



HAL
open science

Variation of feed intake in broiler chickens in case of sequential feeding

Isabelle Bouvarel

► **To cite this version:**

Isabelle Bouvarel. Variation of feed intake in broiler chickens in case of sequential feeding. Life Sciences [q-bio]. AgroParisTech, 2009. English. NNT : 2009AGPT0019 . pastel-00005251

HAL Id: pastel-00005251

<https://pastel.hal.science/pastel-00005251>

Submitted on 28 Jul 2009

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

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

THÈSE

pour obtenir le grade de

Docteur

de

**l'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement
(Agro Paris Tech)**

Spécialité : Ethologie, Nutrition Animale

*présentée et soutenue publiquement
par*

Isabelle BOUVAREL

le 10 avril 2009

**VARIATIONS D'INGESTION CHEZ LE POULET DE CHAIR
LORS D'UNE ALIMENTATION SEQUENTIELLE**

*Directeur de thèse : **Christine LETERRIER***

Travail réalisé : INRA, UMR85 PRC, F-37380 Nouzilly

Devant le jury :

Mme Christine DUVAUX-PONTER , Professeur, INRA-UMR 791.....	Président
Mme Marie-Christine MEUNIER-SALAUN , IR1, INRA.....	Rapporteur
M. Gilles FROMENTIN , IR HC, INRA UMR 914.....	Rapporteur
M. Denis BASTIANELLI , CR, CIRAD.....	Examineur
M. Guido RYCHEN , Professeur, INPL ENSAIA.....	Examineur
Mme Christine LETERRIER , DR2, INRA UMR 85.....	Examineur

A Lucie, Arthur et Antoine

Remerciements

Ce travail a été réalisé au sein de l'UMT Bird à l'Unité de Recherches Avicoles à Nouzilly dans l'équipe Dynamiques Nutritionnelles. Tous mes remerciements à l'ITAVI qui m'a laissé mener ce projet à bien, et à l'URA pour son accueil.

Je remercie les membres du jury d'avoir accepté de juger mon travail. Christine Duvaux-Ponter, qui a toujours assuré le lien avec AgroParisTech, Marie-Christine Meunier Salaün que je retrouve avec plaisir de l'autre côté de la barrière, Gilles Fromentin que je vais découvrir autrement que par mes lectures, Guido Rychen et son charisme et enfin, Denis Bastianelli et sa grande perspicacité (et son goût pour les tartes à la framboise...).

Christine Leterrier, qui m'a encadrée durant ces trois ans, je ne te remercierai jamais assez pour tout ce que tu as pu m'apporter. Je me suis lancée dans cette aventure, il est vrai, sans mesurer au départ tout ce qui m'attendait, mais aussi sans mesurer tout l'intérêt de l'exercice. Tu m'a appris plusieurs choses importantes même si l'application n'est pas toujours facile : ne pas avoir d'a priori et toujours chercher à rendre simple quelque chose de compliqué... Je salue ton ouverture d'esprit, ta façon d'aborder et de réaliser ton travail (ne change rien), et aussi te remercie pour ta confiance et ces échanges enrichissants qui je l'espère beaucoup, continueront...

Un grand merci à Anne-Marie Chagneau, sans qui rien de tout cela n'aurait pu se faire. Nous en avons pesés des mangeoires et des poulets, toujours dans l'organisation la plus parfaite. Durant ces années, nous sommes passées ensemble par toutes les couleurs de l'arc en ciel...

Merci à Sophie Tesseraud, pour l'intérêt porté à ce travail, l'aide apportée avec toujours beaucoup de clairvoyance et d'efficacité. Merci aussi à Anne Collin pour ses explications de texte.

Merci à Philippe Lescoat pour son soutien moral, sa vivacité d'esprit et son dynamisme. A toi, maintenant, de t'y coller (vois-tu à quoi je pense ?).

Merci à Guillaume Ferreira qui m'a beaucoup apporté avec ses petits rats... Salut voisin, et bon vent dans le Sud Ouest !

Merci aux itaviettes, Angélique, Vérane et Laure, pour leur dynamisme, qui nous portent toutes les quatre...

Merci à tous les DN's pour leur bonne humeur et la bonne ambiance qui règne dans notre équipe. Votre gentillesse est un vrai réconfort. Merci à Michel pour la formulation de aliments, à Jean-Marc pour toutes les analyses...

Merci à Kléber et ses gâteaux (ou plutôt ceux de sa femme). Travailler à tes côtés a été un vrai plaisir.

Merci à Stéphanie pour son aide, et pas de répit, un autre challenge nous attend !

Voilà, j'arrive au bout de cette aventure, de ce marathon un peu plus long que 42,195 km finalement. « Mais qu'est-ce que tu vas bien pouvoir faire maintenant ? » s'inquiète Lucie. Merci à Christophe et aux enfants pour leur patience, à mes parents, à Sophie et Zézette pour l'intérêt porté à mon travail : et oui, ces petites bêtes sont passionnantes...

Le mot de fin est pour Michel (P.) bien sûr, le géniteur de tout ce travail, sans qui rien de tout cela ne serait arrivé. Un immense merci à toi pour ta confiance, pour m'avoir mise sur les rails, avec toujours un œil, de loin, et pourtant toujours tellement présent...

Résumé

L'alimentation séquentielle (AS), qui consiste à distribuer de manière cyclique deux aliments différents, permet de recréer partiellement les conditions d'une alimentation plus variée. L'objectif de la thèse a été de mieux comprendre comment le poulet nourri en AS adapte son ingestion, en fonction du temps et des caractéristiques énergétique et protéique des aliments. Quatre expériences ont été réalisées avec des poulets de chair mâles à croissance rapide. L'AS a été pratiquée avec des cycles de 48 h et des couples d'aliments variant par leur caractéristiques énergétique (2800 (E-) et 3200 kcal/kg (E+)) et/ou protéique (230 (P+) et 150 g/kg (P-)), et a été comparée à une alimentation complète C (3000 kcal/kg et 190 g/kg de protéines).

Une première expérience indique que le poulet n'adapte pas sa consommation à la teneur énergétique de l'aliment à l'échelle de 24h et est très lent à adapter sa consommation à la teneur en protéine (plus d'une semaine). L'âge d'introduction de l'AS (10 et 18 j) n'a pas modifié ces réactions. Nous avons ensuite évalué si les variations d'ingestion sont liées à des préférences alimentaires (Exp. 2 et 3). Le poulet apprend à reconnaître l'aliment le plus énergétique qu'il préfère nettement, contrairement à l'animal naïf. Par ailleurs, il n'exprime pas clairement de préférence entre les aliments variant en protéines. Des interactions entre les propriétés nutritionnelles et sensorielles des aliments pourraient expliquer ces résultats. Enfin, nous avons observé (Exp. 4) que, même si le poulet exprime une préférence pour l'aliment le plus dur, la reconnaissance de l'aliment le plus énergétique ne repose pas uniquement sur cette caractéristique.

Le poulet développe ainsi très vite une préférence pour l'énergie, acquise lors d'expositions successives. Cette préférence alimentaire guide la consommation d'un jour à l'autre, aboutissant à un équilibre du fait de la symétrie des apports. La variation de la teneur en protéines engendre quant à elle des effets plus faibles sur l'ingestion et après une période d'exposition plus longue. Pour adapter leur ingestion, les poulets apprennent à reconnaître les aliments, en associant les caractéristiques sensorielles aux effets post-ingestifs perçus. Ces sensorialités, et notamment celles faisant intervenir la vision et le toucher, ne sont pas encore bien évaluées et nécessitent des investigations supplémentaires.

Mots clés : poulet de chair, alimentation séquentielle, comportement alimentaire, énergie, protéines

Abstract

Variation of feed intake in broiler chickens in case of sequential feeding

Sequential feeding (SF) is a cyclic feeding program with two diets for one or several days which can partially recreate the conditions of a more varied diet. The aim of this present study was to understand better how the chicken in SF adapts feed intake, depending on the time, and energy and protein contents. Four experiments were conducted with male broiler chickens. SF was carried out during 48h-cycles with pairs of diets varying in energy (2800 (E-) and 3200 kcal / kg (E +)) and / or protein contents (230 (P +) and 150 g / kg (P-)). SF schedules were compared to C diet (3000 kcal / kg and 190 g / kg crude protein).

The 1st experience indicates that the chicken does not adapt its consumption to the energy content over 24 h since it eats more of the concentrated diet, and it is very slow to adjust its feed intake to protein content (more than one week). The age at which SF (D10 and D18) was introduced did not affect these reactions. The two following experiments aimed at evaluate if feed intake reactions depend on feed preferences. Experimented chickens showed a clear preference for the energy-rich diet compared to naïve chickens, which preferred the energy-poor diet. However, preferences for protein seemed to be not very clear. Interactions between the nutritional properties and sensorial cues of feed could explain these results. We observed that, even if the chicken expressed a preference for the harder pellets, the feed recognition of energy content was not related to this characteristic.

The modern chicken quickly develops a preference for energy, which is not spontaneous but acquired over successive exposures. This preference drives feed intake from one day to another, resulting in a balance due to the symmetry of the inputs. The variation of protein content leads to lower effects on feed intake and this after a longer exposure. To adapt their feed intake chickens learn to recognize feed, by associating sensory characteristics to post-ingestive effects. These cues, which involve visual and tactile elements, are still difficult to evaluate accurately and require further investigation.

Key words: broiler chicken, sequential feeding, feeding behaviour, energy, protein

Liste des publications

Publication n°1 :

Bouvarel I, Chagneau AM, Lescoat P, Tesseraud S and Leterrier C 2008. Forty-Eight-Hour Cycle Sequential Feeding with Diets Varying in Protein and Energy Contents: Adaptation in Broilers at Different Ages. *Poultry Science* 87(1), 196–203.

Publication n°2 :

Bouvarel I, Vallée C, Chagneau AM, Constantin P, Lescoat P, Ferreira G and Leterrier C 2008. Effects of various energy and protein levels during sequential feeding on feed preferences in meat-type chickens. *Animal* 2(11), 1674-1681.

Publication n°3 :

Bouvarel I, Chagneau AM, Lecuelle S, Lescoat P, Ferreira G, Duvaux-Ponter C and Leterrier C 2009. Feed composition and hardness interact in preference and intake in chickens. *Applied Animal Behaviour Science* 118: 162-168.

Sommaire

Introduction	10
Chapitre 1 : Etude bibliographique - Par quoi est déterminée l'ingestion ?	15
A. Le rythme d'ingestion chez les volailles	17
B. Des signaux sensoriels immédiats (minute)	17
1- La vision	19
2- L'olfaction	20
3- Le toucher	21
4- Le goût	22
C. Des signaux intervenant à court terme (moins d'une heure)	23
1- Signaux mécaniques et chimiques	23
2- Signaux de satiété	24
D. Des signaux neuroendocriniens et métaboliques intervenant à long terme	26
1- Au niveau central	26
2- Connexion entre le foie, le tissu adipeux et le cerveau	28
3- Influence des nutriments	29
3-1- Les différents macronutriments	29
3-2- Aliment riches ou pauvres en protéines	30
3-3- Détection d'une carence sévère en acides aminés	31
E. Les apprentissages alimentaires	32
1- La mémoire	32
2- Nature des apprentissages	34
2-1- Apprentissages visuels, tactiles et olfacto-gustatifs	34
2-2- Apprentissages aversifs et appétitifs liés aux conséquences post-ingestives	35
2-3- Le poulet a-t-il une représentation mentale de l'aliment ?	37
F. La prise alimentaire : conséquences selon les modes d'alimentation	38
1- Les différents modes d'alimentation	38
2- Impact de la temporalité des apports : l'alimentation séquentielle	39
2-1 Les premières expériences d'alimentation séquentielle	39
2-2 Les expériences plus récentes	39
Conclusion générale de l'étude bibliographique	43

Chapitre 2 : Présentation des expériences et des résultats	44
Rappel des objectifs	45
Les programmes alimentaires	45
Mesures des caractéristiques physiques des aliments	46
Mesures de consommation réalisées sur les animaux	47
Descriptif des publications	48
Publication 1. Distribution séquentielle d'aliments variant en protéines et en énergie sur des cycles de 48h : adaptation du poulet à différents âges	50
A. Objectifs et mesures	51
B. Publication 1	53
C. Résultats	61
1- Ajustement de l'ingestion en fonction des apports énergétique et protéique	61
2- Capacité du poulet à supporter des aliments déséquilibrés en énergie et protéines	63
D. Conclusions	64
Publication 2. : Effets des teneurs en énergie et protéines d'aliments lors d'une distribution par séquence, sur les préférences alimentaires du poulet de chair	65
A. Objectifs et mesures	66
B. Publication 2	68
C- Résultats	77
1- Ajustement de l'ingestion en fonction des apports	77
2- Des préférences alimentaires ?	78
D. Conclusions	79
Publication 3. : La composition de l'aliment et sa dureté interagissent dans l'établissement de la préférence et l'ingestion chez le poulet	80
A. Objectifs et mesures	81
B- Publication 3	83
C- Résultats	91
1- En situation d'alimentation séquentielle	91
2- En situation de choix	91
D. Conclusions	92

Chapitre 3 : Discussion	93
A- Observer les régulations à différents pas de temps	94
1- La réaction à court terme (h)	95
a) La teneur énergétique de l'aliment influence le choix à court terme	95
b) La teneur en protéines modifie peu le choix à court terme	96
c) L'énergie et les protéines influencent indépendamment l'ingestion	96
2- La réaction à moyen terme (jour) et à long terme (semaine)	97
a) Une forte attirance pour l'énergie	98
b) Protéines : une faible adaptation de l'ingestion	98
c) Energie et protéines interviennent indépendamment	99
B- Les poulets apprennent-ils à préférer certains aliments ?	100
1- Effet de l'expérience - apprentissage	100
a) Variation de l'énergie	100
b) Variation de la teneur en protéines	102
c) Un apprentissage renforcé avec l'énergie et la protéine	103
2- La facilitation sociale exacerberait les réactions	104
C- Les sensorialités de l'aliment explorées et à explorer	106
Conclusion générale et perspectives	108
Références bibliographiques	113

Introduction

Introduction

Pendant des millions d'années, les oiseaux ont évolué dans un environnement complexe où aucun des aliments disponibles n'était équilibré nutritionnellement. Ils ont pourtant su s'adapter à différentes situations grâce à leurs perceptions sensorielles et leurs capacités d'apprentissage (Emmans, 1991). Dans la pratique, les poulets de chair à croissance rapide reçoivent au fil du temps des aliments agglomérés, adaptés en taille et en composition, à leur stade physiologique. S'alimenter d'un régime complètement équilibré est relativement récent et fait partie de l'ensemble des facteurs d'homogénéisation de l'environnement des volailles : température, espace, lumière,... (Picard et al., 1999).

La gestion d'un régime alimentaire complexe est un outil qui reste encore assez peu exploré à ce jour, dans les conditions de l'élevage moderne. D'autres techniques de distribution de l'aliment permettent non pas de distribuer « un » aliment mais « des » aliments, recréant ainsi partiellement des conditions d'alimentation plus variées. Le mélange d'une céréale en l'état à un aliment complémentaire, est une technique souvent pratiquée en Europe du nord pour réduire les coûts de production. Cette technique est intéressante mais peut induire un tri particulier augmentant l'hétérogénéité du poids des animaux. Une autre méthode, le libre choix, consiste à apporter deux aliments simultanément en les séparant dans l'espace. Dans cette situation, les animaux peuvent exprimer complètement leurs préférences alimentaires, et ceci ne permet pas d'aboutir toujours à un équilibre alimentaire optimum au sens de l'intérêt de l'éleveur.

Une autre technique, la distribution séquentielle, consiste à distribuer de manière cyclique deux aliments différents, dont la combinaison permet des apports nutritionnels équilibrés. L'alimentation séquentielle donne la possibilité au poulet d'exprimer des tendances naturelles de consommation, contraintes toutefois par la durée de distribution des aliments. Le poulet est en effet poussé à consommer un aliment moins préféré si la durée d'accès est longue. Cette méthode a été testée avec des résultats satisfaisants en conditions de production, en utilisant alternativement du blé entier et un complémentaire riche en protéines (Noirot et al., 1999). L'alimentation séquentielle a été étudiée par ailleurs pour la production de poulets lourds, pour lesquels le risque d'apparition de troubles de la démarche est élevé. Différents travaux indiquent que l'utilisation de deux aliments de caractéristiques énergétique et protéique différentes se révèle efficace en conditions de production, avec l'absence de dégradation du poids et de l'efficacité alimentaire (Bouvarel et al., 2004) et que cette technique permet d'améliorer le bien-être des animaux en réduisant les troubles locomoteurs, du fait certainement d'une activité plus importante (Bizeray et al. 2002 ; Bouvarel et al., 2004 ; Leterrier et al. 2005). Plus récemment, l'alimentation séquentielle a été expérimentée pour compenser les effets négatifs d'un climat tropical chez les poulets de chair en finition. L'idée est de pousser l'animal à

moins consommer d'aliment durant la journée tout en maintenant un minimum d'ingestion, de manière à éviter un jeûne complet dans la journée et une trop forte consommation le soir. Ceci a été réalisé en distribuant du maïs concassé la journée et un aliment commercial la nuit, mais l'utilisation d'un aliment complémentaire nocturne enrichi en acides aminés indispensables s'avère indispensable (Lozano et al., 2006). Par ailleurs, l'alimentation séquentielle peut permettre de réduire le coût des aliments grâce à l'introduction de matières premières intermédiaires en énergie et protéines vis-à-vis des céréales et du soja : il s'agit de la féverole et des coproduits de biocarburant comme le tourteau de colza expeller et la drêche de blé, dont les tonnages augmentent actuellement. Les performances de croissance de poulets recevant un jour sur deux un aliment (riche en protéines et bas en énergie) contenant des teneurs élevées en colza, féverole ou drêche de blé, en alternance avec un aliment riche en énergie et pauvre en protéines sont comparables à celles obtenues avec une alimentation complète, lorsque la valeur nutritionnelle de ces nouvelles matières premières est bien connue (Bouvarel et al., 2009b). L'intérêt économique de l'alimentation séquentielle dépend directement du rapport de prix entre le soja et les céréales, plus important lorsque leur prix respectif se rapproche : le gain obtenu sur le prix d'aliment est alors de l'ordre de 1 à 2% (Gard, 2008).

Le succès de l'alimentation séquentielle repose sur les niveaux d'ingestion respectifs de chacun des aliments. Avec des cycles longs de 48h, l'alternance de deux aliments différant par leurs teneurs en énergie et protéines engendre chez le poulet des modifications de l'ingestion, aboutissant à un équilibre alimentaire global permettant de maintenir de manière remarquable la croissance (Bouvarel et al., 2004). C'est pourquoi le modèle d'alimentation séquentielle basé sur des cycles de 48h et avec des aliments variant par leurs caractéristiques énergétique et protéique, représente un paradigme intéressant pour mieux comprendre le déterminisme de la prise alimentaire. La maîtrise de l'ingestion est un élément de compétitivité majeur pour les productions avicoles, l'expression du potentiel de croissance élevé des volailles dépendant en premier lieu de la quantité d'aliment ingérée.

La prise alimentaire dépend d'un ensemble de phénomènes complexes qui met en jeu, à long terme des processus métaboliques en lien avec la régulation de la balance énergétique, mais aussi avec les besoins protéiques, et à court terme, la perception sensorielle de l'aliment par l'animal et ses préférences. Le choix alimentaire à court terme se base sur les caractéristiques physiques de l'aliment, lesquelles sont peu à peu associées aux caractéristiques post-ingestives, par un processus d'apprentissage. Collier et Johnson (1990) indiquaient que, si l'animal comprend son environnement, et notamment alimentaire, il est alors capable de s'adapter en anticipant ses besoins. En situation d'alimentation séquentielle, les animaux confrontés à deux aliments déséquilibrés en énergie et protéines, voient leur état métabolique modifié d'un jour à l'autre. La modification des teneurs en nutriments modifie en général également les caractéristiques sensorielles des aliments. L'ingestion peut être alors guidée à la fois par des préférences alimentaires et par des besoins nutritionnels qui vont dépendre de l'aliment consommé le jour précédent.

L'objectif de cette thèse a été de chercher à mieux comprendre le processus qui conduit le poulet de chair à harmoniser le choix alimentaire à court terme avec une régulation à plus long terme. L'idée est d'explicitier ce qui compte pour les volailles et d'explicitier la notion « d'inconfort minimal » guidant l'ingestion, développée par Forbes (2005).

Le travail a porté sur la dissociation des effets propres des apports énergétiques et protéiques qui, dans les modèles étudiés jusqu'à présent, mêlaient les deux (Bouvarel et al., 2004). La première étape a été de savoir comment les poulets ajustent leur ingestion en fonction des caractéristiques nutritionnelles des aliments, et avec quel délai de réponse. La seconde étape a été de comprendre quels sont les apprentissages générés par le contact régulier avec deux aliments, et comment le poulet repère son nouvel aliment.

Le modèle utilisé chez le poulet de chair à croissance rapide est un programme d'alimentation séquentielle basé sur des cycles de 48h, au cours desquels deux aliments sont présentés pendant des durées égales (Bizeray et al, 2002; Bouvarel et al, 2004). Trois alternances alimentaires ont été pratiquées : des alternances d'aliments différant par leur taux d'énergie, de protéines ou les deux à la fois.

Dans ce document, *une première partie bibliographique* a permis de faire le point sur le déterminisme de la prise alimentaire, en prenant en compte dans la mesure du possible les spécificités du poulet de chair à croissance rapide. Les mécanismes mis en jeu, intervenant à différentes échelles de temps, ont été considérés en dissociant les signaux apparaissant à long terme (j) et à court terme (h). Les capacités d'apprentissage de différentes origines ont été ensuite étudiées. Enfin, les implications de ces mécanismes sur l'ingestion ont été reliées aux différentes situations concrètes d'alimentation, et notamment celle de l'alimentation séquentielle.

Trois publications relatives à quatre expérimentations sont ensuite présentées. *La première*, réalisée avec des poulets élevés en groupe, a cherché à dissocier les effets respectifs des teneurs énergétique et protéique sur l'ingestion et leur délai de réponse, à l'échelle de l'heure, de la journée, du cycle et de la semaine. Cette première expérimentation a permis aussi de vérifier que ce mode d'alimentation était « praticable » au sens de l'éleveur, avec les poulets Ross utilisés actuellement en production, c'est à dire permettant d'atteindre les mêmes croissance, efficacité alimentaire et conformation de carcasse qu'avec un aliment complet, et ceci en démarrant l'alimentation séquentielle à différents âges. *Les trois autres expérimentations* ont cherché à valider le modèle d'alimentation séquentielle et à expliciter les apprentissages alimentaires générés. Elles ont été réalisées avec des poulets placés en cages individuelles. Les consommations ont pu être mesurées sur des pas de temps plus courts (mn) et les préférences alimentaires ont pu être appréciées grâce à une procédure particulière de test de choix (Chagneau et al., 2006). *Les deuxième et troisième expérimentations*

avaient pour objectif d'apprécier plus finement, en fonction des teneurs énergétique et protéique des aliments, les préférences alimentaires et les capacités de reconnaissance des poulets. *La quatrième expérimentation* a visé à étudier la nature des caractéristiques sensorielles impliquées dans la reconnaissance de l'aliment énergétique. *La discussion* vise à analyser le lien entre la consommation à court terme et à plus long terme selon les caractéristiques nutritionnelles des aliments. Les apprentissages générés par l'alimentation séquentielle sont ensuite analysés, ainsi que les sensorialités des aliments impliquées.

Chapitre 1

Etude bibliographique : Par quoi est déterminée l'ingestion ?

Chapitre 1

Etude bibliographique :

Par quoi est déterminée l'ingestion ?

Pour le nutritionniste, l'animal ingère des aliments afin de répondre à des besoins. La consommation énergétique et celle des nutriments, en particulier ceux non synthétisés par l'organisme, permettent d'assurer le métabolisme de base, les activités physiques, la régulation de la température corporelle et les biosynthèses. Mais l'animal consomme aussi en fonction de ses préférences et de la connaissance qu'il a de l'aliment. Les besoins *et* les préférences influencent donc la consommation d'aliment. Avant d'être constituée par l'ensemble des processus métaboliques et biochimiques qui conduisent à la couverture des besoins cellulaires, l'alimentation est avant tout un comportement (Le Magnen, 1992).

La prise alimentaire est gouvernée par différents facteurs successifs : les facteurs sensoriels suivis de facteurs digestifs puis métaboliques, qui selon Blundell (1991) vont déterminer la satiété puis la faim (Figure 1). La régulation de l'ingestion s'effectue par la quantité et la nature des aliments ingérés lors d'une prise alimentaire, et aussi par l'intervalle entre deux prises alimentaires.

La question est alors de savoir comment l'animal « harmonise » au fil du temps ses préférences alimentaires avec ses besoins nutritionnels, pour atteindre un équilibre global.

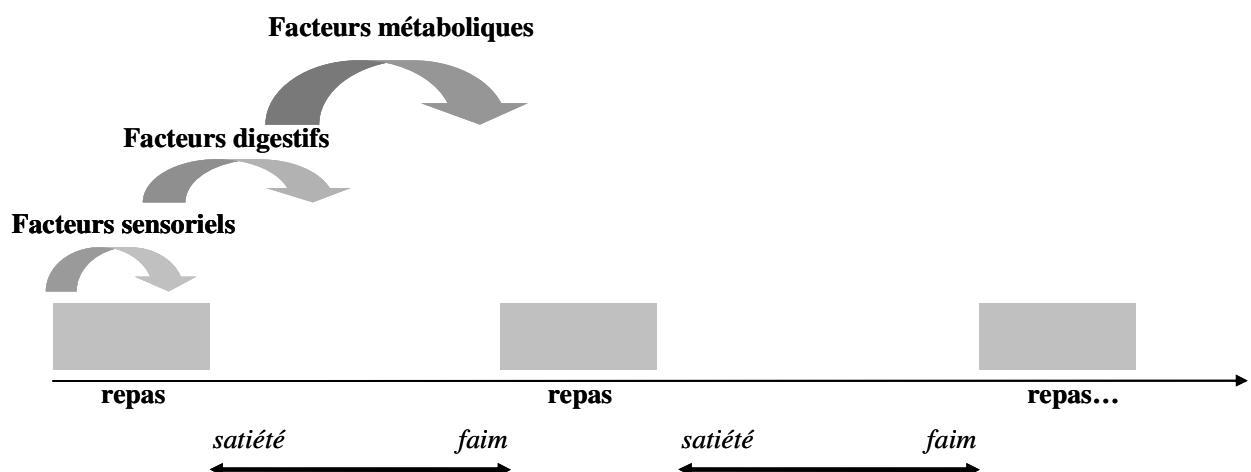


Figure 1 : Cascade de satiété (adapté de Blundell, 1991)

Après avoir décrit le rythme d'ingestion chez les volailles, nous étudierons successivement les signaux qui influencent l'ingestion à des temps différents : *les évènements immédiats* (minutes), de nature sensorielle, *les évènements à court terme* (heure) majoritairement liés à l'activité viscérale, et les évènements apparaissant à *long terme* (journée, semaine), qui implique une modulation du comportement alimentaire en fonction notamment des réserves adipeuses. Nous verrons ensuite les variations d'ingestion selon le mode de distribution de l'aliment, les répercussions de ces mécanismes sur la prise alimentaire.

A. Le rythme d'ingestion chez les volailles

Un épisode de prise alimentaire comprend trois phases : une phase pré-ingestive caractérisée par la sensation de faim, une phase prandiale correspondant à la période de prise alimentaire et au processus progressif de rassasiement, et une phase post-prandiale caractérisée par l'état de satiété dont la durée est variable (Blundell, 1991). La régulation des apports alimentaires peut se faire à la fois sur la quantité et la qualité des aliments ingérés au cours d'un épisode de prise alimentaire, ce qui met en jeu le processus de rassasiement, et sur la durée de l'intervalle entre deux prises alimentaires qui correspond à la période de satiété (Savory, 1999).

Tableau 1 : Durée moyenne des prises alimentaires (¹ activité ininterrompue d'au minimum 5s ; ² activité qui peut être interrompue pendant 10s maximum ou ³ 150s) et intervalle entre les prises chez le poulet de chair

Référence	Age	Durée	Intervalle
	semaine	mn	mn
¹ Picard et al., 1992	3	2,4±0,4	15
² Bokkers et Koene, 2003	4	2,8	10
	7	3,6	26
³ Howie et al., 2008	3 à 5	8,1±0,1	

Le comportement alimentaire peut varier énormément entre individus (nombre d'accès alimentaire, durée et consommation par accès) avec pourtant des consommations quotidiennes identiques (Nielsen, 2004). La définition du « repas » n'est donc pas aisée et dépend essentiellement du choix de la durée minimale de non consommation. Picard et al. (1992) l'ont défini par une durée d'activité alimentaire ininterrompue de 5s minimum. Bokkers et Koene (2003) et Howie et al. (2008) l'ont défini par une activité alimentaire qui peut être interrompue pendant respectivement 10s et 150s maximum. Ces derniers auteurs ont fixé ce seuil, sur la base de 7 000 enregistrements, en fonction de la distribution de l'intervalle entre deux visites à la mangeoire. Les caractéristiques des repas sont donc très variables et peu comparables, et nous parlerons par la suite, plutôt « d'accès

alimentaires ». *La durée moyenne* des accès alimentaires est généralement très courte, de l'ordre de quelques minutes, et sont entrecoupées de périodes plus longues, variant de 15 à 30 minutes selon l'âge des animaux (Tableau 1). Le nombre d'accès à la mangeoire chez des poulets en fin d'élevage est de l'ordre de 30 (Howie et al., 2008) à 50 fois par jour (Weeks et al., 2000).

Le rythme d'ingestion des volailles est dépendant également des caractéristiques de l'aliment (Picard et al., 1997), mais aussi des conditions d'élevage. Le programme lumineux conditionne l'activité des animaux avec un pic d'activité en début et en fin de période éclairée (Buyse et al., 1993 ; Richard et al., 1997), les volailles mangeant très peu durant la phase d'obscurité. La facilitation sociale, c'est à dire l'initiation ou l'augmentation de la fréquence de comportements en réponse à des congénères engagés dans les mêmes comportements (Clayton, 1978), peut aussi modifier les rythmes d'ingestion, avec des patterns d'excitation synchronisée d'ingestion de groupe (Collins et Sumpter, 2007). Le rythme des accès à l'aliment est ainsi le résultat d'une adaptation de l'animal à son environnement et est aussi le reflet d'une régulation interne de l'appétit (Picard et al., 1997).

C'est pourquoi, afin de mieux comprendre les mécanismes gouvernant la prise alimentaire des volailles, l'organisation du comportement alimentaire sera considérée ensuite, non pas en fonction de séquences, mais selon différents pas de temps : la minute, l'heure, la journée et au-delà.

B. Des signaux sensoriels immédiats (minute)

La perception est l'ensemble des mécanismes de traitement des informations sensorielles qui permettent à un organisme vivant, d'agir de manière adaptée dans son environnement, en contrôlant ses actions de manière à assurer sa survie et son adaptation à cet environnement.

Toute perception provient de l'activation d'un grand nombre de structures du système nerveux central par les stimulations sensorielles. Différents systèmes sensoriels sont impliqués dans le comportement alimentaire et chacun en contrôle un aspect différent, permettant ainsi à l'animal de rechercher, trouver et consommer un aliment.

Les différentes perceptions sensorielles sont étudiées successivement *par ordre d'apparition* lors de la présentation d'un aliment : vision, olfaction, toucher puis goût (Figure 2).

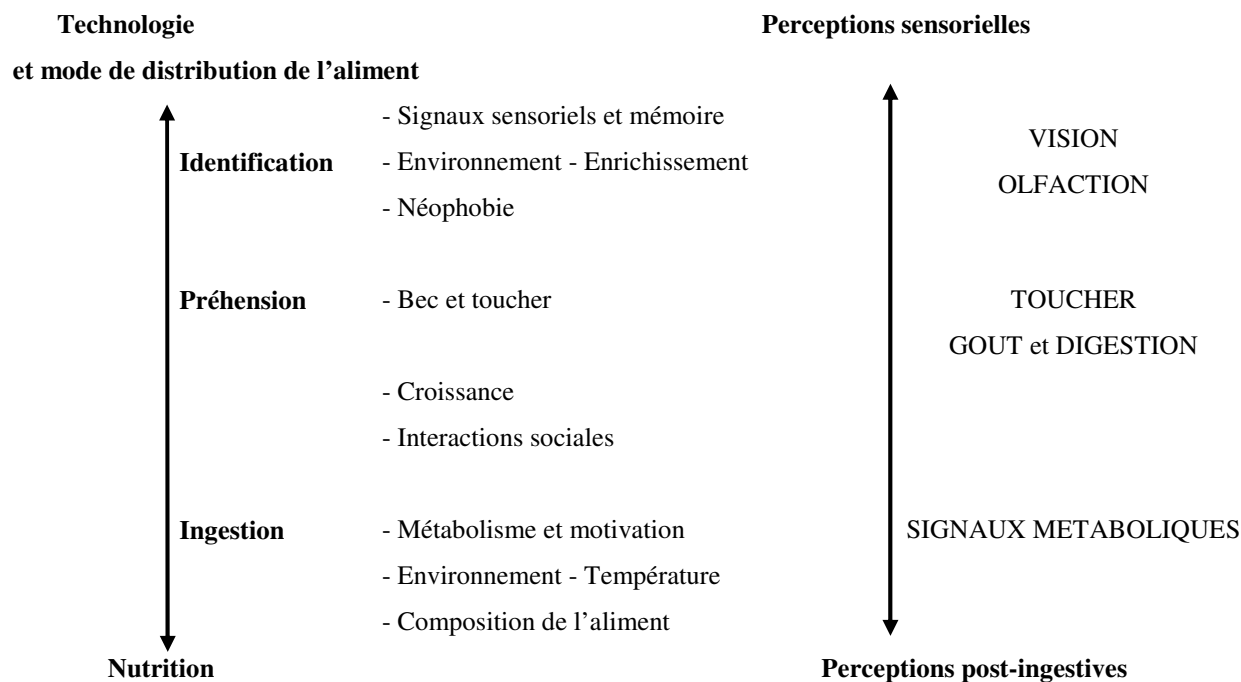


Figure 2 : Les trois phases du comportement alimentaire (Picard et al., 2002)

1- La vision

La vision est la première concernée pour la détection de l'aliment dans l'environnement, l'odeur intervenant chez la volaille dans une moindre mesure.

Du fait de la grande taille des yeux, la vision revêt une grande importance pour les oiseaux. La perception visuelle des particules alimentaires implique des tâches complexes et précises réalisées rapidement (Picard et al., 2002). Les oiseaux sont capables de percevoir avec une grande acuité les détails des aliments proposés (Vilariño, 1997), du fait d'une densité importante de cellules cônes et bâtonnets dans la rétine (Moran, 1982). La vision latérale relativement indépendante entre chaque œil permet au poulet une perception précise de détails rapprochés dans deux secteurs situés à une distance angulaire de 34-39° et 61-66° du bec. Le poulet est capable de réaliser deux tâches simultanément : rechercher de l'aliment et guetter d'éventuels prédateurs grâce respectivement, aux hémisphères gauche et droit du cerveau (Rogers, 1995). L'exposition à la lumière de l'embryon durant les trois derniers jours d'incubation conduit au développement de la latéralisation des capacités à picorer des grains et à détecter des prédateurs (Rogers et al., 2004 ; Dharmaretnam et Rogers, 2005).

Les jeunes poussins sont attirés par des particules brillantes (Rogers, 1995) et les sujets plus âgés par les particules les plus claires (Chagneau et al., 2003 ; Chagneau et al., 2006) et les plus jaunes (Weeks et al., 1997). La perception des couleurs et l'effet de celles-ci sur le comportement des volailles dépendent de leur sensibilité spectrale qui est légèrement différente de celle de l'Homme (380 à 700 nm). Ce dernier possède trois types de cônes qui lui permettent de percevoir les trois couleurs

primaires, le rouge, le vert et le bleu, et a donc une vision trichromatique, tandis que les oiseaux ont une vision tétrachromatique (Burkhardt 1982 ; Osorio et al., 1999). Ils possèdent en effet un quatrième type de cône, qui est sensible à la lumière ultraviolette, et peuvent donc percevoir quatre couleurs primaires, la couleur supplémentaire étant celle des Ultra Violets (UV). Emmerton (1983) a démontré que les pigeons sont capables d'excellentes discriminations de motifs dans les UV. Les pigeons et plusieurs autres espèces aviaires utilisent leur sensibilité aux UV pour voir des objets tels que le plumage ou des fruits qui reflètent la lumière UV (Burkhardt, 1982).

Le système de vision des oiseaux est différent de celui des mammifères et donc celui de l'homme. Les caractéristiques visuelles ne sont pas réellement une propriété de la lumière ou des objets qui la réfléchissent telle que nous la percevons, mais une information provenant du cerveau (Goldsmith, 2006), et de ce fait notre anthropomorphisme tend à limiter le rôle de la vision chez les volailles. En conséquence, la connaissance de la perception effective d'une particule alimentaire par une volaille doit être approfondie afin de mieux comprendre la réaction des animaux face à de nouveaux aliments. De premiers travaux ont été réalisés à l'aide d'analyses d'images de 46 aliments commerciaux sous forme de granulés (Hachemi et al., 2009). Chaque image est segmentée en trois régions homogènes : claire, foncée et très foncée (Figure 3). L'intensité et la déviation standard des trois canaux Rouge Vert Bleu sont calculées au global et pour chaque région. La texture est qualifiée par une méthode multi échelles. Afin d'examiner le pouvoir discriminant des descripteurs et de sélectionner le meilleur ensemble de descripteurs, une méthode de classification multivariée supervisée est utilisée. Quatorze descripteurs de couleur et six descripteurs de texture permettent d'assez bien décrire les aliments (taux d'erreur $\approx 25\%$). Des travaux complémentaires nécessitent d'être poursuivis pour mettre en lien ces descripteurs avec le comportement alimentaire des volailles. L'ajout d'un canal UV permettrait peut-être également d'être plus précis.

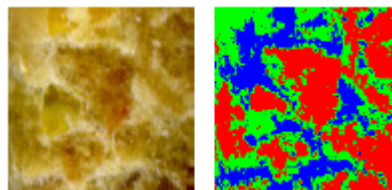


Figure 3 : Segmentation d'une image d'un aliment granulé en trois classes (Hachemi et al., 2009)

2- L'olfaction

Le système olfactif des oiseaux est proche de celui des amphibiens, reptiles et mammifères. Le degré de développement de l'épithélium olfactif varie substantiellement entre oiseaux : la taille et la

complexité du système olfactif sont plus importantes par exemple chez les espèces carnivores ou piscivores que chez les espèces frugivores ou granivores. Le poulet se situe au milieu d'un classement basé sur la taille relative du bulbe olfactif de 124 espèces aviaires. Le ratio entre le diamètre du bulbe olfactif et celui de l'hémisphère ipsilatéral est de 15% chez le poulet, le minimum étant de 3% chez la mésange à tête noire, et le maximum de 37% chez le pétrel des neiges. De nombreuses molécules sont perçues et modifient le comportement des volailles (Jones et Roper, 1997). Des réactions plus ou moins importantes sont observées selon l'origine de l'odeur : le poussin réagit plus à une odeur de menthe qu'à celle d'orange et de lavande (Porter et al., 1999). Le poulet montre une préférence pour les triglycérides à longue chaîne comparé aux triglycérides à chaîne moyenne, plus facilement oxydables, tandis que sans bulbe olfactif, il n'exprime pas de préférence (Mabayo *et al.* 1996). Le poussin d'un jour montre des réponses graduelles à une augmentation de la concentration d'odorants comme l'eugénol, l'iso-amyl-acétate et l'allyl sulfide. La concentration croissante de l'odeur est d'abord non détectée, induit ensuite des réponses positives, puis des réactions négatives de plus en plus fréquentes (Burne et Rogers, 1996).

Ainsi, l'olfaction pourrait jouer un rôle dans le processus de reconnaissance de l'aliment, mais qui est toutefois moins important que celui joué par la vision (Jones et Roper, 1997).

3- Le toucher

La perception tactile des particules alimentaires est essentiellement faite par le bec, qui dispose d'un équipement sensoriel hautement spécialisé constitué de mécanorécepteurs (corpuscules de Merkel et Herbst) regroupés dans les 15-20 papilles dermiques situées juste sous la couche cornée du bec (Gentle et Breward, 1986). La durée d'un coup de bec est relativement brève (130 à 170 ms) et deux coups de bec successifs sont séparés d'une phase d'observation, deux à trois fois plus longue. La majorité des coups de bec ne vise pas à prendre, mais à toucher une particule alimentaire et a donc un objectif purement exploratoire (Picard et al., 2000).

Le bec est utilisé par l'oiseau comme unique organe pour toucher l'environnement et particulièrement l'aliment, mais aussi pour d'autres activités comme : faire le toilettage de son plumage, boire, manger, se défendre, faire son nid ou cocher une femelle (Megret et al., 1996). Le rôle du bec n'est pas seulement de prendre mais aussi d'informer l'animal sur ce qu'il mange et les deux fonctions sont affectées par le débecquage, parfois pratiqué en élevage. Lors de la prise d'une particule, le bec perçoit des informations sensorielles précises (Picard et al., 2002). La taille, la forme et les propriétés de surface des particules interviennent ainsi dans la prise alimentaire.

Les volailles consomment les particules suffisamment grosses pour être saisies efficacement par le bec (Rogers, 1995). Ces préférences correspondent à une optimisation énergétique (bénéfice/coût) du comportement alimentaire (Collier et Johnson, 2004). Les volailles sélectionnent

leur prise alimentaire en fonction de la taille relative des particules au bec, quelle que soit la composition du régime (Portella et al., 1988 ; Nir et al., 1994a ; Wauters et al., 1997), ce qui peut conduire à un déséquilibre alimentaire dans le cas d'un fort tri particulaire. La granulation, par son action de compactage, permet d'améliorer l'efficacité de la prise alimentaire par le bec chez le poulet à croissance rapide (Nir et al 1994a et b, 1995, Quentin et al 2004a, Svihus B. 2004). Les poulets de chair ajustent leur préhension en moins de 10 minutes, après un changement de la taille d'aliments (farine et granulé) de même composition (Quentin et al., 2004a).

En ce qui concerne les propriétés mécaniques des aliments, la seule mesure réalisée à notre connaissance est celle de la *dureté*, qui se quantifie en soumettant le granulé à un test de compression et en mesurant la force à l'écrasement. Des granulés « durs » (0,77 MPa) sont consommés plus rapidement que des granulés plus tendres (0,45 MPa), pourtant de même taille (Picard et al 1997). Néanmoins cette forte dureté est toutefois assez faible comparée à la pratique (>1 MPa). Une trop forte dureté obtenue par une double granulation de l'aliment induit d'ailleurs une baisse d'ingestion (Nir et al., 1994b). A notre connaissance, aucune publication récente ne permet de préciser l'impact de la dureté du granulé sur l'ingestion, alors que des cas de sous-consommations importantes sont observés dans la pratique lors de distribution de granulés très durs chez le poulet à croissance rapide. Il existe vraisemblablement une plage de dureté optimale pour l'animal, en liaison avec la longueur de l'aliment. Des granulés plus durs ont en effet tendance à être plus longs, et donc d'autant moins bien consommés. Pourtant le grain de blé, particulièrement dur (3 MPa), mais lisse et fuselé à ses extrémités est en effet bien consommé. C'est pourquoi d'autres critères, comme la rugosité, l'élasticité et la forme, pourrait également être pris en compte dans l'évaluation des caractéristiques de l'aliment.

