

Les facteurs des choix alimentaires chez le porc et les volailles

L'industrie de l'alimentation animale fabrique aujourd'hui des rations alimentaires adaptées aux besoins des animaux et susceptibles d'améliorer au maximum le rendement économique des élevages. Les propriétés de l'aliment en tant que stimulus sensoriel, désigné sous le terme de palatabilité, conditionnent non seulement le comportement ingestif mais jouent également sur l'adaptation à de nouveaux régimes alimentaires au moment de la naissance, du sevrage ou lors de phases de transition. La réponse comportementale de l'animal vis-à-vis de différents aliments apporte des éléments d'appréciation des préférences ou du caractère appétent de ces aliments.

Le but de cet article est de présenter les paramètres impliqués dans les choix alimentaires et d'évaluer si ces choix décrivent de manière pertinente la notion de palatabilité.

Il existe, chez les espèces monogastriques soumises à un élevage de type intensif, des périodes sensibles au cours desquelles l'animal peut présenter des difficultés dans l'expression de son activité alimentaire. Le poussin doit sélectionner et ingérer de l'aliment rapidement après l'éclosion, en l'absence de

modèle parental. La truie assure au porcelet une alimentation lactée qui, au moment du sevrage, est remplacée par un régime de type concentré, accepté de manière variable par l'animal sevré. Quelle que soit l'espèce, les animaux subissent au cours de leur croissance des changements d'aliments (formulation ou mode de distribution) qui nécessitent une adaptation rapide. Ces changements de régimes étaient fréquents chez l'animal sauvage. La simplification du régime alimentaire et l'homogénéisation de l'environnement semblent de plus en plus souvent la cause de retards ou de problèmes d'adaptation aux moments des transitions en élevage. L'emploi de substances stimulant l'appétence des animaux pour des aliments, en particulier chez le jeune animal ou lors d'un traitement médicamenteux, vise également à minimiser les difficultés d'adaptation et à accroître la capacité de l'animal à accepter ou à refuser l'aliment proposé.

La majeure partie des études sur la palatabilité, c'est-à-dire la propriété d'un aliment d'être facilement consommé, ont recours à des procédures expérimentales dans lesquelles l'animal est soumis à une situation de choix, associée à une participation active de l'animal

Résumé

Les porcs et les volailles subissent au cours de leur croissance des changements d'aliment qui nécessitent une adaptation rapide. L'emploi de substances stimulant l'ingestion des aliments vise à minimiser les difficultés et à accroître la capacité de l'animal à adopter le nouvel aliment. La propriété d'un aliment à être facilement consommé tend la notion de palatabilité dont la plupart des définitions proposées considèrent les réactions de l'animal vis-à-vis de son environnement alimentaire. La majeure partie des études sur la palatabilité ont recours à des méthodologies dans lesquelles les animaux sont soumis à des situations de choix avec la possibilité d'une participation active dans le cas du conditionnement opérant. L'analyse critique des procédures de choix montre que les choix dépendent fortement du contexte dans lequel ils s'opèrent et résultent de la confrontation de paramètres intégrant l'animal, l'aliment et l'environnement dans une dimension spatio-temporelle dynamique. L'analyse fine des comportements met l'accent sur les caractéristiques éthologiques impliquées dans l'activité alimentaire, avec le rôle de l'expérience et des facteurs sociaux en particulier. Une meilleure appréciation de la motivation alimentaire de l'animal permet ainsi de mieux cerner la notion de choix.

dans le cas du conditionnement opérant. Les résultats obtenus présentent un certain nombre de limites. En effet, les choix observés dépendent fortement du contexte dans lesquels ils s'opèrent : nutritionnel, environnemental, social et temporel. L'analyse fine des comportements permet une mesure plus précise de la manière dont l'animal perçoit les caractéristiques physiques et organoleptiques de l'aliment proposé et exprime sa motivation à accepter celui-ci.

Une analyse des limites des procédures de choix développée ci-dessous va permettre de mieux cerner la notion de palatabilité. L'importance du contexte spatio-temporel dans lequel le choix s'opère et l'implication des processus d'apprentissage et de l'environnement social sur les choix alimentaires seront également développées dans cet article.

1 / Les tests de choix ont-ils un sens dans la notion de palatabilité ?

1.1 / Procédures expérimentales

Les travaux sur l'appétence qui ont recours à la méthodologie des tests de choix font l'hypothèse que le choix opéré par un animal vis-à-vis d'un aliment, traduit la palatabilité de l'aliment par l'expression d'une préférence. On distingue deux types de procédures :

- la procédure des choix *stricto sensu*, qui se fait sur la base de tests à court ou moyen terme.

Les animaux reçoivent plusieurs aliments simultanément en situation de libre choix. Dans les essais à moyen terme, l'animal est exposé à des solutions nutritives ou des régimes alimentaires pendant une période suffisamment longue pour permettre la manifestation des effets post-ingestifs. A l'inverse, les tests à court terme visent à minimiser ces effets ;

- la procédure du conditionnement opérant, qui n'est pas exactement un choix direct mais vise à mesurer le degré de motivation de l'animal pour un aliment : l'animal a le choix ou non de travailler ou de supporter une contrainte pour obtenir une certaine quantité d'aliment.

Cette technique évalue plus précisément la motivation de l'animal vis-à-vis d'un régime donné ou d'une concentration particulière d'un des composés du régime. L'animal doit généralement frapper ou appuyer sur un levier pour obtenir l'objet de son choix. La motivation alimentaire est mesurée en fonction de l'importance du travail fourni (Lawrence et Illius 1989, Faure et Mills 1995).

Quelle que soit la procédure utilisée, elle permet de faire une première estimation de la préférence pour les aliments ou solutions proposés, mais présente néanmoins des limites.

Duncan (1978) émet quatre principales objections sur les procédures de tests de choix :

- les préférences mesurées sont essentiellement relatives, l'extrapolation à d'autres situations de choix est donc délicate ;
- le choix dépend sans doute plus des expériences préalables de l'animal que de mécanismes innés ;
- la réponse peut refléter un optimum seulement à court terme ;
- les animaux peuvent être trompés.

Ces différentes limites sont illustrées à l'aide d'exemples pour les espèces porcine et avicole.

