Eating hay in SP than LP (on average, 10.9% vs 2.0%, respectively; $P < 0.05$) while 1001 rabbits spent less time Eating hay in SP than in LP (and 1.6% vs 6.0%, respectively; $P < 0.05$). PS119 rabbits spent more time Drinking than 1001 rabbits in LP (on average, 9.9% vs 3.6%, respectively; $P < 0.05$) whereas there was no difference in SP. PS119 rabbits spent more time Chinning and Allogrooming in LP than in SP (on average, 1.9% vs 0.1% and 2.8% vs 0.6%, respectively; $P < 0.05$) whereas 1001 rabbits showed no between-pasture-size difference. Rabbits spent more time Grooming in LP than in SP (on average, 15.2% vs 9.2%, respectively; $P < 0.01$). 1001 rabbits spent more time Grooming and Sniffing than PS119 rabbits (on average, 14.3% vs 9.8% and 3.8% vs 2.4%, respectively; $P < 0.05$) but less time Rearing than PS119 rabbits (on average, 1.7% vs 2.4%, respectively, $P < 0.05$).

Table 2 Mean (\pm SE) expression of specific rabbit behaviours (expressed as percentage of observed time) in the pens according to pasture size (30 m²: SP and 60 m²: LP) and genotype (PS119 and 1001).

Genotype (G)	PS119		1001		P-Values		
	LP	SP	LP	SP	S	G	S \times G
Hopping (%)	1.5 ^{ab} \pm 0.2	1.3 ^{ab} \pm 0.2	2.0 ^a \pm 0.3	1.2 ^b \pm 0.2	< 0.05	0.36	0.24
Walking (%)	1.3 \pm 0.4	1.8 \pm 0.5	1.3 \pm 0.3	1.6 \pm 0.4	0.38	0.82	0.89
Eating pellets (%)	28.5 \pm 2.9	27.4 \pm 2.8	24.6 \pm 2.5	27.0 \pm 3.2	0.83	0.41	0.54
Eating hay (%)	2.0 ^{ac} \pm 1.0	10.9 ^b \pm 4.6	6.0 ^c \pm 2.4	1.6 ^a \pm 0.6	0.72	0.10	< 0.001
Drinking (%)	9.9 ^a \pm 2.1	4.9 ^{ab} \pm 1.2	3.6 ^b \pm 0.9	5.0 ^{ab} \pm 1.1	0.47	< 0.05	< 0.05
Resting (%)	39.1 \pm 4.7	38.6 \pm 4.3	32.6 \pm 3.3	44.1 \pm 5.0	0.14	0.81	0.14
Stretching (%)	0.4 \pm 0.4	0.2 \pm 0.2	0.4 \pm 0.4	0.2 \pm 0.2	0.59	0.92	0.94
Yawning (%)	0.2 \pm 0.4	0.1 \pm 0.1	0.3 \pm 0.4	0.2 \pm 0.3	0.80	0.47	0.88
Grooming (%)	14.0 ^a \pm 2.2	6.8 ^b \pm 1.2	16.5 ^a \pm 2.1	12.5 ^a \pm 1.8	< 0.01	< 0.05	0.14
Rearing (%)	1.6 ^a \pm 0.3	3.7 ^b \pm 0.4	1.5 ^a \pm 0.3	1.9 ^a \pm 0.4	< 0.01	< 0.05	0.09
Sniffing (%)	2.0 ^a \pm 0.3	2.8 ^{ab} \pm 0.3	3.7 ^b \pm 0.4	3.9 ^b \pm 0.5	0.19	< 0.001	0.25
Chinning (%)	1.9 ^a \pm 1.1	0.1 ^b \pm 0.1	0.5 ^{ab} \pm 0.2	0.4 ^{ab} \pm 0.3	0.07	0.78	< 0.01
Watching (%)	7.6 \pm 1.2	6.7 \pm 1.0	9.3 \pm 1.3	8.8 \pm 1.4	0.92	0.75	0.64
Allogrooming (%)	2.8 ^a \pm 0.6	0.6 ^b \pm 0.2	0.8 ^b \pm 0.2	1.1 ^{ab} \pm 0.4	< 0.05	< 0.05	< 0.01
Side-to-side (%)	33.7 \pm 2.8	32.8 \pm 2.6	32.7 \pm 2.5	33.4 \pm 2.8	0.98	0.93	0.75
Nose-to-nose (%)	0.5 \pm 0.3	0.4 \pm 0.3	0.2 \pm 0.2	0.4 \pm 0.2	0.94	0.53	0.56

^{a-c} Means with different letters (a,b,c) in the same row differ significantly at an alpha value of 0.05

Discussion

Our results showed that rabbit time budgets are dependent on (1) environment (longer time Grazing and Resting on pastures compared to Resting in the pens), (2) size of the grazing area (more time was spent Grazing in the 60 m² than the 30 m² pastures), and (3) rabbit genotype (PS119 rabbits spent more time Rearing and Watching and less time Grazing than 1001 rabbits on the pastures).

Rabbits spent the majority of their time outside on pastures, grazing. This corroborates observations by Prebble et al. (2015) who showed that rabbits spent between 30% and 70% of their time outside of their burrows grazing, with time spent grazing varying between 2.5 and 6.5 hours a day. Our findings also fit well with Mykytowycz and Rowley (1958) who showed that wild rabbits spent an average of 47.2% of the observed time (12 hours in their study) budget feeding. After grazing, the behaviour with the second longest duration on pastures was resting. This is again consistent with Mykytowycz and Rowley (1958) who showed that resting was the second-longest time budget behaviour. In the pens, rabbits spent more time resting close together than outside on pastures. This suggests that they used the pens as refuges where they displayed inactivity-related behaviours, as shown by Kolb (1986) and Postollec et al. (2008). The limited space available in the pens (2 m²) may also explain the large amount of time rabbits spent side-to-side. The percentage of rabbit time budget spent expressing alertness behaviours such as watching, rearing and stamping was low both on pastures (on average, 12%, 2% and 0%, respectively) and in pens (on average, 6%, 2% and 0%, respectively). Vigilance is described as an anti-predator behaviour (Elgar, 1989) that enables rabbits to detect predators early and communicate the danger to other rabbits. Monclús et al. (2006) showed that young rabbits (under 1 year old) displayed less vigilance than adult rabbits (above one year old) and suggested that this was because vigilance inhibits foraging and the associated feed intake which may be more important for fitness in younger rabbits with higher growth than older rabbits. The same ecological principle may apply to our growing rabbits.

Rabbits spent more time on the pastures in the morning and in the evening, where they spent more time on locomotor behaviours, such as hopping, and comfort behaviours such as grooming, than in the afternoon. In the afternoon, they spent more time performing maintenance behaviours, such as resting, than in the morning and evening. This supports findings by Mykytowycz and Rowley (1958) and Podberscek et al. (1991) who showed that rabbits, like other crepuscular animals, were mainly inactive between 10h00 and 14h00 and most active in dark hours.

Rabbits spent more time grazing and less time resting on the pastures at age 45 and 59 days than at age 71 days. Fétique et al. (2023) showed, on the same trial, that on-pasture biomass (grass and legumes) was, on average with all pastures size combined, 16 times more abundant when the rabbits were aged 35 days than 73 days and 4.4 times more abundant when the rabbits were aged 59 days than 73 days. The shortage of available biomass on the pastures would then have limited the rabbits' ability and opportunity to graze, and led them to change the time allocated to each behaviour (Mykytowycz and Rowley, 1958).

Grazing is often carried out at the same time as a locomotory behaviour such as walking or hopping and occasionally at the same time as behaviours linked to vigilance, such as rearing and watching. Southern (1940) asserted that rabbits essentially have three different kinds of feeding behaviour, one of which was qualified as "normal feeding" characterized by true cropping carried out as a slow movement punctuated by raising the head in an alert posture at regular intervals. Here, we observed this "normal feeding" behaviour. The two other categories of feeding behaviour, i.e. "voracious feeding" (which often occurs before a storm with the head kept down the whole time) and "casual feeding" (in which the animal interrupts its basking to nibble idly at various plants and grasses), were not observed in the present study. Moreover, with larger space available (the 60-m² pastures) and, consequently, a higher biomass offered, the rabbits spent more time hopping, grazing and watching on the pastures. The observed difference in the expression of hopping between 60-m² and 30-m² pastures was however minor (2,5% and 1,8%, respectively) and the effect must be interpreted with care.

On pastures, PS119 rabbits spent more time expressing rearing and watching than 1001 rabbits. It thus seems that PS119 rabbits interacted for longer time with their environment, which could indicate that they are either more active or more alert than 1001 rabbits. In making this distinction, it would have been useful to differentiate between the rearing position linked to vigilance and the rearing position linked to curiosity, as rabbits were often observed to rear up towards an element of the environment, such as the fence for example. However, the observed difference in the expression of rearing (2,3% vs 1,1% of the observed time for PS119 vs 1001), even though significant, was small between both genotypes and any interpretation in this regard must be taken cautiously. The 1001 rabbits spent more time in the pens than the PS119 rabbits. Fétiqueau et al. (2023) showed that PS119 rabbits more frequently expressed resting outside than 1001 rabbits, whereas 1001 rabbits more frequently expressed resting inside the huts. The 1001 rabbits may therefore have a less relaxed behavioural phenotype than PS119 rabbits when outside, and may be more frightened by external stimuli, as also suggested by their higher hair corticosterone level (Fétiqueau et al., 2023). Another possible explanation is that 1001 rabbits, which are albino, might have a higher skin and eye sensitivity to UV rays (Fertl and Rosel, 2009; Stephenson et al., 2022) that would make them less well adapted to living outside if not provided with shelters than the coloured PS119 rabbits.

These results confirmed the importance of offering outdoor access to rabbits as it allows them to express a larger variety of specific behaviours; grazing being the predominant behaviour. Moreover, the dominance of grazing behaviour suggests it reflects a behavioural need in rabbit and restriction may impair their welfare as shown by Hugues et al. (1989). A challenge lies in choosing an optimal grass surface for animals given constraints faced by the farmer (land availability, number of animals, meadow's composition...). In our case, in the season studied, a 60-m² pasture area with 24 young rabbits seemed sufficient to allow them to graze continuously over the entire growing period. It is important to note, however, that while this area is sufficient to satisfy the need for grazing, it does not meet the nutritional needs of the animals. Additional supplementation with a complete feed is necessary.

Conclusion

This study provides new knowledge on the behavioural time budget of rabbits in a pen system with outdoor access and new non-invasive highly-visible marking method to study rabbit behaviour. With the help of this method, we documented a crepuscular behaviour of domesticated rabbits, which is similar to what has been observed in wild rabbits. Grazing was the predominant behaviour outside on the pasture, whereas resting was largely the predominant behaviour inside in the pens. A 60 m² pasture area enabled the rabbits to spend more time grazing than a 30 m² pasture area. Times spent on behaviours differed between genotypes, suggesting differences in the rabbits' perception of their environment. The results suggest selection programs (or crossbreeding schemes) could be used to produce a phenotype that is better adapted to the outdoor environment. Moreover, the results highlight the importance of offering rabbits as much outdoor grassy space as possible to allow them to express behaviours such as grazing for the duration of the rearing period.

Ethics approval

The animals were handled in accordance with the recommendations of the European Union (2010) and French legislation on the protection of animals used for scientific purposes (EU Directive 2010/63 / EU, Official Journal of the French Republic (Decree No. 2013-118)). All the protocols were approved by the Ethics Committee n° 115 of the Ministry of National Education, Higher Education and Research (approval number 16330-2018072716211212).

Acknowledgements

The authors thank C.Trainini, M.Paccanelli, C.Lille-Larroucau, V.Helies, F.Benitez, and F.Richard for handling daily care of the animals. The authors also thank V. Fillon and C. Dugué for their help in dressing the rabbits. We also give special thanks to all the rabbits we worked with.

References

- Altmann, J., 1973. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49, 227-266.
<https://doi.org/10.1163/156853974X00534>
- Broom, D.M., 1986. Indicators of poor welfare. *British Veterinary Journal* 142, 524-526.
- Coda, K.A., Fortman, J.D., García, K.D., 2020. Behavioral effects of cage size and environmental enrichment in New Zealand White rabbits. *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science* 59, 356-364. <https://doi.org/10.30802/AALAS-JAALAS-19-000136>
- Coureaud, G., Rödel, H.G., Le Normand, B., Fortun-Lamothe, L., Bignon, L., 2015. Habitat et comportement, in : Gidenne, T. (Ed), *Le lapin de la biologie à l'élevage*. QUAE, Versailles, France, pp. 107-136.
- Dalle Zotte, A., Szendrő, K., Gerencsér, Zs., Szendrő, Zs., Cullere, M., Odermatt, M., Radnai, I., Matics, Zs., 2015. Effect of genotype, housing system and hay supplementation on carcass traits and meat quality of growing rabbits. *Meat Science* 110, 126-134.
<https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2015.07.012>.
- Dawkins, M.S., 2004. Using behaviour to assess animal welfare. *Animal Welfare* 13, 3-7.
<https://doi.org/10.1017/S0962728600014317>.
- Dixon, L.M., Hardiman, J.R., Cooper, J.J., 2010. The effects of spatial restriction on the behavior of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Veterinary Behavior* 5, 302-308.
<https://doi.org/10.1016/j.jveb.2010.07.002>.
- Elgar, M.A., 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews* 64, 13-33. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1989.tb00636.x>
- European Commission., 2020. Commission implementing regulation (EU) 2020/464 of 26 March 2020. https://eur-lex.europa.eu/eli/reg_impl/2020/464/oj (accessed 14 October 2022).

- Fanatico, A.C., Mench, J.A., Archer, G.S., Liang, Y., Brewer Gunsaulis, V.B., Owens, C.M., Donoghue, A.M., 2016. Effect of outdoor structure enrichments on the performance, use of range area, and behavior of organic meat chickens. *Poultry Science* 95, 1980-1988. <https://doi.org/10.3382/ps/pew196>
- Ferreira, V.H., Peuteman, B., Lormant, F., Valenchon, M., Germain, K., Brachet, M., Leterrier, C., Lansade, L., Calandreau, L., Guesdon, V., 2019. Relationship between ranging behavior and spatial memory of free-range chickens. *Behavioural Processes* 166, 103888. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.103888>.
- Fraser, D., Weary, D.M., Pajor, E.A., Miligan, B.N., 1997. A scientific conception of animal welfare that reflects ethical concerns. *Animal Welfare* 6, 187-205. <https://doi.org/10.1017/S0962728600019795> .
- Friard, O., Gamba, M., 2016. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution* 7,1325-1330.
- Fetiveau, M., Saviotto, S., Gidenne, T., Pujol, S., Aymard, P., Fortun-Lamothe, L., 2021. Effect of access to outdoor grazing and stocking density on space and pasture use, behaviour, reactivity, and growth traits of weaned rabbits. *Animal* 15, 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2021.100334>.
- Fetiveau, M., Saviotto, Bannelier, C., Fillon, V., Despeyroux, M., Pujol, S., Fortun-Lamothe, L., 2023. Effect of outdoor grazing size and genotype on space and pasture use, behaviour, health and growth traits of weaned rabbits. *Animal Open Space*, accepted.
- Fertl, D., Rosel, P.E., 2009. Albinism, in: Perrin, W.F., Würsig, B., Thewissen, J.G.M. (Eds), *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, pp. 24-26. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00006-7>
- Gunn, D., Morton, D.B., 1995. Inventory of the behavior of New Zealand White rabbits in laboratory cages. *Applied Animal Behaviour Science* 45, 277-292. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(95\)00627-5](https://doi.org/10.1016/0168-1591(95)00627-5).

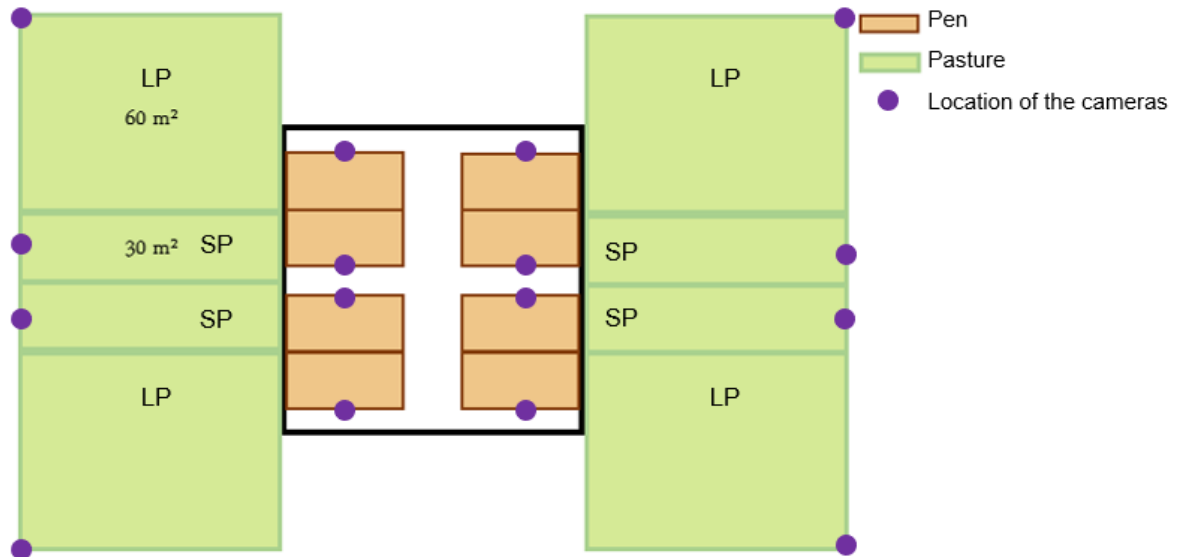
- Hugues, B.O., Duncan, I.J.H., Brown, M.F., 1989. The performance of nest building by domestic hens: is it more important than the construction of a nest? *Animal Behaviour* 37, 210-214. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(89\)90111-5](https://doi.org/10.1016/0003-3472(89)90111-5).
- Jekkel, G., Milisits, G., Nagy, I., 2010. Effect of alternative rearing methods on the behaviour and on the growth and slaughter traits of growing rabbits. *Archives Animal Breeding* 53, 205-215. <https://doi.org/10.5194/aab-53-205-2010>.
- King, G., 2006. Animals and environment. https://animalbiosciences.uoguelph.ca/~gking/Ag_2350/animenv.htm (accessed 4 October 2022).
- Kolb, H.H., 1986. Circadian activity in the wild rabbit (*Oryctolagus Cuniculus*). *Mammal Review* 16, 145-150. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1986.tb00035.x>
- Lehmann, M., 1987. Interference of a restricted environment – as found in battery cages – with normal behaviour of young fattening rabbits, in: Auxilia, T. (Ed), *Rabbit Production Systems Including Welfare: a seminar in the community programme for the coordination of agricultural research*. Commission of the European Communities, 257-268.
- Mirkena, T., Duguma, G., Haile, A., Tibbo, M., Okeyo, A.M., Wurzinger, M., Sölkner, J., 2010. Genetics of adaptation in domestic farm animals: a review. *Livestock Science* 132, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2010.05.003>
- Monclús, R., Rödel, H.G., von Holst, D., 2006. Fox odour increases vigilance in European Rabbits: a study under semi-natural conditions. *Ethology* 112, 1186-1193. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01275.x>
- Mugnai, C., Dal Bosco, A., Moscati, L., Battistacci, L., Mourvaki, E., Cardinali, R., Castellini, C., 2008. Pasture availability and genotype effects on rabbits: health and welfare. *Proceedings of the 9th World Rabbit Congress, 10-13 June 2008, Verona, Italy*, 1207-1211.
- Mugnai, C., Dal Bosco, A., Cardinali, R., Rebollar, P.G., Moscati, L., Castellini, C., 2014. Effect of pasture availability and genotype on welfare, immune function, performance and meat characteristics of growing rabbits. *World Rabbit Science* 22, 29-39.

- Mykutowycz, R., Rowley, I., 1958. Continuous observations of the activity of the wild rabbit, *Oryctolagus Cuniculus* (L.), during 24-hour periods. *CSIRO Wildlife Research* 1, 26-31.
<https://doi.org/10.1071/CWR9580026>
- Podberscek, A.L., Blackshaw, J.K., Beattie, A.W., 1991. The behaviour of group penned and individually caged laboratory rabbits. *Applied Animal Behaviour Science* 28, 353-363.
[https://doi.org/10.1016/0168-1591\(91\)90167-V](https://doi.org/10.1016/0168-1591(91)90167-V)
- Postollec, G., Boilletot, E., Maurice, C., Michel, V., 2008. The effect of pen size and an enrichment structure (elevated platform) on the performances and the behaviour of fattening rabbits. *Animal Welfare* 17, 53-59.
- Prebble, J., Langford, F., Shaw, D., Meredith, A.L., 2015. The effect of four different feeding regimes on rabbit behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 169, 86-92.
<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.05.003>
- R CORE TEAM, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rowley, I., 1956. Individual marking of the rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.). *CSIRO Wildlife Research* 1, 40-44. <https://doi.org/10.1071/CWR9560040>
- Southern, H.N., 1940. The ecology and population dynamics of the wild rabbit (*Oryctolagus Cuniculus*). *Applied Biology* 27, 33-53.
- Stephenson, B.P., Velani, Z., Ihász, N., 2022. The effect of albinism on avian predator attack rates in eastern garter snakes. *Zoology* 150, 125987.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125987>
- Szendrő, Z., Trocino, A., Hoy, S., Xiccato, G., Villagrà, A., Maertens, L., 2019. A review of recent research outcomes on the housing of farmed domestic rabbits: reproducing does. *World Rabbit Science* 27, 1-14.
- Thompson, H.V., Amour, C.J., 1954. Methods of marking wild rabbits. *The Journal of Wildlife Management* 18, 411-414.

Vastrade, M., 1987. Spacing behaviour of free-ranging domestic rabbits, *Oryctolagus cuniculus*
L. *Applied Animal Behaviour Science* 18, 185-195.

Supplementary Material

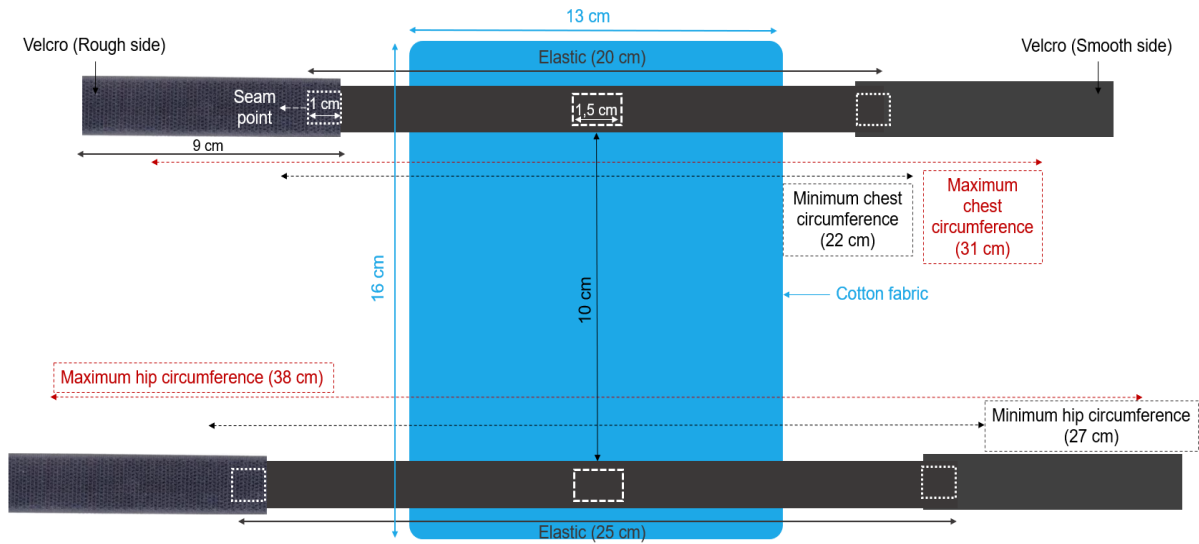
Supplementary Figure 1 Experimental rabbit housing system



Supplementary Figure 2 Photo of 1777 × 1001 rabbits (white ones with red eyes) and 1777 × PS119 rabbits (coloured ones with black eyes)



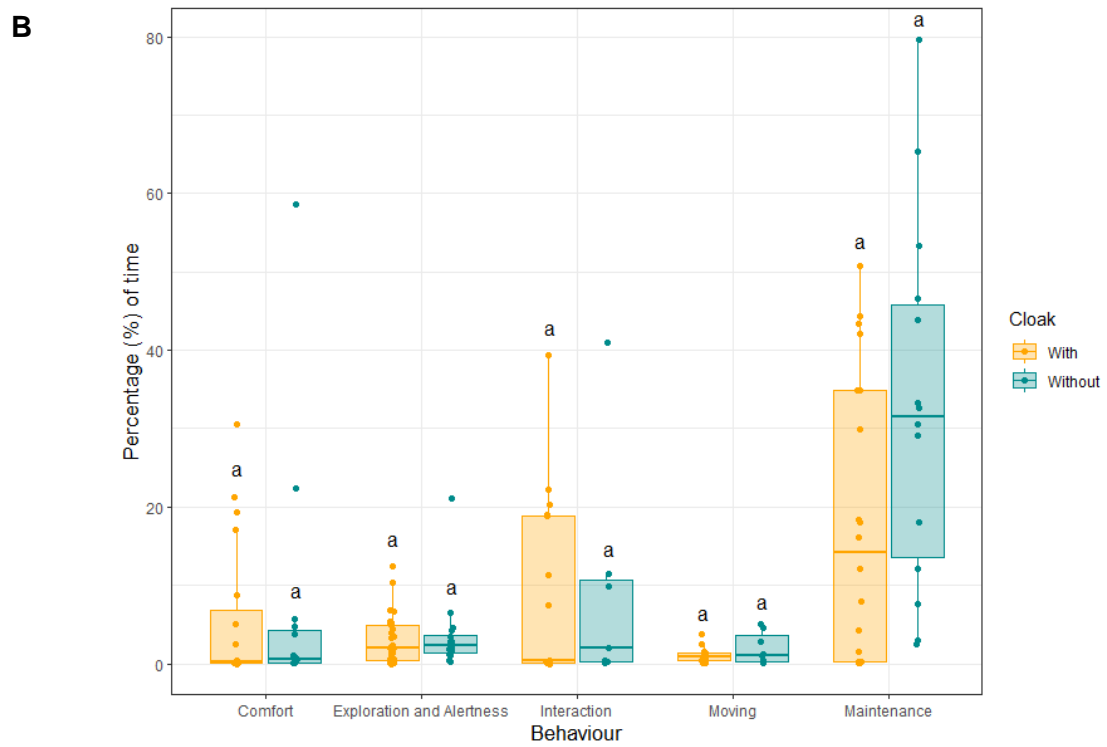
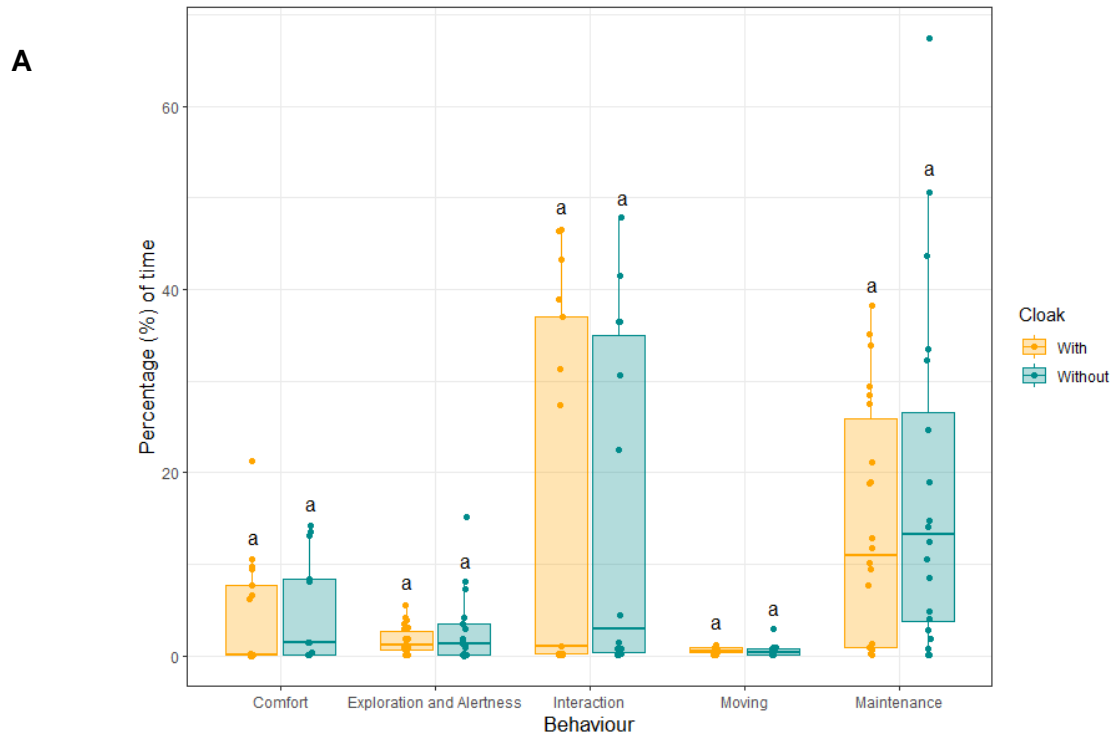
Supplementary Figure 3 Blue-print example of a coloured cotton cloak with elastic straps designed to be put on growing rabbits to make them individual for sampling.



Supplementary Figure 4 A PS119 rabbit in an alert position, wearing a yellow cloak (left photo), and a 1001 rabbit resting, wearing a blue cloak (right photo).



Supplementary Figure 5 Percentage (%) of observed time in which rabbits expressed specific behaviours on the pastures (**A**) and in the pens (**B**) according to rabbits wearing a cloak (with) or not (without).



Supplementary Table 1 Ethogram of the behaviors recorded (described by Gun and Morton (1995) and Coda *et al.* (2020))

BEHAVIOR CATEGORY	BEHAVIOR	DEFINITION
Moving	Hopping	The animal moves the two front legs forward and then brings the two back legs under its body. The body is more or less extended according to the animal's speed.
	Walking	The animal moves slowly, the four legs always in contact with the ground, by desynchronizing its back legs.
Maintenance	Grazing	Head above grass or other fresh herbage, eating or chewing
	Eating Hay	Head in the hay rack, biting or chewing dried plants (hay)
	Eating Pellets	Head above food bowl. Ingesting or chewing pellets
	Resting	The animal is sitting still, laying down, may be sleeping, not moving around
	Drinking	Head in close proximity to water. Animal slakes his thirst swallowing water
	Gnawing	The animal nibbles or chews any element of the surrounding environment with its incisors
Comfort	Stretching	The animal extends front paws forwards with the head tipped back or the animal extends upwards on its limbs, and arches its back
	Yawning	The animal opens its mouth wide. This behaviour is usually performed after or during stretching.
	Grooming	The animal is licking or lightly chewing at its fur, rubbing, or scratching itself with its paws
Exploration/Alertness	Pawscraping	The animal is using forepaws to scrape at ground or object
	Rearing	The animal is up on both hind legs
	Sniffing	The animal smells its environment or the air with its nose
	Stamping	An alarm behavior where the animal hit the ground with its hind feet
	Chinning	Scent marking behavior. The animal deposits with its chin odoriferous substances upon objects or elements present in the surrounding environment
	Watching	The animal is often rearing and concentrates his attention, focuses on elements present in the surrounding environment
Interactions	Allogrooming	Licking a partner, preferentially the ears or muzzle
	Side-to-side	Body to body contact
	High-speed chase	Running for several metres behind another animal
	Nose to nose	Two rabbits are in contact with each other through the nose only
	Capering	The animal exhibits a frenetic random activity period, hops or jumps into the air, runs around, may twist body or head around, quickly moves from a standstill

Essai 3 - Publication 4. Effet du temps d'accès aux parcours herbagers et de leur enrichissement sur l'utilisation de l'espace et des pâturages, le comportement, la santé et la croissance chez le lapin

Article publié dans la revue *Animal*

DOI : 10.1016/j.animal.2023.100724

Résumé :

Offrir aux lapins un parcours herbager leur permet d'exprimer une grande variété de comportements spécifiques, comme pâturer tant que l'herbe persiste. Néanmoins, les lapins vivant à l'extérieur peuvent être exposés à des facteurs de stress. Un temps d'accès à l'extérieur contrôlé peut aider à préserver la ressource herbagère, tandis qu'une cachette peut offrir aux lapins un espace sécurisé. Dans cette étude, nous avons étudié la croissance, la santé et l'expression des comportements spécifiques des lapins en fonction de leur temps d'accès à l'extérieur et de la mise à disposition, ou non, d'une cachette sur un parcours herbager de 30 m² pendant la saison estivale. Nous avons réparti 144 lapins en quatre groupes (H8Y : n=36 ; H8N : n=36 ; H3Y : n=36 ; H3N : n=36) différant par le temps d'accès aux parcours herbagers (H8, huit heures par jour de 0900 h à 1700 h, et H3, trois heures par jour de 0900 h à 1200 h) et par la présence d'une cachette (Y, avec une cachette en bois en forme de toit, et N, sans). La croissance et la morbidité des lapins ont été mesurées pour chaque individu chaque semaine de 34 à 76 jours d'âge. Le comportement des animaux a été évalué aux âges 43, 60 et 74 jours par un examen visuel direct. La biomasse herbeuse disponible a été évaluée aux âges 36, 54 et 77 jours. Nous avons également mesuré le temps que les lapins mettaient pour entrer et sortir des parcs intérieurs à chaque ouverture de trappes et le taux de corticostérone accumulé dans les poils pendant la période d'engraissement. Il n'a pas été montré de différences entre les groupes pour le poids vif (en moyenne, 2534 g à 76 jours d'âge) et le taux de mortalité (18,7 %).

Les lapins ont exprimé une grande variété de comportements spécifiques, le pâturage étant le plus fréquent (30,9% des observations). Le comportement de recherche de nourriture comme le reniflement et le grattage des pattes au sol ont été plus fréquemment observés chez les lapins H3 que chez les lapins H8 (1,1 % contre 0,3 % et 8,4 % contre 6,2 %, respectivement ; $P < 0,05$). Il n'y a pas eu d'effet du temps d'accès ou de la mise à disposition d'une cachette sur le taux de corticostérone dans les poils ou sur le temps de sortie et d'entrée des parcs intérieurs. Plus de patch de sol nu ont été observés sur les parcours H8 que H3 (26,8 contre 15,6 %, respectivement ; $P < 0,05$). Sur la totalité de la période de croissance, le taux d'ingestion de biomasse était plus élevé chez les lapins du groupe H3 que ceux du groupe H8 et plus élevé chez les lapins du groupe N que ceux du groupe Y (1,9 vs 0,9 g MS/lapin/h et 1,8 vs 0,9 g MS/lapin/h, respectivement ; $P < 0,05$). En conclusion, un temps d'accès très restreint a eu tendance à ralentir la mise à nu des parcours sans effets néfastes sur la croissance et la santé des lapins. Les animaux confrontés à un temps d'accès très restreint ont adopté leurs comportements de pâturage.

Effect of outdoor grazing-area access time and enrichment on space and pasture use, behaviour, health and growth traits of weaned rabbits

M. Fétiqueau^a, D. Savietto^a, V. Fillon^a, C. Bannelier^a, S. Pujol^a, L. Fortun-Lamothe^a

^a*GenPhySE, Université de Toulouse, INRAE, ENVT, 31326 Castanet-Tolosan, France*

Corresponding author: Laurence Fortun-Lamothe. Email: laurence.lamothe@inrae.fr

Abstract

Providing rabbits with a grassy outdoor area allows them to express a broad variety of specific behaviours such as grazing where grazeable herbage persists. However, rabbits that graze are also exposed to external stressors. Controlled outdoor access time may help preserve the grassland resource, while a hiding place may offer the rabbits a secure space. We focused on rabbit growth, health and behaviour according to outdoor access time and the presence of a hideout on a 30-m² pasture area. We divided 144 rabbits into four groups (**H8Y**: n=36; **H8N**: n=36; **H3Y**: n=36; **H3N**: n=36) that differed in access time (**H8**, four replicates, eight hours a day from 0900 h to 1700 h; and **H3**, four replicates, three hours a day from 0900 h to 1200 h) and the presence of a hideout (**Y**, four replicates, with a roof-shaped wooden hideout; and **N**, four replicates, without). Rabbit growth and morbidity were measured weekly for each rabbit from 34 to 76 days of age. Rabbit behaviour was assessed at days 43, 60 and 74 by direct visual scanning. Available grassy biomass was evaluated at days 36, 54 and 77. We also measured the time rabbits took to enter and exit the mobile house and the level of corticosterone accumulated in their hair during the fattening period. There were no between-group differences in live weight (on average, 2 534 g at 76 days of age) and mortality rate (18.7%). The rabbits expressed a broad variety of specific behaviours, with grazing being the most frequent (30.9% of all the observed behaviours). Foraging behaviours including pawscraping and sniffing were more frequently observed in H3 rabbits than H8 rabbits (1.1% vs. 0.3% and 8.4% vs. 6.2%, respectively; $P < 0.05$). There was neither an access-time nor

hideout-presence effect on rabbit hair corticosterone levels or time to exit and enter the pens. Patches of bare ground were more frequent in H8 pastures than H3 pastures (26.8 vs. 15.6%, respectively; $P < 0.05$). Over the whole growing period, the biomass intake rate was higher in H3 than H8 and higher in N than Y (1.9 vs. 0.9 g DM/rabbit/h and 1.8 vs. 0.9 g DM/rabbit/h, respectively; $P < 0.05$). In conclusion, restricted access time tended to slow the reduction of the grass resource but had no detrimental effects on rabbit growth or health. Rabbits facing restricted access time adapted their grazing behaviour. A hideout helps rabbits cope with external stressors.

Keywords: *Oryctolagus cuniculus*, free-range area, welfare, corticosterone, shelter

Implications

Rabbits are herbivores, and access to an enriched, grassy outdoor space enables them to express a diverse range of specific behaviours such as grazing or foraging. It is important that the grass resource remain available throughout the fattening period so as not to restrict the expression of these specific behaviours. Managed access time had a moderate influence on preservation of the grass resource as it gave the rabbits a very strong motivation to graze. Enrichment of the living environment with a hideout could help maintain the attractiveness of a pasture, regardless of the state of the grass resource.

Introduction

Indoor farming systems keep animals in environments that are highly restricted in terms of size and complexity compared to their wild counterparts (McPhee and Carlstead, 1996). Cage-based housing systems used in rabbit husbandry restrain animal locomotion (Lehmann, 1987) and constrain the expression of specific behaviours such as grazing (Thompson, 1951; Mykytowycz *et al.*, 1958) and foraging (Prebble *et al.*, 2015) that are ubiquitous in herbivorous species like rabbits. Caged rabbits are therefore likely to experience frustration because their behavioural needs are not met. Elevated corticosterone levels and stereotypic behaviours are

often a sign of frustration (Latham and Mason, 2010) and can lead to stress that, in turn, affects growth and induces disease (Wood-Gush *et al.*, 1975). Expectations are often inferred from anticipatory behaviours (Anderson *et al.*, 2020). Anticipatory behaviours may indicate a positive emotional state in readiness for a reward (Rolls, 2005). They are expressed by an arousal of activity and spatial proximity to where the reward is presented to the animals (Anderson *et al.*, 2015). If we define welfare as the absence of negative emotions and the presence of positive emotions (Boissy *et al.*, 2007), there is a strong rationale for providing rabbits with environmentally-enriched and species-adapted living conditions.

A grazing area meets rabbits' physiological and behavioural needs. Rabbits are herbivores and thus show a strong dietary preference for grass over pellets (Leslie *et al.*, 2004), which also improves their dental health and intestinal activity (Kamphues, 2001). In the wild, however, rabbits mainly live in diverse spaces that offer grass to feed on as well as trees, bushes and scrubs to take refuge and hide from predators (Moreno *et al.*, 1996; Beja *et al.*, 2007; Lombardi *et al.*, 2007). In husbandry conditions, rabbit welfare, health and growth can be improved by ensuring that the outdoor layout does not restrict the behavioural patterns of the rabbits when outside.

Our previous research showed that growing rabbits given access to grassy pastures spent most of their time near the entrance of the rabbit house, especially in the first two weeks after weaning (Fetiveau *et al.*, 2021). The areas closer to the house are thus more prone to soiling, which can promote parasitic infestations like *Eimeria* sp. In wild rabbits, Lombardi *et al.* (2007) showed that enrichment of the outdoor area with refuges leads to an even distribution of the animals on the pasture. In poultry, Fanatico *et al.* (2016) showed that chickens used the range more fully if it was provided with a constructed enrichment. Additionally, Hegelund *et al.* (2005) observed more hens on pasture and more hens away from the area immediately outside the hen house when pasture had artificial cover compared to uncovered pasture. Taken together, these results suggest that providing pastures with shelters could be a promising way to stimulate rabbits to use the whole pasture area, thus preventing the accumulation of faeces

close to the mobile house and therefore limiting parasitism, as suggested by Van de Weerd *et al.* (2009). Shelters could also keep the pastures attractive to the rabbits, regardless of the amount of grass left.

Mykytowycz *et al.* (1958) showed that rabbits spend between 2.5 and 6 hours a day grazing. Providing rabbits with a sufficient pasture area would be the most obvious solution to enable them to consistently freely express grazing behaviour over time (Fetiveau *et al.*, 2023), but it relies on farms with enough land to accommodate all the animals, including for plot rotations. Alternatively, reducing stocking density can preserve available grass biomass (Fetiveau *et al.*, 2021). Limiting access time to pasture is also another successful solution to prevent degradation of the pasture resource (Pérez-Ramírez *et al.*, 2008) since the quantity of herbage consumed by grazing animals depends on grazing time, bite rate and intake per bite (Holmes, 1989). Restricted access time to pasture has been intensively studied in ruminants. Newman *et al.* (1994) showed that grazing animals have the ability to adapt their intake rate via greater motivation to graze when outdoor access time is restricted. For instance, in cows, when access time to pastures was decreased from 8 to 4 hours a day, the proportion of time spent grazing, grass intake per minute and intake per bite all increased (Pérez-Ramírez *et al.*, 2008; Kennedy *et al.*, 2009). It would therefore be instructive to test whether rabbits adapt their grazing behaviour when outdoor access time is restricted. In contrast to cows, rabbit grazing behaviour has been under-researched. Thompson (1951) showed that grazing rabbits performed 120 jaw movements per minute during chewing, and Legendre *et al.* (2019) showed that rabbits are able to ingest up to 40% of their liveweight in grass every day.

This study focused on the effects of access time and the presence of a hideout on the behaviour, stress levels, health status and growth traits of weaned rabbits. We determined whether pastures environmentally enriched with a hideout (a) are more attractive to rabbits, regardless of the amount of grass available; (b) reduce the stress of rabbits as it better mimics their natural environment; and (c) favour health, reducing the risk of parasitic infestation by encouraging the animals to explore the entire surface of the pasture, thus spreading droppings more evenly

over the pasture. We also determined whether restricted access time to pastures (a) preserves the grassy biomass until the end of the fattening period, thus enabling rabbits to continuously graze since grazing is the major expressed behaviour of this species; (b) induces frustration, leading to higher stress; and (c) improves growth since rabbits spent more time resting in the mobile house.

Material and methods

Animals and experimental design

A total of 144 rabbits (crossbred '1001' × '1777' INRAE genetic types) of both sexes (50% of males and 50% of females) were reared for 44 days as of weaning (34 days of age; 25th May 2021) up to 76 days of age (7th July 2021). Before weaning, the rabbits were housed in wire cages (L × W × H: 90 × 90 × 60 cm) by litter. The cages were provided with a platform and a gnawing stick. After weaning (during the present experiment), rabbits were housed in a 30-m² mobile house placed in a pasture and equipped with eight 2-m² roofless pens, as described by Fétiqueau *et al.* (2021). Each pen was equipped with two platforms (W × L: 35 × 100 cm) and a hayrack (W × L × H: 24 × 41 × 48 cm) placed on the side opposite the feeder, between the two platforms. The longitudinal walls of the mobile shed had four hatches (W × H: 39 × 42 cm) designed to allow access to the pastures in front of each pen (see Supplementary Figure S1). No artificial lighting was provided inside the mobile house. The outdoor area was protected from predators by a three-wire electric fence. The pastures were limited on the outside edge with flexible electric netting (H: 65 cm) and a sweet chestnut (*Castanea sativa*) fence (H: 100 cm) between each paddock, with each log set 2–3 cm apart. The pastures were in a meadow sown in 2016 with pure fescue (*Festuca arundinacea*) and since covered mainly with *Lolium perenne*, *Trifolium repens* and *Crepis setosa*, but with a substantial amount of *Rumex crispus* and *Hordeum murinum* on each pasture (not quantified).