4- Le goût

De manière générale, le goût joue un rôle important dans le comportement alimentaire en déterminant si « l'aliment » est nutritif et peut être ingéré, ou est potentiellement toxique et doit être rejeté. Chez l'oiseau, la perception gustative est limitée du fait de l'absence de mastication. Les poulets sont toutefois capables de détecter différentes saveurs (umami, sucré, acide, salé et amer), et consomment les aliments dans un ordre décroissant de préférence : l'aspartame (incorporé à 0,13%), puis la saccharine (0,06%), l'acide citrique (6%), le sel (5%), et la quinine (0,10%) (Balog et al., 1989). Des goûts marqués peuvent donc modifier le comportement alimentaire, mais il est souvent difficile dans la pratique de dissocier le goût de l'odeur perçue lors de l'ingestion d'un aliment (Picard et al., 2000).

Les signaux sensoriels interviennent ainsi depuis la découverte visuelle de l'aliment jusqu'à l'ingestion en passant par l'olfaction, le toucher et le goût, mais ce sont surtout les capacités visuelles et tactiles qui sont utilisées par les volailles pour apprécier leur aliment.

C. Des signaux intervenant à court terme (moins d'une heure)

L'acte alimentaire consiste à remplir le tractus gastro-intestinal. La présence ou non d'aliment dans le tractus digestif (ainsi que la durée du jeûne précédant l'accès à la nourriture) conditionnent la prise alimentaire. Ce contrôle de l'ingestion fait intervenir les notions de faim et de satiété, permettant à l'organisme d'assurer un apport régulier en énergie et en nutriments. Il a lieu à court terme, de repas à repas chez les mammifères, et sur des pas de temps courts chez les volailles, étant donné leur rythme d'ingestion.

2- Signaux mécaniques et chimiques

Le tractus gastro-intestinal agit sur l'ingestion par des effets mécaniques, afin de limiter l'encombrement de l'aliment ingéré, les mécanorécepteurs donnant des informations au cerveau via le nerf vague. L'initiation des repas ainsi que leur arrêt sont associés au taux de remplissage du tractus digestif, qui dépend à la fois de la distension de l'appareil digestif et de la vitesse de passage des digesta. Chez le poulet qui consomme *ad libitum*, l'ingestion paraît synchronisée avec le taux d'évacuation de l'aliment de l'intestin par absorption ou évacuation (Savory, 1979). Dans le cas des poulets à croissance rapide, ces effets mécaniques revêtent une importance capitale dans la régulation de l'ingestion, les poulets consommant jusqu'aux limites de leur capacité physique (Bokkers et Koene, 2003).

Le jabot, dilatation de l'œsophage, constitue un réservoir régulateur du transit digestif. L'aliment y est stocké durant environ 7 mn pour le poulet de chair à croissance rapide, et 25 mn, pour le poulet de souche ponte (Shires et al., 1987). Les particules ingérées nécessitent une hydratation dans le jabot avant d'être broyées dans le gésier. Richardson (1970) indique que le gonflement artificiel du jabot par l'implantation d'un ballon, réduit la quantité d'aliment ingéré. Des mécanorécepteurs situés sur le jabot permettent de réguler sa motricité (Tashani et Leek, 1994). La réplétion du jabot réduit ainsi la prise alimentaire, mais seulement au-delà d'un seuil (Savory, 1979 et 1985). Le niveau d'encombrement de l'aliment, mesuré par sa densité volumique, peut expliquer des variations d'ingestion. Par exemple, des aliments contenant de l'isolat de soja comparé à du tourteau de soja sont moins consommés, du fait principalement d'une plus faible densité volumique (Shelton et al., 2005).

Le gésier comme le jabot possède des récepteurs sensibles à la distension (Denbow 1994). Les grosses particules y séjournent de l'ordre de 30 mn à 4h selon leur résistance, leur forme et leur plasticité, tandis que la fraction liquide y séjourne très brièvement, environ 15 mn, la vidange du gésier ne laissant passer que les particules dont la taille ne dépasserait pas 0,5 à 1,5 mm (Sklan et al., 1975 ; Ferrando et al., 1987 ; Shires et al., 1987, Carré, 2000). Le développement du gésier, et donc sa capacité de broyage et de contrôle du transit intestinal, dépend de la taille des particules présentes. Nir et al (1994b) ont mesuré chez des poulets, un niveau d'ingestion plus élevé entre 7 et 21 jours, lorsque un aliment sous forme de farine présente une distribution de particules de taille moyenne plutôt que fines, corrélativement à un développement accru du gésier. L'aliment granulé induit aussi des effets mais qui sont plus limités qu'avec la farine, certainement du fait de la diminution de la taille des particules lors du process mis en jeu pour la granulation (Svihus et al., 2004). Lors de l'ingestion de granulés, le gésier joue plutôt un rôle d'organe de transit que de broyage et de mélange de l'aliment avec les enzymes digestives (Amerah et al., 2007), et la vitesse de passage de l'aliment est alors augmentée.

Au niveau intestinal, le temps de rétention dans le duodénum est court, de l'ordre de 3 à 7 mn, de même que celui dans la partie supérieure du jéjunum, de l'ordre de 4 à 5 mn (Sklan et al., 1975, Shires et al., 1987). La fin d'un repas est associée au degré d'inhibition du péristaltisme oesophagien causé par le remplissage de l'estomac, du duodénum et du premier tiers de l'iléon chez le dindon (Chaplin et al 1992). Chez le rat, le duodénum n'est pas seulement pourvu de récepteurs de tension, mais présente aussi une riche innervation chémosensible. Il existe des récepteurs sensibles aux glucides, aux acides aminés et aux lipides (Phifer et Berthoud, 1998). Chez le poulet, le duodénum contient des osmorécepteurs mais pas de glucorécepteurs (Denbow, 1989).

2- Signaux de satiété

Les signaux physiques et chimiques ne sont toutefois pas les seuls à contribuer au rassasiement. La présence d'aliment dans le tractus gastro-intestinal stimule la sécrétion d'un grand nombre de peptides (plus d'une vingtaine sont répertoriés), contrôlant la motilité intestinale et les sécrétions digestives, tout en servant de signaux de satiété dans le cerveau (Jensen 2001). Ce système de régulation de l'ingestion, également appelé « système de satiété périphérique » agit *à court terme*, car les effets des peptides ont une courte durée de vie. Parce que les signaux sont seulement actifs durant de courtes périodes, *ils sont effectifs dans la régulation de la taille des repas* mais ne sont pas capables de produire des changements à long terme aux niveaux de la balance énergétique et du poids corporel, une augmentation de la fréquence des repas pouvant être observée (Mc Minn et al, 2000).

Ces signaux sont transmis vers le tronc cérébral par l'activation de voies afférentes vagues ou via des sécrétions de substances signal dans le circuit sanguin (Richards 2003) (Figure 3).

Deux types de signaux produits par le tractus gastro-intestinal sont impliqués : ceux qui stimulent la consommation alimentaire et ceux qui l'inhibent. Pour exemple, la *cholécystokinine* (CCK), inhibitrice potentielle de l'ingestion, a été bien étudiée chez les oiseaux, comme la bombésine et la gastrine (Denbow 1994 ; Kuenzel 1994 ; Jensen 2001). Elle est sécrétée au niveau du duodénum et dans la partie supérieure du jéjunum, en réponse à l'acidification duodénale et à la présence de protéines, d'acides aminés, de lipides et de glucose, qui ont un effet pré-absorptif (Böhme et Blanchard, 1992 ; Bruley des Varannes et al., 1991 ; Yang et al., 1989). La CCK stimule la vidange gastrique et la sécrétion d'enzymes pancréatiques pour aider à la digestion, ce qui favorisent la fin du repas et la satiété postprandiale, mais elle agit aussi sur les fibres du nerf vague, qui innervent l'intestin, le foie et le pancréas et sont connectés au centre de satiété du tronc cérébral (Richards 2003). De nombreuses questions restent en suspens notamment quant à la nature des mécanismes cellulaires en amont des événements que sont la libération de la CCK par les cellules intestinales et son action sur les terminaisons vagues.

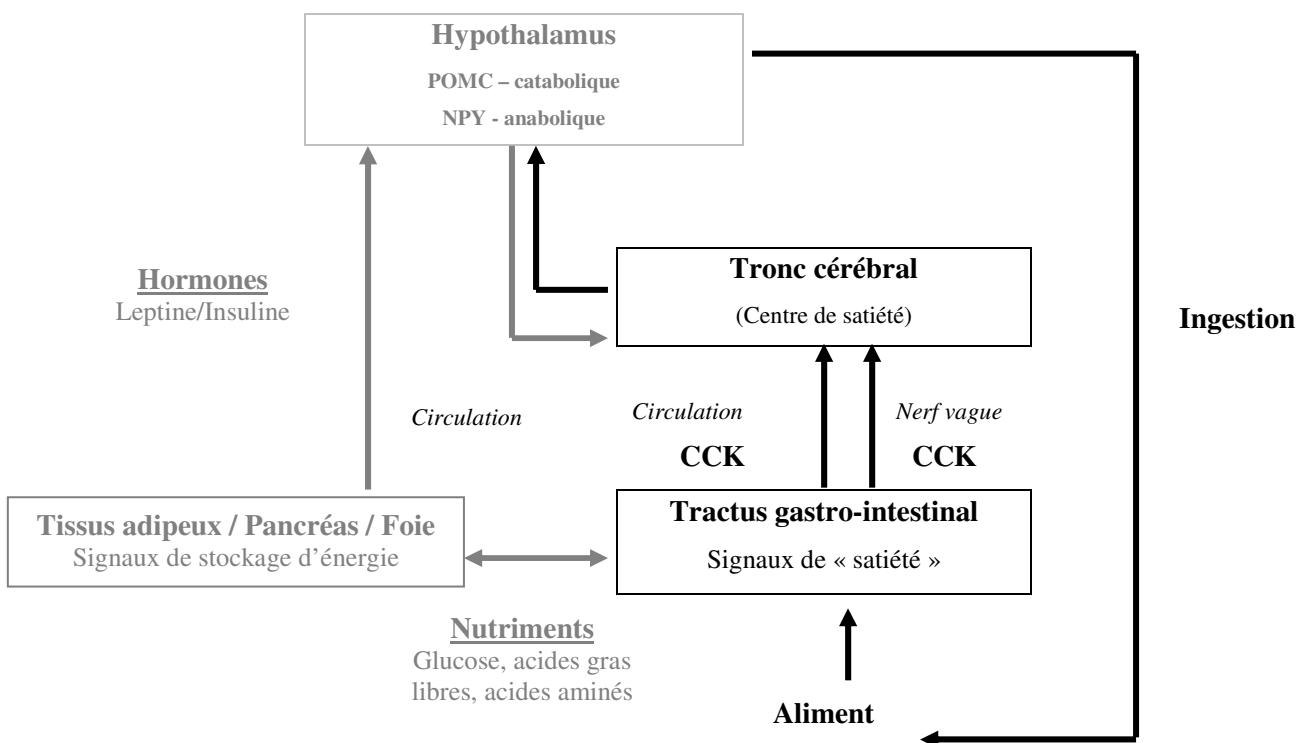


Figure 3 : Modèle de régulation à *court terme* (en noir, représentée par la cholécystokinine) et à *long terme* (en gris, représentée par la leptine et l'insuline) de l'ingestion chez la volaille. CCK = cholécystokinine ; NPY = Neuropeptide Y ; POMC = ProOpioMélanoCortine, (adapté de Richards, 2007)

Au contraire de la CCK, le peptide *ghréline* stimule l'ingestion chez les mammifères, en jouant un rôle dans l'initiation des repas (Wren et al., 2000). La ghréline est produite par le proventricule du poulet mais curieusement, inhibe l'ingestion de poulets quand elle est administrée dans les ventricules cérébraux (Furuse et al., 2001 ; Saito et al., 2002 ; Saito et al., 2005) et par voie périphérique (Geelissen et al., 2006). Ceci semble indiquer une différence liée à l'espèce, dans le fonctionnement des peptides provenant de l'intestin (Kaya et al., 2007). Le régime alimentaire affecte l'expression de la ghréline chez les oiseaux, tout comme chez les rongeurs ou l'homme. Chez le poulet, le passage à un aliment moins riche en protéines (20 à 18%), et plus énergétique, conduit à une diminution du niveau de transcription de cGhrelin mRNA dans le proventricule (Chen et al., 2007).

La régulation de l'ingestion à court terme est liée à la nécessité de limiter l'encombrement de l'aliment ingéré et d'assurer des apports énergétiques et en nutriments réguliers. Chez les volailles, elle est vraisemblablement effective selon un pas de temps *inférieur à une heure* eu égard la rythmicité de la prise alimentaire. Elle fait intervenir des signaux provenant du tractus gastro-intestinal et agissant au niveau central. Les signaux de satiété ont un effet sur la taille de la prise alimentaire.

D. Des signaux neuroendocriniens et métaboliques intervenant à long terme

L'homéostasie énergétique, visant à assurer une situation d'équilibre énergétique, est considérée par les nutritionnistes comme le principal facteur de régulation du comportement alimentaire. La régulation coordonnée de l'ingestion et des dépenses énergétiques doit répondre à des signaux environnementaux externes (disponibilité de l'aliment, composition de l'aliment, photopériode, température, facteurs de stress) et à des signaux physiologiques internes (hormones, stockage d'énergie, et niveaux en nutriments et métabolites). Le cerveau joue un rôle pivot dans les processus d'intégration de tous ces signaux. L'adaptation de l'ingestion intervient à *long terme*, c'est à dire sur plusieurs jours ou semaines chez l'homme.

1- Au niveau central

- Contrôle de l'homéostasie énergétique

La région hypothalamique représente le point de convergence de nombreuses informations périphériques et participe au contrôle de *l'homéostasie énergétique* corporelle de la prise alimentaire. Elle contient de multiples voies nerveuses peptidergiques divisées en deux catégories élémentaires :

anaboliques et cataboliques, impliquées dans la régulation de l'ingestion et l'homéostasie énergétique (Woods et al., 1998). La stimulation de la voie anabolique entraîne une augmentation nette de l'énergie ingérée et du stockage, tandis que la voie catabolique résulte en une baisse nette de l'énergie ingérée et du stockage.

Le système mélanocortine central, constitué d'une collection de neurones exprimant les neuropeptides Y (NPY) et Agouti-related peptide (AgRP), et d'une seconde collection exprimant la proopiomélanocortine (POMC), fait partie des réseaux nerveux impliqués dans la régulation conjointe de l'ingestion et de la dépense énergétique, actuellement les mieux caractérisés (Richards et Proszkowiec-Weglarz 2007) (Figure 3). La stimulation des neurones exprimant NPY/AgRP (anabolique) provoque une augmentation nette de l'ingéré énergétique et du stockage, tandis que la stimulation des neurones exprimant POMC (catabolique) entraîne une baisse de l'énergie ingérée et du stockage.

Au final, la régulation de l'ingestion à long terme implique une régulation de l'ingestion de repas à repas. Les zones du cerveau recevant les signaux de satiété agissant à court terme (tronc central) sont influencées par des signaux agissant à long terme, au niveau de l'hypothalamus, les circuits neuraux connectés entre ces deux zones étant des voies candidates à cette intégration (Mc Minn et al., 2000).

- Contrôle de l'homéothermie

La régulation centrale de l'ingestion et de la balance énergétique implique l'intégration des signaux environnementaux, comme la disponibilité de l'aliment, la photopériode mais aussi la température, qui revêt une importance capitale chez le poulet de chair à croissance rapide.

La production de chaleur ou thermogénèse est une des composantes importantes de la dépense énergétique utilisée par l'animal pour maintenir sa température corporelle. La température est régulée au niveau de l'hypothalamus, qui réagit en activant la thermogénèse ou la thermolyse. De nombreuses hormones interviennent dans la régulation des processus thermogéniques : de manière directe par exemple avec les hormones thyroïdiennes ou indirecte avec l'insuline (Geraert, 1991) ou la leptine et la protéine découplante mitochondriale (UCP) (Dridi et al., 2008). La température corporelle des poulets n'est jamais constante, mais ne peut supporter des variations excédant 2 à 3°C sans mettre en péril la survie de l'animal. La capacité des oiseaux à éliminer la chaleur par voie sensible ou par évaporation est limitée. Sous de fortes chaleurs, les volailles réduisent leur ingestion en fonction de l'élévation de la température pour limiter la production de chaleur, de manière à maintenir leur homéothermie. Cette réduction de l'ingéré atteint 1,5 % par °C au-dessus de 20°C (Geraert, 1991). Les poulets de chair à croissance rapide produisent plus de chaleur que des poules pondeuses ou des poulets de chair à croissance lente. Un problème majeur pour ces animaux est de dissiper la chaleur produite par l'ingestion d'aliment et le métabolisme (Yalçin et al., 1997a et b).

Les régulations visant l'homéostasie énergétique et thermique interfèrent donc et influencent conjointement l'ingestion. Ainsi, pour des conditions de température optimale, le niveau d'ingestion dépend de la teneur énergétique de l'aliment, l'équilibre de la balance énergétique se concrétisant par l'ajustement de l'énergie ingérée à la concentration de l'aliment et, en conditions thermiques limitantes, un ajustement a lieu pour assurer l'homéothermie. Ces ajustements sont bien observés chez le poulet à croissance lente, non sélectionné sur sa vitesse de croissance (Quentin et al., 2003). En revanche, le poulet de chair à croissance rapide consomme plus d'énergie avec un aliment à haute concentration énergétique qu'avec un aliment moins concentré, tandis qu'un ajustement a lieu dès que la température devient trop élevée (>30°C) (Quentin et al., 2003). La corrélation négative entre la quantité ingérée et la concentration énergétique de l'aliment n'est d'ailleurs pas très forte chez le poulet à croissance rapide (Svihus, 2007).

Ainsi, chez le poulet à croissance rapide, ce n'est que quand les conditions deviennent limitantes sur le plan thermique qu'un ajustement de la consommation a lieu assez rapidement (dans la journée) en fonction de la concentration énergétique de l'aliment. La capacité de thermolyse est un facteur de régulation de l'ingestion, qui devient majeur chez le poulet de chair à croissance rapide.

2- Connexion entre le foie, le tissu adipeux et le cerveau

L'excès d'énergie ingérée est stocké sous forme de glycogène et surtout de triglycérides, pouvant ensuite être utilisés comme source d'énergie. Pour assurer un équilibre, la communication du niveau de stockage d'énergie du tissu périphérique vers le système nerveux central est réalisée par une connexion entre les sites de stockage d'énergie (le foie et les tissus adipeux) et le cerveau. Plusieurs dizaines de molécules sont connues pour moduler l'ingestion chez la volaille.

L'une d'elles, *la leptine*, illustre bien cette forme de signal, ainsi que vraisemblablement l'insuline (Figure 3).

Chez les mammifères, des changements dans le niveau circulant de leptine sont perçus au niveau de l'hypothalamus qui régule les changements à long terme de la balance énergétique, en activant ou inhibant des voies spécifiques ana- ou cataboliques. La leptine inhibe la prise alimentaire et augmente la dépense énergétique par l'intermédiaire de son interaction avec ses récepteurs spécifiques de l'hypothalamus. Elle active les voies anorexigéniques (POMC) et inhibe les voies orexigéniques (NPY) (Figure 3). Chez le rat, la leptine a *un effet sur la taille des repas, qui n'est pas compensé par une augmentation de la fréquence des repas* (Flynn et al., 1998).

Chez les espèces aviaires, le rôle de la leptine et de son récepteur dans la régulation du poids et des dépenses énergétiques, est moins bien connu. Le gène de la leptine a été cloné et séquencé chez le poulet par Taouis et al. (1998) et Ashwell et al. (1999), mais une controverse quant à son existence

apparaît à ce sujet (Sharp et al., 2008). Le gène du récepteur de la leptine a été néanmoins identifié et caractérisé chez le poulet et la dinde, et apparaît tout à fait similaire à celui des mammifères (Richards, 2003). De plus, l'administration de leptine exogène est active et réduit la prise alimentaire chez les espèces aviaires (Dridi et al., 2000, 2005 ; Denbow et al., 2000 ; Taouis et al., 2001 ; Cassy et al., 2004). Seule, une publication n'indique pas de baisse d'ingestion (Bungo et al., 1999). Il apparaît donc que, comme chez les mammifères, la leptine a un effet anorexigène signalant le statut énergétique chez les oiseaux (Richards et Proszkowiec-Weglarz, 2007).

Chez le poulet comme chez les mammifères, la leptinémie diminue lors du jeûne et s'élève après le repas, certainement en relation avec la sécrétion d'insuline qui est capable de stimuler l'expression du gène de la leptine par le foie (Cassy et al., 2001). L'effet maximal de la leptine sur l'ingestion est atteint après 4 heures de réalimentation (Dridi et al., 2000).

Le poulet à croissance rapide est moins réceptif aux concentrations de leptine périphériques que le poulet à croissance lente (sélectionné pour la ponte), suggérant que la plus grande vitesse de croissance du poulet doit être liée à une moindre sensibilité des facteurs anorexigènes (Cassy et al., 2004). Chez ce type de poulet, la leptine agit en effet sélectivement sur les voies anaboliques (NPY) plutôt que sur les voies cataboliques (POMC) (Dridi et al., 2005). La densité des récepteurs du NPY est d'ailleurs deux à trois fois plus élevée chez le poulet à croissance rapide que chez la Leghorn (ponte) (Merckaert et Vandesande, 1996).

Le lien entre les réserves énergétiques et la modulation des activités métaboliques a été fait récemment avec l'identification d'une enzyme intervenant dans le maintien de l'homéostasie énergétique cellulaire : l'adénosine monophosphate-activated protein kinase (AMPK). L'AMPK est un régulateur clé du métabolisme énergétique, jouant à la fois sur les métabolismes glucidique et lipidique. Ce senseur énergétique est sensible aux variations du rapport AMP/ATP. Les effets d'une activation de l'AMPK sur le métabolisme énergétique s'observent chez le poulet au niveau hépatique et d'autres tissus périphériques (muscles, tissu adipeux et pancréas) et au niveau hypothalamique (Richards et Proszkowiec-Weglarz, 2007).

3- Influence des nutriments

3-1- Les différents macronutriments

L'animal cherchant à assurer l'homéostasie énergétique, adapte donc son ingestion en fonction des nutriments disponibles. L'énergie apportée par les aliments est disponible sous la forme principale de glucides et de lipides, mais également de protéines. Chez les oiseaux, le site majeur de la lipogenèse est le foie. Lorsque la balance énergétique est positive, l'expression des gènes lipogéniques

est augmentée, conduisant à une augmentation de la production de triglycérides et du stockage de tissu adipeux. En retour, l'expression du gène de la leptine affecte l'ingestion d'aliment, de manière à avoir un ajustement approprié de la balance énergétique (Richards, 2003) (Figure 3).

Chez le rat et chez l'homme, on considère que les protéines ont le pouvoir de satiété le plus élevé, et les lipides le plus faible, les glucides étant intermédiaires (Stubbs et al., 1997). Cette hiérarchie est relative aux capacités de stockage des différents macronutriments mais correspondrait aussi à leur capacité oxydative. Chez les mammifères, la thermogénèse induite par l'ingestion d'aliment est plus élevée pour un régime à haute teneur en protéines comparé à des régimes à haute teneur en glucides ou lipides). Toutefois chez le poulet, avec un modèle de mise à jeun suivie d'une réalimentation, il n'a pas été montré de différences majeures en terme de thermogénèse induite par l'aliment avec une substitution des lipides par des protéines (Swennen et al., 2007). Il a été également montré que l'augmentation de la teneur en protéines en substitution de l'amidon ne modifie pas la production de chaleur ainsi que ses composantes, dont la production de chaleur induite par l'aliment (Noblet et al., 2007).

3-2- Aliment riches ou pauvres en protéines

Chez le rat, l'anorexie induite par l'ingestion d'un aliment *riche en protéines* (apport en AAE largement supérieurs au besoin : x2,5) est liée à l'effet satiétogène des protéines et également à une moindre palatabilité (Bensaïd et al., 2003). Des repas riches en protéines entraîne chez le rat, une activation augmentée des deux zones du cerveau impliquées dans le contrôle de l'ingestion : le tronc cérébral et l'hypothalamus (Faipoux et al., 2008), tandis que le cortex piriforme, impliqué dans la détection d'une carence en acides aminés, n'intervient pas (Fromentin, 2008).

Dans le cas de régimes à *faible teneur en protéines* (non couverture des besoins en AAE : - 50%), le jeune rat répond par une augmentation de son ingestion (White et al., 2000). Une hypothèse avancée par ces auteurs pourrait être qu'une baisse de la sécrétion du neurotransmetteur GABA (acide gamma-amino butyrique), induite par la faible teneur en protéines, au niveau de l'hypothalamus, pourrait entraîner une augmentation de l'ingestion (White et al., 2000).

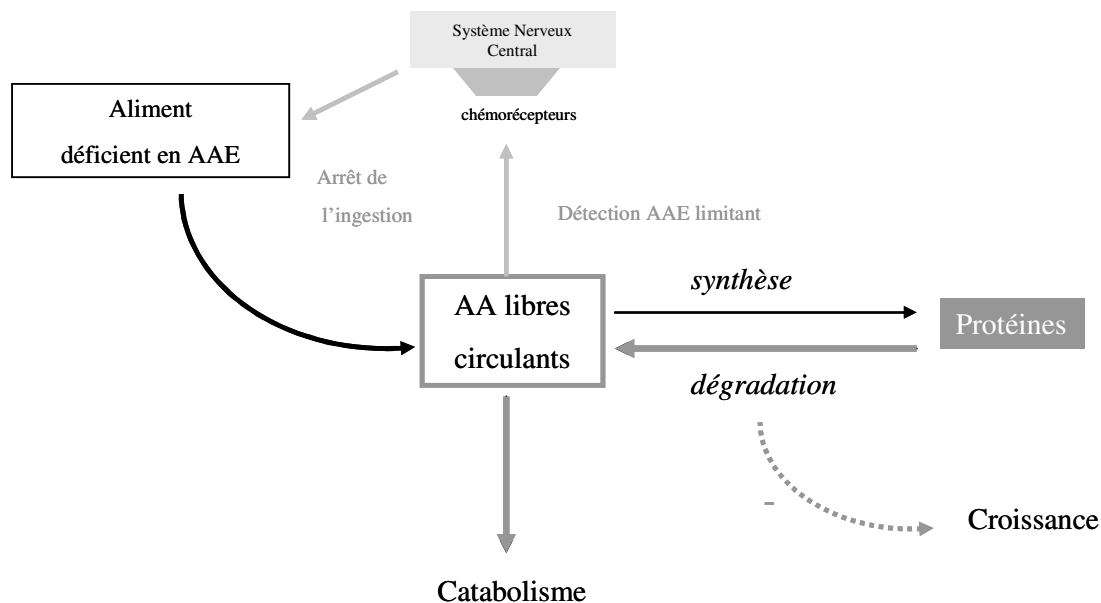
Chez la volaille, des modifications de l'ingestion sont observées également en fonction des teneurs en protéines de l'aliment lorsque l'apport en énergie est maintenu constant. Toutefois, les variations de teneur en protéines testées sont beaucoup plus faibles que dans les expériences décrites précédemment réalisées chez le rat. Une *teneur légèrement réduite en protéines* de l'aliment (-20%) conduit à un maintien de l'ingestion ou à une légère hyperphagie (Pesti et Fletcher, 1984 ; Rosebrough et Steele, 1985 ; Fanher et Jensen, 1989 ; Bregendahl et al., 2002 ; Noy et Sklan, 2002 ; Smith et Pesti, 2002), tandis que l'ingestion est réduite avec *une teneur élevée en protéines* (+20 à +30%)

(Rosebrough et Steele, 1985 ; Noy et Sklan, 2002). Il en résulte ainsi que le contrôle de l'ingéré protéique peut interagir et modifier les facteurs régulant l'ingéré énergétique.

3-3- Détection d'une carence sévère en acides aminés

Dans le cas d'un aliment particulièrement déséquilibré en acide aminé, un mécanisme de détection des déséquilibres alimentaires en acides aminés permet de déclencher une réponse comportementale de rejet de l'aliment. Ce phénomène représenterait un mécanisme protecteur évitant les effets métaboliques délétères d'une ingestion en trop grande quantité d'un régime disproportionné en AAE (Gietzen et Magrum, 2001). La capacité de refuser un aliment déséquilibré en acide aminé procure un avantage à l'animal, en lui permettant de privilégier une nourriture équilibrée et mieux adaptée à ses besoins.

Chez le rat, des travaux anciens avaient déjà révélé le rôle d'une zone du cerveau, le cortex piriforme antérieur, dans la mise en place de l'aversion vis-à-vis de régimes déséquilibrés en acides aminés (Leung et Rogers, 1971). Cette zone est capable de détecter la forte diminution de la concentration sanguine en un acide aminé consécutive à la consommation d'un régime carencé. Les rongeurs peuvent détecter des déficiences en acides aminés et modifier leur comportement alimentaire en seulement 20 minutes (Gietzen et Rogers, 2006) (Figure 4).



Des rats reçoivent un aliment déficient en un AAE (non synthétisable par l'organisme). Après 20 mn, les récepteurs sensoriels situés dans le cortex piriforme antérieur détectent la présence d'un AAE limitant dans le pool libre d'acides aminés. Des signaux sont alors envoyés au système nerveux central et le repas est arrêté brutalement. La diminution de la concentration en AAE alimentaires conduit à une baisse de la synthèse protéique, à une augmentation de la dégradation protéique, à une augmentation du catabolisme de tous les AA et finalement à une baisse de la croissance.

Figure 4 : Détection et conséquences d'une déficience en acide aminé essentiel (AAE) chez le rat, adapté de Gietzen et Rogers, 2006

Chez le poulet, le cortex piriforme semble impliqué comme chez le rat pour ces mêmes fonctions (Firman et Kuenzel, 1988). Comme les rongeurs, les poulets réagissent à des déficits en acides aminés indispensables en un temps rapide. A 8 jours d'âge, des poulets recevant un aliment déficient en lysine, méthionine et tryptophane (-45%) réduisent leur ingestion de 60%, 6h après le changement d'aliment (Picard et al., 1993).

L'ingestion est ainsi régulée à long terme au niveau central depuis des boucles de rétroaction des tissus périphériques, afin d'assurer l'homéostasie énergétique, et ceci de concert avec la recherche de l'homéostasie protéique et de l'homéothermie. Une élévation de la température ou un fort déséquilibre en acide aminé entraîne des ajustements rapides de la consommation d'aliment (dans la journée). Les ajustements d'ingestion liés au maintien de l'homéostasie énergétique ou de l'homéostasie protéique dans le cas de régimes hyper ou hypo protéiques interviennent a posteriori selon des pas de temps plus longs non clairement définis.

E. Les apprentissages alimentaires

Le poulet domestique a besoin d'explorer et de connaître son environnement rapidement après l'éclosion. Il doit être notamment capable de discriminer ce qui est comestible ou toxique pour lui sans l'aide de sa mère. Les capacités sensorielles du poulet et les mécanismes de mémorisation des expériences alimentaires déterminent le comportement de l'animal face à un nouvel aliment.

Il convient ainsi de dissocier, dans l'analyse comportementale, ce qui relève de réactions sensorielles immédiates spontanées, de ce qui provient d'apprentissages, et donc d'informations stockées à long terme.

1- La mémoire

La mémoire est la faculté permettant de stocker, conserver et rappeler des expériences ou informations passées. De nombreux travaux ont été réalisés sur la base d'un test d'évitement passif où un poussin exposé à une perle de couleur enduite d'une substance amère, apprend à éviter ensuite le picorage de cette perle (Rose et al, 1991). Il a pu ainsi être montré qu'après la phase d'acquisition, la mémoire se subdivise en trois phases : la mémoire à *court terme*, la mémoire *intermédiaire* et la mémoire à *long terme*.

Un modèle de mémoire a été établi à partir d'un test d'aversion conditionné (Figure 5). Un entraînement très renforcé engendre une mémorisation à long terme, alors que cette dernière n'est pas obtenue avec un entraînement faiblement renforcé. Les transitions entre les trois phases de mémorisation apparaissent exactement à 15 et 55 mn chez le poussin (Gibbs, 2008) ou les sujets un peu plus âgés (15 jours) (Atkinson et al, 2003).

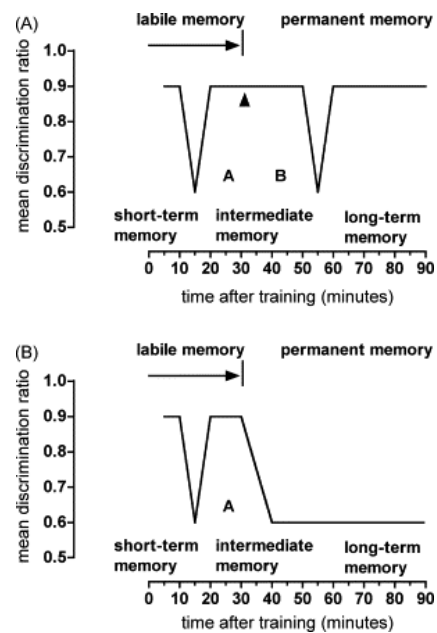


Figure 5 : Modèle de mémoire établi à partir d'un test unique d'apprentissage chez des poussins d'un jour, montrant les différentes étapes de mémorisation avec (A) un entraînement très renforcé et (B) faiblement renforcé. La perte de la mémoire labile avec le test faiblement renforcé coïncide avec la transition entre les deux phases de mémoire intermédiaire (mémoires intermédiaires A et B) 30 min après l'entraînement. La mémoire est mesurée par le ratio de discrimination des deux billes : un ratio de 1 indique que tous les poussins évitent la bille rouge (enduite d'une substance amère pendant la phase d'apprentissage) mais piquent la bleue, tandis qu'avec un ratio de 0,5, les poussins piquent de manière égale les deux couleurs (Gibbs, 2008)

A partir d'une situation ou expérience donnée, l'apprentissage commence par la délivrance d'informations au cerveau, d'origines visuelle, olfactive, tactile ou auditive. Le processus de mémorisation apparaît durant des séquences bien définies d'étapes en cascades dans différentes zones du cerveau (Gibbs, 2008). Chez le poussin, la mémoire à *court terme* permet de retenir et de réutiliser une quantité limitée d'informations et n'entraîne pas de modifications synaptiques (Rose, 1996), tandis que la mémoire à *long terme* apparaît lorsqu'une information contenue dans la mémoire à court terme y est entreposée via un processus de répétition. Elle requiert des modifications synaptiques, structurelles du cerveau, nécessitant la synthèse de nouvelles protéines. Ce phénomène appelé la consolidation (Rose, 1996), apparaît plus facilement chez le poussin que chez le poulet plus âgé

(Turro-Vincent, 1994). Par ailleurs, chez le poussin, plusieurs neurotransmetteurs modulateurs dont la noradrénaline, jouent un rôle clé dans la consolidation de la mémoire (Gibbs, 2008).

Différents peptides jouent un rôle dans l'attention, l'apprentissage, la mémoire et les processus de renforcements. La CCK notamment intervient dans la consolidation de la mémoire d'un régime alimentaire chez les volailles. Chez la jeune caille, le blocage par le Dérivazépide des récepteurs de la CCK situés au niveau digestif inhibe la mémorisation de la consommation d'un nouvel aliment coloré en bleu (Berthelot *et al* 1996). La CCK étant sécrétée au début de la digestion, il peut en être déduit que la mémoire de l'aliment est précoce, même si des renforcements d'origine métabolique peuvent moduler ensuite l'impression laissée à l'animal.

2- Nature des apprentissages

La mémoire permet aux volailles de développer des apprentissages orientant les choix alimentaires. Différents types d'apprentissage sont répertoriés, d'origine céphalique (visuels, tactiles et olfacto-gustatifs) ou dépendant de conséquences post-ingestives.

2-1- Apprentissages visuels, tactiles et olfacto-gustatifs

Le poussin est capable d'éviter une bille colorée s'il connaissait préalablement cette bille enduite d'une substance amère (Rose, 1991). Cet apprentissage est plus marqué lorsque la bille présente une combinaison de couleurs (noire et jaune) plutôt qu'une seule couleur (noire ou jaune) (Johnston et Burne, 2008). Le poussin peut donc associer des sensorialités visuelle et gustative, et ceci d'autant plus que la couleur est discriminante.

Le comportement de picorage est un autre exemple du rôle de l'expérience sur des modifications des préférences de base. Des poussins à qui plusieurs types de graines sont proposés, préfèrent tout d'abord le sorgho et 24h après, des graines plus petites. En revanche, des poussins dont la pointe du bec a été coupée, capables de ce fait d'avalier de plus grosses graines que les autres, maintiennent leur préférence (Hausberger, 1992a). Si les graines sont collées au sol, et ne peuvent donc être avalées, lors d'un second test réalisé 24h après, la préférence initiale pour le sorgho est reportée vers d'autres graines (millet blanc et japonais) chez les poussins débécqués ou non (Hausberger, 1992b). La possibilité d'avalier l'item préféré visuellement peut donc être un facteur déterminant si l'expérience doit renforcer ou modifier les préférences visuelles.

Le poussin est également capable d'apprentissage lors d'associations d'odeur et de goût : il évite une solution d'eau parfumée à l'amande lorsque cette dernière a été préalablement mélangée à de la quinine (Roper et Marples, 1997). Par ailleurs, les poussins peuvent se familiariser précocement,

pendant les deux derniers jours d'incubation et au moment de l'éclosion, à une odeur spécifique (huile essentielle d'orange) : comparés à des poussins non stimulés, les poussins approchent plus rapidement et passent plus de temps près des boîtes dont l'une a été odorisée à l'orange et l'autre non (Porter et Picard, 1998).

2-2- Apprentissages aversifs et appétitifs liés aux conséquences post-ingestives

D'autres cas sont décrits, où l'animal associe les sensorialités de l'aliment aux conséquences post-ingestives. Cette association peut être de type *aversif* lorsque les conséquences sont négatives, ou *appétitive* lorsqu'elles sont positives.

- L'aversion alimentaire conditionnée

Dans le cas d'*aversion alimentaire conditionnée*, l'association d'un aliment à un malaise gastrique engendre une mémoire aversive à long terme (Figure 6).

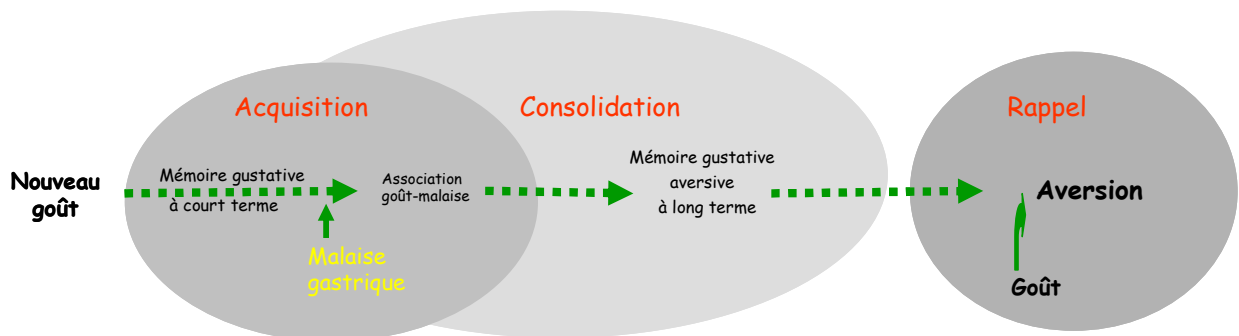


Figure 6 : Mise en place du processus d'aversion gustative conditionnée (d'après Ferreira, 2006)

Le poussin est capable d'associer spécifiquement le fait de manger à l'apparition d'un malaise, et ce, très rapidement après l'éclosion (Hale et Green, 1988). Des poulets exposés brièvement à une nouvelle odeur (orange) puis recevant une injection de LiCl induisant un malaise, montrent ensuite un fort refus de l'aliment sentant l'orange, contrairement aux animaux ayant eu une injection de sérum physiologique (Turro et al., 1994). Il est ainsi suggéré que le poulet apprend à reconnaître des odeurs spécifiques associées à des conséquences négatives, et qu'il est capable d'adapter son comportement alimentaire en fonction de ces odeurs pour optimiser l'ingestion de substances appropriées. Le signal olfactif semble plus efficace que le goût (Turro-Vincent, 1994), ou la couleur (Roper et Marples,

1997) pour former une aversion conditionnée chez de jeunes poussins. Chez le poulet plus âgé (4 semaines), il est difficile d'obtenir une aversion conditionnée avec un seul signal, l'odeur ou l'aspect, mais la combinaison des deux renforce l'effet (Turro-Vincent, 1994). Le poulet plus âgé aurait besoin de plus d'indications que le poussin pour reconnaître son aliment. Par ailleurs, l'aversion conditionnée basée sur une association couleur – malaise (LiCl) n'est pas retenue plus d'une semaine (Hayne et al., 1996). Le retour de la consommation de l'aliment coloré, initialement toxique, semble correspondre à une réponse adaptative : les animaux qui excluraient unilatéralement une source alimentaire sur la base d'un unique contact avec un aliment coloré, prendraient le risque d'occulter sur le long terme, de possibles sources alimentaires (Hayne et al., 1996). Il semble qu'il en soit de même avec les apprentissages liés à l'odeur. Les réactions à une variation de l'odeur de l'aliment, qui sont détectables à court terme, disparaissent rapidement si l'animal ne subit pas d'effet négatif ou positif associé (Picard et al., 2000).

- L'apprentissage appétitif

A l'opposé des cas d'aversion alimentaire conditionnée préalablement décrits, l'association d'un aliment à des conséquences post-ingestives positives augmente l'acceptance de cet aliment. On parle alors de préférence conditionnée ou d'*apprentissage appétitif*. Des rats entraînés à consommer une solution présentant une saveur particulière, couplée à une infusion glucidique intragastrique, préfèrent ensuite cette solution (Sclafani, 2001). Les effets post ingestifs d'un aliment lipidique comparé à un aliment glucidique iso calorique, stimulent plus la consommation chez le rat et conditionnent une plus forte préférence pour la saveur utilisée (Lucas et al., 1998). Ceci semble lié à un moindre effet satiétogène des lipides avec toutefois un renforcement post-ingestif. Les proportions relatives d'acides gras poly insaturés (élevée) et saturés (basse) augmentent le renforcement chez le rat (Ackroff et al., 2005). De tels résultats n'ont pas été décrits à notre connaissance chez les oiseaux. Il peut toutefois être supposé que des mécanismes similaires puissent opérer.