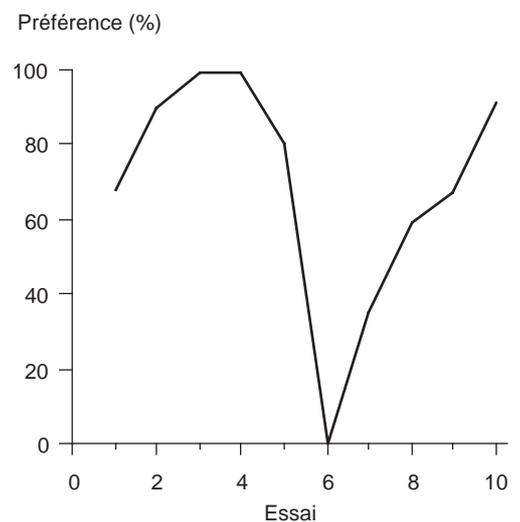
1.2 / Limites d'interprétation des tests de choix

L'interprétation des tests de choix est souvent rendue difficile par l'ignorance des interactions précises qui s'expriment au niveau de l'individu (Booth *et al* 1989). La pertinence de situations de choix par rapport à la situation commune de l'animal d'élevage, qui en est justement privé, est également discutable.

a / La consistance du choix doit être vérifiée par la réalisation de tests successifs et sur un échantillon « représentatif » d'individus

Mc Laughin *et al* (1983) montrent que la répétition d'un test de choix peut décrire une diminution de la réponse (figure 1) et concluent que, dans le cas du porcelet, cinq essais sont suffisants pour décrire une préférence pour l'un des deux régimes testés. La diminution brutale de la préférence lors du sixième essai peut être interprétée comme une lassitude chez l'animal vis-à-vis de l'aliment choisi au cours des cinq premiers essais et un certain attrait du « nouveau » que représente le second aliment proposé.

Figure 1. Evolution des préférences alimentaires chez le porcelet sevré, au cours de 10 essais successifs. Résultats décrits par le pourcentage de préférence pour un régime par rapport à un autre de faible palatabilité (d'après Mc Laughin *et al* 1983).



De nombreuses expériences mettent aussi l'accent sur la forte variabilité interindividuelle observée dans les réponses, ce qui nécessite de la part de l'expérimentateur une mesure sur un nombre suffisamment élevé d'individus. Chez le porc, Kare *et al* (1965) montrent par exemple que la préférence pour une solution de glucose à 2 %, comparée à celle d'une solution témoin, varie de 42 % à 95 % d'un individu à l'autre.

b / La réponse des animaux doit être estimée sur différentes échelles de temps afin de s'assurer de la consistance du choix

La préférence vis-à-vis du saccharose chez le porc, diffère selon la durée de présentation des solutions proposées, avec une valeur plus faible pour une durée d'une heure comparée à celle obtenue pour une durée de 12 h (Kennedy et Baldwin 1972). L'implication des pro-

cessus post-ingestifs est évidente sur la réponse d'un animal testé sur de longues périodes.

c / Le choix de l'animal vis-à-vis d'un additif incorporé dans le régime de base, dépend de la concentration de l'additif, mais également des interactions entre le régime de base et l'additif

Chez des porcelets sevrés soumis à des tests de choix sur 96 arômes, des préférences apparaissent pour 3 types d'arômes : fromage, sucré et carné. Néanmoins l'incorporation de l'arôme fromage dans 2 régimes de base induit une préférence pour le régime aromatisé, comparativement au régime sans arôme, avec un seul des régimes et uniquement à un taux d'incorporation de 0,1 % comparativement à des taux de 0,003 % et 0,33 % (Mc Laughlin *et al* 1983).

Chez le poulet de chair, le choix entre deux régimes peut être complètement inversé selon l'équilibre nutritionnel. Ainsi, dans l'exemple illustré par la figure 2, Picard *et al* (1994) offrent en libre choix à des poulets de chair en croissance un régime contenant 20 % de pois ou un aliment dont la source protéique provient essentiellement du soja. Ces deux régimes sont d'abord testés en alimentation unique, avec ou sans supplémentation en DL-méthionine, ce qui conduit à des performances de croissance et de consommation de 0 à 21 jours identiques pour un même niveau de supplémentation. Cependant, lorsque les aliments sont offerts en libre choix, les poulets expriment une préférence marquée pour l'un des deux, et cette préférence s'inverse avec une supplémentation en méthionine. Sachant qu'aucune différence d'efficacité nutritionnelle n'a pu être mesurée entre les régimes offerts, il faut bien constater qu'il existe une interaction entre l'équilibre nutritionnel et le choix pour la composition de l'aliment.

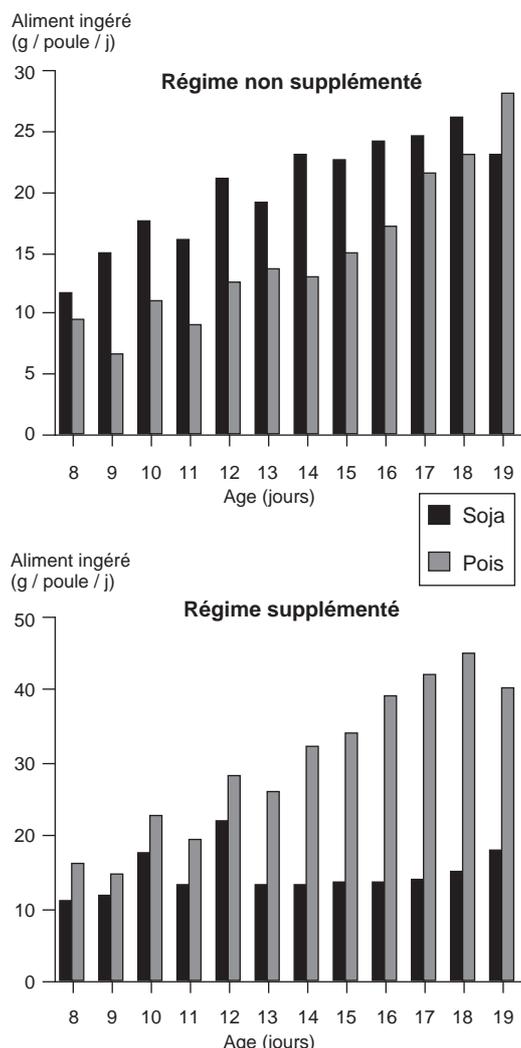
d / Le résultat d'un test de libre choix, en termes de préférences ou de seuils d'aversion, ne prédit pas le comportement en situation pratique d'aliment unique

Chez des porcelets sevrés soumis à une situation de libre choix ou recevant les mêmes aliments de manière séparée, la manifestation d'une préférence s'exprime uniquement dans le cas du libre choix, tandis que la consommation des aliments est identique pour une alimentation imposée (Aumaître 1975).

e / L'expérience alimentaire préalable des animaux peut modifier leur choix ultérieur

Les expériences sur l'aversion conditionnée, dans lesquelles l'ingestion d'un aliment est associée à des troubles digestifs, illustrent bien les conséquences d'une expérience négative sur le rejet d'un aliment préalablement

Figure 2. Interaction entre l'équilibre nutritionnel du régime et la préférence du poulet de chair en croissance vis-à-vis de régimes de base se distinguant par l'incorporation de pois ou de tourteau de soja, et la supplémentation ou non en DL-méthionine (d'après Picard *et al* 1994).