At weaning, rabbits of both sexes were evenly distributed in a 2 × 2 factorial design, including access time to a 30-m² pasture area (8 hours a day from 0900 h to 1700 h: **H8**, or 3 hours a

day from 0900 h to 1200 h: **H3**) and the presence (**Y**: yes) or absence (**N**: no) of a wooden A-frame hideout ($W \times L \times H$: $75 \times 63 \times 40$ cm; see Supplementary Figure S2). In total, there were four experimental groups (**H8Y**: $n=36$, **H3Y**: $n=36$, **H8N**: $n=36$, **H3N**: $n=36$) with two repetitions of 18 rabbits per group. Animal density was 9 rabbits/m² in the pens and 0.6 rabbits/m² on the pastures (18 rabbits on 2 m² or 30 m², respectively). On weekends, all groups had three hours of access to the pasture (from 0900 h to 1200 h). Each hatch between the indoor area and the pasture was kept open during the outdoor access time for the free movement of animals. Since rabbits are crepuscular animals, we chose to only allow outdoor access in daylight in order to gain better knowledge of their motivation to go outside. Experimenters made voice signals (i) when they entered the mobile house to open the hatches, and (ii) when they moved from the bottom of the paddocks to the entrance of the rabbit house to make the rabbits enter. Rabbits were given access to the pastures from days 40 to 76. Throughout the experiment, the rabbits were fed *ad libitum* with a pelleted diet (STABI-FIBRE, Terrya, Rignac, France; 15.6 MJ of gross energy per kg DM, 15.1% CP, 3.0% fat, 55.3% NDF, 32.3% ADF and 6.7% ADL on a DM basis) and with hay (15.5 MJ of gross energy per kg DM, 5.1% CP, 59.3% NDF, 34.7% ADF and 7.2% ADL on a raw basis). The diet contained wheat bran, sugar beet pulp, sunflower cake, dehydrated alfalfa, barley, sunflower seed hull, beet molasses, rapeseed cake, extruded peas, extruded flaxseed, rapeseed oil and additives (minerals: calcium carbonate, sodium chloride, dicalcium phosphate; vitamins A, B1, D3, E; micronutrients: Co, Cu, Fe, Mn, Se, Zn; organic acids). The animals were individually weighed once a week between days 34 and 76. Pelleted feed and hay intake per pen-paddock were measured weekly.

Ambient parameters and grassland areas

The temperature and humidity inside and outside the shed were recorded daily with a probe (Omega OM-CP-RHTEMP101A). Rainfall and wind speed were also monitored daily from the INRAE CLIMATIK platform (<https://intranet.inrae.fr/climatik/>) managed by the AgroClim laboratory (Avignon, France). Herbage height was measured in each paddock with a grazing

stick at 25 points along two transects per paddock on days 36, 54 and 77. Botanical composition, defined as the proportion of legumes or grass in eight 0.25-m² plots, was also measured at days 36, 54 and 77. To estimate plant biomass in the pastures, four 0.25-m² plots were sampled at a distance of 0.5 m, 2 m, 4 m and 6 m from the exit hatch along two transects at days 36, 54 and 77, by cutting all the grass inside the plots at a height of 2 cm from the ground. Samples were pooled and placed in micro-perforated bags and stored at 4°C. The samples were then analysed using the methods described by the EGRAN (2001) group as most appropriate for rabbit nutritional experiments, i.e., dry matter (48 h at 60°C; ISO 6496:1999 method), ash, crude protein (N x 6.25, Dumas method, ISO 16634:2004 method) and fibres (ADL, ADF and lignin; Van Soest *et al.*, 1991).

Rabbit exit time

Throughout the experiment, the time the first rabbit exited the mobile house to go to the pasture was measured at each hatch opening (at 0900 h, Monday to Sunday). Additionally, when rabbits were aged 65 days, the sequence beginning with the experimenter entering the mobile house to the opening of the hatch of each pen was video-recorded to identify signs of frustration. The recording was analysed using Boris software (Friard and Gamba, 2016) to measure the spatial distribution of the animals in the pens (animals were counted on the floor between the platforms, on the floor under the platform near the hatch, on the floor under the platform opposite the hatch, on the platform near the hatch, and on the platform opposite the hatch), and to describe their behaviours using the *ad-libitum* sampling method (Altmann, 1973).

Rabbit entrance time

Each time a hatch was locked (1200 h for H3 or 1700 h for H8 on Monday to Friday, and at 1200 h on Saturday and Sunday), the time taken to put all the rabbits back in their pens was measured in order to evaluate whether the animals showed resistance to entering the pen (interpreted as a possible sign of frustration). The rabbits were herded back into their pens by

one experimenter who entered the paddocks and clapped her/his hands while speaking to the animals. A second experimenter then closed the hatch doors.

Spatial distribution of rabbits

Spatial distribution of the rabbits in the pens and on the pastures was evaluated four times a week (twice a day for two days, i.e., at 1000 h and 1600 h) for six weeks. We counted the number of rabbits in (i) three areas inside the pens: on the platforms; on the ground floor between the two platforms; and under the platforms. We also counted the rabbits in (ii) five areas in the paddocks: from 0 to 2.5 m from the exit hatch; from 2.5 to 5.0 m; from 5.0 to 7.5 m; and from 7.5 to 10.0 m, and in a 20-cm radius around the hideout, which was placed at 6 m from the hatch.

Behavioural evaluation

Behaviour of animals was assessed for 10 minutes using the scan sampling method (Altmann, 1973) with direct simultaneously observations inside the mobile shed and outside on pastures (the time interval between two scans was 2 sec). Observations were made in the morning (between 0900 h and 1100 h, with all groups having outdoor access) and in the afternoon (between 1500 h and 1700 h with only group H8 having outdoor access) on rabbits aged 43, 60 and 74 days old. We recorded 22 different behaviours, classed into six categories (see Supplementary Table S1), as described by Gun and Morton (1995) and Coda *et al.* (2020): moving (*Hopping* and *Walking*); maintenance (*Grazing*, *Eating hay*, *Eating pellets*, *Resting*, *Drinking*, *Gnawing*); comfort (*Stretching*, *Yawning*, *Grooming*); exploration and alertness (*Pawscraping*, *Rearing*, *Sniffing*, *Stamping*, *Chinning*, *Watching*); interaction (between two or more rabbits: *Allogrooming*, *Side-by-side*, *High-speed chase*, *Nose-to-nose*); and *Capering* (*happy leap known as 'binky'*). All these behaviours are not mutually exclusive and can overlap each other. The results are expressed as the percentage of total observations. The number of times rabbits entered and exited the hideout and the behaviours of rabbits under the hideout

were assessed on 30-minute video-recording sequences filmed between 0930 h and 1000 h on days 42, 56 and 67.

Hair corticosterone levels

A patch of hair (5 × 5 cm) was shaved with small clippers on all the rabbits from the back just behind the shoulder blades at 40 days of age, and the hair was then discarded. Then, at 71 days of age, around 250 mg of hair was collected from 38 rabbits (50% of each sex and each group) by shaving following the same protocol. The samples were stored at -20°C until extraction of corticosterone. The method used was an adapted ELISA corticosterone immunoassay: we used a competitive immunoassay kit designed for the quantitative measurement of salivary cortisol (Salimetrics® Cortisol Enzyme Immunoassay kit) following the procedure developed by Salimetrics. Optical density was read on a Glomax spectrophotometer (Promega) at 450 nm and 490 nm. The concentration of each sample was determined by interpolation using a 4-parameter non-linear regression curve fit (Myassays software) and converted into pg/mg considering dilution factors.

Rabbit health

The health status of animals was checked once a week between days 34 and 76 (healthy was defined as having no sign of disease, thinness, digestive problem, abscess). Mortality was monitored daily. Coccidia oocysts were counted on 9 grams of faeces taken once a week in each pen. Samples were collected on a steel shelf set in place under one of the two platforms of each pen, then stored at 5°C for no more than 3 days before analysis according to the McMaster method (Gibbons *et al.*, 2005).

Statistical analysis

All analyses were performed using R statistical software, version 4.0.3 (R Core Team, 2020). Mathematical equations of the statistical models described below are available in Supplementary Table S2.

Analysis of each variable detailed below used a compound symmetry covariance structure of the R matrix. Herbage height data was analysed using independent linear models for each day of measurement. The proportion of grass, legumes, bare ground and stems was analysed with a proportion test for each day of measurement. Biomass available in pastures at days 36, 54 and 77 was analysed using a linear model that included access time (two levels: H3 and H8), hideout presence (two levels: Y and N) and their interaction as fixed effects, and the pen as a random effect, the pen being the experimental unit. The biomass intake rate was analysed using a mixed linear model that included access time (two levels: H3 and H8), hideout presence (two levels: Y and N) and their interaction as fixed effects, and the pen (experimental unit) as a random effect. Liveweight of rabbits at 34 and 76 days of age and average daily gain between days 34 and 76 were analysed with a mixed model that included access time (two levels: H3 and H8), hideout presence (two levels: Y or N) and their interaction as fixed effects, and the animal (experimental unit) as a random effect. Mortality between days 34 and 76 days of age was analysed as a binary trait (0 = dead and 1 = alive) using a logistic regression model with access time, hideout presence and their interaction as fixed effects, and the pen (experimental unit) as a random effect. Spatial distribution data was analysed using a negative binomial regression that included access time, hideout presence and their interaction as fixed effects, and the pens (experimental unit) as a random effect for only the morning period. The proportions correspond to the total number of rabbits observed at each site over the total number of observations (pens + pastures), all ages combined. The rabbit hatch entrance and exit time data were analysed using a negative binomial model that included access time, hideout presence, age (five levels: 40 to 46 days, 47 to 53 days, 54 to 60 days, 61 to 67 days, and 68 to 75 days) and their interaction as fixed effects, and pens (experimental unit) as a random effect. The number of times rabbits entered and exited the hideout was analysed with a generalised linear model with a Quasi-Poisson link function that included rabbit age (three levels: 42, 56 and 67 days of age), access time (two levels: H3 and H8) and their interaction as main effects. Behavioural data was analysed with a generalised linear mixed model using Template Model Builder that included access time, hideout presence and their interaction as

fixed effects, and pens (experimental unit) as a random effect for each observation site (pastures or pens) and for each period of observation (morning or afternoon). Time of day (morning or afternoon) of the behavioural evaluation was analysed independently since only the H8 group was observed on pastures in the afternoon. Behavioural data under the hideout was analysed using a negative binomial generalised linear model with access time as the main effect at each age of observation (42, 56 and 67 days of age). Hair corticosterone levels were analysed using a linear mixed effect model that included access time, hideout presence and their interaction as fixed effects, and the pens (experimental unit) as a random effect. *Coccidia* oocyst count was analysed using a negative binomial model that included access time, hideout presence, rabbit age (six levels: 37, 44, 51, 58, 65; and 72 days old) as fixed effects, and the pens (experimental unit) as a random effect.

Results

Environmental conditions and herbage allowance

Average indoor and outdoor temperatures during the experiment were 22.8°C (min 14.5°C and max 34.1°C; (Supplementary Figure S3.A) and 20.5°C (min 7.1°C and max 33.1°C; Supplementary Figure S4.A), respectively. Average indoor and outdoor relative humidity during the experiment were 65.8% (min 30.1% and max 95.7%; Supplementary Figure S3.B) and 66.4% (min 15.6% and max 96.6%; Supplementary Figure S4.B). At each age, the mean amount of grazeable biomass available was similar between pastures (on average, 6.0 kg DM/pasture at day 36, 3.4 kg DM/paddock at day 54, and 3.0 kg DM/pasture at day 77; Supplementary Figure S5). Chemical composition (pooled samples) of the meadow was 40.7% DM, 4.4% CP, 20.1% NDF, 10.5% ADF, 2.4% lignin and 5.0% ash on a raw basis. Average overall herbage height was 18.2 ± 10.1 cm at day 36, i.e., four days before rabbits were given outdoor access (Table 1), and was similar between treatment groups. Botanical composition of pastures differed between H3 and H8 at day 36, i.e., 60.0% vs. 72.5% grass and 37.5% vs. 26.2% legumes between H3 and H8, respectively ($P < 0.05$). Between days 36 and 77, the proportions

of grass and legumes decreased by 3.2% ($P = 0.82$) and 45.1% ($P < 0.05$) in H3 pastures, by 37.9% ($P < 0.05$) and 26.3% ($P = 0.18$) in H8 pastures, by 28.1% ($P < 0.05$) and 29.8% ($P = 0.11$) in Y pastures, and by 15.4% ($P = 0.11$) and 43.1% ($P < 0.05$) in N pastures. The proportion of bare ground increased between day 36 and day 77 from 0.0% to 15.6% in H3 pastures ($P < 0.05$) and from 0.6% to 26.8% in H8 pastures ($P < 0.05$). The proportion of bare ground in Y and N pastures increased from 0.6% to 21.9% ($P < 0.05$) and from 0.0% to 20.6% ($P < 0.05$), respectively.

Table 1 Means for herbage height (cm) and percentage of grass, legumes, bare ground and stems in the pastures according to rabbits grazing-area access time (H3: 3 hours a day, or H8: 8 hours a day), the presence of a hideout (Y: with a hideout; or N: no hideout) and day of measurement (36, 50 or 77 days).

	Access time		Hideout			P value		
	H3	H8	Y	N	RSD	Access time	Hideout	Access time × Hideout
Herbage height [†] (cm) at								
Day 36	17.3	19.1	17.5	18.9	10.1	0.11	0.19	0.61
Day 54	10.0	9.5	9.9	9.6	7.7	0.54	0.73	0.11
Day 77	4.4	3.2	4.6	3.0	3.4	<0.05	<0.05	< 0.05
Grass [‡] (%) at								
Day 36	60.0	72.5	71.2	61.2	NE ¹	<0.05	0.07	
Day 54	46.9	54.4	50.0	51.2	NE	0.22	0.91	
Day 77	58.1	45.0	51.2	51.8	NE	<0.05	1.00	
Legumes (%) at								
Day 36	37.5	26.2	27.5	36.2	NE	<0.05	0.12	
Day 54	42.5	26.8	33.7	35.6	NE	<0.05	0.81	
Day 77	20.6	19.3	19.3	20.6	NE	0.88	0.89	
Bare ground (%) at								
Day 36	0.0	0.6	0.6	0.0	NE	1.00	1.00	
Day 54	1.2	5.0	5.0	1.2	NE	0.11	0.11	
Day 77	15.6	26.8	21.9	20.6	NE	<0.05	0.89	
Stems (%) at								
Day 36	0.0	0.0	0.6	2.5	NE	1.00	0.37	
Day 54	9.4	13.7	11.2	11.9	NE	0.29	1.00	
Day 77	5.6	8.7	7.5	6.9	NE	0.39	1.00	

[†]Means for herbage height did not consider the number of measurement points with bare ground (day 36: 0 points for H3, 1 point for H8, 1 point for Y, and 0 points for N; day 54: 2 points for H3, 8 points for H8, 8 points for Y, and 2 points for N; day 77: 25 points for H3, 43 points for H8, 35 points for Y, and 33 points for N).

*Proportion of grass in relation to number of measurements for each group (40 measurement points for each 30-m² pasture area). The interactional effect could not be calculated since a proportional test was used. ¹NE: not estimable.

There was no effect of access time × hideout interaction on biomass intake rate ($P = 0.09$). Biomass intake rate between day 40 and day 76 was higher in N than in Y (1.8 vs. 0.9 DM/rabbit/hour, respectively; $P < 0.05$; Figure 1.A) and higher in H3 than in H8 (1.9 vs. 0.9 g DM/rabbit/hour, respectively; $P < 0.05$; Figure 1.B).

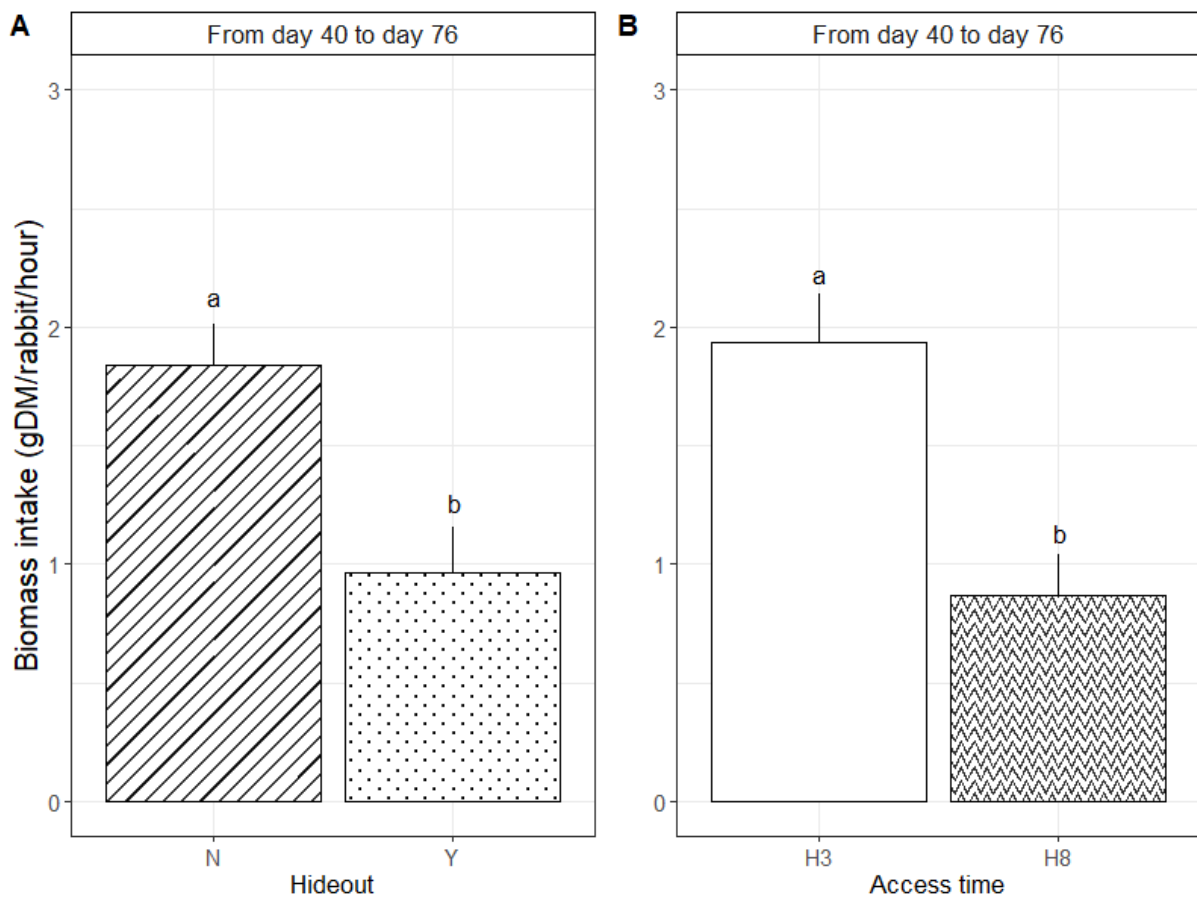


Figure 1: Intake of g of biomass per rabbit and per hour according to hideout (Y: with a hideout; N: no hideout: N) (A) and access time (H3: 3 hours a day, or H8: 8 hours a day) (B) between 40 and 76 days of age. Black lines represent the standard error. Bars with different letters (a,b) differ significantly at $P < 0.05$.

Animal traits

The mortality rate reached 18.7% over the whole growing period and showed no effect of access time, hideout presence or access time × hideout interaction (Table 2). All the rabbits that died had digestive problems (epizootic rabbit enteropathy). Death rates peaked when rabbits were aged between 56 and 62 days (56.5%). All the live rabbits that reached 76 days old were healthy, regardless of the experimental group. Liveweight of rabbits at 34 and 76 days of age was similar, regardless of access time and hideout presence (on average, 1 019 ± 115 g at day 34, and 2 534 ± 160 g at day 76). Likewise, the average daily gain between day 34 and day 76 (on average, 36.1 ± 2.6 g/d) was not dependent on access time or hideout presence.

Table 2 Means for rabbit growth and mortality traits according to access time (H3: 3 hours a day, or H8: 8 hours a day) and the presence of a hideout (Y: with hideout; N: no hideout).

	Access time		Hideout		RSD	<i>P</i> value [†]	
	H3	H8	Y	N		Access time	Hideout
Number of rabbits at 34 days of age	72	72	72	72			
Liveweight (g) at 34 days of age	1 018	1 020	1 018	1 020	115.8	0.91	0.94
Number of rabbits at 76 days of age	59	59	58	60			
Liveweight (g) at 76 days of age	2 536	2 531	2 555	2 511	160.5	0.88	0.14
ADG [*] (g/d) between 34 and 76 days of age	36.0	36.0	36.4	35.7	2.6	0.99	0.31
Mortality (%) between 34 and 76 days of age (%)	18.1	18.1	19.4	16.7	NE [‡]	0.83	0.83

[†]The interaction between access time and hideout was not significant.

^{*}Average daily gain. [‡]NE: not estimable.

There was no statistical effect of access time or hideout presence on hair corticosterone levels (on average, 3.2 pg corticosterone per mg hair; see supplementary Figure S6). The number of oocysts per gram of faeces (OPG) was only affected by rabbit age ($P < 0.05$; Figure 2). OPG peaked at day 44 (26 059 OPG) and then continuously decreased until day 65 (2 533 OPG) before increasing again up to day 72 (3 183 OPG).

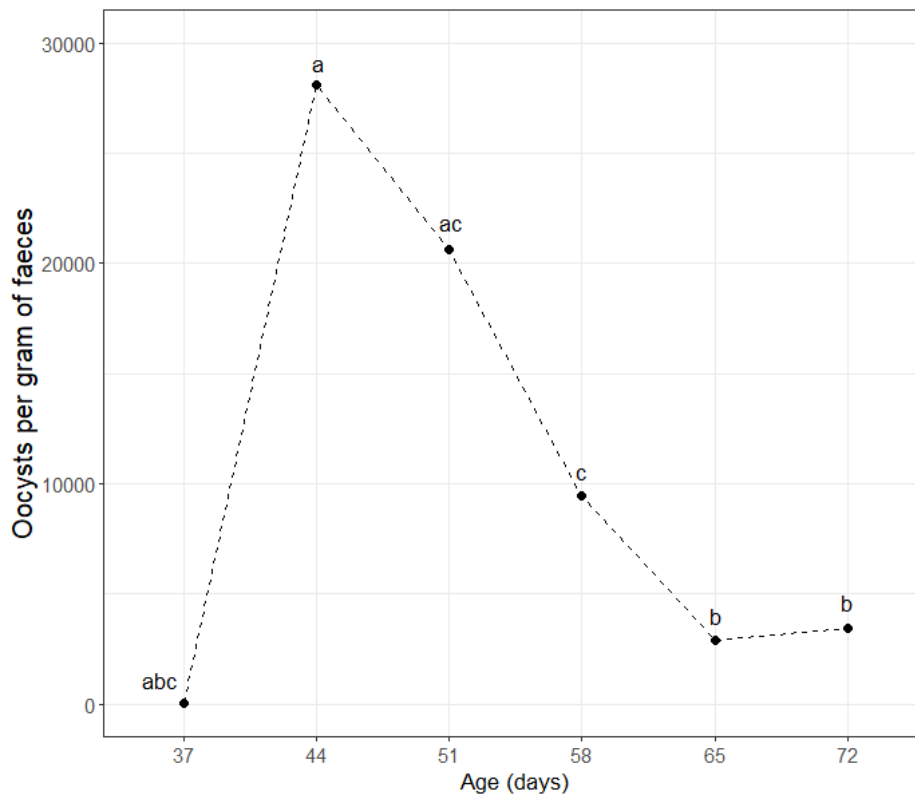


Figure 2: Dynamics of oocyst counts (oocysts per gram of faeces) in rabbit faeces between 37 and 72 days of age in all groups combined. Superscripts with different letters (a,b,c) differ significantly at $P < 0.05$.

Pelleted feed and hay Intake

Over the whole period, average feed intake was 115.1 g/day/rabbit and average hay intake was 8.3 g/day/rabbit. There were no differences in intakes according to access time (on average, 115.7 vs. 114.4 g/day/rabbit for pellet feed and 8.9 vs. 7.7 g/day/rabbit for hay between H3 and H8, respectively) or hideout presence (on average, 115.7 vs. 114.5 g/day/rabbit for pellet feed and 8.8 vs. 7.8 g/day for hay between Y and N, respectively). There was a peak in feed and hay intake at six weeks post-weaning (on average, 155.7 g/day/rabbit and 11.6 g/day/rabbit, respectively) (see Supplementary Figure S7). Note, however, that a large amount of hay fell under the pens and was wasted, which means the real intake estimate was biased and thus warrants caution.

Behavioural evaluation

Spatial distribution

There was no effect of access time or hideout presence on the spatial distribution of rabbits (Table 3). Throughout the whole experiment, rabbits were more frequently observed outside on pastures than inside the mobile house, i.e., in the pens, in the mornings when both the H3 and H8 groups had outdoor access (66.8% vs. 33.2%, respectively; descriptive statistics only). When they were outside on pastures, rabbits were observed more frequently in the first 2.5 m from the exit hatch (38.1%), followed by the [2.5; 5 m[(19.4%), [7.5;10 m] (17.2%) and then [5; 7.5 m[intervals (11.8%). The hideout provided (Y group) attracted little use (on average, 11.5% of the outdoor observations). Inside the mobile house in the pens, rabbits were more frequently observed in the floor area below the platforms (80.8%) than on the floor between platforms (15.5%) or on top of the platforms (3.6%).

In the afternoon, only H8-group rabbits had access to outside pasture, but they were more frequently observed inside the pens than outside on pastures (on average, 72.7% vs. 27.3% of observations inside vs. outdoors; descriptive statistics only, data not shown). When in the pens,

the H8 rabbits were more frequently observed in the floor area below the platforms (on average, 79.2% of the observations) than in other in-pen areas. When outside, they were more frequently observed in the first 2.5 m from the exit hatch (on average, 14.6% of observations) than other outdoor areas, and when they had a hideout available (H8Y group), the hideout was the second most-used area after the first 2.5 m from the hatch (on average, 19.5% of observations).

Table 3 Means for spatial distribution of rabbits (expressed as frequency of total observations) according to access time (T) (H3: 3 hours a day, or H8: 8 hours a day) and the presence of a hideout (H) measured in the morning between 42 and 69 days of age.

Distribution of rabbits	Access time		Hideout		RSD	P value [†]	
	H3	H8	Y	N		Access time	Hideout
Zones inside the mobile house							
Between platforms (%)	5.3	5.4	4.9	5.8	NE [‡]	0.33	0.89
Below platforms (%)	22.9	19.9	20.1	22.7	NE	0.46	0.42
Above platforms (%)	0.7	1.2	0.6	1.5	NE	0.75	0.16
Zones outside							
[0;2.5 m] [*] (%)	25.6	19.9	20.9	24.4	NE	0.21	0.57
[2.5;5 m[(%)	13.8	15.9	15.8	13.9	NE	0.33	0.21
[5;7.5 m[(%)	5.7	11.2	5.3	12.1	NE	0.39	0.22
[7.5;10 m] (%)	9.5	16.3	9.0	17.1	NE	0.67	0.36
Under the hideout (%)	8.9	4.3	--	--	NE	0.86	
Near the hideout (%)	4.8	9.5	--	--	NE	0.79	

[†]The interaction between access time and hideout was not significant. ^{*}Distance from the hatch

[‡]NE: not estimable.

Rabbit hatch exit and entrance time

Mean time to exit the hatch over the whole experimental period was 9.5 sec. The time rabbits took to go outside at each hatch opening and the time they took to go back into their pens at each hatch closing varied with age ($P < 0.05$), regardless of access time or hideout presence. The longest time to exit was recorded between days 40 and 46, at an average of 45.2 s, and the shortest time to exit was recorded between days 68 and 75, at an average of 2.5 sec (Figure 3.A). Mean time to enter the hatch over the whole experimental period was 7.4 sec. The longest time taken to herd the rabbits back into the pens was 9.7 sec between days 54 and 60, and the shortest time was 5.3 sec between days 47 and 53 (Figure 3.B).

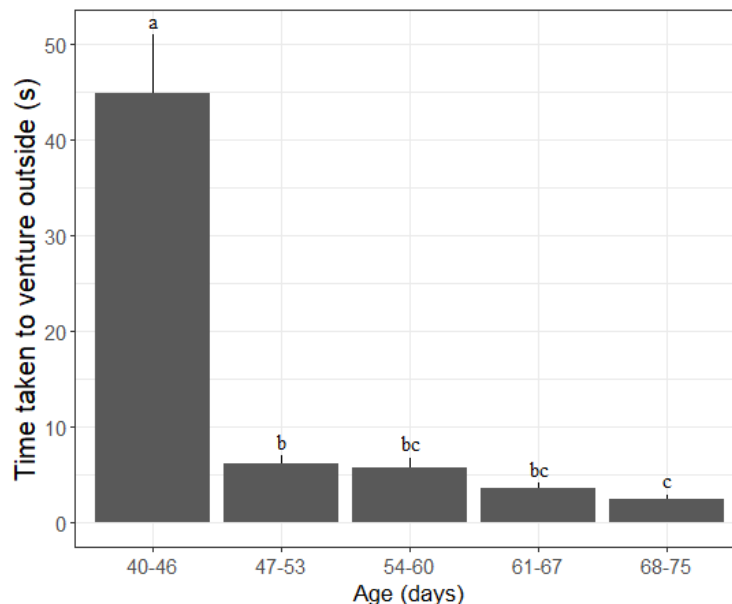


Figure 3A: Time (s) to go outside on pastures according to the age of rabbits (from 40 to 75 days old). Black lines represent the standard error. Bars with different letters (a,b) differ significantly at $P < 0.05$.

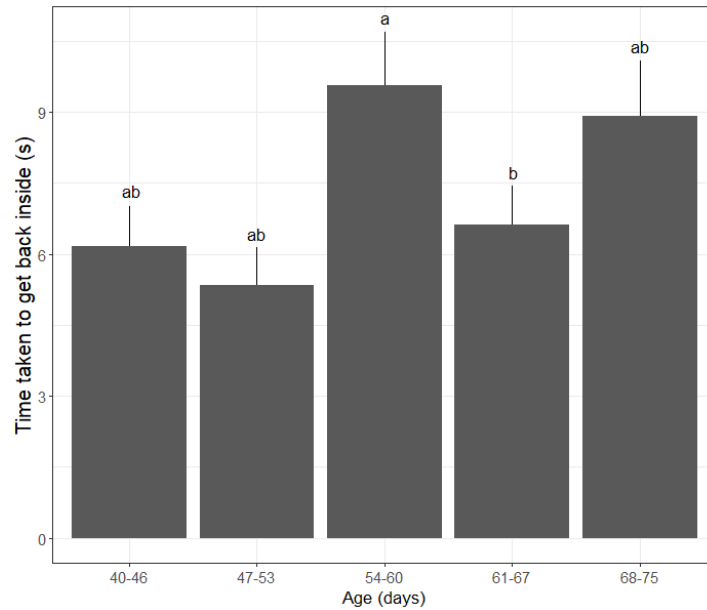


Figure 3B: Time (s) to enter the pens according to the age of rabbits (from 40 to 75 days old). Black lines represent the standard error. Bars with different letters (a,b) differ significantly at $P < 0.05$.

For the hatch exit measurement, the time it took for the experimenter to enter the mobile house and open each hatch meant that rabbits had to wait between 15 sec to exit the first pen and up to 3 min for the last pen to be freed. When the experimenter stood in front of each pen before releasing the rabbits, the percentage of rabbits found on the floor near the hatch was 74.3% (for each pen). There, they expressed behaviours related to exploration and locomotion such as watching (38.0% of observations), hopping (22.3% of observations), sniffing (15.7% of observations), walking (14.0% of observations) and rearing (9.9% of observations) (data not shown).

Dynamics of hideout use

The number of entries to and exits from the hideout showed no access-time effect. On the contrary, it was influenced by the rabbit age effect (see Supplementary Figure S8). Weather conditions (temperature, wind and storm) and pasture state regarding cover with grass may have been a stronger factor than age but could not be distinguished in our study. On average, rabbits entered and exited the hideout 1.3 times per minute at day 42 compared to 0.3 times per minute at day 56 ($P = 0.32$), and 5.9 times per minute at day 67 ($P < 0.05$). They mostly made dynamic use of the hideout, meaning that they used it as a fleeting passage. The mean number of rabbits under the hideout during observation sessions was 0.4 (min 0 and max 3) at day 42, 0.8 (min 0 and max 3) at day 56, and 0.7 (min 0 and max 9) at day 67.

Comparison of rabbit behaviour on pastures and in the pens

On pastures, in the morning and regardless of the observation day, walking, resting and rearing were more frequent in H8 rabbits than H3 rabbits (4.0% vs. 3.5%, 17.1% vs. 5.9% and 10.5% vs. 7.2%, respectively; $P < 0.05$; Figure 4A, left panel), whereas pawscraping, sniffing, watching and side-to-side were less frequent in H8 rabbits than H3 rabbits (0.3% vs. 1.1%, 6.2% vs. 8.4%, 7.2 vs. 9.1% and 3.2% vs. 9.2%, respectively; $P < 0.05$). In this same space and period, resting was more frequent on the pastures provided with a hideout (17.2% vs. 5.8% in Y vs. N, respectively; $P < 0.05$), while *Hopping* was less frequent (9.1 vs. 12.4% in Y and N, respectively; $P < 0.05$; Figure 4A, right panel).

In the pens, in the morning and over all ages, rabbits in the H3 group were more frequently observed hopping, walking, drinking and grooming than rabbits in the H8 group (4.0 vs. 1.7, 3.2% vs. 2.1%, 1.4% vs. 0.7% and 11.8%, respectively; $P < 0.05$; Figure 4B, left panel). Side-to-side was more frequent in H8-group rabbits than H3-group rabbits (26.9% vs. 13.6%, respectively; $P < 0.05$). Eating hay was more frequent in Y-group rabbits than N-group rabbits (3.7% vs. 1.9%, respectively; $P < 0.05$).

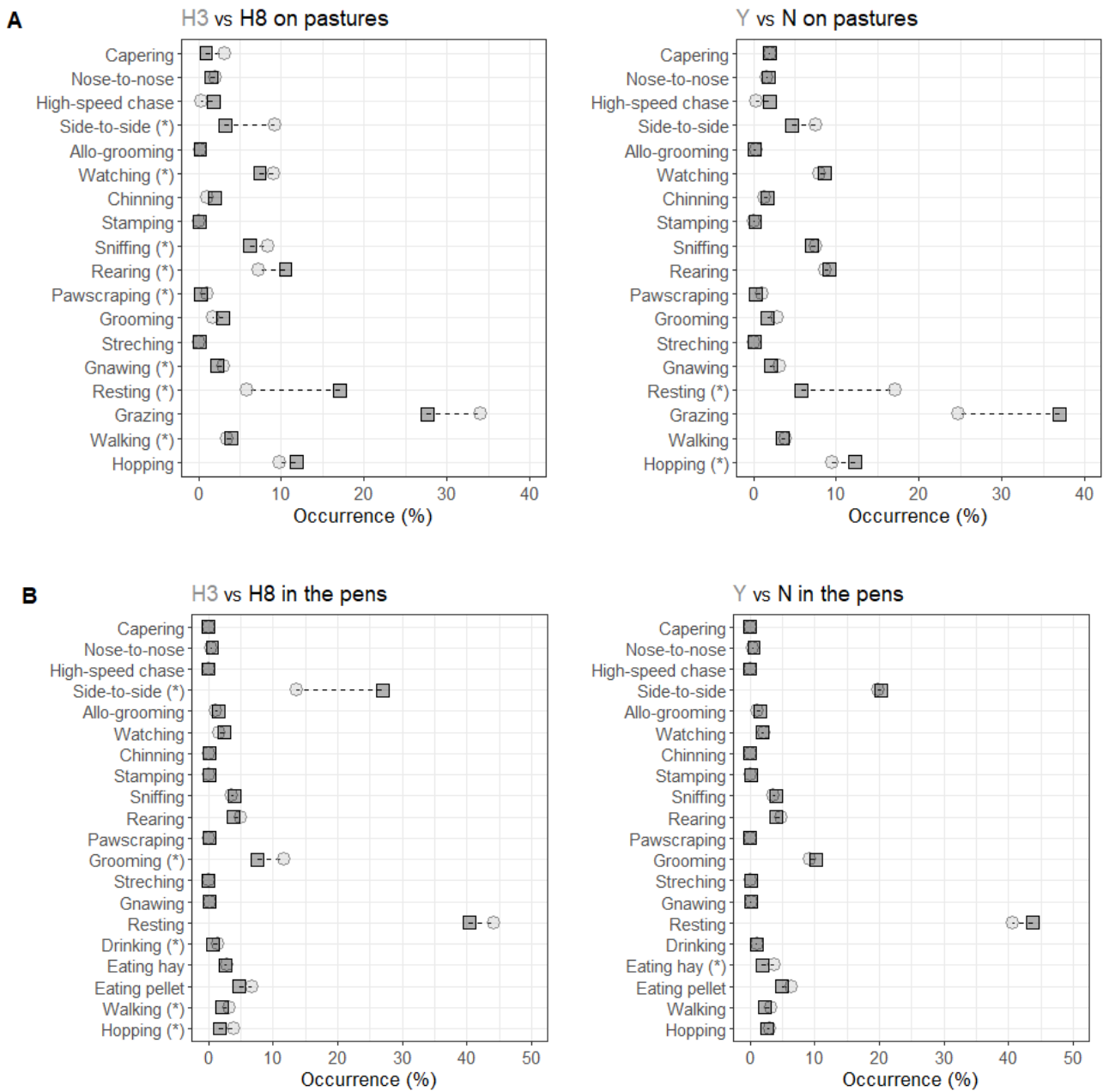


Figure 4: Effect of access time (H3: 3 hours a day, or H8: 8 hours a day) and hideout presence (Y: with a hideout; N: no hideout: N) on rabbit behaviours (%) at 43, 60 and 74 days of age (**A**) outside on pastures and (**B**) inside the pens. An (*) means that the differences are statistically significant ($P < 0.05$).

On pastures, in the afternoon and over all ages for the H8 group only, rabbits were mostly observed grazing (on average, 28.2% of the observed behaviours; Supplementary Table S3). Resting was the most frequently expressed afternoon behaviour in the pens, independently of age, access time or hideout presence (on average, 49.3% of observations; Supplementary Table S4).

Description of rabbit behaviour under the hideout

Over all groups and ages, the most frequently expressed behaviours under the hideout were resting (34.7%), sniffing (27.2%) and grazing (15.3%) (data not shown). At day 56, H8 rabbits more frequently expressed grazing behaviour under the hideout than H3 rabbits (30.0% vs. 0.0%, respectively; $P < 0.05$; Figure 5). Resting under the hideouts was mostly expressed on hotter days (70.7% of occurrences at 26°C recorded at day 56; Figure 5 & Supplementary Figure S4. A).

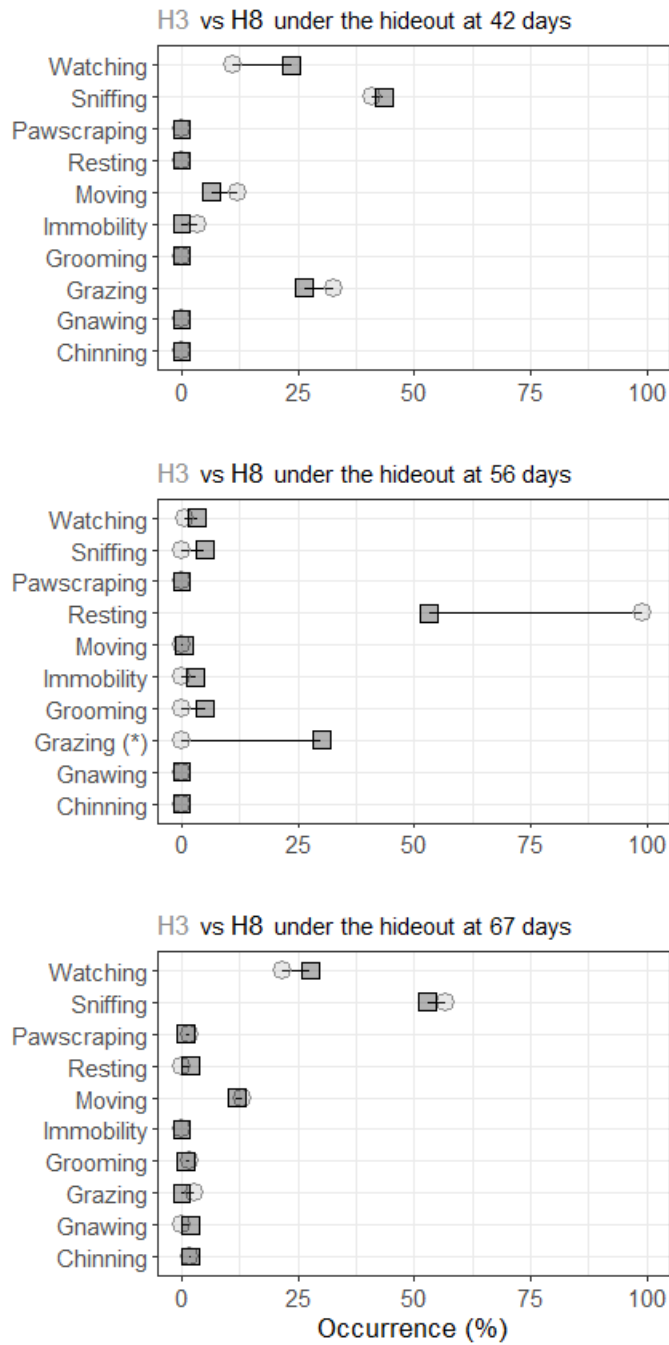


Figure 5: Effect of access time (H3: 3 hours a day, or H8: 8 hours a day) and age (42, 56 or 67 days) on the rabbit behaviours (%) under the hideout. An (*) means that the differences are statistically significant ($P < 0.05$).

Discussion

The aim of this study was to evaluate the effects of on-pasture access time and on-paddock hideout presence on growth, health, behaviour and corticosterone level (as a proxy of stress) in growing rabbits. No interaction between hideout presence and access time effects was observed except for herbage height at 77 days. That may be related to the low number of repetitions of the combination (two for each).

The results showed that pastures in which rabbits had longer access time had more areas of bare ground than when access time was shorter. However, there was no difference in the amount of on-ground biomass and, based on observed behaviours and corticosterone levels, limited access time to the pasture did not generate stress but frustration instead in the rabbits. However, rabbits given a shorter access time, including rabbits that did not have a hideout, doubled their biomass intake rate and modified some of their behaviour patterns when outside by resting less, for example. Rabbits actively explored their living space and their use of the hideout was of short duration (they were not frequently observed under it).

Growth traits, health, and general behaviour of rabbits in the outdoor-access system

The liveweight of rabbits with restricted outdoor access time (on average, 2 187 g at day 67, H3 and H8 groups combined) was close to the liveweight of similar-genotype rabbits (on average, 2 113 g at day 67) housed and reared in similar systems (the same mobile house placed on the same pasture) but with full-time outdoor access (Fetiveau *et al.*, 2023). However, the mortality rate was higher in our study than in this previous study (18.7% vs. 9.9%), due to an outbreak of epizootic rabbit enteropathy. The disease emerged in the present trial when rabbits were aged 55 days. About ten days before, the same disease emerged in caged rabbits housed in a building nearby. The animals (in cages and in the present trial) were managed by the same staff (no prophylactic measures taken other than changing clothes and footwear). This situation supports the hypothesis that this health problem was not due to the system with outdoor access. Furthermore, although no clinical signs of coccidian parasitism were observed,

the measured *Eimeria sp.* counts cannot rule out the hypothesis that our rabbits experienced subclinical coccidiosis in addition to epizootic rabbit enteropathy. Accordingly, the high mortality rate due to epizootic rabbit enteropathy may be amplified by a subclinical coccidiosis. Biomass remains available on pastures until the end of the fattening period, whereas Fétiqueau *et al.* (2021, 2023) reported that all on-ground green biomass was entirely consumed when rabbits had full outdoor access (25 or 50 rabbits in a 23-m² pasture area and 24 rabbits in a 30 or 60 m² pasture area, respectively). This difference may be explained by restricting rabbit access to the paddock during the hours when rabbits usually graze the most (at dawn, at dusk and during the night; Mykytowycz and Rowley, 1958), together with the lower stocking density applied here. However, only two botanical species, *Hordeum murinum* and *Rumex crispus*, still remained on the pasture at the end of the fattening period. These results confirm that rabbits are selective eaters (Southern, 1940; Myers and Poole, 1959): we found appetite for some species such as *Lolium perenne*, *Trifolium repens* and *Crepis setosa*, and aversion for others such as *Hordeum murinum* and *Rumex crispus*. Hay intake was globally low during the whole fattening period, in line with Duprat *et al.* (2016) and Fétiqueau *et al.* (2023) who showed that rabbits eat little hay if pelleted feed and grass are available. The deprivation of herbage during the night (Mykytowycz and Rowley, 1958) could explain the higher pelleted feed consumption found in our study (115.1 g/day/rabbit) than in Fétiqueau *et al.* (2023) in which rabbits had unlimited access to outdoor pasture (110.7 g/day/rabbit).

The spatial distribution of the rabbits reflected their circadian cycle since rabbits were more frequently observed outside on pastures than inside in the pens during the morning session, as previously shown by Fétiqueau *et al.* (2021). In the pens, the rabbits did not frequently use the platforms and were mostly found under them (at least in the presence of humans). We contend that the area under the platforms mimics a shelter for the animals (Lombardi *et al.*, 2007; Beja *et al.*, 2007), making the rabbits feel safe in the presence of humans and the derived stimuli they impose (noise, movements, etc.). Moreover, Lang and Hoy (2011) showed that the number of rabbits climbing and staying on elevated platforms was significantly higher in

darkness than in daylight since wild rabbits tend to stay under covered areas and in burrows during daytime (Kolb, 1986).