Dans plusieurs situations, la volaille est capable de faire l'association entre des caractéristiques de l'aliment et des effets post-ingestifs positifs. Lorsqu'un aliment est caché sous un substitut, les jeunes poussins apprennent à le découvrir (Vilariño, 1997). Un attrait particulier pour les aliments les plus riches en protéines (soja) plutôt que pour les céréales, est observé chez le poussin après 24 h de consommation (Turro-Vincent 1994). Le poussin nouveau-né fait, pendant les premières heures, un choix basé sur ses préférences spontanées, puis le modifie progressivement, suite au renforcement post-ingestif pour l'adapter aux besoins de son organisme (Yo, 1996).

Des poulets plus âgés (10 jours) en situation de choix entre un aliment équilibré en acides aminés et le même aliment déficient (70% du « besoin ») ou légèrement déficient (85% du « besoin ») en acides aminés soufrés, en lysine ou en tryptophane, expriment un choix net pour l'aliment équilibré, deux jours après le début de l'expérience (Noble et al., 1993). Une grande similitude de réaction est

observée pour les AAE testés. Plusieurs expériences menées sur des poulets de chair indiquent que, quand les animaux sont habitués à des alternances d'aliments légèrement carencés et équilibrés en acides aminés indispensables, leur temps d'ajustement de la consommation devient plus rapide : après quelques jours d'adaptation, l'ingestion est modifiée dès la première heure (Picard et al, 1994). Il en est de même en situation de choix quand l'aliment carencé est connu (Picard et al, 1993). Ces ajustements précoces sont d'autant plus marqués que la carence du régime est forte ou longue (Perrot, 2005). Si un changement d'aspect, de composition, est associé au changement d'équilibre en acides aminés, les réactions de la première heure sont encore amplifiées (Picard et al., 1994). L'animal doit pouvoir jauger les propriétés sensorielles de l'aliment pour adapter son ingestion (Forbes et Shariatmadari, 1996). **La volaille est ainsi capable d'anticiper les effets métaboliques d'un aliment qu'elle apprend à identifier.**

2-3- Le poulet a-t-il une représentation mentale de l'aliment ?

Le poulet est capable de procéder à différents types d'apprentissage lui permettant d'adapter en permanence son comportement alimentaire à des modifications de sources alimentaires et de ses besoins nutritionnels. Mais quelle est la représentation que se fait la volaille de son aliment ?

Une expérience a été réalisée pour y répondre à l'aide de poulets nourris avec un aliment pauvre (en énergie et protéines), et habitués à accéder pendant 15 mn par jour, à un aliment plus riche, situé au bout d'un labyrinthe (Haskell et al., 2001). Lorsque l'aliment riche est remplacé par le pauvre, les poulets traversent le labyrinthe le lendemain du changement toujours à la même vitesse, bien que des comportements de frustration apparaissent immédiatement. Ce n'est que 4 jours après le changement que, moins motivés, ils réduisent leur vitesse. Il n'est donc pas montré de manière évidente comme chez les primates que le poulet ait une représentation mentale de son aliment, c'est à dire une représentation de l'aliment comportant des informations sur la quantité, la qualité et les caractéristiques sensorielles. Il est toutefois possible d'affirmer néanmoins qu'il en a une « attente », du fait de l'expression de comportements de frustration.

Les volailles sont capables de différents types d'apprentissage, par association, soit de sensorialités entre elles, ou alors de sensorialités avec les effets post-ingestifs de l'aliment. Ces informations sont stockées dans la mémoire à long terme et sont réutilisées par l'animal, qui est alors capable d'anticiper les effets d'un aliment qu'il apprend à identifier. Ces apprentissages, permettant à l'animal une meilleure adaptation à son environnement en améliorant sa capacité de choix, interfèrent alors avec les mécanismes de régulation de la prise alimentaire.

F. La prise alimentaire : conséquences selon les modes d'alimentation

1- Les différents modes d'alimentation

La distribution d'*aliments complets* est le cas le plus fréquemment observé en France. Les volailles reçoivent successivement différents aliments adaptés en taille et nutritionnellement à leur stade physiologique. Les céréales (blé, maïs) représentent la famille de matières premières majoritairement utilisée (60 à 80% de la ration). Cette technique a pour objectif d'homogénéiser la prise alimentaire avec des aliments le plus souvent présentés sous forme de granulés, et laisse alors peu de place au choix alimentaire.

Les différentes techniques de distribution des aliments alternatives à l'aliment complet, sont toutes basées sur un choix plus ou moins dirigé de l'animal dans l'espace, le temps ou par tri particulière : le mélange, l'alimentation séparée et l'alimentation séquentielle (Noirot et al, 1998).

Le mélange de céréales et d'un aliment complémentaire est une technique qui permet de réduire les coûts de fabrication et de transport. Cette technique est pratiquée dans le sud-ouest de la France, pour l'alimentation de poulets label (croissance lente), avec du maïs broyé mélangé à un aliment complémentaire livré par l'usine d'aliment. L'utilisation de céréales entières (blé, orge) est largement pratiquée en Europe du Nord, et plus confidentiellement en France. Cette technique permet de contrôler la composition de l'ingéré global, et de la moduler en fonction de l'âge des poulets et des performances de croissance, mais toutefois, le tri particulière peut devenir un facteur limitant de la performance (Noirot et al, 1998 ; Chevalier et al., 2007).

La technique d'*alimentation séparée* ou en libre choix, consiste à distribuer simultanément deux aliments séparés dans l'espace. Elle ne permet pas toujours au poulet de se constituer spontanément un régime optimum au sens des intérêts de l'éleveur (majoration du poids et de l'efficacité alimentaire, limitation de l'état d'engraissement). Le principal problème rencontré est celui du rapport énergie : protéines du régime effectivement ingéré par le poulet, qui est souvent supérieur à celui observé avec l'aliment complet. L'alimentation séparée entraîne alors une baisse de la vitesse de croissance (Yo et al., 1997) ou une augmentation de la teneur en gras abdominal (Leeson et Caston, 1993). Dans ces études, du fait de la concomitance des variations en énergie et en protéines, l'origine des variations de choix des poulets n'est pas élucidée. Toutefois, avec des aliments variant en énergie uniquement, les poulets sont capables, sur une longue période (7 à 49 jours d'âge), d'ajuster précisément leur consommation d'énergie (Leeson et al., 1996).

L'alimentation séquentielle (AS) est une autre technique qui consiste à distribuer cycliquement deux aliments de composition nutritionnelle déséquilibrée. Contrairement aux deux techniques décrites précédemment, elle permet de « diriger » l'équilibre du régime, en contrôlant le temps d'accès

de chacun des aliments proposés. Cette méthode a fait l'objet de différentes études avant de devenir opérationnelle.

2- Impact de la temporalité des apports : l'alimentation séquentielle

2-1 Les premières expériences d'alimentation séquentielle

Les premiers travaux réalisés sur l'alimentation séquentielle datent des années 70. Gous et Du Preez (1975) ont étudié l'alternance de distribution de deux aliments de teneurs différentes en acides aminés, contenant comme source de protéine, de la farine de poisson pour l'un et du tourteau de tournesol pour l'autre.

Avec des cycles de 12h, les poulets ont été capables d'ajuster leur ingestion de manière à recevoir un apport équilibré en acides aminés, et ont eu une croissance identique à celle des animaux témoin recevant un aliment en continu et présentant des teneurs en acides aminés intermédiaires, alors qu'aucun des deux aliments donnés seul n'a été utilisé efficacement par les poulets âgés de deux semaines.

En revanche, *avec des cycles de 24h*, les poulets ont eu une croissance plus faible, bien que leur niveau d'ingestion ait été maintenu. Avec des cycles de 48h, Rosebrough et al. (1989) ont nourri des poulets âgés de 7 à 28 jours, avec des aliments riches (30%) et pauvres (12%) en protéines et ont observé une baisse de l'ingéré et de la croissance. *Avec des cycles encore plus longs* (4 jours), Rys et Koreleski (1980) observent qu'une distribution alternée d'aliments variant par leur teneur en protéine (25 et 15%), réduit la croissance sans affecter la consommation.

Avec un cycle trop long (à partir de 24h), ces premières expériences suggèrent donc que le poulet de chair présentant à cette époque une capacité de croissance plus modérée qu'actuellement, n'a pas été capable d'adapter son métabolisme à des apports alternés de protéines ou d'acides aminés très différenciés, tandis qu'un cycle de 12h permet une croissance comparable à celle de poulets recevant une alimentation complète.

2-2 Les expériences plus récentes

Plus récemment, Forbes et Shariatmadari (1996) n'ont pas observé, avec des alternances cycliques (24 ou 48h) d'un aliment riche et d'un autre pauvre en protéine (respectivement 30 et 7%), de modifications importantes de l'ingestion et du gain de poids, de poulets âgés de 5 à 10 semaines.

Bouvarel et al. (2004) ont étudié sur du poulet à croissance rapide, une distribution séquentielle d'aliments variant par leurs teneurs énergétique et protéique, l'un riche en protéine et pauvre en énergie (P), et l'autre pauvre en protéines et riche en énergie (E). L'AS a été comparée à un aliment complet présentant des caractéristiques énergétique et protéique intermédiaires (50P/50E de 2 à 4 semaines et 40P/60E ensuite). Elle a été pratiquée de 2 à 7 semaines d'âge, et au départ avec des cycles de 24h.

Avec des différences extrêmes de composition entre les deux aliments (+26% d'énergie et -70% de protéines entre P et E), l'AS a eu des effets délétères sur l'ingestion (-12%) et la croissance avec une faible consommation de P (34% du total). Avec une fréquence des cycles doublée, l'ingestion a été similaire à celle obtenue avec un cycle de 24h mais P était encore moins consommé (31% du total) (Figure 8).

Avec des différences de composition plus modérées (+12% d'énergie et -38% de protéines entre P et E), l'ingestion a été comparable à celle obtenue avec l'aliment complet, avec encore une fois, une faible consommation de P (35% du total) (Figure 7).

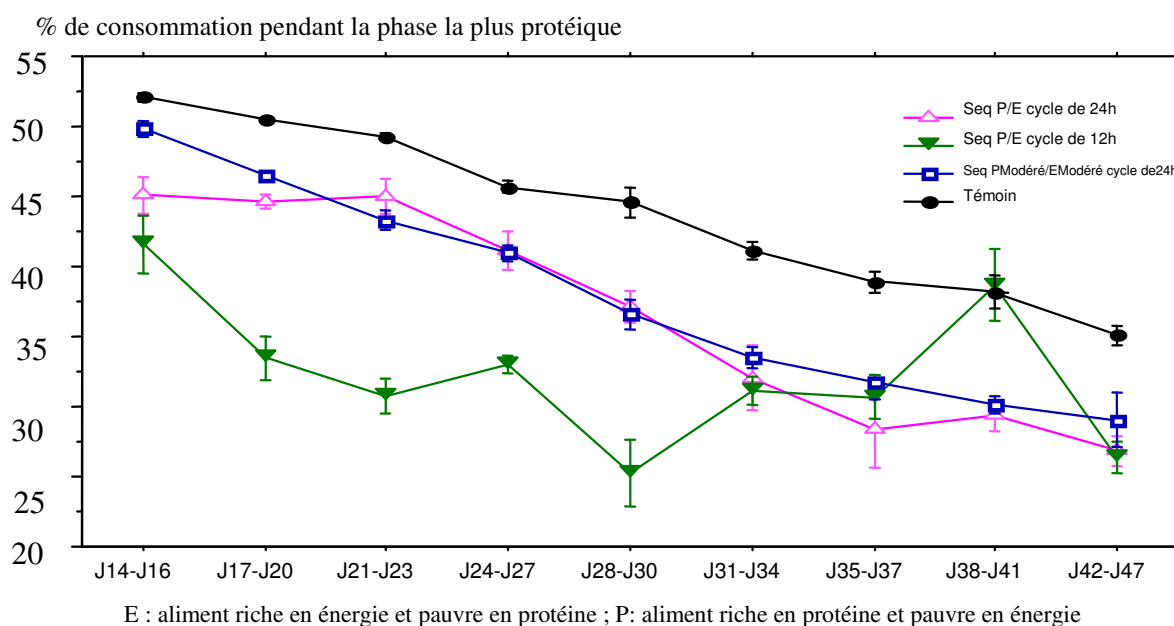


Figure 7 : Evolution de la consommation durant la phase de distribution de l'aliment riche en protéine et pauvre en énergie en alimentation séquentielle comparée à un aliment témoin complet (Bouvarel et al, 2004)

De courtes phases de distribution entraînent une sous consommation de l'aliment P, l'aliment E étant distribué rapidement après. L'allongement de la durée du cycle a donc été ensuite expérimenté afin de pousser les poulets à consommer plus abondamment l'aliment P. Une expérience a été réalisée avec des cycles plus longs (48h) et avec des différences de composition de +15% d'énergie et -44% de

protéines entre P et E (Bouvarel et al., 2004). Sur une période de 15 à 40 jours, la consommation globale a été similaire à celle obtenue avec un aliment complet, avec une proportion de P consommé de 40%, donc supérieure à celle obtenue avec des cycles de 24h, et l'allongement de la durée du cycle n'a pas eu d'effets délétères sur le gain de poids et l'efficacité alimentaire.

Différents écarts de teneurs énergétique et protéique entre E et P ont été ensuite étudiés avec des cycles de 48h (Bouvarel et al., 2004). Avec des aliments P et E *iso énergétiques mais variant par leur teneur en protéines* (-44% ou -22%), les consommations globales ont été identiques à celle des animaux témoin (15 à 48 jours). La diminution de l'écart protéique entre P et E tend à égaliser les consommations respectives de chaque aliment. La consommation de P passe de 45% pour l'écart protéique le plus élevé à 48% pour l'écart le plus faible. Dans cette situation, la prise alimentaire paraît s'ajuster sur la teneur en protéines afin d'en éviter un excès.

Différents traitements ont été ensuite comparés de 15 à 48 jours avec des aliments P et E présentant *un même écart protéique* (42%) et *pour différents écarts énergétiques* (-24%, -13% et -4%), obtenus par diminution de la concentration énergétique de P. Pour respectivement les trois écarts énergétiques, la consommation relative de P a été de 48%, 45% et 43%, avec une ingestion globale plus faible pour l'écart le plus réduit. Cette prise alimentaire plus faible de l'aliment P à énergie la plus élevée peut s'expliquer par une régulation de l'ingéré énergétique.

La faisabilité de l'AS avec des cycles de 48h, a été validée en conditions de production, avec des différences de +20% pour l'énergie et -40% pour les protéines entre P et E (Bouvarel et al., 2004). Les résultats obtenus sur huit lots de 32 500 poulets ont confirmé les résultats obtenus de manière expérimentale. Ils indiquent que, grâce à une consommation proche de celle de E, les poulets ont eu la même croissance, la même efficacité alimentaire et le même rendement en filet qu'avec un aliment complet. Par ailleurs une trop faible consommation de l'aliment P a été observée dans un cas plus récent, handicapant alors la croissance des animaux (Bouvarel et al., 2007). Cette sous-consommation est expliquée de manière hypothétique chez des poulets sensibles à la présentation de l'aliment, par les caractéristiques physiques des granulés, qui présentaient à la fois une dureté importante et une longueur élevée.

Ainsi, l'allongement de la durée du cycle de 24 à 48h favorise la consommation de l'aliment riche en protéine et pauvre en énergie, et permet d'égaliser les performances avec une alimentation complète. La prise alimentaire semble s'ajuster à la fois sur les concentrations énergétique et protéique, en évitant un déficit énergétique et un excès de protéine. Dans ces expériences, *lorsque la consommation globale est maintenue*, les poulets soumis à l'AS avec des cycles de 48h, expriment la même croissance qu'avec un aliment complet, ce qui suppose une grande capacité d'adaptation du métabolisme à court terme.

Les expériences précédemment décrites indiquent le plus souvent une moindre consommation des poulets pour l'aliment à la fois riche en protéines et pauvre en énergie, consommation favorisée par l'allongement du cycle. Cette observation implique un processus de reconnaissance des aliments. La nature des changements perçus par l'oiseau, le délai nécessaire à cette perception et les apprentissages générés ne sont toutefois pas bien connus et méritent d'être explorés.

Conclusion générale de l'étude bibliographique

La « machine » biologique corporelle permet d'assurer la préservation d'une homéostasie générale mise en oeuvre sous la forme d'un équilibre dynamique. La prise alimentaire est guidée par des facteurs sensoriels, digestifs et métaboliques qui interviennent successivement et peuvent interagir, et l'animal est capable « d'apprendre » pour s'adapter à son environnement (Figure 8). Les poulets modernes sont sélectionnés sur leur vitesse de croissance et donc sur leur capacité à ingérer. Ils consomment par jour l'équivalent de 17% de leur poids à l'âge de 10 jours et 10% à 30 jours. Il est ainsi souvent dit qu'ils mangent sans faim jusqu'à « la limite physiologique ». Néanmoins, les poulets semblent exprimer aussi des préférences alimentaires. Placés dans la situation particulière de l'alimentation séquentielle, les poulets modifient leur ingestion en fonction des caractéristiques énergétique et protéique des aliments, chaque aliment ayant aussi des caractéristiques sensorielles particulières. La nature de ces changements n'est pas bien comprise. S'agit-il de régulations liées au métabolisme ou de préférence alimentaire, auquel cas l'alimentation séquentielle génère-t-elle des apprentissages ? Quels sont les effets propres des apports énergétiques et protéiques ?

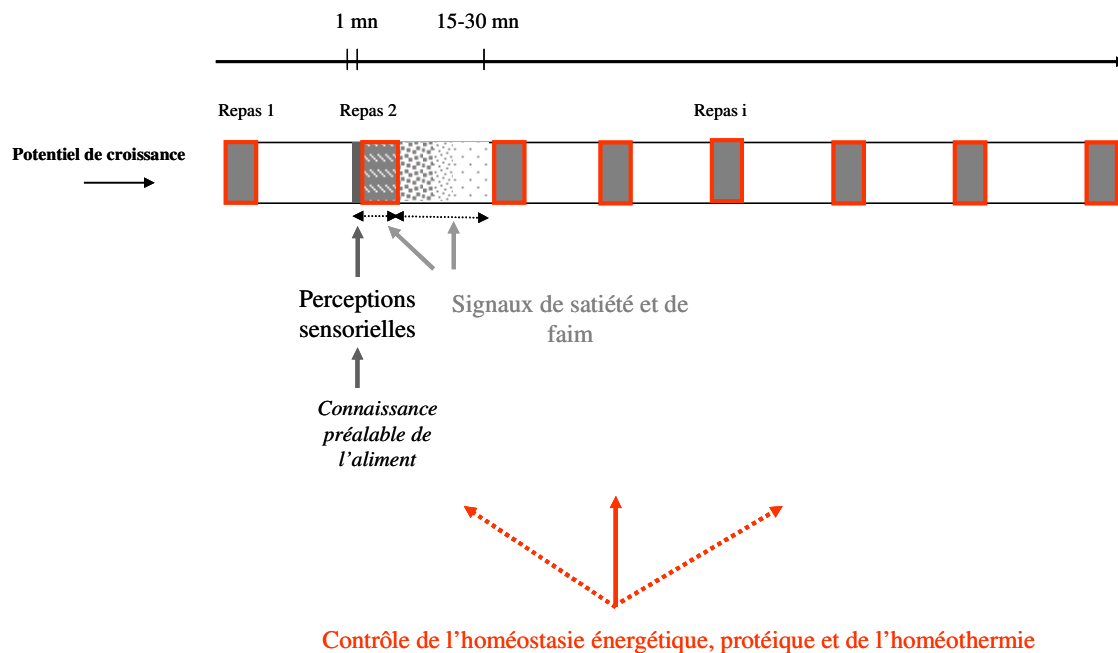


Figure 8 : Récapitulatif des différents signaux et régulations impliqués dans la prise alimentaire de la volaille en fonction du temps.

Chapitre 2

Présentation des expériences et des résultats

Chapitre 2

Présentation des expériences et des résultats

Rappel des objectifs

L'objectif de la thèse est de mieux comprendre comment le poulet de chair, placé dans la situation particulière de l'alimentation séquentielle, adapte sa consommation à court terme et à plus long terme en dissociant les effets propres des apports énergétiques et protéiques. Comment les poulets ajustent leur ingestion, et avec quel délai de réponse ? Quels sont les apprentissages générés par le contact régulier avec deux aliments ?

Les programmes alimentaires

Quatre expériences ont été réalisées avec des poulets mâles de type génétique Ross PM3 couramment utilisés en production. Les différentes modalités du programme d'alimentation séquentielle (AS) pratiqué ont été déduites de travaux précédents (Bouvarel et al., 2004), qui avaient permis de mettre au point la méthode, dans un objectif de maintien de la croissance. L'AS a été basée sur des cycles de 48h, au cours desquels deux aliments étaient présentés pendant des durées égales (Figure 9). Le changement d'aliment était effectué au moment de l'allumage, après une nuit de 8h. L'AS a été introduite à partir de 8 jours d'âge minimum.

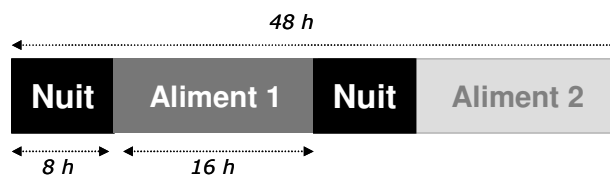


Figure 9 : Cycle de distribution séquentielle des aliments

Toutes les expériences ont été menées avec un aliment standard témoin. Trois types d'alternances alimentaires ont été pratiquées avec des aliments déséquilibrés (aucun de ces aliments distribués seuls n'aurait pu être utilisé efficacement), différant par leur concentration en énergie métabolisable appelée par la suite « énergie » (E), en protéines brutes appelées « protéines » (P) ou différant à la fois en énergie et en protéines. Dans le cas de modification de la teneur en protéines, les teneurs en acides aminés essentiels ont été modifiées dans le même rapport. L'ordre de distribution des aliments a été pour le premier jour du cycle, l'aliment protéique P+ ou l'aliment peu énergétique E- ou encore l'association des deux, et inversement, le deuxième jour, avec les aliments peu protéique P- et énergétique E+ (Figure 10). Comparé à l'aliment Témoin, les teneurs énergétique et protéique des

deux aliments distribués par séquence ont été respectivement de +7% (E+) et -7% d'énergie (E-) et de +20% (P+) et -20 % de protéines (P-).

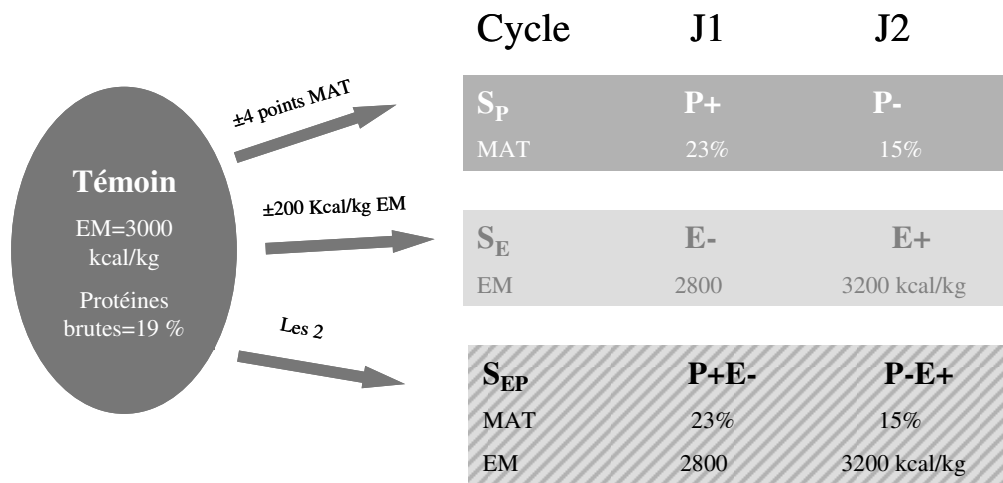


Figure 10 : Différents traitements pratiqués en alimentation séquentielle

Mesures des caractéristiques physiques des aliments

Les aliments de caractéristiques nutritionnelles différentes avaient des compositions en matières premières également différentes. L'augmentation de la teneur énergétique a été obtenue en grande partie par une augmentation de la part du maïs et de l'huile de colza au détriment du blé. L'augmentation de la teneur en protéines repose essentiellement sur une augmentation du taux de tourteau de soja. Les caractéristiques physiques des aliments ont été de ce fait différentes, surtout en ce qui concerne la modification de la caractéristique énergétique, du fait de différences de couleur et de dureté des céréales et d'ajout d'huile. Le blé est en effet plus dur que le maïs, et l'huile a tendance à ramollir l'aliment et à le foncer.

Tous les aliments distribués pendant la période d'AS, ont été présentés sous forme de granulés de 2,5 mm de diamètre, avec une longueur moyenne de 4 à 5 mm. Pour chaque régime, la longueur des granulés a été mesurée sur un échantillon de 200 particules, à l'aide d'un pied à coulisse.

Les caractéristiques physiques des aliments ont été contrôlées pour chacune des expériences. La couleur a été décrite à l'aide des paramètres ($L^*a^*b^*C^*$) mesurés avec un spectrorimètre Hunterlab (SOCEMI, Metz, France). La dureté a été mesurée sur 100 particules de chaque régime à l'aide d'un INSTRON 5543 (INSTRON, Guyancourt Cedex, France). Cette mesure représente la charge maximale moyenne à appliquer pour casser la face supérieure de la particule.

$$\text{Dureté (Mpa)} = \text{Charge maximale (N)} / (\pi * \text{Longueur de la particule (mm)} * \text{Rayon (mm)})$$

Mesures de consommation réalisées sur les animaux

Les mesures de consommation des animaux placés en situation d'AS ont été comparées systématiquement à celles des animaux nourris avec un aliment complet (Témoin). Nous parlerons alors de « sur » ou de « sous » consommation des poulets en AS, de manière relative à celle des animaux Témoin.

Les indices de consommation (IC) présentés par la suite sont obtenus par les calculs suivants :

- $IC = \text{Consommation d'aliment} / \text{Gain de poids}$
- $IC \text{ énergétique} = \text{Consommation d'énergie} / \text{Gain de poids}$
- $IC \text{ protéique} = \text{Consommation de protéines} / \text{Gain de poids}$

Des tests de choix ont été réalisés à l'aide du dispositif SRA Box (Chagneau et al., 2006) (Figure 11). Ce dispositif consiste à présenter simultanément aux animaux, dans une mangeoire comportant 2 rangées de 4 godets, deux aliments disposés en alternance (en damier) et dans le même champ visuel. Les consommations respectives de chacun des aliments permettent ensuite de mesurer la préférence de l'animal. L'utilisation de ce dispositif nécessite une période d'adaptation (2 à 3 j), période durant laquelle les animaux reçoivent l'aliment Témoin dans leur nouvelle mangeoire. Les poulets ont le même état métabolique au démarrage du test. Les préférences sont mesurées pour des animaux qualifiés « d'expérimentés », c'est à dire ayant subi préalablement plusieurs cycles d'AS, ou pour des animaux « naïfs » ayant reçu préalablement l'aliment Témoin.



Figure 11 : Dispositif SRA Box

Descriptif des publications

Les quatre expériences ont fait l'objet de trois publications, dont les principales modalités sont décrites ci-après (Tableau 2).

Tableau 2 : Descriptif des quatre expériences

Expérience	Publication	Dispositif	Variation des caractéristiques :		
			Energie	Protéines	Les deux
1	N°1	Sol (groupe)			
2	N°2	Cages (isolé)			
3					
4	N°3		*		

* Avec modification des sensorialités des aliments

Publication 1. *Distribution séquentielle d'aliments variant en protéines et en énergie sur des cycles de 48h : adaptation du poulet à différents âges*

La première expérience avait pour premier objectif de dissocier les effets respectifs des teneurs énergétique et protéique sur le niveau d'ingestion à différentes échelles de temps (jour, semaine), et ce, selon deux âges différents d'introduction de l'AS (10 et 18 j). Il s'agissait également de vérifier avec un type génétique actuel et sur un grand nombre d'animaux, la similarité de performances obtenues avec une alimentation complète et avec l'AS.

Publication 2. *Effets des teneurs en énergie et protéines d'aliments lors d'une distribution par séquence sur les préférences alimentaires du poulet de chair*

Avec des poulets placés en cages individuelles, deux expériences ont permis d'approcher plus finement, en fonction des caractéristiques énergétiques et protéiques des aliments, les variations d'ingestion selon différentes échelles de temps (mn, h, jour) et de déterminer les préférences alimentaires à l'aide d'un test de choix.

***Publication 3.** La composition de l'aliment et sa dureté interagissent dans l'établissement de la préférence et l'ingestion chez le poulet*

Une dernière expérience a cherché à comprendre si la préférence acquise au cours de l'AS pour l'aliment énergétique est influencée par la dureté du granulé, fortement influencée par la caractéristique énergétique de l'aliment.

Publication 1.

Distribution séquentielle d'aliments variant en protéines et en énergie sur des cycles de 48h : adaptation du poulet à différents âges

Publication 1. Distribution séquentielle d'aliments variant en protéines et en énergie sur des cycles de 48h : adaptation du poulet à différents âges

A. Objectifs et mesures

Dans les modèles précédents, les effets sur l'ingestion des apports énergétiques et protéiques étaient confondus (Bouvarel et al., 2004). La consommation était par ailleurs contrôlée sur des pas de temps longs, au bout de plusieurs cycles. L'ajustement de la consommation repose sur les hypothèses suivantes : l'animal adapte sa consommation en fonction de 1) la concentration énergétique de l'aliment, afin d'assurer l'équilibre de la balance énergétique, et 2) la teneur en protéines pour une concentration énergétique donnée.

Le premier objectif visé a été de savoir comment les poulets ajustent leur ingestion, et avec quel délai de réponse, en dissociant les effets propres des teneurs en énergie et en protéines. Pour ce faire, l'évolution de l'ingestion et du comportement alimentaire des animaux ont été étudiées à l'échelle de la journée. Deux âges différents d'introduction de l'AS (10 et 18 jours) ont été comparés afin d'affiner le modèle pour les expériences ultérieures.

Par ailleurs, un second objectif a été de valider avec un type génétique actuel, la technique d'alimentation séquentielle, c'est à dire aboutissant à des performances de croissance similaires à celles obtenues avec une alimentation complète.

Quatre traitements ont été comparés à partir de 10 jours d'âge :

- 1) C : aliment complet,
- 2) S_P : P+ suivi de P-,
- 3) S_E : E- suivi de E+,
- 4) S_{EPA} : P+E- suivi de P-E+

Et un cinquième traitement, à partir de 18 jours d'âge :

- 5) S_{EPB} : P+E- suivi de P-E+

Tous les animaux ont reçu le même aliment en finition (30-35j) (aliment sans anticoccidien). Les différentes modalités et mesures effectuées sont présentées dans le [Tableau 3](#).

Tableau 3 : Descriptif des modalités et mesures effectuées lors de l'expérience 1

Expérience 1.	
Logement	Poulets en groupe au sol
Séquences	C, P+/P-, E-/E+, P+E- /P-E+
Nombre de répétitions par traitement	9 cases x 20 poulets mâles
Age à l'introduction de l'AS	10 et 18 jours (P+E- /P-E+ uniquement)
Nombre de cycles de 48 h	10 et 6 cycles, soit jusqu'à 29 jours d'âge
Mesures	<ul style="list-style-type: none">- Consommation quotidienne (et après 1h pour les cycles 1, 4 et 8 (non publié))- Comportement général pour les cycles 3 et 7, à l'allumage, et 2h et 6h après : debout, mange, pique ou gratte la litière- Notation de la démarche à 34 jours- Poids individuel à 9, 17, 30, 35 jours- Conformation des carcasses et mesure du pH du filet après 24 h d'abattage.

B. Publication 1

PRODUCTION, MODELING, AND EDUCATION

Forty-Eight-Hour Cycle Sequential Feeding with Diets Varying in Protein and Energy Contents: Adaptation in Broilers at Different Ages

I. Bouvarel,*¹ A. M. Chagneau,† P. Lescoat,† S. Tesseraud,† and C. Leterrier‡

**Institut Technique de l'Aviculture, BP1, 37380 Nouzilly, France; †Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), UR83 Recherches Avicoles, 37380 Nouzilly, France; and ‡INRA, UMR85 Physiologie de la reproduction et du comportement, 37380 Nouzilly, France*

ABSTRACT Sequential feeding is a cyclic feeding program with 2 diets for 1 or several days used to induce lower feed costs or to improve welfare quality. The aim of the present study was to investigate the effects of energy [2,800 (E⁻) and 3,200 kcal/kg (E⁺)] and protein [230 (P⁺) and 150 g/kg (P⁻)] content on daily feed intake and growth in 900 male broiler chickens, and to compare these results with standard feeding (CP = 190 g/kg and ME = 3,000 kcal/kg). Sequential feeding was carried out during 48-h cycles in 2 periods (period 1 = 10 to 17 d of age, period 2 = 18 to 29 d of age). Four treatments were compared during periods 1 and 2: 1) complete diet (C), 2) alternation of diets varying in CP (SP = P⁺ followed by P⁻), 3) in energy (S_E = E⁻ followed by E⁺), 4) in protein and energy contents (S_{EPA} = P⁺E⁻ followed by P⁻E⁺). A fifth treatment (S_{EPB}) used an alternation in protein and energy contents during period 2 only. All chickens re-

ceived the same feed during the finishing period (30 to 35 d of age). Feed intake was similar with sequential feeding and complete feed, but in proportion to total feed intake, chickens overconsumed high energy feeds (E⁺ and E⁺P⁻) during each period, and P⁻ only for period 2 ($P < 0.01$). During period 2, overconsumption was greater with S_{EPA} than S_{EPB} ($P < 0.01$). Weight gain was similar for all treatments during period 1. At 35 d of age, S_E chickens were heavier than S_{EPA} and S_{EPB} ($P < 0.01$). Feed to gain ratio was similar for all treatments for period 1 and increased for S_P, S_{EPA}, and S_{EPB} compared with C and S_E for period 2 ($P < 0.01$). Walking ability, carcass conformation, breast yield, and abdominal fat did not differ between treatments, but ultimate pH of breast meat was improved with S_P. In conclusion, growth and slaughtering performances similar to standard feeding can be reached with 48-h cycle sequential feeding using diets varying in protein and energy contents.

Key words: sequential feeding, growth performance, protein, energy, feeding behavior

2008 Poultry Science 87:196–203
doi:10.3382/ps.2007-00205

INTRODUCTION

Sequential feeding is a feeding program, which consists of giving several diets of different nutritional values, for 1- to several-day cycles. It might significantly reduce feed cost and also incorporate higher amounts of cheap raw materials, 1 d out of 2. Several sequential feeding schedules have also been shown to improve welfare by reducing the occurrence of leg abnormalities (Bizeray et al., 2002; Leterrier et al., 2005, 2006).

Sequential feeding with distinct dietary concentrations of energy and amino acids on alternate days has resulted in a similar efficiency compared with a complete feed; this might provide new opportunities to modulate growth (Bouvarel et al., 2004) and to adapt the diet to short-

term temperature variations (Lozano et al., 2006). The first research into sequential feeding dates from the 1970s. Gous and Du Preez (1975) found that when broilers were offered 2 feeds with different amino acid compositions for alternate 6-h periods, the birds were able to adjust their intakes to receive a balanced amino acid intake, but with 12-h alternate feeding there was a deleterious effect on growth rate. Rosebrough et al. (1989) fed broiler chicks high- and low-protein feeds during alternate 24-h periods and observed a decrease in growth. More recently, Bouvarel et al. (2004) showed in a series of experiments that extreme differences between the composition of the 2 sequential feeds (CP = 300 and 90 g/kg) at 24 h compared with a 48-h cycle of feed distribution had deleterious effects on growth and body composition. In the same studies, experimentations on sequential feeding in 48-h cycles showed that this technique had no negative effect on performance and digestibility of nutrients and very limited effects on muscle and fat deposition in broiler chickens, if the consumption of the sequential feeds provided an energy and amino acid intake similar to the

©2008 Poultry Science Association Inc.

Received May 24, 2007.

Accepted September 8, 2007.

¹Corresponding author: bouvarel.itavi@tours.inra.fr

control diet. Lastly, a field trial with 8 flocks of broilers confirmed that feeding high-protein low-energy and low-protein high-energy feeds on alternate days resulted in similar performance to that from feeding a complete feed, despite large day-to-day variations in protein intake. It emerges from these experiments (Bouvarel et al., 2004) that sufficient intake of distinct feeds is essential to reach an overall nutritional balance with sequential feeding.

The present study aimed 1) at evaluating the main effects of energy and protein contents on feed intake during several feeding cycles, 2) to quantify the adaptation of chickens exposed to sequential feeding at different ages, and 3) to quantify time spent in the major behavioral patterns and the occurrence of abnormal gait in the birds. In fact, the occurrence of leg abnormalities may be reduced with alternation of diets varying in energy and protein content (Bouvarel et al., 2004).

MATERIALS AND METHODS

Broiler Chickens and Distribution of Feeds

Nine hundred 1-d-old male broiler chicks (Ross PM3) were wing-banded and randomly distributed into 45 pens (1.6 × 1.75 m, 20 chicks per pen, 9 pens per treatment) in an environmentally controlled poultry shed at the Poultry Research Center in Nouzilly, France. The floor was covered with wood shavings. Lighting was reduced from daily 24L:0D to 14L:10D after the age of 2 d and was then increased to daily 16L:8D at the age of 7 d. Environmental temperature was progressively reduced from 32 to 23°C, and then maintained at this temperature after the age of 27 d. Feed was provided in linear feeders. All the chickens received the same starter diet (2,900 kcal/kg of ME, 21% CP). From 10 to 29 d of age, chickens were given control or sequential treatments.

Seven diets were used during the sequential feeding period (Table 1). The control treatment was complete feed (3,000 kcal/kg of ME, 19.5% CP). Two diets were isoenergetic with differences in protein and essential amino acid contents: the high-protein feed (P+ = 23.4% CP) and the low-protein feed (P- = 15.6% CP). Two diets were isoproteic with differences in ME content: the low-energy feed (E- = 2,800 kcal/kg of ME) and the high-energy feed (E+ = 3,200 kcal/kg of ME). Two diets had differences in both protein and energy contents: the high-protein and low-energy feed (P+E-) and the low protein and high-energy feed (P-E+). Diets (i.e., P+ and P-, E- and E+, and P+E- and P-E+) were formulated to provide on average (50/50) the same nutrient intake as the control feed.

Sequential feeding was carried out during 48-h cycles in 2 periods (period 1: 10 to 17 d of age, period 2: 18 to 29 d of age). Four treatments were compared during periods 1 and 2: 1) complete diet (C), 2) alternation of diets varying in CP (S_P = P+ followed by P-), 3) in energy (S_E = E- followed by E+), 4) in protein and energy contents (S_{EPA} = P+E- followed by P-E+). A fifth treatment (S_{EPB}) used an alternation in protein and energy contents during period 2 only. The treatments were arranged in

a complete randomized block design with 3 blocks per row and 3 rows. Because Bouvarel et al. (2007) observed a lower feed intake when the cycle started with protein-poor energy-rich diet, protein-rich, energy-poor, or protein-rich energy-poor diets were always given the first day of the cycle to avoid a reduction in the feed intake.

All the chickens received the same feed during the withdrawal period (30 to 35 d of age) (3,050 kcal/kg of ME, 17.5% CP).

Physical Characteristics of Feeds

The diets were manufactured on a semiindustrial scale by the experimental feed mill at the Poultry Research Center in Nouzilly. They were pelleted using a steam pelleter (Ø = 2.5 mm, L = 47 mm).

One sample of each prepared diet was used for the following measurements. Fine particles were weighed (±0.1 g) after screening 200 g of diet on a 0.6-mm screen. Two replicate measurements were taken for each diet. The percentage of fine particles in the pellets was very low, being 0.6% on average and similar between treatments. Pelleted feed resistance to abrasion was measured using a SABE (SABE Distribution, Chauche, France) durability meter with 500-g samples treated for 20 s using a 2-mm screen. Durability was expressed as the percentage of pelleted particles that resisted abrasion by weighing the fine particles (±0.01 g). Resistance to abrasion for the control feed was 86.0% and ranged from 60.4 to 95.2 for the experimental diets (Table 1). Hardness was measured in 100 pellets of each diet using an Instron 5543 machine (Instron, Guyancourt Cedex, France). Hardness was expressed as the maximum load necessary to break the outer surface of the particle (MPa). Hardness of pellets ranged from 0.80 (soft) to 2.13 MPa (hard) for the experimental diets, the control diet was intermediate (1.26 Mpa; Table 1). Pellet length was measured individually using calipers (200 repetitions/feed). They varied from 4.1 to 5.2 mm, with the control diet being of an intermediate length (4.5 mm). Color was measured using a Commission International d'Éclairage L*a*b*c* Hunterlab spectrophotometer (Socemi, Metz, France). Mean L* and C* parameters varied from 54.7 to 58.4 and 26.9 to 34.6, respectively (Table 1). Physical characteristics were dependent on the composition of the feed. A high level of energy obtained by adding oil decreased hardness, resistance to abrasion, length of pellets, and modified color.

Measurements Performed on Broiler Chicks

Chicken BW was individually measured at 9, 17, 30, and 35 d of age. From 10 to 29 d, feed intake was recorded each day by weighing uneaten feed in each feeder. After exposure to the new feed, and after 2 and 6 h, the percentage of time allocated to 1) eating, 2) standing, 3) pecking, scratching on the floor, or both was measured for the third and seventh cycles. Each pen was observed for 40 s, at 10-min intervals, by 3 different observers.