La palatabilité d'un aliment est souvent appréciée par la préférence que l'animal montre pour cet aliment lorsqu'il est en situation de choix.

accepté et dont les caractéristiques organoleptiques n'ont pas été modifiées (Houpt et Houpt 1987). L'induction d'une préférence alimentaire chez des porcelets allaités via l'aromatization du lait de la truie n'est par contre pas toujours effective (Kennedy 1980, Rossi 1980). L'existence d'une période sensible, coïncidant avec le sevrage, au cours de laquelle l'animal serait plus réceptif, permettant ainsi un apprentissage plus efficace, reste à vérifier. Le rôle facilitateur d'une expérience précoce sur l'acceptation ultérieure d'un aliment a été montré chez la truie et les volailles (Hogan 1973, Kennedy 1980, Turro *et al* 1994). Des travaux sur le rat montrent par ailleurs la possibilité de réduire la néophobie à l'égard de nouveaux aliments par une diversité des expériences alimentaires précoces (Hennessy *et al* 1977). Ainsi devant une nourriture complexe, le grand nombre de signaux organoleptiques délivrés à l'animal évoqueront une multitude de préférences ou d'aversion apprise qui le guideront dans ses choix ultérieurs.

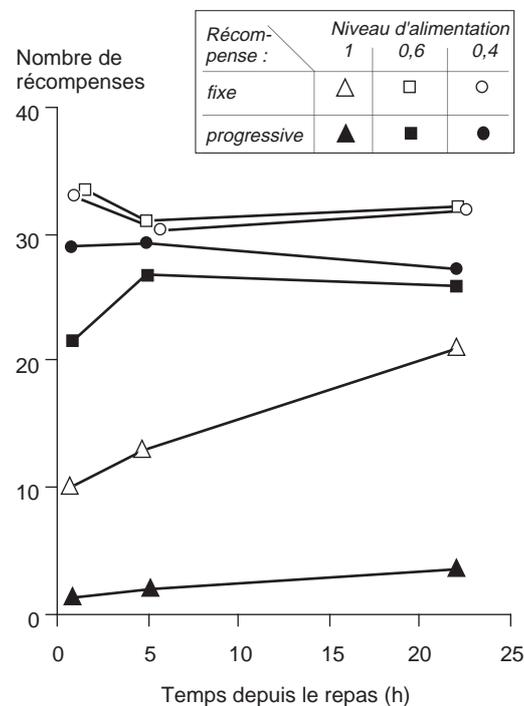
f / Les expériences de conditionnement opérant sont lourdes à mettre en œuvre et ne sont pas exemptes de critiques

L'apport majeur de la technique de conditionnement opérant est la possibilité de mesurer le niveau de motivation indépendamment de la comparaison avec d'autres aliments. Cependant, l'intensité de cette motivation peut dépendre de l'intensité du travail à fournir pour l'obtention de l'aliment, ce qui souligne la nécessité de construire le dispositif de test en relation avec les caractéristiques comportementales de l'animal.

Lawrence et Illius (1989) ont ainsi comparé deux procédures de renforcement permettant à l'animal d'obtenir une récompense alimentaire : soit avec un nombre fixe d'appuis sur le levier (10 appuis, renforcement fixe), soit avec un nombre d'appuis nécessaire qui s'accroît de 1 à chaque nouvelle récompense (renforcement progressif). La motivation alimentaire de l'animal est testée en le soumettant à différents niveaux d'alimentation, depuis l'aliment à volonté jusqu'à un rationnement correspondant à 40 et 60 % de la consommation à volonté. Les résultats montrent que la procédure de renforcement progressif apparaît plus sensible pour mesurer les changements de motivation entre les différents niveaux d'alimentation (figure 3). Néanmoins, le travail à fournir est plus élevé dans ce type de procédure et la variabilité des réponses est plus importante.

Les expériences de conditionnement opérant exigent un apprentissage qui limite souvent le nombre possible de répétitions. Il oblige dans bien des cas à effectuer une sélection d'individus aptes et il n'est pas possible d'évaluer l'effet de cette sélection sur le résultat du test. L'augmentation du « coût d'accès » à l'aliment peut modifier chez le poulet de chair l'expression du comportement alimentaire et, par voie de conséquence, son interprétation en terme de motivation (Kauffman

Figure 3. Mesure de la motivation alimentaire en fonction des modalités d'obtention de la récompense alimentaire et du niveau d'alimentation (1 : à volonté ; 0,4 et 0,6 : respectivement 40 % et 60 % de la consommation à volonté). D'après Lawrence et Illius 1989.

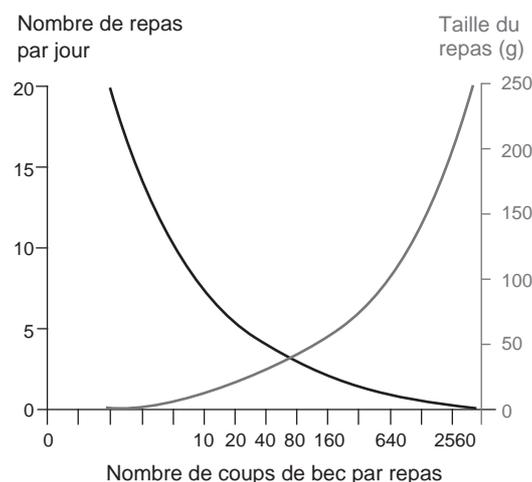


et Collier 1983 ; figure 4). Pour ces raisons, le conditionnement opérant est une technique de mesure de la palatabilité des aliments plus théorique que réellement pratiquée.

2 / Apprentissage

Face à un nouveau régime alimentaire, l'animal se trouve confronté à 3 problèmes (Rogers et Blundell 1991) :

Figure 4. Variation de la taille et du nombre de repas en fonction du coût d'accès à la mangeoire chez le poulet de chair (d'après Kauffman et Collier 1983).



- accepter un nouvel aliment pour satisfaire ses besoins nutritionnels ;
- refuser un nouvel aliment pour éviter certains composés toxiques susceptibles d'être présents ;
- essayer en explorant un nouvel « environnement » alimentaire : en élevage intensif, l'aliment est une composante essentielle de l'environnement de l'animal, qui lui consacre le plus de son temps d'activité.