Effect of restricted access time

In accordance with our hypothesis, limiting pasture access proved to be an efficient strategy to prevent or postpone bare pasture ground. Pérez-Ramírez *et al.* (2008) showed that in dairy cows, the time spent grazing and pasture intake rate increased when pasture access time decreased (from 8 to 4 hours a day), which indicates a higher motivation for grazing. Here, grazing was always the dominant behaviour (on average, 30.9% of the observations), regardless of access-time conditions. Moreover, the rabbits with a shorter access time to pasture adjusted their daily herbage intake by increasing their grazing speed almost two-fold over the whole growing period. This result suggests that rabbits are strongly motivated to graze and have the ability to adapt their grazing behaviour when they are aware of a constraint, although we cannot conclude more assertively without further information about the time budget for each behaviour. Future trials could benefit from combining both scan sampling and focal sampling (Altmann, 1973) to refine this analysis.

Pawscraping and sniffing were more frequently observed and resting less frequently observed outside on pastures for rabbits given only 3 h access to the outdoors. This may be indicative of a drive to forage more (numerically higher), as further corroborated by the faster intake rate and a more active or even vigorous state of the rabbits when in the outdoor area, possibly induced by the rabbits adapting to restricted outdoor access time. Our results did not show an effect of access time on the behaviour of rabbits in the afternoon. However, it would be interesting to study whether rabbits with restricted access time to the pasture postpone their resting behaviour to a later time when they do not have access to the pasture.

Analysis of the time taken to return the rabbits to their pens did not reveal differences between H3 vs. H8 groups. Moreover, hair corticosterone levels were similar between groups, which means that both groups had the same level of stress. The absence of differences in time needed to return the rabbits to their pens may reflect a routinisation process where the experimenter's

voice and physical presence inside the pastures accustomed them to the daily routine of time to leave the pastures. This routine would have become predictable for the rabbits, and may therefore have prevented additional stress (Basset *et al.*, 2007). However, the lack of positive (no outdoor access) and negative (full outdoor access) control groups in this trial limits our scope for further discussion on this point. The time taken for rabbits to exit the rabbit house was similar between the H3 and H8 groups. However, we observed behaviours linked to exploration and locomotion and frequently saw and heard (authors' personal observation) rabbit behaviours such as scratching against the hatches and stamping in the mornings just before opening the hatches, which can be interpreted as an arousal of activity. The results showed that the majority of the rabbits were gathered near the hatches when the experimenter was about to open it. We posit that, at this moment, both the spatial distribution and behaviours of the rabbits were indicative of the rabbits' anticipation of a positive event, i.e., gaining access to the outdoors and the opportunity to graze. Time of day, presence of the experimenter and past experiences may have acted as a sort of positive conditioning that was revealed through these indirect observations. Indeed, Anderson *et al.* (2015) showed that anticipatory behaviours in relation to a positive event are expressed as an increase in activity and spatial proximity to where the reward is presented. However, the variability in the time taken to free all the animals in the different pens could have induced inequity, which has yet to be proven (van Wolkenten *et al.*, 2007), and/or frustration in the rabbits since a long waiting time induces frustration, which is an aversive state that results from non-reward, reduced reward or delayed reward in the presence of a history of reward (Amsel, 1992).

Effect of hideout presence

The rabbits tended to make little overall use of the hideouts. However, resting under the hideouts was mostly expressed on hotter days, in agreement with Thompson (1951) who showed that sunshine and hot temperatures increase resting behaviour in rabbits. This result might indicate that providing a hideout in the pastures could help the rabbits cope with heat stress, but we cannot confirm this conclusion since we did not measure the temperature under

the hideouts. Rabbits tended to use the hideout more as a pass-through, without lingering in it. However, sniffing and gnawing along the outside rims of the hideouts were frequently observed (authors' observation) since the hideouts were made of wood, which rabbits commonly used for these two behaviours, as shown by Bozicovich *et al.* (2016). Moreover, rabbits were more frequently observed to be resting in pastures that had a hideout than in the environmentally-unenriched pastures, suggesting that the animals felt more apt outside to express behaviours (resting here) that are usually more commonly observed indoors in pens.

Outside, the rabbits grazed the whole surface area of the pastures, even if they were more frequently found in the first 2.5 m closest to the hatches. The hideout provided (for a 3×10 m paddock) did not therefore affect the spatial distribution of the animals. However, it is reasonable to question whether the structural enrichment was appropriately adapted and in sufficient number for the paddock space and group size. Lombardi *et al.* (2007) showed that the preferred habitat type of rabbits in grasslands was shrubs that provide refuges and help escape predation, and that rabbit spatial distribution was related to the availability of refuges and not to the availability of food. In our study, rabbits were mostly observed near the rabbit house entrance hatch, which suggests that they felt that their refuge was the pen rather than the hideout. This could also be linked to the time of day that the observations were made. Moreno *et al.* (2016) showed that more rabbits ventured far from their burrow during the night, with up to 50% of them at an 18-m distance from the burrow, whereas 90% of them did not venture further than a 2-m distance during the day. Furthermore, the hideouts used were open-walled and relatively exposed, whereas studies have shown that rabbits prefer a closed, protective, burrow-type environment for hiding (Mykytowycz and Rowley, 1958; Kolb, 1986; Villafuerte and Moreno, 1997). It would be useful in further trials to study the behaviour and spatial distribution of rabbits that have access to pastures enriched with trees, bushes and scrub with a higher concealment potential.

Finally, rabbits that had access to a paddock equipped with a hideout consumed two-fold less green biomass per hour than rabbits that had no structure enrichment. This suggests that

providing a hideout or another kind of enrichment outside enables the animals to diversify their behavioural repertoire (such as resting).

Conclusion

Results obtained through this study showed that access time and hideout presence had no effect on rabbit growth and rabbit health but did influence rabbit behaviour. Enrichment of pastures with a hideout offers rabbits a place to rest outside. Further studies could address a better design of this enrichment and its effectiveness as a way to help rabbits cope with various types of stress (e.g., frightening noises, sight of a predator or heat stress). A shorter access time to pastures made it possible to slightly spare the grass resource and to extend the grass on offer for a little longer. Measures of hair corticosterone levels and time to get back into the rabbit house did not reveal any evidence of frustration in the rabbits, but we cannot confirm this conclusion since we did not have positive and negative control groups. Nevertheless, the excitement of the animals at the time of opening the hatch and the fact that the rabbits took little time to exit the rabbit house suggested that the rabbits experienced positive anticipation which, combined with the high expression of grazing behaviours observed, demonstrated that the rabbits were strongly motivated to graze outside. The overall faster biomass intake rate for shorter access time to pastures also suggests a strong motivation of to graze, as well as an ability of the rabbits to adapt their behaviour in anticipation of a deprivation to come. Further studies are required to better characterise the determinants of rabbit motivation and foraging behaviour in relation to pasture structure and species composition, and would constitute a step towards the wider goal of designing production systems with outdoor access that better meet rabbits' needs.

Ethics approval

Animals were handled in accordance with the recommendations of the European Union (2010) and French legislation on the protection of animals used for scientific purposes (EU Directive 2010/63/EU, Official Journal of the French Republic (Decree No. 2013-118)). All the protocols

were approved by the Ethics Committee n° 115 of the French Ministry of National Education, Higher Education and Research (approval number 16330-2018072716211212).

Data and model availability statement

None of the data has been deposited in an official repository. Access to the data can be made available upon request.

Author ORCIDS

M. Fetiveau: <https://orcid.org/0000-0001-5374-8950>

D. Saviotto: <https://orcid.org/0000-0002-1833-5832>

L. Fortun-Lamothe: <https://orcid.org/0000-0002-3300-8178>

V. Fillon: <https://orcid.org/0000-0003-3289-7417>

Author contributions

M. Fetiveau: Conceptualisation, Methodology, Investigation, Formal analysis, Writing–Original Draft, Visualisation, Project administration.

D. Saviotto: Methodology, Validation, Formal analysis, Writing–Review & Editing, Visualisation.

V. Fillon: Methodology, Validation, Writing–Review & Editing, Visualisation.

C. Bannelier: Investigation, Formal analysis, Writing–Review & Editing.

S. Pujol: Investigation, Resources.

L. Fortun-Lamothe: Conceptualisation, Methodology, Validation, Visualisation, Investigation, Writing-Review & Editing

Declaration of interest

The authors declare no conflict of interest of any sort.

Acknowledgments

The authors thank C. Trainini, M. Paccanelli, C. Lille-Larroucau, V. Helies, F. Benitez and F. Richard for handling daily care of the animals. We also give special thanks to all the rabbits we worked with.

Financial support statement

This study received financial support from INRAE under the SANBA metaprogramme.

References

- Amsel, A., 1992. Frustration Theory: An analysis of dispositional learning and memory. Cambridge University Press: Cambridge, UK. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511665561>.
- Anderson, C., Yngvesson, J., Boissy, A., Uvnäs-Moberg, K., 2015. Behavioural expression of positive anticipation for food or opportunity to play in lambs. *Behavioural Processes*, 113, 152-158.
- Anderson, von Keyserlingk, MAG., Lidfors, LM., Weary, DM., 2020. Anticipatory behaviour in animals: a critical review. *Animal Welfare*, 29, 231-238.
- Altmann, J., 1973. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-266.
- Basset, L., Buchanan-Smith, H.M., 2007. Effects of predictability on the welfare of captive animals. *Applied Animal Behaviour Science*, 102, 223-245.
- Beja, P., Pais, M., Palma, L., 2007. Rabbit *Oryctolagus Cuniculus* habitats in Mediterranean scrubland: The role of scrub structure and composition. *Wildlife Biology*, 1, 28-37.
- Boissy, A., Manteuffel, G., Bak Jensen, M., Oppermann Moe, R., Spruijt, B., J.Keeling, L., Winckler, C., Forkman, B., Dimitrov, I., Langbein, J., Bakken, M., Veissier, I., Aubert, A., 2007. Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiology & Behavior*, 92, 375-397.

- Bozicovich, T.F.M., Moura, A.M.T, Fernandez, S., Oliveira, AA., Siquiera, E.R., 2016. Effect of environmental enrichment and composition of the social group on the behavior, welfare, and relative brain weight of growing rabbits. *Applied Animal Behaviour Science*, 182, 72-79.
- Coda, K.A., Fortman, J.D., García, K.D., 2020. Behavioral effects of cage size and environmental enrichment in New Zealand White rabbits. *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*, 59, 356-364.
- Duprat, A., J.-P. Goby, J.P., Roinsard, A., Van Der Horst, F., Le Stum, J., Legendre, H., Descombes, M., Theau, J.P., Martin, G., Gidenne, T., 2016. Pasture Finishing of Organic Rabbit: Grass Intake and Growth - First Results. *Proceedings of the 11th World Rabbit Congress*, 15-18 June 2016, Quigdao, China, 931-34.
- European Group on Rabbit Nutrition, 2001. Technical note: attempts to harmonize chemical analyses of feeds and faeces, for rabbit feed evaluation. *World Rabbit Science*, 9, 57-64.
- Fanatico, A.C., Mench, J.A., Archer, G.S., Liang, Y., Brewer Gunsaulis, V.B., Owens, C.M., Donoghue, A.M., 2016. Effect of outdoor structural enrichments on the performance, use of range area, and behavior of organic meat chickens. *Poultry Science*, 95, 1980-1988.
- Fetiveau, M., Savietto, S., Gidenne, T., Pujol, S., Aymard, P., Fortun-Lamothe, L., 2021. Effect of access to outdoor grazing and stocking density on space and pasture use, behaviour, reactivity, and growth traits of weaned rabbits. *Animal*, 15, 1-11.
- Fetiveau, M., Savietto, S., Bannelier, C., Fillon, V., Pujol, S., Despeyroux, M., Fortun-Lamothe, L., 2023. Effect of outdoor grazing-area size and genotype on space and pasture use, behaviour, health and growth traits of weaned rabbits. *Animal Open Space* (minor revision submitted on 14/12/2022).
- Friard, O., Gamba, M., 2016. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1325–1330.
- Gibbons, L.M., Jacobs, D.E., Fox, M.T., Hansen, J., 2005. McMaster egg counting technique. Retrieved on 6 January 2023 from <https://www.rvc.ac.uk/review/parasitology/EggCount/Step1.htm>

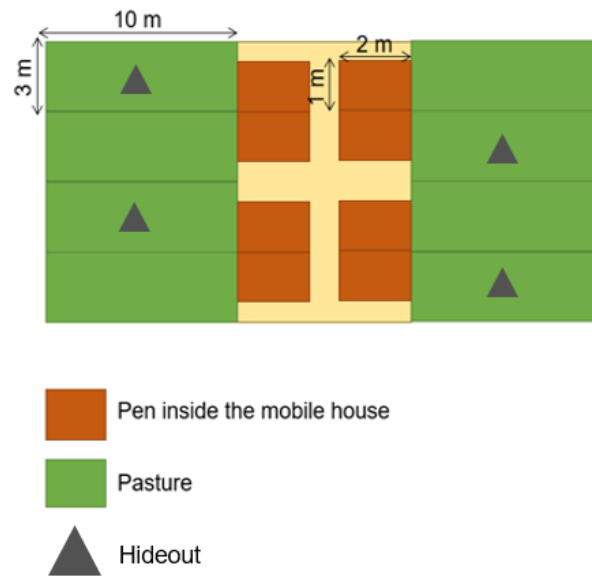
- Gunn, D., Morton, D.B., 1995. Inventory of the behavior of New Zealand White rabbits in laboratory cages. *Applied Animal Behaviour Science*, 45, 277-292.
- Hegelund, L., Sorensen, J.T., Kjaer, J.B., Kristensen, I.S., 2005. Use of the range area in organic egg production systems: effect of climatic factors, flock size, age and artificial cover. *British Poultry Science*, 46, 1-8.
- Holmes, W., 1989. The utilisation of pasture. In *Ruminant Nutrition: Recommended allowances and feed tables* (ed. Jarrigue, R.). Institut National de la Recherche Agronomique, Paris, France, 181-192.
- Kamphues, J., 2001. The species-specific feeding of rabbits in pet husbandry. *DTW Deutsche Tierärztliche Wochenschrift*, 108, 131-135.
- Kennedy, E., McEvoy, M., Murphy, J.P., O'Donovan, M., 2009. Effect of restricted access time to pasture on dairy cow milk production, grazing behaviour, and dry matter intake. *Journal of Dairy Science*, 92, 168-176.
- Kolb, H.H., 1986. Circadian activity in the wild rabbit (*Oryctolagus Cuniculus*). *Mammal Review*, 16, 145-150.
- Lang, C., Hoy, S., 2011. Investigations on the use of an elevated platform in group cages by growing rabbits. *World Rabbit Science*, 19, 95-101.
- Latham, N., Mason, G., 2010. Frustration and perseveration in stereotypic captive animals: is a taste of enrichment worse than none at all? *Behavioural Brain Research*, 211, 96-104.
- Legendre, H., Goby, J.P., Duprat, A., Gidenne, T., Martin, G., 2019. Herbage intake and growth of rabbits under different pasture type, herbage allowance and quality conditions in organic production. *Animal*, 13, 495-501.
- Lehmann, M., 1987. Interference of a restricted environment – as found in battery cages – with normal behaviour of young fattening rabbits. In *Rabbit Production Systems Including Welfare: a seminar in the community programme for the coordination of agricultural research* (ed. Auxilia, T.). Commission of the European Communities, 257-268.
- Leslie, TK., Dalton, L., Phillips, C.J.C., 2004. Preference of domestic rabbits for grass or coarse mix feeds. *Animal Welfare*, 13, 57-62.

- Lombardi, L., Fernández, N., Moreno, S., 2007. Habitat use and spatial behaviour in the European rabbit in three Mediterranean environments. *Basic and Applied Ecology*, 5, 453-463.
- McPhee, M.E., Carlstead, K., 1996. Effects of captivity on the behaviour of wild mammals. In: *Wild mammals in captivity: principles and techniques* (ed. Kleiman, D.G., Thompson, K.V., Kirk Baer, C.). University of Chicago Press, 303-313.
- Moreno, S., Villafuerte, R., Delibes, M., 1996. Cover is safe during the day but dangerous at night: the use of vegetation by European wild rabbits. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 1656-1660.
- Myers, K., Poole, W.E., 1959. A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus Cuniculus* (L.) in confined populations – The effects of density on home range and the formation of breeding groups. *CSIRO Wildlife Research*, 4, 14-26.
- Mykutowycz, R., Rowley, I., 1958. Continuous observations of the activity of the wild rabbit, *Oryctolagus Cuniculus* (L.), during 24-hour periods. *CSIRO Wildlife Research*, 1, 26-31.
- Newman, J.A., Parsons, A.J., Penning, P.D., 1994. A note on the behavioural strategies used by grazing animals to alter their intake rates. *Grass and Forage Science*, 49, 502-505.
- Pérez-Ramírez, E., Delagarde, R., Delaby, L., 2008. Herbage intake and behavioural adaptation of grazing dairy cows by restricting time of pasture under two feeding regimes. *Animal*, 2, 1384-1392.
- Prebble, J., Langford, F., Shaw, D., Meredith, A.L., 2015. The effect of four different feeding regimes on rabbit behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 169, 86-92.
- R CORE TEAM., 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rolls, ET., 2005. *Emotions explained*. Oxford University Press: New York, NY, USA. DOI:10.1093/acprof:oso/9780198570035.001.0001.
- Southern, H.N., 1940. The ecology and population dynamics of the wild rabbit (*Oryctolagus Cuniculus*). *Applied Biology*, 27, 33-53.

- Thompson, H.V., 1951. The grazing behaviour of the wild rabbit, *Oryctolagus Cuniculus* (L.).
The British Journal of Animal Behaviour, 1, 16-19.
- Van de Weerd, H.A., Keatinge, R., Roderick, S., 2009. A review of key health-related welfare issues in organic poultry production. World's Poultry Science Journal, 65, 649-684.
- Van Soest, P.J., Robertson, J.B., Lewis, B.A., 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. Journal of Dairy Science, 74, 3583-3597.
- Van Wolkenten, M., Brosnan, S.F., de Waal, F.B.M., 2007. Inequity responses of monkeys modified by effort. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104, 18854-18859.
- Villafuerte, R., Moreno, S., 1997. Predation risk, cover type, and group size in European rabbits in Doñaba (SW Spain). Acta Theriologica, 42, 225-230.
- Wood-Gush, D.G.M., Duncan, I.J.H., Fraser, D., 1975. Social stress and welfare problems in agricultural animals. In Behaviour of Domestic Animals (ed. Hafez, E.S.E.). Baillière Tindall, London, UK, pp. 182-200.

Supplementary Material

Supplementary Figure S1 Experimental rabbit housing system



Supplementary Figure S2 Wooden A-frame-shaped hideout used as the pasture enrichment for rabbits



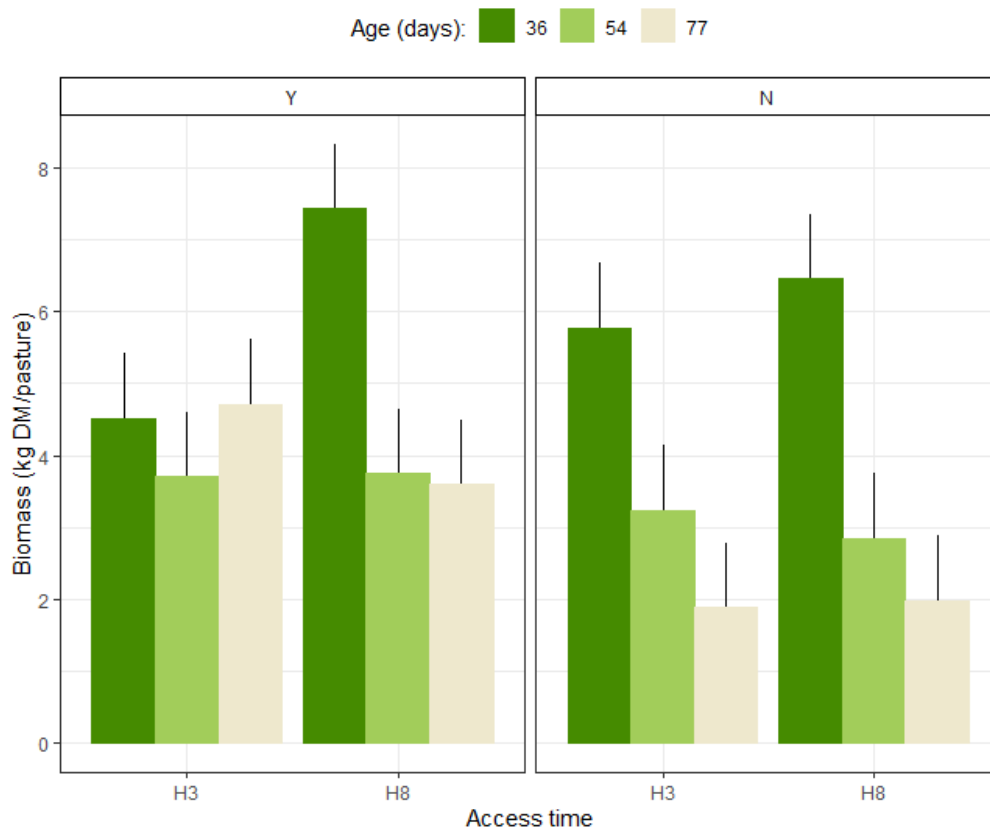
Supplementary Figure S3 Daily average (A) indoor temperature (°C) and (B) relative humidity (%) according to age of the rabbits (from 35 to 77 days).



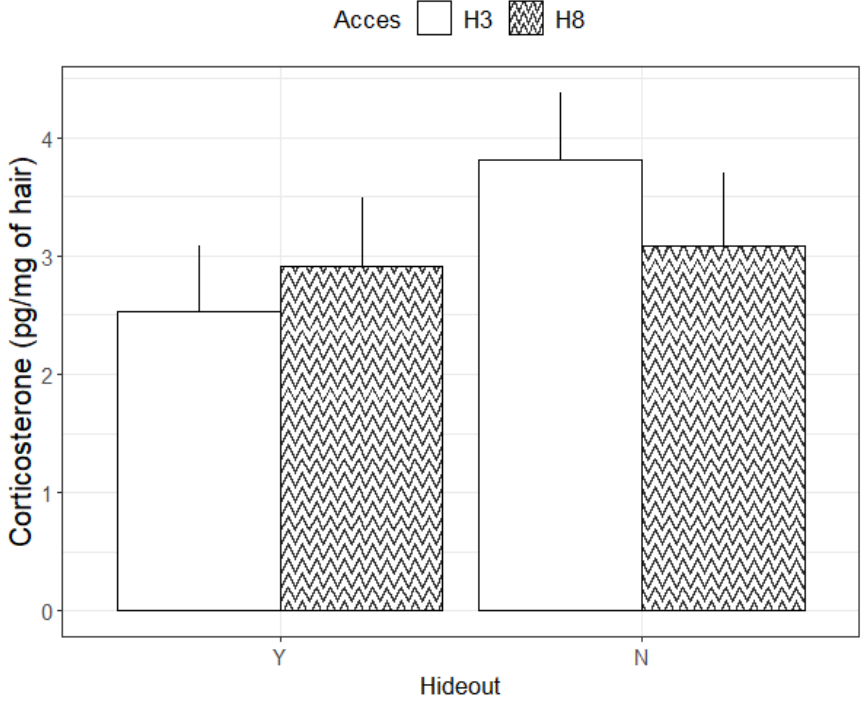
Supplementary Figure S4 Daily average (A) outdoor temperature (°C) and (B) relative humidity (%) according to age of the rabbits (from 35 to 77 days).



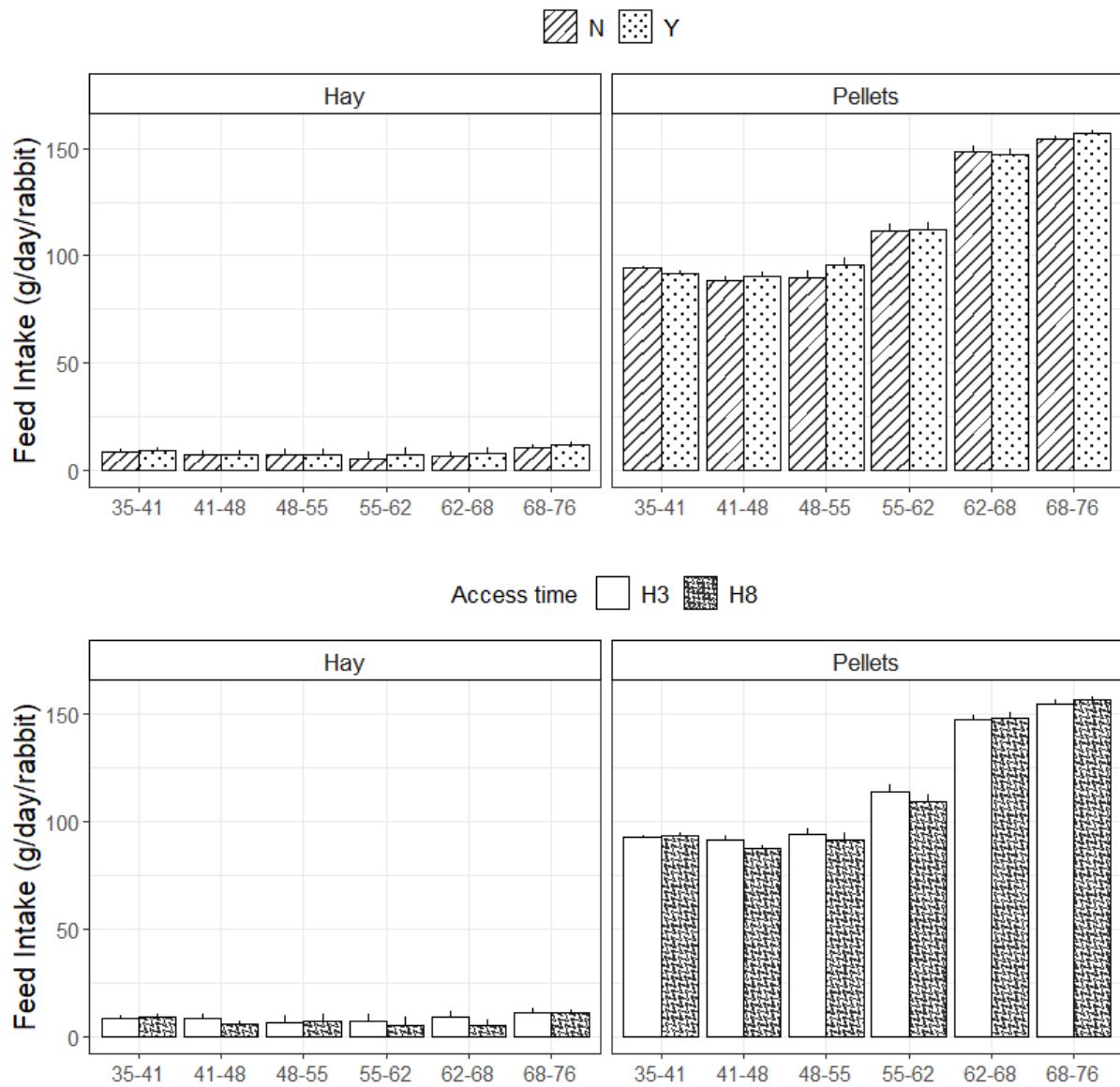
Supplementary Figure S5 Biomass available on the pastures (kg DM/pasture) according to access time (H3: 3 hours a day, or H8: 8 hours a day), hideout provision (Y: yes, or N: no) and age of the rabbits (36, 54 or 77 days). The black lines represent the standard error.



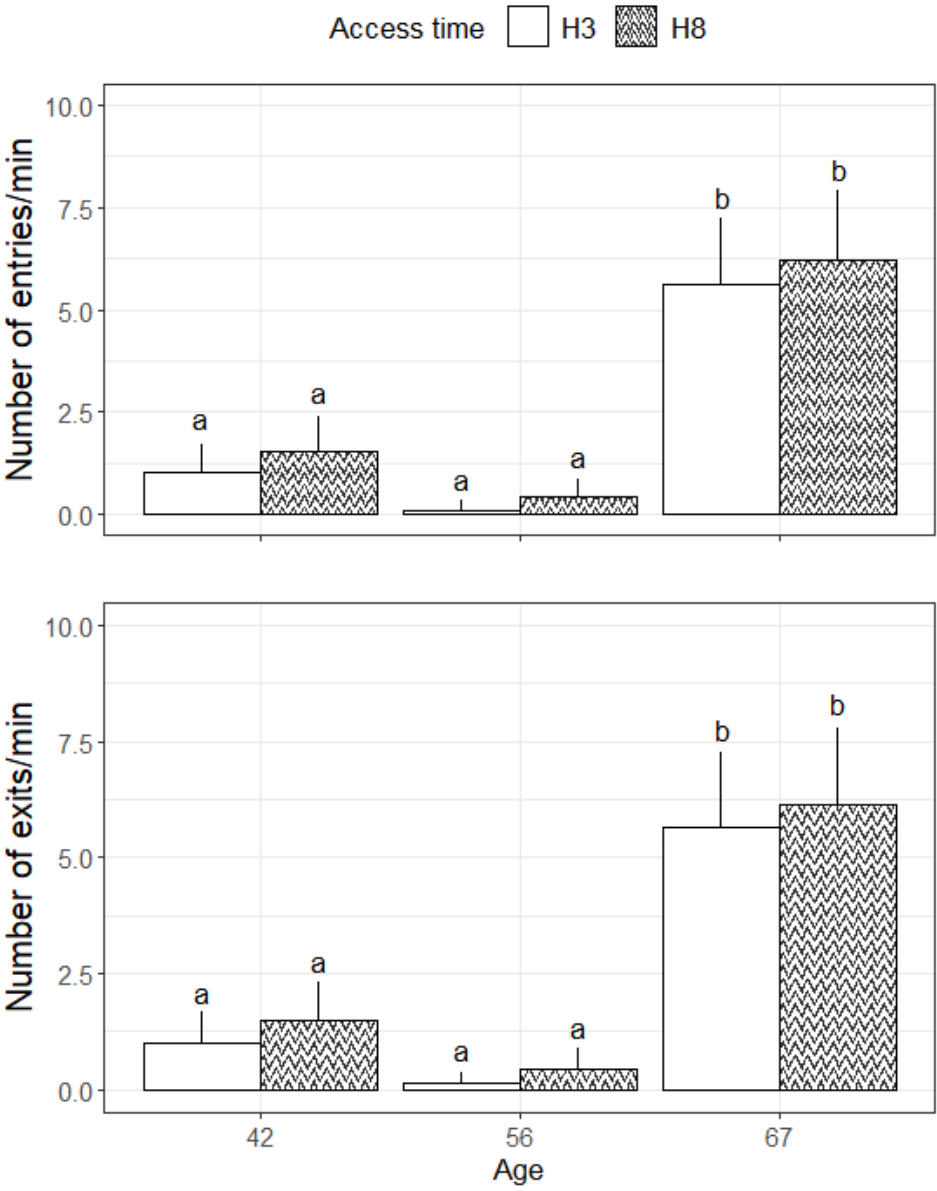
Supplementary Figure S6 Concentration of corticosterone (pg/mg of hair) in the rabbits' hair according to access time (H3: 3 hours a day, or H8: 8 hours a day) and hideout provision (Y: with a hideout; N: no hideout: N). Black lines represent the standard error.



Supplementary Figure S7 Hay and pelleted feed intake (g/day/rabbit) according to access time (H3: 3 hours a day, or H8: 8 hours a day), hideout (Y: with a hideout; N: no hideout: N) and age of rabbits (from 35 to 76 days of age). Black lines represent the standard error.



Supplementary Figure S8 Number of times entering and exiting the hideout according to access time (H3: 3 hours a day, or H8: 8 hours a day), and age of rabbits. The black lines represent the standard error and bars with different letters (a,b) differ at $P < 0.05$.



Supplementary Table S1 Ethogram of the rabbits' behaviours recorded (described by Gun and Morton (1995) and Coda *et al.* (2020))

BEHAVIOR CATEGORY	BEHAVIOR	DEFINITION
Moving	Hopping	The animal moves the two front legs forward and then brings the two back legs under its body. The body is more or less extended according to the animal's speed.
	Walking	The animal moves slowly, the four legs always in contact with the ground, by desynchronizing its back legs.
Maintenance	Grazing	Head above grass or other fresh herbage, eating or chewing
	Eating Hay	Head in the hay rack, biting or chewing dried plants (hay)
	Eating Pellets	Head above food bowl. Ingesting or chewing pellets
	Resting	The animal is sitting still, laying down, may be sleeping, not moving around
	Drinking	Head in close proximity to water. Animal slakes his thirst swallowing water
	Gnawing	The animal nibbles or chews any element of the surrounding environment with its incisors
Comfort	Stretching	The animal extends front paws forwards with the head tipped back or the animal extends upwards on its limbs, and arches its back
	Yawning	The animal opens its mouth wide. This behaviour is usually performed after or during stretching.
	Grooming	The animal is licking or lightly chewing at its fur, rubbing, or scratching itself with its paws
Exploration/Vigilance	Pawscraping	The animal is using forepaws to scrape at ground or object
	Rearing	The animal is up on both hind legs
	Sniffing	The animal smells its environment or the air with its nose
	Stamping	An alarm behavior where the animal hit the ground with its hind feet
	Chinning	Scent marking behavior. The animal deposits with its chin odoriferous substances upon objects or elements present in the surrounding environment
	Watching	The animal is often rearing and concentrates his attention, focuses on elements present in the surrounding environment
Interactions	Allogrooming	Licking a partner, preferentially the ears or muzzle
	Side-to-side	Body to body contact
	High-speed chase	Running for several metres behind another animal
	Nose to nose	Two rabbits are in contact with each other through the nose only
	Capering	The animal exhibits a frenetic random activity period, hops or jumps into the air, runs around, may twist body or head around, quickly moves from a standstill

Supplementary Table S2 Description of statistical model used for statistical analysis of rabbit data. Equations are in R language.

Data	Statistical model	Precision of variables and factors
Herbage height	$lm(a \sim b \times c)$	<i>a</i> : herbage height <i>b</i> : access time <i>c</i> : hideout provision
Biomass	$lmer(a \sim b \times c + (1 pen))$	<i>a</i> : biomass quantity <i>b</i> : access time <i>c</i> : hideout provision
Biomass ingestion	$lmer(a \sim b \times c + d + (1 pen))$	<i>a</i> : ingested biomass <i>b</i> : access time <i>c</i> : hideout provision <i>d</i> : initial quantity of biomass
Growth	$lmer(a \sim b \times c + (1 animal))$	<i>a</i> : liveweight <i>b</i> : access time <i>c</i> : hideout provision
Mortality	$glmer(a \sim b \times c + (1 pen))$	<i>a</i> : dead or alive <i>b</i> : access time <i>c</i> : hideout provision
Spatial distribution	$glmer.nb(a \sim b \times c + (1 pen), family = "poisson")$	<i>a</i> : number of rabbits in location <i>b</i> : access time <i>c</i> : hideout provision
Rabbit hatch entrance and exit time	$glmer.nb(a \sim b \times c \times d + (1 pen), family = "poisson")$	<i>a</i> : time <i>b</i> : access time <i>c</i> : hideout provision <i>d</i> : age of rabbits
Number of hideout entries and exit	$glm(a \sim b \times d, family = "quasipoisson")$	<i>a</i> : number of entries or exits <i>b</i> : access time <i>d</i> : age of rabbits
Expression of behaviours	$glmmTMB(a \sim b \times c + (1 pen) + offset(\log(1 + Total)), family = nbinom2)$	<i>a</i> : occurrences of behaviour <i>b</i> : access time <i>c</i> : hideout provision <i>Total</i> : mean number of animals observed
Expression of behaviours under the hideout	$glm.nb(a \sim b, family = "poisson")$	<i>a</i> : occurrences of behaviour <i>b</i> : access time
Corticosterone	$lmer(a \sim b \times c + (1 pen))$	<i>a</i> : corticosterone level <i>b</i> : access time <i>c</i> : hideout provision
Oocyst count	$glmer.nb(a \sim b \times c \times d + (1 pen))$	<i>a</i> : number of oocysts <i>b</i> : access time <i>c</i> : hideout provision <i>d</i> : age of rabbits

Supplementary Table S3 Effect of pasture enrichment (with a hideout: Y, or without a hideout: N) on in-afternoon occurrences of behaviours (mean \pm SD; %) over all rabbit ages (42, 56 and 67 days) outside on pastures for H8 groups (access to pasture for 8 hours a day)

	Groups		<i>P</i> value
	H8Y	H8N	H8Y – H8N
Hopping (%)	8.3 \pm 8.5	12.7 \pm 11.9	0.58
Walking (%)	4.4 \pm 5.5	3.4 \pm 5.2	0.70
Grazing (%)	30.6 \pm 21.7	25.8 \pm 18.7	0.57
Resting (%)	12.7 \pm 17.4	13.5 \pm 25.9	0.87
Gnawing (%)	2.6 \pm 6.8	5.2 \pm 12.8	0.50
Stretching (%)	0.5 \pm 1.6	0.2 \pm 0.5	0.90
Yawning (%)	0.2 \pm 0.5	0.0 \pm 0.0	0.99
Grooming (%)	1.0 \pm 1.3	1.4 \pm 1.6	0.93
Pawscraping (%)	1.4 \pm 4.2	0.9 \pm 2.5	0.67
Rearing (%)	10.3 \pm 9.2	8.2 \pm 8.3	0.95
Sniffing (%)	10.8 \pm 8.9	14.0 \pm 25.0	0.90
Stamping (%)	0.4 \pm 0.1	0.0 \pm 0.1	0.52
Chinning (%)	1.5 \pm 3.8	3.6 \pm 8.1	0.35
Watching (%)	7.5 \pm 7.7	6.5 \pm 5.9	0.98
Allogrooming (%)	0.1 \pm 0.3	0.0 \pm 0.0	0.99
Side-to-Side (%)	4.9 \pm 12.1	0.8 \pm 2.1	0.18
High-speed chase (%)	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.6	1.00
Nose-to-Nose (%)	0.8 \pm 1.4	1.1 \pm 2.3	0.72
Capering (%)	2.0 \pm 5.0	2.6 \pm 6.2	0.99

Supplementary Table S4 Effect of pasture enrichment (with a hideout: Y, or without a hideout: N) on in-afternoon occurrences of rabbits' behaviours (mean \pm SD; %) over all ages (42, 56 and 67 days) in the pens for H3 (access to pasture for 3 hours a day) and H8 (access to pasture for 8 hours a day)

	Groups				P value	
	H3Y	H8Y	H3N	H8N	H3Y-H3N	H8Y-H8N
Hopping (%)	0.4 \pm 0.7	0.9 \pm 0.8	0.8 \pm 0.1	1.2 \pm 0.2	0.99	0.47
Walking (%)	1.6 \pm 1.3	1.8 \pm 2.1	1.4 \pm 0.2	1.7 \pm 0.2	0.76	0.98
Eating Pellet (%)	6.5 \pm 6.3	5.6 \pm 6.0	7.0 \pm 0.6	7.2 \pm 0.7	0.99	0.99
Eating Hay (%)	0.5 \pm 1.1	0.3 \pm 0.9	0.7 \pm 0.2	0.8 \pm 0.1	0.99	0.99
Drinking (%)	1.5 \pm 1.8	0.8 \pm 1.9	0.9 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1	0.88	0.26
Resting (%)	49.3 \pm 11.5	49.7 \pm 25.4	51.7 \pm 1.7	46.6 \pm 2.1	0.99	0.97
Gnawing (%)	0.0 \pm 0.1	0.0 \pm 0.1	0.1 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	1.00	1.00
Stretching (%)	0.4 \pm 0.4	0.3 \pm 0.4	0.3 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0	0.54	0.99
Yawning (%)	0.4 \pm 0.4	0.3 \pm 0.5	0.3 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1	0.41	1.00
Grooming (%)	7.1 \pm 3.7	10.5 \pm 7.5	6.3 \pm 0.4	11.4 \pm 0.9	0.96	0.98
Pawscraping (%)	0.1 \pm 0.2	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0	0.08	1.00
Rearing (%)	0.5 \pm 0.5	1.6 \pm 3.9	1.7 \pm 0.3	1.6 \pm 0.2	0.52	0.97
Sniffing (%)	1.4 \pm 1.5	2.2 \pm 4.1	1.0 \pm 0.1	2.0 \pm 0.2	0.18	0.77
Stamping (%)	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.4	0.2 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0	1.00	1.00
Chinning (%)	0.2 \pm 0.4	0.0 \pm 0.2	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.99	1.00
Watching (%)	0.5 \pm 0.9	0.8 \pm 1.6	0.5 \pm 0.2	2.2 \pm 0.1	1.00	0.19
Allogrooming (%)	1.7 \pm 1.8	1.6 \pm 1.9	1.4 \pm 0.1	1.0 \pm 0.5	0.26	0.99
Side-to-Side (%)	27.3 \pm 17.6	23.0 \pm 17.9	22.6 \pm 2.0	22.8 \pm 1.8	0.15	0.80
High-speed chase (%)	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	2.6 \pm 1.0	0.0 \pm 0.0	1.00	1.00
Nose-to-Nose (%)	0.6 \pm 1.1	0.5 \pm 1.2	0.2 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0	0.99	0.59
Capering (%)	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	1.00	1.00

Essai 4. Effet du milieu de vie et du type génétique sur l'expression des comportements des lapins en élevage

Article en cours de rédaction

Résumé :

Aujourd'hui en France, l'élevage cunicole est majoritairement (>99%) réalisé en claustration dans des logements de petite taille, ce qui limite l'expression des comportements spécifiques des animaux. Afin de contribuer à concevoir des systèmes d'élevage plus respectueux du bien-être animal, nous avons comparé l'influence du milieu de vie sur le comportement des lapins en croissance. Des lapins de deux types génétique (témoins ou sélectionnés sur la résistance aux maladies) ont été répartis au sevrage (35 j d'âge) dans deux systèmes d'élevage contrastés : (i) en bâtiment confiné équipé de cages grillagées logeant 5 lapins (0,9 m x 0,9 m ; modalité 1) possédant une mangeoire, un abreuvoir, un bois à ronger, une plateforme et un sol en caillebotis plastique ou (ii) dans une cabane mobile équipée de 8 parcs sans toit (2 m x 1 m ; modalité 2) possédant une mangeoire, des abreuvoirs et deux plateformes et donnant libre accès à un unique parcours herbager (1 940 m² ; modalité 3) enrichi (râteliers, toiles d'ombrage, abri de bottes de paille). Le comportement des animaux a été évalué par la méthode du scan sampling par observation directe, deux fois par jour (matin et après-midi), à 45, 56 et 66 j d'âge dans les 3 modalités. Nous avons distingué les comportements de locomotion (marcher, bondir, courir), de maintenance (Brouter, Manger du foin ou des granulés ou de l'herbe, Se reposer, Ronger), d'exploration (Gratter, Observer, Se dresser) et les interactions sociales (Côte à côte, Nez-à-nez). Le type génétique des animaux n'a influencé que le comportement nez-à-nez ($P < 0,05$) mais, compte tenu de la faible fréquence des observations (<0,5%) ce résultat est à interpréter avec prudence. En revanche, le milieu de vie a eu une forte influence. À l'intérieur, le comportement dominant est le repos (Se reposer : 67,8% et 56,6% vs 31,2% en parcs, cages et parcours, respectivement ; $P < 0,05$) suivi de l'observation (11,4% vs

3,7% et 4,4% ; $P < 0,05$) et de l'ingestion de granulés (8,6% et 6,7% en cages et en parcs). Au contraire, les lapins sont plus actifs sur le parcours extérieur (Bondir : 8,2 % sur parcours vs 2,1 et 0 % en parcs ou en cages ; $P < 0,001$), seul lieu où ils ont couru (2,2% des observations). Sur le parcours, le comportement brouter a été relevé dans 37% des observations. L'aliment granulé étant offert à volonté dans les deux systèmes, ce résultat montre un fort besoin de brouter chez le lapin. Les autres comportements (Marcher, Ronger ou Se dresser) ont été peu observés (<5%). En conclusion, ces résultats montrent que le milieu de vie a une très forte influence sur le comportement des animaux. Offrir un accès à un parcours herbager permet aux lapins de satisfaire leur besoin de brouter et stimule considérablement leur locomotion. Il permet aussi une spatialisation des activités, avec le repos à l'intérieur et la locomotion à l'extérieur.

Introduction

En France, la quasi exclusivité des lapins est élevée en cages grillagées. Pourtant, la demande sociale pour une meilleure prise en compte du bien-être des animaux en élevage est croissante (Delanoue *et al.*, 2018). L'élevage en cage ne permet pas de répondre au bien-être animal de part, notamment, la restriction d'expression des comportements spécifiques des individus (Lehmann, 1987). Fétiqueau *et al.* (2021 & 2023) ont montré qu'offrir un accès à un parcours herbager permettait aux lapins d'exprimer un répertoire comportemental plus diversifié et que brouter est le comportement majoritairement exprimé. Podberscek *et al.* (1991) ont également montré qu'une augmentation de l'espace de vie chez les lapins accroissait les comportements de locomotion.