Table 1. Composition (%) and characteristics of experimental feeds

Ingredient	C	S _P		S _E		S _{EP} ³	
		P+	P-	E-	E+	P+E-	P-E+
Corn	20.12	31.00	30.54	20.58	45.23	12.35	50.44
Wheat	50.00	24.78	50.00	50.00	20.96	50.00	27.61
Soybean meal	18.39	31.48	12.05	24.78	17.87	27.06	9.00
Corn gluten	4.73	5.00	1.48	0.18	7.00	6.00	5.00
Rapeseed oil	2.91	4.00	2.14	0.80	5.00	0.77	4.00
Dicalcium phosphate	1.34	1.46	1.37	1.32	1.54	1.29	1.54
Calcium carbonate	1.24	1.07	1.27	1.21	1.12	1.21	1.19
Salt	0.30	0.30	0.30	0.30	0.30	0.30	0.30
L-Lysine HCl	0.37	0.27	0.31	0.21	0.39	0.36	0.39
DL-Methionine	0.14	0.21	0.09	0.17	0.11	0.21	0.05
Tryptophan	0.01	0.27	0.31	0.21	0.39	0.36	0.39
Premix ¹	0.45	0.45	0.45	0.45	0.45	0.45	0.45
Calculated content ²							
ME (Kcal/kg)	3,000	3,000	3,000	2,800	3,200	2,800	3,200
CP (% analyzed)	19.5	23.40	15.60	19.60	19.40	23.40	15.70
Fat (% analyzed)	5.1	6.3	4.5	2.9	7.6	3.0	6.8
ME:CP (Kcal/g of CP)	15.4	12.8	19.2	14.3	16.5	12.0	20.4
Lysine (%)	1.07	1.29	0.84	1.07	1.07	1.29	0.84
TSAA (%)	0.81	0.99	0.64	0.81	0.81	0.99	0.64
Threonine (%)	0.67	0.84	0.53	0.68	0.68	0.81	0.53
Tryptophan (%)	0.20	0.25	0.16	0.22	0.20	0.25	0.16
Calcium (%)	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95
Available phosphorus (%)	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37
Physical characteristic of the feeds							
Hardness (MPa)	1.26	0.98	1.32	2.13	0.80	2.10	1.01
Resistance to abrasion (%)	86.0	67.4	86.4	94.3	60.4	95.2	69.9
Color ⁴							
L*	57.3	54.8	57.7	58.6	54.7	58.4	56.7
c*	29.3	30.6	29.1	26.9	34.6	28.7	34.6

¹Supplied per kilogram of diet: vitamin A (retinyl acetate), 15,000 IU; vitamin D₃, 5 000 IU; vitamin E (DL- α -tocopheryl acetate), 100 mg; vitamin K, 5 mg; thiamin, 5 mg; riboflavin, 8 mg; pyridoxine, 7 mg; vitamin B₁₂, 0.02 mg; niacin, 100 mg; folic acid, 3 mg; biotin, 0.3 mg; calcium pantothenate, 25 mg; choline 550 mg; manganese, 80 mg; zinc, 90 mg; iron, 50 mg; copper, 20 mg; iodine, 2 mg; selenium, 0.2 mg; cobalt, 0.6 mg; butylated hydroxytoluene, 125 mg.

²Calculated using the table by Sauvant et al., 2002.

³S_{EP} concerned 2 treatments: S_{EP}A during d 10 to 29 period; S_{EP}B during d 18 to 29 period.

⁴Color was measured using a Commission International d'Eclairage L*a*b*c* Hunterlab spectrophotometer.

Each bird was observed in its pen at 34 d of age and assigned into different categories of walking ability by 2 observers, according to a classification adapted from Kestin et al. (1992). There were 5 categories of gait score, from 0, corresponding to a bird that walked normally with no detectable abnormality, to 4 designating a bird that had a severe gait defect but was still capable of walking with difficulty and only when strongly motivated. A score of 5 was not included because birds with such a gait score would no longer have been able to walk and would have been culled beforehand. Birds with a gait score of 3 and 4 were considered to have abnormal gait.

At 35 d of age, 4 or 5 chickens per pen whose weights were closest to the pen mean weight were slaughtered (40 broilers per treatment). Breast muscle and abdominal fat weights were recorded. At 24 h postmortem, the ultimate pH (pHu) of the pectoral muscle was measured with a portable pH meter (model 506, Crison Instruments, Barcelona, Spain) by inserting a glass electrode directly into the thickest part of the pectoralis major muscle.

Statistical Analysis

All data were analyzed using STATVIEW program version 5. Tested factors were considered as significantly

different if $P < 0.05$. All the data were expressed per pen as an experimental unit.

A 3-way ANOVA was performed on the variables

$$Y_{ijkl} = R_i + B_j + C_k + \varepsilon_{ijkl}$$

where R_i = treatment effect ($i = 1, 2, 3, 4$ between 10 to 17 d and 1, 2, 3, 4, 5 after 17 d). Treatment S_{EP}B was considered as a control for 10 to 17 d period. B_j = row-block effect; C_k = line-block effect; and ε_{ijkl} = residual.

When significant ($P < 0.05$) the treatment means were tested using Newmann and Keul's test. A repeated-measure analysis was performed to test the changes in the proportion of feed eaten on the first day of each cycle compared with the second day during each period.

Behavior pattern and gait score were analyzed with nonparametric tests. Cycle day effects were tested with the Wilcoxon test and treatment effects with the Kruskal Wallis and Mann-Whitney U -tests. The frequency of birds with abnormal gait was tested with a χ^2 test.

RESULTS

Feed Intake and Growth Performances

Ten chickens died or were culled during the experiment, of which 3 of 180 were controls, and 7 of 720 were

Table 2. Total feed intake and feed eaten during the first days of the cycle, from 10 to 29 d of age

Experimental period		Treatment diet ¹ (first/second day)				SEM	<i>P</i> <	
		Complete	Sequential P+/P- 10 to 29 d	Sequential E-/E+ 10 to 29 d	Sequential P+E-/P-E+ 10 to 29 d			Sequential P+E-/P-E+ 18 to 29 d
10 to 17 d	Total feed intake, g	484	479	494	488	—	8	NS
	Feed eaten during the first days of the cycle, % total feed intake	48.2 ^a	47.6 ^a	44.2 ^b	44.4 ^b	—	0.7	0.01
18 to 29 d	Total feed intake, g	1,400	1,424	1,431	1,380	1,417	22	NS
	Feed eaten during the first days of the cycle, % total feed intake	48.5 ^a	46.8 ^b	45.0 ^c	43.2 ^d	44.5 ^c	0.2	0.01

^{a-d}Averages followed by different superscript letters are significantly different (Newmann and Keul's test, *P* < 0.05).

¹P+ = 230 g/kg of protein; P- = 150 g/kg of protein; E+ = 3,200 kcal/kg of energy; and E- = 2,800 kcal/kg of ME.

sequentially fed. Compared with the control diet, there were no differences in total feed intake with the sequential treatments for the first (10 to 17 d of age) or second period (18 to 29 d of age; Table 2). Although the total feed intake was similar across all treatments over the experimental period, chicks did not eat the same proportion of both diets. For the first period, the proportion of feed eaten on days with the E- or P+E- sequential treatment was lower than for the control diet. Chickens overconsumed E+ or P-E+ the second day of the cycle. However, the proportion of feed eaten on days with the P+ was similar to the control diet. For the second period, the proportion of feed eaten on the first days of the cycle was lower for all sequential feeds than for the control diet. The proportion of P+ (46.8%) was the closest to the control diet (48.5%). The proportion of P+E- eaten was lower when sequential feeding began from 10 d compared with 18 d of age (43.2 vs. 44.5%, *P* < 0.05). The proportion of feed eaten on the first days for the first period was similar for the different cycles. For the second period, a significant effect of time was observed, due to the gradual/progressive decrease of the proportion of P+E- feed intake for S_{EPA} and S_{EPB} (*P* < 0.01).

While taking into account feed intake and composition of each feed, the calculated average energy contents of the diets were respectively from 10 to 17 d of age, 3,000, 3,000, 3,023, and 3,022 kcal/kg for control, S_P, S_E, and S_{EPA}, and their respective CP concentrations were 19.5, 19.3, 19.5, and 19.1%. From 18 to 29 d of age, the calculated average energy contents of the diets were 3,000, 3,000, 3,020, 3,027, and 3,022 kcal/kg for control, S_P, S_E, and S_{EPA}, and S_{EPB}, and their respective CP concentrations were 19.5, 19.3, 19.5, 19.0, and 19.1%.

Compared with the control diet, there were no differences in BW with the sequential treatments at 17, 30, and 35 d of age (Table 3). Feed:gain ratio, energy conversion ratio (kilocalories of ME:grams of weight gain), and protein conversion ratio (grams of CP:grams of weight gain) were similar for all treatments from 9 to 17 d of age. Feed:gain ratio and energy conversion ratio increased for S_P, S_{EPA}, and S_{EPB} compared with C and S_E from 18 to 30 d of age (*P* < 0.01), and protein conversion ratio was

higher for S_{EPB} compared with S_E. Between 0 and 35 d of age, feed:gain ratio for S_{EPA} and S_{EPB} were the highest (*P* < 0.01; data not shown).

Behavior Patterns and Gait Score

The proportion of chickens standing was significantly increased between d 1 and 2 for cycles 3 and 7 for S_P, and for cycle 7 for S_{EPA} and S_{EPB} (data not shown, similar to S_{EPA}), 2 and 6 h after distribution of feed in the morning (Figure 1). No differences were observed for C and S_E. The proportion of chickens eating increased significantly between d 1 and 2 for cycles 3 and 7 for S_E and S_{EPA} and for cycle 7 for S_{EPB} (data not shown, similar to S_{EPA}). This difference appeared immediately after feed distribution for the 3 regimens and again 2 h after for S_E. The proportion of chickens pecking, scratching, or both was modified between d 1 and 2 only for S_P and S_E. For S_P, it increased immediately and 6 h after feed distribution the second day for cycle 3 only. For S_E, it decreased 2 h after feed distribution for cycles 3 and 7.

The percentage of broilers with abnormal gait (GS > 2) varied between 2.6 in S_{EPA} and 6.8% in S_E birds with no statistical differences between treatments (Table 3). Mean gait scores averaged 1.71 and were not significantly different among treatments.

Carcass Conformation

Breast yield and abdominal fat did not differ between treatments (Table 3). The pHu of breast meat was significantly lower for chickens receiving diets varying in protein contents (5.9) than other treatments (>6.0). The highest pHu of breast meat was obtained with the control treatment.

DISCUSSION

In this present experiment, 48-h cycle sequential feeding varying in protein, energy contents, or both resulted in similar growth performance and carcass composition to the complete diet, whereas none of the sequential diets

Table 3. Growth performances during the sequential feeding period from 10 to 29 d of age and finishing period from 30 to 35 d of age, gait score, and carcass conformation at 35 d of age

Item	Treatment diet ¹ (first/second day)				SEM	P <	
	Complete	Sequential P+/P-	Sequential E-/E+	Sequential P+E-/P-E+			Sequential P+E-/P-E+
Body weight, g							
9 d	215	217	216	217	—	NS	
17 d	571	569	577	568	—	NS	
30 d	1,480	1,478	1,520	1,456	1,467	NS	
35 d	2,022	2,022	2,059	1,974	1,998	NS	
Feed/gain ratio							
9 to 17 d	1.28	1.29	1.29	1.31	—	0.02	NS
18 to 30 d	1.59 ^a	1.63 ^b	1.58 ^a	1.65 ^b	1.65 ^b	0.01	0.01
0 to 35 d	1.54 ^a	1.55 ^{ab}	1.54 ^a	1.57 ^b	1.57 ^b	0.01	0.01
ME intake/gain ratio, kcal of ME:g of weight gain							
9 to 17 d	3.82	3.86	3.87	3.92	—	0.05	NS
18 to 30 d	4.80 ^a	4.90 ^b	4.78 ^a	5.00 ^c	5.00 ^c	0.03	0.01
CP intake/gain ratio, g of CP:g of weight gain							
9 to 17 d	0.251	0.256	0.253	0.257	—	0.003	NS
18 to 30 d	0.312 ^{ab}	0.312 ^{ab}	0.308 ^a	0.311 ^{ab}	0.317 ^b	0.002	0.01
Gait score							
34 d	1.72	1.64	1.78	1.66	1.75	0.02	0.08
Carcass conformation at 35 d of age							
Breast muscle, % BW	16.9	16.6	16.9	16.5	16.6	0.2	NS
Abdominal fat, % BW	2.2	2.3	2.3	2.3	2.4	0.1	NS
pHu of breast muscle	6.14 ^c	5.92 ^a	6.03 ^b	6.06 ^{bc}	6.09 ^{bc}	0.03	0.01

^{a-c}Averages followed by different superscript letters are significantly different (Newmann and Keul's test, $P < 0.05$).

¹P+ = 230 g/kg of protein; P- = 150 g/kg of protein; E+ = 3,200 kcal/kg of energy; and E- = 2,800 kcal/kg of ME.

tested would have been converted efficiently by chickens if they had been fed alone. Sequential feeding was not effective in improving gait score, unlike in previous trials based on early growth reduction (Bizeray et al., 2002; Leterrier et al., 2006). The lack of negative effects of sequential feeding on growth performances was related to sufficient feed intake (i.e., no differences in total feed intake between treatments) as suggested by Bouvarel et al. (2004).

The independent effects of energy and protein contents on feed intake were evaluated in this experiment (Table 2). The proportion of high-protein feed intake was similar to the controls in the early period. In the second period, the proportion of high-protein feed was lower than the control group, with a similar protein intake. Thus, chickens regulated day to day their protein intake, as if they progressively distinguished high-protein from low-protein feeds. Protein deficiency was perceived early by chickens. Indeed, the proportion of chickens pecking, scratching, or both was higher at an early age when chickens received low-protein feed, as if they were searching for complementary nutrients (Figure 1). These findings are in agreement with data obtained by Bizeray et al. (2002) with alternation of low- and normal-specific amino acid (lysine) diets during the day. At an older age, chickens compensated their feed intake from one day to another and exploration behavior disappeared, as shown by Bizeray et al. (2002). Picard et al. (1999) reported that broiler chicks fed alternately a diet deficient in essential amino acids and a supplemented diet, with change of feed every day needed 1 wk to identify the diets, the distribution pattern, or both. The question is how chickens learn to distinguish the different feeds. In fact, grow-

ing broiler chickens can compensate well for periods of access to only a low-protein feed by subsequent intake of a high-protein feed as long as they are able to gauge the sensory properties of the feeds (Forbes and Shariatmadari, 1996). Chickens associate postingested effects with physical characteristics or with temporal change of feed. Feed flavor, digestive tract, and metabolic signals are combined with visual and tactile cues to build progressively the identity of the feed (Picard et al., 2002). Thus, we hypothesize that the long learning period in our experiment (a week) could be explained because physical characteristics (hardness and color) of both feeds varying in protein contents were relatively similar compared with those in other treatments (Table 1). During the first week, feed, energy, and protein efficiencies were similar in sequential feeding compared with the control, when sequential feeding was introduced at an early age (10 d of age). The feed to gain ratio and energy efficiency slightly decreased at 18 to 30 d of age, unlike the protein efficiency. This implies a high metabolism capacity to compensate for the alternation of high- and low-protein, with buffer storage of nutrients such as amino acids for over 24 h and effective short-term adaptation of protein metabolism to extreme nutritional status. The decrease in energy efficiency could be explained by higher energy utilization, particularly for heat production. For example, the higher activity of chickens when receiving low protein feed (standing, pecking, and scratching; Figure 1) may contribute to an increased heat production. There is also evidence that chickens subjected to variations in dietary protein supply exhibited high responses in terms of metabolism [e.g., protein turn-over (Muramatsu et al., 1987; Muramatsu, 1990) and lipogenesis (Rosebrough et al., 1989)].

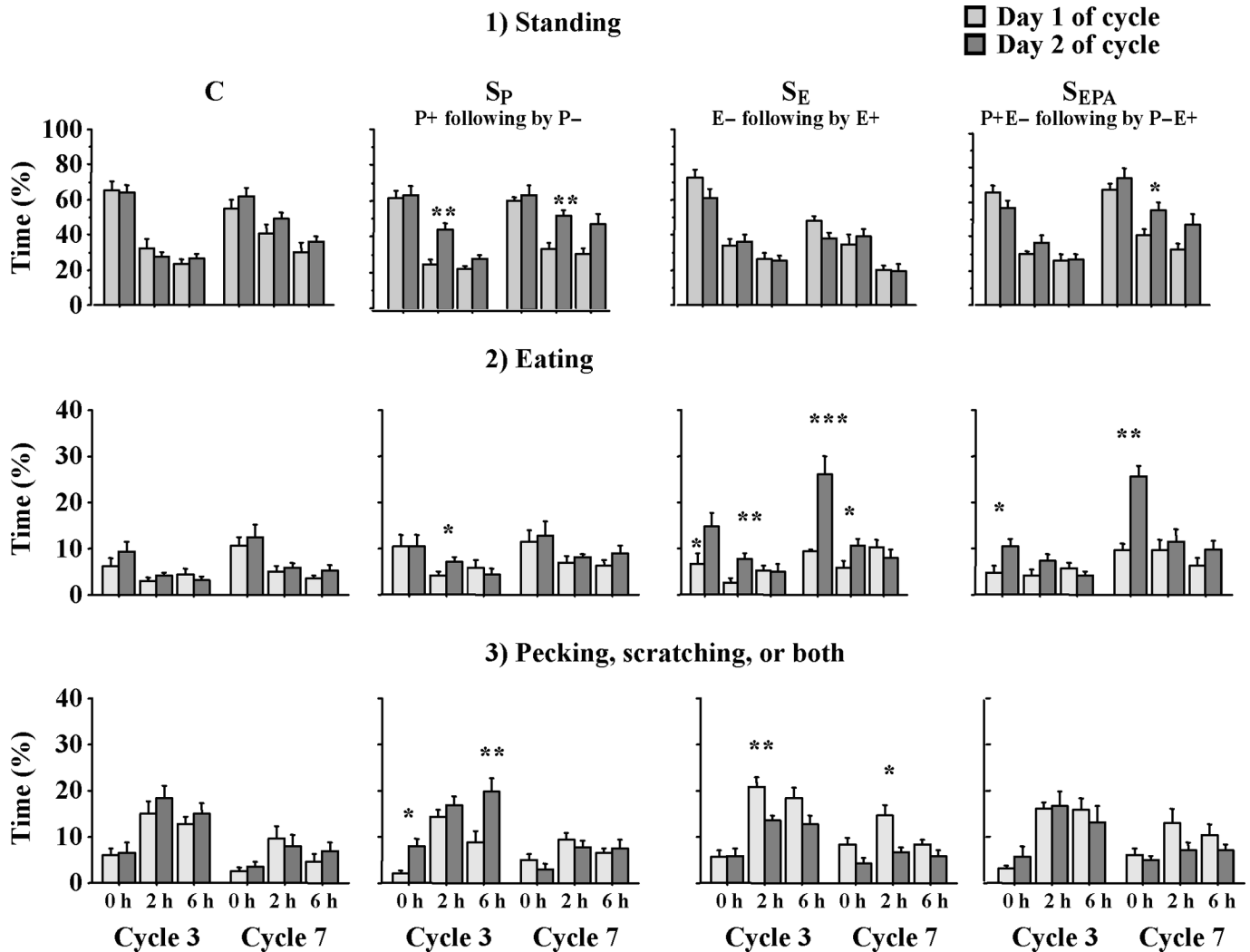


Figure 1. Behavior patterns of chickens submitted to complete diet (C), 230 g/kg of protein (P+) followed by 150 g/kg of protein (P-; S_P), 2,800 kcal/kg of energy (E-) followed by 3,200 kcal/kg of ME (E+; S_{E+}), or P+E- followed by P-E+ (S_{EPA}). The percentage of time allocated to 1) standing, 2) eating, and 3) pecking, scratching on the floor, or both was measured for the third and seventh cycles, just after exposure to the new feed and after 2 and 6 h (d 1 in gray; d 2 in black) * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ (Newmann and Keul's test).

The consequence of such changes on energy expenditure is unknown in chickens. The available data give controversial results since nutrient synchrony [i.e., the matching of nutrient availability with body and tissue requirements within a day did not have the same effects on heat production in preruminant calves and pigs (van den Borne et al., 2006, 2007)]. Nevertheless, according to Buyse et al. (1992), Kita et al. (1993), and Swennen et al. (2004) when comparing isoenergetic diets varying in protein contents, the excessive energy relative to protein intake results in increased heat production and even energy retention as fat. In the present study and in Bouvarel et al. (2004), no changes in abdominal fat levels with sequential feeding were observed. However, the pHu of breast meat was lower with diets varying in protein contents than other treatments, which in the range of values observed in the present study could be an advantage for the industry because high muscle pH (>6) produces conditions that make fillets a dark color and more susceptible to bacterial spoilage (Allen et al., 1997). This decrease in breast pHu

suggests a higher muscle glycogen content at death, pHu being inversely related to this parameter (Berri et al., 2005) and, thus, a higher energy storage in the muscles.

Our results indicate that the proportion of low-energy feed intake depended on the energy content of the feed with an attraction for high-energy feed and a day to day balance (Table 2). Addition of fat usually improves palatability of a diet, which may be more powerful than the metabolic effects in stimulating intake (Forbes, 1988). Moreover, the proportion of chickens eating was higher for at least the first 2 h of feed distribution when chickens received high-energy feed (Figure 1). On the other hand, the proportion of chickens pecking, scratching, or both was higher when chickens received a low-energy diet, as if they were in search of high-energy feed, which indicates their great attraction to high-energy feed. For all the periods, feed, energy, and protein efficiencies were similar in sequential feeding and the controls (Table 3). However, dietary protein efficiency was higher for diets varying in energy, and this difference reached statistical significance

when compared with S_{EPB} (i.e., protein-energy diet treatment introduced later). This may explain why these birds had a heavier BW than the other treatments at 30 d of age. Whole-body protein degradation and especially protein synthesis have been shown to rise curvilinearly with increasing ME intake or CP intake, thereby improving protein deposition (Kita et al., 1993). In our case, for diets varying in energy contents, the energy to protein ratios of both feeds were less limiting than the other sequential feeding regimens and allowed a good protein dietary efficiency.

The use of the treatment with variations in both protein and energy contents led to results in line with those observed when dissociating the effects of energy and protein. The interest of the present experiment was also to study the adaptation of chickens with sequential feeding introduced at 2 different ages. When sequential feeding was introduced early (i.e., treatment S_{EPA}), the proportion of high-protein-low-energy-feed intake was similar to the proportion of low-energy-feed intake alone (S_E) for the first period (10 to 17 d), but was lower for the second (18 to 24 d; Table 2). When sequential feeding was introduced later (i.e., treatment S_{EPB}), it was similar again to the proportion of low-energy feed intake (S_E). Chickens seemed to adapt their consumption initially according to energy content (S_{EPA} period 1, S_{EPB}), and then also to protein content (S_{EPA} period 2). Age introduction of sequential feeding did not modify the feed to gain ratio and energy conversion ratio. Conversely, later introduction had a deleterious effect on the protein conversion ratio, suggesting birds adapted their protein metabolism more easily when experiencing early sequential feeding (Table 3). To our knowledge, the effect of age on protein metabolism adaptation has not yet been investigated. However, the fact that the responsiveness to the nutritional status of muscle protein synthesis is particularly pronounced in young animals and decreases with age (Davis et al., 2002) could indicate that such adaptation of protein metabolism is possible in the chicken and should be studied.

These results suggest that chickens were able to modify feed intake when energy concentrations differed between 2 sequential feeds, but were less able to do so for the protein concentrations studied. Indeed, in this study, chickens modified feed intake according to the energy to protein ratios just after 1 wk of distribution. When diets varied both in protein and energy contents, chickens adapted their feed intake to energy concentrations first and then to protein levels. Finally, Ross PM3 broiler chickens adapted to sequential feeding during 48-h cycles with diets varying in protein, energy contents, or both, particularly when sequential feeding began early. Chickens were able to make appropriate choices when energy or protein concentrations, or both, differed between 2 sequential feeds. The adaptation in feeding behavior induced only slight changes in locomotor behavior and no improvement of gait score. The equivalent growth performances and carcass conformation suggest this method achievable in field conditions.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank Florence Favreau (INRA, Nouzilly, France), Paul Constantin (INRA), and Fanny Busson (Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires, Nouzilly, France) for their technical assistance, and Sue Edrich (Interconnect, Chinon, France) and Jeanne Williams (INRA) for revision of the English language. This work was supported from the European Welfare Quality integrated project and from ACTA/MAP/MESR.

REFERENCES

- Allen, C. D., S. M. Russel, and D. L. Fletcher. 1997. The relationship of broiler breast meat color and pH to shelf-life and odor development. *Poult. Sci.* 76:1042–1046.
- Berri, C., M. Debut, V. Santé-Lhoutellier, C. Arnould, B. Boutten, N. Sellier, E. Baéza, N. Jehl, Y. Jégo, M. J. Duclos, and E. Le Bihan-Duval. 2005. Variations in chicken breast meat quality: Implications of struggle and muscle glycogen content at death. *Br. Poult. Sci.* 46:572–579.
- Bizeray, D., P. Constantin, C. Leterrier, M. Picard, and J. M. Faure. 2002. Sequential feeding can increase activity and improve gait score in meat-type chickens. *Poult. Sci.* 81:1798–1806.
- Bouvarel, I., B. Barrier-Guillot, P. Larroude, B. Boutten, C. Leterrier, F. Merlet, M. Vilarino, L. Roffidal, S. Tesseraud, J. Castaing, and M. Picard. 2004. Sequential feeding programs for broiler chickens: Twenty-four- and forty-eight-hour cycles. *Poult. Sci.* 83:49–60.
- Bouvarel, I., A. M. Chagneau, M. Vilariño, H. Juin, P. Lescoat, J. P. Metayer, M. Lessire, K. Crepon, G. Etave, S. Tesseraud, and C. Leterrier. 2007. Reactions of Ross chickens to sequential feeding. Pages 155–158 in *Proc. XVIth Eur. Symp. Poult. Nutr. World's Poult. Sci. Assoc.*, Strasbourg, France.
- Buyse, J., E. Decuyper, L. Berghman, E. R. Kühn, and F. Vandesande. 1992. The effect of dietary protein content on episodic broilers. *Br. Poult. Sci.* 33:1101–1109.
- Davis, T. A., M. L. Fiorotto, D. G. Burrin, P. J. Reeds, H. V. Nguyen, P. R. Beckett, R. C. Vann, and P. M. O'Connor. 2002. Stimulation of protein synthesis by both insulin and amino acids is unique to skeletal muscle in neonatal pigs. *Am. J. Physiol. Endocrinol. Metab.* 282:880–890.
- Forbes, J. M. 1988. Metabolic aspects of the regulation of voluntary food intake and appetite. *Nutr. Res. Rev.* 1:145–168.
- Forbes, J. M., and F. Shariatmadari. 1996. Short-term effects of food protein content on subsequent diet selection by chickens and the consequences of alternate feeding of high- and low-protein foods. *Br. Poult. Sci.* 37:597–607.
- Gous, R. M., and J. J. Du Preez. 1975. The sequential feeding of growing chickens. *Br. J. Nutr.* 34:113–118.
- Kestin, S. C., T. G. Knowles, A. E. Tinch, and N. G. Gregory. 1992. Prevalence of leg weakness in broiler chickens and its relationship with genotype. *Vet. Rec.* 131:190–194.
- Kita, K., T. Muramatsu, and J. Okumura. 1993. Effect of dietary protein and energy intakes on whole-body protein turnover and its contribution to heat production in chicks. *Br. J. Nutr.* 69:681–688.
- Leterrier, C., F. Favreau, P. Constantin, and M. Picard. 2005. Effects of various lysine levels on growth and leg problems in meat-type chickens during sequential feeding. *Proc. 7th Eur. Symp. Poult. Welf.* 23(Suppl. 1):241–248.
- Leterrier, C., P. Perrot, F. Favreau, P. Constantin, I. Bouvarel, M. Lessire, and M. Picard. 2006. Sequential feeding with low- and high-lysine diets increases activity and improves gait score in broiler chickens. *Proc. XII Eur. Poult. Conf. World's Poult. Sci. J.* 62(Suppl.):581.

- Lozano, C., V. De Basilio, I. Oliveros, R. Alvarez, I. Colina, D. Bastianelli, S. Yahav, and M. Picard. 2006. Is sequential feeding a suitable technique to compensate for the negative effects of a tropical climate in finishing broilers? *Anim. Res.* 55:71–76.
- Muramatsu, T. 1990. Nutrition and whole-body protein turnover in the chicken in relation to mammalian species. *Nutr. Res. Rev.* 3:211–228.
- Muramatsu, T., K. Kita, I. Tasaki, and J. Okumura. 1987. Influence of dietary protein intake on whole-body protein turnover in chicks. *Br. Poult. Sci.* 28:471–482.
- Picard, M., J. P. Melcion, D. Bertrand, and J. M. Faure. 2002. Visual and tactile cues perceived by chickens. Pages 279–300 in *Poultry feedstuffs: Supply, composition and nutritive value*. J. M. McNab and K. N. Boorman, ed. CABI Publ., Oxon, UK.
- Picard, M., M. Plouzeau, and J. M. Faure. 1999. A behavior approach to feeding broilers. *Ann. Zootech.* 48:233–245.
- Rosebrough, R. W., J. P. Mc Murty, and N. C. Steele. 1989. Protein and energy relations in the broiler chicken: Chronic or acute effects of alternating protein or intermittent feeding regimens on broiler lipid metabolism. *Br. J. Nutr.* 61:223–233.
- Sauvant, D., J. M. Perez, and G. Tran. 2002. Tables de composition et de valeur nutritive des matières premières destinées aux animaux d'élevage. Inst. Natl. Rech. Agron., Paris, France.
- Swennen, Q., G. P. Janssens, E. Decuypere, and J. Buyse. 2004. Effects of substitution between fat and protein on feed intake and its regulatory mechanisms in broiler chickens: Energy and protein metabolism and diet-induced thermogenesis. *Poult. Sci.* 83:1997–2004.
- van den Borne, J. J. G. C., J. F. Hocquette, M. W. A. Verstegen, and W. J. J. Gerrits. 2007. Whole body and muscle energy metabolism in preruminant calves: Effects of nutrient synchrony and physical activity. *Br. J. Nutr.* 97:667–675.
- van den Borne, J. J. G. C., M. W. A. Verstegen, S. J. J. Alferink, F. H. M. van Ass, and W. J. J. Gerrits. 2006. Synchronizing the availability of amino acids and glucose decreases fat retention in heavy preruminant calves. *J. Nutr.* 136:2181–2187.

C. Résultats

1- Ajustement de l'ingestion en fonction des apports énergétique et protéique

La consommation a été observée selon trois échelles de temps : 1h et 24h après la distribution du nouvel aliment, ainsi que pour chaque période considérée (10-17j et 18-29j).

Des ajustements de l'ingestion à court terme (1h) ont été observés dès le 2^{ème} jour du 1^{er} cycle (11j) de distribution pour les aliments variant en énergie (E-/E+ et P+E-/P-E+) avec une surconsommation de E+ et une sous-consommation de E- (Figure 12). Les ajustements à court terme ont été plus longs pour les aliments variant en protéines : aucune différence significative n'est apparue durant la première période (10-17j). Toutefois, les poulets ont exprimé immédiatement un comportement marqué de picorage de la litière (ou autres) et de grattage, et ont donc semblé ressentir une carence lors de la distribution de P-. Il faut attendre la seconde période pour que les poulets adaptent légèrement leur consommation à la teneur en protéines de l'aliment, avec une surconsommation de P-. Les effets de la teneur en énergie et de la teneur en protéines sont cumulatifs pour les traitements variant simultanément les teneurs en énergie et en protéines.

Les différences de consommation observées à l'échelle de la journée ont été le reflet de celles observées après 1h de distribution. Les poulets ont surconsommé l'aliment E+ durant chaque période (10-17j, 18-29j) tandis que P- a été aussi surconsommé mais plus tardivement (18-29j) et plus faiblement que pour E+. Il a été retrouvé, de manière exacte avec les alternances P+E-/P-E+, les effets respectifs des teneurs énergétique et protéique, avec un effet de l'énergie uniquement durant la première période (10-17j) auquel s'ajoute progressivement un effet des protéines au cours de la seconde période (18-29j). L'âge d'introduction de l'AS n'a, à aucun moment, modifié la réaction des animaux.

En revanche, lorsque la consommation est considérée *de manière globale (semaine)*, aucune différence d'ingestion n'est apparue entre traitements. Au final, sur toute la période expérimentale, les ingérés protéique et énergétique ont été similaires entre traitements.

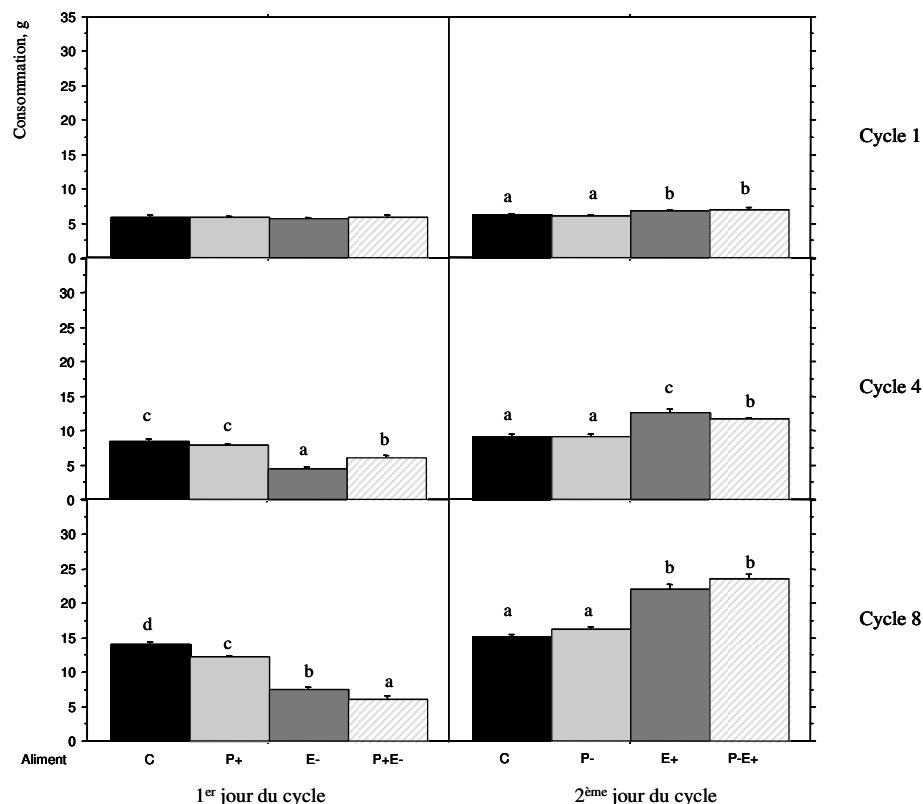


Figure 12 : Consommation durant la première heure de distribution après le changement d'aliment pour les cycles 1 (10-11j), 4 (16-17j) et 8 (24-25j). L'AS a été introduite à 10j d'âge.

Au sein de la journée, les animaux n'ont donc pas adapté leur consommation à *la teneur en énergie*, afin d'éviter un excès ou une carence dans un objectif de régulation de la balance énergétique. Au contraire, ils surconsomment l'aliment E+ et sous consomment E-. L'ajustement est réalisé à l'échelle du cycle du fait de la symétrie des apports d'un jour à l'autre. La grande attraction pour E+, certainement d'origine sensorielle, est révélée aussi par les mesures comportementales. Lors de la distribution de E-, les poulets ont exprimé des comportements de picage et de grattage plus importants comme s'ils étaient à la recherche de E+. L'ajout d'huile pour augmenter la concentration énergétique, susceptible d'augmenter la palatabilité de l'aliment, peut expliquer en partie cette forte attraction.

L'adaptation de l'ingestion en fonction de *la teneur en protéines* est beaucoup plus tardive et moins marquée que pour l'énergie. Elle va dans le sens d'un ajustement des apports protéiques au sein d'une journée, avec une augmentation de l'ingestion de P- et inversement pour P+. Contrairement à l'énergie, l'ajustement semble ici répondre strictement à des besoins nutritionnels.

Les poulets soumis à une modification simultanée *des teneurs en énergie et en protéines* modifient de manière complètement indépendante leur ingestion en fonction de chaque caractéristique. Le rapport énergie / protéines de l'aliment ne semble donc pas avoir d'influence sur la prise alimentaire sur la journée.

2- Capacité du poulet à supporter des aliments déséquilibrés en énergie et protéines

Le modèle d'AS tel que pratiqué, avec des aliments variant en énergie et/ou en protéines a permis d'obtenir une croissance et des performances d'abattage (rendement en filet, engraissement) similaires à celles obtenues avec une alimentation complète, sans impact de l'âge d'introduction de l'AS.

Les indices de consommation (IC) de l'aliment, global, énergétique et protéique n'ont pas été modifiés comparés à ceux obtenus avec l'alimentation complète lors de la première période d'AS (10-17 jours). Pour les alternances impliquant une variation de la teneur en protéines seule ou associée à l'énergie (P+/P- et P+E-/P-E+) et pour les deux âges d'introduction de l'AS, de légères dégradations sont observées pour la seconde période (18-30 jours) pour l'IC et l'IC énergétique. L'introduction tardive de l'AS (18 jours) a entraîné une dégradation de l'IC protéique.

Des travaux réalisés en parallèle par Tesseraud (2008) sur ces mêmes animaux à 14 et 15 jours d'âge, indiquent qu'il existe au cours de l'alimentation séquentielle des adaptations métaboliques notables au niveau de l'utilisation ou du stockage des nutriments. La régulation de la traduction et de la protéolyse musculaire, ainsi que la lipogenèse et la lipolyse sont modifiées. Ces mécanismes d'adaptation nutritionnelle permettent certainement au poulet de chair de valoriser des régimes déséquilibrés et de satisfaire les besoins nutritionnels nécessaires à sa croissance sur le long terme. La baisse de l'efficacité énergétique avec les aliments variant en protéines seules ou associées à l'énergie, peut s'expliquer par une plus forte utilisation de l'énergie, particulièrement pour la production de chaleur, liée par exemple à une activité plus importante, et aux réponses métaboliques. Les conséquences de ces changements sur les dépenses énergétiques sont inconnues à notre connaissance. Néanmoins, en situation classique d'alimentation avec un aliment présentant un ratio énergie/protéines élevé, l'excès d'énergie ingérée relativement à la teneur en protéines conduit à une augmentation de la production de chaleur et de la rétention sous forme de dépôt adipeux (Buyse et al., 1992 ; Kita et al., 1993 ; Swennen et al., 2004). Cette dernière n'est toutefois pas modifiée dans cette expérience. En revanche, l'amélioration du pH ultime (24h après abattage) des filets de poulets nourris avec les alternances P+/P- (5,9 vs >6) suggère une réserve en glycogène supérieure dans les muscles au moment de la mort de l'animal et donc des réserves énergétiques musculaires plus élevées. Pour les aliments variant en énergie seule, qui n'ont pas entraîné de modification de l'efficacité alimentaire énergétique, les rapports énergie : protéines moins différents d'un jour à l'autre que pour les autres traitements, semblent moins limitants.

Ces résultats témoignent donc globalement de la grande plasticité du poulet de chair à croissance rapide, avec une grande capacité du métabolisme à compenser des modifications d'apports énergétique et protéique d'un jour à l'autre, cette adaptation étant plus aisée lorsque l'AS est introduite

précocement. Des questions restent posées quant à l'utilisation de l'énergie dans le cas de variations de la teneur en protéines.

D- Conclusions

Cette première expérience indique que les poulets réagissent différemment, selon l'aliment distribué, et que la réaction à l'échelle de 24h est le reflet de la consommation immédiate (1h). Les poulets réagissent de manière particulièrement marquée à la variation de concentration énergétique, avec une consommation plus élevée de l'aliment le plus énergétique comparée à l'aliment le moins énergétique. Ceci aboutit, au sein de la journée, à une absence d'adaptation de l'ingestion à la concentration énergétique de l'aliment dans un objectif d'équilibre de la balance énergétique, qui ne s'effectue qu'à l'échelle du cycle (48h). Ces réactions semblent générées par des préférences alimentaires provenant du contact simultané et régulier avec chacun des deux aliments. Ces préférences pourraient être le fruit d'un apprentissage qui conduit à la reconnaissance des aliments de par leurs caractéristiques physiques et/ou par repère temporel.

Publication 2.

Effets des teneurs en énergie et protéines d'aliments lors d'une distribution par séquence, sur les préférences alimentaires du poulet de chair

Publication 2. : Effets des teneurs en énergie et protéines d'aliments lors d'une distribution par séquence, sur les préférences alimentaires du poulet de chair

A. Objectifs et mesures

Les deux expériences suivantes (exp. 2 et 3) avaient pour premier objectif de confirmer à l'échelle de la journée, l'absence d'ajustement de l'ingéré énergétique à la concentration énergétique de l'aliment. Le second objectif a été d'évaluer si les variations d'ingestion lors de l'AS sont liées à des préférences alimentaires.

Contrairement à l'expérience 1 pour laquelle les poulets étaient élevés en groupe, ces deux expériences ont été réalisées avec des poulets placés en cages individuelles du fait des contraintes expérimentales : nécessité de réaliser des cinétiques fines de consommation, et des tests de choix à l'aide du dispositif SRA Box.

Dans l'expérience 2 ([Tableau 4](#)), les poulets ont reçu un programme d'AS avec deux aliments variant par leur teneur en énergie, durant quatre cycles de 48h. Les deux ordres d'alternance de E- et E+ ont été testés : E- suivi de E+, et E+ suivi de E-. Dans l'expérience 3 ([Tableau 5](#)), les poulets ont reçu un programme d'AS (4 cycles) avec les aliments variant en énergie, protéines et les deux à la fois. Dans les deux expériences, les poulets dits « naïfs » et « expérimentés » ont ensuite été soumis à un test de choix pour évaluer leur préférence alimentaire.

Tableau 4 : Descriptif des modalités et mesures effectuées lors de l'expérience 2

Expérience 2.	
Logement	Cages individuelles
Séquences	C, E-/E+ et E+/E-
Nombre de répétitions par traitement	96 pour C et 48 pour les deux autres
Age à l'introduction de l'AS	8 jours
Nombre de cycles de 48 h	4
Mesures	<ul style="list-style-type: none">- Consommation pendant l'AS après 15 mn et 24h- Préférence alimentaire après 15mn et 1h (17 j d'âge)- Poids individuel avant et après l'expérience- Couleur (L*a*b*), dureté des granulés

Tableau 5 : Descriptif des modalités et mesures effectuées lors de l'expérience 3

Expérience 3.	
Logement	Cages individuelles
Séquences	C, P+/P-, E-/E+, P+E- /P-E+
Nombre de répétitions par traitement	36 pour C et 24 pour les trois autres
Age à l'introduction de l'AS	10 jours
Nombre de cycles de 48 h	4
Mesures	<ul style="list-style-type: none">- Consommation pendant l'AS après 15 mn et 24h- Préférence alimentaire après 5mn et 1h (21 j d'âge)- Poids individuel avant et après l'expérience- Couleur (L*a*b*), dureté des granulés

B. Publication 2

Effects of various energy and protein levels during sequential feeding on feed preferences in meat-type chickens

I. Bouvarel^{1†}, C. Vallée^{2,3}, A. M. Chagneau⁴, P. Constantin³, P. Lescoat⁴, G. Ferreira³ and C. Leterrier³

¹Institut Technique de l'Aviculture, 37380 Nouzilly, France; ²Institut Polytechnique LaSalle Beauvais rue Pierre Waguet, BP 30313 60026 Beauvais cedex, France; ³UMR 85 Physiologie de la Reproduction et des Comportements, INRA, 37380 Nouzilly, France; ⁴INRA, UR83 Recherches Avicoles, 37380 Nouzilly, France

(Received 20 March 2008; Accepted 4 July 2008; First published online 5 August 2008)

Short-term feed preferences were studied in individually caged chickens fed sequentially in order to understand a previously described imbalance in the intake of diets offered. Sequential feeding (SF) was carried out for four 48 h cycles in male broiler chickens. The diets varied in energy (2800 (E⁻) and 3200 kcal/kg (E⁺)) and protein (230 (P⁺) and 150 g/kg (P⁻)) contents. SF was compared to standard feeding (C) (3000 kcal/kg ME and CP = 190 g/kg). In experiment 1, three treatments were used: C, S_E (E⁻ followed by E⁺) and S_{E'} (E⁺ followed by E⁻). Four treatments were used in experiment 2: C, S_P (P⁺ followed by P⁻), S_E and S_{EP} (P⁺E⁻ followed by P⁻E⁺). Total feed intake was measured during the SF period. After this, short-term preferences were evaluated with a choice test on chickens previously fed with the same feeds during the SF period (experienced birds) and in C chickens (naïve birds). In both experiments, total feed intake was similar among treatments and the percentage of each feed consumed was not significantly different from controls (50%). In experiment 1, S_E and S_{E'} chickens over-consumed E⁺ and under-consumed E⁻ diets only during the first 15 min of the fourth cycle. The choice test indicated that experienced chickens preferred E⁺, while naïve chickens preferred E⁻. Similarly, in experiment 2, chickens over-consumed E⁺ and E⁺P⁻ during the first 15 min of the fourth cycle, but the intake of diets varying in protein content was not different from controls. During the choice test, as in experiment 1, experienced chickens preferred E⁺, while naïve chickens preferred E⁻. There was a slight preference for the protein-poor diet in naïve birds and there was no preference in the diet varying in both protein and energy contents. Experience modified choice between feeds varying in energy content but not in protein. When feeds were known, preference for energy affected the feed intake immediately after switching from one diet to the other, although lower with the diet also varying in protein, it did not influence the total intake of each diet. Interactions between the nutritional properties and sensorial cues of feed could explain these results.