En dehors des préférences orosensorielles innées, avec une réponse hédonique positive pour les saveurs sucrées et négative pour l'amertume, l'animal appréhende une nouvelle situation alimentaire par un apprentissage au cours duquel il va découvrir la nouvelle source alimentaire ou utiliser un dispositif inconnu pour y accéder (matériel ou modalités de distribution). L'animal peut bénéficier du résultat de ses essais et erreurs en tenant compte des conséquences digestives et nutritionnelles. L'ensemble des informations recueillies par l'animal constitue un champ d'expériences qui peut conditionner à différents degrés son activité alimentaire ultérieure.

2.1 / Mécanisme de sélection glucides/protéines

Bien que l'existence d'un mécanisme inné régulant de manière précise le choix glucides/protéines n'ait pas été prouvée, les mécanismes proposés illustrent néanmoins les caractéristiques d'un système régulateur, à savoir la détection des besoins et leur transmission sous la forme d'un signal qui détermine le comportement et ajuste les préférences observées dans des tests de choix.

Les travaux chez le porc en croissance soulignent ainsi l'existence d'un ajustement spécifique de la consommation de protéines indépendamment de l'ingestion d'énergie ; cependant, dans les conditions normales d'alimentation, le niveau d'ingestion résulte de l'interaction des deux mécanismes (Henry 1985). Plus récemment, Rose et Kyriasakis (1991) ont souligné la capacité des porcs et des volailles à ajuster leur choix alimentaire entre deux aliments différant par leur teneur en protéines pour répondre à leur besoin de croissance. Mais ces auteurs précisent qu'un tel ajustement est associé à la possibilité pour les animaux de connaître au préalable les 2 aliments offerts en libre choix.

Les capacités de sélection d'un régime par le porcelet et le poulet recevant en libre choix céréales et complément protéique, sont illustrées par les travaux de Kauffman *et al* (1977) et Rose et Kyriasakis (1991). Il apparaît que le choix évolue avec l'âge, les animaux ajustant au cours du temps leur prise alimentaire en faveur d'une faible concentration protéique (figure 5). Néanmoins, le choix basé sur la teneur en protéines peut être modifié en présence de facteurs anti-nutritionnels, avec le choix pour un aliment limitant le potentiel de croissance contre un aliment équilibré mais peu palatable (Bradford et Gous 1992).

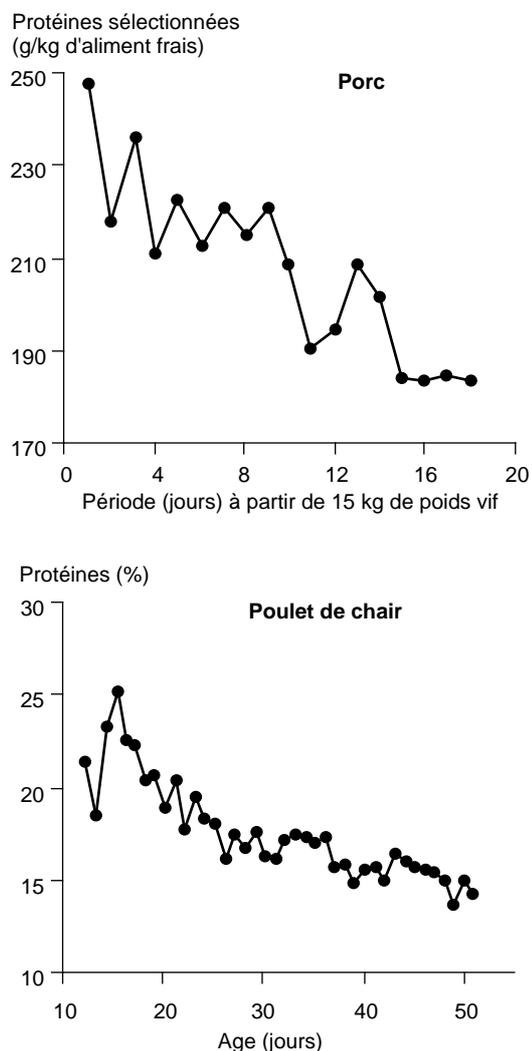
L'ingestion d'un aliment induit chez l'animal une sensation complexe, reposant en fait sur trois composantes. Les deux premières sont purement discriminatoires et dépendent des qualités physico-chimiques du stimulus. Elles sont de nature qualitative et quantitative permettant d'identifier la nature de l'aliment ingéré et d'évaluer sa valeur énergétique et protéique. La troisième composante est affective, correspondant à la notion de plaisir/déplaisir sensoriel (perception hédonique) reliée aux sensations digestives post-ingestives (Cabanac 1992). Celle-ci est considérée par les psychophysiologistes comme le moteur essentiel du comportement ingestif et détermine les préférences alimentaires.

2.2 / Implication des stimuli d'origine viscérale

Les études classiques sur l'aversion conditionnée, induisant des troubles digestifs par une injection de chlorure de lithium associée à un aliment préalablement accepté par l'animal, mettent l'accent sur l'incidence des sti-

Le choix alimentaire effectué par l'animal dépend de nombreux facteurs, notamment la satisfaction de ses besoins nutritionnels.

Figure 5. Evolution des quantités ingérées totales de protéines chez le porc et le poulet de chair au cours de la croissance (d'après Rose et Kyriasakis 1991, Kauffman et al 1977).



muli viscéraux sur l'acceptation d'un aliment (Haupt et Haupt 1987, Turro-Vincent *et al* 1995). La persistance du refus dépend de facteurs liés à l'intensité des troubles, au délai de présentation de l'aliment après l'injection et à la fréquence de présentation de l'aliment avant l'injection.

Les travaux sur l'induction de préférences ont conduit en revanche à des résultats assez contradictoires, suggérant que les préférences étaient plus difficiles à établir et moins robustes comparées aux phénomènes d'aversion. Les travaux sur le rat ont montré cependant que des préférences pour une saveur pouvaient être induites par une infusion d'amidon hydrolysé produisant des effets métaboliques favorables (Elizalde et Sclafani 1990). Cette voie d'études reste vierge dans le cas du porc ou des volailles.

Les aversions apprises sont caractérisées par l'altération hédonique du goût, de la flaveur ou de la texture de l'aliment (Rogers 1990). La capacité à digérer les différents régimes proposés, ainsi que la vitesse à laquelle l'aliment peut être consommé, constituent des facteurs de décision pour des poulets de chair ou des porcs en croissance (Rose et Kyriasaki 1991).