De manière générale, les animaux d'élevage sont exposés à une grande variété de pathogènes qui entraînent des maladies multifactorielles. C'est par exemple le cas de l'entéropathie épizootique des lapins qui prévaut en élevage en claustration. Les conditions de vie à l'extérieur sont variables (aléas climatiques, offre en biomasse) et peuvent être source de stress chez l'animal (bruits, présence de prédateurs...), ce qui peut impacter son bien-être. Néanmoins, selon leur génotype, les animaux peuvent intégrer les conditions du milieu différemment d'un point de vue physiologique et comportemental (York, 2018 ; Fétiqueau *et al.*, 2023). L'héritabilité de certains comportements peut d'ailleurs atteindre 10 à 50% (Kendler et Greenspan, 2006).

Cet essai avait pour objectif de comparer l'expression des comportements des lapins issus de deux génotypes (sélectionnés sur la résistance aux maladies ou non sélectionnés sur la résistance aux maladies) dans trois milieux de vie contrastés (cages *vs* parc *vs* parcours herbager).

Matériel et méthodes

Animaux et schéma expérimental

Nous avons utilisé 260 lapereaux (génotype INRA 1777 x 1777) qui ont été sevrés le 11/07/2022 à 35 jours d'âge. Cent de ces lapereaux ont été placés dans la « Mobigarenne » et ont été suivis jusqu'à 77 jours d'âge (22/08/2022). La moitié de ces lapereaux a été sélectionnée sur la résistance non spécifique aux maladies depuis 5 générations (S ; Gunia *et al.*, 2023) et l'autre moitié n'a pas été sélectionnée sur la résistance aux maladies (T). Le reste des animaux (160 : 40 du groupe T et 120 du groupe S) a été placé dans des cages en bâtiment fermé. Avant le sevrage (28 jours d'âge), les animaux ont été tatoués et vaccinés contre la VHD (FILAVAC VHD) et la myxomatose (FILAVAC MYX). Le jour du sevrage, les animaux du groupe S ont été identifiés par un marquage de couleur rouge sur le front. Le marquage a été renouvelé lors de chaque pesée si nécessaire.

Logement

Mobigarenne. Tous les animaux placés dans les 8 parcs de la « Mobi-garenne » ont eu un accès permanent à un unique parcours extérieur herbager de 1940 m² (31 x 65 m). Le parcours a été délimité par des panneaux grillagés rigides de 2,5 m de long par 83 cm de haut doublés d'un grillage triple torsion de 50 cm de haut (https://www.cloture-ares.fr/panneaux-rigides/panneau-medium#/16-longueur-250/28-hauteur-123/707-couleur-gris_anthracite). L'accès des animaux à l'extérieur a été condamné pour tous les lapereaux jusqu'au 12/07/2022 (36 jours d'âge). L'accès a ensuite été autorisé sans restriction jusqu'à la fin de l'expérimentation (77 jours d'âge). Des râteliers à foin (n = 4) ont été répartis sur le parcours ainsi que 8 toiles d'ombrage (<https://www.direct-filet.com/toile-d-ombrage-sur-mesure/433-48172-toile-ombrage-sur-mesure.html#/4-couleur-anthracite>) d'une surface de 2,5 à 3 m². Enfin, des bottes de pailles surélevées de 25 cm (n = 4) ont été placées sur des palettes en bois et réparties sur le parcours (voir Figure 1).

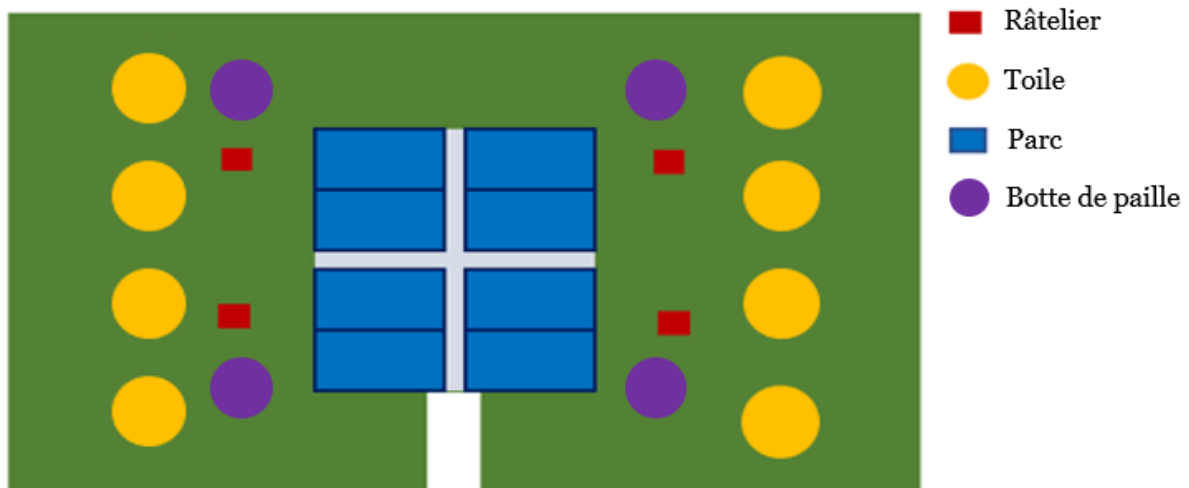


Figure 1. Dispositif expérimental

Bâtiment. Les animaux élevés en bâtiment étaient logés dans des cages (0,9 x 0,9 x 0,9 m : L x P x H). Chacune des cages regroupait 5 lapins et possédait un bois à ronger, une mangeoire, un sol en caillebotis plastique et une plateforme.

Alimentation

Les lapereaux ont été nourris avec un aliment d'origine commerciale formulé pour répondre aux besoins des lapins en croissance (STABIFIBRE® ; Terrya, Rignac, France ; 15,6 MJ d'énergie digestible par kg de MS, 15,1% de protéines brutes, 3,0% de lipides, 55,3% de NDF, 32,3% d'ADF et 6,7% d'ADL). La quantité d'aliment distribué visait une maîtrise des quantités ingérées (50 g/j/lapin à 35 j, 90 g/j/lapin entre 36 et 41 j, 110 g/j/lapin entre 42 et 48 j, 130 g/j/lapin entre 49 à 55 j, 150 g/j entre 56 et 62 j et à volonté à partir de 63 j).

Conditions d'ambiance

La température moyenne à l'intérieur de la Mobigarenne et à l'extérieur sur les parcours a été enregistrée à l'aide d'une sonde OMEGA OM-CP-RHTEMP101A. L'index température-humidité ³ (db°C) a été mesuré à l'aide d'un thermomètre à sphère noire (<https://www.reedinstruments.com/product/reed-r625osd-data-logging-heat-stress-meter#>) lors de chaque évaluation de la répartition spatiale des animaux (voir paragraphe sur *Répartition spatiale*) dans chaque lieu observé. Il a permis d'évaluer la température ressentie des animaux (Kang *et al.*, 2020).

Santé

La mortalité des animaux a été contrôlée quotidiennement. Les causes apparentes de mortalité et ont été annotées (maigreur, problèmes respiratoires, problèmes digestifs, ballonnement, diarrhée, mammite, torticolis, maux de pattes, autres cas).

Croissance

Les animaux ont été pesés individuellement au sevrage (à 35 jours d'âge) puis à 49 et 63 jours d'âge.

Répartition spatiale (uniquement dans la Mobigarenne)

La répartition spatiale des lapins sur le dispositif Mobigarenne a été évaluée 6 fois par semaine : 3 jours dans la semaine et 2 fois dans la journée (8h00 et 14h00) par un observateur. Les animaux ont été dénombrés par type génétique (**S** et **T**) dans les parcs intérieurs, sous l'ombre projetée de la Mobigarenne, dans la première moitié du parcours exposée au soleil, sous les palettes, sous les toiles d'ombrage et dans la deuxième moitié du parcours exposée au soleil.

³ L'indice de température-humidité (exprimé en °C) est utilisé pour estimer les effets de la température, de l'humidité et du rayonnement solaire sur les animaux (<https://www.weather.gov/tsa/wbgt>)

Observation comportementale

La méthode du scan-sampling par observation directe (Atlmann, 1973) a été utilisée pour l'encodage des comportements à trois âges (45, 56 et 66 jours) et deux moments de la journée (entre 8 et 9h : matin et entre 14 et 15h : après-midi). Deux observateurs ont été requis. Chaque lieu de vie (bâtiment et Mobigarenne) a été observé pendant 20 minutes à chaque moment de la journée. Pour la Mobigarenne, nous avons distingué la zone intérieure (parcs) et le parcours extérieur. Nous avons distingué les comportements de locomotion (marcher, bondir, courir), de maintenance (Brouter, Manger du foin ou des granulés ou de l'herbe, Se reposer, Ronger), d'exploration (Gratter, Observer, Se dresser) et les interactions sociales (Côte à côte, Nez-à-nez).

Analyse statistique

Pour l'analyse des comportements, nous avons choisi de distinguer les parcs et le parcours pour l'analyse des données issues de la Mobigarenne. Nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé :

$$glm(y \sim a \times b + c + d + offset(\log(1 + e)), family = "poisson")$$

Avec « a » le lieu d'observation (3 niveaux : cage, parc et parcours), « b » le type génétique des animaux (2 niveaux : témoin et sélectionné), « c » le jour d'observation (3 niveaux : 45, 56 et 66 jours), « d » le moment de la journée (2 niveaux : matin et après-midi) et « e » le nombre total de lapins observés. En cas de surdispersion des données, la loi de quasipoisson a été utilisée.

Les données de croissance ont été analysées à l'aide d'un modèle linéaire avec le type génétique des animaux, le lieu de vie et leur interaction en effets fixes. Les données de mortalité (considérée comme un trait binaire avec 0 = mort et 1 = vivant) ont été analysées avec un modèle de régression logistique avec le génotype, le lieu de vie et leur interaction en effets fixes.

Les données de répartition spatiale ont été analysées de manière descriptive.

Résultats

Conditions climatiques

Les conditions à l'extérieur ont été très challengeantes avec une température moyenne sur la période de 25,7 °C (min 15,2 °C et max 39,2 °C). Au moment de l'observation de la répartition spatiale des lapins logés en Mobigarenne, les températures moyennes de l'air ambiant ainsi que celles ressenties ont été respectivement de : 27,7 °C et 22,2 °C dans les parcs, 28,7°C et 23,0°C sous les palettes, 28,6 °C et 22,8°C sous l'ombre de la Mobigarenne, 28,1 °C et 22,7°C sous les toiles et 30,2 °C et 23,6 °C sur le parcours exposés au soleil.

Croissance et santé des animaux

Cet essai a été marqué par une très forte mortalité (48,8 % à l'extérieur (dont 45% de lapins S et 55% de lapins T ; $P = 0,29$) et 23,9 % en cages (dont 72,7% de lapins S et 27,3% de lapins T ; $P = 0,68$) ; $P < 0,05$). Au sevrage, les lapereaux avaient un poids moyen de 821 g, avec de forts écarts entre individu (min 348 g et max 1097 g) et un mauvais état sanitaire (poil hirsute et animaux déshydratés : signes précurseurs de coccidiose). A 63 jours d'âge, Les animaux pesaient en moyenne 1738 g pour ceux logés en Mobigarenne et 1833 g pour ceux logés en cages à 63 jours d'âge ($P < 0,05$). La principale cause de mortalité relevée a été des troubles digestifs pour 87,8 % des lapins logés dans les cages et pour 78,1 % des lapins logés en Mobigarenne.

Répartition spatiale des animaux logés Mobigarenne

Sur toute la durée d'élevage, la majorité des animaux (59,4%) a été observée dans les parcs intérieurs, à l'extérieur sur la première moitié du parcours (16,2%) et sous les palettes (11,1%). Selon la température ressentie mesurée, la répartition spatiale des animaux a varié. Ainsi, la majorité des lapins (43,4%) a été observée sur la première moitié des parcours et dans les parcs intérieurs (31,5%) quand la température ressentie était inférieure à 20°C. Quand la température ressentie était comprise entre 20 et 25°C, la majorité des lapins a été dénombrée dans les parcs intérieurs (65,1%) et sous l'ombre de la Mobigarenne (12,5%). Les lapins se sont

majoritairement concentrés dans les parcs intérieurs quand la température ressentie était supérieure à 25°C (78,1%).

Expression des comportements

Nous n'avons pas observé d'interaction significative entre le type génétique et le lieu d'observation.

Effet du type génétique (Table 1)

Il n'y a pas eu d'effet du type génétique des animaux sur l'expression des comportements à l'exception du comportement nez à nez (0,7 % vs 0,2 % d'occurrences entre S vs T, respectivement ; $P < 0,05$). Compte tenu de la faible fréquence d'observations de ce comportement (<0,5 %) ce résultat est à interpréter avec prudence.

Table 1 Comportements (% d'occurrences) exprimés par les lapins selon leur type génétique (S ou T)

		Type génétique		
	Comportements (% d'occurrences)	S	T	P value ⁴
Locomotion	Marche	1,4	1,3	NS
	Bondit	3,3	2,3	NS
	Court	0,5	0,6	NS
Maintenance	Broute	9,6	8,5	NS
	Mange du foin	0,2	0,3	NS
	Mange des granulés	6,3	5,2	NS
	Se repose	53,8	55,1	NS
Exploration	Ronge	0,4	0,3	NS
	Observe	7,1	6,3	NS
	Se dresse	0,7	0,9	NS

⁴ NS : non significatif ($P \geq 0,05$)

Interactions sociales	Côte à côte	16,0	20,0	NS
	Nez à nez	0,7	0,2	<0,05

Effet du milieu de vie (Table 2)

Les lapins observés sur les parcours extérieurs ont exprimé plus fréquemment le comportement manger (exclusivement brouter et manger du foin dans ce lieu) que dans les cages (exclusivement manger des granulés dans ce lieu) et les parcs (exclusivement manger des granulés dans ce lieu) (37,0 % vs 8,6 % vs 6,7 %, respectivement ; $P < 0,05$). Le comportement observer a été exprimé plus fréquemment dans les cages que dans les parcs et sur les parcours (11,4 % vs 3,7 % et 4,4 %, respectivement ; $P < 0,05$). Les lapins dans les parcs ont été plus fréquemment observés à se reposer que dans les cages ou sur les parcours (67,8 % vs 56,6 % et 31,2 %, respectivement ; $P < 0,05$). Les lapins dans les cages n'ont jamais été observés à bondir ni courir contrairement aux individus sur les parcours (8,2 % et 2,2 %, respectivement) et dans les parcs pour le comportement bondir (2,1 %).

Table 2 Comportements (% d'occurrences) exprimés par les lapins selon leur lieu de vie (cage ou parc ou parcours)

		Lieu de vie			
Comportements (% d'occurrences)		Cage	Parc	Parcours	P value
Locomotion	Marche	1,0	1,7	2,0	NS
	Bondit	0,0 ^a	2,1 ^a	8,2 ^b	<0,05
	Court	0,0 ^a	0,0 ^a	2,2 ^b	<0,05
Maintenance	Mange (granulés, foin ou herbe)	8,6 ^a	6,7 ^a	37,0 ^b	<0,05
	Se repose	56,6 ^a	67,8 ^b	31,2 ^a	<0,05
Exploration	Ronge	0,8	0,1	0,0	NS
	Observe	11,4 ^a	3,7 ^b	4,4 ^b	<0,05

	Se dresse	0,5	0,7	2,0	NS
Interactions	Côte à côte	20,7	16,7	12,5	NS
sociales	Nez à nez	0,3	0,5	0,5	NS

Discussion

Effet du type génétique. Le type génétique n'a pas eu d'effet sur l'expression des comportements des lapins. Chez le lapin, seules des études portant sur les différences d'expression comportementales entre individus sauvages et domestiques ont été réalisées (Stodart et Myers, 1964). Elles montrent que les lapins domestiques tendent à avoir une activité plus diurne que les lapins sauvages. Mais aucun nouveau comportement n'est apparu ou n'a disparu entre les deux populations. Seules des différences d'ordre quantitative peuvent exister. Les résultats de notre étude sont donc en accord avec les travaux cités précédemment. En revanche, il n'y a pas eu non plus de différence de mortalité entre les deux génotypes alors que les lapins du groupe S étaient sélectionnés sur la résistance aux maladies depuis 5 générations. Ceci est en accord avec Gunia *et al.* (2023), qui n'ont pas constaté de réduction du nombre de lapins malades chez les lapins sélectionnés sur la résistance non spécifique aux maladies par rapport à la population témoin.

Effet du milieu de vie. Nos résultats montrent que l'accès à l'extérieur donne aux lapins la possibilité d'exprimer certains comportements spécifiques de l'espèce qui ne sont pas exprimés en milieu confiné, comme ceux propres au déplacement (courir et bondir) et à l'alimentation (brouter). En conséquence, lorsque le lapin a la possibilité d'accéder à l'extérieur, le repos n'est plus le comportement prédominant, comme observé dans les parcs et les cages. L'accès à l'extérieur permet dès lors un meilleur équilibre dans l'expression des comportements. Lehmann (1987), Podberscek *et al.* (1991) ainsi que Dixon *et al.* (2010) ont montré qu'une augmentation de l'espace de vie des lapins encourageait l'expression des comportements relatifs à la locomotion et l'exploration. Dans notre étude, le parc semble jouer le rôle de terrier puisque les lapins s'y sont reposés deux fois plus qu'à l'extérieur sur les parcours. Les cages

restreignent fortement le déplacement des lapins et la majorité des comportements exprimés sont liés au repos (Gunn et Morton, 1995). En revanche, la mortalité a été plus élevée en Mobigarenne (logement en parcs + accès à l'extérieur). De plus, l'état sanitaire des individus au moment du sevrage n'était pas satisfaisant et les conditions thermiques très challengeantes (période caniculaire) ont mis les animaux en état de stress thermique. En effet, des températures de l'air supérieures à 25°C et des températures ressenties (ou index humidité-température) supérieures à 23,3 °C sont considérées comme très critiques pour les lapins (Marai *et al.*, 2001 ; Oladimeji *et al.*, 2022). Les enrichissements disposés sur le parcours lors de l'essai n'ont pas été suffisamment thermorégulateurs pour proposer un milieu de vie satisfaisant aux animaux dans des conditions climatiques extrêmes.

Conclusion

Cette étude montre l'intérêt d'offrir un accès à l'extérieur, de préférence herbeuse, sur le comportement des lapins. Cette zone extérieure permet en effet une diversification du répertoire comportemental des individus. Le lapin spatialise alors ses activités : les zones intérieures sont privilégiées pour le repos alors que les zones extérieures sont prisées pour la locomotion et l'ingestion alimentaire, dans le cas des zones de pâturage. L'étude montre aussi qu'un système basé sur un mode de logement plus frustré (Mobigarenne) peut entraîner une forte mortalité en cas de conditions climatiques extrêmes. Ceci encourage à poursuivre des travaux pour trouver un système plus satisfaisant du point de vue de la maîtrise des conditions d'ambiance.

Essai 5 - Publication 5. Effet de la relation homme-animal sur le bien-être, la santé et la croissance du lapin dans deux milieux de vie différant en complexité

Article en révision auprès des co-auteurs pour soumission dans la revue Animal Welfare

Résumé :

La nature de la relation homme-animal (RAH) ainsi que l'environnement de vie jouent un rôle essentiel dans le bien-être des animaux d'élevage. Pour évaluer l'influence de la nature de la relation homme-animal sur le comportement, les émotions, la santé et la croissance de lapins dans deux environnements de vie distincts, nous avons réparti 144 lapins en quatre groupes (CPX-P ; CPX-N, SPL-P ; SPL-N) différant par la relation homme-animal (P pour positive, et N pour neutre) et le milieu de vie (CPX pour physiquement complexe, et SPL pour physiquement simple). Les lapins ont été élevés de 45 à 73 jours d'âge. Le traitement de sociabilisation a débuté à l'âge de 49 jours et a duré 18 jours. L'expression comportementale des lapins en présence d'un humain a été évaluée à 48 et 68 jours d'âge par une évaluation qualitative du comportement (QBA) et un scan sampling. Une série de tests a été réalisée à 68 jours d'âge pour mesurer la réaction des lapins en présence d'un humain ou d'un objet nouveau afin d'évaluer la peur de la nouveauté. Les lapins ont passé plus de temps près de l'humain chez les groupes P que N (28,2 % vs 17,1 %) et ont accepté plus de caresses (90,2 % vs 45,9 % de caresses acceptées). Ils ont passé plus de temps près de l'objet nouveau dans le groupe SPL que dans le groupe CPX (24,7 % vs 17,2 %). Les lapins des groupes P sont apparus plus "confiants/à l'aise" que les lapins des groupes N qui semblaient plus "inquiets/indifférents" dans l'environnement CPX. Les résultats suggèrent que les réactions des lapins peuvent être influencées par la qualité de la relation avec l'homme et le type d'environnement dans lequel ils vivent.

Thoughtful or distant farmer: how the human-animal relationship may influence rabbits' stress, behaviour, emotions, health and growth in two distinct living environments

Abstract

The nature of the human-animal relationship (HAR) as well as the housing conditions play an essential part in the welfare of farmed animals. To evaluate the influence of the nature of the HAR on the behaviour, the emotions, the health and the growth of rabbits in two distinct living environments, we distributed 144 rabbits in four groups (**CPX-P**; **CPX-N**, **SPL-P**; **SPL-N**) differing in the HAR (**P** for positive, and **N** for neutral) and living environments (**CPX** for complex, and **SPL** for simple). Rabbits were reared from 45 to 73 days of age. Socialization treatment started at 49 days of age and lasted for 18 days. Rabbits' behavioural expression in presence of a human was assessed at ages 48 and 68 days with Qualitative Behaviour Assessment (QBA) and Scan-sampling. A set of tests was assessed at 68 days of age to measure the reaction of rabbits in presence of a human or a novel object to assess fear of novelty. Rabbits spent more time near the human in P than in N (28.2% *vs* 17.1%) and accepted more strokes (90.2% *vs* 45.9% of accepted strokes). They spent more time near the novel object in SPL than in CPX (24.7% *vs* 17.2%). Rabbits of the P groups appeared more 'confident/at ease' than rabbits of the N groups who appeared more 'worried/indifferent' in the CPX environment. The results suggest that the reactions of rabbits can be influenced by the quality of the relationship with human and the type of environment they live in.

Keywords: animal welfare, qualitative behaviour assessment, *Oryctolagus cuniculus*, outdoor access

Introduction

Animal welfare is not only based on preventing the onset of negative emotions but also on promoting the onset of positive ones. In growing rabbits, Fetiveau *et al.* (2023) showed that

outdoor access to a pasture area generated motivation to perform various specific behaviours, grazing being the predominant. Such behaviour could not be expressed in indoor pens. Positive emotions can be promoted by providing material and/or natural enrichments in the living environment, i.e. improving and/or making it more complex (Wood-Gush and Vestergaard, 1989). Newberry (1995) suggested that offering a wider selection of food types was a potential source of enrichment for farm animals, as well as making the physical structure of the environment more complex. Offering outdoor access, for example, increases the opportunities for exploration and patrolling. Moreover, the farmer could be considered as an enrichment itself, mediated through a positive human-animal relationship (Claxton, 2011). Actually, many studies have shown that a positive human-animal relationship can bring beneficial effects to the animals, both in the short-term, such as positive emotions (Boissy *et al.*, 2007), and in the long-term, such as stress resilience (Rault *et al.*, 2020). On the contrary, a negative human-animal relationship, which involves a negative perception of the human by the animals, can impair their growth, their health, their welfare and make the daily care more difficult for the farmer (Pinillos *et al.*, 2016).

In France, the majority of meat rabbits is raised in wire cages without outdoor access in intensive production farms. In these farms, no positive relationship between the farmer and its animals is applied. Two main factors may contribute to limit the human and animal interactions: (I) the high stock density (600 reproducing females per farmer; EFSA, 2020) and (II) the cages, which limits the occasional physical contact between the farmer and the rabbits. In addition, the aversive physical interactions that animals may face in their lifetime (*e.g.* vaccination, tattooing, weighting, insemination, transport, etc.) contribute to strengthen the fear reactions towards humans. In organic rabbit production system where rabbits have access to an outdoor grazing area, the positive physical interaction between the farmer and the animals can also be minimized, due to the size of the paddocks or the use of mobile cages (Gidenne *et al.*, 2022). This low interaction can lead to handling problems and higher stress as shown in calves (Boivin *et al.*, 1994).

Estep and Hetts (1992) showed that non-human animals attribute to humans five possible meanings: they can perceive them as predators, as prey, as part of the environment with no social connections, as symbiont or as conspecifics, depending on their familiarity with them or the predictability of the relationship. Compared to indoor situation, when outside, rabbits are exposed to various kind of stimuli or threats (visual, olfactory, sound) which can increase their stress. A more complex living environment could reduce the stress generated by this variety of stimuli by allowing the animals to hide for example. Indeed, wild rabbits use and explore their space alongside the presence of shelters and shrubs through their predator concealment potential (Villafuerte & Moreno, 1997). Fétiqueau *et al.* (2021) showed that the reactivity (*i.e.* the capacity of an individual to react to a stimulus) of rabbits towards humans or a new object was lower for animals having outdoor access compared to rabbits living exclusively indoors. This reduced reactivity could reflect a potential fear (human as a predator) or a lack of interest in human (human as part of the environment without social ties) faced with the variety of stimuli outside.

A transition towards farming systems that respect animal welfare are demanded by EU citizens (Delanoue *et al.*, 2018). Pasture-based systems, that provide rabbits outdoor access, combined to other food production systems (such as agroforestry) may contribute to improve animal welfare and to reduce the environmental impact of livestock production (Bonaudo *et al.*, 2014). The association of trees-crops-livestock also increases the complexity of the living environment of the animals, which to some extent could reduce the ergonomics of the farmer in the daily care of his animals. In this sense, a reinforced positive human-animal relationship may help the farmers in the daily interaction with their animals. It may also benefit the animal welfare, health and growth. In this context, this study was designed to evaluate the influence of a positive human-animal relationship (thoughtful farmer) compared with a neutral human-animal relationship (distant farmer) on animals behavioural and emotional response to human, the health and the growth of rabbits in a complex (pastures under orchard) or in a simple (pastures without orchard) outdoor physical-environment. We hypothesised that (i)

rabbits who received a positive relationship with human will show more positive emotions toward human, better health and development than the ones who did not in both living environments and (ii) rabbits who received a distant relationship with human will show more negative emotions toward human, reduced health and development in the simple environment than in the complex one.

Material and methods

Animals were handled in accordance with the recommendations of the European Union (2010) and French legislation on the protection of animals used for scientific purposes (EU Directive 2010/63/EU, Official Journal of the French Republic (Decree No. 2013-118)). All the protocols were approved by the Ethics Committee n° 115 of the French Ministry of National Education, Higher Education and Research (approval number A263131402).

Animals and living environments

A total of 144 crossbreed rabbits ($\frac{1}{2}$ PS119 \times $\frac{1}{8}$ Burgundy \times $\frac{1}{4}$ INRA-1777 \times $\frac{1}{8}$ French-Lop) of both sexes (50% males and 50% females) were raised for 35 days starting from weaning (at 45 days of age; 17th October 2022) to 73 days of age (14th November 2022). Rabbits were housed in wood shelters (W \times L \times H: 52 \times 100 \times 92 cm) placed in an 18.75 m² paddock (W \times L: 2.5 \times 7.5 m) in groups of 6 animals (3 males and 3 females), giving a total of 24 housing units. Each shelter had in two distinct areas: a ground floor and a first floor. The ground floor had features, except a ramp-stair. The first floor (made of wood) was divided in two areas: (I) entrance plus a feeding area, equipped with a feeder, and (II) a resting area, covered with straw and wood chips. The outdoor area was demarcated by 8 a rigid mesh fencing panel (W \times H: 2.5 \times 0.83 m) lined with a triple torsion fence (W \times L \times H: 2.5 \times 2.5 \times 50 cm).

At weaning, rabbits of both sexes were evenly distributed into two experimental groups differing in the paddock location, i.e. in a complex environment (**CPX**; n = 72 rabbits, 12 paddocks of 6 rabbits each; see Supplementary Figure 1) within a row of four apple trees in a sown pasture with *Festuca arundinacea*, *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne*, *Onobrychis*

viciifolia, *Lotus corniculatus* and *Trifolium repens*, or a in simple environment (**SPL**; n = 72 rabbits, 12 paddocks of 6 rabbits each; see Supplementary Figure 2) in an pasture area (only *Dactylis glomerata*) without any trees.

Throughout the experiment no artificial lighting was provided, and animals had free access to water and a pelleted diet without coccidiostat (STABIGREEN, Terrya, Rignac, France; 11.3 MJ of digestible energy per kg of dry matter (DM), 17.8% crude-protein (CP), 2.8% of fat, 40.1% NDF, 40.1 % ADF and 7.9% ADL on a DM basis). To enable rabbits to graze continually over the whole growing period, each paddock was displaced to a new location once a week.

Treatments

In each living environment (CPX or SPL), rabbits were subjected to two distinct treatments. Half of the rabbits (n = 72, 12 paddocks of 6 rabbits each, half on CPX and half on SPL) received a positive (**P** group; thoughtful farmer like) human-animal relationship (HAR) and the other half received a neutral (**N** group considered as control group or distant farmer like) HAR. To sum up, there were four different treatments: **CPX-P**, **CPX-N**, **SPL-P** and **SPL-N**.

In the N group (12 paddocks of 6 rabbits each), rabbits received minimal human contact. They only saw a human for food delivery, water filling, litter box cleaning, health status checking and weekly weigh-in. At each weigh-in, rabbits were gently grabbed by the back skin and put in a weighing box. In the P groups (12 paddocks of 6 rabbits each), rabbits received additional positive human contact. The experimenter spent approximately 10 minutes a day (5 minutes in the morning between 07:00h and 09:00h and 5 min in the early evening between 16:00h and 18:00h) within each P paddocks to individually stroke the rabbits (when they were receptive to stroking) and to give the animals food rewards (Cuni Adult, Versele-Laga, Kapellestraat, Belgium; <https://www.versele-laga.com/en/gb/for-your-animal/rabbits/products/complete-cuniadult>). A soft voicing was adopted to speak to the rabbits. For needed manipulations, the rabbits were gently grabbed with two hands, one hand under the chest, the other wrapping the pelvis and not by the back skin.

Whenever the rabbits from both groups (N or P) were subjected to an uncomfortable process (catching, handling, tattooing, vaccination, weigh-in), the humans involved wore a white outfit so that the animals could associate the colour with the upcoming action. For all other contacts (neutral or positive), the humans in charge wore a blue outfit for the animals to associate the blue colour with a neutral or positive event. Treatment lasted three weeks (from 49 days of age; 21st October 2022 to 67 days of age; 8th November 2022).

Tests

Two tests were applied to assess the rabbits' relationship to humans. Each test comprised two stages (adapted from Waiblinger *et al.* (2006) and Graml *et al.*, 2008): (1) proximity stage and (2) touch stage. The first test assessed the rabbit's response to a human (human test or 'HT') while the second test assessed the rabbit's response to a novel object (novel object test or 'NOT'). All paddocks (n = 24, 6 CPX-P, 6 CPX-N, 6 SPL-P and 6 SPL-N) were subjected to the same test on the same date.

Before starting the test, the experimenter made sure that all the rabbits of each paddock were outside the shelter and not too much spread out over the entire paddock area. If not, another experimenter gently picked up the rabbits from the shelter, closed the shelter and gathered the rabbits close to the centre of the paddock. The experimenter waited for approximately 2 min when entering each paddock before starting the test. During the test, no food reward was delivered to the rabbits.

Human test (HT), proximity stage

The HT, proximity stage was performed when rabbits were 68 days old. The test person stood in the centre of each paddock in front of the hut and filmed its feet for 2 minutes. The video camera (a Go-Pro Hero 7) was attached to the chest of the test person with a chest harness. Another camera was placed outside the paddocks to film the whole scene. At 10-s intervals, the number of rabbits in very close contact with the test person (<10 cm away from the test person) was counted. For each rabbit in the defined area, the latency (time in seconds) to approach (<

10 cm from the feet of the test person) or touch the test person for the first time was computed. The time spent in close proximity (< 10 cm) to the test person was also calculated for each rabbit.

Human test (HT), touching stage

The test was performed just after the HT, proximity stage. All the rabbits were individually tested, except 2 individuals (1 in the N-SPL and 1 in the N-CPX), who for health reasons have been nursed for several days in close contact to humans. The test person slowly approached a target rabbit at a distance of approximately 2 m from him/her at a rate of one step per second, kneeled down for about 10 seconds at a distance of approximately 30 cm from the animal and attempted to stroke the animal repeatedly on one flank, with one touch per second up to a maximum of five strokes per animal. A maximum of three trials (every attempt to approach a rabbit was considered a trial) was allowed. The number of successful strokes was recorded for each rabbit (min 0 stroke and max 15 strokes per animal in all three trials). The test was video recorded with a Go-Pro Hero 7 placed outside the paddock.

Novel Object test (NOT), proximity and touching stages

The test was performed when rabbits were 69 days old. Its aim was to obtain information about the specificity of the human test and fear of novelty. The novel object was a yellow tennis ball attached to a metallic broomstick of 150 cm long. The object was handled by the test person, put in the centre of each paddock. The test person was placed outside the paddocks. In the proximity stage, the number of rabbits within a radius < 10 cm around the ball was counted every 10-s intervals for 2 min. The latency to approach (< 10 cm from the ball) or touch the ball for the first time was calculated for each rabbit and the time spent close to the ball (within a radius < 10 cm around the ball) was also determined. In the touching stage of the NOT, the experimenter approached the ball close to each rabbit and attempted to stroke the animal repeatedly on one flank, with one touch per second and a maximum of five strokes per animal. A maximum of three trials (every attempt to approach a rabbit was considered a trial) was allowed. The total number of strokes was recorded for each rabbit (min 0 stroke and max 15

strokes per animal in all three trials). The test was video recorded with a Go-Pro Hero 7 placed outside the paddock.

Behavioural evaluation

Quantitative behavioural evaluation

A quantitative assessment of rabbits' behaviours was conducted when the animals were 48 days of age before the treatment, and when rabbits were 68 days of age during the first stage of the human test. Each paddock was video recorded for 2 min with a digital reflex placed outside it while the test person was in the centre of the paddock. The occurrences of the following behaviours expressed by the group of rabbits were collected for 2 minutes using the scan-sampling method: rearing towards the test person, approaching the test person, watching the test person, in contact with the test person, sniffing or nibbling the test person's shoes, sniffing or nibbling the test person's clothes, moving away the test person, other activity unlinked to the test person (grazing, grooming, resting...).

Qualitative behavioural evaluation

The qualitative behavioural assessment (QBA) was conducted at the same time as the quantitative assessment, using the same video records. A list of 21 QBA descriptors for rabbits was used. For each descriptor, a brief definition was provided in order to facilitate its interpretation (see Table 1). The animals were scored on these 21 descriptors using a 125 mm visual analogue scale, reflecting the intensity of expression of each descriptor by each group of rabbits. Each 125 mm visual analogue scale ranged from zero indicating that the behavioural expression was completely absent in all observed animals, to 125 mm meaning that behavioural expression was dominant in all observed animals. All the QBA scoring was performed by two trained persons. The intraclass correlation coefficient (ICC) concordance score between the observers was calculated over 40% of the recorded time. To avoid bias the observers were unaware of which group of rabbits were being scored.

Table 1 List and characterisation of the 21 QBA descriptors for rabbits

Descriptor	Description
Relaxed	Flabby, relaxed posture, eyes opened or half closed, not agitated, can be at rest both sitting and lying down without signs of stress, ears not directed
At Ease	Unfazed, comfortable, relaxed attitude and/or state of mind
Calm	Half asleep, half awake, relaxed, quiet, observant
Active	Receptive and attentive to the environment, sudden action and reaction to a stimulus
Vigilant	Tense, attentiveness, watching, ears raised, the animal can be frozen, careful, on guard
Alert	Tail may be raised, the animal may bien raised and frozen, may stamp, nervous, muscle tension
Indifferent	Undisturbed by the environment and the other animals, independent, selfless but not depressed, unshakeable, carried on without being disturbed or feeling disturbed
Curious	Interested in the environment, explores, smells, looks and interacts actively with the environment, lively and proactive attitude
Joyful	Animal engaged in capering jumps or bursts of speed, very active, small jerks and head shakes, wiggling ears, possible leapfrogs, cheerful face (eyes wide open, bright and lit, relaxed cheeks)
Frustrated	Discontent, dissatisfied, may gnaw, scratch (incisively), may insist on the arrangement of certain elements of the environment
Nervous	Agitated, exited, sudden or frantic jumping or running, may stamp, may be very reactive, may be aggressive in response to approaching conspecifics
Worried	Frequently alert, concerned about the environment, frequent and abnormal vigilance towards the group and environmental stimuli, anxious, mays stamp
Scared	Seems frightened, fleeing, hiding, does not dare to show him/herself, may stamp
Attentive	Focused and observant
Inhibited	Not able to act, prostrate, possibly dominated, refrains from acting, ears pinned back, animal pinned to the ground
Affectionate	Seeks contact, allogrooming, shows affection to a human or congenial
Pleased	Needs fulfilled, shows satisfaction (satisfied face), happy, delighted
Unshakeable	Nothing can disturb, worry or rattled, rarely troubled, unshakable, undeterred, does not change plans in response to environmental stimuli
Interested	Explores, invests in and works with the environment, interested in the elements of space and their arrangement in a quiet and peaceful manner
Peaceful	Does not disturb the other animals, happy, relax posture and friendly to the other animals, enjoys its environment, conveys a sense of calm to the group
Confident	Does not express fear, moves into space without hesitation, reacts without hesitation, acts according to his/her desires without being inhibited by others, independent.

Growth and health traits

Individual live weight was monitored once a week from 45 to 73 days of age. The health status of each rabbits was checked at each weigh-in.

Statistical analysis

All analyses were performed using R statistical software version 4.2.1 (R Core Team, 2022).

Data on the proximity and touching stages of both human and novel object tests was not normally distributed. It followed a negative binomial distribution confirmed by the over-dispersion of σ (evaluated with a chi-squared test). Data was then analyzed by fitting negative binomial generalized linear mixed model (R-package glmm; <https://CRAN.R-project.org/package=glmm>) with human animal relationship (two levels: N and P) and living environment (two levels: SPL and CPX) as fixed effects and the paddock as random effect. Quantitative scores of behaviour data was analysed using a fitting generalized linear mixed model with human animal relationship (two levels: N and P) and living environment (two levels: SPL and CPX) as fixed effects and the paddock as random effect. To investigate intra-observer reliability for qualitative behavioural assessment, the Intra-class Correlation Coefficient (ICC) (R-package glmm; <https://CRAN.R-project.org/package=irr>) was calculated. For each living environment before and after the treatment period, the QBA scores were analysed using Principal Component Analysis (PCA, correlation matrix, no rotation; R-package FactoMineR; <https://cran.r-project.org/web/packages/FactoMineR/index.html>). Treatment effect on PCA dimension 1 and dimension 2 was analysed using Kruskal-Wallis for each living environment. To investigate the relationship between quantitative and qualitative measures of rabbit behaviour, a Spearman Rank Correlation Coefficient was used to correlate the original ethogram-based quantitative behaviour score for each behaviour to the individual qualitative rabbit score, on each QBA dimension produced during previous PCA analysis. Corticosterone and growth data were analyzed using a linear mixed model (R-Package lme4, <https://CRAN.R-project.org/package=lme4>) with human animal relationship (two levels: N

and P) and living environment (two levels: SPL and CPX) as fixed effects and the pen as random effect.

Results

Reaction to a human

Proximity test

There was no interaction between the HAR treatments and the living environment on the latency to touch for the first time the human ($P = 0.83$). Rabbits took similar time to first contact the human in N and P group (on average, 19.8 and 16.1 sec, respectively; $P = 0.35$; data not shown) and in SPL and CPX group (on average, 21.7 and 14.7 sec, respectively; $P = 0.08$). The human was approached by ≈ 2 rabbits/paddock each 10-sec in P group and by ≈ 1 rabbit/paddock in N group ($P < 0.05$; see Supplementary Figure 3) with no effect of the living environment ($P = 0.85$) and HAR \times living environment interaction ($P = 0.06$). Rabbits spent more time near the human in P group than in N group (on average, 28.2% vs 17.1% of the time, respectively; $P < 0.001$; see Figure 1) with no effect of the living environment ($P = 0.75$) and HAR \times living environment interaction ($P = 0.06$). Although there was no interaction, the proportion of time rabbits in the CPX-P group spent near the human was higher compared to rabbits in the CPX-N group (32.1% vs 14.1% of the time, respectively; $P < 0.05$). For the SPL-P and SPL-N group, there was no differences on the proportion of time rabbits spent near the human (24.7% and 20.7% of the time, respectively; $P = 0.89$).

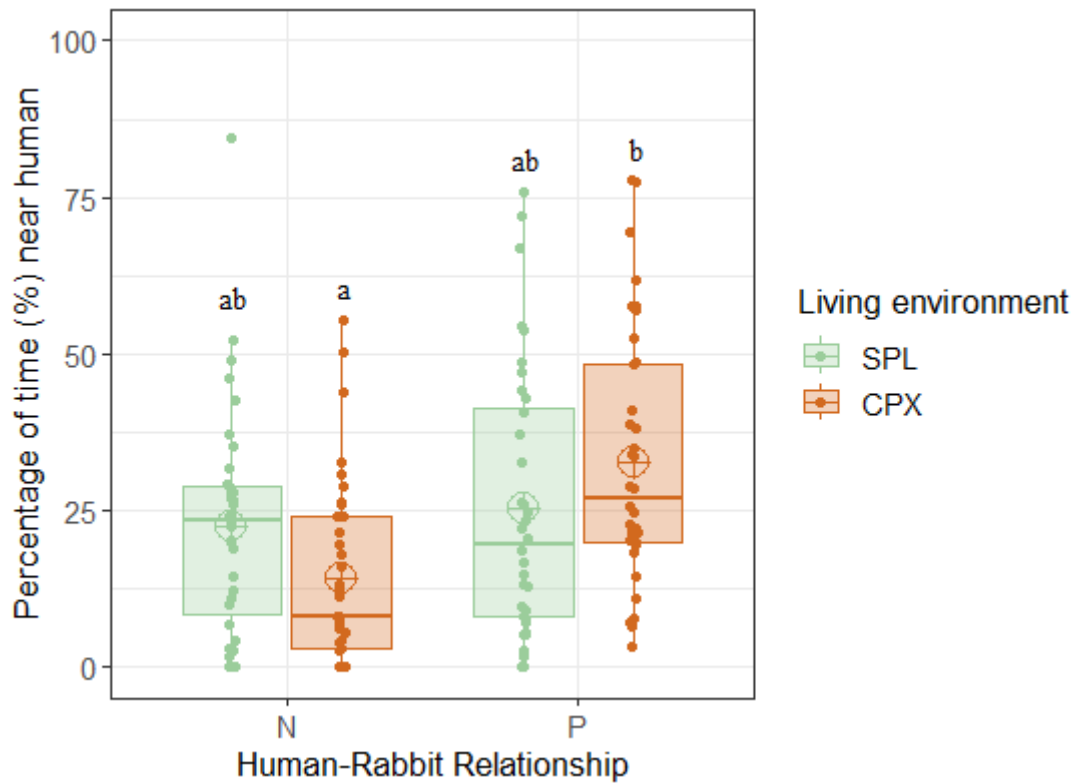


Figure 1. Percentage of time rabbits spent near the human (<10 cm) during proximity test according to the human-rabbit relationship treatment (N and P) and the living environment (SPL and CPX). Superscripts with different letters differ significantly at $P < 0.05$. The target symbol represents the mean.

Touch test

Rabbits in the P group accepted more strokes than rabbits in the N group (on average, 90.2% vs 45.9% of accepted strokes, respectively; $P < 0.001$; Figure 2) with no effect of the living environment ($P = 0.06$) and HAR \times living environment interaction ($P = 0.11$). Although there was no interaction, rabbits in the CPX-P group accepted more strokes than rabbits in the CPX-N (88.6% vs 36.2% accepted strokes, respectively; $P < 0.05$), while no differences were observed among rabbits in the SPL-P and in the SPL-N group (91.8% vs 58.2% accepted strokes, respectively; $P = 0.08$).

