

Comprendre le comportement alimentaire des herbivores au pâturage : intérêts pour l'élevage et l'environnement

GINANE C. (1), DUMONT B. (1), BAUMONT R. (1), PRACHE S. (1), FLEURANCE G. (2), FARRUGGIA A. (1)
(1) INRA - UR-1213, équipe relations animal – plantes et aliments (RAPA) - F-63122 Saint-Genès-Champagnelle
(2) INRA - Les haras nationaux, détachée UR-1213 - Equipe RAPA - F-63122 Saint-Genès-Champagnelle

RESUME - Le comportement alimentaire des herbivores au pâturage détermine les quantités d'herbe qu'ils ingèrent et la nature du régime qu'ils sélectionnent. Il influence donc directement la nutrition de l'animal, ses performances zootechniques, sa santé et son impact sur les couverts végétaux. Dans les prairies hétérogènes, proposant une large gamme d'items alimentaires de disponibilité et de qualité variables, les animaux sont confrontés à de multiples contraintes émanant du milieu et des modes de conduite du troupeau, auxquelles ils répondent différemment selon leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques, et leurs aptitudes cognitives. La compréhension du comportement alimentaire des herbivores offre alors autant de leviers d'action aux éleveurs et aux gestionnaires de milieux pour l'orienter en regard de leurs attentes. Au travers de résultats expérimentaux sur bovins, ovins et équins, nous illustrons les apports de l'étude du comportement alimentaire au pâturage pour répondre à différents enjeux de l'élevage tels que la nutrition de l'animal, sa santé et la préservation de la diversité biologique des prairies.

The benefits of understanding the grazing behaviour of herbivores for the management of livestock and for the environment

GINANE C. (1), DUMONT B. (1), BAUMONT R. (1), PRACHE S. (1), FLEURANCE G. (2), FARRUGGIA A. (1)
(1) INRA - UR-1213 - Equipe Relations Animal – Plantes et Aliments (RAPA) - F-63122 Saint-Genès-Champagnelle

SUMMARY - The foraging behaviour of grazing herbivores determines their daily intake and diet composition. It thus affects animal nutrition, animal performance and their impact on vegetation. Heterogeneous pastures contain a wide range of food items, which differ in nutritive value and availability. In these environments, diet selection is affected by the morphological, physiological and cognitive characteristics of the animals, but also by the behaviour of their social partners, environmental conditions and pasture management. Different types of stakeholders can benefit from this knowledge of herbivore foraging decisions to orient diet selection and plot use in respect to their management objectives. Here, we present experimental results on grazing cattle, sheep and horses in order to demonstrate how this understanding of herbivore foraging can be used to improve animal nutrition and animal health, and to manage biodiversity in grassland-based livestock farming systems.

INTRODUCTION

Les enjeux actuels pour les élevages d'herbivores sont d'arriver à concilier l'efficacité de la production avec des attentes sociétales fortes, notamment vis-à-vis de la qualité des produits, du bien-être animal et de la préservation de l'environnement. Dans ce contexte, l'augmentation de la part de l'herbe dans l'alimentation animale et la valorisation de l'herbe pâturée constitue une piste privilégiée dont l'intérêt se trouve renforcé par l'augmentation du coût des matières premières.

Le terme de pâturage renvoie à une large gamme de couverts végétaux caractérisés par un gradient d'hétérogénéité de structures et de diversité végétale, de la prairie mono spécifique aux parcours très hétérogènes en passant par les couverts herbacés diversifiés. C'est à ces derniers que nous nous intéresserons principalement dans cette synthèse. Au pâturage, les herbivores sélectionnent leur régime parmi une large gamme d'items alimentaires (*i.e.* élément de la végétation qui peut être caractérisé par l'espèce végétale, le stade phénologique, l'état ou la combinaison de ces facteurs), de qualité et de disponibilité variables. Leur comportement alimentaire consiste en une série de décisions prises à différentes échelles spatio-temporelles qui vont de la préhension des bouchées jusqu'au choix des sites alimentaires dans une parcelle, et du comportement instantané à l'échelle de quelques secondes, à celui du repas et de la journée. Chacune de ces décisions résulte d'un compromis entre les préférences de l'animal et différentes contraintes liées au milieu (agencement et accessibilité des différents items alimentaires dans le couvert végétal, localisation des points d'eau et des zones de couchage, risque d'infestations par des pathogènes, etc.), aux animaux

(caractéristiques morphologiques, physiologiques, cognitives et sociales), et à la conduite (chargement, temps d'accès au pâturage, complémentation). De ces décisions résultent les quantités ingérées et la nature du régime sélectionné, qui déterminent les performances des animaux et leur impact sur les prairies. Pour l'animal comme pour l'éleveur, la façon dont l'animal gère la ressource est donc importante, ce qui justifie d'étudier son comportement et les mécanismes sous-jacents. Cette connaissance offre des leviers d'action aux éleveurs et aux gestionnaires de milieux pour orienter le comportement alimentaire des animaux au regard de leurs attentes.