Des résultats récents montrent que les récepteurs périphériques à un neuromédiateur d'origine digestive, la cholecystokinine (CCK), interviennent dans les mécanismes de consolidation de la mémoire d'un aliment nouveau (tableau 1). Berthelot *et al* (1996) offrent à des cailleaux un aliment non toxique coloré en bleu. Immédiatement après le test de premier contact qui dure 10 minutes, les animaux reçoivent une injection témoin de sérum physiologique ou bien d'un antagoniste des récepteurs A (= abdominaux) de la CCK : le Dévazépide. Lors du test de reconnaissance 24 heures plus tard les animaux témoins reconnaissent l'aliment bleu comme consommable et triplent leur activité alimentaire. Par contre les cailleaux ayant reçu une injection de Dévazépide ne le reconnaissent pas ou le reconnaissent mal, leur comportement étant peu différent de celui observé lors du premier contact.

Il apparaît donc que la mémorisation des signaux post-ingestifs constitue une composante essentielle dans l'apprentissage des préférences alimentaires.

2.3 / L'adaptation au régime alimentaire passe par des processus d'apprentissage

Quand deux régimes alimentaires nouveaux sont proposés, une période de temps est nécessaire chez les porcs et les volailles pour associer les caractéristiques organoleptiques aux conséquences nutritionnelles des régimes respectifs. Ce processus a été dénommé par Rozin (1976) « apprentissage retardé ». L'intervalle de temps au cours duquel les associations sont élaborées dépend du nombre de caractères propres à chaque régime et des différences nutritionnelles des deux régimes. Par ailleurs des poules pondeuses sélectionnent un régime dont le rapport énergie/protéines correspond à leurs besoins si elles ont reçu un régime avec choix pendant la période de croissance. Chez le porc, certains auteurs ont montré qu'il était préférable d'accélérer la période d'apprentissage en donnant accès alternativement à un seul des deux régimes testés (Kyriasaki *et al* 1990). Uzu *et al* (1993) montrent que des poules pondeuses qui ont appris à distinguer un régime supplémenté en méthionine d'un régime déficient utilisent des repères spatiaux pour identifier la mangeoire contenant l'aliment supplémenté. En effet, l'inversion des positions relatives des deux mangeoires entraîne une erreur de choix pendant plusieurs jours, qui est ensuite corrigée par apprentissage progressif de la nouvelle règle.

Une situation nouvelle peut entraîner aussi bien des réponses d'évitement ou d'immobilisation (néophobie) que des conduites d'approche et d'exploration (néophilie). Ces conduites dépendent de composantes individuelles qui sont définies en terme de réactivité émotionnelle ou de manifestations d'anxiété. Il existe des relations entre le niveau d'anxiété et les capacités d'apprentissage. Par exemple un niveau de réactivité émotionnelle intense chez des cailles induit une diminution de leurs capacités d'adaptation à un nouvel aliment et d'identification à un aliment inconnu (Turro *et al* 1994). Chez la truie gestante, l'utilisation d'un dispositif de distribution automatisée est retardée pour les animaux présentant un fort niveau de réactivité émotionnelle (Thomas et Signoret 1989).

Tableau 1. Comportement alimentaire de cailleaux exposés pour la première et la seconde fois à 24 h d'intervalle, à un aliment d'aspect inhabituel (couleur bleue), et ayant reçu ou non une injection de Dévazépide (antagoniste des récepteurs A à la CCK) immédiatement après la première exposition (d'après Berthelot *et al* 1996).

| Groupe ⁽¹⁾ | Témoin | | Expérimental | |
|--|---------------|----------------|--------------|---------------|
| | Exposition 1 | Exposition 2 | Exposition 1 | Exposition 2 |
| Temps passé à la mangeoire (s) | 53,2 ± 16,3 a | 144,5 ± 34,6 b | 39,4 ± 8,9 a | 69,0 ± 27,1 a |
| Nombre coups de bec donnés à l'aliment | 12,5 ± 4,2 a | 48,0 ± 13,4 b | 6,8 ± 2,1 a | 13,2 ± 6,6 a |

(1) Groupe Témoin : injection de sérum physiologique ; groupe expérimental : injection de 0,1 mg/kg de Dévazépide après la première exposition. N = 19 groupes de 2 cailleaux par traitement.

Les différences entre les deux expositions sont significatives (P < 0,05) si les moyennes sont suivies de lettres différentes.

Pour évaluer la palatabilité d'un aliment, il est donc pratiquement impossible d'exclure les mécanismes d'apprentissage qui sont à la base du comportement alimentaire. Cette remarque interdit pratiquement de pouvoir dissocier la qualité du régime de l'expérience du « goûteur », ce qui rend la notion de palatabilité pratiquement impossible à lier uniquement à une matière première ou un additif, voire à l'équilibre nutritionnel de la ration.

3 / Le facteur social, modulateur des conduites individuelles

Chez des animaux testés en groupe, le comportement alimentaire d'un individu est soumis à des influences sociales impliquant des processus d'imitation, de facilitation des comportements d'ingestion (Hsia et Wood-Gush 1983, Meunier-Salaün et Faure 1984), mais également des phénomènes de compétition et d'exclusion à l'auge (Meunier-Salaün *et al* 1987).

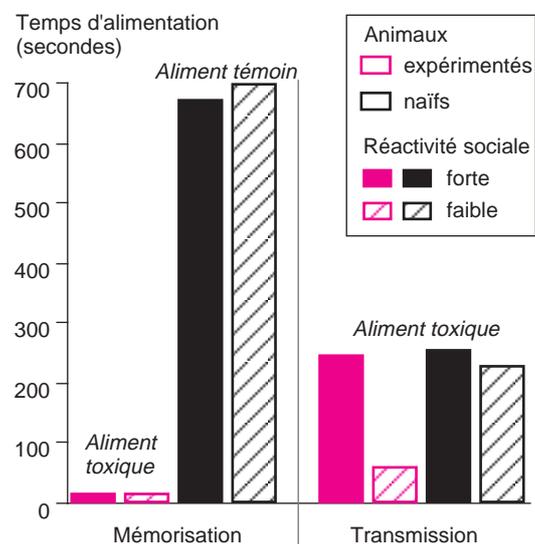
La transmission sociale d'une expérience alimentaire a été testée chez le porcelet sevré et le poussin recevant un régime contenant une légumineuse, *Canavalia ensiformis* (Meunier-Salaün *et al* 1994). La présence d'une lectine, la concanavaleine A, induit des troubles digestifs 30 minutes après le début de l'ingestion. Les animaux « expérimentés » réduisent significativement leur ingestion lors d'une seconde exposition malgré une forte motiva-