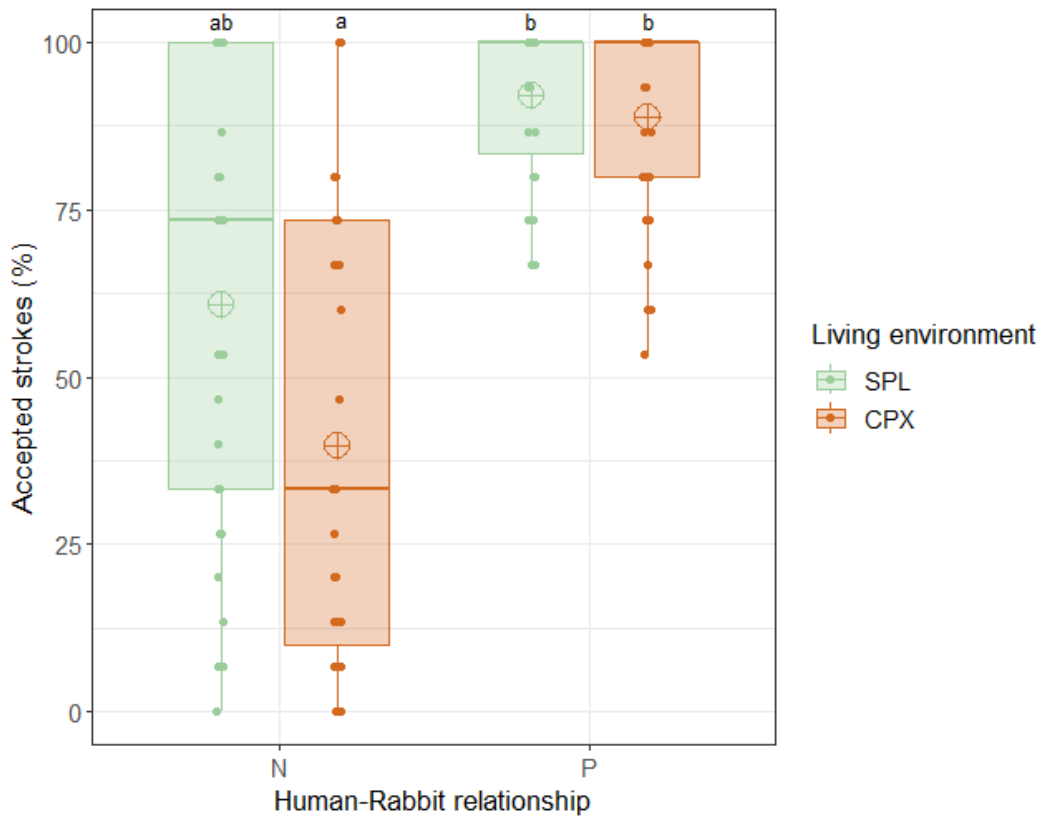


Figure 2. Percentage of strokes rabbits accepted from the human during touch test according to the human-rabbit relationship treatment (N and P) and the living environment (SPL and CPX). Superscripts with different letters differ significantly at $P < 0.05$. The target symbol represents the mean.

Reaction to a novel object

Proximity test

There was no interaction between the HAR treatment and the living environment on the latency to touch for the first time the novel object ($P = 0.29$). Rabbits took similar time to first contact the novel object in N and P groups (on average, 31.7 vs 25.9 sec, respectively; $P = 0.33$; data not shown) and in SPL and CPX groups (on average, 27.7 vs 29.6 sec, respectively; $P = 0.74$). The novel object was approached by ≈ 1 rabbit/paddock each 10-sec in P and N groups ($P = 0.58$). It was approached by ≈ 2 rabbits/paddock in SPL group and ≈ 1 rabbit/paddock in

CPX groups ($P < 0.05$) with no effect of HAR treatment \times living environment interaction ($P = 0.57$). Rabbits spent more time near the novel object in SPL than in CPX groups (on average, 24.7% vs 17.2% of the time, respectively; $P < 0.05$; see Figure 3) with no effect of the HAR treatment ($P = 0.67$) nor HAR treatment \times living environment interaction ($P = 0.67$).

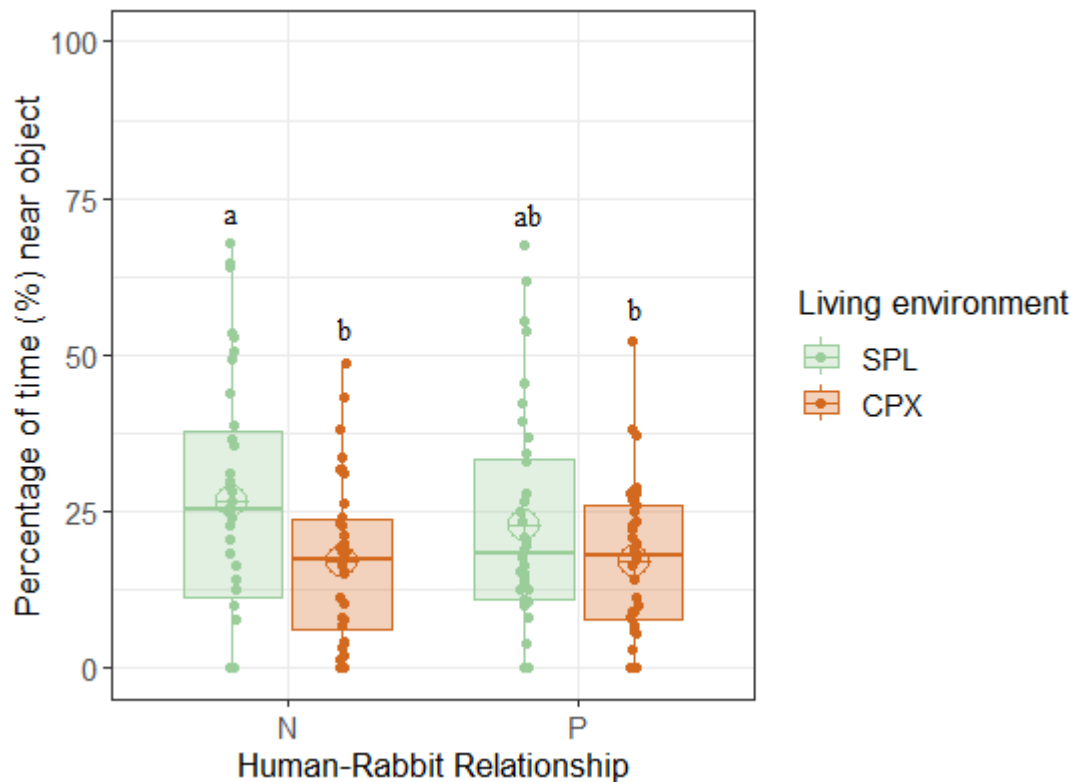


Figure 3. Percentage of time rabbits spent near the novel object (<10 cm) during proximity test according to human-rabbit relationship treatment (N and P) and the living environment (SPL and CPX). Superscripts with different letters differ significantly at $P < 0.05$. The target symbol represents the mean.

Touch test

The HAR treatment \times living environment interaction ($P < 0.05$) influenced the number of strokes rabbits accepted with the novel object (Figure 4). Rabbits in the SPL-N group accepted similar number of strokes than rabbits of the SPL-P group (on average, 85.1% vs 70.9%, respectively; $P = 0.82$) while rabbits in the CPX-N group accepted a small number of strokes than rabbits in the CPX-P groups (on average, 31.7% vs 62.9%, respectively; $P < 0.05$).

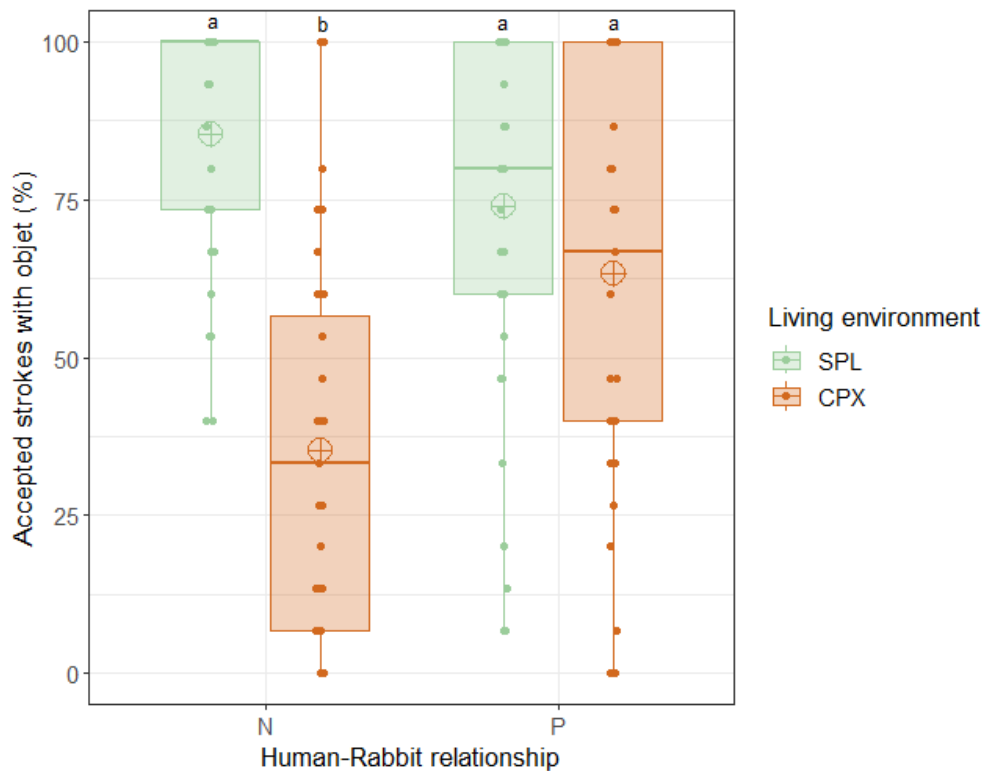


Figure 4. Percentage of strokes rabbits accepted from the novel object during touch test according to the human-rabbit relationship treatment (N and P) and the living environment (SPL and CPX). Superscripts with different letters differ significantly at $P < 0.05$. The target symbol represents the mean.

Behavioural evaluation

Quantitative evaluation

After the HAR treatment period, rabbits in the P group were more frequently observed ‘approaching’ and ‘in contact with the human’ than rabbits in the N group (on average, 11.1% vs 6.2% and 11.7% vs 0.7% of occurrences, respectively; $P < 0.05$; Table 2). Rabbits of the CPX group were also more frequently ‘in contact with the human’ than rabbits of the SPL group (on average, 10.2% vs 2.9% of occurrences, respectively; $P < 0.05$).

Table 2 Occurrences of behaviours in rabbits (raw mean in % \pm SD) in function of the human-animal relationship treatment (HAR: P and N) and the living environment (E: SPL and CPX before and after the treatment).

Living environment (E)	SPL		CPX		<i>P-Value</i>		
Human-animal relationship (HAR)	P	N	P	N	HAR	E	HAR \times E
<i>Before HAR treatment (age 48 days)</i>							
Rearing toward human	0.4 \pm 0.5	0.1 \pm 0.3	0.0 \pm 0.0	0.6 \pm 1.0	0.44	0.35	0.99
Approaching human	9.7 \pm 3.6	7.7 \pm 1.5	8.2 \pm 3.4	7.3 \pm 2.0	0.17	0.40	0.65
Watching human	14.0 \pm 5.3	12.1 \pm 3.5	10.8 \pm 3.8	8.0 \pm 3.9	0.58	0.41	0.82
In contact with human	2.2 \pm 2.3	3.1 \pm 2.0	0.8 \pm 0.9	2.1 \pm 1.9	0.23	0.22	0.60
Nibbling, Sniffing shoes	0.4 \pm 0.6	0.2 \pm 0.6	1.4 \pm 3.3	2.3 \pm 0.7	0.99	0.99	0.99
Nibbling, Sniffing clothe	7.4 \pm 5.3	11.9 \pm 4.7	8.5 \pm 6.2	7.4 \pm 4.4	0.53	0.55	0.48
Moving away from human	3.2 \pm 1.7	3.2 \pm 0.9	3.4 \pm 1.8	3.9 \pm 1.1	0.80	0.77	0.87
Other activity	62.3 \pm 11.6	61.6 \pm 4.9	66.9 \pm 10.2	68.3 \pm 6.8	0.94	0.79	0.93
<i>After HAR treatment (age 68 days)</i>							
Rearing toward human	1.4 \pm 1.6	0.1 \pm 0.3	0.5 \pm 0.8	0.0 \pm 0.0	0.99	0.99	0.99
Approaching human	10.4 ^{ac} \pm 5.7	6.4 ^b \pm 1.3	11.9 ^a \pm 3.3	6.1 ^{bc} \pm 1.6	< 0.05	0.51	0.71
Watching human	4.4 \pm 3.1	9.1 \pm 3.3	6.4 \pm 3.5	17.6 \pm 14.5	0.09	0.60	0.91
In contact with human	5.5 ^a \pm 5.2	0.5 ^a \pm 0.9	18.1 ^b \pm 14.5	0.9 ^a \pm 1.6	< 0.05	< 0.05	0.44
Nibbling, Sniffing shoes	3.0 \pm 4.2	10.5 \pm 4.7	3.6 \pm 3.3	3.3 \pm 3.9	0.06	0.16	0.13
Nibbling, Sniffing clothe	10.5 \pm 7.8	10.2 \pm 4.6	8.1 \pm 6.9	5.0 \pm 2.4	0.97	0.41	0.81
Moving away from human	0.1 \pm 0.3	1.3 \pm 1.3	0.6 \pm 0.6	2.3 \pm 1.7	0.14	0.46	0.99
Other activity	64.7 \pm 13.1	61.7 \pm 8.7	50.8 \pm 17.9	64.7 \pm 18.3	0.81	0.76	0.74

Qualitative behavioural assessment

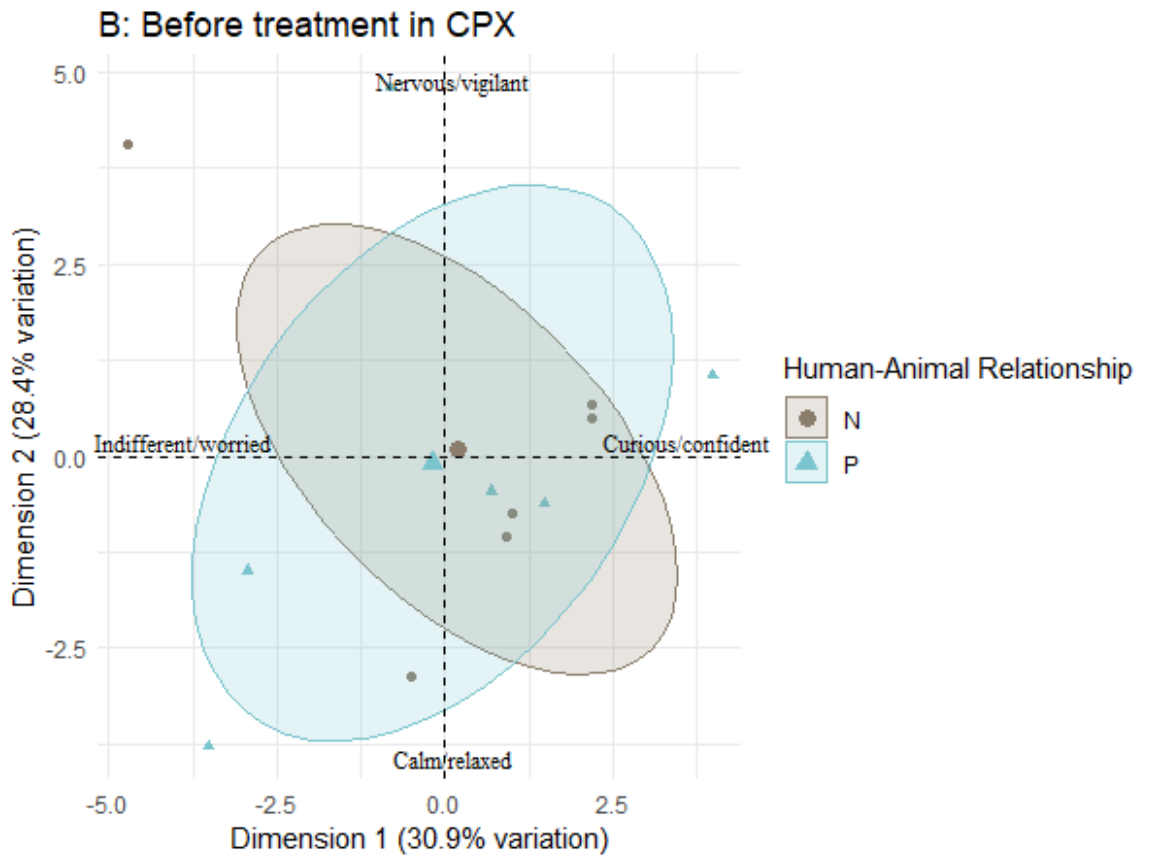
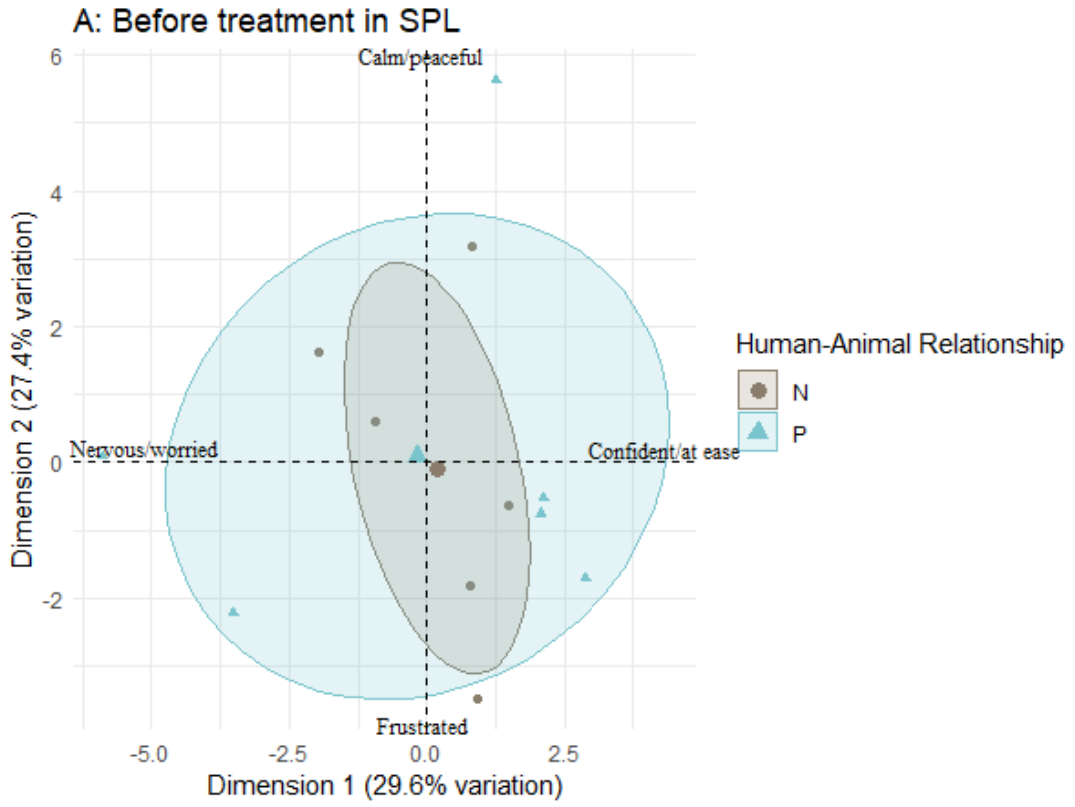
The two assessors reached excellent agreement score (ICC = 0.96; $P < 0.001$) in all descriptors during the cross-check training.

Dimensions of rabbit behavioural expression (see Supplementary Table S1)

Before the treatment period, Dimension 1 of the SPL assessment explained 29.6% and Dimension 2 explained 27.4% giving a total of 57.0% of the variation explained. Dimension 1 ranges from “Confident/At ease” to “Nervous/Worried” and Dimension 2 ranges from “Calm/Peaceful” to “Frustrated”. Dimension 1 of the CPX assessment explained 30.9% and Dimension 2 explained 28.4% giving a total of 59.3% of the variation explained. Dimension 1 ranges from “Confident/Curious” to “Indifferent/Worried” and Dimension 2 ranges from “Nervous/Vigilant” to “Calm/Relaxed”. After the treatment period, Dimension 1 of the SPL assessment explained 35.4% and Dimension 2 explained 26.1% giving a total of 61.5% of the variation explained. Dimension 1 ranges from “Peaceful/ At ease” to “Frustrated/Vigilant” and Dimension 2 ranges from “Interested/Curious” to “Indifferent”. Dimension 1 of the CPX assessment explained 51.4% and Dimension 2 explained 17.9% giving a total of 69.3% of the variation explained. Dimension 1 ranges from “Confident/At ease” to “Indifferent/ Worried” and Dimension 2 ranges from “Attentive” to “Inhibited”.

Qualitative behavioural analysis treatment effects

Before the HAR treatments, there was no differences in the dimension 1 and 2 for rabbits in the SPL environment nor in the dimension 2 for animals in the CPX environment (see Figure 5A and 5B). After the HAR treatment, rabbits in the P group appeared significantly more ‘confident/at ease’ than rabbits in the N group, that appeared significantly more ‘worried/indifferent’ in CPX groups ($P < 0.05$, see Figure 5D). No differences were detected in the first two dimensions for rabbits in the SPL (see Figure 5C).



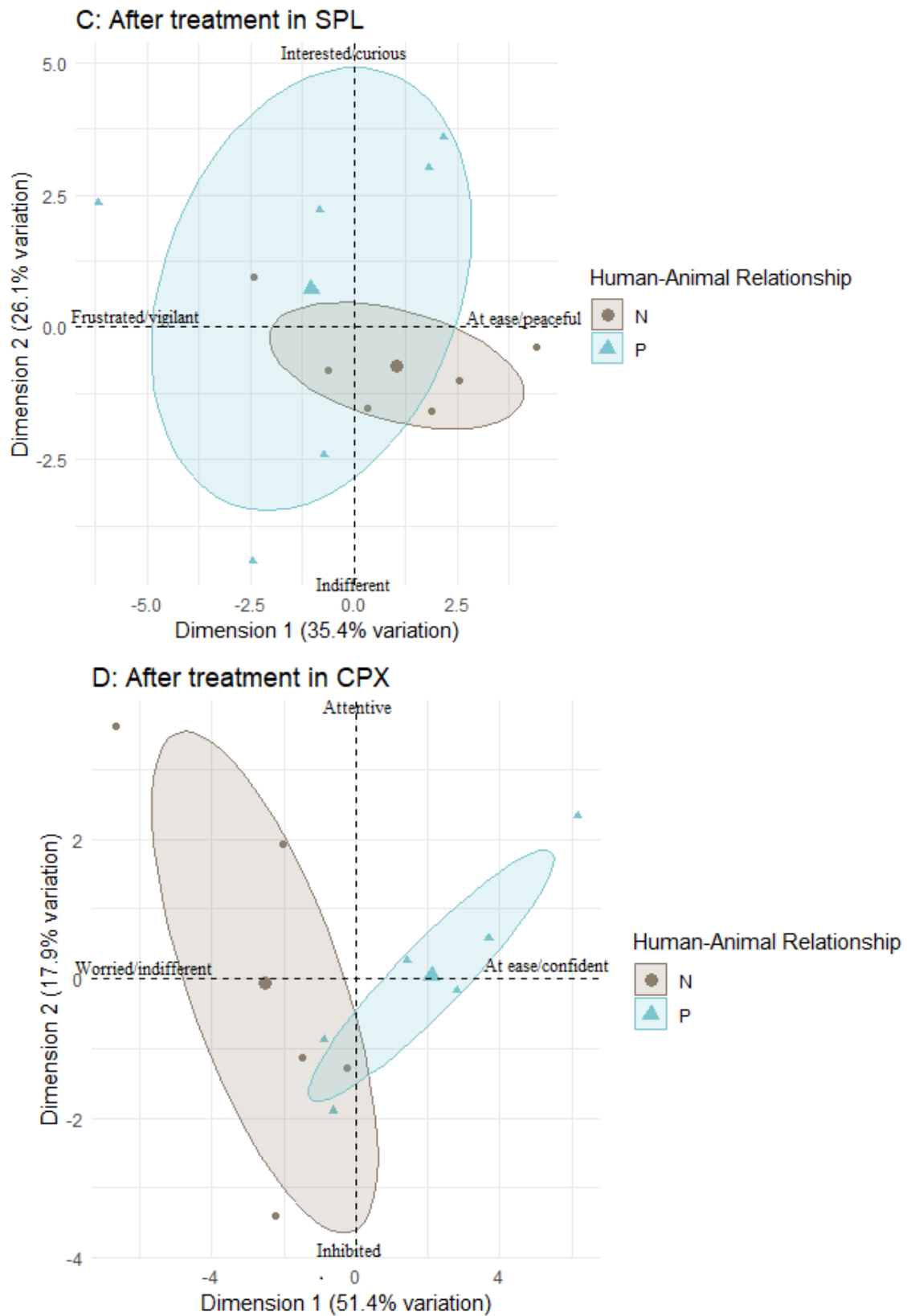


Figure 5. Distribution of the pens (6 rabbits per pen) along the first and second PCA factors according to human animal relationship (N and P) (**A.** Before treatment in SPL; **B.** Before treatment in CPX; **C.** After treatment in SPL and **D.** After treatment in CPX).

The relationship between qualitative and quantitative measures of rabbits' behaviour

Before the HAR treatment, QBA dimension 1 ('confident/at ease' to 'nervous/worried') of rabbits in the SPL environment correlated positively with 'other activity' ($R_s = 0.62$; $P < 0.05$; see Table 3). For rabbits in the CPX environment, the QBA dimension 1 ('confident/curious' to 'indifferent/worried') correlated positively with 'Nibbling, sniffing clothes' ($R_s = 0.73$; $P < 0.05$) and the QBA dimension 2 ('Nervous/vigilant' to 'Calm/relaxed') correlated negatively with 'Approaching human' ($R_s = -0.82$; $P < 0.05$) and negatively with 'Moving away from human' ($R_s = -0.79$; $P < 0.05$). No significant correlations were found between QBA dimension 2 and behaviour for rabbits in the SPL environment. After the HAR treatment, QBA dimension 1 ('at ease/peaceful' to 'frustrated/vigilant') correlated negatively with 'sniffing or nibbling shoes' ($R_s = -0.61$; $P < 0.05$) for rabbits living in the SPL environment. The QBA dimension 1 ('confident/at ease' to 'indifferent/worried') correlated positively with 'rearing toward human' ($R_s = 0.72$; $P < 0.05$) and 'in contact with human' ($R_s = 0.83$; $P < 0.05$) for rabbits in the CPX environment. No significant correlations were found between QBA dimension 2 and behaviour for rabbits in both SPL and CPL environment.

Table 3. Spearman rank correlations coefficients (R_s) between qualitative expressive scores and quantitative measures of behaviour of rabbits according to the living environment (simple, SPL or complex, CPX). Results computed before and after the human-animal relationship (HAR) treatment

Quantitative behaviour measures	Qualitative expressive scores							
	Dimension 1				Dimension 2			
	SPL		CPX		SPL		CPX	
	R_s	P -value	R_s	P -value	R_s	P -value	R_s	P value
<i>Before HAR treatment (age 48 days)</i>								
Rearing toward human	0.06	0.86	-0.01	1.00	0.04	0.90	0.38	0.22
Approaching human	-0.53	0.08	0.33	0.30	-0.46	0.14	-0.82	< 0.05
Watching human	-0.10	0.75	-0.06	0.85	-0.17	0.59	-0.12	0.72
In contact with human	0.25	0.44	0.32	0.31	-0.51	0.09	-0.08	0.81
Nibbling, sniffing shoes	-0.34	0.27	0.29	0.37	-0.26	0.42	0.03	0.92
Nibbling, Sniffing clothe	-0.25	0.44	0.73	< 0.05	-0.39	0.21	-0.46	0.13
Moving away from human	0.01	0.98	0.27	0.40	-0.35	0.27	-0.79	< 0.05
Other activity	0.62	<0.05	0.11	0.74	-0.08	0.80	-0.09	0.77
<i>After treatment (age 68 days)</i>								
Rearing toward human	-0.04	0.91	0.72	<0.05	-0.44	0.15	-0.40	0.22
Approaching human	-0.27	0.40	0.37	0.26	-0.02	0.96	0.20	0.56
Watching human	-0.44	0.16	-0.23	0.49	0.33	0.30	0.05	0.89
In contact with human	0.33	0.30	0.83	< 0.05	-0.57	0.06	-0.30	0.36
Nibbling, sniffing shoes	-0.61	<0.05	-0.01	0.97	-0.04	0.91	-0.13	0.71
Nibbling, Sniffing clothe	-0.32	0.32	0.47	0.15	-0.50	0.10	-0.05	0.89
Moving away from human	-0.30	0.35	-0.42	0.20	0.24	0.45	-0.09	0.79
Other activity	-0.17	0.59	-0.58	0.06	0.17	0.60	-0.04	0.90

Growth traits and health status

There were no effects of HAR treatment ($P=0.94$), living environment ($P=0.71$) and their interaction ($P=0.49$) on the growth of rabbits. At 73 days of age, rabbits had an average live weight of 2 683.5 g. Two rabbits (from N group) were diagnosed with coccidiosis (at 53 and 56 days of age) and isolated for treatment in the infirmary. Eight other rabbits (6 from P group and 2 from N group) presented signs of coccidiosis (mild dehydration) but were treated individually in the field due to the low severity of it. One rabbit died from myxomatosis at 70 days of age. The other 143 rabbits (99.3% of the animals) were healthy until the end of the rearing period.

Discussion

The aim of this study was to evaluate the influence of a positive human-animal relationship treatment compared with a neutral one on rabbits behavioural and emotional response to human, their health and their growth when raised in a complex or in a simple outdoor environment.

The quality of the interactions between humans and rabbits influenced the responses of rabbits in the human test. The animals exposed to a positive relationship spent more time near the human, were more frequently in contact and approached the human more often than rabbits subject to the neutral HAR treatment. Markowitz *et al.* (1998) suggested that the time spent near the stockperson was a measure of the affinity, defined as the search for human contact. The lack of difference in the latency to first contact the human between groups (CPX-N, CPX-P, SPL-N and SPL-P) show that rabbits of N group did not avoid human either. Even if the rabbits in the N group did not demonstrate a close relationship to humans, the fact that they were weekly handled through weigh-in and that during the daily care they saw a human for food delivery and litter cleaning could have induced some sort of habituation to the human (Csatádi *et al.*, 2005). Rabbits who benefited from a positive relationship with human accepted twice more strokes than rabbits who did not, which suggest that the animals may have found the strokes/reward attractive or, at worst, that they got familiar with them. The strokes

received during the treatment period could have contributed to an enhanced perception of the human. Even if no literature exists on the affinity of rabbits for strokes, the beneficial effect of human strokes has been observed in species that express allogrooming (Coulon *et al.*, 2015), like rabbits perform naturally to each other (Divincenti et Rehrig, 2016). Moreover, we noticed differences in rabbits' demeanour for stroking as rabbits from the N group acted like they were more often submitted to stroking (eyes wide open, rigid body) while P group appeared more relaxed and seemed to enjoy stroking (eyes mid-closed, loose body, dental vibration) (personal field observation). Rabbits in the P group also received food rewards during treatment so we cannot infer for sure that their motivation to interact with the human could only result from strokes but possibly from both stimuli: food reward and strokes.

The rabbits' response to the human tests differed according to the living environment they were in. For instance, rabbits who lived in the complex environment were more frequently in contact with the human than rabbits who lived in the simple environment. During the tests, the rabbits' shelter was closed in each of the pens. The locking of the shelters disturbed the rabbits, especially in the simple environment where some of them gathered at the shelter door, trying to get inside it. In the wild, rabbits tend to stay close to their burrows when the environment is poor in refuges such as scrubs or trees as their protection against predators is no longer assured (Villafuerte and Moreno, 1997). In our case, the blockage of the access to the only refuge they had access to in SPL environment turned rabbits away from the human while it had no impact in the group of rabbits living in the CPX environment; trees offered them some sort of protection. In addition, the response of rabbits to treatment was more discriminant in the complex than in the simple environment (in the proximity and touch tests). A possible explanation is that rabbits in SPL-N rabbits were less secluded from human than CPX-N ones. Indeed, in SPX, all the rabbits (N and P) could easily see and hear the human during the treatment period (open area without any trees, see Supplementary Figure 2) compared to rabbits in CPX (see Supplementary Figure 1) making the outcome of the HAR treatment weaker. Rabbits' emotions differed between animals exposed to a P and N HAR treatment, but only in the complex environment. There, rabbits in the CPX-P group appeared more

‘confident/at ease’ while CPX-N individuals appeared more ‘worried/indifferent’. The fact that the complex environment was very rich in stimuli may have strengthened the distance to human on rabbits in the N group compared to those in the P group, who somehow knew the benefit of interacting with a human (strokes and food rewards during treatment).

The responses of rabbits to the novel object proximity test did not differ between N and P groups suggesting a good discriminant validity of the human reaction test. However, rabbits responded differently in both stages of the novel object reaction test according to the living environment they were in. Rabbits spent more time near the novel object when reared in the simple compared to rabbits in the complex environment. The fact that rabbits reared in the complex environment had a large diversity of elements to interact with (leaves, apples, tree-trunk, branches, etc.) may have made them less interested to interact with the novel object. This is consistent with the study of Fétiqueau *et al.* (2021) who found that rabbits who had an outdoor access were less numerous to contact a novel object compared to rabbits who did not have an outdoor access. Stolba and Wood-Gush (1981) showed that animals living in impoverished conditions compared to those living in enriched conditions expressed stronger interest upon a novel object. Although, the SPL environment in this study is not poor, it is possible that a variation in physical complexity of the living environment (SPL *vs* CPX) had the same effect on rabbits. Rabbits in the CPX-N group accepted twice less strokes with the novel object than rabbits in the CPX-P group, but they accepted similar number of strokes with the novel object when in the simple environment. In addition, handling the broomstick was less easy in the complex than in the simple environment because of the trees’ branches where it often hooked up to it. This technical issue, could have frighten the CPX-N rabbits more. Moreover, we noticed that rabbits’ demeanour to object stroking was similar among groups as they appeared very surprised and gazed the novel object in action (personal field observation, see examples in Supplementary Figure 5).

We found no impact of the nature of the human-animal relationship on the growth of rabbits, contrarily to Jones and Hughes (1981) in poultry and Pol *et al.* (2021) in pigs. The nature of

the human-animal relationship may have been more discriminant in these studies as housing conditions were intensive while in our case, living conditions were closer to natural conditions where rabbits evolved and so, a positive human-animal relationship was only one of the pros.

Conclusion

Results gained through this study showed that the response of rabbits can be influenced by the nature of the relationship with the human. This in mind could help to facilitate the work of farmers who wish to maintain positive interactions with their animals (as animals are easier to catch to check and to treat if needed) while contributing to their welfare. This is also the first study on the use of QBA in rabbits and it showed that their expressed emotions varied according to the nature of the relationship with humans but especially in the complex environment. The more enriched the environment is for rabbits, the more they have stimuli to interact with and the more chance they have to be turned away from a human they are not used to interact with. It seems interesting to apply QBA on commercial farms equipped with different housing systems to correlated farmers' attitude and rabbits' welfare in such contrasted systems.

Animal welfare implications

The reactions of rabbits can be influenced by the quality of the relationship with human and the type of environment they live in. The animals expressed more positive emotions when they received positive interactions with humans in environments that are physically more complex. The animals who did not receive positive interactions with humans were less prone to physical contact. These results could help farmers to decide what kind of relationship to adopt in order to facilitate the daily care and to improve the welfare of rabbits.

Declaration of Interest

None.

Acknowledgements

The authors would like to thank Stéphanie Drusch and Alexis Rodriguez for their help in rabbit daily care. We also would like to thank Karianne Muri and Françoise Wemelsfelder for their help in QBA analysis. At last, we would like to thank all the rabbits we worked with. This study received financial support from INRAE under the METABIO program.

References

- Boissy A, Manteuffel G, Bak Jensen M, Oppermann Moe R, Spruijt B, Keeling LJ, Winckler C, Forkman B, Dimitrov I, Langbein J, Bakken M, Veissier I, Aubert A** 2007 Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiology & Behavior* **92**: 375-397. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2007.02.003>
- Boivin X, Le Neindre P, Garel JP, Chupin JM** 1994 Influence of breed and rearing management on cattle reactions during human handling. *Applied Animal Behaviour Science* **39**: 115-122. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(94\)90131-7](https://doi.org/10.1016/0168-1591(94)90131-7)
- Bonaudo T, Burlamaqui Bendahan A, Sabatier R, Ryschawy J, Bellon S, Leger F, Magda D, Tichit M** 2014. Agroecological principals for the redesign of integrated crop-livestock systems. *European Journal of Agronomy* **57**: 43-51. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.09.010>
- Claxton AM** 2011 The potential of the human-animal relationship as an environmental enrichment for the welfare of zoo-housed animals. *Applied Animal Behaviour Science* **133**: 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2011.03.002>
- Coulon M, Nowak R, Peyrat J, Chandèze, H, Boissy A, Boivin X** 2015 Do lambs perceive regular human stroking as pleasant ? Behavior and heart rate variability analyses. *PLoS ONE* **10**: 1-14. [doi:10.1371/journal.pone.0118617](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118617)
- Csatádi K, Kustos K, Eiben Cs, Bilkó A, Altbäcker V** 2005 Even minimal human contact linked to nursing reduces fear responses toward humans in rabbits. *Applied Animal Behaviour Science* **95**: 123-128. [doi:10.1016/j.applanim.2005.05.002](https://doi.org/10.1016/j.applanim.2005.05.002)
- Davenport MD, Tiefenbacher S, Lutz CK, Novak MA, Meyer JS** 2006 Analysis of endogenous cortisol concentrations in the hair of rhesus macaques. *General and comparative endocrinology* **147**: 255-261. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.01.005>

- DiVincenti, L, Rehrig, A.N** 2016 The social nature of European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science* **55**: 729-736.
- EFSA Panel on Animal Health and Welfare (AHAW)** 2020. Health and welfare of rabbits farmed in different production systems. *EFSA Journal* **18**: 14-15.
- Estep DQ, Hetts S** 1992 Interactions, relationships, and bonds: the conceptual basis for scientist-animal relations. In: Davis H and Balfour AD (eds) *The inevitable Bond: Examining Scientist-Animal Interactions*, pp 6-26. Cambridge University Press: Cambridge, UK.
- Fetiveau M, Savietto D, Gidenne T, Pujol P, Aymard P, Fortun-Lamothe L** 2021 Effect of outdoor grazing and stocking density on space and pasture use, behaviour, reactivity, and growth traits of weaned rabbits. *Animal* **15**: 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2021.100334>
- Fetiveau M, Savietto D, Fillon V, Bannelier C, Pujol S, Fortun-Lamothe L** 2023 Effect of access time and enrichment of outdoor grazing area on space and pasture use, behaviour, health and growth traits of weaned rabbits. *Animal*, accepted.
- Gidenne T, Savietto D, Fortun-Lamothe L, Huang Y** 2022. Cuniculture au pâturage et sous certification agriculture biologique en France : fonctionnement des systèmes, performances et réglementation. *INRAE Productions Animales* **35**: 201-216. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2022.35.3.7257>
- Graml C, Waiblinger S, Niebuhr K** 2008 Validation of tests for on-farm assessment of the hen-human relationship in non-cage systems. *Applied Animal Behaviour Science* **111**: 301-310. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2007.06.002>
- Jones RB, Hughes, BO** 1981 Effects of regular handling on growth in male and female chicks of broiler and layer strains. *British Poultry Science* **22**: 461-465.
- Markowitz TM, Dally MR, Gursky K, Price EO** 1998 Early handling increases lamb affinity for humans. *Animal Behaviour* **55**: 573-587.
- Newberry RC** 1995 Environmental enrichment: Increasing the biological relevance of captive environments. *Applied Animal Behaviour Science* **44**: 229-243.
- Pinillos RG, Appleby MC, Manteca X, Scott-park F, Smith C, Velarde A** 2016 One welfare – a platform for improving human and animal welfare. *VetRecord* **179**: 12-13. <https://doi.org/10.1136/vr.i5470>

- Pol F, Kling-Eveillard F, Champigneulle F, Fresnay E, Ducrorq M, Courboulay V** 2021 Human-animal relationship influences husbandry practices, animal welfare and productivity in pig farming. *Animal* **15**: 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2020.100103>
- Rault JL, Waiblinger S, Boivin X, Hemsworth P** 2020 The power of a positive human-animal relationship for animal welfare. *Frontiers in Veterinary Science* **7**: 1-14. <https://doi.org/10.3389/fvets.2020.590867>
- Stolba A, Wood-Gush D.G.M** 1981. The assessment of behavioural needs of pigs under free-range and confined conditions. *Applied Animal Ethology* **7**: 388-389.
- Villafuerte R, Moreno S** 1997 Predation risk, cover type, and group size in European rabbits in Doñana (SW Spain). *Acta Theriologica* **42**: 225-230.
- Waiblinger S, Boivin X, Pedersen V, Tosi MV, Janczak AM, Visser EK, Bryan Jones R** 2006 Assessing the human-animal relationship in farmed species: a critical review. *Applied Animal Behaviour Science* **101**: 185-242. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.02.001>
- Wood-Gush D.G.M., Vestergaard K** 1989. Exploratory behavior and the welfare of intensively kept animals. *Journal of Agricultural Ethics* **2**: 161-169.

Supplementary Material

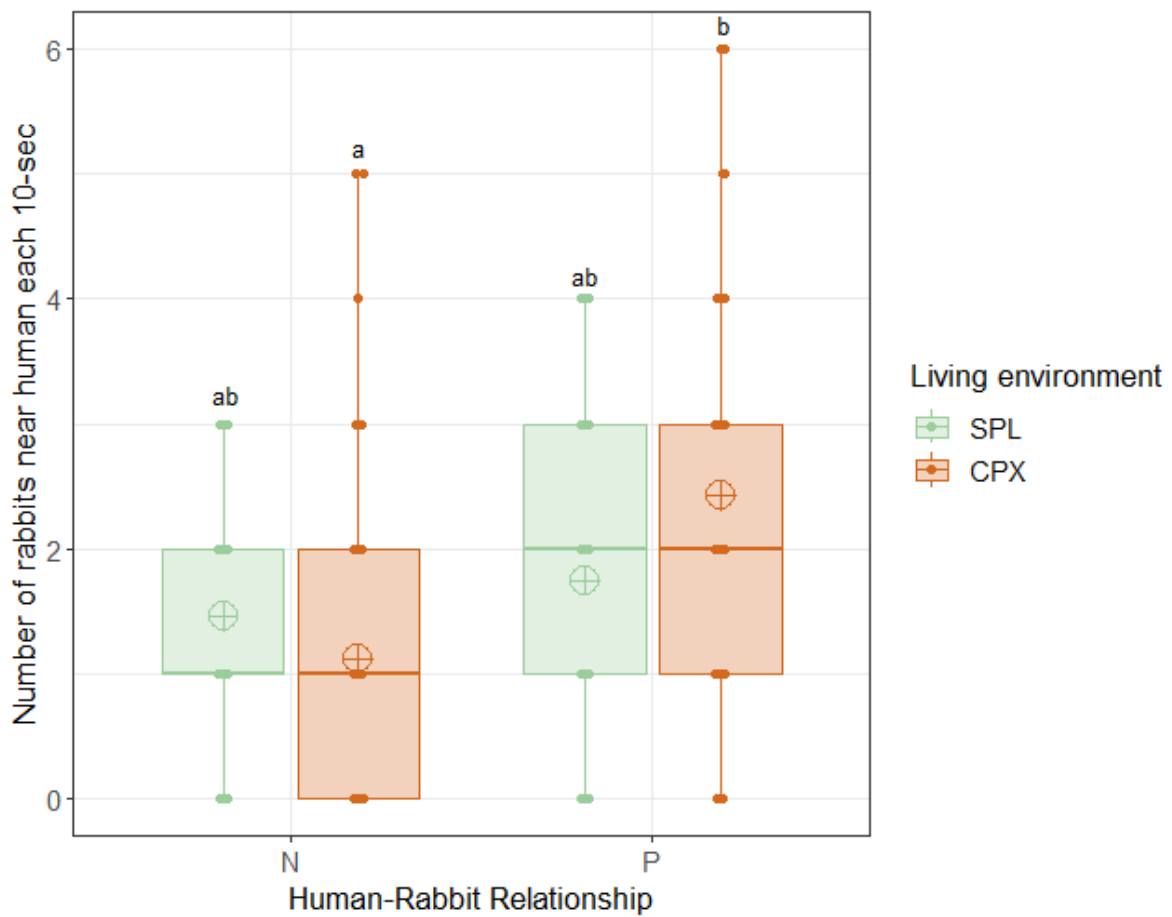
Supplementary Figure 1. Photo of the so-called ‘complex environment’ (CPX) in which half the rabbits (n = 72, in paddocks of 6 animals, 3 males and 3 females) lived from 45 to 73 days of age. Detail of the wooden shelter and the rigid mesh fence.