Keywords: chicken, energy, feed, feeding behaviour, protein

Introduction

Sequential feeding (SF) is a feeding schedule that consists of placing animals in a contrasting situation, giving them diets of different nutritional values for one- to several-day cycles (Gous and Du Preez, 1975). SF is used with several aims, which include the reduction of feed cost and the improvement of animal welfare by reducing the occurrence of leg abnormalities (Bizeray *et al.*, 2002; Leterrier *et al.*, 2005 and 2006). When this feeding programme was carried out on broiler chickens with diets varying in energy and/or protein concentrations given on alternate days, it resulted in the same efficiency as a complete feed (Bouvarel *et al.*, 2004). In this situation, even if

total feed intake was similar to the intake of chickens fed continuously with a standard diet, chickens over-consumed high-energy and low-protein feed and under-consumed low-energy and high-protein feed (Bouvarel *et al.*, 2004). Feed intake was especially influenced by the energy concentration irrespective of the energy-to-protein ratio: chickens over-consumed high-energy feeds (isoproteic or not), and conversely under-consumed low-energy feeds (Bouvarel *et al.*, 2008). Because all these experiments used feeds given on alternate days, energy intake did not appear to be regulated over the medium term (day) but over a long-term interval with a day-to-day balance. It thus appears that during SF, experienced broilers expressed feed preference for high-energy diet, which influenced the daily intake. At 9 days of age and thereafter, chickens having a choice of two diets have a clear preference

[†] E-mail: bouvarel.itavi@tours.inra.fr

for the diet higher in energy and lower in protein than the diet lower in energy and higher in protein (Siegel *et al.*, 1997). There are numerous examples of animals that appear not to make appropriate choices (from the standpoint of the human observer), implying that their food preferences are governed by factors other than, or additional to, nutritional wisdom (Forbes and Kyriazakis, 1995).

Indeed, the mechanisms underlying the control of eating behaviour are complex (Furuse, 2002). The wild ancestors of the domestic fowl possessed an ability to select nutrients meeting almost all their requirements. They thrived under conditions in which a variety of foodstuffs with different compositions were available. Domestication and intense selection based on maximising growth and gross feed efficiency have not precluded the ability of chickens to discriminate between diets differing in protein and energy (Siegel *et al.*, 1997). Regulation of feed intake has two key components: one that involves the short-term control of feeding and one that involves the long-term regulation of energy balance by the central nervous system (Richards, 2003). The long-term control of feed intake is of metabolic origin with a coordinated regulation of feed intake and energy expenditure to achieve energy balance according to the genetic basis (McMinn *et al.*, 2000; Furuse, 2002; Richards, 2003; Richards and Proszkowiec-Weglarz, 2007). The short-term control occurs from meal to meal. It is primarily governed by sensorial cues (visual, tactile and olfactory) (Kuenzel, 1989; Picard *et al.*, 2002) and then by satiety signals generated in response to nutrient content and the physical presence of feed or of specific components in the gut (Denbow, 1994).

Because several diets are offered to the birds during SF, metabolic state is modified according to the diet fed previously, and the cyclic contacts with both different feeds may allow a learning process. Using an SF paradigm, the first aim of our study was to confirm that chickens do not regulate feed intake according to the energy-to-protein ratio over the medium term (day) using feeds given on alternate days. The second aim was to study the preferences between feeds using two-choice tests in order to understand whether energy and protein contents affect these feeding preferences in naïve animals, and whether experience (through SF) modifies them.

In a first experiment, two diets varying in energy content were used. The birds were fed both diets during an SF schedule that lasted for four 48 h cycles. They then underwent a feed choice to test their preferences. The same choice was offered to birds without any experience of both diets to compare experienced and naïve birds. In a second experiment, preferences were studied with diets varying in energy, and also in protein and in both energy and protein. In both experiments, feed intake was measured during SF and linked to with feed preferences expressed in the choice test. In contrast to our previous experiments carried out on chickens in groups (Bouvarel *et al.*, 2004 and 2008), chickens were individually caged in this study to measure precisely the kinetics of individual feed intake.

Material and methods

Animals and housing

A three-floor battery of 96 individual cages ($36 \times 22 \times 23$ cm) in an environmentally controlled room was specially equipped with plastic feeders ($18 \times 5 \times 7$ cm). Lighting was reduced from 24L to 20L/4D on Day 3, and then decreased to 16L/8D on Day 7.

Experiment 1. In all, 192 male broiler chickens (Ross PM3) reared in two batteries received the same starter diet (2900 kcal/kg metabolisable energy (ME), 21% CP) *ad libitum* until Day 7. From Day 8 to Day 15, chickens were given either a control diet (96 animals) or a sequential treatment (2×48 animals) for each of two treatments. After SF, each chicken was fed the starter diet until the choice test (Day 17).

Experiment 2. In all, 108 male broiler chickens (Ross PM3) reared in two batteries received the same starter diet (2900 kcal/kg ME, 21% CP) *ad libitum* until Day 9. From Day 10 to Day 17, chickens were given either control (36 animals) or SF (3×24 animals) for each of three treatments. After SF, each chicken was fed the starter diet until the choice test (Day 20).

Feeding schedules

The first experiment focused only on the effect of energy content, while the second investigated the effect of both energy and protein content. Seven diets were used during the SF period (Table 1). The control treatment was a complete feed C (3000 kcal/kg ME, 19% CP). Two diets were isoproteic with differences in ME content: the low-energy feed (E⁻ = 2800 kcal/kg ME) and the high-energy feed (E⁺ = 3200 kcal/kg ME). Two diets were isoenergetic with differences in protein and essential amino acid content: the high-protein feed (P⁺ = 23% CP) and the low-protein feed (P⁻ = 15% CP). Two diets had differences in both protein and energy contents: the high-protein and low-energy feed (P⁺E⁻) and the low-protein and high-energy feed (P⁻E⁺). Diets, P⁺ and P⁻, E⁻ and E⁺, P⁺E⁻ and P⁻E⁺ were formulated to provide, on average (50/50), the same nutrient intake as the control feed.

SF was carried out during four 48 h cycles tested in previous investigations (Bouvarel *et al.*, 2004). In experiment 1, three treatments were compared: (1) complete diet (C) and two treatments with an alternation of diets varying in energy content; (2) (S_E: E⁻ followed by E⁺); and (3) (S_E: E⁺ followed by E⁻). Both orders of alternating have already been tested with Bouvarel *et al.* (2007), observing a lower feed intake according to when the cycle started with an energy-rich or a protein-poor diet. In experiment 2, energy-poor, protein-rich, and protein-rich energy-poor diets were always given the first day of the cycle to avoid a reduction in the feed intake. Four treatments were compared in experiment 2: (1) complete diet (C); (2) alternation of diets varying in CP (S_P: P⁺ followed by P⁻); (3) in energy (S_E: E⁻ followed by E⁺); and (4) in protein and energy contents (S_{EP}: P⁺E⁻ followed by P⁻E⁺). The treatments were arranged in a complete randomised block design.

Table 1 Composition and characteristics of experimental feeds

Treatments Diets	C	S _E		S _P		S _{EP}	
	Control	E–	E+	P+	P–	P+ E–	P– E+
Ingredient (%)							
Corn	20.12	20.58	45.23	31.00	30.54	12.35	50.44
Wheat	50.00	50.00	20.96	24.78	50.00	50.00	27.61
Soybean meal	18.39	24.78	17.87	31.48	12.05	27.06	9.00
Corn gluten	4.73	0.18	7.00	5.00	1.48	6.00	5.00
Rapeseed oil	2.91	0.80	5.00	4.00	2.14	0.77	4.00
Dicalcium phosphate	1.34	1.32	1.54	1.46	1.37	1.29	1.54
Calcium carbonate	1.24	1.21	1.12	1.07	1.27	1.21	1.19
Salt	0.30	0.30	0.30	0.30	0.30	0.30	0.30
L-Lysine HCl	0.37	0.21	0.39	0.27	0.31	0.36	0.39
DL-Methionine	0.14	0.17	0.11	0.21	0.09	0.21	0.05
Tryptophan	0.01	0.21	0.39	0.27	0.31	0.36	0.39
Premix ¹	0.45	0.45	0.45	0.45	0.45	0.45	0.45
Calculated content ²							
Metabolisable energy (ME) (kcal/kg)	3000	2800	3200	3000	3000	2800	3200
CP	19.0	19.0	19.0	23.0	15.0	23.0	15.0
ME: CP (kcal/g CP)	15.4	14.3	16.5	12.8	19.2	12.0	20.4
Lysine (%)	1.07	1.07	1.07	1.29	0.84	1.29	0.84
TSAA (%)	0.81	0.81	0.81	0.99	0.64	0.99	0.64
Threonine (%)	0.67	0.68	0.68	0.84	0.53	0.81	0.53
Tryptophan (%)	0.20	0.22	0.20	0.25	0.16	0.25	0.16
Calcium (%)	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95
Available phosphorus (%)	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37
Measured physical characteristics							
Hardness (MPa)							
Experiment 1	0.8	1.0	0.5				
Experiment 2	1.2	1.6	0.6	0.8	1.1	1.7	0.9
Lightness, L* ³							
Experiment 1	57.9	59.6	56.1				
Experiment 2	57.3	58.6	54.7	54.8	57.7	58.4	56.7
Saturation, c*							
Experiment 1	27.2	23.9	33.0				
Experiment 2	29.3	26.9	34.6	30.6	29.1	28.7	34.6

¹Supplied per kg of diet: vitamin A (retinol), 13 500 IU; vitamin D₃, 3870 IU; vitamin E (tocopherol), 90 mg; vitamin K₃, 4.5 mg; thiamin, 4.5 mg; riboflavin, 7.2 mg; vitamin B₅, 2.25 mg; pyridoxine, 6.3 mg; vitamin B₁₂, 0.018 mg; niacin, 90 mg; folic acid, 2.7 mg; biotin, 0.27 mg; cholin 495 mg; manganese, 73 mg; zinc 81 mg; iron, 52 mg; copper, 18 mg; iodine, 1.8 mg; selenium, 0.18 mg; cobalt, 0.54 mg, sulphur, 0.005 mg, magnesium, 0.001 mg; antioxidant, 4.5 mg.

²Calculated using the table published by Sauvant *et al.* (2002).

³Colour was measured using a Commission International d'Eclairage L* a* b* c* Hunterlab spectrophotometer.

Physical characteristics of feeds

The diets were manufactured on a semi-industrial scale by the experimental feed mill at the Poultry Research Centre in Nouzilly. They were pelleted using a steam pelleter ($\emptyset = 2.5$ mm, $L = 47$ mm).

Hardness was measured in 100 pellets of each diet using an INSTRON 5543 machine (INSTRON, Guyancourt Cedex, France). Hardness (H) was expressed as the maximum load necessary to break the outer upper surface of the pellet:

$$H = ML/(\pi)LR$$

where H is the hardness (MPa), ML is the maximum load (N), L is the length of the pellet (mm) and R is the radius of the pellet (mm).

It ranged in experiment 1 from 0.4 to 1.0 MPa, and in experiment 2 from 0.6 to 1.7 MPa (Table 1). The control diets always had an intermediate hardness. The values were smaller and less contrasted for E+/E– in experiment 1 than in experiment 2.

Pellet length was measured individually using a calliper (200 repetitions/feed) and was very similar between diets within each experiment. It was 3.5 mm in experiment 1, and varied from 4.2 to 5.0 mm according to diets in experiment 2, with a difference equal to or less than 0.5 mm within a treatment. This difference was considered not to be detected by the birds.

Colour was measured using a Commission International d'Eclairage L* a* b* c* Hunterlab spectrophotometer (SOCEMI, Metz, France). L* represents the lightness, a*, red-green, b*,

blue-yellow and $c^*(=\sqrt{a^{*2} + b^{*2}})$, the chroma (saturation). Mean L^* and c^* parameters varied from 54.7 to 58.4 and from 26.9 to 34.6, respectively, in experiment 2 and the same values were obtained in experiment 1.

The physical characteristics measured were dependent on the composition of the feed. High contrasts of physical characteristics of the experimental feeds were obtained when feeds varied in energy content only: a high level of energy (E+) obtained by adding oil decreased the hardness and lightness (L^*) and increased chroma (saturation, c^*) (Table 1).

Consumption and growth data during sequential feeding

During the SF period, the daily consumption of feed was measured after 15 min (cycles 1 and 4) and 24 h of distribution for every cycle. The 15 min period was chosen after preliminary measurements. Chickens were weighed individually before and after the SF period.

Feed choice test

The aim was to evaluate short-term preferences related to feed composition for chickens previously given the same feeds during the SF period ('experienced') or the control diet ('naïve birds').

After SF, the chickens were exposed to the SRABox device (Chagneau *et al.*, 2006; Figure 1) containing the control diet in all eight microfeeders in order to habituate the birds on Day 16 (experiment 1) and Day 20 (experiment 2). The choice test was performed on Day 17 (experiment 1) and Day 21 (experiment 2).

Eight microfeeders with four microfeeders per feed in alternate positions were used (SRABox). In experiment 1 one feed combination (E-/E+) was tested and in experiment 2 three feed combinations were tested: P+/P-, E-/E+ and P+E-/P-E+ on naïve and experienced chickens. In experiment 1, 48 animals per feed combination were used (48 × 2 C, 48 S_E, 48 S_{E'}), and in experiment 2, there were 12 animals per feed combination (12 × 3 C, 12 S_E, 12 S_P, 12 S_{EP}).

The test lasted 1 h after the 8-h dark period. Food intake during the choice test was recorded by weighing the microfeeders (± 0.01 g) prior to and after 15 min and 1 h for experiment 1, and after 5 min (enabling short-term preference to be assessed better than after 15 min) and 1 h for the second experiment.

Statistical analysis

All data were analysed using the STATVIEW program version 5. Tested factors were considered as significantly different if $P < 0.05$. The experimental unit was the bird reared individually in a cage.

The effect of SF on food intake and BW was tested with a one-way analysis of variance. When significant, the treatment means were tested using the Newmann and Keul test.

Preferences were tested (1) within a choice situation using the Wilcoxon paired test and (2) between choice situations using the Kruskal Wallis and Mann-Whitney tests.



Figure 1 SRABox device

Results

Feed intake and growth performance during the sequential feeding period

Experiment 1. There was no difference between treatments in total feed intake for 8 days (547 g per animal) and in final BW (568 g per animal) with the sequential treatments for the four cycles studied. Results were similar in S_E and S_{E'} birds, indicating there was no effect of the order in which diets were alternated.

During the first 15 min of the first cycle, feed intake of the C group did not differ from the experimental groups. It was between that of E- and E+; E- was consumed more than diet E+ (Figure 2a). During the first 15 min of distribution of the fourth cycle, chickens under-consumed diet E-, while E+ was over-consumed (Figure 2b). Nevertheless, during the 24 h distribution, the total consumption of each diet was similar for each cycle (Figure 2c for the fourth cycle).

Experiment 2. As in experiment 1, there was no difference between treatments in total feed intake for 8 days (634 g) and in final BW (683 g) with SF for the four cycles studied.

During the first 15 min of the first 2 days (cycle 1), feed intake was similar between groups (Figure 3a). During the first 15 min of the fourth cycle, E- and P+E- intake was almost half of the C intake ($P < 0.01$). In contrast, the next day chickens over-consumed E+ and P-E+ during the first 15 min of distribution (Figure 3b). With diets varying in protein content, no effect was noticed on feed intake during the first 15 min of distribution. Over the 24 h of distribution, the total consumption of each diet was similar for each cycle (Figure 3c for the fourth cycle).

Feed choice test

Experiment 1. All groups preferred one diet to the other: naïve chickens preferred E- to E+ after 15 min of the choice test, while experienced chickens preferred E+ to E- (Figure 4a). Similar results were obtained at the end of the 1-h test. The preference was significantly different between the controls and experimental groups (S_{E'} and S_E) after 15 min and 1 h of the test. Experimental groups did not differ, indicating that the order of alternating the E+ and E- diets during SF did not influence the E+ preference.

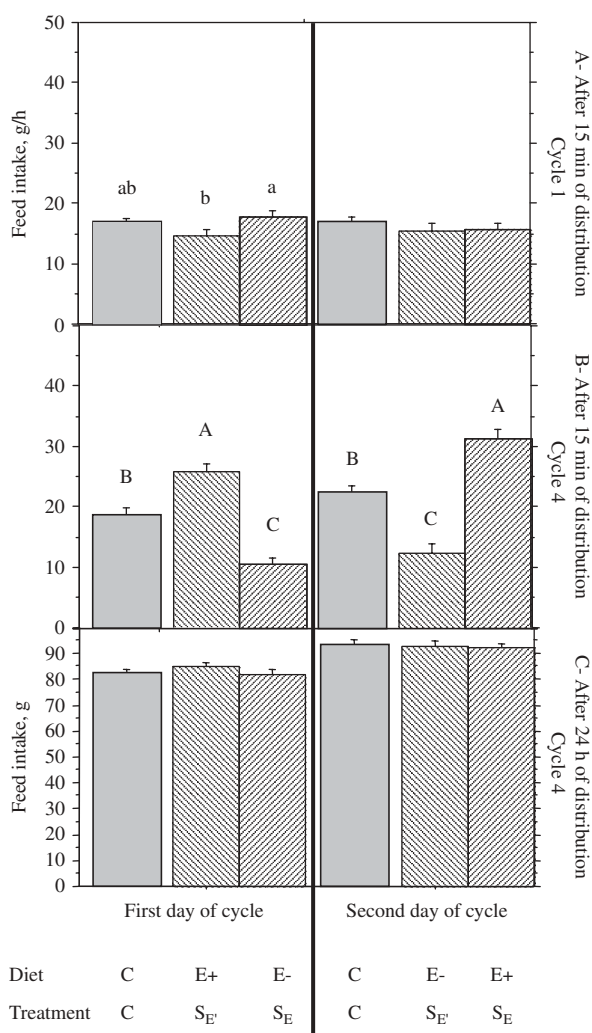


Figure 2 Experiment 1. Feed intake after first 15 min of distribution (g/h chicken, cycles 1 and 4) and after 24 h of distribution (g/chicken, cycle 4). Cycle 1 (Day 8 to Day 9); cycle 4 (Day 14 to Day 15). Chickens were in a sequential feeding situation. They received one diet on Day 1 (first day of cycle), and another the following day (second day of cycle). Bars with different superscript letters are significantly different (Newmann and Keul's test, $P < 0.05$).

Experiment 2. As in experiment 1, naïve chickens preferred the E– diet (after 5 min), whereas experienced chickens preferred the E+ diet (after 1 h; Figure 4b). The preference between groups was significantly different after 1 h of testing.

For feeds varying in protein contents (P+/P– and E–P+/E+P–), there was no significant difference between naïve and experienced chickens (Figure 4c and d). Experienced birds did not significantly prefer one diet to the other, whereas naïve birds preferred P– (Figure 4c) and E–P+ (Figure 4d) after an hour.

Discussion

In this work, chickens fed alternately with diets varying in energy and/or protein consumed the same quantities of feed as birds fed with a complete diet. Surprisingly, they

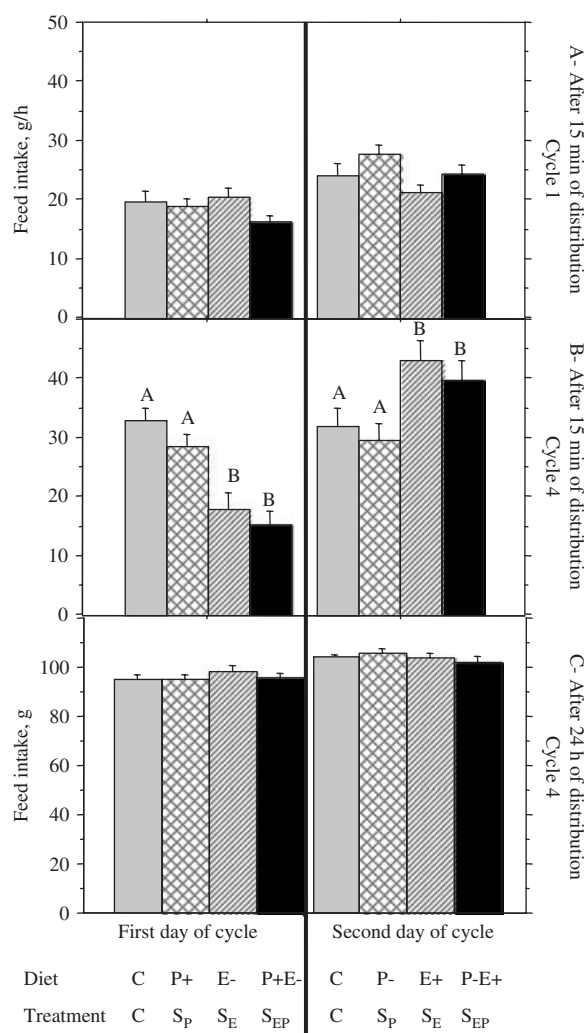


Figure 3 Experiment 2. Feed intake after first 15 min of distribution (g/h chicken, cycles 1 and 4) and after 24 h of distribution (g/chicken, cycle 4). Cycle 1 (day 10 to day 11); cycle 4 (Day 16 to Day 17). Chickens were in a sequential feeding situation. They received one diet on Day 1 (first day of cycle), and another the following day (second day of cycle). Bars with different superscript letters are significantly different (Newmann and Keul's test, $P < 0.05$).

did not compensate for energy from one day to another, contrary to expected nutritional requirements.

Regulation of feed intake has two key components: one that involves the short-term control of feeding and one that involves the long-term regulation of energy balance (Richards, 2003). The net result is a system that cumulatively regulates meal-to-meal feed intake along with the long-term maintenance of energy (fat) storage to achieve energy homeostasis (McMinn *et al.*, 2000). With SF, the metabolic state of chickens is modified from one day to another. Nevertheless, chickens did not express particular regulation of feed intake on the scale of the day. As observed previously by Bouvarel *et al.* (2008), but less marked here, feed intake was not influenced by the energy-to-protein ratio from one day to another. If that had been the case, chickens should have over-consumed low-energy feed according to the protein content. In both experiments

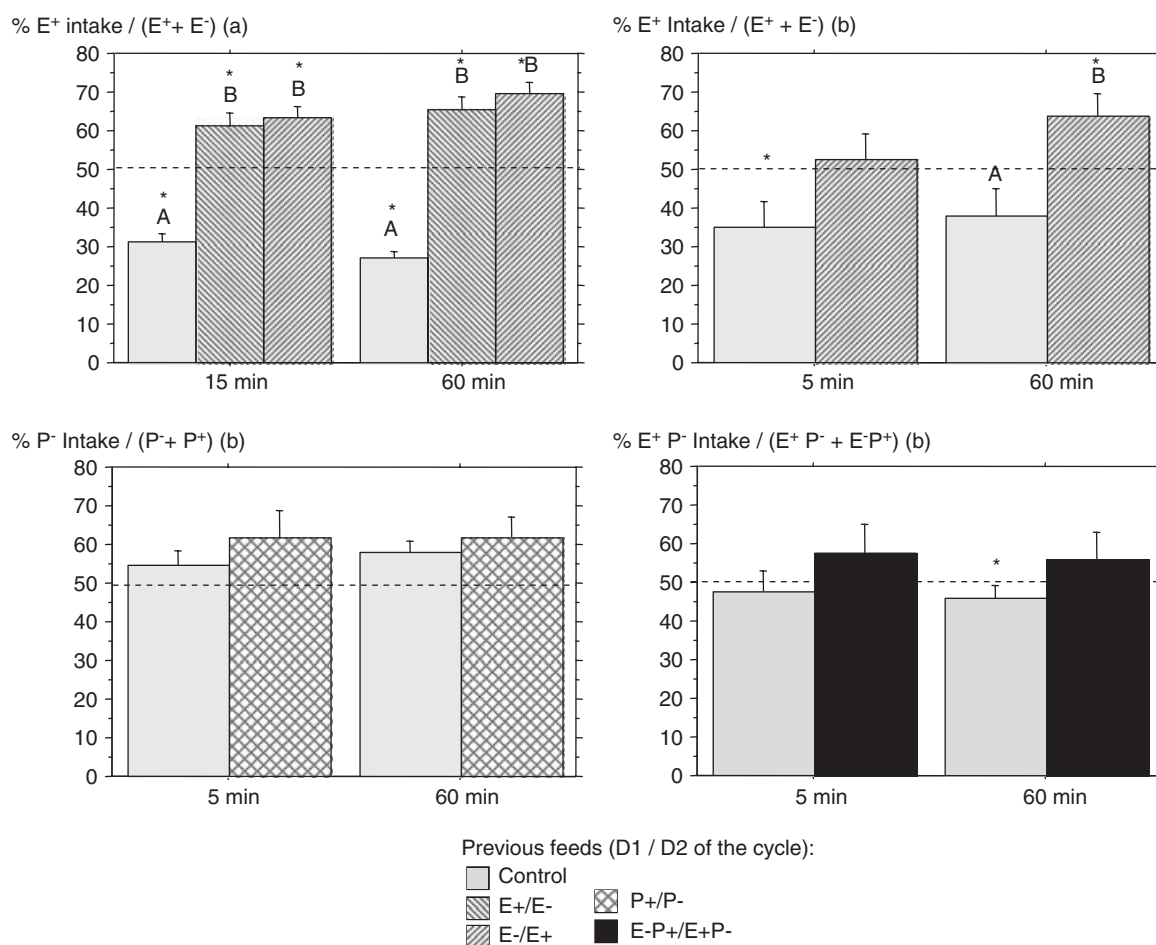


Figure 4 Feed intake preference expressed by percentage of E⁺ and/or P⁻ feed intake on the total feed intake: (a) in experiment 1: after the first 15 and 60 min of distribution, (b) in experiment 2: after the first 5 and 60 min of distribution. Chickens were in a choice-test situation to evaluate short-term preferences for chickens previously given the same feeds during the sequential feeding period ('experienced') or the control diet ('naïve birds'). Naïve birds in grey. Experienced birds in hatched and dark. Means with * are significantly different from 50% (Wilcoxon paired test, $P < 0.05$). Bars with different superscript letters are significantly different (Mann-Whitney test, $P < 0.05$).

at medium term (24 h), chickens consumed both diets in the same proportions, and at short term they over-consumed high-energy feeds (isoproteic or not) during the first minutes of distribution, whereas they under-consumed low-energy feeds after several cycles of distribution. Our findings corroborate previous results that have shown that chickens appear not to make appropriate choices in line with what would usually be considered as nutritional requirements (Forbes and Kyriazakis, 1995). This implies that their food preferences in the short term are different from those observed over periods of several days.

In both experiments, the choice test demonstrated that naïve chickens preferred the low-energy diet, while experienced birds preferred the high-energy diet. The fact that feed preferences were orientated immediately to the low-energy diet when the feeds were unknown (naïve chickens) suggests that this feed presented spontaneously very attractive cues, in particular visual and tactile cues. Indeed, the low-energy diet was the palest-coloured feed and Rogers (1995) showed that immediately after hatching, chicks are attracted by particles exhibiting pale and bright

colours. Chagneau *et al.* (2006) confirmed these results with 38-day-old broiler chickens. The low-energy diet was also the hardest feed and hard pellets are consumed more quickly than soft pellets of the same size (Picard *et al.*, 1997). It has been suggested that hardness of particles is related to the ease of digestion in the upper part of the digestive tract (Picard *et al.*, 2002). Moreover, other characteristics such as roughness or elasticity were possibly involved in the choice of naïve animals. Olfactory cues that are also involved in feed intake in chicken (Picard *et al.*, 2002) would probably be confounded by the close proximity of both feeds during the choice test.

Another very interesting point of the choice tests between high- and low-energy diets concerns the opposite short-term choices of experienced chickens compared to naïve birds, experienced chickens preferring high-energy feed. This indicates that they learned to associate the sensorial characteristics of feed with energy content. Indeed, day-old chicks are able to associate nutritional effects with the sensorial characteristics of feed particles (Hogan, 1984). Post-ingestive nutritional effects of the feeds are progressively memorised

and are coupled with sensory cues to let the chicken identify the feed. Ability to select diets is improved according to the bird's experience. In rats, similar associative learning between sensory characteristics of feed and post-ingestive effects of nutrients influenced food preferences and acceptance (Sclafani, 2001). These findings also demonstrate differential effects of isocaloric fat and carbohydrate on feed preferences. In our case, an increase in energy content was obtained by adding oil up to a limited inclusion level. The high-energy level certainly allowed a positive nutritional after-effect of feed ingestion as has been shown in rats (Lucas *et al.*, 1998). However, some experiments in chickens have shown that birds prefer a high-energy diet despite a fat content similar to the low-energy diet (Siegel *et al.*, 1997). In future work, it would be interesting to dissociate the effects of carbohydrate and oil on the positive nutritional after-effect.

No clear preferences were seen in tests with variations in protein content in naïve or experienced chickens. Only a slight preference for the low-protein diet was seen in naïve chickens. This diet represents the palest and hardest feed, which is the diet the most similar to the complete feed given the previous days to naïve chickens. During SF, feed intake of low- and high-protein diets was in fact similar to the complete diet during the first 15 min of distribution and over whole days. Bouvarel *et al.* (2008) obtained similar results with birds reared in groups. Nevertheless, the low protein content was perceived by chickens, which increased the time spent pecking and scratching, as if they were searching for additional nutrients. After 1 week of SF, chickens regulated their protein intake daily, as if they progressively distinguished high-protein from low-protein feeds (Bouvarel *et al.*, 2008). It thus appears that chickens needed a longer learning period than in the present work, probably because the physical characteristics of both feeds varying in protein contents were relatively similar (hardness and colour). As long as chickens are able to gauge the sensory properties of the feeds, they can compensate well for periods of access to only a low-protein feed, by subsequent higher intake of a high-protein feed and vice versa (Forbes and Shariatmadari, 1996).

Detection of differences between diets varying in protein content is certainly more difficult than detection of a single amino acid deficiency. Indeed, chickens fed alternately on a daily basis diets that were either amino acid deficient or not, initially took more than 4 h to reduce their intake of the amino acid-deficient diet, but after 1 week of adaptation their intake was reduced within the first hour of the deficient diet being provided (Picard *et al.*, 1999). With naïve rats pre-fed a low-nitrogen diet, rapid detection of amino acid depletion was demonstrated behaviourally within 20 min of their first meal (Gietzen and Rogers, 2006).

For the treatment with variations in both protein and energy contents, no preferences were seen in naïve and experienced chickens. In naïve birds, this represents an intermediate result compared to those observed when dissociating the effects of energy and protein. This suggests that the preference for the low-energy diet was cancelled

out by the preference for the low-protein diet seen previously. In experienced chickens, the clear preference previously demonstrated for the high-energy diet was greatly reduced by the low protein content of the diet. This suggests that the positive information due to the energy level may have been masked by signals originating from the protein content. As a result, signals coming from both protein and energy contents had no cumulative effects on feed preferences. The high variability of choice observed for experienced birds possibly indicates difficulty in identifying diets, maybe due to the greater similarity between the physical characteristics of pellets.

The preference for E+ in experienced birds was coherent with the fact that chickens consumed the E+ diet more quickly during the first 15 min of distribution over the fourth cycle of SF. However, preference for the high-energy diet did not lead to its higher daily intake. Our results with chickens caged individually indicate that the proportion of both feeds were similar to a complete feed. Broilers reared in a group increased their intake of E+ diet (Bouvarel *et al.*, 2008). This difference could be the consequence of a lower activity in chickens reared alone and thus the lower energy expenditure. Because social factors are major modulators of food intake in chickens (Picard *et al.*, 1992; Forbes and Kyriazakis, 1995; Nielsen, 1999), it is also possible that keeping animals in groups accelerated the learning period. Indeed, the fast learners may influence the others, especially by attracting them to the feeder according to the feed. Thus, this could increase the difference in feed intake between high- and low-energy diets in chickens reared in groups compared to isolated birds.

These results therefore suggest that with an SF schedule, chickens did not regulate feed intake over the medium term (day) on energy related to protein content. They learned to discern energy content in feed, and preferred high-energy feed, which was not the case for naïve chickens. However, effects of preference and experience were not observed with modifications of protein content. It would be interesting to identify sensorial cues involved in the process of learning about energy content, and to take into account the social facilitation associated with this process, since responses to choice tests can explain feed intake in chickens reared in groups but not that of those reared alone in cages.

Acknowledgements

This study was supported INRA and ACTA/MAP/MESR. The authors thank Kléber Gérard, François Breton and Bernard Guillem for their technical assistance and are grateful to Sue Edrich for her revision of the English of the manuscript.

References

- Bizeray D, Leterrier C, Constantin P, Picard M and Faure JM 2002. Sequential feeding can increase activity and improve gait score in meat-type chickens. *Poultry Science* 81, 1798–1806.
- Bouvarel I, Barrier-Guillot B, Larroude P, Boutten B, Leterrier C, Merlet F, Vilarino M, Roffidal L, Tesseraud S, Castaing J and Picard M 2004. Sequential

- feeding programs for broiler chickens: twenty-four- and forty-eight-hour cycles. *Poultry Science* 83, 49–60.
- Bouvarel I, Chagneau AM, Vilarino M, Juin H, Lescoat P, Metayer JP, Lessire M, Crepon K, Etave G, Tesseraud S and Leterrier C 2007. Reactions of Ross chickens to sequential feeding. 16th European Symposium on Poultry Nutrition. Strasbourg (FRA), CDROM: data/articles/000133.pdf, pp. 155–158.
- Bouvarel I, Chagneau AM, Lescoat P, Tesseraud S and Leterrier C 2008. Forty-eight-hour cycle sequential feeding with diets varying in protein and energy contents: adaptation in broilers at different ages. *Poultry Science* 87, 196–203.
- Chagneau AM, Bessonneau D, Bouchot C, Lescoat P, Picard M and Lessire M 2006. Broiler short-term feed preferences measured with SRABox, a new feed choice procedure. *Poultry Science* 85, 808–815.
- Denbow DM 1994. Peripheral regulation of food intake in poultry. *Journal of Nutrition* 124(suppl. 8), 1349S–1354S.
- Forbes JM and Kyriazakis I 1995. Food preferences in farm animals: why don't they always choose wisely? *The Proceedings of the Nutrition Society* 54, 429–440.
- Forbes JM and Shariatmadari F 1996. Short-term effects of food protein content on subsequent diet selection by chickens and the consequences of alternate feeding of high- and low-protein foods. *British Poultry Science* 37, 597–607.
- Furuse M 2002. Central regulation of food intake in the neonatal chick. *Animal Science Journal* 73, 83–94.
- Gietzen DW and Rogers QR 2006. Nutritional homeostasis and indispensable amino acid sensing: a new solution to an old puzzle. *Trends in Neurosciences* 29, 91–99.
- Gous RM and Du Preez JJ 1975. The sequential feeding of growing chickens. *British Journal of Nutrition* 34, 113–118.
- Hogan JA 1984. Pecking and feeding in chicks. *Learning and Motivation* 15, 360–376.
- Kuenzel WJ 1989. Neuroanatomical substrates involved in the control of food intake. *Poultry Science* 68, 926–937.
- Leterrier C, Favreau F, Constantin P and Picard M 2005. Effects of various Lysine levels on growth and leg problems in meat-type chickens during sequential feeding. 7th European Symposium on Poultry Welfare, Lublin (PL), *Animal Science Papers and Reports*.
- Leterrier C, Perrot P, Favreau F, Constantin P, Bouvarel I, Lessire M and Picard M 2006. Sequential feeding with low- and high-lysine diets increases activity and improves gait score in broiler chickens. XII European Poultry Conference, Verona (IT). *World's Poultry Science Journal* 62 (suppl. 581).
- Lucas F, Ackroff K and Sclafani A 1998. High-fat diet preference and overeating mediated by post-ingestive factors in rats. *American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 275, 1511–1522.
- McMinn JE, Baskin DG and Schwartz MW 2000. Neuroendocrin mechanisms regulating food intake and body weight. *Obesity Reviews* 1, 37–46.
- Nielsen B 1999. On the interpretation of feeding behaviour measures and the use of feeding rate as an indicator of social constraint. *Applied Animal Behaviour Science* 63, 79–91.
- Picard M, Turro I, Launay F, Mills AD, Meulin JM and Faure JM 1992. Food intake patterns of three week old broilers caged individually or in groups. XIX World's Poultry Congress, Amsterdam, The Netherlands.
- Picard M, Melcion JP, Bouchot C and Faure JM 1997. Picorage et préhensibilité des particules alimentaires chez les volailles. *INRA Productions Animales* 10, 403–414.
- Picard M, Plouzeau M and Faure JM 1999. A behavioural approach to feeding broilers. *Annales de Zootechnie* 48, 233–245.
- Picard M, Melcion JP, Bertrand D and Faure JM 2002. Visual and tactile cues perceived by chickens. In *Poultry feedstuffs: supply, composition and nutritive value* (ed. JM McNab and KN Boorman), pp. 279–298. CAB International, Wallingford, UK.
- Richards MP 2003. Genetic regulation of feed intake and energy balance in poultry. *Poultry Science* 82, 907–916.
- Richards MP and Proszkowiec-Weglarz M 2007. Mechanisms regulating feed intake, energy expenditure, and body weight in poultry. *Poultry Science* 86, 1478–1490.
- Rogers PJ 1995. *The development of the brain and behaviour in the chicken*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 95–110.
- Sauvant D, Pérez JM and Tran G 2002. *Tables de composition et de valeur nutritive des matières premières destinées aux animaux d'élevage*. Inst. Nat. Rech. Agron., Paris, France.
- Sclafani A 2001. Post-ingestive positive controls of ingestive behavior. *Appetite* 36, 79–83.
- Siegel PB, Picard M, Nir I, Dunnington EA, Willemsen MHA and Williams PEV 1997. Responses of meat-type chickens to choice feeding of diets differing in protein and energy from hatch to market weight. *Poultry Science* 76, 1183–1192.

C- Résultats

1- Ajustement de l'ingestion en fonction des apports

- Caractéristiques énergétiques

Dans les deux expériences, la forte consommation de l'aliment le plus énergétique E+ et la faible consommation de E- ont été observées sur un pas de temps très court, après 15 mn de distribution du nouvel aliment. Cette modification de l'ingestion à court terme n'est pas apparue lors du 1^{er} cycle de distribution et n'est donc pas immédiate. A l'échelle de la journée en revanche, les consommations des aliments E+ et E- ont été strictement identiques, à celles observées avec le Témoin. Il n'en demeure pas moins que, dans une journée, le poulet n'adapte pas sa consommation à la concentration énergétique de l'aliment. Par ailleurs, l'ordre de distribution des aliments E+ et E- n'a pas modifié la réaction à court terme des animaux.

Les réactions observées à l'échelle de la journée sont différentes de celles observées dans l'expérience 1, où les poulets surconsommaient E+ et sous consommaient E-. Il est possible que les poulets élevés en groupe (Expérience 1) ont été plus attirés par l'aliment E+ que par E-, du fait de la facilitation sociale, ce qui n'a pas été le cas dans les expériences 2 et 3, où les poulets étaient isolés. Ceci suggère que la facilitation sociale est un élément intéressant à prendre en compte dans l'établissement des préférences alimentaires.

- Caractéristiques protéiques

La variation de la teneur en protéines des aliments n'a pas modifié les réactions à court terme (15 mn) et à l'échelle de la journée. Cette absence de réaction observée au bout de 4 cycles de distribution a été identique à ce qui avait été observée dans l'expérience 1. Dans les conditions de ces essais, le poulet ne semble pas adapter son ingestion en fonction de la teneur en protéines.

- Caractéristiques énergétiques et protéiques

Avec la variation opposée de l'énergie et des protéines, les poulets ont modifié leur ingestion à court terme. En revanche, il n'a pas été montré d'adaptation de l'ingestion en fonction des caractéristiques énergétique et protéique des aliments à l'échelle de la journée.

2- Des préférences alimentaires ?

- Caractéristiques énergétiques

Les tests de choix pratiqués indiquent des préférences alimentaires différentes pour les animaux naïfs et expérimentés. En effet, *les poulets naïfs* ont été attirés immédiatement (en moins de 5 mn) par l'aliment E-, contrairement *aux poulets expérimentés* qui ont préféré E+. L'aliment E- présente donc des caractéristiques attractives pour l'animal : les granulés sont plus pâles et plus durs que pour E+. Cette préférence alimentaire a été modifiée par l'expérience. Les poulets ont appris à associer les effets post ingestifs des aliments E+ et E- avec leurs caractéristiques physiques. Bien que sortis du contexte de l'AS et donc de sa rythmicité, ils sont capables d'identifier les caractéristiques physiques des aliments pour adapter leur choix. Les variations d'ingestion observées à court terme en AS avec les aliments E- et E+ sont ainsi liées à des préférences alimentaires.

- Caractéristiques protéiques

Les animaux naïfs n'ont pas exprimé de préférence à très court terme (5mn) et tendent à préférer P- au bout d'une heure. Ces aliments ne présentent donc certainement pas des différences de caractéristiques physiques marquées entraînant une forte préférence alimentaire : P- est le plus pâle et le plus dur mais avec une différence assez faible avec P+.