tion alimentaire (mise à jeun préalable). Cette répulsion apparaît dès le premier instant de la seconde exposition, ce qui montre une bonne mémorisation des effets négatifs des facteurs antinutritionnels du régime. Néanmoins un animal expérimenté mis en présence d'un animal « naïf », non familiarisé au régime, consomme à nouveau le régime toxique. Parallèlement, l'animal naïf présente une certaine réticence vis-à-vis de l'aliment, qui se caractérise par une activité alimentaire réduite comparée à celle observée en présence du même type d'aliment dépourvu de lectine. Dans les deux cas, la réponse des animaux est liée à un phénomène de facilitation sociale. Les travaux ont par ailleurs montré une modulation de la réponse en fonction de caractéristiques individuelles de l'animal. Un test de réactivité sociale consistant à mesurer la recherche de contact d'un animal isolé avec un groupe de congénères, a permis de distinguer les individus testés en terme d'animaux à forte et faible motivation sociale. Le phénomène de facilitation sociale est apparu plus marqué dans le cas des animaux à forte motivation sociale aussi bien chez les animaux expérimentés que chez les animaux naïfs (figure 6).

L'adaptation des animaux aux changements de régime alimentaire passe par des processus d'apprentissage au cours desquels l'individu acquiert une expérience qui conditionne en partie son comportement alimentaire et en particulier l'expression de choix ultérieurs. La présence permanente de partenaires sociaux est également susceptible de moduler l'orientation des choix. Enfin, les choix peuvent évoluer au cours du temps en fonction de nouvelles expériences.

L'apprentissage joue un rôle essentiel dans le comportement alimentaire : reconnaissance des signaux post-ingestifs, mais aussi transmission de l'expérience alimentaire par des congénères.

Figure 6. Comportement alimentaire de porcelets sevrés lors d'un test de mémorisation d'une expérience alimentaire vis-à-vis d'un aliment toxique (animaux expérimentés) ou neutre (animaux naïfs), et lors du test de « transmission sociale » dans lequel les animaux sont testés par paire (expérimenté-naïf) et reçoivent l'aliment toxique. Incidence du niveau de réactivité sociale des animaux sur la réponse pendant les tests. D'après Meunier-Salaün *et al* 1994.

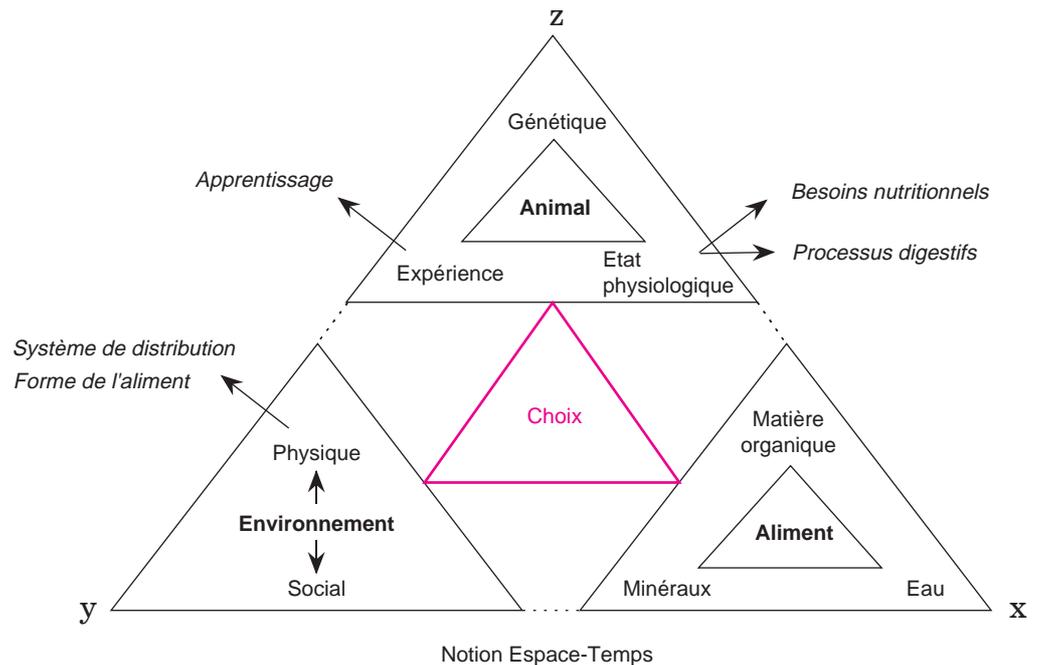


4 / La « fenêtre Espace-Temps »

Le comportement alimentaire peut être considéré comme la résultante d'un équilibre entre la demande physiologique interne (motivation à manger) et l'évaluation que peut faire l'animal de son environnement (coût/bénéfice des aliments accessibles). La notion de coût dans le choix opéré par l'animal rejoint la théorie de l'« optimal foraging » (Stephens et Krebs 1986), qui postule que les décisions des animaux sont dictées par la « volonté » de maximiser leur bilan énergétique.

Les résultats de Kyriasakis *et al* (1990) montrent que la quantité ingérée et la composition du régime choisi semblent refléter les besoins d'entretien et de croissance des animaux. Néanmoins les contraintes du choix peuvent moduler les stratégies adoptées par les animaux. Des rats placés dans une situation de conflit entre inconfort thermique et accès à un aliment palatable, affrontent le froid pour obtenir l'aliment avec un nombre de séjours dans le compartiment froid fonction du niveau de palatabilité de l'aliment et indépendamment de la couverture de leurs besoins nutritionnels par un aliment équilibré dans le compartiment habituel de vie (Caba-

Figure 7. Récapitulatif des paramètres impliqués dans la notion de choix alimentaire.



nac 1992). Le critère moins strict de satisfaction comparé à celui d'optimisation pourrait ainsi illustrer le choix pour un aliment qui présenterait suffisamment d'intérêt et pas uniquement quand il est le meilleur au plan nutritionnel.

Collier et Johnson (1990) proposent d'intégrer le comportement alimentaire par rapport au temps, suggérant que l'animal est capable d'anticiper ses besoins nutritionnels s'il comprend son environnement. L'animal pourrait choisir une stratégie de consommation propre à optimiser le rapport coût/bénéfice de la prise alimentaire dans un environnement donné pendant ce que ces auteurs appellent « une fenêtre de temps » de durée variable, et donc anticiper sur ses besoins. Mais cette anticipation n'existe pas toujours. Ainsi, des poussins à qui on présente un même régime alternativement en farine ou en petits granulés, en associant systématiquement à l'une des formes particulières un temps d'accès très différent de l'autre (24 h / 24 h ou seulement 3 h / 24 h), n'augmentent pas leur quantité ingérée avant le retrait de l'aliment s'ils ne sont pas à jeun (Turro-Vincent 1994). Cependant, lorsqu'il s'agit d'équilibre du régime en acides aminés indispensables, les volailles sont capables de détecter rapidement des différences de composition. Avec des expositions répétées, elles semblent s'y adapter en faisant varier leur consommation avant qu'un équilibre énergétique d'origine métabolique puisse intervenir (Picard *et al* 1993). La différence entre ces deux situations tient certainement à la restriction de Collier et Johnson (1990) : « si les animaux comprennent les contraintes de leur environnement ».