Dans cette synthèse, nous discuterons l'intérêt de l'éthologie, c'est-à-dire de l'étude du comportement animal, et plus particulièrement du comportement alimentaire des bovins, ovins et équins au pâturage pour répondre aux enjeux actuels de l'élevage. Nous ferons référence essentiellement à deux cadres théoriques, non exclusifs, d'explication de la sélection alimentaire des herbivores : la théorie de l'alimentation optimale et celle des apprentissages alimentaires. La première considère que les animaux cherchent à maximiser leur ingestion de nutriments (généralement exprimée par la vitesse d'ingestion d'énergie) en minimisant les coûts de recherche et de prélèvement associés (Stephens et Krebs, 1986). La seconde considère qu'ils utilisent avant tout des relations de cause à effet, c'est-à-dire qu'ils associent les caractéristiques sensorielles des aliments avec leurs conséquences digestives et métaboliques, pour développer et affiner leur connaissance de ces aliments, en les échantillonnant régulièrement. Les animaux sélectionnent alors un régime équilibré mais pas nécessairement optimal (Provenza, 1995). Cet apprentissage

pourrait être à la base des choix observés, y compris dans le cadre de la théorie de l'alimentation optimale où l'on suppose que l'animal connaît, potentiellement par apprentissage la valeur nutritionnelle des différents aliments présents.

1. L'ETHOLOGIE APPLIQUEE A LA NUTRITION DE L'ANIMAL

1.1. EFFET DE LA DISPONIBILITE EN HERBE SUR L'INGESTION DE COUVERTS HOMOGENES

Analytiquement, on peut décomposer l'ingestion d'herbe comme le produit du temps de pâturage par la vitesse d'ingestion, elle-même étant le produit de la masse des bouchées par leur fréquence (Allden et Wittaker, 1970). Dans le cas de couverts végétaux homogènes en termes de structure, de composition et de stade phénologique, la disponibilité en herbe est la principale caractéristique du couvert qui détermine le comportement des animaux et leurs quantités ingérées. Elle peut être caractérisée, dans le cas du pâturage tournant par la quantité d'herbe offerte par animal et par jour, et dans le cas du pâturage continu par la hauteur de l'herbe ou la biomasse par unité de surface. Ainsi, lorsque la hauteur (Penning, 1986) ou la biomasse (Hodgson, 1985) du couvert végétal diminuent, la masse des bouchées prélevées par les herbivores diminue également. Des bouchées plus petites nécessitant moins de temps de mastication, elles peuvent être prélevées avec une fréquence accrue (Prache *et al.*, 1998). Néanmoins l'augmentation de la fréquence de préhension ne permet pas toujours de compenser la diminution de la masse des bouchées et la vitesse d'ingestion peut à son tour diminuer. Pour compenser cette diminution, les animaux peuvent augmenter leur temps de pâturage, mais dans des limites qui ne permettent pas toujours de maintenir les quantités journalières ingérées en particulier lorsque leurs besoins sont élevés (Penning *et al.*, 1995, Prache *et al.*, 1998).

La mise en relation de la surface et de la profondeur des bouchées avec la structure verticale du couvert végétal a permis de proposer des modèles de prévision de la masse des bouchées et de la vitesse d'ingestion pour différentes structures de végétation (Parsons *et al.*, 1994a). En couplant ces modèles à un modèle de régulation de l'ingestion, il devient possible de simuler l'ingestion et les ajustements comportementaux des animaux selon la disponibilité et la qualité du couvert végétal (Baumont *et al.*, 2004). Ces simulations montrent par exemple que l'accroissement de l'ingestion avec le format ou le niveau de production de l'animal (lorsque la structure du couvert le permet) résulte en priorité de l'accroissement de la masse des bouchées et donc de la vitesse d'ingestion. Les lois de réponse entre l'ingestion et la disponibilité en herbe, caractérisées pour différentes catégories de ruminants (Delagarde *et al.*, 2001), ont été récemment intégrées dans les modèles de prévision de l'ingestion au pâturage pour les vaches laitières (Delagarde *et al.*, 2004) et pour les bovins allaitants (Jouven *et al.*, 2008), permettant ainsi de prévoir les performances animales permises.