Les animaux expérimentés n'ont pas exprimé de préférence à très court terme (5mn) et au bout d'une heure, avec une forte variabilité de réponse. Cette absence de préférence est cohérente avec l'absence de réaction à court terme lors de l'AS. Le bénéfice de l'ingestion de P- ou de P+ ne doit pas être net à ce stade (4 cycles). La durée d'AS a peut-être été trop courte pour permettre aux poulets d'apprendre à discerner les aliments P- et P+. De plus, si l'on fait l'hypothèse que le choix alimentaire entre P- et P+ est guidé par l'état métabolique du poulet, il faudrait alors adapter le protocole de manière à procéder à des tests de choix avec des animaux placés dans différents états (P- et P+ et non pas C qui est intermédiaire).

- Caractéristiques énergétiques et protéiques

Avec les aliments variant à la fois en énergie et en protéines (P+E- / P-E+), *les animaux naïfs* expriment une préférence pour E-P+, seulement après 1 h de distribution. Le choix est intermédiaire entre ce qui a été observé avec une variation de l'énergie seule (E-) et des protéines seules (P-). Les caractéristiques de couleur et de dureté des aliments sont d'ailleurs également intermédiaires.

Chez les animaux expérimentés, la préférence alimentaire nette observée pour E+ est réduite lorsque la teneur en protéines est aussi modifiée. Dans ce cas, les signaux sensoriels provenant des aliments variant par leurs caractéristiques énergétique et protéique semblent moins clairs. Les poulets ont

peut-être besoin d'être guidé par leur état métabolique et/ou d'un repère temporel pour mieux identifier les aliments car la préférence pour P-E+ est très claire en AS.

D- Conclusions

Ces résultats confirment qu'avec un programme d'AS, le poulet ne semble pas réguler son ingestion à moyen terme (jour) en fonction des teneurs énergétique et protéique de l'aliment. Il apprend à reconnaître l'aliment E+ qu'il préfère, contrairement aux animaux naïfs, et les signaux sensoriels impliqués dans l'apprentissage de la teneur énergétique méritent d'être approfondis. La dureté du granulé notamment est très différente entre E- et E+ et est peut-être impliquée dans la reconnaissance des aliments. La dureté est une caractéristique qui a fait l'objet de peu de travaux, et qui était particulièrement différenciée entre E- et E+ dans les expériences passées, E+ étant moins dur que E- du fait d'un taux d'huile plus important. C'est pourquoi il a été choisi d'étudier son influence sur la préférence et l'ingestion chez le poulet dans l'expérience suivante.

Publication 3.

La composition de l'aliment et sa dureté interagissent dans l'établissement de la préférence et l'ingestion chez le poulet

Publication 3. : La composition de l'aliment et sa dureté interagissent dans l'établissement de la préférence et l'ingestion chez le poulet

A. Objectifs et mesures

Il a été montré au cours des expériences précédentes que le poulet exprime une préférence pour l'aliment le plus énergétique, préférence acquise au cours de l'AS. Une association entre les effets post-ingestifs des aliments et leurs caractéristiques sensorielles permettent à l'animal de les identifier et alors d'adapter son ingestion. Les aliments E- et E+ diffèrent par plusieurs caractéristiques sensorielles : couleur, dureté et éventuellement rugosité et odeur.

L'objectif de cette quatrième expérience a été de comprendre si la préférence pour l'aliment le plus énergétique chez les poulets soumis à une AS est influencée par la dureté des granulés. Il s'agit d'une caractéristique jusqu'à présent peu étudiée, qui est particulièrement reliée au contenu énergétique de l'aliment, via la teneur en huile de ce dernier. Pour dissocier l'effet de la dureté du contenu énergétique, nous avons combiné ces deux facteurs, énergie et dureté.

Comme pour les deux expériences précédentes, celle-ci a été réalisée avec des poulets placés en cages individuelles. A partir de 10 jours d'âge, les poulets ont reçu un programme d'AS avec deux aliments variant par leur teneur en énergie, E- suivi de E+, durant huit cycles de 48h. La différence d'énergie entre E- et E+ a été ici un peu plus faible que dans les expériences précédentes (360 vs 400 kcal/kg) afin de contrôler plus facilement la dureté des granulés. Différentes conditions de granulation (filières plus ou moins comprimantes, double granulation ou ajout d'eau) ont permis d'obtenir des granulés de duretés différentes D+ et D- pour E- et E+, en comparaison d'un aliment Témoin de caractéristique énergétique et de dureté intermédiaires : E°D°. Les quatre combinaisons possibles de dureté ont été testées pour E-/E+ : D+/D+ ; D-/D- ; D+/D- ; D-/D+ (Tableau 6), la combinaison D+/D- correspondant à la situation testée dans les expériences précédentes.

Les poulets ayant subi l'AS ont ensuite été soumis à deux tests de choix pour évaluer leur préférence alimentaire (Tableau 6). Un premier test a été réalisé avec les aliments reçus préalablement durant l'AS. Afin de continuer à dissocier l'effet propre de la dureté d'autres sensorialités, un second test a été pratiqué avec des aliments de dureté opposée à celle reçue durant l'AS, et ce pour deux traitements : D+/D- à la place de D-/D+ et D-/D+ à la place de D+/D-. Le descriptif des modalités et des mesures est présenté dans le Tableau 7.

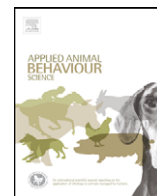
Tableau 6: Combinaisons d'aliment expérimentées durant l'alimentation séquentielle (AS) et les deux tests de choix

J10 à J25 Alimentation séquentielle Aliments reçus les 1 ^{ers} /2 ^{nds} j du cycle	Témoin/Témoin	E-D+ / E+ D+	E-D+ / E+D-	E-D- / E+D+	E-D- / E+D-
J29 Test de choix 1 avec les deux aliments reçus pendant l'AS		E-D+ / E+D+	E-D+ / E+D-	E-D- / E+D+	E-D- / E+D-
J30 Test de choix 2 avec des aliments de dureté inversée par rapport à l'AS			E-D- / E+D+	E-D+ / E+D-	

Tableau 7 : Descriptif des modalités et mesures effectuées lors de l'expérience 4

Expérience 4.	
Logement	Cages individuelles
Séquences	C, E-/E+
Nombre de répétitions par traitement	28
Age à l'introduction de l'AS	10 jours
Nombre de cycles de 48 h	8
Mesures	<ul style="list-style-type: none"> - Consommation pendant l'AS après 15 mn et 24h - Préférences alimentaires après 15mn et 1h à 29 et 30j - Poids individuel avant et après l'expérience - Couleur (L*a*b*), dureté des granulés

B. Publication 3



Feed composition and hardness interact in preference and intake in chickens

Isabelle Bouvarel^{a,*}, Anne-Marie Chagneau^b, Stéphanie Lecuelle^{a,b}, Philippe Lescoat^b, Guillaume Ferreira^c, Christine Duvaux-Ponter^d, Christine Leterrier^c

^a Institut Technique de l'Aviculture (ITAVI), BP1, 37380 Nouzilly, France

^b INRA, UR83 Recherches Avicoles, 37380 Nouzilly, France

^c UMR 85 Physiologie de la Reproduction et des Comportements, INRA, 37380 Nouzilly, France

^d UMR 791 INRA-AgroParisTech Physiologie de la Nutrition et alimentation, 75005 Paris, France

ARTICLE INFO

Article history:

Accepted 26 January 2009

Available online 28 February 2009

Keywords:

Chicken

Feed

Energy

Physical characteristics

Feeding behaviour

ABSTRACT

Chickens prefer high- to low-energy feed in the long-term when they have previously experienced both of them for several days. However, high-energy pellets can also be softer than those with low energy. The present study aimed to understand whether this preference for high-energy feed was influenced by pellet hardness. Male broiler chickens received either a complete diet (2980 kcal/kg ME) or, alternately a low (L) energy diet (2800 kcal/kg ME) on day 1 and a high (H) energy diet (3160 kcal/kg ME) the following day of the cycle. Feeds also differed in the hardness of the pellets: firm (F) or soft (S). Five treatments were compared from D10 to D25: (1) C: complete diet (medium hardness), and four treatments with a sequential feeding schedule (S), (2) S_{FF}: LF followed by HF, (3) S_{FS}: LF followed by HS, (4) S_{SF}: LS followed by HF and (5) S_{SS}: LS followed by HS. Total feed intake was measured during the whole sequential feeding period and consumption kinetics were measured for the 1st, 4th and 8th cycles. Short-term preferences were then evaluated with a short choice test in chickens either (1) fed with the same feeds as during the SF period or (2) fed pellets with the reverse hardness to that of the SF period: S instead of F, and F instead of S. All the chickens under-consumed the low-energy diet during the first 15 min of the fourth and eighth cycles, but feed intake was similar between treatments over a 24-h period. During the choice test, all groups given the same feed as during sequential feeding (SF) preferred the high-energy diet whatever the hardness of the pellets tested. Moreover, preference for the high-energy diet increased when associated with hard pellets. These preferences remained when chickens were given pellets with the opposite hardness to that of the sequential feeding period. These results suggest that in the short-term, experienced chickens were able to discern energy content in feeds differing in hardness and preferred high-energy feed. During the sequential feeding period and choice test, the preference for the high-energy feed was enhanced when high energy was associated with hard pellets. This preference was not related to a higher daily intake which clearly suggests short- and long-term feed choices are regulated differently.

© 2009 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

In natural conditions birds are faced with different feedstuffs that are individually incomplete regarding the birds' needs in energy, protein and others. The challenge consists in evaluating all the feedstuffs present and

* Corresponding author. Tel.: +33 247 427 936; fax: +33 247 427 778.

E-mail address: bouvarel.itavi@tours.inra.fr (I. Bouvarel).

selecting various amounts of each to obtain an adequate diet. Domestication and intense selection for rapid growth have not precluded the ability of chickens to discriminate between diets differing in protein and energy. One theory is that animals eat to meet their requirements (Emmans and Kyriazakis, 2001), but it is not the case in fast growing chickens when a choice is given. When two diets are offered simultaneously, chicks at 9 d of age and thereafter show a clear preference for diets higher in energy and lower in protein compared to those lower in energy and higher in protein (Siegel et al., 1997). Bouvarel et al. (2008b) dissociated effects of protein and energy content on short-term feeding preference (less than 1 h) at 3 weeks of age. Chickens preferred a low- to a high-energy diet when both feeds were unknown. The same choice test indicated that, unlike naïve chickens, experienced chickens preferred the higher energy feed, while chicks did not express any preference for feeds varying in protein or both protein and energy.

This raises the question as to what sensory cues are involved in discriminating between feeds varying in energy content. Diets of different nutritional values also have different physical characteristics. This is especially true for tactile characteristics when oil is used to increase energy content. For example in Bouvarel's experiment (Bouvarel et al., 2008b), experienced chickens preferred high-energy feed which also corresponded to the softest and slightly darker pellets since energy content was raised by increasing the oil content in the feed. Indeed, free fats added during preparation reduce pellet hardness (Thomas et al., 1997). Chickens learn to associate the nutritional consequences of their feed with some of its physical properties, for example organoleptic characteristics, which are used as cues (Rose and Kyriazakis, 1991). However, since feed characteristics result from a combination of energy content, pellet hardness and colour, no clear conclusion can be made on the cues involved in feed choice.

Young chicks are attracted by brightly coloured particles (Rogers, 1995). Chickens seem to prefer light colours (Chagneau et al., 2006) and yellow-coloured feed rather than those which are green or blue (Weeks et al., 1997). Hardness and other tactile information are used when learning about food at the beginning of life (Reymond and Rogers, 1981) and tactile perception contributes to the identification of the food (Picard et al., 2002). It provides information to the beak that may also be related to the ease of digestion in the upper part of the digestive tract (Picard et al., 2002). Yo et al. (1997) showed that two-thirds of the pecks of young chickens did not result in prehension of a feed particle, suggesting that pecking is also associated with touching and thereby exploring the feed. Birds have a complex jaw apparatus compared to mammals, with more bones and joints (Bühler, 1981). The tip organ of the lower beak of a chicken includes 15–20 specialized dermal papillae containing highly specialized mechanoreceptors (Merckel and Herbst corpuscles) used for fine tactile palpation (Gentle and Breward, 1986). There is no real mastication in birds, the tongue is rigid and the tactile cues are mainly perceived when the particles are grasped and/or touched by the extremity of the beak (Picard et al., 2002). Hardness

of pellets could be important in the discriminatory process of low- and high-energy diets. Pellet hardness is influenced both by the raw material composition of the feed and by the process used for preparing pellets. When the particles offered are of the same size, broilers eat hard pellets faster than soft pellets (Picard et al., 1997). Nevertheless, Allred et al. (1957) have shown that very hard pellets are left uneaten and Nir et al. (1994) that hard pellets (pelleted twice) resulted in a decrease in feed intake, probably because of excessive hardness.

The present study aimed to understand whether preference for high-energy feed compared to low-energy feed was influenced by pellet hardness which is the major modified cue and rarely taken into account to explain feed preference. Since it has previously been shown that the preference for a high-energy diet is regulated differently in the short- and the long-term (Bouvarel et al., 2008b), we also sought to determine whether the influence of pellet hardness on high-energy diet preference depended on the duration of exposure to feed (short-term vs. long-term). A sequential feeding schedule was carried out for eight 48-h cycles to habituate chickens to the different diets. Sequential feeding (SF) has previously been used with several aims including growth modulation (Bouvarel et al., 2004, 2008a) and improvement of animal welfare by reducing the occurrence of leg abnormalities (Bizeray et al., 2002; Leterrier et al., 2005, 2006). The diets were prepared so that hardness and energy content could be distinguished, unlike previous experiments on feed choice in which increase in energy content was associated with softer pellets (Bouvarel et al., 2008b). Chickens were individually caged to measure the kinetics of individual feed intake precisely. They then underwent a feed choice test to identify their preferences. Feed intake was measured during SF and linked to feed preferences expressed in the choice tests.

2. Materials and methods

2.1. Animals and housing

One hundred and eighty one-day-old male broiler chicks (ROSS PM3) were placed in a room with wood shavings covering the floor. At D7, 140 chicks with body weights close to the average of the group were placed alone in individual cages. The three-tier battery of individual cages (37 cm × 23 cm × 43 cm) was in an environmentally controlled room and specially equipped with plastic feeders (20 cm × 10 cm × 15 cm). Lighting was reduced from 24L to 20L/4D on Day 4, and then decreased to 16L/8D on Day 8.

Chicks received the same starter diet *ad libitum* until D9 (Table 1). From D10 to D25, chickens were given either a continuous distribution of a complete diet or a cyclic distribution of two diets every other day. After SF, each chick was fed the control diet until the choice test.

2.2. Feed preparation and feeding schedules

Feeds were manufactured on a semi-industrial scale by the experimental feed mill at the Unité Expérimentale

Table 1
Composition and characteristics of feeds.

	Diets			
	Starter	C	L	H
Ingredient (%)				
Corn	29.30	29.58	10.90	48.27
Wheat	30.00	36.50	55.00	18.00
Soybean meal	33.5	21.75	24.80	18.70
Wheat bran		1.65	3.30	
Corn gluten		3.41	0.36	6.46
Rapeseed oil	3.32	3.16	1.85	4.46
Dicalcium phosphate	1.77	1.62	1.45	1.79
Calcium carbonate	0.95	1.01	1.10	0.93
Salt	0.30	0.30	0.30	0.30
L-Lysine HCl	0.10	0.29	0.20	0.37
DL-Methionine	0.21	0.16	0.19	0.13
Tryptophan		0.02		0.04
Premix ^a	0.55	0.55	0.55	0.55
Calculated content ^b				
ME (kcal/kg)	2900	2980	2800	3160
Fat (%)	5.7	5.6	3.8	7.5
CP (%)	21.2	19.0	19.0	19.0
Lysine (%)	1.18	1.07	1.07	1.07
TSAA (%)	0.90	0.81	0.81	0.81
Threonine (%)	0.79	0.68	0.68	0.68
Tryptophan (%)	0.25	0.22	0.22	0.21
Calcium (%)	1.00	0.95	0.95	0.95
Available phosphorus (%)	0.43	0.41	0.41	0.41

^a Supplied per kilogram of diet: vitamin A (retinol), 13 500 IU; vitamin D3, 3870 IU; vitamin E (tocopherol), 90 mg; vitamin K3, 4.5 mg; thiamin, 4.5 mg; riboflavin, 7.2 mg; vitamin B5, 2.25 mg; pyridoxine, 6.3 mg; vitamin B12, 0.018 mg; niacin, 90 mg; folic acid, 2.7 mg; biotin, 0.27 mg; cholin, 495 mg; manganese, 73 mg; zinc, 81 mg; iron, 52 mg; copper, 18 mg; iodine, 1.8 mg; selenium, 0.18 mg; cobalt, 0.54 mg; sulphur, 0.005 mg; magnesium, 0.001 mg; anti-oxidant, 4.5 mg. A coccidiostat was added at 0.05% of the diet (Cygro).

^b Calculated using the table published by Sauvant et al. (2002).

Avicole of the INRA centre in Nouzilly. Five diets varying in composition and pelleting process were used during the sequential feeding period (Tables 1 and 2).

The control treatment was a complete feed C (2980 kcal/kg ME, 19% CP). Two formulae were isoproteic (19% CP) with differences in metabolisable energy content:

Table 2

Measured physical and chemical (DM) characteristics of feeds differing in their energy content (E) or the hardness of the pellets (H) given to broilers in sequential feeding.

	Diets					
	Starter	C	HF	HS	LF	LS
	10 ^a	16 ^a	19 ^a	16 ^a	16 ^a	10 ^a
	Steam ^b	Steam ^b	Steam ^{b,c}	Steam ^b	Steam ^b	Cold ^{b,d}
Hardness (MPa)	0.70	1.02	1.31	0.76	1.44	0.77
Resistance to abrasion (%)	48	71	87	54	88	66
Length (mm)	3.3	3.6	3.5	3.4	4.1	3.4
Colour ^e						
<i>L</i> *	58.4	56.9	53.5	53.8	57.8	60.2
<i>c</i> *	24.8	24.5	26.5	28.0	21.1	20.6
Dry matter (%)	90.0	89.5	90.0	89.9	89.4	88.7

^a Compression rate was the ratio of the length to diameter of the die-hole.

^b Pellet preparation.

^c Two successive steam pellet preparations.

^d Water (2.5%) was added.

^e Colour was measured using a Commission Internationale d'Eclairage *L***a***b***c** Hunterlab spectrophotometer.

a low-energy feed (L = 2800 kcal/kg ME) and a high-energy feed (H = 3160 kcal/kg ME). L and H were formulated to provide on average the same nutrient intake (ME) as the control feed if eaten in equal amounts. Several pelleting processes were used to obtain either hard (F) or soft (S) pellets for each formula (H and L). Mash feed was pelleted using: (1) a pelleting device (diameter of the die-hole (\emptyset) = 2.5 mm, length (*l*) = 40 mm) with steam (70 °C) (C, HS and LF), (2) a pelleting device (\emptyset = 2.5 mm, *l* = 25 mm) without steam (60 °C) and with previously added water (2.5%) (LS) and (3) a pelleting device (\emptyset = 2.5 mm, *l* = 47 mm) with two successive steam pellet preparations (70 °C) (HF). The process used had no effect on the dry matter of pellets: the amount of water added to LS before pelleting corresponded approximately to that in the form of steam in the other treatments.

SF was carried out during eight 48-h cycles: chickens received cyclically L diet on day 1 and H diet the following day of the cycle. Five treatments were compared: (1) C: complete diet (medium hardness), and four treatments with a sequential feeding schedule (S), (2) S_{FF}: LF followed by HF, (3) S_{FS}: LF followed by HS, (4) S_{SF}: LS followed by HF and (5) S_{SS}: LS followed by HS. The treatments were arranged in a complete randomized block design.

2.3. Physical characteristics of feeds

Measures of physical characteristics of the feeds are given in Table 2.

Individual pellet length was measured using a calliper (200 repetitions/feed) and was very similar between diets.

Hardness was measured in 100 pellets of each diet using an INSTRON 5543 machine (INSTRON, Guyancourt Cedex, France). Hardness was expressed as the maximum load necessary to break the pellet over the upper outer surface area:

$$\text{hardness} = \frac{ML}{pIR}$$

H: hardness (MPa); ML: maximum load (N); *l*: length of pellet (mm); *R*: radius of pellet (mm).

Pelleted feed resistance to abrasion was measured using a SABE (SABE Distribution, Chauche, France) durabilimeter with 500-g samples treated for 20 s using a 2 mm screen. Durability was expressed as the percentage of pelleted particles that resisted abrasion by weighing the fine particles (± 0.01 g).

Colour was measured to check any confusing effect, using a Commission Internationale d'Eclairage $L^*a^*b^*c^*$ Hunterlab spectrophotometer (SOCEMI, Metz, France). L^* represents the lightness; a^* , red-green; b^* , blue-yellow and c^* ($=\sqrt{a^{*2} + b^{*2}}$), the chroma (saturation). Mean L^* and c^* parameters were related to the level of energy rather than to the pelletization processes. The high level of energy obtained by adding oil decreased L^* and increased c^* .

2.4. Consumption and growth data during sequential feeding

During the SF period, the daily consumption of feed was measured after 15 min, 1 and 2 h (cycles 1, 4 and 8) and 24 h of distribution (all cycles). Chickens were individually weighed at D7 and D28.

2.5. Feed choice test

The aim of the feed choice test was to evaluate short-term preferences related to feed composition, hardness of pellets and a possible combination of both.

After SF, on Day 27 and Day 28 the chickens were exposed to the SRABOX device (Chagneau et al., 2006) containing the control diet in eight microfeeders in order to familiarize them with the device. The choice test was performed on Day 29 and Day 30.

Eight microfeeders were used with four microfeeders per feed positioned alternately. Twenty-four chickens were used for each combination. Chickens remained in their individual home cage during the test.

Two choice tests were carried out (Table 3). At D29 (choice test 1), chickens had the choice between the two diets they received during SF: S_{FF} , S_{FS} , S_{SF} or S_{SS} . The following day (choice test 2), two feed combinations, S_{FS} and S_{FS} were compared in chickens fed with pellets of the reverse hardness to that of the SF period: S instead of F, and F instead of S.

Each test lasted 1 h after the 8-h dark period. Feed intake during the choice test was recorded by weighing the microfeeders (± 0.01 g) prior to and after 15 min and 1 h.

2.6. Statistical analysis

All data were analyzed using STATVIEW program version 5. Tested factors were considered as significantly different if $P < 0.05$. All the data were expressed per animal as an experimental unit.

The effect of SF on food intake and body weight was tested with a one-way analysis of variance. When significant ($P < 0.05$), the treatment means were tested using Newmann and Keul's test.

Preferences were tested on averaged values of feed intake per individual cage (1) within a choice situation using Wilcoxon paired test and (2) between choice

situations using Kruskal Wallis and Mann–Whitney tests ($P < 0.05$).

3. Results

3.1. Feed intake and growth performance during sequential feeding period

Compared to the control diet, SF treatments showed no differences in total feed intake (1562 g) or in body-weight at the end of SF period (1372 g at D28) for the eight cycles studied.

For the first 15 min of the first cycle, feed intake was similar between treatments (Fig. 1). The same results were observed for the first 2 h of each cycle (data not shown). For the first 15 min of the first day of the 4th cycle, LS was consumed less in LF group than C ($P < 0.05$), while other treatments showed intermediate consumption. After 2 h, low-energy diets were consumed less than the C diet in all SF groups ($P < 0.001$). The following day, feed intake for the first 15 min to 2 h was similar between treatments. For the same period during the first day of the 8th cycle, low-energy diets were consumed less than the C diet in all SF groups ($P < 0.001$). The day after, feed intake for the first 15 min was similar between treatments (Fig. 1) and higher for HS (S_{FS}) than for C for 1 h ($P < 0.05$) and 2 h ($P < 0.01$) (data not shown). Nevertheless, during the 24 h distribution, the total consumption of each diet was similar between groups for each cycle (Fig. 1).

3.2. Feed choice tests

Short-term feed preferences were orientated to high energy rather than low energy for all groups given the same feed as during the SF period. This preference was expressed rapidly (≤ 15 min) except for the S_{FS} combination where this was not seen until after 1 h (Fig. 2). Feed intake for high energy was higher for the S_{SF} group than for the other groups.

When chickens were offered a choice between pellets of the opposite hardness to that of the SF period (LF instead of LS, HS instead of HF, and vice versa), short-term preferences were still oriented towards H rather than L. Preferences did not differ between groups (LF/HS and LS/HF), and were not different to the preferences shown by these groups previously given the same feeds during the SF period and the choice test (Fig. 3).

Table 3
Feed combinations used during choice tests 1 and 2.

Treatment during SF (D10–D25)	S_{FF}	S_{FS}	S_{SF}	S_{SS}
Diets received (1st/2nd d of cycle)	LF/HF	LF/HS	LS/HF	LS/HS
Choice test 1 (D29) between the two diets received during SF period	LF/HF	LF/HS	LS/HF	LS/HS
Choice test 2 (D30) with pellets of the reverse hardness to that of the SF period		LS/HF	LF/HS	

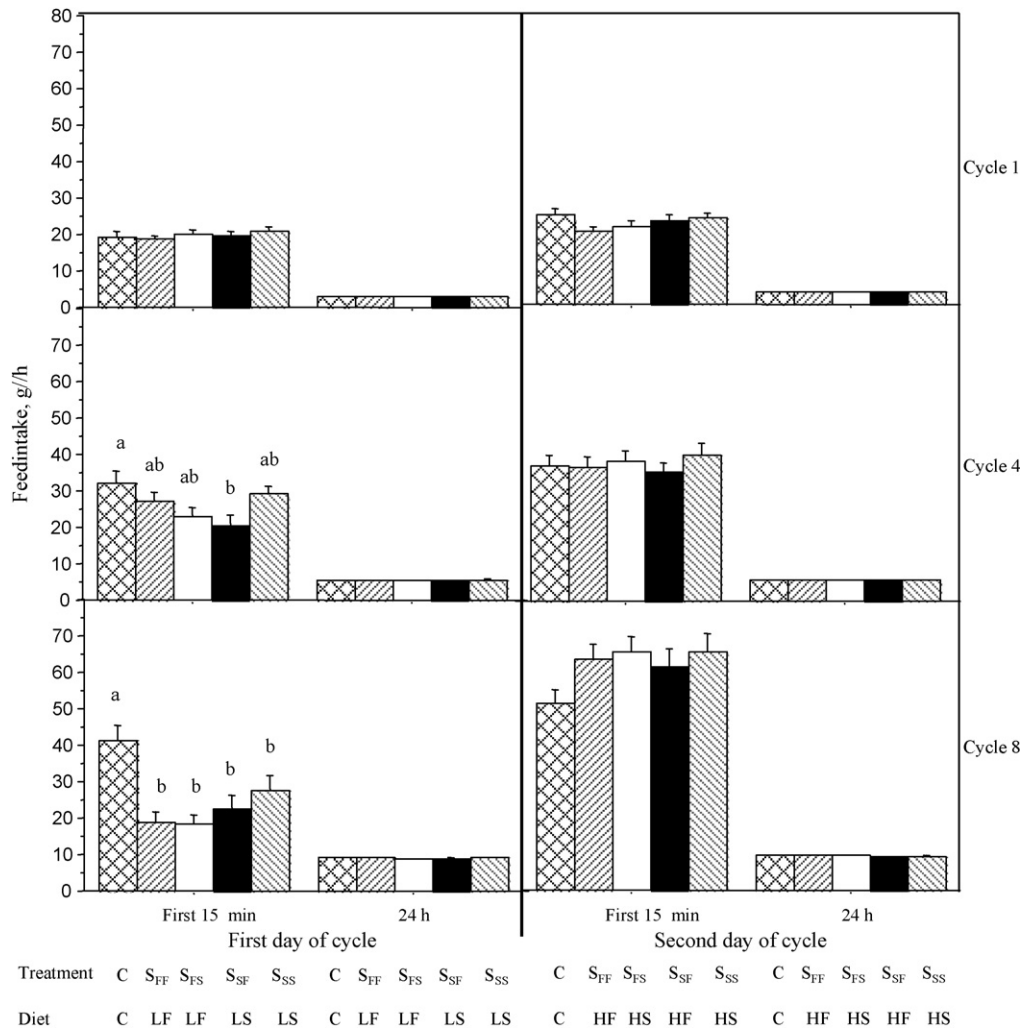


Fig. 1. Feed intake (g/h) after the first 15 min and 24 h of distribution during cycle 1 (D10–D11), cycle 4 (D16–D17), and cycle 8 (D24–D25). Chickens were in a sequential feeding situation. They received one diet on day 1, and another the following day of the cycle. Feeds differed in their energy content (L or H) or the hardness of the pellets (F or S). Bars with different superscript letters are significantly different (Newmann and Keul's test, $P < 0.05$).

4. Discussion

In the short-term, chickens under consumed low-energy diets and preferred high-energy diets whatever the degree of pellet hardness tested in the SF period and choice tests. This result confirmed that experienced chickens prefer a high compared to a low-energy feed (Bouvarel et al., 2008b). When the particles offered were of the same hardness, chickens preferred the high-energy diet in the choice test. The same preference was observed when the hardness of the previously experienced feeds varying in energy content was reversed. Chickens were able to select the high-energy pellets even though their hardness was the contrary to that of diets they had experienced. Therefore, pellet hardness was not involved in the discriminatory process. When the two feeds offered were of different hardness (soft vs. hard), preference for high-energy diet increased when high-energy was associated with hard pellets and low-energy diet with soft

pellets. Short-term feed intake may be affected firstly by energy content, and secondly by hardness of pellets with an attraction for hard pellets. Hardness of the feed particles is a major factor modulating the rate of intake: hard pellets are eaten faster than soft pellets by broilers (Picard et al., 2000). Thus, hard pellets could reinforce the attraction for high-energy feed but they are not necessary for discrimination between L and H.

Food cues other than pellet hardness could be involved in the process of identifying the preferred diet. This sensory identification of feed has been found to use most of the sensory channels, particularly visual (Marple and Roper, 1996) and tactile cues (Gentle, 1985), and the colour of pellets could also be involved in feed identification. Added fat as a lubricant between particles modifies hardness and also decreases lightness (Thomas et al., 1998) suggesting that high-energy preference could be based on visual recognition of pellets. In the present experiment, lightness and saturation colour may have

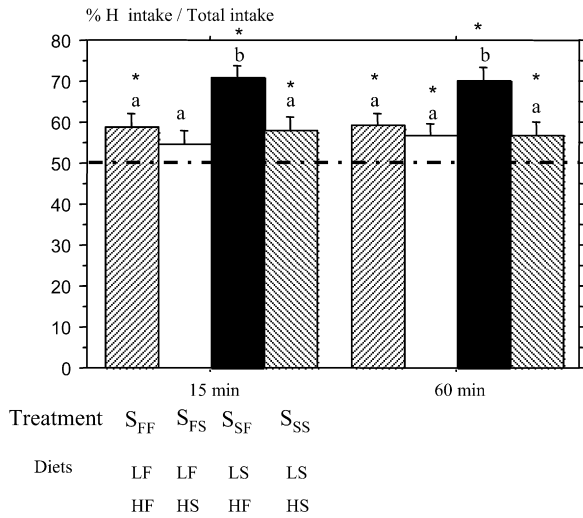


Fig. 2. Feed intake preference expressed as percentage of high-energy feed intake over the total feed intake after the first 15 and 60 min of distribution. Chickens were in a choice test situation to evaluate short-term preferences. They were offered the same feeds as during the sequential feeding period. Means with (*) are significantly different from 50% (Wilcoxon paired test, $P < 0.05$). Bars with different superscript letters are significantly different (Mann–Whitney test, $P < 0.05$).

been used by the birds to recognize the high-energy diet. Naïve birds preferred the palest feed (Rogers, 1995; Chagneau et al., 2006; Bouvarel et al., 2008b) and experience is necessary to express preference towards a high-energy diet (Bouvarel et al., 2008b). On the other hand, taste and odour do not seem critical for such discrimination. Indeed, taste recognition is limited in birds (Jones and Roper, 1997) and the taste of the feeds used in our experiment was likely to be similar since they were

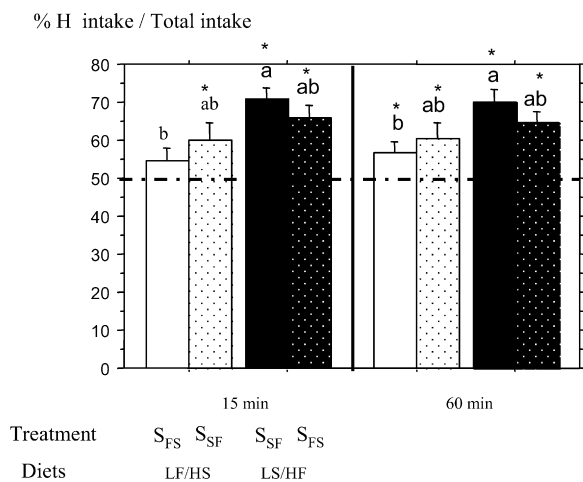


Fig. 3. Feed intake preference expressed as percentage of high-energy feed intake over the total feed intake after the first 15 and 60 min of distribution. Chickens were in a choice test situation to evaluate short-term preferences. Compared to the feeds received during the SF period, they were given (1) the same feeds (full colour) or (2) reverse feeds (in dotted line). Means with (*) are significant different preference for H (Wilcoxon paired test, $P < 0.05$). Bars with different superscript letters are significantly different (Mann–Whitney test).

made with the same raw materials. Olfactory cues are detected better by domestic fowl than taste cues, but in this study they were probably confounded by the proximity of the feeds in the SRABox device. In addition, particle size which is a major factor in feed perception under visual control in relation to the efficiency of pecking and probably also of deglutition (Portella et al., 1988), did not play a role in this experiment since pellet length was similar. In conclusion, discrimination of high- and low-energy diets in our experiment could be based on visual and/or other tactile cues such as roughness. This remains to be tested.

In the long-term, no preference was detected for high-energy diets and it was not influenced by the hardness of the pellets. In line with Bouvarel et al. (2008b), preference for high-energy diets over the short-term did not lead to a higher intake over 24-h periods: feed intake of the high-energy diet was identical to that of the low-energy diet over a day. Therefore the long-term regulation of feed intake was not related to short-term preference. Moreover, in the situation of SF, regulating energy balance was not achieved by adapting feed intake to energy content over 24-h periods but over a cycle (48 h). Feed intake is governed primarily by sensorial cues (Kuenzel, 1989; Picard et al., 2002), then by satiety signals (Denbow, 1994), and lastly by the long-term regulation of energy balance by the central nervous system. The chicken could therefore adapt to diets of low-energy content simply by eating more feed in an attempt to maintain energy intake. However, this was not the case in the present study. This could be explained by hunger and satiety mechanisms in broilers having evolved differently than in layer chicks (Burkhart et al., 1983; Bokkers and Koene, 2003). Broiler chickens consume a volume of feed approaching the full capacity of their gastrointestinal tract (Barbato et al., 1994; Nielsen, 2004) and do not adequately regulate voluntary feed intake to achieve energy balance.

The amount of oil used to enhance energy content was certainly involved, leading to short-term preference. Dale and Fuller (1978) showed a marked broiler preference for high-fat diets. In a previous experiment using hard low-energy and soft high-energy pellets in SF (as S_{FS}) with a higher difference in oil inclusion (5.0% vs. 0.8%), Bouvarel et al. (2008b) observed that the reduction in low-energy diet intake and the increase in high-energy diet intake during the first 15 min of distribution occurred earlier (on the 4th rather than the 8th cycle). Thus, added oil could enhance attraction for high-energy diet. Lucas et al. (1998) found that rats self-infused more high-fat (as H) than high-carbohydrate diet, when eliminating the inherent flavour and caloric density differences between high-fat and high-carbohydrate diets. The postingestive effects of high-fat diets stimulate more overeating than high-carbohydrate diets. In chickens, similar mechanism with low- and high-energy diets could explain temporal variations in feed behaviour.

These results suggest that in the short-term, experienced chickens were able to discern energy content in feeds differing in hardness and preferred high-energy feed. In the SF period and choice test, the preference for the high-energy feed was enhanced when high energy was

associated with harder pellets indicating an interaction between both cues. This preference was not related to a higher daily intake which clearly suggests different regulation mechanisms between short- and long-term feed choices.

Acknowledgments

The authors thank Jean-Marie Brigant, Harold Rigoreau, Olivier Callut, Michel Gibelin, Gérard Boivinnet and Frédéric Mercierand for their technical assistance and are grateful to Sue Edrich for her revision of the English manuscript.

References

- Allred, J.B., Fry, R.E., Jensen, L.S., McGinnis, J., 1957. Studies with chicks on improvement in nutritive value of feed ingredients by pelleting. *Poult. Sci.* 36, 1284–1289.
- Barbato, G.F., Cherry, J.A., Siegel, P.B., Van Krey, H.P., 1994. Quantitative analysis of the feeding behavior of four populations of chickens. *Physiol. Behav.* 25, 885–891.
- Bizeray, D., Leterrier, C., Constantin, P., Picard, M., Faure, J.M., 2002. Sequential feeding can increase activity and improve gait score in meat-type chickens. *Poult. Sci.* 81, 1798–1806.
- Bokkers, E.A.M., Koene, P., 2003. Eating behaviour, and preprandial and postprandial correlations in male broiler and layer chickens. *Br. Poult. Sci.* 44, 538–544.
- Bouvarel, I., Barrier-Guillot, B., Larroude, P., Boutten, B., Leterrier, C., Merlet, F., Vilarino, M., Roffidal, L., Tesseraud, S., Castaing, J., Picard, M., 2004. Sequential feeding programs for broiler chickens: twenty-four- and forty-eight-hour cycles. *Poult. Sci.* 83, 49–60.
- Bouvarel, I., Chagneau, A.M., Lescoat, P., Tesseraud, S., Leterrier, C., 2008a. Forty-eight-hour cycle sequential feeding with diets varying in protein and energy contents: adaptation in broilers at different ages. *Poult. Sci.* 87, 196–203.
- Bouvarel, I., Vallée, C., Chagneau, A.M., Constantin, P., Lescoat, P., Ferreira, G., Leterrier, C., 2008b. Effects of various energy and protein levels during sequential feeding on feed preferences in meat-type chickens. *Animal* 2 (11), 1674–1681.
- Büllhler, P., 1981. Functional anatomy of the avian jaw apparatus, in: *Form and Function in birds*. King, A.S. and J. Mc Melland (eds.), London, 439–440.
- Burkhardt, C.A., Cherry, J.A., Van Krey, H.P., Siegel, P.B., 1983. Genetic selection for growth rate alters hypothalamic satiety mechanisms. *Behav. Genet.* 13 (3), 295–300.
- Chagneau, A.M., Bessonneau, D., Bouchot, C., Lescoat, P., Picard, M., Lessire, M., 2006. Broiler short-term feed preferences measured with SRABox, a new feed choice procedure. *Poult. Sci.* 85, 808–815.
- Dale, N.M., Fuller, H.L., 1978. Effect of ambient temperature and dietary fat on feed preference of broilers. *Poult. Sci.* 57, 1635–1640.
- Denbow, D.M., 1994. Peripheral regulation of food intake in poultry. *J. Nutr.* 124 (Suppl. 8), 1349S–1354S.
- Emmans, G.C., Kyriazakis, I., 2001. Consequences of genetic change in farm animals on food intake and feeding behaviour. *Proc. Nutr. Soc.* 60, 115–125.
- Gentle, M.J., 1985. Sensory involvement in the control of food intake in poultry. *Proc. Nutr. Soc.* 44, 313–321.
- Gentle, M.J., Breward, J., 1986. The bill tip organ of the chicken. *J. Anat.* 145, 79–85.
- Jones, R.B., Roper, T.J., 1997. Olfaction in the domestic fowl: a critical review. *Physiol. Behav.* 62 (5), 1009–1018.
- Kuenzel, W.J., 1989. Neuroanatomical substrates involved in the control of food intake. *Poult. Sci.* 68, 926–937.
- Leterrier, C., Favreau, F., Constantin, P., Picard, M., 2005. 7th European Symposium on Poultry Welfare, Lublin (PL). *Animal Science Papers and Reports*, Effects of various Lysine levels on growth and leg problems in meat-type chickens during sequential feeding. 23 (Suppl. 1) 241–248.
- Leterrier, C., Perrot, P., Favreau, F., Constantin, P., Bouvarel, I., Lessire, M., Picard, M., 2006. XII European Poultry Conference, Verona (IT). *World's Poultry Science Journal*, Sequential feeding with low- and high-lysine diets increases activity and improves gait score in broiler chickens. 62 (Suppl.) 581.
- Lucas, F., Ackroff, K., Sclafani, A., 1998. High-fat diet preference and overeating mediated by postingestive factors in rats. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 275, 1511–1522.
- Marples, N.M., Roper, T.J., 1996. Effects of novel colour and smell on the response of naive chicks towards food and water. *Anim. Behav.* 51, 1417–1424.
- Nielsen, B.L., 2004. Behavioural aspects of feeding constraints: do broilers follow their gut feelings? *Appl. Anim. Behav. Sci.* 86 (3–4), 251–260.
- Nir, I., Twina, Y., Grossman, E., Nitsan, Z., 1994. Quantitative effects of pelleting on performance, gastrointestinal tract and behaviour of meat-type chickens. *Br. Poult. Sci.* 35 (4), 589–602.
- Picard, M., Le Fur, C., Melcion, J.-P., Bouchot, C., 2000. Caractéristiques granulométriques de l'aliment: le "point de vue" (et de toucher) des volailles. *INRA Prod. Anim.* 13, 117–130.
- Picard, M., Melcion, J.P., Bouchot, C., Faure, J.M., 1997. Picorage et préhensibilité des particules alimentaires chez les volailles. *INRA Prod. Anim.* 10, 403–414.
- Picard, M., Melcion, J.P., Bertrand, D. and Faure, J.M., 2002. Visual and tactile cues perceived by chickens, in: *Poultry feedstuffs: supply, composition and nutritive value*. J.M. McNab and K. N. Boorman (eds.), CAB International, 279–298.
- Portella, F.J., Caston, L.J., Leeson, S., 1988. Apparent feed particle size preference by broilers. *Can. J. Anim. Sci.* 68, 923–930.
- Reymond, E., Rogers, L.J., 1981. Deprivation of the Visual and Tactile aspects of food important to learning performance of an appetitive task by chicks. *Behav. Neural. Biol.* 31 (4), 425–434.
- Rogers, P.J., 1995. *The Development of the Brain and Behaviour in the Chicken*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 72–119.
- Rose, S.P., Kyriazakis, I., 1991. Diet selection of pigs and poultry. *Proc. Nutr. Soc.* 50 (1), 87–98.
- Sauvant, D., Perez, J.M. and Tran, G., 2002. *Tables de composition et de valeur nutritive des matières premières destinées aux animaux d'élevage*. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris (F).
- Siegel, P.B., Picard, M., Nir, I., Dunnington, E.A., Willemsen, M.H.A., Williams, P.E.V., 1997. Responses of meat-type chickens to choice feeding of diets differing in protein and energy from hatch to market weight. *Poult. Sci.* 76, 1183–1192.
- Thomas, M., van Vliet, T., van der Poel, A.F.B., 1998. Physical quality of pelleted animal feed. 2. Contribution of feedstuff components. *Anim. Feed Sci. Technol.* 70, 59–78.
- Thomas, M., van Zuilichem, D.J., van der Poel, A.F.B., 1997. Physical quality of pelleted animal feed. 3. Contribution of processes and its conditions. *Anim. Feed Sci. Technol.* 64, 173–192.
- Weeks, C.A., Brooks, C., Coe, G., Danbury, T.G., 1997. Effect of feed colour on food consumption of young layers and broilers. *Br. Poult. Sci.* 38 (Suppl. 1), S17 (Abstract).
- Yo, T., Vilarino, M., Faure, J.M., Picard, M., 1997. Feed pecking in young chickens: new techniques of evaluation. *Physiol. Behav.* 61, 803–810.