Conclusions

Les choix alimentaires de l'animal dépendent donc de nombreux paramètres liés à l'animal et à l'aliment dans une dimension spatio-temporelle (Emmans 1991), représentés sur la figure 7.

La notion de palatabilité est complexe et correspond, dans la pratique, aux questions suivantes :

- existe-t-il des caractéristiques particulières ou des caractéristiques physicochimiques qui déterminent a priori et toujours la palatabilité d'un aliment ?
- comment mesurer la valeur adaptative d'un aliment au moment des phases de transition ou sous l'effet de contraintes environnementales ?

Les résultats obtenus dans les tests de choix ne permettent pas de répondre à ces questions dès lors que l'on tient compte de toutes les restrictions développées ci-dessus. Les tests de choix classiques permettent d'établir des « seuils de préférence et d'aversion » et de donner une réponse comportementale aux substances testées. Mais ils ne sont pas assez sensibles ni consistants pour évaluer des différences dans la motivation à consommer un aliment unique présentant l'une des caractéristiques testées. Le conditionnement opérant permet de mieux mesurer la motivation d'un animal à consommer un aliment. Cependant une telle méthode nécessite une procédure expérimentale contraignante et peut induire des biais sur l'expression du comportement alimentaire, en fonction du temps nécessaire à la réalisation du « travail » à effectuer.

L'examen des données bibliographiques relativise l'utilisation que l'on peut faire des choix opérés par l'animal vis-à-vis de cer-

taines substances pour initier une activité alimentaire, en particulier chez de jeunes animaux. Dans le cas du porcelet, la consommation d'aliment avant le sevrage dépend plus de facteurs intrinsèques liés à l'animal, niveau de maturité physiologique et psychomotrice en particulier, qu'à des facteurs liés à l'aliment (Delumeau et Meunier-Salaün 1995). On peut en revanche éviter des problèmes potentiels dans la prise alimentaire par la mise en évidence de phénomènes d'aversion spécifiques à certaines substances.

L'appétence d'un animal pour un aliment dépend également de facteurs environnementaux et surtout de l'expérience préalable de cet aliment. Il est donc délicat d'attribuer à une matière première un « coefficient de palatabilité » spécifique. On peut admettre qu'il y ait des constantes liées à la présence de signaux post-ingestifs. Néanmoins, sur un plan méthodologique, il paraît fondamental de choisir les conditions d'expérimentation pour la détermination des choix alimentaires, avec en particulier une préparation de l'animal aux conditions dans lesquelles il sera confronté à des aliments tests. Le contexte dans lequel l'expression d'un choix, d'un refus ou d'une préférence alimentaire est obtenu, nécessite la prise en compte de paramètres éthologiques qui permettent de mieux cerner la notion de motivation alimentaire et, par voie de conséquence, de mieux interpréter la notion de choix.

Dans la pratique, la situation de choix alimentaire est rare chez les volailles. Cepen-

dant on observe de plus en plus fréquemment des problèmes d'identification de l'aliment lors des changements de régime. D'autre part, les volailles trient les particules alimentaires qu'elles ingèrent ce qui constitue de facto une situation de choix. Les caractéristiques de ce tri ainsi que les facteurs technologiques tels que la granulation, le transport, le stockage et la distribution des aliments, font l'objet d'études de plus en plus précises. En élevage porcin, si l'on considère l'évolution des techniques d'alimentation, la méthode classique par étapes consiste à fournir aux animaux un aliment unique adapté à leurs besoins nutritionnels pour chaque période de leur croissance. Le développement de techniques d'alimentation par phase ou multiphase en production porcine, vise à un ajustement plus fréquent de la composition de l'aliment aux besoins nutritionnels des animaux et, par voie de conséquence, favorise une alimentation diversifiée au cours du temps. Des options plus novatrices existent, avec l'utilisation d'une alimentation en libre choix. Dans un cas, deux aliments qui diffèrent par leur teneur en protéines (élevée et réduite) sont distribués. Dans un autre cas, les aliments sont équilibrés suivant le stade de la croissance (alimentation par sauts de puce), avec la possibilité d'une aromatisation spécifique de chaque aliment visant à diversifier les goûts (alimentation en menu). L'importance de la détermination des choix alimentaires et de leur interprétation est évidente pour évaluer l'intérêt pratique de ces nouvelles options.

Références bibliographiques

- Aumaître A., 1975. Sur l'appétibilité des aliments destinés aux porcelets : importance du sel et du sucre. Journées Rech. Porcine en France, 7, 169-176.
- Berthelot V., Belzung C., Meunier-Salaün M.C., Nowak R., Picard M., 1996. Cholecystokinin A receptor antagonist inhibits feed memory in Japanese quail. *Physiol. Behav.*, 60, 575-579.
- Booth D.A., Conner M.T., Gibson E.L., 1989. Measurement of food perception, food preference and nutrient selection. *Ann. New York Academic Sci.*, 561, 226-242.
- Bradford M.M.V., Gous R.M., 1992. The response of weaner pigs to a choice of foods differing in protein content. *Anim. Prod.*, 55, 227-232.
- Cabanac M., 1992. Stratégies de choix impliquant un coût. In : I. Giachetti (ed), *Plaisir et Préférences alimentaires*, 97-110. CNERNA CNRS, Polytechnica, Paris.
- Collier G., Johnson D.F., 1990. The time window of feeding. *Physiol. Behav.*, 48, 771-777.
- Delumeau O., Meunier-Salaün M.C., 1995. Effect of early trough familiarity on the creep feeding behaviour in suckling piglets and after weaning. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 34, 185-196.
- Duncan I.J.H., 1978. The interpretation of preference tests in animal behaviour. *Appl. Anim. Ethol.*, 4, 197-200.
- Elizalde G.E., Sclafani A., 1990. Flavor preferences conditioned by intragastric polycose perfusions : a detailed analysis using an electronic esophagus preparation. *Physiol. Behav.*, 47, 63-77.
- Emmans G.C., 1991. Diet selection by animals : theory and experimental design. *Proc. Nutr. Soc.*, 50, 59-64.
- Faure J.M., Mills A.D., 1995. Bien-être et comportement chez les oiseaux domestiques. *INRA Prod. Anim.*, 8, 57-68.
- Hennessy M.B., Smotherman W.P., Levine S., 1977. Early olfactory enrichment enhances later consumption of novel substances. *Physiol. Behav.*, 19, 481-483.
- Henry Y., 1985. Dietary factors involved in feed intake regulation in growing pigs : a review. *Livest. Prod. Sci.*, 12, 339-354.
- Hogan J.A., 1973. Development of food recognition in young chicks : learned associations over long delays. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 3, 367-373.