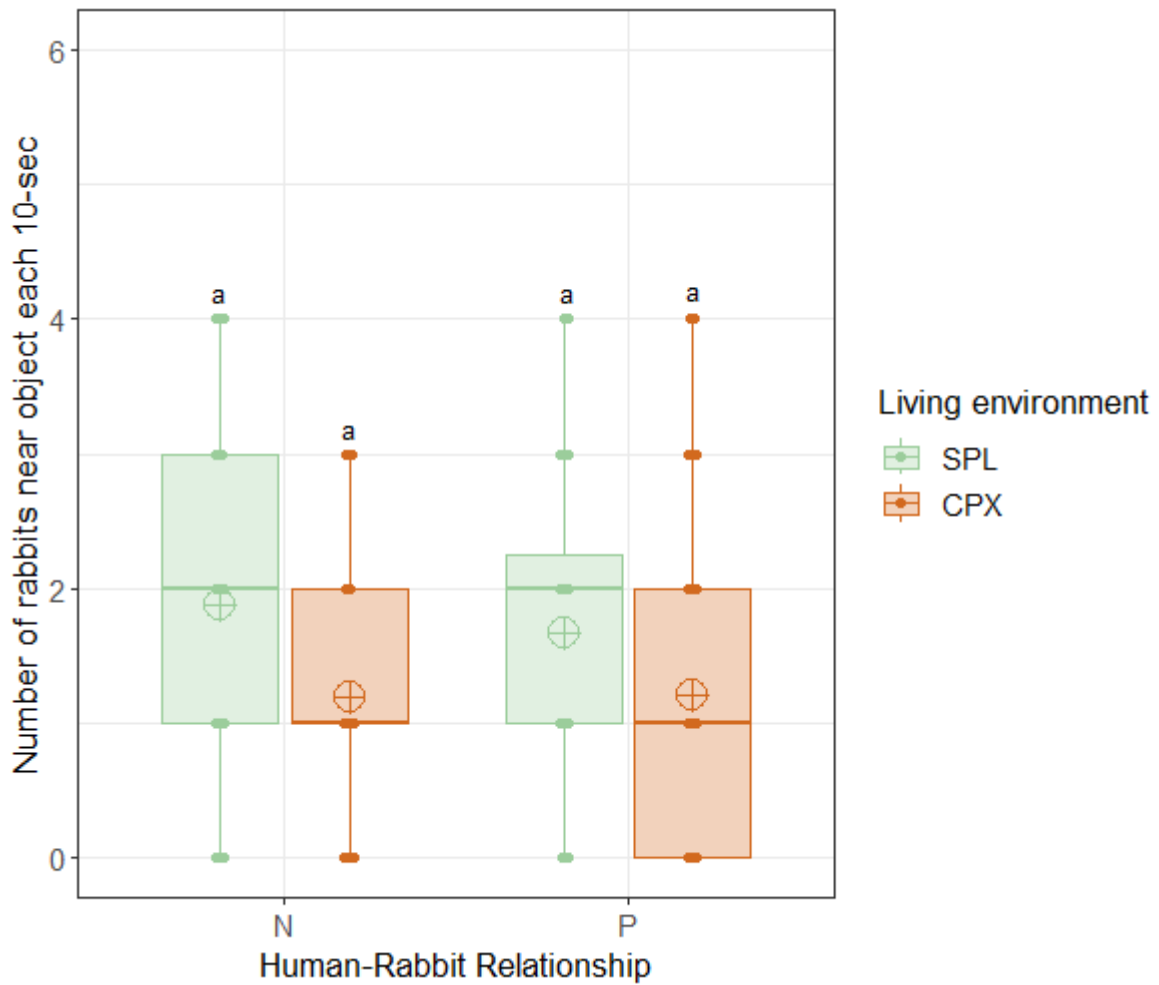
Supplementary Figure 2. Photo of the so-called ‘simple environment’ (SPL) in which half the rabbits (n = 72, in paddocks of 6 animals, 3 males and 3 females) lived from 45 to 73 days of age. Detail of the wooden shelter and the rigid mesh fence.



Supplementary Figure 3. Number of rabbits near the human (<10 cm) each 10-sec during proximity test in function of the human-rabbit relationship treatment (N and P) and the living environment (SPL and CPX). Superscripts with different letters differ significantly at $P < 0.05$. The “target” symbol represents the mean.



Supplementary Figure 4. Number of rabbits near the novel object (<10 cm) each 10-sec during proximity test in function of the human-rabbit relationship treatment (N and P) and the living environment (SPL and CPX). Superscripts with different letters differ significantly at $P < 0.05$. The “target” symbol represents the mean.



Supplementary Figure 5. Photos of rabbits being stroked with the novel object during the Touch test. **A.** A rabbit in the SPL-N group. **B.** A rabbit in SPL-P group. **C.** A rabbit in CPX-N group and **D.** A rabbit in CPX-P group.

A



B



C



D



Supplementary Table S1. Principal component analysis of qualitative behavioural assessment (QBA) in complex (CPX) and simple (SPL) environment before and after the human animal relationship (HAR) treatment. The highest loading descriptors for each dimension is shown in bold.

Descriptor	Before HAR treatment				After HAR treatment			
	SPL		CPX		SPL		CPX	
	Dim 1	Dim 2	Dim 1	Dim 2	Dim 1	Dim 2	Dim 1	Dim 2
Relaxed	0.544	0.687	0.226	-0.875	0.804	-0.009	0.780	0.071
At ease	0.781	0.455	0.562	-0.418	0.837	0.363	0.921	0.226
Calm	0.109	0.945	-0.463	-0.701	0.679	-0.193	0.641	-0.099
Reactive	0.097	-0.149	0.549	0.651	-0.099	0.417	0.053	0.398
Vigilant	0.133	-0.098	-0.509	0.798	-0.830	0.307	-0.771	0.467
Alert	0.018	0.664	-0.618	0.651	-0.779	0.363	-0.661	0.573
Indifferent	-0.697	0.622	-0.705	-0.509	-0.089	-0.895	-0.808	0.141
Curious	0.737	-0.326	0.742	0.589	0.267	0.817	0.602	0.557
Joyful	-0.389	0.589	-0.303	0.365	0.119	0.773	0.872	0.326
Frustrated	-0.528	-0.645	0.294	0.207	-0.872	-0.097	-0.540	0.325
Nervous	-0.748	0.001	-0.546	0.828	-0.823	0.057	-0.725	0.668
Worried	-0.763	0.018	-0.837	0.432	-0.711	0.232	-0.793	0.517
Scared	0.309	-0.149	-0.325	-0.117	-0.521	0.428	-0.667	0.611
Attentive	0.141	-0.438	0.453	-0.365	-0.423	0.679	0.267	0.835
Inhibited	-0.578	0.218	0.000	0.000	0.376	-0.203	-0.423	-0.389
Affectionate	0.529	-0.530	0.598	0.451	-0.129	0.801	0.856	0.368
Pleased	0.434	0.809	-0.213	-0.436	0.578	0.721	0.719	0.481
Unshakeable	0.725	0.308	0.739	-0.322	0.784	0.137	0.839	-0.043
Interested	0.689	-0.552	0.739	0.360	0.125	0.867	0.767	0.329
Peaceful	0.303	0.895	-0.039	-0.553	0.836	0.207	0.758	0.139
Confident	0.814	-0.232	0.789	0.364	0.103	0.325	0.924	0.129

DISCUSSION GÉNÉRALE

La thèse avait pour objectif d'étudier l'influence de divers facteurs de variations de nature biotechniques (génotype, taille des groupes, surface des parcours, temps d'accès à l'extérieur, enrichissement du milieu de vie) et anthropique (relation homme-animal ; Table 3) sur le bien-être, la santé et les paramètres de croissance chez les lapins ayant accès à un parcours herbager après le sevrage. Pour atteindre cet objectif, nous avons tout d'abord conçu un système en rupture par rapport au système dominant actuel dans lequel les lapins sont logés en cages grillagées et sont sans accès à l'extérieur. À partir de cette première étape, nous avons ensuite testé l'effet de divers facteurs de variation en poursuivant une démarche de conception incrémentale. Cette démarche (Figure 19) nous a permis de produire des connaissances scientifiques tout en acquérant des savoirs expérimentiels pouvant être mobilisés pour contribuer à la conception de systèmes cunicoles avec accès à un parcours herbager (Table 4). Au cours de chaque essai, nous avons combiné différentes mesures complémentaires (Table 5) pour évaluer le bien-être, la santé et les paramètres de croissance des animaux.

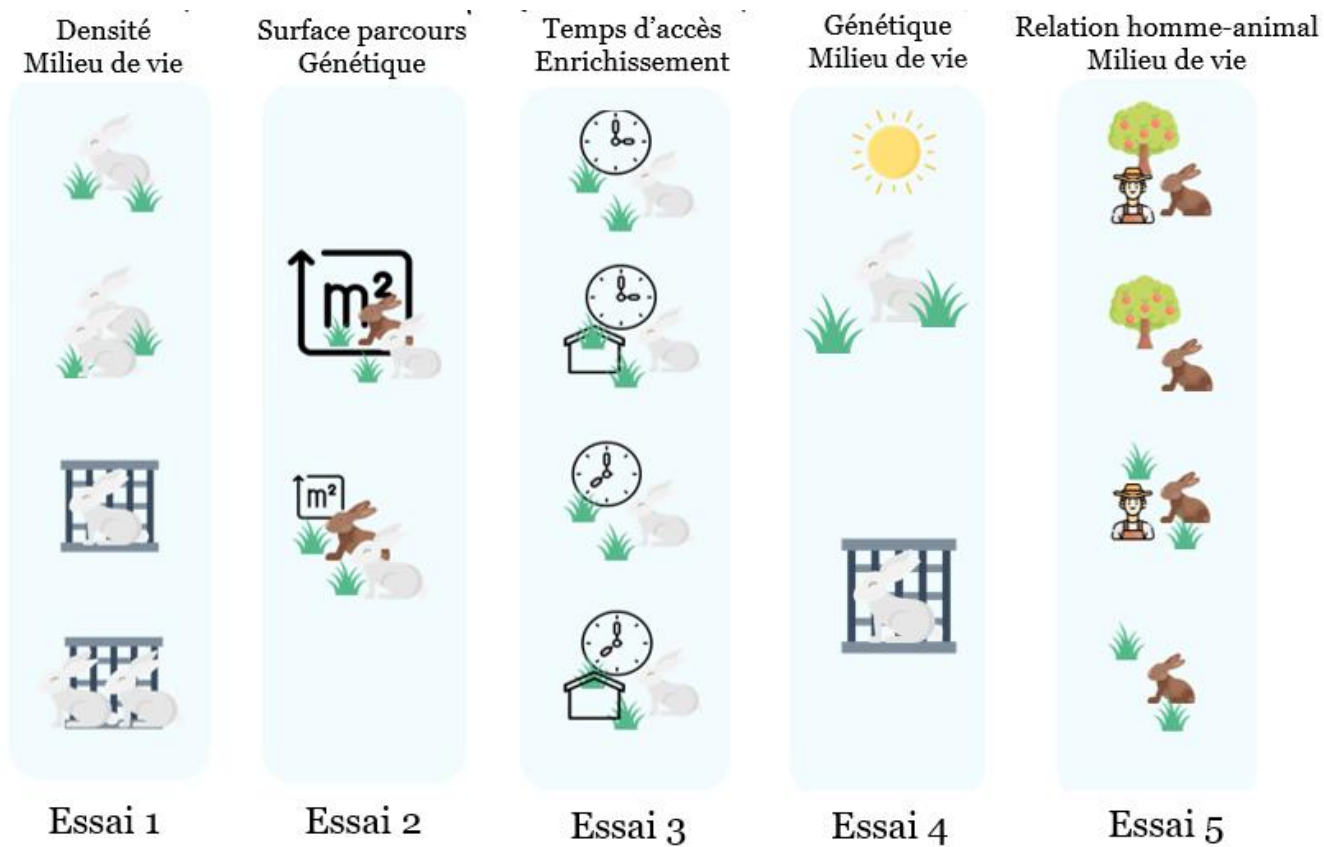


Figure 19. Schématisation des facteurs de variation étudiés au cours des essais










Table 3. Récapitulatif des facteurs de variation étudiés et de leurs effets sur le bien-être, la santé et la croissance des lapins élevés avec accès à un parcours herbager

	Essai 1	Essai 2	Essai 3	Essai 4	Essai 5
	Biotechnique	Biotechnique	Biotechnique	Biotechnique	Biotechnique et Anthropique
Facteurs de variation étudiés	<p>Taille de groupe (densité) :</p> <ul style="list-style-type: none"> × 25 (L, soit 12,5 lapins/m² au sol) vs 50 (H, soit 25 lapins/m² au sol) lapins par parc <p>Milieu de vie :</p> <ul style="list-style-type: none"> × Sans (N) vs avec accès à l'extérieur (Y) 	<p>Surface des parcours :</p> <ul style="list-style-type: none"> × 60 (LP) vs 30 (SP) m² <p>Génétique :</p> <ul style="list-style-type: none"> × 1001 × 1777 (1001) vs PS119 × 1777 (PS119) 	<p>Temps d'accès à l'extérieur :</p> <ul style="list-style-type: none"> × 3h/j (H3) vs 8h/j (H8) <p>Enrichissement du milieu de vie :</p> <ul style="list-style-type: none"> × Avec (Y) vs sans (N) cachette sur les parcours 	<p>Génétique :</p> <ul style="list-style-type: none"> × Sélectionné sur la résistance aux maladies (S) vs non sélectionné sur la résistance (T) <p>Milieu de vie :</p> <ul style="list-style-type: none"> × Cages vs parcs vs parcours herbager 	<p>Relation homme-animal :</p> <ul style="list-style-type: none"> × Positive (P) vs neutre (N) <p>Milieu de vie :</p> <ul style="list-style-type: none"> × Complexe (CPX, verger) vs simple (SPL, jachère)
Bien-être	<ul style="list-style-type: none"> × + 35,8 points d'inactivité chez N que Y × + 12,8 points de locomotion chez Y que N × Différence de réactivité entre N et Y à l'objet nouveau et à l'homme (+ de contact en nombre chez les lapins N que chez les lapins Y) 	<ul style="list-style-type: none"> × + de temps à brouter sur LP que SP (31,1 % vs 24,6 %) × PS119 passe plus de temps à se dresser et observer que 1001 (2,3 % et 9,6 % vs 1,1 % et 7,4 %) × Plus d'animaux sur les parcours que dans les parcs sur toute la période d'élevage (53,9% vs 46,1%) 	<ul style="list-style-type: none"> × Adaptation du comportement de pâturage chez H3 par rapport à H8 et chez N par rapport à Y (1,9 vs 0,9 g d'herbe/lapin/h et 1,8 vs 0,9 g d'herbe/lapin/h, respectivement) × Plus d'animaux sur les parcours que dans les parcs sur toute la période d'élevage (66,8% vs 33,2%) 	<ul style="list-style-type: none"> × + d'occurrences de se nourrir sur le parcours que dans les cages et les parcs (37,0 % vs 8,6 % vs 6,7 %) × - d'occurrences de se reposer sur le parcours que dans les cages et les parcs (31,2 % vs 56,6 % vs 67,8 %) × Pas de locomotion observée dans les cages 	<ul style="list-style-type: none"> × + forte affinité à l'homme chez P que N (90,2% vs 45,9% de caresses acceptées, respectivement) et plus de temps passé à proximité de l'humain chez P que chez N (28,2% vs 17,7%, respectivement) × P plus « confiants/à l'aise » que N plus « indifférents/inquiets » dans CPX
Santé	NS	× - 4,15 pg de corticostérone par	NS	× 48,8 % vs 23,9 % de mortalité entre	NS

		mg de poil chez PS119 vs 1001		parcours herbager vs cages	
Croissance	× +3,6 g/j chez N que Y	× +9 g/j chez PS119 vs 1001	NS	× A 63 j, 1833 g dans les cages vs 1738 g avec accès extérieur	NS

Table 4. Récapitulatif des caractéristiques du système d'élevage pour chaque essai

	Essai 1	Essai 2	Essai 3	Essai 4	Essai 5
Type de clôture	Filet électrique souple (maille de 100 × 100 mm, H : 65 cm) entre les parcours et filet de volière au-dessus du bâtiment d'élevage	Ganivelles (H : 1 m)	Filet électrique souple pour délimiter les parcours aux angles (maille de 100 × 100 mm, H : 65 cm) + ganivelles (H : 1 m) doublées d'une clôture à triple torsion (H : 50 cm)	Grillage rigide (H : 83 cm) doublé d'une clôture à triple torsion (H : 50 cm)	Grillage rigide (H : 83 cm) doublé d'une clôture à triple torsion (H : 50 cm)
Alimentation	Restriction alimentaire (85 g/kg de poids vif + 15 g/lapin tous les 7 jours)	<i>Ad libitum</i>	<i>Ad libitum</i>	<i>Ad libitum</i>	<i>Ad libitum</i>
Saison	Printemps	Printemps	Fin printemps-début été	Milieu d'été	Automne
Nombre de lapins	299	192	144	100	144

Type génétique	<p>1777 x 1777</p> 	<p>1001 x 1777</p>  <p>et</p> <p>PS119 x 1777</p> 	<p>1001 x 1777</p>	<p>1777 x 1777 sélectionné sur la résistance aux maladies et 1777 x 1777 non sélectionné sur la résistance aux maladies</p>	<p>1/2 PS119 x (1/8 Fauve de Bourgogne x 1/4 INRA1777 x 1/8 Bélier Français)</p> 
Âge au sevrage	31 jours	31 jours	34 jours	35 jours	45 jours
Durée d'élevage	42 jours	43 jours	44 jours	42 jours	35 jours
Visualisation du dispositif (vue extérieure)					




<p>Caractéristiques du parcours</p>	<p>23 m²</p> <p>Prairie semée (<i>Festuca arundinacea</i>)</p>	<p>60 m² et 30 m²</p> <p>Prairie semée (<i>Festuca arundinacea</i>) mais proportion importante de <i>Lolium perenne</i>, <i>Trifolium repens</i>, <i>Crepis setosa</i> et <i>Dactylis glomerata</i></p>	<p>30 m²</p> <p>Prairie semée (<i>Festuca arundinacea</i>) mais proportion importante de <i>Lolium perenne</i>, <i>Trifolium repens</i>, <i>Crepis setosa</i>, <i>Rumex crispus</i> et <i>Hordeum murinum</i></p> <p>Une cachette en toit disposée sur la moitié des parcours</p>	<p>1940 m²</p> <p>Prairie semée (<i>Festuca arundinacea</i>) mais proportion importante de <i>Rumex crispus</i></p> <p>4 bottes de paille disposées sur des parpaings, 4 râteliers à foin ainsi que 8 toiles d'ombrage réparties sur le parcours</p>	<p>18,75 m²</p> <p>Les parcours sous verger sur une prairie semée (<i>Festuca arundinacea</i>) mais proportion importante de <i>Dactylis glomerata</i>, <i>Lolium perenne</i>, <i>Onobrychis viciifolia</i>, <i>Lotus corniculatus</i> and <i>Trifolium repens</i></p> <p>Les parcours hors verger sur prairie naturelle de <i>Dactylis glomerata</i></p>
<p>Visualisation du dispositif (vue intérieure)</p>			<p>Idem essai 2</p>	<p>Idem essai 2</p>	
<p>Caractéristiques du logement</p>	<p>Parcs de 2,0 m² (L × l : 200 × 100 cm) sur sol en caillebotis plastique avec 2 plateformes (L × l : 100 × 45 cm), une trémie (capacité de 6 kg d'aliment) et 6 pipettes d'eau</p>	<p>Parcs de 2,0 m² (L × l : 200 × 100 cm) sur sol en caillebotis plastique avec 2 plateformes (L × l : 100 × 45 cm), une trémie (capacité de 6 kg d'aliment), 6 pipettes d'eau et un râtelier à foin (L × l × h : 41 × 24 × 48 cm)</p>	<p>Parcs de 2,0 m² (L × l : 200 × 100 cm) sur sol en caillebotis plastique avec 2 plateformes (L × l : 100 × 45 cm), une trémie (capacité de 6 kg d'aliment), 6 pipettes d'eau et un râtelier à foin (L × l × h : 41 × 24 × 48 cm)</p>	<p>Parcs de 2,0 m² (L × l : 200 × 100 cm) sur sol en caillebotis plastique avec 2 plateformes (L × l : 100 × 45 cm), une trémie (capacité de 6 kg d'aliment), 6 pipettes d'eau et un râtelier à foin (L × l × h : 41 × 24 × 48 cm)</p>	<p>Cabanons en bois (L × l × h : 100 × 52 × 92 cm) à deux étages. Le premier étage est séparé en deux parties : une partie « claire » avec emplacement de la trémie (capacité de 4 kg) et une partie « sombre » avec copeaux et paille.</p>

Table 5. Récapitulatif des mesures réalisées dans chacun des essais pour évaluer le bien-être, les paramètres de croissance et la santé des lapins

Mesures ⁵	Essai 1	Essai 2	Essai 3	Essai 4	Essai 5
Répartition spatiale	×	×	×	×	
Tests de réactivité	×				×
Scan-sampling	×	×	×	×	×
Focal-sampling		×			
Émotivité (QBA)					×
État sanitaire	×	×	×	×	×
Analyse sanguine				×	
Coproscopie		×	×		
Corticostérone		×	×	×	×
Poids	×	×	×	×	×

⁵ L'essai 4 a fait partie d'une étude plus large où les mesures plus fines de santé (notamment analyses biochimiques), l'évaluation du stress (corticostérone) et les performances de croissance seront analysées par d'autres chercheurs impliqués dans le projet. L'évaluation du stress (corticostérone) dans l'essai 5 est en cours d'analyse.

1. Analyse critique des choix méthodologiques réalisés lors des essais expérimentaux

Les données scientifiques récoltées au travers des essais réalisés sont dépendantes des choix méthodologiques adoptés.

Évaluation du bien-être des animaux. Pour évaluer l'état de bien-être des animaux, nous avons opté pour une approche dite « comportementale centrée » (Dawkins, 2003) de manière à savoir si l'animal est en capacité d'exprimer ses comportements spécifiques dans son milieu de vie. L'observation des comportements est non-invasive et non intrusive et rend compte de tous les processus décisionnels pris par l'animal (Dawkins, 2004). Pour cela, nous avons majoritairement utilisé la méthode du *scan-sampling* (essais 1,2,3,4 et 5 ; Table 5) afin de quantifier l'expression des comportements exprimés par les individus. La difficulté de la méthode repose sur le fait que certains individus ou certains comportements peuvent être plus visibles que d'autres et de ce fait peuvent plus facilement capter l'attention de l'observateur (ex : une course soudaine ou un redressement par rapport au repos). Elle nécessite donc une grande concentration des observateurs. De plus, afin d'observer les individus simultanément à l'extérieur sur les parcours et à l'intérieur dans les parcs, deux paires d'observateurs entraînés à la méthode ont été nécessaires (essais 1,2 et 3). Même si chaque paire d'observateurs a observé plusieurs parc/parcours de façon séquentielle afin de limiter le potentiel effet inter-observateur et que le calibrage de notation s'est réalisé en amont du démarrage des essais, un calcul préliminaire d'un coefficient de fiabilité pour appuyer cette calibration aurait été opportun pour vérifier l'absence de biais. Ce coefficient a néanmoins été calculé lors de l'essai 5. Une limite de la méthode du *scan-sampling* est qu'elle ne permet pas toujours de repérer au moment de l'observation les comportements rares ou fugaces qui peuvent être exprimés par un ou plusieurs individus (Martin et Bateson, 2007), et qui peuvent être importants dans l'évaluation du bien-être de l'animal (ex : ronronnement des dents qui est un signe de joie ou grognement qui est un signe de peur chez le lapin ; Mayer, 2007). Pour quantifier ces

comportements rares qui peuvent ne pas être visibles au moment du scan car réalisés possiblement par d'autres individus non observés, il aurait été bénéfique d'utiliser en complément la méthode du *Behaviour sampling* qui consiste à annoter les comportements d'intérêt exprimés par les individus du groupe (Martin et Bateson, 2007). Nous avons aussi utilisé la méthode du *Focal sampling* (Essai 2) pour évaluer la durée d'expression des comportements spécifiques par individu observé. Cette technique est considérée dans la littérature comme la plus précise pour quantifier l'expression des comportements (Altmann, 1973). Néanmoins, une des difficultés de cette méthode est de réussir à suivre le même individu pendant un temps donné alors que ce dernier peut facilement disparaître du champ de vision (ex : passage de l'intérieur dans les parcs à l'extérieur sur les parcours). Pour surmonter ces difficultés, dans l'essai 2, nous avons adapté pour le lapin, la technique des ponchos précédemment utilisée chez les poules pondeuses (Fanatico *et al.*, 2016 ; Ferreira *et al.*, 2019). L'habillage des lapins par ces capes colorées a permis de supprimer ce biais puisque l'individu d'intérêt a toujours pu être tracé. Grâce à cette technique, notre travail a permis de produire des connaissances originales sur le budget temps de lapins élevés dans un système qui permet un libre accès à un parcours herbager. Cette méthode permet de produire des données très précises, mais le *focal sampling* est chronophage en temps d'encodage. Même si quelques individus ont réussi à enlever leur cape, ce qui limite le nombre d'observations, cette technique nous semble satisfaisante. L'objectif de notre travail étant à caractère finalisé (produire des connaissances scientifiques qui peuvent contribuer à la conception d'un système avec accès à l'extérieur), dans la suite de la thèse, nous avons fait le choix d'utiliser la méthode du scan sampling que nous avons ensuite complétée avec une évaluation de l'état émotionnel des animaux (essai 5). Enfin, le lapin étant un animal crépusculaire, il aurait été intéressant d'étudier aussi l'expression de ses comportements spécifiques la nuit, période supposée de forte activité. Mais pour ce faire, il aurait fallu disposer de matériel d'enregistrement vidéo à vision nocturne que nous ne possédions pas. La réalisation d'un travail en condition isolée n'est pas souhaitée, a fortiori si c'est la nuit, et la mobilisation d'agents pendant les périodes nocturnes est aussi un frein. Nous avons enfin utilisé la méthode QBA lors de l'essai 5 pour

accéder à la composante émotionnelle du comportement exprimé. Cette méthode, utilisée pour la première fois chez le lapin, a permis d'obtenir des résultats très originaux. Notre travail laisse ainsi à la communauté scientifique un premier référentiel pour caractériser les émotions chez le lapin qui pourra être mobilisé par la suite. Par la suite, utiliser cette méthode en complément d'une analyse quantitative (scan ou focal) comme réalisée dans l'essai 5 permettrait de renforcer l'évaluation du bien-être des animaux.

En plus de l'observation de l'expression comportementale et émotionnelle des lapins, nous avons étudié leur répartition spatiale (essais 1,2,3 et 4) qui est une mesure indirecte de la préférence des animaux (ou mesure *in situ* de la préférence ; Dawkins, 2004). La répartition spatiale permet en effet de renseigner sur ce que les animaux aiment ou n'aiment pas des aspects physiques de leur environnement de vie. Ainsi, les essais réalisés ont montré que les lapins étaient plus nombreux à l'extérieur sur les parcours qu'à l'intérieur dans les parcs le matin et le soir (essais 2 et 3) et que l'espace le plus investi dans les parcs est la zone sous les plateformes (essais 1,2 et 3). Afin de gagner en précision sur la spatialisation des activités des lapins, il aurait été opportun de décrire les principaux comportements exprimés dans chaque espace où les animaux ont été dénombrés. De plus, au-delà de l'appréciation des aspects physiques de l'environnement, Keeling (1995) a montré que la répartition spatiale des animaux informe sur la proximité que les individus veulent ou ne veulent pas avoir avec d'autres. Par exemple, les animaux qui ont besoin de contacts rapprochés formeront des groupes, ceux qui ressentent une aversion s'espaceront, tandis que ceux qui ne s'en soucient pas se répartiront au hasard. Ainsi, la répartition spatiale donne de précieux renseignements sur les choix sociaux des animaux. Dans nos essais, il aurait été opportun de rajouter cet aspect proximité entre individus lors du dénombrement pour pouvoir accéder à ces choix sociaux (est-ce que les lapins issus d'une même portée sont plus souvent proches les uns des autres ?). Ces connaissances pourraient contribuer à disposer d'éléments permettant de créer des groupes d'animaux les plus compatibles sur le plan social.

Lors des tests de réactivité (essai 1 et essai 5) nous avons fait le choix de faire les évaluations par groupe de lapins plutôt que par individu. Nous voulions tester les animaux dans leur environnement de vie (physique et social) afin de ne pas introduire ni de biais de nouveauté du milieu du test ni de réponse à l'isolement social (Waiblinger *et al.*, 2006). Par exemple, les tests à l'objet nouveau sont souvent réalisés dans des arènes de test chez le lapin et les réponses de l'animal à un stimulus peuvent être confondues entre désir de s'échapper de l'arène et curiosité au stimulus (Levine *et al.*, 1967). Les tests doivent donc être répétés sur, en moyenne, quatre jours consécutifs pour évaluer correctement la réponse de l'animal, indépendamment des facteurs de l'environnement interférents (Whimbey et Denenberg, 1967). De plus, si nous avons choisi de tester nos animaux à part et individuellement, une phase d'habituation à l'environnement de test aurait été nécessaire pour minimiser la confusion potentielle entre réponse au test, nouveauté de l'environnement et réponse à l'isolement social. La durée optimale d'habituation se doit d'être déterminée et peut dépendre de l'individu testé (sexe, âge). Nous ne disposions pas du temps et des connaissances nécessaires à la réalisation rigoureuse de ces tests individuels. Enfin, le lapin est un animal grégaire et la phase de réintroduction (après une période plus ou moins conséquente d'habituation) dans son groupe peut être compromise surtout si le test est réalisé à un âge proche de celui de la puberté (~ 70 jours chez le lapin). Les tests individuels présentent une plus grande précision car l'unité statistique est l'animal alors que dans notre cas (essais 1 et 5), l'unité statistique a été le parc, ce qui limite le nombre de répétitions par effets étudiés (4 pour l'essai 1 et 12 pour l'essai 5).

Évaluation de la santé des animaux. Le parasitisme, et notamment la coccidiose, étant décrite comme le principal problème de santé chez les lapins qui ont accès au pâturage (Gidenne *et al.*, 2022), nous avons porté nos efforts principaux sur l'état d'infestation des lapins par les coccidies. Pour cela, nous avons dénombré le nombre d'oocystes dans 3 g de fèces récoltées (environ 3 crottes choisies parmi les diverses crottes récoltées dans un plateau) dans chacun des parcs intérieurs (essais 1, 2 et 3) selon la méthode décrite par Gibbons *et al.* (2005). Cette évaluation permet un premier suivi de l'infestation des animaux. Mais c'est une mesure grossière et peu représentative du groupe car nous n'avons pas d'information sur les individus

émetteurs (un seul individu ou plusieurs ? lesquels ?). Dans le cadre de cette thèse, nous avons choisi de porter les efforts sur une évaluation assez fine du bien-être animal (comportement, répartition spatiale, corticostérone, émotion, réactivité) et le dénombrement des coccidies est une mesure très chronophage. Néanmoins, il aurait été intéressant d'aller jusqu'à l'identification des espèces de coccidies car leur pathogénicité est très variable suivant les espèces (Pakandl, 2009). Un dénombrement par espèce est donc encouragé pour les futures études. Mon équipe est actuellement en train d'acquérir cette compétence pour renforcer la pertinence des évaluations futures. Enfin, si la coccidiose est un problème majeur, les lapins sont également exposés à des nématodes gastro-intestinaux (Legendre *et al.*, 2021) et il serait pertinent d'élargir le périmètre de l'évaluation à ces parasites dont *Passalurus ambiguus*, *Graphidium strigosum* ou *Trichostrongylus sp.* qui sont fréquents.

Le bâtiment du dispositif « Mobigarenne » (essais 1, 2, 3 et 4) a été amélioré au cours du travail (râteliers, lampes à infrarouge, coupe-vent en face des trappes). Néanmoins, le nombre de parc est resté constant car c'est un choix fondateur difficile à changer. Pourtant, il se révèle contraignant en limitant le nombre de répétitions par combinaison des effets étudiés (au maximum, deux répétitions par groupe). Ceci a pu sous ou surestimer la significativité des résultats obtenus. A l'opposé, dans le dernier essai, le système était basé sur des structures mobiles indépendantes et le nombre de répétitions a pu être considérablement augmenté (24 parcs au total).

2. Facteurs de variation du bien-être, de la santé et des paramètres de croissance de lapins élevés dans des systèmes avec accès à un parcours herbager

2.1. Influence de la conduite des animaux

Nous entendons par conduite des animaux l'ensemble des choix réalisés par l'éleveur concernant la gestion des animaux : densité, gestion du temps d'accès à l'extérieur, relation homme/animal.

La première étude réalisée (essai 1) a permis de donner l'accès à un parcours herbager aux lapins en saison printanière. Ce premier essai a marqué une rupture avec le système d'élevage dominant en cuniculture, qu'est l'élevage en cages grillagées. Disposant de peu de références sur l'élevage de lapins avec accès à un parcours herbager, le premier élément testé a été la densité d'élevage (L : 12,5 lapins/m² au sol *vs* H : 25 lapins/m² au sol) et l'effet de l'accès à l'extérieur (Y : avec un accès à un parcours herbager *vs* N : sans accès à un parcours herbager). La densité témoin utilisée dans cet essai (25 lapins/m² au sol) concorde avec la norme AFNOR V47.001 qui impose de ne pas dépasser 45 kg de lapin par m² à 60 jours d'âge. Morisse et Maurice (1997) ont montré qu'une densité animale élevée (23 lapins/m² *vs* 15,3 *vs* 17,8 *vs* 20,4 lapins/m² dans leur étude) augmentait le comportement de repos au dépend des autres activités du lapin et ont conseillé de ne pas dépasser les 15-16 animaux/m². Cette baisse d'activité à densité croissante a également été montrée par Trocino *et al.* (2018). De plus, les travaux de Trocino *et al.* (2015) et ceux de Leblatier *et al.* (2017) (sur des lapins logés en cages et en parcs) ont montré que plus la taille de groupe est élevée, et plus les comportements agressifs et les blessures deviennent fréquents. À plus haute densité, le GMQ a également été réduit (de 2,6 g/j) de même que la prise alimentaire (de 16 g/j) et le poids à l'abattage (- 88 g) d'après Trocino *et al.* (2015). Dans l'essai 1, même si la densité n'a pas eu d'effet sur la croissance, la santé et l'expression des comportements spécifiques des lapins, Warin *et al.* (2021) ont montré sur ce même dispositif, une plus forte occurrence de blessures chez les lapins élevés à haute densité par rapport à ceux élevés à plus faible densité. Ceci concorde avec les travaux cités précédemment. C'est une des raisons (avec la gestion de la ressource en herbe) pour lesquelles, dans la suite des essais nous avons utilisé une densité plus faible.

Le lapin est un monogastrique herbivore dont la physiologie digestive est totalement adaptée à la valorisation des fractions pariétales végétales (Gidenne *et al.*, 2015). Mais au-delà de cet aspect de physiologie digestive, les essais 1 et 2 ont montré que l'animal a un fort besoin de pâturer (aspect comportemental). Concevoir un système qui offre une surface herbagère trop faible pénalise rapidement l'expression de ce comportement (essai 1). C'est pourquoi l'essai 2 visait à augmenter la superficie de parcours herbager offerte aux animaux dans le but de

répondre à ce besoin comportemental sans impact sur leur santé ni leur croissance. Dans l'essai 3, nous avons limité le temps d'accès à l'extérieur pour préserver la ressource en herbe et permettre l'expression de ce comportement pendant toute la durée d'élevage. Un temps d'accès très restreint (3h/j dans l'essai 3) a permis de conserver légèrement la ressource en herbe (15,6% vs 26,8% de sol nu entre 3h/j et 8h/j d'accès aux parcours). En revanche, les lapins avec un accès le plus restreint ont doublé leur vitesse de pâturage par rapport à ceux moins restreints en temps d'accès (1,9 vs 0,9 g MS/lapin/h, respectivement), ce qui témoigne de leur capacité d'adaptation à une contrainte (temps à pouvoir brouter qui leur est limitée). Restreindre le temps d'accès peut être envisagé dans le cas où les surfaces pâturables sont limitées par l'éleveur.

Le lapin est un animal à nature crépusculaire même si les individus domestiques ont tendance à adopter un schéma d'activités diurnes (Stodart et Myers, 1964). Dans l'essai 3, nous avons choisi d'offrir l'accès à l'extérieur aux lapins le jour et non la nuit. Il s'agissait d'une part de mimer le choix des éleveurs qui rentrent généralement leurs animaux la nuit. En effet, pour un éleveur, l'intérêt de rentrer ses animaux la nuit pourrait permettre de limiter la pression de prédation ou la gestion des échappements aux heures où aucune surveillance humaine n'est possible. Il s'agissait d'autre part d'un choix d'ordre stratégique. Donner accès à l'extérieur aux heures où les animaux sont les moins actifs visait à préserver la ressource herbagère, puisque le comportement 'brouter' est le plus exprimé la nuit (Mykytowycz et Rowley, 1958), et permettre aux animaux d'exprimer ce comportement durant toute la période d'engraissement. Néanmoins, restreindre le temps d'accès à l'extérieur aux animaux peut aussi induire de la frustration, génératrice de stress (Latham et Mason, 2010). Nous avons observé que lors de l'entrée dans le bâtiment pour l'ouverture des trappes, une grande partie des animaux se déplaçait avec vigueur vers les trappes et certains commençaient à les gratter avec leurs pattes, suggérant une forte motivation à accéder à l'extérieur (essai 3 ; publication 4). Nos résultats montrent néanmoins que le temps nécessaire pour rentrer quotidiennement les animaux dans le bâtiment a été similaire quel que soit le temps d'accès au parcours, ne suggérant pas de réticence différentielle. D'ailleurs, les taux de corticostérone pilaires n'ont pas été affectés par

la durée quotidienne d'accès à l'extérieur, ni la santé ou la croissance des individus. Toutefois, il serait intéressant de comparer le comportement, le stress (corticotérocortisol pilaire), la santé et la croissance chez des animaux ayant un accès au parcours interdit, restreint ou totalement libre, ou encore chez des animaux ayant accès au parcours le jour *vs* la nuit pour mieux comprendre les déterminants et les motivations des lapins et affiner le choix des pratiques de gestion de l'accès au pâturage.

Il est intéressant de noter que le taux de corticotérocortisol mesuré chez les lapins 1777 × 1001 ayant un accès permanent à un parcours de 30 m² (essai 2, publication 2) était 1,7 fois plus élevé que celui des lapins de l'essai 3 (6,5 *vs* 3,8 pg/mg, respectivement, publication 4) soumis à la plus forte restriction de temps d'accès, sans enrichissement, à génétique et superficie de parcours identiques mais à plus faible densité (12 lapins/m² *vs* 9 lapins/m², dans l'essai 2 *vs* l'essai 3, respectivement). Ces résultats suggèrent que les lapins de l'essai 3 ont été soumis à un niveau de stress moins élevé que les lapins de l'essai 2 (animaux sauvages nocturnes ? aléas climatiques ? densité animale plus élevée...). Néanmoins, il faut rester prudent dans l'interprétation de cette mesure biologique et son lien avec le bien-être. En effet, une augmentation du taux de corticotérocortisol peut au contraire indiquer que l'animal est excité ou activé par un environnement qu'il considère comme positif (Dawkins, 2003). De plus, cette méthodologie est d'utilisation très récente chez le lapin. Les taux limites de corticotérocortisol chez le lapin au-dessus desquels l'animal est considéré en stress chronique et en-dessous desquels il est considéré en apathie restent encore à définir. Même si nous n'avons pas démontré un stress supplémentaire lors d'une restriction de l'accès à l'extérieur, l'essai 3 (publication 4) a réaffirmé la motivation des lapins à aller à l'extérieur, grâce à l'observation des comportements dits anticipatoires (agitation des lapins, regroupement des lapins au niveau des trappes) qui ont résulté d'un apprentissage associatif des individus. Cette affirmation est renforcée par le fait que les lapins de l'essai 3 ont plus fréquemment exprimé le comportement 'brouter' l'après-midi, i.e. aux heures de faible activité (pour les groupes H8) que les lapins de l'essai 2 qui avaient un accès permanent à l'extérieur (28,2% *vs* 11,2% d'occurrences, respectivement entre essai 3 *vs* essai 2). La dominance d'expression du comportement 'brouter' peut témoigner

d'une motivation à aller dehors dans le but de réaliser ce comportement, mais cette hypothèse reste à démontrer par exemple à l'aide d'un test de motivation. D'ailleurs, Leslie *et al.* (2004) ont montré que les lapins ont une préférence pour l'herbe par rapport aux aliments granulés et tendent à montrer une motivation pour l'herbe plutôt que pour les granulés. Les tests de motivation sont difficiles à mettre en œuvre car ils exigent une connaissance des capacités cognitives de l'espèce testée. Or, chez le lapin, il n'existe à ce jour pas ou très peu d'études dans ce domaine (Gomezde la Torre Clavel *et al.*, 2020).

Dans l'essai 5, nous avons étudié un levier d'action de nature anthropique : la qualité de la relation homme-animal (P : positive ou N : neutre). Nos résultats ont montré qu'une relation homme-animal positive est bénéfique sur la réaction des lapins à l'Homme puisque les animaux ont développé une affinité à l'Homme. En effet, dans le test de contact, les individus sociabilisés ont accepté 90,2% de caresses contre 45,9 % pour les individus non sociabilisés (publication 5). Les émotions positives exprimées par les individus sociabilisés, notamment dans le milieu de vie le plus complexe, physiquement parlant, ont témoigné du succès de la relation homme-animal instaurée. Ceci est en accord avec les résultats de Ellingsen *et al.* (2014) qui ont montré que les vaches laitières étaient plus amicales et joyeuses lorsque l'éleveur était calme et doux. Du point de vue de l'éleveur, l'intérêt de sociabiliser les animaux est double. Il permet d'abord d'instaurer une ambiance de travail agréable pour lui et de confiance pour ses animaux, ce qui a un impact positif sur sa satisfaction au travail (Yeates et Main, 2008). Enfin, une relation positive permet également de faciliter le travail quotidien de l'éleveur (Rault *et al.*, 2020) en simplifiant les manipulations et interventions sur les animaux (ex : pesée, diagnostic ou soin), qui peuvent s'avérer redondantes chez les individus restant plusieurs années sur l'élevage (comme les reproducteurs).

2.2. Influence des caractéristiques du milieu de vie

Nous entendons par caractéristiques du milieu de vie l'ensemble des éléments qui permettent d'agencer, de structurer et d'organiser l'environnement dans lequel sont détenus les animaux.

Dans l'essai 1, le parcours herbager avait une surface de 23 m² pour 25 ou 50 animaux. Il s'est avéré que, quelle que soit la taille du groupe, les animaux ont consommé l'intégralité de la ressource herbagère disponible très rapidement (entre 17 et 27 jours). Notre objectif de thèse n'était pas de définir la surface de parcours qui permet de satisfaire les besoins nutritionnels des animaux (25 m²/lapins ; Gidenne *et al.*, 2022) ou de respecter le cahier des charges AB (0,5 m²/tête ; Joue, 2018) mais de contribuer à concevoir un système qui permet aux animaux d'exprimer l'ensemble de leurs comportements spécifiques. Il s'agit donc plutôt de définir une surface de parcours suffisante pour offrir de l'herbe aux animaux tout au long de la période d'élevage et leur permettre de répondre au besoin comportemental de pâturer. Dans l'essai 1, 25 animaux ont consommé l'intégralité de l'offre en herbe des parcours de 23 m² en 27 jours. Dans l'essai 2, nous avons offert l'accès à un parcours de 30 ou 60 m² à des groupes de 24 lapins. Nos résultats ont permis de montrer que les lapins qui disposent d'un parcours de 60 m² expriment plus longtemps le comportement brouter que ceux qui disposent d'un parcours de 30 m². La surface du parcours n'a pas eu d'impact sur la croissance ni sur la santé des lapins. Ces éléments sont encourageant mais à adapter aux conditions climatiques qui conditionnent la biomasse disponible, à la composition de la prairie et au nombre d'animaux. Ils constituent plutôt un élément de réflexion sur la nécessité de choisir une surface pâturable adaptée aux contraintes du système d'élevage (foncier, conditions climatique, chargement, nature de la prairie) pour concevoir un système plus respectueux du bien-être animal centré sur le besoin de pâturer du lapin.

Nous avons également étudié sous plusieurs angles l'aménagement des parcours. La littérature qui porte sur les effets d'un enrichissement du milieu de vie sur le bien-être, la santé et la croissance des lapins se limite majoritairement aux animaux logés en cages (Hansen et Berthelsen, 1999 ; Ceballos *et al.*, 2016) et en parcs (Postollec *et al.*, 2008 ; Trocino *et al.*, 2019). Les travaux qui traitent des effets de la structure du milieu de vie sur le lapin se focalisent essentiellement sur les individus sauvages (Beja *et al.*, 2007 ; Lombardi *et al.*, 2007). Ils montrent, comme présenté dans le premier chapitre de ce manuscrit, que le lapin est une espèce qui investit son milieu de vie en fonction de la structuration de l'espace, et non

uniquement en fonction de l'offre en ressource alimentaire (Lombardi *et al.*, 2003 ; Lombardi *et al.*, 2007). Plus l'espace extérieur est complexe en termes de richesse et diversité en aires de refuges, plus l'animal se sentira en confiance pour explorer son environnement (Villafuerte et Moreno, 1997). Lors des quatre premiers essais, les parcours extérieurs étaient constitués d'une surface plane de strate herbacée. Nous avons testé l'intérêt d'ajouter un élément matériel sur les parcours afin de vérifier s'ils restent toujours attractifs même si la ressource en herbe devient limitante ou si la température extérieure est élevée. Dans l'essai 3, l'ajout d'une cachette sur les parcours n'a pas modifié l'utilisation de l'espace. Néanmoins, les animaux ont interagi avec cet objet : comportements « ronger » ou « se dresser contre » ont été observés ainsi que le comportement « se reposer » qui était le plus exprimé sous les cachettes à température élevée (70,7 % d'occurrences à 26°C enregistré lors de l'observation à 56 jours d'âge, essai 3). Nous avons également enrichi le parcours de l'essai 4 avec deux types de matériaux : des bottes de pailles et des toiles d'ombrage. L'intérêt était d'apporter des zones d'ombre et rafraichissantes aux animaux en période estivale caniculaire. Aux températures les plus douces (< 20°C), les lapins ont majoritairement été trouvés sur le parcours extérieur tandis qu'à températures >20°C, les parcs intérieurs, mieux thermorégulés (-1°C en moyenne), ont été majoritairement utilisés par les lapins. Ces observations renforcent donc l'intérêt à disposer d'enrichissements plus adaptés (comme des enrichissements naturels tels que les arbres ou arbustes) pour répondre au confort thermique des lapins.