C- Résultats

1- En situation d'alimentation séquentielle

Les aliments E- ont été sous consommés et E+ surconsommés durant les 15 premières minutes et après quelques cycles de distribution. Ceci n'a pas été visible à l'échelle de la journée. Ces résultats sont identiques à ceux observés lors des expériences 2 et 3. Toutefois, les différences de consommation entre E- et E+ ont été moins marquées à court terme que pour les expériences précédentes, peut-être du fait d'un moins grand écart d'énergie entre les aliments. A l'échelle de la journée, les poulets n'ont pas adapté leur consommation à la concentration énergétique de l'aliment. Comme pour les expériences précédentes, l'adaptation se fait au bout d'un cycle, du fait des caractéristiques des aliments.

La surconsommation à court terme de E+ et la sous consommation de E- sont apparues *quelle que soit la dureté des aliments*. Toutefois des réactions plus ou moins marquées ont été observées en fonction de la dureté des aliments. L'aliment E-D- a été sous consommé plus rapidement que les autres aliments les 15 premières minutes, lorsqu'il était alterné avec E+D+. Ceci laisse supposer une moindre préférence pour l'aliment à la fois, le moins énergétique et le moins dur, opposé à E+ de dureté plus élevé.

2- En situation de choix

En situation de choix, l'aliment E+ a toujours été préféré à E-, quelle que soit la dureté des aliments et ceci dès les premières minutes. Cette préférence était encore la même au bout d'une heure. La préférence pour E+ a été plus importante lorsque E+ était associé à D+ opposé à E-D-. Les résultats obtenus en situation de choix sont donc tout à fait cohérents avec ceux obtenus en AS.

En inversant les duretés de E- et E+ connues durant l'AS, les poulets ont encore préféré E+ à E-, immédiatement et après une heure. Ils ne sont donc pas seulement basés sur la dureté de l'aliment pour effectuer leur choix. D'autres caractéristiques sensorielles telles que les caractéristiques visuelles des particules, la rugosité ou encore l'odeur pourraient intervenir dans l'identification de l'aliment. L'ajout d'huile pour augmenter la teneur énergétique de l'aliment modifie en effet ces caractéristiques. Néanmoins, la forte proximité des micro mangeoires lors du test de choix doit limiter l'effet d'une odeur.

D- Conclusions

Les poulets sont donc capables de discerner à court terme des aliments différant par leur concentration énergétique, quelle que soit la dureté des granulés. Les poulets préfèrent toutefois les granulés de plus forte dureté. Néanmoins, une hiérarchie apparaît dans les préférences, probablement de nature différente : la préférence pour l'énergie prévaut sur celle pour la dureté. Par ailleurs, un lien étroit est observé entre les réactions à court terme durant l'AS et les préférences alimentaires exprimées lorsqu'un choix est proposé. Le repère temporel lié à l'alternance des aliments n'est donc pas indispensable à l'animal pour réaliser son choix.

La reconnaissance des aliments variant par leur teneur énergétique repose donc sur d'autre(s) sensorialité(s) nécessitant des études ultérieures. Il peut s'agir de la couleur et des détails des particules mais aussi de la rugosité des aliments, qui nécessite un travail méthodologique pour être caractérisée.

Chapitre 3

Discussion

Chapitre 3

Discussion

La prise alimentaire dépend d'un ensemble de phénomènes complexes qui met en jeu, à long terme, des processus métaboliques en lien avec la régulation de la balance énergétique, et à court terme, la perception sensorielle de l'aliment par l'animal et ses préférences. L'intervalle de temps au cours duquel la consommation est régulée peut être de l'ordre de la minute, de l'heure, du mois ou de la saison, selon l'animal et le type d'habitat (Collier et Johnson, 1990). Les mécanismes alimentaires basés sur des déficits et réplétions ne sont pas suffisants pour expliquer ces stratégies. Nielsen (2004) souligne que beaucoup de travaux portent sur les processus métaboliques et biochimiques impliqués dans la prise alimentaire mais très peu sur la réaction à court terme des volailles, et que l'interaction entre les régulations à court et long terme pourrait être source d'enseignements.

En situation d'alimentation séquentielle, les animaux sont en contact régulier avec deux aliments différents d'un point de vue nutritionnel, et voient de ce fait leur état métabolique modifié d'un jour à l'autre. Ce système d'alimentation, basé sur un choix dirigé de deux aliments, permet de mieux comprendre le déterminisme de la prise alimentaire du poulet de chair à croissance rapide à différentes échelles de temps, par rapport au cycle de distribution. Il permet également d'appréhender les apprentissages générés par le contact régulier avec deux aliments différents. Ces apprentissages relient les sensorialités différentes des aliments et leurs caractéristiques nutritionnelles.

A- Observer les régulations à différents pas de temps

L'ingestion à court terme fait intervenir la perception sensorielle de l'aliment par l'animal, et les notions de faim et de satiété, commandées par des signaux chimiques, endocriniens et nerveux. L'ingestion à plus long terme, qui aboutit à une régulation de repas à repas, dépend de processus métaboliques visant en premier lieu à contrebalancer les dépenses énergétiques. L'alimentation séquentielle utilisée ici comme paradigme, permet de comprendre comment le poulet de chair à croissance rapide, exprimant les mêmes croissance et efficacité alimentaire que celles obtenues avec un aliment complet, adapte son ingestion au fil du temps, en fonction des caractéristiques nutritionnelles de son aliment (énergie, protéines).

1- La réaction à court terme (h)

En situation d'alimentation séquentielle, les vitesses d'ingestion calculées dans les minutes, jusqu'à l'heure suivant la distribution du nouvel aliment, permettent de mesurer à court terme sa palatabilité, c'est à dire sa capacité à être bien consommé. Dans la majorité des cas référencés dans la littérature, la mesure de la motivation alimentaire fait appel à des procédures expérimentales où l'animal est soumis à une situation de choix, et pour lesquelles la méthodologie peut influencer le résultat (Meunier-Salaün et Picard, 1996). Le choix dirigé, dans le cas de l'alimentation séquentielle, permet de mesurer la motivation d'animaux dont l'état métabolique dépend de l'aliment distribué précédemment. La réaction à court terme est étudiée selon les caractéristiques nutritionnelles des aliments :

a) La teneur énergétique de l'aliment influence le choix à court terme

Dans chacune des expériences et après plusieurs cycles de distribution, les poulets expérimentés surconsomment à court terme l'aliment le plus énergétique (E+), et inversement sous-consomment E- durant au moins la première heure de distribution [Expériences 1 à 4]. De plus, le budget temps passé à manger est plus important durant au moins les deux premières heures de distribution de E+, tandis que le budget temps passé à piquer ou à gratter est plus important avec E-, comme si les poulets recherchaient l'autre aliment [Expérience 1]. Ceci indique une grande attraction pour l'aliment le plus énergétique. La concentration énergétique de l'aliment influence donc de manière très marquée, le choix à court terme.

b) La teneur en protéines modifie peu le choix à court terme

Avec une alternance de teneur en protéines de l'aliment (P+ suivi de P-), la vitesse d'ingestion n'a pas été modifiée à court terme au cours des quatre premiers cycles [Expériences 1 et 3]. Forbes et Shariatmadari (1996) n'ont pas non plus observé de différences de consommation à court terme (10 mn) après 4 jours d'alternance d'aliments variant par leur teneur en protéines (7 et 30%) selon des périodes de 12h. Dans nos expériences, ce n'est qu'après une longue période d'apprentissage (après une semaine), que la vitesse d'ingestion est modifiée avec une sous-consommation de l'aliment le plus protéique durant la première heure de distribution [Expérience 1]. Néanmoins, durant les premiers cycles, des réactions comportementales ont été observées très rapidement dans la journée (2h) lors de la distribution de l'aliment le moins protéique, avec une proportion d'animaux ayant une activité de picorage ou de grattage plus importante, comme si les poulets recherchaient des nutriments complémentaires [Expérience 1]. Ceci conforte l'idée développée par Haskell et al. (2001), que les

poulets ont une attente vis-à-vis de leur aliment. Dans notre expérience, ces réactions ont disparu ensuite avec l'adaptation de la consommation en fonction de l'aliment distribué.

Chez le poulet, la réaction à court terme est beaucoup plus longue avec une variation de la teneur en protéines, comparée à la réaction résultant d'une déficience en un AAE. En situation de choix entre des aliments équilibré ou déficient (-30 ou -15%) en un acide aminé (lysine, acides aminés soufrés ou tryptophane), les poulets expriment un choix net, après deux jours, pour l'aliment équilibré (Noble et al., 1993). Avec l'alternance quotidienne d'aliments supplémenté ou non en méthionine, Picard et al. (1999) indiquent que les poulets réduisent leur ingestion en moins de 4h, et après une semaine d'adaptation, en moins d'une heure.

Ces observations suggèrent donc que les mécanismes de détection d'un déséquilibre en AAE ou d'une teneur en protéines équilibrées en AAE sont différents. Chez le rat, une carence en un AAE est détectée en moins de 20 minutes par le cortex piriforme, provoquant alors une chute de l'ingestion (Gietzen, 2006). En revanche, une étude récente indique que chez le rat, le cortex piriforme antérieur n'intervient pas dans la signalisation d'un aliment hyperprotéique (2,5 fois le « besoin ») (Fromentin, 2008) mais que des mécanismes opèrent aussi à court terme. Chez le rat, l'ingestion aiguë ou chronique de repas hyper protéiques entraîne au niveau du tronc central, une plus grande activation des neurones noradrénergiques et adrénérgiques impliqués dans la satiété induite par la CCK (Faipoux et al., 2008). Bien que les variations de teneur en protéines soient très différentes dans les modèles aviaires et rongeurs, il est possible que des mécanismes similaires puissent opérer chez l'oiseau.

c) L'énergie et les protéines influencent différemment l'ingestion

Lorsque dans nos expériences nous avons fait varier à la fois la concentration énergétique et la teneur en protéines (E-P+ et E+P-), la réaction à court terme a été le reflet de celle d'animaux soumis à une alternance d'aliments différant uniquement par leur teneur énergétique au cours de la première semaine (cycle 4) [Expériences 1 et 3] et des teneurs énergétique et protéique ensuite (cycle 8) [Expérience 1]. La teneur énergétique joue un rôle prépondérant sur celui joué par les protéines, dans le choix à court terme.

Ainsi, la motivation alimentaire dépend à court terme des caractéristiques nutritionnelles des aliments, avec une ingestion supérieure de l'aliment le plus énergétique, et un effet beaucoup moins marqué de la teneur en protéines. Mais qu'en est-il à plus long terme ? Comment l'animal va-t-il adapter sa consommation pour tenir compte de sa balance énergétique et de ses besoins en protéines ?

2- La réaction à moyen terme (jour) et à long terme (semaine)

A l'échelle du cycle de 48h, pour chaque expérience, les ingestions globales ont été identiques à celles observées avec une alimentation complète, quelles qu'aient été les caractéristiques nutritionnelles des aliments [Expériences 1 à 4]. Les mêmes résultats avaient été précédemment obtenus par Bouvarel et al. (2004), avec des aliments variant simultanément en énergie et protéines.

A l'échelle de la journée, les consommations respectives de chacun des deux aliments n'ont pourtant pas été toujours les mêmes selon les caractéristiques nutritionnelles des aliments distribués, bien que la consommation totale au cours d'un cycle ait été identique, du fait d'un équilibrage entre les deux fractions.

a) Une forte attirance pour l'énergie

Le niveau d'ingestion dépend de la teneur énergétique de l'aliment, l'équilibre de la balance énergétique se concrétisant par un ajustement entre l'ingestion et la concentration énergétique de l'aliment. Cet ajustement est loin d'être exact lors d'une alimentation complète chez le poulet de chair à croissance rapide, la sélection génétique ayant modifié l'expression de groupes de gènes spécifiques allant dans le sens d'une moindre sensibilité aux facteurs anorexigènes (Richards, 2003). En AS, les poulets n'ajustent pas d'un jour à l'autre leur consommation en fonction des apports. C'est même l'inverse car ils consomment davantage l'aliment le plus énergétique et moins l'aliment le moins énergétique [Expérience 1]. C'est le jeu de l'alternance des aliments qui entraîne un ajustement de l'ingéré énergétique, à moins que des facteurs anorexigènes comme la leptine puissent agir d'un jour à l'autre. Néanmoins, la leptine semble agir plus sur un pas de temps plus court car, après un jeûne, son effet maximal sur l'ingestion est atteint après 4 heures de réalimentation (Dridi et al., 2000). La théorie d'Emmans (1991), qui stipule que l'animal est capable de choisir un aliment adéquat pour répondre à son objectif nutritionnel quand un choix est offert, se vérifie donc à l'échelle de 48h mais pas au sein d'une même journée. Nos résultats illustrent donc que les poulets font des ajustements « appropriés » (au sens du nutritionniste) à l'échelle de deux jours, peut-être parce que la durée du cycle de 48h permet d'orienter favorablement ce choix. L'allongement de la durée du cycle au delà de 48h permettrait de clarifier ce point.

Quels sont les indicateurs permettant au poulet de choisir l'aliment énergétique ? Différents travaux indiquent que des rats entraînés à consommer une solution parfumée alors qu'ils reçoivent une infusion glucidique intra gastrique, augmentent la consommation de la solution (Sclafani, 2001). Le contrôle post-ingestif positif opère par association entre la flaveur et l'effet des glucides. Le même mécanisme pourrait opérer chez le poulet, qui relierait les sensorialités des aliments à leur concentration énergétique. La consommation importante d'énergie est donc sans doute probablement à

relier à un contrôle post-ingestif positif de l'ingestion. La quantité d'huile végétale utilisée pour augmenter la concentration énergétique de l'aliment doit exacerber ce phénomène. Il a été en effet montré chez le rat que les effets post-ingestifs d'un aliment lipidique stimulent plus la consommation qu'un aliment glucidique isocalorique (Lucas et al., 1998). Chez des poulets, Dale et Fuller (1978) ont observé une préférence marquée pour des aliments riches en matière grasse. Un choix plus [Expériences 1 à 3] ou moins [Expérience 4] marqué est d'ailleurs obtenu dans nos expériences selon la teneur en huile incorporée dans les aliments. L'effet intrinsèque de l'huile sur la préférence alimentaire du poulet devra à l'avenir être étudié.

b) Protéines : une faible adaptation de l'ingestion

Dans nos expériences, les consommations enregistrées à l'échelle du cycle chez les poulets nourris par séquences d'aliments variant par leur teneur en protéines, ont été identiques à celles de poulets nourris avec un aliment complet [Expériences 1 et 3]. Forbes et Shariatmadari (1996) avaient également observé que l'ingestion n'est pas affectée par la distribution séquentielle d'aliments riche et pauvre en protéines, avec des cycles de 24 et 48h.

A l'échelle de la journée comme à court terme, les poulets ont consommé de manière égale dans nos expériences, les deux aliments riche et pauvre en protéines, et ce durant la première semaine d'alimentation séquentielle [Expériences 1 et 3]. Ils ont ensuite adapté leur ingestion sur 24h en augmentant la part relative de l'aliment le moins protéique, toutefois sans modifier l'ingestion globale de protéines. Il faut donc du temps aux poulets pour apprécier des variations de teneur en protéines de l'aliment. Chez le poulet, la plus forte teneur en protéines de l'aliment ne semble pas avoir un effet satiétogène immédiat comme chez le rat (avec une teneur toutefois beaucoup plus élevée) (Bensaïd et al., 2003), lorsqu'il est délivré durant 24h. Une fois reconnus, les aliments sont consommés en fonction de leur teneur en protéines, avec une surconsommation légère de l'aliment le moins protéique et une sous consommation de l'aliment le plus concentré, comme observées en alimentation complète classique (Pesti et Fletcher, 1984 ; Rosebrough et Steele, 1985 ; Fanher et Jensen, 1989 ; Bregendahl et al., 2002 ; Noy et Sklan, 2002 ; Smith et Pasti, 2002).

Les résultats sont différents avec une alternance d'aliments déséquilibrés en acides aminés. Avec des aliments enrichis et appauvris en lysine seule (variation identique à celle pratiquée dans nos expériences) distribués séquentiellement selon des cycles de 24 et 48h, de 10 à 22 jours, Leterrier et al. (2006) ont observé une baisse de 14% de l'ingestion de l'aliment déficient en lysine, tandis que l'aliment enrichi est consommé comme un aliment équilibré. Un seul acide aminé déficient est ainsi facilement détecté et impacte alors de manière marquée l'ingestion. Cette capacité de reconnaissance est d'autant plus élevée que la durée du cycle (24 ou 48 h) est longue (Perrot, 2005), l'effet post-ingestif devant être encore plus marqué.

c) Energie et protéines interviennent différemment

Les poulets soumis à une alimentation séquentielle avec des aliments variant à la fois par leurs concentrations protéique et énergétique modifient d'un jour à l'autre leur ingestion, en surconsommant l'aliment riche en énergie et pauvre en protéine, et inversement (Bouvarel et al 2004). Le même résultat a été observé dans nos expériences [Expériences 1 et 3]. Des poulets soumis à des aliments différant en énergie et protéines mais cette fois-ci en libre choix, expriment également la même préférence pour l'aliment E+P- (Siegel et al., 1997). Mais avec l'alimentation séquentielle qui constitue une situation de choix dirigé, les poulets équilibrent leur ingestion à l'échelle d'un cycle de 48h. Ce n'est pas le cas en libre choix (Siegel et al., 1997) ou lorsque le cycle est plus court (24h), car les poulets « attendent » l'aliment E+P- et déséquilibrent alors leurs ingestions (Bouvarel et al., 2004).

L'alternance d'aliments variant à la fois par leurs concentrations protéique et énergétique cumule de manière additive les effets des protéines et de l'énergie décrits précédemment [Expérience 1]. Les poulets adaptent leur consommation à l'échelle de la journée, en premier lieu en fonction de la concentration énergétique de l'aliment (1^{ère} semaine), puis se surajoute un léger effet de la teneur en protéines (2^{ème} semaine). Ceci corrobore le fait que les poulets adaptent différemment leur ingestion entre l'énergie et les protéines et non pas en fonction du rapport entre les deux.

La notion de « besoin alimentaire » définie par les effets des caractéristiques nutritionnelles sur la croissance et l'efficacité alimentaire a été créée par le nutritionniste qui, lui, a « besoin » de normes et cherche à contrôler la production. Le postulat de départ est bien souvent que l'animal mange pour satisfaire ses besoins et est capable de choisir ses aliments pour les satisfaire (Emmans, 2001). Le modèle d'alimentation séquentielle utilisé permet de montrer effectivement que les poulets sont capables d'adapter à long terme leur ingestion et consomment finalement les mêmes quantités de nutriments que les poulets nourris avec un aliment complet, considéré comme optimal du point de vue du nutritionniste. Les poulets nourris par alternance sont toutefois en situation de choix dirigé. Le cycle de 48 h assez long et pratiqué dans notre modèle, contraint le poulet à ne pas surexprimer ses préférences alimentaires, comme avec des cycles de 24 h (Bouvarel et al., 2004). Si l'on regarde précisément comment consomme le poulet, les choix à court terme (heure) et moyen terme (journée) sont clairement dépendants de la teneur énergétique de l'aliment, et sont gouvernés par un contrôle post-ingestif positif. Le poulet « moderne » a tendance à manger en privilégiant l'aliment le plus énergétique et ne semble pas détecter facilement un aliment à faible ou forte teneur en protéines, avec des alternances d'aliment tous les 24h. La teneur en protéines a, à toutes les échelles

considérées, un plus faible impact sur l'ingestion. Ces mécanismes d'adaptation liés à l'énergie ou aux protéines sont différents, sans adaptation particulière de l'ingéré protéique en fonction de l'énergie, avec une vitesse d'apprentissage très rapide pour l'énergie et très lente pour la protéine. Ces adaptations progressives suggèrent qu'il existe un effet de l'expérience sur la consommation et sur les préférences alimentaires.

B- Les poulets apprennent-ils à préférer certains aliments ?

Nous avons vu précédemment que le poulet adapte progressivement son ingestion au cours du temps selon les caractéristiques nutritionnelles de son aliment. La question est alors de savoir si le poulet en situation d'alimentation séquentielle, et donc confronté régulièrement et successivement à l'un et l'autre des aliments, apprend à les reconnaître pour ensuite adapter sa consommation. Pour y répondre, nous avons complété nos observations réalisées durant l'alimentation séquentielle par des tests de choix afin d'observer si, en dehors du contexte d'alimentation séquentielle, les poulets « entraînés » expriment le même choix à court terme que durant la période d'alimentation séquentielle, et si ce choix est différent de celui d'animaux « naïfs ». La capacité d'apprentissage d'un individu donné a été mesurée en comparant son choix à court terme durant l'alimentation séquentielle et en situation de libre choix après exposition à l'alimentation séquentielle.

1- Effet de l'expérience - apprentissage

a) Variation de l'énergie

Au cours de l'alimentation séquentielle, les poulets n'expriment pas de réaction à court terme lors de la première présentation des aliments E+ et E-, mais montrent très rapidement une préférence en faveur de l'aliment le plus énergétique au cours des cycles suivants [Expériences 1 à 4]. Les animaux naïfs, soumis à un test de choix entre deux aliments différant par leur concentration énergétique, préfèrent l'aliment le moins énergétique [Expériences 2 et 3]. La préférence pour l'énergie n'est donc pas immédiate et ne se révèle pas au cours d'une heure de consommation (durée du test de choix), faisant probablement appel à des effets post-ingestifs nécessitant un temps plus long. L'expérience modifie le choix initial. En effet, les poulets soumis à une alternance d'aliments différant par leur concentration énergétique, puis à un test de choix entre ces deux mêmes aliments, expriment une préférence nette et immédiate pour l'aliment le plus énergétique. La préférence pour E+ est donc acquise durant l'alimentation séquentielle.

Pour pouvoir comparer les préférences en situation d'AS à celles exprimées lors du test de choix ultérieur, la consommation relative de E+ pendant l'AS a été calculée par rapport à la consommation cumulée de E+ et E- au cours d'un cycle, pour les 15 premières minutes de distribution [Expériences 2 et 3] (Figure). Il n'apparaît pas une adéquation exacte entre les préférences exprimées en AS et en test de choix ($r^2=0,38$, $n=47$). En situation d'AS, tous les individus expriment une préférence pour E+ (zones c et d), ce qui n'est pas le cas en situation de choix car certains individus choisissent E- (zone d) (Figure 13).

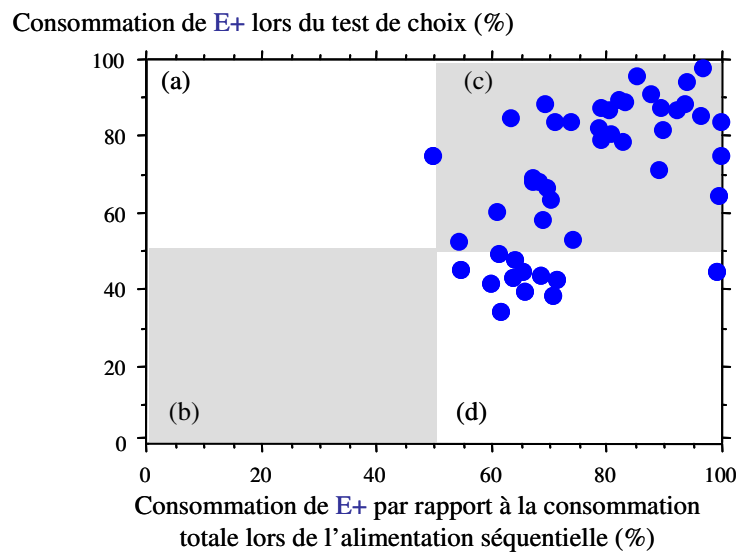


Figure 13 : Préférences individuelles pour E+ mesurées lors de tests de choix durant 60 mn, en fonction des préférences pour E+ en alimentation séquentielle durant les 15 premières minutes de distribution
(Expériences 2 et 3)

Les préférences sont calculées en % de la consommation de E+ et E- durant le test de choix et au cours d'un cycle pour l'alimentation séquentielle.

Tous les individus ne savent donc pas identifier l'aliment le plus énergétique en situation de choix libre aussi efficacement qu'en choix dirigé. Ceci peut être lié à l'absence de repère temporel lors du test de choix, mais également à l'apparition de signaux post-ingestifs plus tardifs qu'une heure (durée du test de choix), d'autant plus que les poulets ont été nourris les jours précédents avec l'aliment témoin.

Ainsi, dans le cas de variation de l'énergie, l'alimentation séquentielle induit chez le poulet un apprentissage alimentaire très rapide. Chez les animaux expérimentés, la temporalité des apports doit aider le poulet à se repérer mais n'est pas obligatoire pour induire la reconnaissance des aliments. Les signaux sensoriels fournis par l'aliment permettent à l'animal de les reconnaître facilement. Le

test de choix étant réalisé trois jours après la fin de l'AS, cette reconnaissance des aliments représente une mémoire à long terme.

b) Variation de la teneur en protéines

Durant l'AS, une faible modification du comportement d'ingestion a été observée à court terme, seulement à partir du 8^{ème} cycle d'alimentation séquentielle, avec une moindre consommation de P+ [Expérience 1]. Après quatre cycles de distribution, lorsqu'ils ne sont pas connus, aucun des deux aliments P+ et P- n'induit de préférence forte (légère préférence pour P-), et il en est de même une fois connus [Expériences 1 et 3]. Comme pour E+, la consommation relative de P- pendant l'AS a été calculée par rapport à la consommation cumulée de P- et P+ au cours d'un cycle, pour les 15 premières minutes de distribution [Expérience 3]. Le même calcul a été fait à titre de comparaison avec l'aliment Témoin (Figure 14).

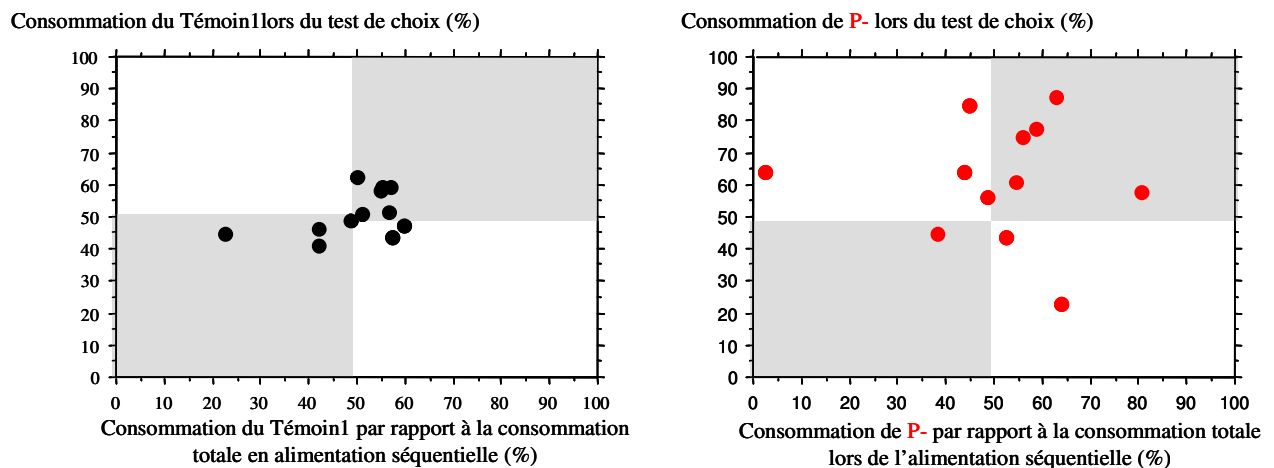


Figure 14 : Préférences individuelles pour Témoin1 et pour P- mesurées lors de tests de choix durant 60 mn, en fonction respectivement de la préférence pour Témoin1 et P- en alimentation séquentielle durant les 15 premières minutes de distribution (Expérience 3)

Les préférences sont calculées en % de la consommation totale du Témoin (à gauche) ou de P- et P+ (à droite) durant le test de choix et au cours d'un cycle pour l'alimentation séquentielle. Le Témoin1 correspond à l'aliment distribué dans la moitié des micro-mangeoires utilisées pour le test de choix et le 1^{er} jour du cycle pour l'alimentation séquentielle.

Un fort contraste est observé entre les réactions des poulets nourris avec un même aliment (Témoin) et ceux nourris avec P+ et P-. Des préférences variées sont en fait exprimées selon les individus, pour P+ ou P-, avec néanmoins aucune adéquation entre celles faites lors de l'AS et celles faites en libre choix (Figure 14). Ceci indique que, même si des signaux sensoriels sont bien perçus par les poulets, ce qui est sans doute le cas, les signaux post-ingestifs peu puissants ne permettent pas un apprentissage facile.

Le poulet distingue beaucoup plus facilement des aliments différant par l'équilibre en un seul acide aminé indispensable. Après une semaine d'exposition par séquences, les poulets sont capables d'identifier les aliments en moins d'une heure (Picard et al., 1999). Lorsque les aliments varient par leur teneur en protéines, nous pouvons toutefois supposer que le poulet est également capable d'apprentissage mais après une période plus longue. Nous pouvons aussi supposer que le choix alimentaire est dépendant de l'état métabolique de l'animal. Un test de choix réalisé après une période d'alimentation séquentielle plus longue, et pour des poulets placés dans différents états nutritionnels, permettrait de confirmer ces hypothèses.

Ainsi, dans le cas de variation de la teneur en protéines, bien que les aliments soient probablement distingués, la démonstration d'une préférence est beaucoup moins évidente. Les poulets modifient modérément leur ingestion lors de l'AS après une longue période. Les poulets ne préfèrent pas un aliment en situation de choix durant laquelle tous les animaux sont au départ dans le même état métabolique. Dans ce cas, les signaux post-ingestifs certainement moins puissants qu'avec l'énergie ne permettent pas aux poulets d'apprendre aussi facilement à distinguer les aliments.

c) Variations conjointes de l'énergie et des protéines

Lorsque l'énergie et les protéines sont modifiées conjointement, l'étude des cinétiques de consommation lors de l'alimentation séquentielle indique un effet cumulatif de l'énergie et des protéines, avec une surconsommation à court terme de E+P-, et inversement pour E-P+ [Expériences 1 et 3]. Toutefois, en situation de choix, la nette préférence pour E+ n'apparaît plus clairement [Expérience 3]. Les poulets naïfs n'expriment pas non plus de préférence, partagés entre une préférence pour E- et pour P-. En regardant plus précisément le choix réalisé en libre choix en fonction de celui fait en AS, une relation linéaire apparaît clairement entre les deux choix ($r^2=0,83$, $n=12$). La préférence pour E+P- en libre choix équivaut au choix en alimentation séquentielle moins 26% (Figure 15).

Ces informations suggèrent que *tous les individus* ont appris à reconnaître les aliments. Le cumul des signaux sensoriels et post-ingestifs induits à la fois par l'énergie et les protéines doit faciliter leur reconnaissance. La préférence est toutefois moins marquée pour E+P- lors du test de choix comparé à l'AS, à relier peut être à l'état métabolique des animaux et/ou l'absence de repère temporel. Lorsque les cycles sont de durée aléatoire, les poulets recevant alternativement des aliments E-P+ et E+P- sont perturbés et diminuent leur ingestion (Bouvarel et al., 2004). La temporalité des apports renforce en effet probablement la reconnaissance des aliments durant l'alimentation séquentielle.

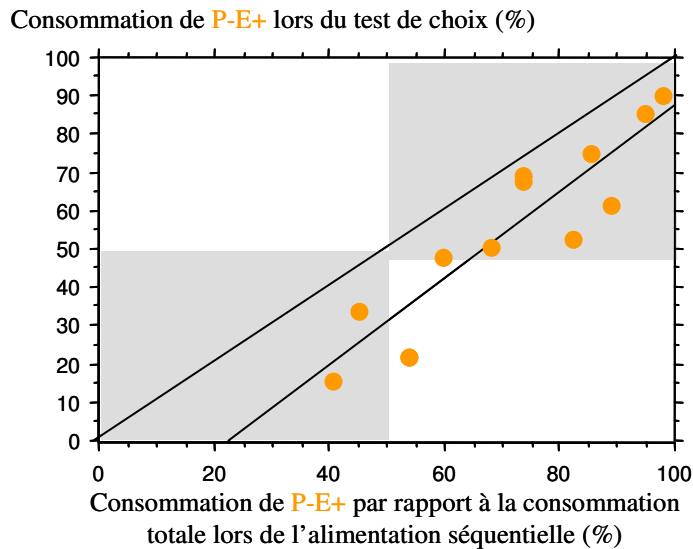


Figure 15 : Préférences individuelles pour P-E+ mesurées lors de tests de choix durant 60 mn, en fonction des préférences pour P-E+ en alimentation séquentielle durant les 15 premières minutes de distribution (Expérience 3)

Les préférences sont calculées en % de la consommation de P-E+ et P+E- : durant le test de choix et au cours d'un cycle pour l'alimentation séquentielle.

Ainsi, dans le cas d'une variation conjointe des teneurs en protéines et en énergie, tous les individus apprennent à reconnaître les aliments. La préférence moins prononcée pour P-E+ lors du test de choix peut s'expliquer par l'absence de repère temporel et par l'état métabolique des animaux.

2- La facilitation sociale exacerberait les réactions

L'apprentissage généré par l'alimentation séquentielle a été appréhendé par des mesures individuelles de poulets isolés [Expériences 2 à 4]. La comparaison de ces observations avec des individus élevés par groupe de 20 nous indique un phénomène d'amplification des variations d'ingestion d'un jour à l'autre (Figure 16) [Expérience 1]. Ceci peut s'expliquer par le fait que les animaux plus actifs en groupe, sont alors plus sensibles à des variations de teneur en énergie. Il peut s'agir aussi d'un phénomène de facilitation sociale.

La facilitation sociale est une initiation ou une augmentation de la fréquence de comportements en réponse à des congénères engagés dans les mêmes comportements (Clayton, 1978). Plusieurs exemples illustrent ce phénomène. Une poule préfère manger à proximité d'un autre individu et un individu isolé passe moins de temps à manger (Mills et Faure, 1989). Un poussin peut apprendre à éviter une boisson amère uniquement en observant un congénère (Johnston et al., 1998). La facilitation sociale alimentaire a été quantifiée dernièrement par Collins et Sumpter (2007), par modélisation des mouvements de va et vient aux mangeoires de poulets de chair en situation de

production. Ce modèle confirme le fait que la facilitation sociale conduit à des patterns d'excitation synchronisée d'ingestion de groupe.

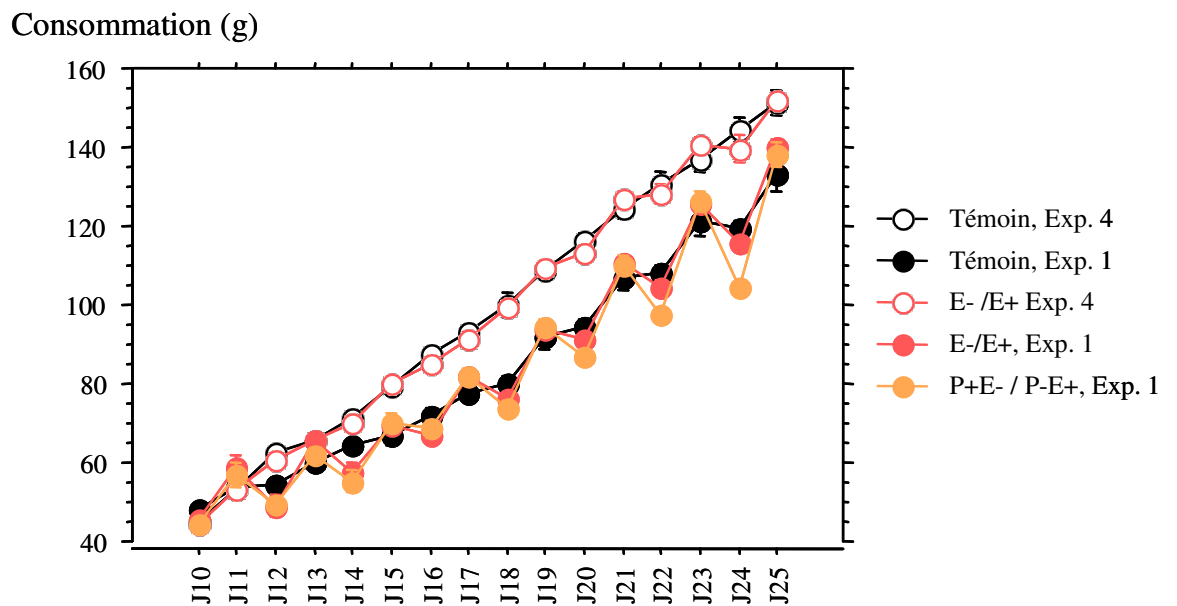


Figure 16 : Consommation quotidienne de poulets alimentés avec un aliment complet ou par séquences et élevés au sol (Exp. 1) ou seuls (Exp. 4)

Les plus grandes variations d'ingestion observées d'un jour à l'autre lors de l'AS d'animaux élevés en groupes par rapport aux variations observées chez des animaux élevés seuls en cages, peuvent donc s'expliquer par l'effet facilitateur du groupe sur le comportement d'ingestion. La sensibilité des individus étudiée précédemment doit intervenir. Les poulets les plus sensibles pourraient jouer le rôle de leaders et donc susciter une plus grande ou une moins grande consommation selon l'aliment distribué.

Les poulets apprennent à reconnaître les aliments riche ou pauvre en énergie. De prime abord, la préférence est dirigée vers l'aliment le moins énergétique puis évolue vers le plus énergétique. Il n'est pas clairement montré l'existence d'un apprentissage vis à vis des aliments variant par leur teneur en protéines. Toutefois, les poulets semblent percevoir les aliments différemment même si, après une semaine d'alimentation séquentielle, ils n'adaptent pas encore leur ingestion dans l'objectif d'éviter un excès ou un déficit. L'élevage en groupe faciliterait l'apprentissage, en particulier celui des caractéristiques sensorielles de l'aliment. Mais quels sont les indicateurs utilisés par le poulet lui permettant d'adapter sa consommation ?

C- Les sensorialités de l'aliment explorées et à explorer

Suite à l'exposition répétée de deux aliments, les poulets sont capables de les discerner et d'adapter leur ingestion, et ceci très rapidement lors d'une variation de la teneur énergétique, et plus tardivement et faiblement lors d'une variation de la teneur en protéine [Expériences 1 à 4]. Les effets post-ingestifs liés à l'ingestion d'un aliment donné sont associés aux informations sensorielles qu'il génère, puis sont mémorisés par l'animal. De plus, dans le cas de l'énergie, l'expérience alimentaire modifie le choix initial [Expériences 2 et 3]. L'identité de l'aliment se construit à partir d'une combinaison d'informations sensorielles, digestives et métaboliques (Picard et al., 2002). Mais quelles sont les caractéristiques sensorielles de l'aliment retenues par l'animal pour reconnaître l'aliment énergétique ?

Les aliments de valeurs nutritionnelles différentes utilisés en alimentation séquentielle entraînent des modifications des caractéristiques physiques du fait d'un changement de composition en matières premières. Notamment, l'incorporation d'huile pour augmenter la concentration énergétique réduit la dureté du granulé (Thomas et al., 1997) et fonce la couleur mais d'autres matières premières voient aussi leur teneur modifiée : maïs, blé, gluten. Les aliments E+ et E- présentent les plus grandes différences de caractéristiques physiques, mesurées par la dureté et la couleur : E+ est plus foncé et surtout moins dur que E-. Ces caractéristiques sont plus proches pour P+ et P-. La modification conjointe de l'énergie et des protéines donne des résultats intermédiaires.

Les descripteurs de couleur et de dureté utilisés permettent d'expliquer le choix de poulets soumis à un aliment jusqu'alors inconnu. Les oiseaux sont en effet attirés par les couleurs claires et brillantes (Rogers, 1995 ; Chagneau et al, 2006) et consomment plus rapidement les particules dures mais non excessives (Nir et al., 1994 ; Picard et al., 1997). C'est bien ce qui a été observé avec des animaux naïfs à qui l'on distribue des aliments de caractéristiques physiques fortement contrastées, plus ou moins énergétiques [Expériences 2 et 3]. Les moins forts contrastes observés pour les autres couples d'aliment (P et EP) sont peut-être à l'origine de l'absence d'expression de choix.

Chez les animaux expérimentés, l'influence de la dureté sur la reconnaissance de l'aliment énergétique a été étudiée dans notre dernière expérience [Expérience 4] pour des tailles de particules identiques. Il s'avère que les poulets sont capables de reconnaître l'aliment énergétique, quelle que soit leur dureté, indiquant que d'autres signaux sont utilisés. La préférence pour l'aliment le plus dur est retrouvée mais est secondaire comparée à la préférence pour l'énergie. Le descripteur de dureté, pourtant fortement modifié par l'augmentation de la concentration énergétique, ne permet donc pas à lui seul d'expliquer le choix fait par les poulets expérimentés.

L'odeur pourrait éventuellement intervenir mais son influence est peu probable du fait de la forte proximité des aliments lors du test de choix. La couleur de l'aliment pourrait, quant à elle, être impliquée. Une coloration strictement identique des particules E+ et E- permettrait de juger si les

poulets sont encore capables de les discriminer. Toutefois que sont des particules identiques pour l'oiseau ? Les volailles ont une acuité visuelle particulièrement développée capable de discerner des détails non forcément visibles par l'œil humain, que nos mesures classiques (L*a*b*) ne permettent pas d'appréhender. Dans un avenir proche, le recours à l'analyse d'images, beaucoup plus détaillée et en cours d'étude, nous permettra peut-être de mieux comprendre le comportement alimentaire des volailles. Des mesures numériques permettant de discriminer des aliments selon leurs aspects visuels sont élaborés. Les critères discriminant les aliments sont relatifs à la couleur et à la texture (Hachemi et al., 2008). Les propriétés de surface de l'aliment sont aussi à explorer : la rugosité notamment semble modifiée par l'ajout d'huile. Différentes mesures basées sur la réflectance de la lumière sont en cours d'investigation. Par ailleurs, des systèmes permettant de simuler les sensations et basés sur des mécanorécepteurs sont en cours de construction pour une application humaine (toucher d'un tissu par exemple). Des études permettant d'obtenir des descripteurs des sensations de l'oiseau prenant son aliment (un bec artificiel ?) seraient très intéressantes.