- Houpt K.A., Houpt T.R., 1987. Strategies for studying ingestive behavior in large domestic and feral animals. In : Toates F.M. Rowland (ed), Feeding and drinking, 367-393. Elsevier, Amsterdam.
- Hsia L.C., Wood-Gush D.G.M., 1983. A note on social facilitation and competition in the feeding behaviour of pigs. *Anim. Prod.*, 37, 149-152.
- Kare M.R., Pond W.C., Campbell J., 1965. Observations on the taste reactions in pigs. *Anim. Behav.*, 13, 265-269.
- Kauffman L.W., Collier G., 1983. Meal taking by domestic chicks (*Gallus gallus*). *Anim. Behav.*, 31, 397-403.
- Kauffman L.W., Collier G., Squibb R.L., 1977. Selection of an adequate protein-carbohydrate ratio by the domestic chick. *Physiol. Behav.*, 20, 339-344.
- Kennedy J.M., 1980. The development of dietary preferences in pigs and poultry. In : H. Bickel (ed), Palatability and flavor use in animal feeds, 141-146. Verlag Paul Parey, Hamburg.
- Kennedy J.M., Baldwin B.A., 1972. Taste preferences in pigs for nutritive and non nutritive sweet solutions. *Anim. Behav.*, 20, 706-718.
- Kyriasakis I., Emmans G.C., Whittemore C.T., 1990. Diet selection in pigs : choices made by growing pigs given foods of different protein concentrations. *Anim. Prod.*, 51, 189-199.
- Lawrence A.B., Illius A.W., 1989. Methodology for measuring hunger and foods needs using operant conditioning in the pig. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 24, 273-285.
- Mc Laughlin C.L., Baile C.A., Buckholtz L.L., Freeman S.K., 1983. Preferred flavors and performance of weaning pigs. *J. Anim. Sci.*, 56, 1287-1293.
- Meunier-Salaün M.C., Faure J.M., 1984. On the feeding and social behaviour of the laying hen. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 13, 129-141.
- Meunier-Salaün M.C., Vantrimpont M.N., Raab A., Dantzer R., 1987. Effect of floor area restriction upon performance, behavior and physiology of growing-finishing pigs. *J. Anim. Sci.*, 64, 1371-1377.
- Meunier-Salaün M.C., Turro I., Picard M., 1994. Expérience alimentaire précoce chez le porcelet et le poussin. Rôle des facteurs sociaux. In : M. Picard, R.H. Porter, J.P. Signoret (eds), Comportement et adaptation des animaux domestiques aux contraintes de l'élevage : bases techniques du bien-être animal, 77-91. INRA, Paris.
- Picard M.L., Uzu G., Dunnington E.A., Siegel P.B., 1993. Food intake adjustments of chick : short term reactions to deficiencies in lysine, methionine and tryptophan. *Br. Poult. Sci.*, 34, 737-746.
- Picard M., Faure M., Dunnington E.A., Siegel P.B., Uzu G., Dalibard P., 1994. Food intake behavior and aminoacids in poultry. Rhône Poulenc Animal Nutrition, Antony, France, 42 p.
- Rogers P.J., 1990. Why a palatability construct is needed. *Appetite*, 14, 167-170.
- Rogers P.J., Blundell J.E., 1991. Mechanisms of diet selection : the translation of needs into behaviour. *Proc. Nutr. Soc.*, 50, 65-70.
- Rose S.P., Kyriasakis I., 1991. Diet selection of pigs and poultry. *Proc. Nutr. Soc.*, 50, 87-98.
- Rossi J., 1980. The theory of feed conditioning and its application in the weaning of piglets. In : H. Bickel (ed), Palatability and flavor use in animal feeds, 133-140. Verlag Paul Parey, Hamburg.
- Rozin P., 1976. The selection of foods by rats, humans and other animals. In : J.S. Rosenblatt, R.A. Hinde, E. Shaw, C. Beer (eds), Advances in the study of behaviour, 21-76. Academic Press, New York.
- Stephens D.W., Krebs J.R., 1986. Foraging theory, Princeton University press, NJ, USA, 247 p.
- Thomas C., Signoret J.P., 1989. Apprentissage de l'utilisation d'un système de libre service alimentaire par un groupe de truies gestantes : rôle des facteurs individuels et sociaux. Journées Rech. Porcine en France, 21, 297-301.
- Turro I., Porter R.H., Picard M., 1994. Olfactory cues mediate food selection by young chicks. *Physiol. Behav.*, 55, 761-767.
- Turro-Vincent I., 1994. Ontogenèse du comportement alimentaire du poussin (*Gallus domesticus*) dans les conditions de l'élevage intensif. Thèse de Doctorat Université François Rabelais, Tours, 205 p.
- Turro-Vincent I., Launay F., Mills A.D., Picard M., Faure J.M., 1995. Experiential and genetic influences on learnt food aversions in Japanese quail selected for high or low levels of fearfulness. *Behav. Proc.*, 34, 23-42.
- Uzu G., Picard M., Dunnington E.A., Siegel P.B., 1993. Feed intake adjustments by hens to feeding regimens in which dietary methionine is varied. *Poult. Sci.*, 72, 1656-1662.

Abstract

Factors involved in feed choices in pigs and poultry.

During their life, pigs and poultry are submitted to feed changes which need rapid adaptation. Additive substances, flavor or nutritive compounds, are used to improve the palatability and stimulate the intake of the feed. Most studies on palatability considered feeding behaviour in choice situation or operant conditioning. The present review gives a critical analysis of these methodologies and focuses how the choices expressed by animal are depending on the experi-

mental context and are resulting from the concurrence between the animal, the feed and the environment in a spatiotemporal dynamic. The behavioural analysis point out the ethological characteristics implicated in the feeding activity, especially the role of experience and social factors. A better estimation of the feeding motivation could improve the understanding of the choice concept.

MEUNIER-SALAÜN M.C., PICARD M., 1996. Les facteurs des choix alimentaires chez le porc et les volailles. *INRA Prod. Anim.*, 9 (5), 339-348.