L'essai 5 a permis de tester l'intérêt d'un milieu de vie complexe offert par un parcours arboré. Sur ce parcours, les animaux disposaient d'une diversité de substrats comme les troncs des arbres, les feuilles d'arbres, les branches et les pommes en plus de la biomasse herbacée. Cette étude a montré, à travers l'évaluation qualitative des comportements exprimés, que l'enrichissement naturel du milieu de vie (parcours arboré *vs* jachère) rendait les animaux plus 'inquiets et indifférents' à l'humain quand ces derniers n'étaient pas sociabilisés. Le fait que l'environnement dit complexe soit très riche en stimuli peut avoir renforcé la distance à l'humain des groupes non sociabilisés par rapport aux groupes sociabilisés qui avaient intégré l'avantage additionnel d'interagir avec l'humain (caresses et récompenses alimentaires dans

l'étude). De plus, les lapins du milieu simple ont passé plus de temps en interaction avec un nouvel objet (lors du test à l'objet nouveau) que les lapins du milieu complexe (24,7% contre 17,2% du temps). En plus du possible désintérêt pour un objet par rapport à la diversité des éléments présents dans le milieu complexe, Stolba et Wood-Gush (1981) ont montré que les animaux qui vivent dans des conditions appauvries par rapport à ceux qui vivent dans des conditions enrichies expriment un fort intérêt et un regain d'activité exploratoire à la présentation d'un objet nouveau. Même si dans l'essai 5, le milieu dit simple n'est pas un milieu pauvre comme celui présenté dans l'étude de Stolba et Wood Gush (accès à l'extérieur vs bâtiment confiné), il est possible qu'une variation en complexité du milieu ait eu le même effet.

2.3. Influence du type génétique des animaux

La lignée INRA 1777 utilisée lors de l'essai 1 a été sélectionnée en bâtiment pendant 50 générations et a été créée pour améliorer conjointement la prolificité et le poids au sevrage (Garreau *et al.*, 2015). Il a été montré que, généralement, les animaux sélectionnés dans les systèmes d'élevage intensifs n'ont pas les caractéristiques attendues (ex : niveau de production observé en conditions de sélection) une fois placés dans des conditions environnementales non standardisées, comme celles que l'on trouve à l'extérieur (Ferrian *et al.*, 2012). Ce manque de robustesse se traduit notamment par des vitesses de croissance inférieures (Mugnai *et al.*, 2014) ou encore par des taux de mortalité supérieurs par rapport à des races dites locales (à l'exemple des poulets de chair dans l'étude de Castellini *et al.*, 2016). Néanmoins, nous avons fait le choix dans l'essai 1, de modifier uniquement les pratiques d'élevage (accès à l'extérieur, densité) mais pas le génotype des animaux. Le taux de mortalité a été similaire chez les animaux ayant accès ou non au parcours herbager (Y vs N : 7 vs 3%, essai 1). En revanche, le GMQ moyen sur toute la période a été plus faible dans cet essai 1 comparé à celui observé dans les trois essais suivants (essai 1 : 26,7 g/j vs essai 2 : 39,9 g/j, essai 3 : 36 g/j, essai 4 : 32,3 g/j). Le changement de stratégie alimentaire (restriction pendant toute la période d'élevage dans l'essai 1 vs *ad libitum* dans les autres essais, voir 3.) combiné au choix de génotypes différents peut expliquer ces écarts. Bianospino *et al.* (2006) ont par exemple montré que les races

croisées étaient plus lourdes que les races pures. Dans notre cas, dans les essais 1 et 4 nous avons utilisé des lapereaux issus d'une souche maternelle, tandis que dans les essais 2, 3 et 5, nous avons mobilisé des races croisées à forte vitesse de croissance (semence PS119 dans les essais 2 et 5, semence 1001 dans les essais 2 et 3).

Outre les caractéristiques de croissance des types génétiques utilisés, nous avons également (essais 2 et 5) choisi des caractéristiques phénotypiques jugées intéressantes pour des individus ayant un accès à l'extérieur. Les lapins issus de mâles PS119 (essais 2 et 5), sélectionnés sur la robustesse et la vitesse de croissance, avaient en plus une couleur de pelage proche de celle des lapins de garenne (type agouti mais également des variations noires, sables et grises). L'intérêt d'avoir des lapins colorés était double. D'une part, nous avons formulé l'hypothèse que les individus colorés seraient moins visibles des prédateurs, s'ils existent, que les individus blancs (notamment pour l'essai 5 où la pression de prédation était forte avec présence d'une famille d'autours (*Accipiter gentilis*)). D'autre part, nous voulions avoir des individus facilement identifiables et différenciés pour conduire le focal sampling (essai 2). De plus, l'essai 5 a été réalisé en saison automnale. Nous avons préalablement remarqué que les lapins au pelage coloré (des essais 2 et 5) avaient une densité de sous-poil plus importante que les lapins au pelage blanc (essais 1 à 4). Dorożyńska et Maj (2020) ont montré que le développement des poils chez le lapin était influencé par les conditions du milieu de vie de l'animal et son type génétique. On pouvait donc faire l'hypothèse que les lapins colorés utilisés au cours des essais 2 et 5 seraient plus adaptés à la vie en extérieur en conditions thermiques froides. Mais au final, les conditions thermiques de l'essai 5 se sont révélées assez clémentes. Cette hypothèse reste donc à vérifier dans des conditions plus challengeantes.

Parmi tous les génotypes utilisés dans les différents essais, les animaux de souches pures et historiquement sélectionnés dans des conditions d'ambiance très contrôlées (lapins 1777 × 1777, essais 1 et 4) semblent être les moins adaptés à un système avec accès à l'extérieur où les conditions environnementales sont moins maîtrisées. En effet, les lapins de l'essai 1 ont montré un bon taux de survie en conditions printanière (95%) mais un taux de survie très faible

en conditions thermique extrême (chaleurs extrêmes de l'essai 4). Il est intéressant de noter que le taux de survie le plus élevé a été obtenu dans l'essai 5 : 1 mort sur 144 pour des animaux issus d'un croisement non conventionnel de PS119 × (Bélier × Fauve de Bourgogne × INRA 1777). Leur croissance a également été forte (2683 g à 73 j vs 2444 g à 67 j et 2533 g à 76 j dans les essais 5 vs 2 et 3, respectivement). Même si de nombreux paramètres de conduite (âge au sevrage, relations homme-animal) et de milieu de vie (type de logement, milieu de vie complexe...) ont été modifiés dans l'essai 5 comparativement aux autres essais (Table 4), l'utilisation des races patrimoniales (Bélier et Fauve de Bourgogne) a aussi pu jouer un rôle notable dans ce résultat. En effet, les conditions d'élevage dans lesquelles les races patrimoniales ont évolué (clapiers et alimentation riche en ressources fourragères) sont plus proches de nos conditions expérimentales (Bolet *et al.*, 2004).

3. Contribution des essais à la conception d'un système d'élevage

Au-delà des facteurs de variation étudiés qui ont permis de produire des connaissances scientifiques (publications 1, 2, 3, 4 et 5), nos essais nous ont permis d'acquérir des savoirs sur différents éléments qui peuvent être mobilisés pour la conception d'un système d'élevage avec accès à l'extérieur : la nature des clôtures, l'aménagement du milieu de vie, la stratégie alimentaire, etc.

La nature des clôtures utilisées a évolué entre les essais (voir Table 4) : filet souple (essai 1), ganivelles (essai 2), ganivelles + filet électrifié (essai 3), panneaux de grillage rigide (essais 4 et 5). Cet élément du système d'élevage a pour but premier de contenir les animaux et d'éviter leur évasion, et de les protéger de la prédation. Néanmoins, nous avons pu constater qu'il a également une influence sur leur comportement. Nous avons en effet observé une très forte motivation des lapins à passer d'un parcours à l'autre. Ceci suggère une forte volonté des animaux à rejoindre leurs congénères possiblement fraternels (et non pas un désir de s'évader du système). Il serait intéressant de vérifier cette hypothèse dans nos conditions, ce qui pourrait confirmer la catégorisation des relations sociales entre frères et sœurs chez le lapin (DiVincenti et Rehrig, 2016). D'un point de vue pratique, cela encourage à constituer des

groupes d'animaux apparentés dans le but de réduire le stress lié à la vie en grand groupe dans un espace plus ou moins restreint.

Le filet souple électrifié présente l'avantage d'un faible coût et de la flexibilité (parcours tournant) mais il doit être utilisé avec une intensité électrique suffisante pour être efficace. En effet, le pelage des lapins est un matériau isolant qui peut les rendre peu sensibles au courant électrique. Nous avons déploré des évasions dans l'essai 1 qui ne se sont pas reproduites dans l'essai 3 ou l'intensité électrique a été augmentée. Néanmoins, une intensité trop forte peut également être contraire au bien-être animal, car l'animal subit une décharge importante à la première exposition nécessaire à l'apprentissage. Les ganivelles utilisées dans l'essai 3 ont dû être doublées de grillage pour empêcher les mélanges de lapins entre groupes. Les ganivelles ont également servi d'un enrichissement physique au milieu de vie des animaux car les animaux avaient de fréquentes interactions avec ce matériau en bois (se dresser, ronger). Les ganivelles semblent également apporter un élément protecteur aux individus puisque lors de la première semaine d'accès à l'extérieur, les lapereaux ont été fréquemment observés à se déplacer contre et en suivant les clôtures, alors que lors de l'essai 1, il nous a semblé que les lapereaux restaient plus groupés à l'entrée des trappes et s'aventuraient moins vite sur les parcours. Les ganivelles présentent l'avantage de donner un aspect esthétique indéniable au système mais sont très chères à l'achat, et sont difficiles à manipuler (lourd) et à stocker (encombrant). Au final, les panneaux de grillage rigide utilisés dans les essais 4 et 5 semblent offrir le meilleur compromis entre coût, facilité d'installation et de stockage, flexibilité et esthétique.

Nous n'avons pas eu à déplorer d'attaque ni de prédation dans aucun de nos essais.

La stratégie d'alimentation à adopter est également un élément à prendre en compte dans la conception d'un système d'élevage. Les lapins de l'essai 1 ont été restreints pendant toute la durée d'élevage ce qui a limité leur croissance par rapport aux autres essais où les animaux étaient nourris *ad libitum* (26,7 g/j dans l'essai 1 vs 39,9 g/j dans l'essai 2 vs 36 g/j dans l'essai 3). La maîtrise des ingérés alimentaires est très fréquente en élevage intensif. Elle est

généralement pratiquée pendant 21 jours après le sevrage et est suivie d'une alimentation *ad libitum* jusqu'à la fin d'élevage (comme réalisé dans l'essai 4). Le but est de réduire les coûts liés à l'alimentation sans impacter la croissance des animaux (poids à l'abattage réduit de 3,8% pour une restriction alimentaire à 20%) et de favoriser la santé digestive des jeunes lapereaux après sevrage (Gidenne *et al.*, 2008). Pour les essais 2, 3 et 5, nous avons fait le choix d'une stratégie alimentaire *ad libitum* pendant toute la durée d'élevage afin de ne pas observer les comportements spécifiques des individus sous contraintes (ex : s'ils ont faim alors le comportement brouter peut-être plus prédominant). L'idée était plutôt de satisfaire tous les besoins physiologiques des individus (dans notre cas, se nourrir) et d'observer s'ils continuaient à exprimer le comportement d'intérêt (dans notre cas, brouter). En mettant en évidence la prédominance du comportement brouter du lapin à l'extérieur (essais 2 et 3), nous avons pu montrer que l'animal a un besoin interne à exécuter ce comportement plutôt que d'exiger le résultat du comportement (se nourrir). Néanmoins, d'un point de vue pratique, une maîtrise des ingrédients alimentaires est un levier d'action très fort pour faciliter l'entrée des lapins dans le bâtiment. Au-delà des aspects nutritionnels et sanitaires, cette pratique est un levier qui peut être mobilisé pour faciliter la conduite des animaux dans des systèmes avec accès à un parcours herbager (modulation de l'accès au parcours suivant l'état des animaux ou du parcours et la situation météorologique).

4. Perspectives

Notre travail ouvre de nombreuses perspectives de recherches et d'application.

4.1. Perspectives scientifiques

4.1.1. Offrir des prairies diversifiées à l'animal

Les essais réalisés ont réaffirmé la forte appétence des lapins pour l'herbe. De futurs travaux pourraient être dédiés au choix d'une composition botanique des parcours adaptée à la nutrition et à la santé des lapins. En effet, cette diversification contribuerait à la gestion intégrée de la santé des lapins élevés au pâturage (Fortun-Lamothe *et al.*, 2023). On pourrait

planter, à titre d'exemple, du thym (*Thymus vulgaris*) et du lin (*Linum unistatissimum*) dont l'effet coccidiostatique a été montré chez les poules pondeuses (Azeroual *et al.*, 2013) ou semer du sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) (Legendre *et al.*, 2017) et du lotier corniculé (*Lotus corniculatus*) dont l'effet coccidiostatique a été supposé chez le lapin (CTGREF, 1976). De plus, il a été montré que les herbivores faisaient le choix d'un régime alimentaire diversifié sur les végétations hétérogènes (Agreil *et al.*, 2005). La diversité alimentaire pourrait donc être un enrichissement supplémentaire pour l'animal qui pourrait augmenter sa motivation à ingérer et son temps à pâturer (Champion *et al.*, 2004). Il serait alors bénéfique de trouver des stratégies supplémentaires (ou bien d'adopter et d'adapter celles déjà étudiées) de gestion d'enherbement des parcours pour offrir aux lapins une biomasse constante et variée sur toute la durée d'élevage. Une rotation dynamique des parcours qui, en plus permettrait une réduction de l'infestation parasitaire et des refus, comme montrée chez les brebis (Ruiz-Huidobro *et al.*, 2019), pourrait par exemple être envisagée.

De plus, des recherches sur les choix alimentaires des lapins sur parcours herbagers diversifiés seraient bénéfiques pour comprendre comment l'animal adapte son régime alimentaire en fonction des contraintes du milieu (ex : météo, quantité de biomasse disponible), de son état de santé, et même de la pression de pâturage (nombre de lapins qui occupent l'espace). Une détermination des espèces ingérées pourrait être réalisée. Pour ce faire, une analyse micrographique de fèces (Chapuis, 1980) permettrait d'identifier et de quantifier précisément les espèces consommées par le lapin. En parallèle, un suivi coprologique pourrait être conduit afin de vérifier l'existence (ou non) d'un lien entre les choix alimentaires du lapin et son niveau d'infestation parasitaire, voire son état sanitaire. En effet, notre expérience nous a montré que le lapin est capable de réaliser un changement de régime alimentaire selon son état de santé. Par exemple, nous avons remarqué que les animaux en tout début de troubles digestifs consommaient d'avantage d'herbe et de foin que de granulés.

4.1.2. Travailler plus finement sur les attentes des animaux

Dawkins (2003) a montré que c'est en évaluant ce que veulent les animaux que le comportement prend tout son sens en tant qu'outil d'évaluation du bien-être. Pour ce faire, il conviendrait maintenant d'interroger l'animal sur ce qu'il veut et d'accéder plus finement à ses attentes. Cela pourrait être réalisé à travers des tests de motivation. La finalité est de permettre à l'animal d'avoir un contrôle actif sur son environnement, pour qu'il puisse agencer son espace de vie et qu'il ne soit plus qu'un simple receveur passif des choix que l'humain lui impose. Une amélioration possible consisterait par exemple à spécialiser les aires intérieures de vie dans lesquelles vivent les animaux. Dans nos dispositifs expérimentaux, les parcs de la Mobigarenne constituaient l'aire de nourrissage des lapins, l'aire de repos, ainsi que le lieu des latrines (à chaque début d'essai et ce pendant une semaine, les lapins n'avaient pas accès à l'extérieur pour leur permettre de départager leur milieu de repos et les latrines). Il en a été de même pour les cabanons de Gotheron où l'espace nid était adjacent à l'aire de nourrissage. Le lapin est un animal qui a des aires de vie spécialisées et dédiées à des activités distinctes (le terrier pour se reposer et se protéger, l'extérieur du terrier pour faire les latrines et se nourrir). Il serait bénéfique de mimer en conditions d'élevage cette spatialisation pour offrir à l'animal la possibilité de gagner en agentivité. Cela contribuerait à une amélioration de son bien-être. L'agentivité a en effet été montrée comme étant épanouissante et gratifiante pour l'animal (Špinková et Wemelsfelder, 2018).

Une deuxième manière d'accéder aux attentes du lapin serait d'apprendre à communiquer avec lui. La communication entre les lapins est bien décrite (Mayer, 2007). Leur langage passe par des signaux olfactifs (crottes, urines, marquages mentonniers), visuels (position des oreilles et de la queue), auditifs (grognements, cris, vibration dentaire, tapement de pied) et tactiles (nez à nez, toilettage mutuel). Il resterait maintenant à comprendre comme le lapin utilise sa panoplie linguistique pour communiquer avec nous. Cette connaissance permettrait de mieux accéder à ses attentes. Inversement, ces connaissances nous permettraient d'inventer et d'adopter un langage nécessaire au dialogue humain-lapin, à l'image de l'étude de Garner et

Garner (1969) sur la communication humain-chimpanzé par l'apprentissage du langage des signes. Le niveau de finesse dans l'échange humain-lapin est d'autant plus difficile à décrypter que nos modes de communication ainsi que nos mondes sensoriels diffèrent.

4.2. Perspectives d'application

4.2. 1. Adopter un pilotage adaptatif de l'accès à l'extérieur

Nos travaux ont montré que l'accès à un parcours herbager a un effet bénéfique sur le bien-être des lapins car il leur permet d'exprimer un plus large répertoire de leurs comportements spécifiques. Néanmoins, il persiste une pression parasitaire à l'extérieur, qui est dépendante de la taille des parcours, de leur état d'enherbement, du nombre d'animaux qui y pâturent et des conditions climatiques. Cette pression peut dégrader la santé des animaux. De même, nos résultats ont rappelé que les conditions météorologiques peuvent fortement impacter la santé des lapins (forte mortalité durant l'essai 4 réalisé en conditions caniculaires). Il paraît nécessaire d'étudier les conditions de mise en œuvre d'un pilotage adaptatif de l'accès à l'extérieur qui tient compte des contraintes citées précédemment. Ce pilotage adaptatif repose sur des prises de décisions de l'éleveur qui doit faire preuve d'adaptabilité et de proactivité. Par exemple, en cas de conditions météorologiques extrêmes (canicules, froid, tempête, vent...) qui risquent de mettre les animaux en état de stress thermique, l'éleveur pourra faire le choix de ne pas leur donner accès à l'extérieur ou bien de disposer de zones d'ombres et fraîches suffisantes sur le parcours pour limiter l'exposition à ce risque. De même, si l'éleveur juge que l'état du parcours est inadéquat (enherbement insuffisant ou parcours souillé), il pourra décider de laisser ses animaux à l'intérieur pendant un temps défini. Une meilleure connaissance de la vitesse et de la capacité d'ingestion d'herbe par les lapins est nécessaire. Les connaissances dans ce domaine sont émergentes (Plagnet *et al*, 2023). Pour mettre en œuvre cette stratégie adaptative, une surveillance quotidienne du troupeau et un suivi individuel des individus sont nécessaires afin de limiter la morbidité et mortalité en élevage. Les premiers signes de dégradation de l'état sanitaire (poil hirsute) et de modification comportementale

(prostration) d'un animal doivent alerter et déclencher une réaction immédiate (isolement, hydratation sous-cutanée si dysbiose et traitement).

4.2.2. Créer un référentiel zootechnique adapté à l'élevage à l'extérieur

Les essais réalisés ont permis de recueillir des connaissances qui pourront servir à la transition du système d'élevage cunicole hors-sol vers un système d'élevage avec accès à l'extérieur. Il conviendrait néanmoins d'adapter le référentiel existant (Cadudal et Azizi, 2020) centré sur les paramètres zootechniques (croissance, GMQ, poids au sevrage, poids à l'abattage...) pour les élevages avec accès à l'extérieur. En effet, la vie en extérieur ne permet pas d'atteindre un niveau de production identique à celui obtenu en conditions hors sol (cages, conditions d'ambiance très maîtrisées, activité physique des animaux inexistante, etc.). Un référentiel uniquement centré sur les performances de l'animal favorisera donc en majorité les élevages hors-sols. Pourtant, ce système ne répond pas aux attentes ni des lapins ni des citoyens. C'est pourquoi, la création d'un référentiel adapté à l'élevage à l'extérieur est nécessaire.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'élevage cunicole intensif est de plus en plus critiqué au regard du mode de logement des animaux que constituent les cages grillagées en bâtiment confiné. Ce mode de logement ne répond pas aux exigences du bien-être des animaux puisqu'il ne leur permet pas d'exprimer leurs comportements spécifiques. Les alternatives à ce système d'élevage rationnel et standardisé sont donc encouragées.

Les travaux réalisés au cours de cette thèse, tous basés sur un système qui permet l'accès à un parcours herbager, ont permis d'étudier l'effet de divers facteurs de variation de nature biotechnique (génotype, taille des groupes, surface des parcours, temps d'accès à l'extérieur, enrichissement du milieu de vie) et anthropique (nature de la relation homme-animal) sur l'expression des comportements, le niveau de stress, la réactivité, la spatialité, l'émotivité, la santé et la croissance des lapereaux. Nos résultats ont montré que l'accès des animaux à un parcours herbager améliore leur bien-être. Il leur donne accès à un monde sensoriel plus riche et leur permet d'exprimer une plus large variété de comportements (brouter, bondir, courir, se dresser et ronger). L'accès à l'extérieur a favorisé l'activité physique des individus mais il les a aussi exposés à des aléas climatiques (chaleur). Ces éléments, mais aussi le type génétique des animaux, semblent impacter les taux de corticostérone relevés et les paramètres zootechniques mesurés (taux de mortalité et croissance). Le choix d'un génotype adapté aux conditions extérieures ainsi qu'un aménagement des parcours optimisé (enrichissements matériels, comme des cachettes, et/ou naturels, comme des arbres) semblent contribuer à minimiser l'impact des divers aléas rencontrés naturellement en milieu extérieur.

Les connaissances produites dans cette thèse pourront être utilisées pour contribuer à faire émerger des systèmes d'élevage avec un accès à une surface herbagère, qui optimisent le bien-être et le développement physique en santé des animaux, répondant mieux de ce fait aux attentes des citoyens européens en matière de conditions d'élevage des animaux.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AFNOR NF V47-001. 2011. Normes nationales et documents normatifs nationaux.
- AFSSA. 2008. Avis de l'agence française de sécurité sanitaire des aliments relatifs à une demande d'extension d'autorisation pour 10 ans d'un additif coccidiostatique à base de diclazuril destiné aux lapins. Consulté le 19 décembre 2022 depuis <https://www.anses.fr/fr/system/files/ALAN2008sa0005.pdf>
- Agreil, C., Fritz, H., Meuret, M. 2005. Maintenance of daily intake through bite mass diversity adjustment in sheep grazing on heterogeneous and variable vegetation. *Applied Animal Behaviour Science*, 91, 35-56.
- Altmann, J. 1973. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49, 3-4, 227-266.
- Anderson, C., Yngvesson, J., Boissy, A., Uvnäs-Moberg, K., Lidfors, L. 2015. Behavioural expression of positive anticipation for food or opportunity to play in lambs. *Behavioural Processes*, 113, 152-158.
- Anderson, C., von Keyserlingk, MAG., Lidfors, LM., Weary, DM. 2020. Anticipatory behaviour in animals: a critical review. *Animal Welfare*, 29, 231-238.
- Angulo, E. 2004. El conejo, el Monte Mediterráneo en Andalucía. In *Cons. Medio Ambiente*, Junta Andalucía, Sevilla, 122-125.
- Anses. 2018. Le bien-être animal en 8 questions. Consulté le 3 février 2022 depuis <https://www.anses.fr/fr/content/1%E2%80%99anses-propose-une-d%C3%A9finition-du-bien-%C3%AAtre-animal-et-d%C3%A9finit-le-socle-de-ses-travaux-de-1>.
- Anses. 2020. Suivi des ventes de médicaments vétérinaires contenant des antibiotiques en France en 2019. Consulté le 19 décembre 2022 depuis <https://www.anses.fr/fr/system/files/ANMV-Ra-Antibiotiques2019.pdf>
- Antle, MC., Silver, R. 2009. Neural Basis of timing and anticipatory behaviors. *European Journal of Neuroscience*, 30, 1643-1649.
- Azard, A. 2006. Caractérisation des systèmes de production cunicole français et perspectives d'évolution. *Cuniculture Magazine*, 33, 78-85.

- Azeroual, E., Mesfioui, A., Oukessou, M., Bouzoubaa, K., Benazzouz, B., Ouichou, A. 2013. Effet coccidiostatique de neuf plantes aromatiques et médicinales incorporées comme additifs alimentaires dans le régime des poules pondeuses. *European Journal of Scientific Research*, 2, 200-207.
- Badhresa, R. 1977. Food preferences of rabbits *Oryctolagus cuniculus* L. at Holkham Sand Dunes, Norfolk. *Journal of Applied Ecology*, 14, 287-291.
- Baghdadi, HB., Al-Mathal, E.M. 2010. Anti-coccidial effect of *Commiphora molmol* in the domestic rabbit (*Oryctolagus cuniculus domesticus* L.). *Journal of the Egyptian Society of Parasitology*, 3, 653-668.
- Bakker, E.S., Olf, F. 2003. Impact of different sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 14, 465-474.
- Bakker, E.S., Reiffers, R.C., Olf, H., Gleichman, J.M. 2005. Experimental manipulation of predation risk and food quality: effect on grazing behaviour in a central-place foraging herbivore. *Oecologia*, 146, 157-167.
- Beja, P., Pais, M., Palma, L. 2007. Rabbit *Oryctolagus Cuniculus* habitats in Mediterranean scrubland: The role of scrub structure and composition. *Wildlife Biology*, 1, 28-37.
- Bell, D.J. 1983. Mate choice in the European rabbit. In *Mate choice* (ed. Bateson, P.I.). Cambridge University Press, Cambridge, 211-223.
- Bellegrade, L. 2017. Comment mesurer les émotions chez les animaux ? Consultée le 10/02/2022. <https://planet-vie.ens.fr/thematiques/ecologie/ethologie/comment-mesurer-les-emotions-chez-les-animaux>
- Benhamou, S., Bovet, P. 1989. How animals use their environment: a new look at kinesis. *Animal Behaviour*, 38, 375-383.
- Berthelsen, H., Hansen, L.T. 1999. The effect of hay on the behaviour of caged rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Animal Welfare*, 8, 149-157.
- Bianospino, E., Wechsler, F.S., Fernandes, S., Roça, R.O., Moura, A.S.A.M.T. 2006. Growth, carcass and meat quality traits of straightbred and crossbred botucatu rabbits. *World rabbit science*, 14, 237-246.

- Boissy, A. 1995. Fear and fearfulness in animals. *The quarterly review of biology*, 70, 165-191.
- Boissy, A. 1998. Fear and fearfulness in determining behavior. In *Genetics and the Behavior of Domestic Animals* (ed. Grandin, T.). Academic Press, San Diego, USA, 67-111.
- Boivin, X., Tournadre, H., Le Neindre, P. 2000. Handfeeding and gentling influence early-weaned lamb's attachment responses to their stockperson. *Journal of Animal Science*, 78, 879-884.
- Boivin, X., Lensink, J., Tallet, C., Veissier, I. 2003. Stockmanship and farm animal welfare. *Animal Welfare*, 12, 479-492.
- Bolet, G., Brun, J-M., Lechevestrier, S., Lopez, M., Boucher, S. 2004. Evaluation of the reproductive performance of eight rabbit breeds on experimental farms. *Animal Research*, 53, 59-65.
- Boucher, S., Nouaille, L. 2002. *Maladies des lapins*. France Agricole Editions.
- Bouissou, M.F., Boissy, A., Le Neindre, P., Veissier, I., Keeling, L.J., Gonyou, H.W. 2001. Social behaviour in farm animals. In *Social behaviour in farm animals* (ed. Bouissou, M.F., Boissy, A., Le Neindre, P., Veissier, I., Keeling, L.J., Gonyou, H.W). CABI International, Wallingford, UK, 113-145.
- Brambell Committee. 1965. Report of the technical committee to enquire into the welfare of animals kept under intensive livestock husbandry systems. Command Paper 2836. Her Majesty's Stationery Office, London.
- Broom, D.M. 1986. Indicators of poor welfare. *British Veterinary Journal*, 142, 524-526.
- Broom, D.M. 2006. Behaviour and welfare in relation to pathology. *Applied Animal Behaviour Science*, 97, 73-83.
- Broom, D.M., Johnson, K.G. 2019. Assessing Welfare: Short-Term Responses. In *Stress and Animal Welfare – Key issues in the biology of humans and other animals* (ed. Phillips, C., Gartner, M.C., Mancera, K.F.). Springer, Switzerland.
- Browning, H. 2019. The natural behaviour debate: two conceptions of animal welfare. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 1-13.

- Brusini, I., Carneiro, M., Wang, C., Rubin, C-J., Ring, H., Afonso, S., Blanco-Aguiar, J.A., Ferrand, N., Rafati, N., Villafuerte, R., Smedby, O., Damberg, P., Hallböök, F., Fredrikson, M., Andersson, L. 2018. Changes in brain architecture are consistent with altered fear processing in domestic rabbits. *PNAS*, 115, 7380-7385.
- Buijs, S., Tuytens, F.A.M. 2015. Evaluating the effect of semi-group housing of rabbit does on their offspring's fearfulness: can we use the open-field test? *Applied Animal Behaviour Science*, 162, 58-66.
- Burt, V.H. 1943. Territoriality and home range as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24, 346-352.
- Cadudal, F., Azizi, A. 2020. Résultats technico-économiques des élevages cynicoles français. Résultats 2019. *ITAVI*, 1-45.
- Callou, C. 2003. De la garenne au clapier : étude archéozoologique du lapin en Europe occidentale. *Muséum national d'histoire naturelle, Paris*, 358.
- Calvete, C., Estrada, R., Villafuerte, R., Osacar, J.J., Lucientes, J. 2002. Epidemiology of viral haemorrhagic disease and myxomatosis in a free-living population of wild rabbits. *The Veterinary Record*, 150, 776-782.
- Castellini, C., Mugnai, Cecilia, Moscati, L., Mattioli, S., Amato, M.G., Mancinelli, A.C., Dal Bosco, A. 2016. Adaptation to organic rearing system of eight different chicken genotypes: behaviour, welfare and performance. *Italian journal of animal science*, 1, 37-46.
- Ceballos, M.C., Góis, K.C.R., de Lima Carvalhal, M.V., de Oliveira Costa, F., da Costa, M.P. 2016. Environmental enrichment for rabbits reared in cages reduces abnormal behaviors and inactivity. *Ciência Rural*, 6, 1088-1093.
- Cebrían, D., De Miguel, I., Javier, F. 2013. Selected factors influencing the spatial relationship between latrines and burrows in rabbits *Oryctolagus cuniculus* (L.) in a suburban area of Madrid (Spain). *Polish Journal of Ecology*, 4.
- Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales (CNRTL). 2012. Comportement. Consultée le 27 avril 2022 depuis

<https://www.cnrtl.fr/definition/comportement#:~:text=A.&text=Ensemble%20des%20r%C3%A9actions%20observables%20chez,Cf.>

Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales (CNRTL). 2012. Zootechnie. Consultée le 28/04/2022 depuis <https://www.cnrtl.fr/definition/zootechnie>

Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales (CNRTL). 2012. Captivité. Consultée le 28/04/2022 depuis <https://www.cnrtl.fr/definition/captivit%C3%A9#:~:text=f%C3%A9m.-.CAPTIVIT%C3%89%2C%20subst.,p%C3%A9riode%20plus%20ou%20moins%20longue.>

Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales (CNRTL). 2012. Réactivité. Consultée le 28/04/2022 depuis <https://www.cnrtl.fr/definition/r%C3%A9activit%C3%A9>

Centre Technique du Génie Rural des Eaux et des Forêts (CTGREF). 1976. Observations sur les préférences alimentaires du lapin de garenne et les dégâts causés aux plantations forestières. Revue forestière française, 3, 177-184.

Chaloupková, H., Illmann, G., Neuhauserová, K., Tománek, M., Valis, L. 2007. Pre-weaning housing effects on the behaviour and physiological measures of pigs during the suckling and fattening periods. Journal of Animal Science, 85, 1741-1749.

Chambre d'Agriculture des Pays de la Loire. 2008. Temps de travail en cuniculture, Des repères pour optimiser. Consultée le 28/04/2022 depuis https://pays-de-la-loire.chambres-agriculture.fr/fileadmin/user_upload/National/FAL_commun/publications/Pays_de_la_Loire/2009_et_ant/plaquette_08_temps_travail_cuniculture.pdf

Chambres d'Agriculture de Rhône-Alpes. 2015. L'élevage de lapins bio en Rhône-Alpes. https://extranet-ain.chambres-agriculture.fr/fileadmin/user_upload/National/FAL_commun/publications/Auvergne-Rhone-Alpes/AB_Elevage_lapins_bio_2015.pdf

- 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.
- Chapagain, D., Uvnäs-Moberg, K., Lidfors, LM. 2014. Investigating the motivation to play in lambs. *Applied Animal Behaviour Science*, 160, 64-74.
- Chapman, J.L., Reiss, M.J. 1999. *Ecology: Principles and Applications*. Cambridge University Press, 304.
- Chapuis, J.L. 1980. Méthodes d'étude du régime alimentaire du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.) par l'analyse micrographique des fèces. *Revue d'écologie Terre et Vie*, 34, 159-198.
- Charmandari, E., Tsigos, C., Chrousos, G. 2005. Endocrinology of the stress response. *Annual Review of Physiology*, 67, 259-284.
- Chesterton, R.N. Pfeiffer, D.U., Morris, R.S., Tanner, C.M. 1989. Environmental and behavioural factors affecting the prevalence of foot lameness in New-Zealand dairy herds – a case control study. *New Zealand Veterinary Journal*, 37, 135-142.
- Chowdhury, AA., Fraser, GC. 2008. *Coccidia* (*Eimeria* spp.) of domestic rabbits in New South Wales. *Australia Veterinary Journal*, 86, 365-366.
- Claxton, AM. 2011. The potential of the human-animal relationship as an environmental enrichment for the welfare of zoo-housed animals. *Applied Animal Behaviour Science*, 133, 1-10.
- Commission Européenne. 2016. Eurobaromètre spécial 442 : Attitudes des Européens à l'égard du bien-être animal. *Journal officiel de l'Union européenne*, consulté le 20/01/2022 depuis https://data.europa.eu/data/datasets/s2096_84_4_442_eng?locale=fr.
- Commission Européenne, 2020. Règlement d'exécution (UE) 2020/464 de la Commission. *Journal officiel de l'Union européenne*, 1-24.
- Cooke, B.D. 1974. Food and other resources of the wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.). Ph.D. Thesis, University of Adelaide, SA, Australia.

- Coureaud, G., Rödel, H.G., Le Normand, B., Fortun-Lamothe, L., Bignon, L. 2015. Habitat et comportement. Le lapin de la biologie à l'élevage (ed. Gidenne, T.). QUAE, Versailles, France, 107-136.
- Coutelet, G. 2010. Résultats technico-économiques des éleveurs de lapins de chair en France en 2010. Proceedings of the 14^{èmes} Journées de la Recherche cunicole, 22-23 Novembre 2011, Le Mans, France.
- Cowan, D.P., Bell, D.J. 1986. Leporid social behaviour and social organization. *Mammal Rev.*, 16, 169-179.
- Dawkins, M.S. 1983. La souffrance animale. Éditions du Point Vétérinaire, Maisons-Alfort, 152 p.
- Dawkins, MS. 2003. Behaviour as a tool in the assessment of animal welfare. *Zoology*, 106, 383-387.
- Dawkins, MS. 2004. Using behaviour to assess animal welfare. *Animal Welfare*, 13, S3-7.
- De Graauw, J.G., van Hof, M.W. 1980. Frontal myopia in the rabbit. *Behavioural Brain Research*, 339-341
- Dekker, JJA., Broekhuijse, MLWJ., De Boer, WF., Van Langevelde, F., Van Wieren, SE., Prins, HHT. 2007. Grazing gradients around refuges of small herbivores are caused by spatial variation in vigilance. Wageningen University, 19-32.
- Delanoue, E., Dockès, A-C., Chouteau, A., Roguet, C., Philibert, A. 2018. Regards croisés entre éleveurs et citoyens français : vision des citoyens sur l'élevage et point de vue des éleveurs sur leur perception par la société. *INRA Productions Animales*, 31, 51-68.
- Diaz-Lundahl, S., Hellestveit, S., Stubsoen, S.M., Phythian, C.J., Oppermann Moe, R., Muri, K. 2019. Intra-and inter-observer reliability of qualitative behaviour assessments of housed sheep in Norway. *Animals*, 9, 1-14.
- DiVincenti, L., Rehrig, A.N. 2016 The social nature of European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*, 55, 729-736.

- Dixon, L.M., Hardiman, J.R., Cooper, J.J. 2010. The effects of spatial restriction on the behavior of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Veterinary Behavior*, 5, 302-308.
- Domingues, JP., Bonaudo, T., Gabrielle, B., Perrot, C., Trégaro, Y., Tichit, M. 2019. Les effets du processus d'intensification de l'élevage dans les territoires. *INRA Productions Animales*, 32, 159-170.
- Dorożyńska, K., Maj, D. 2020. Rabbits – their domestication and molecular genetics of hair coat development and quality. *Animal Genetics*, 52, 10-20.
- Dourmad, J.-Y., Canario, L., Gilbert, H., Merlot, E., Quesnel, H., Prunier, A. 2010. Évolution des performances et de la robustesse des animaux en élevage porcin. *INRA Productions Animales*, 23, 53-64.
- Drescher, B., Loeffler, K. 1991. The effects of different housing systems on the structure of long bones in chinchilla and New-Zealand white rabbits. *Tieraerzl. Umsch.*, 46, 736-741.
- Drescher, B. 1992. Housing of rabbits with respect to animal welfare. *Journal of Applied Rabbit Research*, 15, 678-678.
- Duncan, I.J.H. 1970. Frustration in the fowl. In *Aspects of poultry behaviour* (ed. Freeman, B.M., Gordon, R.F). *British Poultry Science*, Edinburgh, 15-31.
- Duncan, I.J.H., Fraser, D. 1997. Understanding animal welfare. In *Animal Welfare* (ed. Appleby, M.C., Olsson, I.A.S, Galindo, F.). Wallingford, CABI, 19-24.
- Duprat, A., Goby, J.P., Roinsard, A., Van der Horst, F., Le stum, J., Legendre, H., Descombes, M., Theau, J.P., Martin, G., Gidenne, T. 2016. Pasture finishing of organic rabbit: grass intake and growth – first results. *Proceedings of the 11th World Rabbit Congress*, 15-18 June 2016, Quigdao, China, 931-34.
- Eck, S. 2017. Rapport sur des normes minimales relatives à la protection des lapins d'élevage. Consultée le 26 novembre 2020 depuis https://www.europarl.europa.eu/doceo/document/A-8-2017-0011_FR.html/.
- Elligsen, K., Coleman, G.J., Lund, V., Mejdell, C.M. 2014. Using qualitative behaviour assessment to explore the link between stockperson behaviour and dairy calf behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 153, 10-17.

- Ernst, K., Tuchscherer, M., Kanitz, E., Puppe, B., Manteuffel, G. 2006. Effects of attention and rewarded activity on immune parameters and wound healing in pigs. *Physiology and Behavior*, 89, 448-456.
- Estep, D.Q., Hetts, S. 1992. Interactions, relationships, and bonds: the conceptual basis for scientist-animal relations. In: *The inevitable Bond: Examining Scientist-Animal Interactions* (ed. Davis, H., Balfour, A.D.). Cambridge University Press, Cambridge, 6-26.
- Famiglietti, E.V., Sharpe, S.J. 1995. Regional topography of rod and immunocytochemically characterized “blue” and “green” cone photoreceptors in rabbit retina. *Visual Neuroscience*, 23, 1151-1175.
- Fanatico, A.C., Mench, J.A., Archer, G.S., Liang, Y., Brewer Gunsaulis, V.B., Owens, C.M., Donoghue, A.M. 2016. Effect of outdoor structure enrichments on the performance, use of range area, and behavior of organic meat chickens. *Poultry Science*, 95, 1980-1988. <https://doi.org/10.3382/ps/pew196>
- Farrow, E.P. 1917. On the ecology of the vegetation of Breckland: III. General effects of rabbits on the vegetation. *Journal of Ecology*, 5, 1-18.
- Ferreira, V.H., Peuteman, B., Lormant, F., Valençon, M., Germain, K., Brachet, M., Leterrier, C., Lansade, L., Calandreau, L., Guesdon, V. 2019. Relationship between ranging behavior and spatial memory of free-range chickens. *Behavioural Processes*, 166, 103888. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.103888>.
- Ferrián, S., Guerrero, I., Blas, E., García-Diego, F.J., Viana, D., Pascual J.J., Corpa, J.M. 2012. How selection for reproduction or foundation for longevity could have affected blood lymphocyte populations of rabbit does under conventional and heat stress conditions. *Veterinary Immunology and Immunopathology*, 150, 53-60.
- Fetiveau, M., Savietto, D., Gidenne, T., Pujol, S., Aymard, P., Fortun-Lamothe, L. 2021. Effect of access to outdoor grazing and stocking density on space and pasture use, behaviour, reactivity, and growth traits of weaned rabbits. *Animal*, 15, 1-11.

- Fetiveau, M., Savietto, D., Bannelier, C., Fillon, V., Despeyroux, M., Pujol, S., Fortun-Lamothe, L. 2023. Effect of outdoor grazing-area size and genotype on space and pasture use, behaviour, health and growth traits of weaned rabbits. *Animal Open Space*, accepted.
- Fetiveau, M., Savietto, D., Fillon, V., Bannelier, C., Pujol, S., Fortun-Lamothe, L. 2023. Effect of outdoor grazing-area access time and enrichment on space and pasture use, behaviour, health and growth traits of weaned rabbits. *Animal*, accepted.
- Folkedal, O., Stien, LH., Torgersen, T., Oppedal, F., Olsen, RE., Fosseidengen, JE., Braithwaite, VA., Kristiansen, TS. 2012. Food anticipatory behaviour as an indicator of stress response and recovery in Atlantic salmon post-smolt after exposure to acute temperature fluctuation. *Physiology and Behavior*, 105, 250-256.
- Forkman, B., Boissy, A., Meunier-Salaün, M.-C., Canali, E., Jones, R.B. 2007. *Physiology & Behavior*, 92, 340-374.
- Fortun-Lamothe, L., Collin, A., Comes, S., Ferchaud, S., Germain, K., Guilloteau, L., Gunia, M., Lefloc'h, N., Manoli, C., Montagne, L., Savietto, D. 2023. Principes, cadre d'analyse et leviers d'action à l'échelle de l'élevage pour une gestion intégrée de la santé chez les animaux monogastriques. INRAE Productions Animales, (sous presse).
- Fox, M.W. 1968. The influence of domestication upon behaviour of animals. In *Abnormal Behavior in Animals* (ed. Fox, M.W.). Saunders, W.B., Philadelphia, 64-76.
- FranceAgriMer, 2021. Observatoire de la formation des prix et des marges des produits alimentaires.
https://www.franceagrimer.fr/content/download/66895/document/2021_06_15_Rapport_OFPM_2021.pdf
- Fraser, D., Fraser, A.F., Ritchie, J.S.D. 1975. The term « stress » in a veterinary context. *British Veterinary Journal*, 131, 653-662.
- Fraser, D. 1995. Science, values and animal welfare: exploring the inextricable connection. *Animal Welfare*, 4, 103-117.
- Fraser, D., Weary, D.M., Pajor, E.A., Milligan, B.N. 1997. A scientific conception of animal welfare that reflects ethical concerns. *Animal Welfare*, 6, 187-205.