La perception qu'ont les volailles de leur aliment sera mieux analysée lorsque nous disposerons de descripteurs des aliments plus fins et en adéquation avec le ressenti des volailles. Chez l'homme, la représentation d'un objet est renforcée par des stimuli à la fois visuels et tactiles, une zone du cortex occipital a été identifiée comme permettant cette intégration multi sensorielle (Beauchamp, 2005). Pour la volaille, les différents descripteurs de la sensorialité des aliments devront donc sûrement être considérés de manière intégrative.

Conclusion générale et perspectives

Conclusion générale

Les quatre expériences réalisées permettent de mieux comprendre, dans la situation particulière de l'alimentation séquentielle, le processus qui conduit le poulet de chair à harmoniser le choix alimentaire à court terme avec une régulation à plus long terme selon les caractéristiques énergétique et protéique de l'aliment. Les choix alimentaires sont évalués par mesure de la consommation selon différents pas de temps durant l'alimentation séquentielle, et par des tests de choix.

Le constat majeur est que le poulet moderne développe assez vite une préférence pour l'énergie, non spontanée et acquise lors d'expositions successives aux aliments riche et pauvre en énergie, probablement consécutif à un effet post-ingestif. Cette préférence alimentaire guiderait la consommation d'un jour à l'autre, aboutissant à un équilibrage du fait de la symétrie des apports. La consommation n'apparaît ainsi pas régulée par la quantité d'énergie ingérée à l'échelle de la journée. Au final, les poulets font tout de même des choix « appropriés » (au sens du nutritionniste) à l'échelle de deux jours, peut-être parce que la durée du cycle de 48h permet d'orienter favorablement ce choix. L'allongement du cycle au delà de 48h permettrait de confirmer cette hypothèse. La composition des aliments, et notamment la teneur en huile, est susceptible d'influencer la préférence alimentaire. Des travaux complémentaires méritent d'être poursuivis afin de dissocier l'effet propre de l'huile de la teneur énergétique de l'aliment, et de comprendre ce qui motive finalement l'animal.

La variation de la teneur *en protéines* engendre quant à elle, des effets plus faibles sur l'ingestion. Bien que la baisse de la teneur en protéines semble perçue par les poulets, l'adaptation de l'ingestion semble lente à apparaître, les signaux post-ingestifs étant sans doute moins nets. Il faut plus d'une semaine au poulet avant qu'il n'adapte sa consommation et les modifications engendrées sont deux fois plus faibles que celle liées à l'énergie. Ces modifications de l'ingestion visent à éviter un excès ou un déficit.

Pour adapter leur ingestion, les poulets apprennent à reconnaître les aliments. Ils construisent l'identité de chacun d'eux en associant les caractéristiques sensorielles aux effets post-ingestifs perçus. Ces sensorialités, et notamment celles, majeures, faisant intervenir la vision et le toucher, ne sont pas encore bien évaluées et nécessitent des investigations supplémentaires. Les apprentissages semblent de plus bénéficier d'une facilitation sociale, qui mériterait également d'être explorée.

Au final, ce travail a donc permis de comprendre un peu mieux ce qui compte pour les volailles, et souligne l'intérêt de MIEUX REGARDER L'ANIMAL et de MIEUX REGARDER L'ALIMENT. Différentes perspectives sont envisagées.

Perspectives

Approfondir les connaissances sur la perception de l'aliment par la volaille

L'alimentation séquentielle est un paradigme intéressant permettant d'étudier les apprentissages alimentaires. La confrontation des cinétiques de consommation à court terme au cours des cycles et de tests de choix d'animaux naïfs et entraînés permet de mesurer clairement ce que le poulet perçoit et est capable d'apprendre. La poursuite de ce travail avec la recherche de nouveaux descripteurs sensoriels de l'aliment devrait permettre d'améliorer les connaissances sur ce qui est important pour les volailles. Les nutritionnistes, « performants » quant aux apports nutritionnels, sont aujourd'hui en quête d'éléments nouveaux sur les aspects sensoriels de l'aliment.

Un des problèmes actuels, conséquence certaine d'une trop grande homogénéité de l'environnement, est l'apparition de sous consommations ou d'arrêt complet de consommation du fait d'un changement d'aliment, le nouvel aliment n'étant pas reconnu. Nous avons vu dans le cadre de cette thèse que le poulet apprend à reconnaître un aliment énergétique et que cet apprentissage représente une mémoire à long terme. Un apprentissage durant le jeune âge d'un aliment bien accepté, associé à une caractéristique sensorielle, comme par exemple une couleur ou une odeur, permettrait peut-être d'éviter les problèmes de transition, en rappelant ensuite à l'animal cette caractéristique. Néanmoins pour ce faire, de nouveaux outils doivent être mis au point afin de mieux caractériser les sensorialités des aliments tels que perçus par les volailles et notamment visuelle et tactile, et d'en déduire ainsi ensuite leur sensibilité. Le programme VISAVI coordonné par notre équipe devrait permettre d'apporter des éléments nouveaux dans les années à venir sur ce sujet.

La question de l'influence sociale sur le comportement alimentaire mérite aussi d'être approfondie. Nous l'avons vu, les animaux placés en groupes et au sol présentent des préférences alimentaires plus marquées. Mieux comprendre comment le comportement d'une somme d'individualités, dans un environnement donné, conduit à un comportement de groupe serait intéressant. Pour l'instant, toutes les mesures expérimentales relatives à l'apprentissage portent sur des individus isolés. Les effets propres de chaque individu méritent d'être revisités en prenant en compte les interactions interindividuelles. Ceci permettrait de mieux comprendre les réactions alimentaires dans les poulaillers.

L'alimentation séquentielle pourrait être utilisée pour l'étude de l'influence des odeurs dans le choix alimentaire. L'étude des odeurs est compliquée du fait de leur diffusion lors des tests de choix. Une distribution de deux odeurs en alternance un jour sur deux et la mesure de la vitesse d'ingestion

lors des premières minutes de distribution permettraient de mesurer la réaction des animaux et d'en déduire un choix.

Mieux prendre en compte l'ingestion pour mieux prédire la croissance

L'ingestion est une problématique majeure pour la mise au point des modèles de simulation de la croissance des poulets de chair. Les travaux que nous avons mené dans le cadre de cette thèse permettent de mieux appréhender les réponses d'ingestion des poulets, selon différents pas de temps et en fonction des caractéristiques nutritionnelles des aliments. La prise en compte, dans un modèle de simulation de la croissance, de ces réactions d'ingestion ainsi que les modifications du métabolisme opérant à court terme avec l'AS serait intéressante. Le modèle INAVI (Quentin, 2004b) notamment, pourrait être étayé. Ce modèle simule la croissance d'un poulet de chair, en fonction de paramètres nutritionnels (énergie, protéines, profil en acides aminés), de présentation de l'aliment (taux de fines particules) et environnementaux (température, densité animale,...). Le principe du modèle repose sur l'idée que le bilan énergétique de l'animal est équilibré par un thermostat qui compare l'équilibre thermique en situation simulée à une situation optimale de référence. Les mécanismes de régulation du modèle ne prennent en compte pour le moment ni les modifications d'ingestion apparaissant d'un jour à l'autre, ni les adaptations du métabolisme occasionnées par les variations d'apport énergétique et/ou protéique. L'intégration de l'AS dans ce modèle permettrait ainsi d'explicitier plus avant les différentes lois de réponse de la « machine » poulet. L'étude d'autres variants expérimentaux serait intéressante, notamment la réaction des poulets à croissance rapide soumis à l'alimentation séquentielle sous de fortes chaleurs ou encore avec des cycles plus longs que 48h, et également les réactions de poulets à croissance lente à l'alimentation séquentielle.

Par ailleurs, les régulations endocriniennes du poulet nécessite aussi des investigations. La sélection a modifié la sensibilité des poulets à croissance rapide aux facteurs anorexiques. Une meilleure compréhension des bases génétiques et moléculaires de la régulation de l'ingestion, permettrait de progresser dans la sélection génétique des poulets.

L'alimentation séquentielle en pratique, dans un contexte en évolution

L'alimentation séquentielle telle que pratiquée est un mode de distribution qui a fait ses preuves au niveau technique, avec l'absence de dégradation du poids et de l'efficacité alimentaire, et en terme de faisabilité chez l'éleveur. Elle est pour le moment a priori peu ou pas utilisée en production, du fait du trop faible gain réalisé sur le coût de l'aliment (1 à 2%) face à la logistique particulière à mettre en place : formulation spécifique des deux aliments (ce qui implique l'ajout d'une gamme supplémentaire) et obligation pour l'éleveur de posséder deux silos.

Néanmoins, dans le nouveau contexte de production qui s'annonce, une réflexion mérite d'être menée par les fabricants d'aliment et les producteurs. L'alimentation séquentielle peut permettre de valoriser des matières premières « intermédiaires » dans l'aliment P+E-, et notamment les coproduits d'agrocarburant dont les disponibilités augmentent. Il s'agit des drêches de blé et de maïs, coproduits du bioéthanol, et du tourteau de colza gras produit généralement sur l'exploitation ou localement dans un objectif d'autonomie énergétique. L'alimentation séquentielle se prête bien également à l'utilisation de céréales en l'état. L'utilisation de blé entier par exemple mériterait d'être pratiquée en élevage en alimentation séquentielle plutôt qu'en mélange comme couramment pratiqué. Dans une perspective un peu plus lointaine de prise en compte des impacts environnementaux globaux (analyse des cycles de vie), l'utilisation locale de matières premières sera certainement à privilégier. Les matières premières incorporées dans les aliments ont un impact très important sur le bilan environnemental global des filières de production (Baumgartner et al., 2007). L'utilisation séquentielle devra être étudiée afin de comparer différents indicateurs environnementaux comme l'utilisation d'énergie non renouvelable par exemple, avec ceux obtenus avec une alimentation complète.

De plus, plusieurs expérimentations d'AS viennent d'être menées chez la poule pondeuse dans notre laboratoire. Elles ont permis d'obtenir des performances de production comparables, voire supérieures à celles obtenues avec un aliment standard complet, ce qui suggère que l'avenir de l'AS pourrait ne pas se limiter à la production de poulets de chair standard.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

A

- Ackroff K, Lucas F and Sclafani A 2005. Flavor preference conditioning as a function of fat source. *Physiology & Behavior* 85(4), 448-460.
- Amerah AM, Ravindran V, Lentle RG and Thomas DG 2007. Influence of Feed Particle Size and Feed Form on the Performance, Energy Utilization, Digestive Tract Development, and Digesta Parameters of Broiler Starters. *Poultry Science* 86, 2615-2623.
- Ashwell C, Czerwinski SM, Brocht DM and McMurty JP 1999. Hormonal regulation of leptin expression in broiler chickens. *The American journal of physiology* 276, R226-R232.
- Atkinson R, Bevilaqua LRM, Rostas JAP and Huntera 2003. Discriminative taste aversion learning: A learning task for older chickens. *Neurobiology of Learning and Memory* 79, 25-31.

B

- Balog JM and Millar RI 1989. Influence of the sense of taste on broiler chick feed consumption. *Poultry Science* 68(11), 1519-1526.
- Baumgartner D, Crépon K and Nemecek T 2007. Analyse du cycle de vie de la production d'aliments pour poulets de chair et poules pondeuses : influence du choix des matières premières. 7^{èmes} Journées de la Recherche Avicole, Tours, mars 2007, 51-58.
- Beauchamp MS 2005. See me, hear me, touch me: multisensory integration in lateral occipital-temporal cortex. *Current Opinion in Neurobiology* 15(2), 145-153.
- Bensaïd A, Tomé D, L'Heureux-Bourdon D, Even P, Gietzen D, Morens C, Gaudichon C, Larue-Achagiotis C and Fromentin G 2003. A high-protein diet enhances satiety without conditioned taste aversion in the rat. *Physiology & Behavior* 78(2), 311-320.
- Berthelot V, Belzung C, Meunier-Salaun MC, Nowak R and M. P 1996. Cholecystokinin A receptor antagonist inhibits feed memory in Japanese quail. *Physiology & Behavior* 60(2), 575-579.
- Bizeray D, Leterrier C, Constantin P, Picard M and Faure JM 2002. Sequential feeding can increase activity and improve gait score in meat-type chickens. *Poultry Science* 81(12), 1798-1806.
- Blundell JE 1991. Pharmacological approaches to appetite suppression. *Trends in Pharmacological Sciences* 12(4), 147-157.

- Böhme GA and Blanchard JC 1992. Les cholécystokinines et leurs récepteurs : aspects fonctionnels. *Thérapie* 47, 541-548.
- Bokkers EAM and Koene P 2003. Eating behaviour, and preprandial and postprandial correlations in male broiler and layer chickens. *British Poultry Science* 44(4), 538-544.
- Bouvarel I, Barrier-Guillot B, Larroude P, Boutten B, Leterrier C, Merlet F, Vilarino M, Roffidal L, Tesseraud S, Castaing J and Picard M 2004. Sequential feeding programs for broiler chickens: twenty-four- and forty-eight-hour cycles. *Poultry Science* 83(1), 49-60.
- Bouvarel I, Chagneau AM, Lecuelle S, Lescoat P, Ferreira G, Duvaux-Ponter C and Leterrier C 2009a. Feed composition and hardness interact in preference and intake in chickens. *Applied Animal Behaviour Science* 118: 162-168.
- Bouvarel I, Chagneau AM, Lescoat P, Lessire M, Vilariño M, Crépon K, Etave G, Margetyal C and Juin H 2009b. Utilisation de nouvelles matières premières en alimentation séquentielle. 8èmes Journées de la Recherche Avicole, Saint Malo. *Sous presse*.
- Bouvarel I, Chagneau AM, Lescoat P, Tesseraud S and Leterrier C 2008a. Forty-Eight-Hour Cycle Sequential Feeding with Diets Varying in Protein and Energy Contents: Adaptation in Broilers at Different Ages. *Poultry Science* 87(1), 196–203.
- Bouvarel I, Chagneau AM, Vilarino M, Juin H, Lescoat P, Metayer JP, Lessire M, Crepon K, Etave G, Tesseraud S and Leterrier C 2007. Reactions of Ross chickens to sequential feeding. 16th European Symposium on Poultry Nutrition Strasbourg (FRA), 155-158.
- Bouvarel I, Vallée C, Chagneau AM, Constantin P, Lescoat P, Ferreira G and Leterrier C 2008b. Effects of various energy and protein levels during sequential feeding on feed preferences in meat-type chickens. *Animal* 2(11), 1674-1681.
- Bregendahl K, Sell JL and Zimmerman DR 2002. Effect of low-protein diets on growth performance and body composition of broiler chicks. *Poultry Science* 81(8), 1156-1167.
- Bruley des Varannes S, Cloarec D, Dubois A and Galmiche JP 1991. Cholécystokinine et ses antagonistes : effets sur la motricité digestive. *Gastroentérologie clinique et biologique* 15, 744-757.
- Bungo T, Shimojo M, Masuda Y, Tachibanab T, Tanaka SJ, Sugahara K, Furuse M and . 1999. Intracerebroventricular administration of mouse leptin does not reduce food intake in the chicken. *Brain Research* 817, 196– 198.
- Burkhardt D 1982. Birds, berries and UV. A note on some consequences of UV vision in birds. *Naturwissenschaften* 69(4), 153-157.
- Burne TH and Rogers LJ 1996. Responses to odorants by the domestic chick. *Physiology & Behavior* 60(6), 1441-1447.
- Buyse J, Adelsohn DS, Decuypere E and Scanes CG 1993. Diurnal-nocturnal changes in food intake, gut storage of ingesta, food transit time and metabolism in growing broiler chickens: a model for temporal control of energy balance. *British Poultry Science* 34(4), 699-709.

Buyse J, Decuyper E, Berghman L, Kühn ER and Vandesande F 1992. The effect of dietary proyein content on episodic broilers. *British Poultry Science* 33(5), 1101-1109.

C

Carré B 2000. Effets de la taille des particules alimentaires sur les processus digestifs chez les oiseaux d'élevage. *INRA Productions Animales* 13(2), 131-136.

Cassy S, Dridi S, M. P and Taouis M 2001. La leptine chez le poulet. *INRA Productions Animales* 14(3), 161-169.

Cassy S, M. P, Crochet S, Derouet M, Keisler DH and Taouis M 2004. Peripheral leptin effect on food intake in young chickens is influenced by age and strain. *Domestic Animal Endocrinology* 27, 51-61.

Chagneau AM, Bessonneau D, Bouchot C, Lescoat P, Picard M and Lessire M 2006. Broiler Short-Term Feed Preferences Measured with SRABox, a New Feed Choice Procedure. *Poultry Science* 85, 808-815.

Chagneau AM, Penaud L, Bouvarel I and Lessire M 2003. Does the colour of the feed influence the choice of turkey ? *British Poultry Science* 44(5), 801-803.

Chaplin SB, Raven J and Duke GE 1992. The influence of the stomach on crop function and feeding behavior in domestic turkeys. *Physiology & Behavior* 52(2), 261-266.

Chen LL, Jiang QY, Zhu XT, Shu G, Bin YF, Wang XQ, Gao P and Zhang YL 2007. Ghrelin ligand-receptor mRNA expression in hypothalamus, proventriculus and liver of chicken (*Gallus gallus domesticus*): studies on ontogeny and feeding condition. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology* 147(4), 893-902.

Chevalier D, André S, Merlet F, Besson M, Milier E and Bouvarel I 2007. Incorporation de céréales à la ferme dans l'alimentation des volailles de chair en filière longue. 7^{èmes} Journées de la Recherche Avicole, Tours, 188-192.

Clayton DA 1978. Socially facilitated behavior. *The Quartely Review of Biology* 53, 373-392.

Collier G and Johnson DF 1990. The time window of feeding. *Physiology and Behaviour* 48(6), 771-777.

Collier G and Johnson DF 2004. The paradox of satiation. *Physiology & Behavior* 82(149-153).

Collins LM and Sumpter DJT 2007. The feeding dynamics of broiler chickens. *Journal of the Royal Society Interface* 4(12), 65-72.

D

- Dale NM and Fuller HL 1978. Effect of ambient temperature and dietary fat on feed preference of broilers. *Poultry Science* 57, 1635-1640.
- Denbow DM 1989. Peripheral and central control of feed intake. *Poultry Science* 68:938-947.
- Denbow DM 1994. Peripheral regulation of food intake in poultry. *The Journal of Nutrition* 124(Suppl.8), 1349S-1354S.
- Denbow DM, Meade S, Robertson A, McMurtry JP, Richards M and Ashwell C 2000. Leptin-induced decrease in food intake in chickens. *Physiology and Behavior* 69, 359-362.
- Dharmaretnam M and Rogers LJ 2005. Hemispheric specialization and dual processing in strongly versus weakly lateralized chicks. *Behavioural Brain Research* 162(1), 62-70.
- Dridi S, Raver N, Gussakovsky EE, Derouet M, M. P, Gertler A and Taouis M 2000. Biological activities of recombinant chicken leptin C4S analog compared with unmodified leptins. *The American journal of physiology* 279, E116-E123.
- Dridi S, Swennen Q, Decuypere E and Buyse J 2005. Mode of leptin action in chicken hypothalamus. *Brain Research* 1047, 214-223.
- Dridi S, Temim S, Derouet M, Tesseraud S and Taouis M 2008. Acute cold- and chronic heat-exposure upregulate hepatic leptin and muscle uncoupling protein (UCP) gene expression in broiler chickens. *Journal of experimental zoology. Part A, Ecological genetics and physiology* 309(7), 381-388.

E

- Emmans GC 1991. Diet selection by animals: theory and experimental design. *Proceeding Nutrition Society* 50, 59-64.
- Emmerton J 1983. Pattern discrimination in the near-ultraviolet by pigeons. *Perception & psychophysics* 34(6), 555-559.

F

- Faipoux R, Tomé D, Gougis S, Darcel N and Fromentin G 2008. Proteins activate satiety-related neuronal pathways in the brainstem and hypothalamus of rats. *Journal of Nutrition* 138(6), 1172-1178.

- Fancher BI and Jensen LS 1989. Dietary protein level and essential amino acid content: influence upon female broiler performance during the grower period. *Poultry Science* 68(7), 897-908.
- Ferreira G 2006. Mise en place du processus d'aversion gustative conditionnée. <http://ifnl.univ-lyon1.fr/MASTER/2005-2006/Ferreira-Lyon2006.pdf>.
- Ferrando C, Vergara P, Jimenez M and Gonalons E 1987. Study of the rate of passage of food with chromium-mordanted plant cells in chickens (*Gallus gallus*). *Quarterly Journal of Experimental Physiology* 72, 251-259.
- Firman JD and Kuenzel WJ 1988. Neuroanatomical regions of the chick brain involved in monitoring amino deficient diets. *Brain Research Bulletin* 21, 637-642.
- Flynn MC, Scott TR, Pritchard TC and Plata-Salamán CR 1998. Mode of action of OB protein (leptin) on feeding. *American Journal of Physiology* 275(1 Pt 2), R174-9.
- Forbes JM 2005. Why did the chicken choose the food ? *Australian Poultry Science Symposium*.
- Forbes JM and Shariatmadari F 1996. Short-term effects of food protein content on subsequent diet selection by chickens and the consequences of alternate feeding of high- and low-protein foods. *British Poultry Science* 37, 597-607.
- Fromentin G 2008. La dépression alimentaire induite par l'ingestion de protéines : nature, mécanismes et conséquences. Mémoire pour l'obtention d'une habilitation à diriger des recherches. Paris, AgroParisTech, octobre 2008: 161p.
- Furuse MT, Tachibana T, Ohgushi A, Ando R, Shimojo M and Masuda Y 2001. Intracerebroventricular injection of ghrelin and growth hormone releasing factor inhibits food intake in neonatal chicks. *Neuroscience Letter* 301, 123-126.

G

- Gard C 2008. Quelles stratégies nutritionnelles en élevage avicole dans un nouveau contexte matières premières ? Mémoire Ingénieur ESITPA: 49p.
- Geelissen SM, Swennen Q, Geyten SV, Kuhn ER, Kaiya H, Kangawa K, Decuypere E, Buyse J and Darras VM 2006. Peripheral ghrelin reduces food intake and respiratory quotient in chicken. *Domestic Animal Endocrinology* 30, 108-116.
- Gentle MJ and Breward J 1986. The bill tip organ of the chicken. *Journal of Anatomy* 145, 79-85.
- Geraert PA 1991. Métabolisme énergétique du poulet de chair en climat chaud. *INRA Productions Animales* 4(3), 256-267.
- Gibbs ME 2008. Memory systems in the chick: Regional and temporal control by noradrenaline. *Brain Research Bulletin* 76(3), 170-182.

- Gietzen DW and Magrum LJ 2001. Molecular mechanisms in the brain involved in the anorexia of branched-chain amino acid deficiency. *Journal of Nutrition* 131(3), 851S-855S.
- Gietzen DW and Rogers QR 2006. Nutritional homeostasis and indispensable amino acid sensing : a new solution to an old puzzle. *Neurosciences* 29(2), 91-99.
- Goldsmith TH 2006. What birds see. *Science America* 295(1), 68-75.
- Gous RM and Du Preez JJ 1975. The sequential feeding of growing chickens. *British Journal of Nutrition* 34, 113-118.

H

- Hachemi R, Loménié N, Lescoat P, Bouvarel I et Vincent Nicole 2009. Caractérisation visuelle des aliments destinés aux volailles. 8^{èmes} Journées de la Recherche Avicole, sous presse.
- Hale C and Green L 1988. Effects of early ingestional experiences on the acquisition of appropriate food selection by young chicks. *Animal Behaviour* 36(1), 211-224.
- Haskell MJ, Vilarino M, Savina M, Atamna J and M. Picard 2001. Do broiler chicks have a cognitive representation of food quality ? Appetitive, behavioural and ingestive responses to a change in diet quality. *Applied Animal Behaviour Science* 72, 63-77.
- Hausberger M 1992a. Visual pecking preferences in domestic chicks. Part I. Responses of different breeds of chicks to different sorts of seeds. *Compte-Rendu Académie des Sciences, Paris Série III*(314), 273-278.
- Hausberger M 1992b. Visual pecking preferences in domestic chicks. Part II. The role of experience in their maintenance or not. *Compte-Rendu Académie des Sciences, Paris Série III*(314), 331-335.
- Hayne H, Rovee-Collier C, Collier G, Tudor L and Morgan CA 1996. Learning and retention of conditioned aversions by freely feeding chicks. *Developmental Psychobiology* 29(5), 417-431.
- Howie JA, Tolkamp BJ, Avendano S and Kyriazakis I 2008. A novel flexible method to split feeding behaviour into bouts. *Applied Animal Behaviour Science* 116, 101-109.

J

- Jensen J 2001. Regulatory peptides and control of food intake in non-mammalian vertebrates. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology* 128(3), 471-479.

- Johnston ANB and Burne THJ 2008. Aposematic colouration enhances memory formation in domestic chicks trained in a weak passive avoidance learning paradigm. *Brain Research Bulletin* 76, 313–316.
- Johnston ANB, Burne THJ and Rose SPR 1998. Observation learning in day-old chicks using a one-trial passive avoidance learning paradigm. *Animal Behaviour* 56(6), 1347-1353.
- Jones RB and Roper TJ 1997. Olfaction in the domestic fowl: a critical review. *Physiology & Behavior* 62(5), 1009-1018.

K

- Kaya H, Darras VM and Kangawa K, 2007. Ghrelin in birds: its structure, distribution and function. *The Journal of Poultry Science* 44, 1-18.
- Kita K, Muramatsu T and Okumura J 1993. Effect of dietary protein and energy intakes on whole-body protein turnover and its contribution to heat production in chicks. *British Journal Nutrition* 69(3), 681-688.
- Kuenzel WJ 1994. Central neuroanatomical systems involved in the regulation of food intake in birds and mammals. *Journal of Nutrition* 124(8 Suppl.), 1355S-1370S.

L

- Le Magnen J 1992. Bases neurobiologiques du comportement alimentaire.
- Leeson S, Caston L and Summers JD 1996. Broiler response to diet energy. *Poultry Science* 75(4), 529-535.
- Leeson S and Caston LJ 1993. Production and carcass yield of broilers using free-choice cereal feeding. *Applied Poultry Research* 2, 253-258.
- Leterrier C, Favreau F, Constantin P and Picard M 2005. Effects of various Lysine levels on growth and leg problems in meat-type chickens during sequential feeding. 7th European Symposium on Poultry Welfare, Lublin (PL), *Animal Science Papers and Reports*.
- Leterrier C, Perrot P, Favreau F, Constantin P, Bouvarel I, Lessire M and Picard M 2006. Sequential feeding with low- and high-lysine diets increases activity and improves gait score in broiler chickens. XII European Poultry Conference, Verona (IT), *World's Poultry Science Journal*.
- Leung PM-B and Rogers QR 1971. Importance of prepyriform cortex in food-intake response of rats to amino acids. *The American Journal of Physiology* 221, 929-935.

- Lozano C, De Basilio V, Oliveros I, Alvarez R, Colina I, Bastianelli D, Yahav S and Picard M 2006. Is sequential feeding a suitable technique to compensate for the negative effects of a tropical climate in finishing broilers ? *Animal Research* 55, 71-76.
- Lucas F, Ackroff K and Sclafani A 1998. High-fat diet preference and overeating mediated by postingestive factors in rats. *The American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 275, 1511-1522.

M

- Mabayo RT, Okumura JI, Hirao A, Sugita S, Sugahara K and Furuse M 1996. The role of olfaction in oil preference in the chicken. *Physiology & Behavior* 59, 1185-1188.
- McMinn JE, Baskin DG and Schwartz MW 2000. Neuroendocrin mechanisms regulating food intake and body weight. *Obesity Review* 1, 37-46.
- Megret S, Rudeaux F, Faure JM and Picard M 1996. Rôles du bec chez les volailles. Conséquences du débecquage. *INRA Productions Animales* 9, 113-119.
- Merckaert J and Vandesande F 1996. Autoradiographic localization of receptors for neuropeptide Y (NPY) in the brain of broiler and leghorn chickens (*Gallus domesticus*). *Journal of Chemical neuroanatomy* 12(2), 123-134.
- Meunier-Salaün MC and Picard M 1996. Les facteurs de choix alimentaires chez le porc et les volailles. *INRA Prod. Anim.* 9(5), 339-348.
- Mills AD and Faure JM 1989. Social attraction and the feeding behaviour of domestic hens. *Behavioural Processes* 18, 71-85.
- Moran ET 1982. Food seeking. In: *Comparative nutrition of fowl and swine, the gastro intestinal systems*. M. E.T. University of Guelph p5-16.

N

- Nielsen BL 2004. Behaviour aspects of feeding constraints: do broilers follow their gut feelings ? *Applied Animal Behaviour Science* 86(3-4), 251-260.
- Nir I, Shefet G and Aaroni Y 1994a. Effect of particle size on performance. 1. Corn. *Poultry Science* 73(1), 45-49.
- Nir I, Twina Y, Grossman E and Nitsan Z 1994b. Quantitative effects of pelleting on performance, gastrointestinal tract and behaviour of meat-type chickens. *British Poultry Science* 35(4), 589-602.

- Noble DO, Picard ML, Dunnington EA, Uzu G, Larsen AS and Siegel PB 1993. Food intake adjustments of chicks: short term reactions of genetic stocks to deficiencies in lysine, methionine or tryptophan. *Br Poult Sci.* 34(4), 725-735.
- Noblet J, Dubois S, van Milgen J, Warpechowski M, Le Bellego L and Carré B 2007. Influence de la teneur en protéines de l'aliment sur l'utilisation métabolique de l'énergie chez le poulet. 7^{èmes} Journées de la Recherche Avicole, Tours, 141-144.
- Noirot V, Bouvarel I, Azam P, Roffidal L, Barrier-Guillot B, Castaing J and Picard M 1999. Du blé entier en alimentation séquentielle en poulet "standard", résultats zootechniques obtenus en élevage. *Science et Techniques Avicoles* 27, 2-11.
- Noirot V, Bouvarel I, Barrier-Guillot B, Castaing J, Zwick JL and Picard M 1998. Céréales entières pour les poulets de chair : le retour ?. *INRA Productions Animales* 11(5), 349-357.
- Noy Y and Sklan D 2002. Nutrient use in chicks during the first week posthatch. *Poultry Science* 81(3), 391-399.

O

- Osorio D, Vorobyev M and Jones CD 1999. Colour vision of domestic chicks. *The Journal of Experimental Biology* 202(Pt21), 2951-2959.

P

- Perrot P 2005. Effets de variations de l'apport de lysine lors de programmes d'alimentation séquentielle sur les troubles locomoteurs et la croissance des poulets de chair. Mémoire Ingénieur Ecole Supérieure d'Agriculture d'Angers: 56p.
- Pesti GM and Fletcher DL 1984. The response of male broiler chickens to diets with various protein contents during the grower and finisher phases. *British Poultry Science* 25(3), 415-423.
- Phifer CB and Berthoud HR 1998. Duodenal nutrient infusions differentially affect sham feeding and Fos expression in rat brain stem. *American Journal of Physiology* 274(6 Pt 2), R1725-1733.
- Picard M, Faure JM, Siegel PB, Dunnington EA, Uzu G and Dalibard P 1994. Food intake and amino acids in poultry. *Ed Rhône-Poulenc Animal Nutrition*, 43p.
- Picard M, Le Fur C, Melcion J-P and Bouchot C 2000. Caractéristiques granulométriques de l'aliment : le " point de vue " (et de toucher) des volailles. *INRA Productions Animales* 13, 117-130.

- Picard M, Melcion JP, Bertrand D and Faure JM 2002. Visual and tactile cues perceived by chickens. In: Poultry feedstuffs: supply, composition and nutritive value. Mc Nab and Boorman Eds, 279-298.
- Picard M, Melcion JP, Bouchot C and Faure JM 1997. Picorage et préhensibilité des particules alimentaires chez les volailles. INRA Productions Animales 10, 403-414.
- Picard M, Plouzeau M and Faure JM 1999. A behavioural approach to feeding broilers. Annales de Zootechnie 48, 233-245.
- Picard M, Turro I, Launay F, Mills AD, Meulin JM and Faure JM 1992. Food intake patterns of three week old broilers cages individually or in groups. XIX World's Poultry Congress, Amsterdam (The Netherlands) 2, 429-434.
- Picard M, Uzu G, Dunnington EA and Siegel PB 1993. Food intake adjustments of chicks: short term reactions to deficiencies in lysine, methionine and tryptophan. British Poultry Science 34(4), 737-746.
- Portella FJ, Caston LJ and Leeson S 1988. Apparent feed particle size preference by broilers. Canadian Journal of Animal Science 68, 923-930.
- Porter RH, Hepper PG, Bouchot C and Picard M 1999. A simple method for testing odor detection and discrimination in chicks. Physiology & Behavior 67(3), 459-462.
- Porter RH and Picard M 1998. Effects of early odor exposure in domestic chicks. Reproduction, nutrition, development 38(4), 441-448.

Q

- Quentin M, Bouvarel I, Berri C, Le Bihan-Duval E, Baéza E, Jégo Y and M. P 2003. Growth, carcass composition and meat quality response to dietary concentrations in fast-, medium- and slow-growing commercial broilers. Animal Research 52, 65-77.
- Quentin M, Bouvarel I and Picard M 2004a. Short and long term effects of feed form on fast- and slow-growing broilers. Journal of Applied Poultry Research 13, 540-548.
- Quentin M 2004b. Une approche dynamique de la croissance des poulets de chair. Conception d'un modèle pratique : INAVI. Thèse ENSAR, Rennes, 26 avril 2004, 138p.

R

- Richard P, Vilarino M, Faure JM, Leon A and Picard M 1997. Etude du comportement du poulet de chair dans un élevage tropical au Vénézuéla. *Revue d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays tropicaux* 50(1), 65-74.
- Richards MP 2003. Genetic regulation of feed intake and energy balance in poultry. *Poultry Science* 82, 907-916.
- Richards MP and Proszkowiec-Weglarz M 2007. Mechanisms regulating feed intake, energy expenditure, and body weight in poultry. *Poultry Science* 86, 1478-1490.
- Richardson AJ 1970. The role of the crop in the feeding behaviour of the domestic chicken. *Animal Behaviour* 18, 633-639.
- Rogers LJ, Zucca P and Vallortigara G 2004. Advantage of having a lateralized brain. *Proceedings Biological sciences / The Royal Society* 271(Suppl. 6), S420-S422.
- Rogers PJ 1995. *The development of the brain and behaviour in the chicken*, CAB Int., Wallingford, UK95-110.
- Roper TJ and Marples NM 1997. Odour and colour as cues for taste-avoidance learning in domestic chicks. *Animal Behaviour* 53(6), 1241-1250.
- Rose SP 1991. How chicks make memories: the cellular cascade from c-fos to dendritic remodelling. *Trends in neurosciences* 14(9), 390-397.
- Rose SP 1996. Cell adhesion molecules and the transition from short- to long-term memory. *Journal of physiology, Paris* 90(5-6), 387-391.
- Rosebrough RW, McMurtry JP and Steele NC 1989. Protein and energy relations in the broiler chicken. *British Journal Nutrition* 61, 223-233.
- Rosebrough RW and Steele NC 1985. Energy and protein relationships in the broiler. 1. Effect of protein levels and feeding regimens on growth, body composition, and in vitro lipogenesis of broiler chicks *Poultry Science* 64(1), 119-126.
- Rys R and Koreleski J 1980. Effect of alternately fed diets with different protein level on performance of broiler chickens. *Archiv für Geflügelkunde* 30, 133-139.

S

- Saito ES, Kaiya H, Tachibana T, Tomonaga S, Denbow DM, Kangawa K and Furuse M 2005. Inhibitory effect of ghrelin on food intake is mediated by the corticotropin-releasing factor system in neonatal chicks. *Regulatory Peptides* 125(1-3), 201-208.
- Saito ES, Kaiya H, Takagi T, Yamasaki I, Denbow DM, Kangawa K and Furuse M 2002. Chicken ghrelin and growth hormone-releasing peptide-2 inhibit food intake of neonatal chicks. *European Journal of Pharmacology* 453(1), 75-79.

- Savory CJ 1979. Feeding behaviour. In: Food intake regulation in poultry. K. N. Boorman and B. M. Freeman. Edinburgh, 277-323.
- Savory CJ 1985. An investigation into the role of the crop in control of feeding in Japanese quail and domestic fowls. *Physiology & Behavior* 33, 937-944.
- Savory CJ 1999. Temporal control of feeding behaviour and its association with gastrointestinal function. *The Journal of Experimental Zoology*. 283(4-5), 339-347.
- Sclafani A 2001. Post-ingestive positive controls of ingestive behavior. *Appetite* 36, 79-83.
- Sharp PJ, Dunn IC, Waddington D and Boswell T 2008. Chicken leptin. *General and Comparative Endocrinology* 158(1), 2-4.
- Shelton JL, Dean DW, Southern LL and Bidner TD 2005. Effect of protein and energy sources and bulk density of diets on growth performance of chicks. *Poultry Science* 84(10), 1547-1554.
- Shires A, Thompson JR, Turner BV, Kennedy PM and Goh YK 1987. Rate of passage of corn-canola meal and corn-soybean meal diets through the gastrointestinal tract of broiler and white leghorn chickens. *Poultry Science* 66, 289-298.
- Siegel PB, Picard M, Nir I, Dunnington EA, Willemssen MHA and Williams PEV 1997. Responses of meat-type chickens to choice feeding of diets differing in protein and energy from hatch to market weight. *Poultry Science* 76(9), 1183-1192.
- Sklan D, Dukbrov D, Eisner U and Hurwitz S 1975. ⁵¹Cr-EDTA, ⁹¹Y and ¹⁴¹Ce as nonabsorbed reference substances in the gastrointestinal tract of the chicken. *The Journal of Nutrition* 105, 1549-1552.
- Smith ER and Pesti GM 1998. Influence of broiler strain cross and dietary protein on the performance of broilers. *Poultry Science* 77(2), 276-281.
- Stubbs RJ, Prentice AM and James WP 1997. Carbohydrates and energy balance. *Annals of the New York Academy of Sciences* 819, 44-69.
- Svihus B 2007. Improving nutritional value through feed technology. *ESPN 2007*, Strasbourg, 431-436.
- Svihus B, Kløvstada KH, Perez V, Zimonjaa O, Sahlströmb S, Schüllerc RB, Jeksrudd WK and Prestløkkene E 2004. Physical and nutritional effects of pelleting of broiler chicken diets made from wheat ground to different coarsenesses by the use of roller mill and hammer mill. *Animal Feed Science and Technology* 117(3-4), 281-293.
- Swennen Q, Decuypere E and Buyse J 2007. Implications of dietary macronutrients for growth and metabolism in broiler chickens. *World's Poultry Science Association Journal* 63, 541-556.
- Swennen Q, Janssens GP, Decuypere E and Buyse J 2004. Effects of substitution between fat and protein on feed intake and its regulatory mechanisms in broiler chickens: energy and protein metabolism and diet-induced thermogenesis. *Poultry Science* 83(12), 1997-2004.

T

- Taouis M, Chen JW, Daviaud C, Dupont J, Derouet M and Simon J 1998. Cloning of the chicken leptin gene. *Gene* 208, 239-242.
- Taouis M, Dridi S, Cassy S, Benomar Y, Raver N, Rideau N, Picard M, Williams J and Gertler A 2001. Chicken leptin: properties and actions. *Domestic Animal Endocrinology* 21(4), 319-327.
- Tashani OA and Leek BF 1994. Mechanoreceptors in the crop of the domestic fowl. *Poultry Science* 73(5), 744-748.
- Tesseraud S 2008. Changer la façon d'alimenter les poulets de chair pour réduire les coûts de production, et la dépendance protéique nationale et européenne - Etude du métabolisme musculaire. Rapport d'étude 35p.
- Thomas M, van Zuilichem DJ and van der Poel AFB 1997. Physical quality of pelleted animal feed 3. Contribution of processes and its conditions. *Animal Feed Science and Technology* 64, 173-192.
- Turro-Vincent I 1994. Ontogenèse du comportement alimentaire du poussin (*Gallus domesticus*) dans les conditions de l'élevage intensif. Tours, Université François Rabelais: 205p.
- Turro I, Porter RH and Picard M 1994. Olfactory cues mediate food selection by young chicks. *Physiology & Behavior* 55(4), 761-767.

V

- Vilariño MM 1997. Identification de l'aliment par le jeune poulet de chair (*Gallus gallus domesticus*). Thèse Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes: 175p.

W

- Wauters AM, Guibert G, Bourdillon A, Richard MA, Melcion JP and Picard M 1997. Choix de particules alimentaires chez le poussin : effet de la taille et de la composition. 2^{èmes} Journées de la Recherche Avicole, Tours, 201-204.
- Weeks CA, Brooks C, Coe G and Danbury TD 1997. Effect of feed colour on food consumption of young layers and broilers. *British Poultry Science* 38(Suppl.1 (Abstract)).
- Weeks CA, Danbury TD, Davies HC, Hunt P and Kestin SC 2000. The behaviour of broiler chickens and its modification by lameness. *Applied Animal Behaviour Science* 67, 111-125.

- White BD, Porter MH and Martin RJ 2000. Effects of age on the feeding response to moderately low dietary protein in rats. *Physiology & Behavior* 68(5), 673-681.
- Woods SC, Seely RJ, Porte DJ and Schwartz MW 1998. Signals that regulate food intake and energy homeostasis. *Science* 280, 1378-1383.
- Wren AM, Small CJ, Ward HL, Murphy KG, Dakin CL, Taheri S, Kennedy AR, Roberts GH, Morgan DG, Ghatei MA and Bloom SR 2000. The novel hypothalamic peptide ghrelin stimulates food intake and growth hormone secretion. *Endocrinology* 141(11), 4325-4328.

Y

- Yalçın S, Settar P, Ozkan S and Cahaner A 1997a. Comparative evaluation of three commercial broiler stocks in hot versus temperate climates. *Poultry Science* 76(7), 921-929.
- Yalçın S, Testik A, Ozkan S, Settar P, Celen F and Cahaner A 1997b. Performance of naked neck and normal broilers in hot, warm, and temperate climates. *Poultry Science* 76(7), 930-937.
- Yang SI, Furuse M, Muramatsu T and Okumura J 1989. Enhanced release of cholecystokinin by dietary amino acids in chicks (*Gallus domesticus*). *Comparative Biochemistry and Physiology. A, Comparative Physiology* 92(3), 319-322.
- Yo T 1996. Adaptation comportementale au choix alimentaire du poulet de chair et de la poule pondeuse (*Gallus domesticus*) en milieu tropical. *Sciences Biologiques et Agronomiques. Rennes, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes* : 265p.
- Yo T, Siegel PB, Guerin H and Picard M 1997. Self-selection of dietary protein and energy by broilers grown under a tropical climate: effect of feed particle size on the feed choice. *Poultry Science* 76(11), 1467-1473.