- Fraser, D. 2008. Understanding animal welfare. *Acta Veterinaria Scandinavica*, 50, 1-7.
- Fureix, C., Meagher, R.K. 2015. What can inactivity (in its various forms) reveal about affective states in non-human animals? A review. *Applied Animal Behaviour Science*, 171, 8-24.
- Gardner, R.A., Gardner, B.T. 1969. Teaching sign language to a chimpanzee: a standardized system of gestures provides a means of two-way communication with a chimpanzee. *Science*, 165, 664-672.
- Garreau, H., Theau-Clément, M., Gidenne, T. 2015. Anatomie, taxonomie, origine, évolution et domestication. In *Le lapin de la biologie à l'élevage* (ed. Gidenne, T.). QUAE, Versailles, France, 389-426.
- Garreau, H., Fournier, E., Allain, D., Gunia, M. 2015. Génétique et sélection. In *Le lapin de la biologie à l'élevage* (ed. Gidenne, T.). QUAE, Versailles, France, 17-54.
- Garreau, H., Balmisse, E., Ruesche, J., Hurtaud, J., Maupin, M., Canario, L., David, I. 2015. Relation entre les critères de sélection de la lignée INRA 1777 et la survie des lapereaux. 16^{èmes} journées de la recherche cynicole, 24-25 novembre 2015, Le Mans, France.
- Garreau, H., Gunia, M. 2018. La génomique du lapin : avancées, applications et perspectives. *INRA Productions Animales*, 31, 1, 13-22.
- Gibbons, L.M., Jacobs, D.E., Fox, M.T., Hansen, J., 2005. McMaster egg counting technique. Retrieved on 6 January 2023 from <https://www.rvc.ac.uk/review/parasitology/EggCount/Step1.htm>
- Gidenne, T. 2018. Diversité des filières cynicoles. *Innovations Agronomiques*, 217-225.
- Gidenne, T., Combes, S., Feugier, A., Jehl, N., Arveux, P., Boisot, P., Briens, C., Corrent, E., Fortune, H., Montessuy, S., Verdelhan, S. 2009. Feed restriction strategy in the growing rabbit. 2. Impact on digestive health, growth and carcass characteristics. *Animal*, 509-515.
- Gidenne, T, Lebas, F. 1987. Estimation quantitative de la caecotrophie chez le lapin en croissance : variations en fonctions de l'âge. *Annales de zootechnie*, 36, 225-235.
- Gidenne, T., Lebas, F., Fortun-Lamothe, L. 2020. Feeding behaviour of rabbits. *Nutrition of the rabbit*, 3, 254-274.

- Gidenne, T., Lebas, F., Savietto, D., Dorchies, P., Duperray, J., Davoust, C., Fortun-Lamothe, L. 2015. Nutrition et alimentation. In *Le lapin de la biologie à l'élevage* (ed. Gidenne, T.). QUAE, Versailles, France, 137-182.
- Gidenne, T., Savietto, D., Fortun-Lamothe, L., Huang, Y. 2022. Cuniculture au pâturage et sous certification agriculture biologique en France : fonctionnement des systèmes, performances et réglementation. *INRAE Productions Animales*, 3, 201-216.
- Gomant, F., Beddiar, A. 2018. Étude sur l'image de la viande de lapin et de la filière cunicole en 2018. *Cuniculture Magazine*, 45, 27-30.
- Gomezde-la-Torre Clavel, M.G., Youngblood, M., Lahti, D. 2020. Relationship between personality and cognitive traits in domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Cold Spring Harbor Laboratory, <https://doi.org/10.1101/2020.10.12.336024>
- González-Redondo, P., Finzi, A., Negretti, P., Micci, M. 2008. Incidence of coccidiosis in different rabbit keeping systems. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 60, 1267-1270.
- Grandin, T., Deesing, M.J. 2022. Genetics and animal welfare. In *Genetics and the behavior of domestic animals (Third Edition)* (ed. Grandin, T.). Colorado State University, USA, 507-548.
- Grosso, L., Battini, M., Wemelsfelder, F., Barbieri, S., Minero, M., Dalla Costa, E., Mattiello, S. 2016. On-farm qualitative behaviour assessment of dairy goats in different housing conditions. *Applied Animal Behaviour Science*, 180, 51-57.
- Gunia, M., Garreau, H. 2015. Génétique et résistance aux maladies des lapins. In 16^{èmes} Journées de la Recherche Cunicole, novembre 2015, Le Mans, France, 1-10.
- Gunia, M., Ruesche, J., Aymard, P., Gillet, E., Herbert, C., Helies, V., Maupin, M., Savietto, D., Warin, L., Gilbert, H., Garreau, H. 2023. Une expérience de sélection pour la résistance non-spécifique aux maladies. In Journées de la Recherche Cunicole, in prep.
- Gunn, D., Morton, D.B. 1995. Inventory of the behaviour of New-Zealand White rabbits in laboratory cages. *Applied Animal Behaviour Science*, 45, 277-292.

- Gunnarsson, S. 2006. The conceptualisation of health and disease in veterinary medicine. *Acta Veterinaria Scandinavica*, 48, 1-6.
- Hall, G. 1994. Pavlovian conditioning. Laws of association. In *Animal Learning and Cognition* (ed. Mackintosh, N.J.). Academic Press, San Diego, USA.
- Hansen, L.T., Berthelsen, H. 2000. The effects of environmental enrichment on the behaviour of caged rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Applied animal behaviour science*, 68, 163-178.
- Hediger, H. 1965. *Mensch und Tiers im Zoo*. Albert-Müller Verlag, Rüschlikon-Zürich Switzerland.
- Heimbürge, S., Kanitz, E., Otten, W. 2019. The use of hair cortisol for the assessment of stress in animals. *General and comparative endocrinology*, 270, 10-17.
- Held, S.D.E., Špinko, M. 2011. Animal play and animal welfare. *Animal Behaviour*, 81, 891-899.
- Hemsworth, P.H., Coleman, G.J. 2011. The Stockperson and the Productivity and Welfare of Intensively farmed Animals. In *Human-Livestock Interactions* (ed. Hemsworth, P.H., Coleman, G.J.). CAB International, Wallingford, UK.
- Hemsworth, P.H., Sherwen, S.L., Coleman, G.J. 2018. Human Contact. In *Animal Welfare* (ed. Appleby, M.C., Hugues, B.O.). CAB International, Wallingford, UK, 294-314.
- Henneb, M., Aissi, M. 2013. Étude cinétique de l'excrétion oocystale chez la lapine et sa descendance et identification des différentes espèces de coccidies. *Proceedings of 15^{ème} Journée de la Recherche Cunicole, France*, 221-224.
- Hocking, P.M., Bain, M., Channing, C.E., Fleming, R., Wilson, S. 2003. Genetic variation of egg production, egg quality and bone strength in selected and traditional breeds of laying fowl. *British Poultry Science*, 44, 365-373.
- Hogan, J.A., Kleist, S., Hutchings, C.S. 1970. Display and food as reinforcers in the Siamese fighting fish (*Betta splendens*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 70, 351-357.
- Hohenboken, W.D., Nellhaus, G. 1970. Inheritance of audiogenic seizures in the rabbit. *Journal of Heredity*, 61, 107-112.

- Hughes, B.O. 1980. The assessment of behavioural needs. In *The laying hen and its environment*, Springer, Dordrecht, 149-166.
- Hugues, B.O., Duncan, I.J.H. 1988. The notion of ethological 'need', models of motivation and animal welfare. *Animal Behaviour*, 36, 1696-1707.
- Hugues, B.O., Duncan, I.J.H., Brown, M.F. 1989. The performance of nest building by domestic hens: is it more important than the construction of a nest? *Animal Behaviour*, 37, 210-214.
- ITAVI. 2017. Structure et organisation des filières cynicoles en Europe. Analyse comparée des filières espagnole, italienne, hongroise, belge et néerlandaise. Consultée le 28/04/2022 depuis https://www.franceagrimer.fr/fam/content/download/54250/document/Fili%C3%A8re_cynicoles_UE_VF.pdf?version=6#:~:text=Les%20fili%C3%A8res%20cynicoles%20dans%20les,dans%20la%20plupart%20des%20pays.
- ITAVI. 2020. Consultée le 28/04/2022 depuis <https://www.itavi.asso.fr/filieres-lapins>
- Jaksic, F.M., Soriguer, R.C. 1981. Predation upon the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Mediterranean habitats of Chile and Spain: a comparative analysis. *Journal of Animal Ecology*, 50, 269-281.
- Jarvis, S., Ellis, M.A., Tumbull, J.F., Rey Planellas, S., Wemelsfelder, F. 2021. Qualitative behavioural assessment in juvenile farmed Atlantic Salmon (*Salmo salar*): potential for on-farm welfare assessment. *Frontiers in Veterinary Science*, 8, 1-12.
- Jensen, P., Toates, F.M. 1993. Who needs 'behavioural needs'? Motivational aspects of the needs of animals. *Applied Animal Behaviour Science*, 37, 161-181.
- Jensen, M.B., Pedersen, L.J., Ladewig, J. 2004. The use of demand functions to assess behavioural priorities in farm animals. *Animal Welfare*, 13, S27-32.
- Jilge, B. 1974. Soft faeces excretion and passage time in the laboratory rabbit. *Laboratory Animals*, 8, 337 – 346.
- Jones, RB. 1993. Reduction of the domestic chick's fear of human beings by regular handling and related treatments. *Animal Behaviour*, 46, 991-998.

- Jones, R.B. 1996. Fear and adaptability in poultry: insights, implications and imperatives. *World Poultry of Science*, 52, 131-174.
- Jones, R.B. 1997. Fear and distress. In *Animal Welfare* (ed. Appleby, M.C., Hugues, B.O.). CAB International, Wallingford, UK, 75-87.
- Joshi, N., Herdt, T.H. 2006. Advances in transition cow biology: new frontiers in production diseases. In *Production diseases in farm animals: 12th International Conference* (ed. Joshi et Herdt), Wageningen Academic Publishers, Wageningen.
- JOUE, 2018. Règlement (UE) 2018/848 du parlement européen et du conseil du 30 mai 2018, relatif à la production biologique et à l'étiquetage des produits biologiques, et abrogeant le règlement (CE) n° 834/2007 du conseil.
- Kang, S., Da-hye, KIM., Lee, S., Lee, T., Kyung-woo, L., Hing-hee, C., Moon, B., Ayasan, T., Choi, YH. 2020. An acute, rather than progressive, increase in temperature-humidity index has severe effects on mortality in laying hens. *Frontiers*, 7, 1-8.
- Keeling, L.J. 1995. Spacing behaviour and an ethological approach to assessing optimal space allocations for laying hens. *Applied Animal Behaviour Science*, 44, 171-186.
- Keeling, L.J., Jensen, P. 2017. Abnormal behaviour, stress and welfare. In *The ethology of domestic animals: an introductory text* (ed. Jensen, P.). CAB International, Wallingford, UK, 119-134.
- Keeling, L.J., Rushen, J., Duncan, J.H. 2018. Understanding Animal Welfare. In *Animal Welfare* (ed. Appleby, M.C., Olsson, I.A.S., Galindo, F.), CAB International, Wallingford, UK, 16-35.
- Kendler, K.S., Greenspan, R.J. 2006. The nature of genetic influences on behavior: lessons from “simpler” organisms. *Animal Journal of Psychiatry*, 163, 1683-1694.
- Kontsiotis, V. J., Bakaloudis D. E., Merou, T., Xofis, P. 2015. Trophic ecology of the European wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* on the Mediterranean island of Lemnos, Greece. *Ecological Research* 30, 683-691.
- Kowalska, D., Bielanski, P., Nosal, P., Kowal, J. 2012. Natural alternatives to coccidiostats in rabbit nutrition. *Ann. Anim. Sci*, 12, 561-574.

- Kruska, D. 1988. Effects of domestication on brain structure and behaviour in mammals. *Human Evolution*, 3, 473-485.
- Kuijper, D.P.J, van Wieren, S.E., Bakker, J.P. 2004. Digestive strategies in two sympatrically occurring lagomorphs. *Journal of Zoology*, 264, 171-178.
- Lafontaine, M.P., Lippé, S. 2011. Le cortex préfrontal et le processus d'apprentissage : caractérisation d'un rôle critique. *Revue de Neuropsychologie*, 3, 267-271.
- Lairez, J., Feschet, P., Aubin, J., Bockstaller, C., Bouvarel, I. 2016. Agriculture et développement durable : Guide pour l'évaluation multicritère. Educagri éditions.
- Landais, E. 1987. Recherches sur les systèmes d'élevage. Document de travail, INRA SAD, Versailles, France, 70 p.
- Landecker, H. 2019. Antimicrobials before antibiotics: war, peace, and disinfectants. *Palgrave Communications*, 45, 1-11.
- Langbein, J., Nurnberg, G., Manteuffel, G. 2004. Visual discrimination learning in dwarf goats and associated changes in heart rate and heart rate variability. *Physiology and Behavior*, 82, 601-609.
- Latham, N., Mason, G. 2010. Frustration and perseveration in stereotypic captive animals: is a taste of enrichment worse than none at all? *Behavioural Brain Research*, 211, 96-104.
- Lebas, F., Lebreton, L., Martin, T. 2002. Lapins bio sur prairie : des résultats chiffrés. *Cuniculture*, 164, 74-80.
- Lebas, F. 2009. Quelques comportements du lapin et leurs conséquences sur les méthodes d'élevage. Consultée le 27 avril 2022 depuis <http://www.cuniculture.info/Docs/Elevage/Profess-02-Comportement.htm>
- Lebas, F. 2009. Maîtrise des conditions d'ambiance en élevage cunicole. Consultée le 9 mai 2022 depuis <http://cuniculture.info/Docs/Documentation/Publi-Lebas/2000-2009/2009-Lebas-Tuinis-Maitrise-Ambiance.pdf>
- Leblatier, L., Menini, F.X., Bourdillon, A., Salaün, J.M., Le Floch, A., Perdriau, A. 2017. Effet d'un logement collectif en parc sur les performances zootechniques du lapin en

- engraissement en conditions d'élevage commercial. Proceedings of the 17èmes Journées de la recherche cunicole, 21-22 novembre 2017, Le Mans, France.
- Le Flo'h, N., Boudon, A., Montagne, L., Gilbert, H., Gondret, F., Lebret, B., Lefaucheur, L., Louveau, I., Merlot, E., Père, M-C., Meunier-Salaün, M-C., Prunier, A., Quesnel, H. 2021. Santé et bien-être de la truie gestante et du porc en croissance. INRAE Productions Animales, 34, 211-226.
- Legendre, H., Goby, J.P., Le Stum, J., Martin, G., Gidenne, T. 2017. Quelle est la quantité d'herbe ingérée par un lapin 'AB' pâturant de la fétuque et du sainfoin ? In : 17èmes Journées de la recherche cunicole, novembre 2017, 193-196.
- Legendre, H., Goby, J.P., Le Stum, J., Hoste, H., Cabaret, J., Gidenne, T. 2019. Parasitisme gastro-intestinal du lapin au pâturage en fonction de l'âge, de la saison et du type de pâturage : Nématodes. 18èmes Journées de la recherche cunicole, 27-28 mai 2019, Nantes, France.
- Legendre, H., Goby, J.P., Le Stum, J., Hoste, H., Cabaret, J., Gidenne, T. 2019. Parasitisme gastro-intestinal du lapin au pâturage en fonction de l'âge, de la saison et du type de pâturage : Coccidies. 18èmes Journées de la recherche cunicole, 27-28 mai 2019, Nantes, France.
- Legendre, H., Goby, J., Le Stum, J., Hoste, H., Cabaret, J., Gidenne, T. 2021. Organic rabbit farming: should we be afraid of gastro-intestinal parasites? Proceedings of the 12th World Rabbit Congress, 2021, Nantes, France.
- Lehmann, M., 1987. Interference of a restricted environment – as found in battery cages – with normal behaviour of young fattening rabbits. In Rabbit Production Systems Including Welfare: a seminar in the community programme for the coordination of agricultural research (ed.Auxilia, T.). Commission of the European Communities, 257-268.
- Lehmann, M. 1991. Social behaviour in young domestic rabbits under semi-natural conditions. Applied Animal Behaviour Science, 32, 269-292.

- Le Normand, B., Boucher, S., Marlier, D., Le Gall-Reculé, G., Marchandeu, S., Decors, A., Ferté, H., Dilé, B., Bertagnoli, S. 2015. Santé et prévention des maladies. In *Le lapin de la biologie à l'élevage* (ed. Gidenne, T.). QUAE, Versailles, France, 183-226.
- Leslie, TK., Dalton, L., Phillips, CJC. 2004. Preference of domestic rabbits for grass or coarse mix feeds. *Animal Welfare*, 13, 57-62.
- Levine, S., Haltmeyer, G.C., Karas, G.G., Denenberg, V.H. 1967. Physiological and behavioural effects of infantile stimulation. *Physiology and behavior*, 2, 55-59.
- Licois, D. 2004. Domestic rabbit enteropathies. *Proceedings of the 8th World Rabbit Congress*, 7-10 September 2004, Puebla, Mexico, 385-403.
- Licois, D., Coudert, P., Marlier, D. 2006. Epizootic rabbit enteropathy. In *Recent advances in rabbit sciences* (ed. Maertens, L., Coudert, P.). ILVO, Melle, Belgique, 163-170.
- Licois, D., Marlier, D. 2008. Pathologies infectieuses du lapin en élevage rationnel. *INRA Productions Animales*, 21, 257-268.
- Litwińczuk, Z., Król, J., Brodziak, A. 2015. Factors determining the susceptibility of cows to mastitis and losses incurred by producers due to the disease – a review. *Annals of Animal Science*, 15, 819-831.
- Lombardi, L., Fernández, N., Moreno, S., Villafuerte, R. 2003. Habitat-related differences in rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) abundance, distribution, and activity. *Journal of Mammalogy*, 84, 26-36.
- Lombardi, L., Fernández, N., Moreno, S. 2007. Habitat use and spatial behaviour in the European rabbit in three Mediterranean environments. *Basic and Applied Ecology*, 8, 453-463.
- Loughry, W.J. 1993. Mechanisms of change in the ontogeny of black-tailed Prairie Dog time budgets. *Ethology*, 95, 54-64.
- Marai, I.F.M., Ayyat, M.S., Abd El-Monem, U.M. 2001. Growth performance and reproductive traits at first parity of New Zealand white female rabbits as affected by heat stress and its alleviation under Egyptian Conditions. *Tropical Animal Health and Production*, 33, 451-462.

- Marlier, D., Dewrée, R., Delleur, V., Licois, D., Lassence, C., Poulipoulis, A., Vindevogel, H. 2003. Description des principales étiologies des maladies digestives chez le lapin européen (*Oryctolagus cuniculus*). *Ann. Méd. Vét.*, 147, 385-392.
- Martin, J.E. 2002. Early life experiences: activity levels and abnormal behaviours in resocialised chimpanzees. *Animal Welfare*, 11, 419-436.
- Martin, P., Bateson, P. 2007. Recording methods. In *Measuring Behaviour – An Introductory Guide* (ed. Martin, P., Bateson, P.). Cambridge, UK, 48-61.
- Martin, G.R., Twigg, L.E., Zampichelli, L. 2007. Seasonal changes in the diet of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) from three different Mediterranean habitats in south-western Australia. *Wildlife Research*, 34, 25-42.
- Martin, G., Duprat, A., Goby, J.P., Theau, J.P., Roinsard, A., Descombes, M., Legendre, H., Gidenne, T. 2016. Herbage intake regulation and growth of rabbits raised on grasslands: back to basins and looking forward. *Animal*, 1609-1618.
- Martins, H., Milne, J.A., Rego, F. 2002. Seasonal and spatial variation in the diet of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) in Portugal. *Journal of zoology*, 258, 395-404.
- Martrenchar, A., Boilletot, E., Cotte, J-P., Morisse, J-P. 2000. Wire-floor pens as an alternative to metallic cages in fattening rabbits: influence on some welfare traits. *Animal Welfare*, 2001, 153-161.
- Mason, G., McFarland, D., Garner, J. 1998. A demanding task: using economic techniques to assess animal priorities. *Animal Behaviour*, 55, 1071-1075.
- Massé, A. 2011. Comportement d’approvisionnement et sélection de l’habitat d’un grand herbivore à haute densité et en absence de prédation. Le cerf de Virginie à l’île d’Anticosti. Thèse, Université Laval, Canada.
- Masthoff, T., Hoy, S. 2019. Investigations on the influence of floor design on dirtiness and foot pad lesions in growing rabbits. *Animals*, 9, 354, 1-9.
- Mayer, J. 2007. Use of behavior analysis to recognize pain in small mammals. *Lab Anim*, 36, 43-48.

- McPhee, M.E., Carlstead, K. 1996. The importance of maintaining natural behaviors in captive mammals. *Wild mammals in captivity: Principles and techniques for zoo management*, 2, 303-313.
- Meehan, C.L., Mench, J.A. 2007. The challenge of challenge: can problem solving opportunities enhance animal welfare? *Applied Animal Behaviour Science*, 102, 246-261.
- Meijsser, F.M., Kersten, A.M.P., Wiepkema, P.R., Metz, J.H.M. 1989. An analysis of the open-field performance of subadult rabbits. *Applied Animal Behaviour Science*, 24, 147-155.
- Mellor, D.J., Beausoleil, N.J. 2015. Extending the 'Five domains' model for animal welfare assessment to incorporate positive welfare states. *Animal Welfare*, 24, 239-251.
- Mendl, M., Burman, OHP., Paul, ES. 2010. An integrative and functional framework for the study of animal emotion and mood. *Proceedings of the Royal Society*, 277, 2895-2904.
- Metz, J.H.M. 1987. Behavioural problems of rabbits in cages. In *Rabbit Production Systems Including Welfare* (ed. Auxilia, T.), Brussels, 221-230.
- Miller, D.B. 1977. Social displays of mallard ducks (*Anas platyrhynchos*): Effects of domestication. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 91, 221-232.
- Mills, D.S., Marchant-Forde, J.N., McGreevy, P.D., Morton, D.B., Nicol, C.J., Phillips, C.J.C., Sandoe, P., Swaisgood, R.R. 2010. Behavioral Need. In *The Encyclopedia of Applied Animal Behaviour & Welfare* (ed. Mills, D.S.), Cabi, Wallingford, 51-53.
- Moberg, G.P. 2000. Biological response to stress: implications for animal welfare. In *The biology of animal stress: basic principles and implications for animal welfare* (ed. Moberg, G.P and Mench, J.A.). CAB International, Wallingford, UK, 1-21.
- Monclús, R., Miguel, F.J. 2003. Distribución espacial de las latrinas de conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en el monte de valdelatas (Madrid). *Galemys*, 15, 157-165.
- Moreno, S., Villafuerte, R., Delibes, M. 1996. Cover is safe during the day but dangerous at night: the use of vegetation by European wild rabbits. *Canada Journal of Zoology*, 74, 1656-1660.
- Morisse, J.P. 1988. Le syndrome septicémie hémorragique chez le lapin : premières observations en France. *Le point Vétérinaire*, 20, 79-83.

- Morisse, J.P., Maurice, R. 1997. Influence of stocking density or group size on behaviour of fattening rabbits kept under intensive conditions. *Applied Animal Behaviour Science*, 54, 351-357.
- Mormède, P., Andanson, S., Aupérin, B., Beerda, B., Guémené, D., Malmkvist, J., Manteca, X., Manteuffel, G., Prunet, P., van Reenen, C.G., Richard, S., Veissier, I. 2007. Exploration of the hypothalamic-pituitary-adrenal function as a tool to evaluate animal welfare. *Physiology & Behavior*, 92, 317-339.
- Morton, D.B., Jennings, M., Batchelor, G.R., Bell, D., Birke, L., Davies, K., Eveleigh, J.R., Gunn, D., Heath, M., Howard, B., Koder, P., Phillips, J., Poole, T., Sainsbury, A.W., Sales, G.D., Smith, D.J.A., Stauffacher, M., Turner, R.J. 1993. Refinements in rabbit husbandry. *Laboratory animals*, 27, 301-329.
- Mounier, L. 2021. Les définitions du bien-être animal. In *Le bien-être des animaux d'élevage. Comprendre le bien-être animal* (ed. Mounier, L.). QUAE, Versailles, France, 47-58.
- Mounier, L. 2021. Les attentes sociétales contemporaines en matière de bien-être animal. In *Le bien-être des animaux d'élevage. Comprendre le bien-être animal* (ed. Mounier, L.). QUAE, Versailles, France, 7-14.
- Mugnai, C., Dal Bosco, A., Cardinali, R., Rebollar, P.G., Moscati, L., Castellini, C. 2014. Effect of pasture availability and genotype on welfare, immune function, performance and meat characteristics of growing rabbits. *World Rabbit Science*, 22, 29-39.
- Myers, K. Poole, W.E. 1959. A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in confined populations. *CSIRO Wildlife Research*, 4, 14-27.
- Myers, K., Poole, W.E. 1961. A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in confined populations. II. The effects of season and population increase in behaviour. *CSIRO Wildlife Research*, 6, 1-41.
- Mykutowycz, R., Rowley, I. 1958. Continuous observations of the activity of the wild rabbit, *Oryctolagus Cuniculus* (L.), during 24-hour periods. *CSIRO Wildlife Research*, 1, 26-31.

- Mykytowycz, R. 1962. Epidemiology of coccidiosis (*Eimeria* spp.) in an experimental population of the Australian wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *Parasitology*, 52, 375-395.
- Mykytowycz, R. 1968. Territorial marking by rabbits. *Scientific American*, 218, 5, 116-129.
- Naturil-Alfonso, C., Lavara, R., Millán, P., Rebollar, P.G., Vicente, J.S., Marco-Jiménez, F. 2016. Study of failures in a rabbit line selected for growth rate. *World Rabbit Science*, 24, 47-53.
- Newberry, R.C. 1995. Environmental enrichment: Increasing the biological relevance of captive environments. *Applied Animal Behaviour Science*, 44, 229-243.
- Ogolla, K.O., Chebet, J., Gathumbi, P.K. 2017. Farmer practices that influence risk factors, prevalence and control strategies of rabbit coccidiosis in Central Kenya. *Livestock Research for Rural Development*, p.29.
- Oladimeji, A.M., Johnson, T.G., Metwally, K., Farghly, M., Mahrose, K.M. 2022. Environmental heat stress in rabbits: implications and ameliorations. *International Journal of Biometeorology*, 66, 1-11.
- Organisation Mondiale de la Santé. 1946. Constitution de l'Organisation Mondiale de la Santé. Consultée le 29/04/2022 depuis <https://apps.who.int/gb/bd/PDF/bd47/FR/constitution-fr.pdf?ua=1>
- Ouyed, A., Lebas, F., Lefrançois, M., Rivest, J. Performances de croissance de lapins de races pures et croisés en élevage assaini au Québec. *Cuniculture.info*, 1-4.
- Pakandl, M. 2009. Coccidia of rabbit: a review. *Folia Parasitologica*, 56, 153-166.
- Pavez, E.F., Gonzáles, C.A., Jiménez, J.E. 1992. Diet shifts of black-chested eagles (*Geranoaetus melanoleucus*) from native prey to European rabbits in Chile. *Journal of Raptor Research*, 26, 27-32.
- Pavlú, V., Hejcman, M., Pavlú, L., Gaisler, J., Nezerkova, P. 2006. Effect of continuous grazing on forage quality, quantity and animal performance. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 113, 349-355.

- Pearce, G.P., Paterson, A.M. 1993. The effect of space restriction and provision of toys during rearing on the behaviour, productivity and physiology of male pigs. *Applied Animal Behaviour Science*, 36, 11-28.
- Peeters, J.E., Pohl, P., Charlier, G., Geeroms, R., Glorieux, B. 1984. Infectious agents associated with diarrhoea in commercial rabbits: a field study. *Annales de Recherches Vétérinaires, INRA*, 15, 335-340.
- Pellis, S., Pellis, V. 2009. *The playful brain. Venturing to the limits of Neuroscience*. Oneworld Publications, Oxford.
- Peters, SM., Bleijenberg, EH., van Dierendonck, MC., van der Harst, JE., Spruijt, BM. 2012. Characterization of anticipatory behaviour in domesticated horses *Equus caballus*. *Applied Animal Behaviour Science*, 138, 60-69.
- Petit, O. 2019. Les méthodes d'étude du comportement animal. In *Éthologie animale une approche biologique du comportement* (ed. Darmaillacq, A.-S., Lévy, F.). De Boeck Supérieur, Louvain-la-Neuve, Belgique, 27-44.
- Pilarczyk, B., Tomza-Marciniak, A., Pilarczyk, R., Janus, E., Stanek, P., Seremak, B., Sablik, P. 2020. The effect of the sex, age, and breed of farmed rabbits and the choice of management system on the extensity and intensity of *Eimeria* infection. *Veterinary World*, 1654-1660.
- Pinheiro, V., Mourao, J.L., Monteiro, D., Silva, S. 2012. Growth performances and behavior of growing rabbits housed on cages, closed parks or open-air system. *Proceedings 10th World Rabbit Congress*, 3-6 September 2012, Egypt, 1097-1100.
- Pittard, E., Reverdin, L. 1921. A propos de la domestication des animaux pendant la période néolithique. *Archives suisses d'anthropologie générale*, 4, 259-271.
- Plagnet, A.S., Fillon, V., Bannelier, C., Savietto, S. 2023. Estimation of grass biomass consumed by rabbits housed in movable paddocks. *World Rabbit Science*, accepted.
- Podberscek, A.L., Blackshaw, J.K., Beattie, A.W. 1991. The behaviour of group penned and individually caged laboratory rabbits. *Applied Animal Behaviour Science*, 28, 353-363.

- Pontes, L.S., Carrere, P., Andueza, D., Louault, F., Soussana, J.F. 2007. Seasonal productivity and nutritive value of temperate grasses found in semi-natural pastures in Europe: responses to cutting frequency and N supply. *Grass and Forage Science*, 62, 485-496.
- Porcher, J. 2015. Agriculture et Société. L'élevage : plaisir ou souffrance en partage ? Consulté le 10/03/2022. <https://www.agrobiosciences.org/animal-116/article/jocelyne-porcher-agriculture-et-societe-l-elevage-plaisir-ou-souffrance-en-partage#.YmkIjNpBxPZ>
- Postollec, G., Boitellot, E., Maurice, R., Michel, V. 2008. The effect of pen size and an enrichment structure (elevated platform) on the performances and the behaviour of fattening rabbits. *Animal Welfare*, 17, 53-59.
- Price, E.O. 1978. Genotype versus experience effects on aggression in wild and domestic Norway rats. *Behaviour*, 64, 340-353.
- Price, E.O. 1984. Behavioral Aspects of Animal Domestication. *The Quarterly Review of Biology*, 59, 1-32.
- Ranger, H. 1975. Aggressive Verhalten von bullen dem menschen gegenüber. Thèse de doctorat, München.
- Rault, J-L., Waiblinger, S., Boivin, X., Hemsworth, P. 2020. The power of a positive human-animal relationship for animal welfare. *Frontiers in Veterinary Science*, 7, 1-13.
- Rauw, W.M., Kanis, E., Noordhuizen-Stassen, E.N., Grommers, F.J. 1998. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livestock Production Science*, 56, 15-33.
- Rödel, H.G., Starkloff, A., Bautista, A., Friedrich, A.C., von Holst, D. 2007. Infanticide and maternal offspring defence in European rabbits under natural breeding conditions. *Ethology*, 114, 22-31.
- Rödel, H.G., Hudson, R., von Holst, D. 2008. Optimal litter size for individual growth of European rabbit pups depends on their thermal environment. *Oecologia*, 55, 677-689.
- Rodríguez, J. 1987b. Introducción al estudio y valoración de recursos florestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. II. Evolución de los principios nutritivos brutos. *Archivos de Zootecnia*, 27, 243-255.

- Rogers, P.M., Myers, K. 1979. Ecology of the European Wild Rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in Mediterranean Habitats. I. Distribution in the landscape of the Coto Doñana, Spain. *Journal of Applied Ecology*, 16, 691-703.
- Roinsard, A., Van der Horst, F., Lamothe, L., Cabaret, J., Boucher, S., Roland, L., Gidenne, T. 2016. Lapin Bio : développer une production cunicole durable en agriculture biologique. *Innovations Agronomiques*, 49, 231-245.
- Rosell, J.M., de la Fuente, L.F., Parra, F., Dalton, K.P., Ignacio Badiola Sáiz, J., Pérez de Rozas, A., Badiola Díez, J.J., Fernández de Luco, D., Casal, J., Majó, N., Casas, J., Garriga, R., Fernández Magariños, X.M. 2019. Myxomatosis and Rabbit Haemorrhagic Disease: a 30-year study of the occurrence on commercial farms in Spain. *Animals*, 1-16.
- Rousing, T., Wemelsfelder, F. 2006. Qualitative assessment of social behaviour of dairy cows housed in loose housing systems. *Applied Animal Behaviour Science*, 101, 40-53.
- Rueda, M., Rebollo, S. Gálvez Bravo, L. 2008. Age and season determine European rabbit habitat use in Mediterranean ecosystems. *Acta oecologica*, 34, 266-273.
- Ruiz-Huidobro, C., Sagot, L., Lugagne, S., Huang, Y., Milhes, M., Bordes, L., Prévot, F., Grisez, C., Gautier, D., Valadier, C., Sautier, M., Jacquiet, P. 2019. Cell grazing and haemonchus contortus control in sheep: lessons from a two-year study in temperate western Europe. *Scientific Reports*, 9, 1-9.
- Saunier, P. 2019. Les figures géométriques de l'élevage intensif et de l'abattoir industriel. *Anthropology of food*, 1-21.
- Schlolaut, W., Hudson, R., Rödel, H.G. 2013. Impact of rearing management on health in domestic rabbits: a review. *World rabbit science*, 21, 145-159.
- Selye, H. 1976. Stress without distress. In *psychopathology of human adaptation*, Springer, Boston, 137-146.
- Sneddon, I.A. 1991. Latrine use by the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Mammalogy*, 72, 769-775.

- Somers, N., Milotic, T., Hoffmann, M. 2012. The impact of sward height, forage quality and competitive conditions on foraging behaviour of free-ranging rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Belgium Journal of Zoology*, 142, 74-85.
- Southern, H.N. 1940. The ecology and population dynamics of the wild rabbit (*Oryctolagus Cuniculus*). *Applied Biology*, 27, 33-53.
- Souza, APO., Wemelsfelder, F., Taconeli, CA., Molento, CFM. 2021. Development of a list of terms in Brazilian Portuguese for the Qualitative Behaviour Assessment of broiler chickens. *Animal Welfare*, 30, 49-59.
- Špinka, M., Wemelsfelder, F. 2018. Environmental challenge and animal agency. In *Animal Welfare* (ed. Appleby, M.C., Olsson, I.A.S., Galindo, F.), CABI, Walingford, 39-55.
- Spruijt, BM., van den Bos, R., Pijlman, FTA. 2001. A concept of welfare based on reward evaluating mechanisms in the brain; anticipatory behaviour as an indicator for the state reward systems. *Applied Animal Behaviour Science*, 72, 145-171.
- Stodart, E., Myers, K. 1964. A comparison of behaviour, reproduction, and mortality of wild and domestic rabbits in confined populations. *CSIRO Wildlife Research*, 9, 144-159.
- Stolba, A., Wood-Gush, D.G.M. 1981. The assessment of behavioural needs of pigs under free-range and confined conditions. *Applied Animal Ethology*, 7, 388-389.
- Suarez, S.D., Gallup, G.G. 1982. Open-field behaviour in chickens: the experimenter is a predator. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 96, 432-439.
- Tablado, Z., Revilla, E., Palomares, F. 2012. Dying like rabbits: general determinants of spatio-temporal variability in survival. *Journal of Animal Ecology*, 81, 150-161.
- Tallet, C., Veissier, I., Boivin, X. 2008. Temporal association between food distribution and human caregiver presence and the development of affinity to humans in lambs. *Developmental Psychobiology*, 50, 147-159.
- Thierry, B. 2019. Les systèmes sociaux. In *Éthologie animale Une approche biologique du comportement* (ed. Darmaillacq, A.-S. et Lévy, F.). De Boeck Supérieur, Paris, France, 112-125.

- Thompson, H.V. 1951. The grazing behaviour of the wild rabbit, *Oryctolagus Cuniculus* (L.).
The British Journal of Animal Behaviour, 1, 16-19.
- Tislerics, A. 2000. *Oryctolagus cuniculus*: European rabbit. Animal Diversity Web. University
of Michigan Museum of Zoology. http://animaldiversity.org/accounts/Oryctolagus_cuniculus.
- Tosi, M.V. Hemsworth, P.H. 2002. Stockperson-husbandry interactions and animal welfare in
the extensive livestock industries. Proceedings of the 36th Congress of ISAE,
Wageningen, p.129.
- Trocino, A., Filiou, E., Tazzoli, M., Birolo, M., Zuffellato, A., Xiccato, G. 2015. Effects of floor
type, stocking density, slaughter age and gender on productive and qualitative traits of
rabbits reared in collective pen. *Animal*, 9, 855-861.
- Trocino, A., Filiou, E., Zomeño, C., Birolo, M., Bertotto, D., Xiccato, G. 2018. Behaviour and
reactivity of female and male rabbits housed in collective pens: effects of floor type and
stocking density at different ages. *World Rabbit Science*, 26, 135-147.
- Trocino, A., Zomeño, C., Filiou, E., Birolo, M., White, P., Xiccato, G. 2019. The use of
environmental enrichments affects performance and behavior of growing rabbits housed
in collective pens. *Animals*, 1-13.
- Valkova, L., Vecerek, V., Voslarova, E., Zavrelova, V., Conte, F., Semerad, Z. 2021. The health
and welfare of rabbits as indicated by post-mortem findings at the slaughterhouse.
Animals, 11, 1-11.
- Valníčková, B., Stěhulová, I., Šárová, R., Špinka, M. 2015. The effect of age at separation from
the dam and presence of social companions on play behaviour and weight gain in dairy
calves. *Journal of Dairy Science*, 98, 5545-5556.
- Van de Koppel, J., Huisman, J., Van der Wal, R., Olff, H. 1996. Patterns of herbivory along a
productivity gradient: an empirical and theoretical investigation. *Ecology*, 77, 736-754.
- Van der Harst, J.E., Spruijt, B.M. 2007. Tools to measure and improve animal welfare : reward-
related behaviour. *Animal Welfare*, 16, 67-73.

- Vastrade, F.M. 1986. The social behaviour of free-ranging domestic rabbits. *Applied Animal Behaviour Science*, 16, 165-177.
- Vastrade, M. 1987. Spacing behaviour of free-ranging domestic rabbits, *Oryctolagus cuniculus* L. *Applied Animal Behaviour Science*, 18, 185-195.
- Veissier, I., Sarignac, C., Capdeville, J. 1999. Les méthodes d'appréciation du bien-être des animaux d'élevage. *INRA Productions Animales*, 12, 113-121.
- Villafuerte, R., Kufner, M.B., Delibes, M., Moreno, S. 1993. Environmental factors influencing the seasonal activity of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in a Mediterranean area. *Mammalia*, 57, 341-347.
- Villafuerte, R., Moreno, S. 1997. Predation risk, cover type, and group size in European rabbits in Doñana (SW Spain). *Acta Theriologica*, 42, 225-230.
- Vinke, CM., Houx, BB., van den Bos, R., Spruijt, BM. 2006. Anticipatory behaviour and stereotypical behaviour in farmed mink *Mustela vison* in the presence, absence and after removal of swimming water. *Applied Animal Behaviour Science*, 96, 129-142.
- Von Holst, D., Hutzelmeyer, H., Kaetzke, P., Khaschei, M., Schönheiter, R. 1999. Social rank, stress, fitness, and life expectancy in wild rabbits. *Naturwissenschaften*, 86, 388-393.
- Von Holst, D., Hutzelmeyer, H., Kaeteke, P., Khaschei, M., Rödel, H., Schrutka, H. 2002. Social rank, fecundity and lifetime reproductive success in wild European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, 245-254.
- Von Uexküll, J. 2004. *Mondes animaux et monde humain, suivi de Théorie de la signification*. Paris, 90 p.
- Waiblinger, S., Boivin, X., Pedersen, V., Tosi, M.-V., Janczak, A.M., Visser, E.K., Jones, R.B. 2006. Assessing the human-animal relationship in farmed species: a critical review. *Applied Animal Behaviour Science*, 101, 185-242.
- Warin, L., Souchet, C., Fortun-Lamothe, L. 2021. Évaluation comparée du bien-être des lapins avec la méthode EBENE dans des systèmes d'élevage contrastés. In *Webinaire: Journée ITAVI lapin de chair*.

- Wemelsfelder, F. 1997. The scientific validity of subjective concepts in models of animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science*, 53, 75-88.
- Wemelsfelder, F., Hunter, E.A., Mendl, M.T., Lawrence, A.B. 2000. The spontaneous qualitative assessment of behavioural expression in pigs: first explorations of a novel methodology for integrative animal welfare measurement. *Applied Animal Behaviour Science*, 67, 193-215.
- Whimbey, A.E., Denenberg, V.H. 1967. Two independent behavioral dimensions in open-field performance. *Journal of comparative and physiological psychology*, 63, 500-504.
- Whitman, B.D. 2004. *Domestic rabbits and their histories*. Leathers Publishing.
- Wichman, A., Keeling, L.J., Forkman, B. 2012. Cognitive bias and anticipatory behaviour of laying hens housed in basic and enriched pens. *Applied Animal Behaviour Science*, 140, 62-69.
- Wilson, D.E., Reeder, D. 2005. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. JHU press.
- Wood-Gush, D.G.M., Vestergaard, K. 1989. Exploratory behavior and the welfare of intensively kept animals. *Journal of Agricultural Ethics*, 2, 161-169.
- Yeates, J.W., Main, D.C.J. 2008. Assessment of positive welfare: a review. *Veterinary Journal*, 175, 293-300.
- York, R.A. 2018. Assessing the genetic landscape of animal behavior. *Genetics*, 209, 223-232.
- Zollner, P.A., Winston, P.S., Leonard, A.B. 1996. Characteristics and adaptive significance of latrines of swamp rabbits (*Sylvagus aquaticus*). *Journal of Mammalogy*, 77, 1049-1058.

RÉSUMÉ

Les citoyens européens réclament une meilleure prise en compte du bien-être animal en élevage et sont de plus en plus nombreux à rejeter les systèmes de production industrielle. En élevage cunicole notamment, 95 % des lapins sont logés à forte densité dans des cages grillagées, sans enrichissements, au sein de bâtiments fermés sans accès à l'extérieur. Il y a donc un enjeu à mieux répondre aux attentes sociétales et aux besoins des animaux, en particulier comportementaux, en concevant des systèmes d'élevage qui prennent mieux en compte le bien-être animal. Dans ce contexte, nous avons étudié l'influence de divers facteurs biotechniques (type génétique des animaux, surface et temps d'accès au parcours herbager, enrichissement du parcours) et anthropique (éleveur prévenant ou neutre) sur le bien-être (expression des comportements, répartition spatiale, taux de corticostérone pileaire, réactivité et nature de la relation homme-lapin), la santé (viabilité, état sanitaire, comptage des oocystes fécaux) et la croissance des lapins élevés dans des systèmes avec accès à un parcours herbager. Dans un premier essai, nous avons montré qu'un accès à l'extérieur permettait aux lapins d'exprimer plus de comportements liés à la locomotion par rapport aux individus logés en parcs intérieurs sans accès à l'extérieur (20,0% *vs* 7,2%, respectivement) et moins d'inactivité (34,2% *vs* 70,0%, respectivement). Nous avons également montré que la croissance des lapins sans accès à l'extérieur était légèrement plus élevée que celle des lapins avec un accès à l'extérieur (+ 3,6 g/j). Dans un second essai, nous avons montré que le type génétique des animaux influence leur croissance (2444 *vs* 2113 g à 67 jours d'âge chez les lapins 1777 x PS119 comparés aux 1777 x 1001) et le temps consacré à certains comportements, mais pas leur santé (mortalité : 9,9 %). Brouter a été le comportement le plus exprimé (25,9 % du temps observé) chez tous les animaux à l'extérieur tandis que Se reposer a été celui le plus exprimé dans les parcs intérieurs (34,2 % du temps observé). Les lapins 1777 x PS119 ont eu un taux de corticostérone pileaire plus faible que les 1777 x 1001 (2,19 *vs* 6,34 pg par mg, respectivement), ce qui suggère une moindre sensibilité au stress. La taille des parcours a eu un effet sur l'expression du comportement Brouter (25,4 % *vs* 21,5% des observations sur les parcours de

60 m² vs 30 m², respectivement). Dans un troisième essai, nous avons montré que la limitation du temps d'accès au parcours ou son enrichissement par des cachettes n'a pas modifié la croissance (2534 g à 76 j d'âge) ni la santé des lapins (18,7 % de mortalité). Toutefois, cela a modifié leur vitesse d'ingestion de l'herbe (1,9 vs 0,9 g MS/lapin/h avec 3h/j vs 8h/j d'accès au parcours herbager, respectivement ; 1,8 vs 0,9 g MS/lapin/h, parcours sans ou avec cachettes, respectivement). Dans un quatrième essai, nous avons montré que le milieu de vie des animaux avait une forte influence sur l'expression de leurs comportements spécifiques. À l'intérieur, le comportement dominant est le repos (67,8% et 56,6% vs 31,2% en parcs, cages et parcours, respectivement). Sur le parcours extérieur, le comportement brouter est le comportement dominant (relevé dans 37% des observations). En revanche, les conditions climatiques extrêmes (canicule) et le mauvais état sanitaire des lapereaux ont entraîné une forte mortalité à l'extérieur (48,8%) et à l'intérieur dans les cages (23,9%). Dans un dernier essai, nous avons montré que les lapins ayant reçu des interactions positives avec l'homme lui démontraient une affinité plus forte (90,2% vs 45,9% de caresses acceptées, entre une relation positive vs neutre) et une proximité plus forte (11,7% vs 0,7% d'occurrences de contact avec l'humain, respectivement). Ils apparaissaient « en confiance » et « à l'aise » contrairement aux individus ayant reçu des interactions neutres avec l'homme qui apparaissaient « inquiets » et « indifférents » mais uniquement dans un milieu de vie dit complexe. En conclusion, ces résultats démontrent que le lapin a besoin et une forte motivation pour le comportement brouter. Le milieu de vie offert aux animaux, sa surface, son enrichissement et sa complexité, ont une forte influence sur l'expression de leurs comportements spécifiques. L'utilisation de génotypes mieux adaptés à la vie en extérieur pourrait limiter leur réaction envers différents stimuli.