1.2. EFFET DE LA DIVERSITE DE L'OFFRE ALIMENTAIRE SUR LES QUANTITES INGEREES

Aussi bien pour des associations simples de deux fourrages que sur des couverts végétaux diversifiés, la diversité de l'offre alimentaire peut être un facteur de stimulation de l'ingestion. Ainsi, lorsque des chèvres laitières sont conduites sur un territoire composé de taillis, landes et prairies naturelles, Meuret et Bruchou (1994) rapportent une

augmentation des quantités ingérées journalières allant jusqu'à 26 % de l'ingéré moyen. La "relance" pratiquée par les bergers, qui orientent leur troupeau sur une nouvelle zone de végétation pour augmenter l'ingestion, constitue une bonne illustration de l'utilisation de ce mécanisme de stimulation (Meuret, 1993). Expérimentalement, une augmentation des quantités ingérées d'environ 10 % a aussi été mise en évidence à l'auge, lorsqu'on offre à des bovins un choix entre différents types de fourrages conservés (Ginane *et al.*, 2002a, Baumont et Pomiès, 2004). Au pâturage, Cortes *et al.* (2006) rapportent une augmentation de 14 % du niveau d'ingestion lorsque des brebis pâturent des associations de *ray-grass* et de fétuque élevée, quel que soit le niveau d'imbrication des deux espèces, par rapport à leur ingestion de l'espèce la plus appréciée offerte seule. L'offre successive au cours de la journée de ces espèces a eu le même effet que leur offre simultanée. La stimulation de l'ingestion par la diversité de l'offre alimentaire pourrait ainsi s'organiser à différentes échelles de temps, et l'étude de la cinétique des choix cours de la journée permettrait de l'optimiser. Il reste à étudier dans quelle mesure ces résultats sont généralisables à des situations où le temps de pâturage est moins "extensible", comme pour les animaux en lactation ou lorsque les disponibilités en herbe sont réduites.

1.3. EFFET DE L'ACCESSIBILITE ET DE LA QUALITE DE L'HERBE SUR LA SELECTION DANS LES COUVERTS HETEROGENES

Dans les couverts hétérogènes en terme de structure et / ou de composition botanique, les animaux sélectionnent leur régime en fonction de leurs préférences mais aussi de l'accessibilité des différents items alimentaires. Ainsi, lorsque des ovins ont le choix entre deux monocultures adjacentes de *ray-grass* et de fétuque élevée de même hauteur initiale, ils expriment d'abord leur préférence pour le *ray-grass* puis se reportent partiellement sur la fétuque lorsque l'accessibilité du *ray-grass* diminue du fait de sa déplétion. Ce report est en accord avec les prédictions de la théorie de l'alimentation optimale (Prache *et al.*, 2006).

Dans les prairies permanentes, le couvert végétal devient hétérogène dans l'espace et dans le temps lorsque la pression de pâturage est faible par rapport au potentiel de production du milieu. Les zones non pâturées au printemps sont de plus en plus délaissées par les animaux, créant une mosaïque de zones d'herbe végétative rase de bonne qualité qui sont régulièrement réexploitées par les animaux (Adler *et al.*, 2001, Garcia *et al.*, 2003, Dumont *et al.*, 2007a), et de zones d'herbe âgée, voire épiée, où s'accumule beaucoup de biomasse de moindre qualité. Ceci génère un compromis pour l'animal entre la quantité d'herbe qu'il peut prélever par unité de temps et sa qualité. Les tests de courte durée cherchant à mimer ce compromis montrent que les animaux intègrent ces notions de qualité et de quantité, et qu'ils augmentent leurs préférences pour le fourrage de moindre qualité avec la diminution d'accessibilité de celui de meilleure qualité (Dumont *et al.*, 1995a, Ginane *et al.*, 2002b). Ils agissent ainsi conformément à la théorie de maximisation de la vitesse d'ingestion d'énergie. A l'échelle de la journée de pâturage, lorsque les animaux exploitent une mosaïque de repousses végétatives et de zones d'herbe épiée, plusieurs études montrent qu'aussi bien les ovins (Garcia *et al.*, 2003), que les bovins (Ginane *et al.*, 2003) ou les chevaux (Edouard *et al.*, 2008) cherchent en priorité à maintenir la qualité de leur régime, en sélectionnant préférentiellement l'herbe végétative et en s'adaptant pour

maintenir l'ingestion de cet aliment lorsque son accessibilité décroît. Ceci peut s'expliquer par le fait qu'à l'échelle de la journée, la plus faible digestibilité et l'encombrement plus élevé de l'herbe épiée créent un nouveau compromis, notamment pour le ruminant, entre la vitesse d'ingestion instantanée et les contraintes digestives (Wallis de Vries et Daleboudt, 1994, Baumont *et al.*, 2005). Lorsque les couverts végétaux offrent une gamme plus importante d'états intermédiaires en termes de qualité et d'accessibilité, que dans les expérimentations citées précédemment, on peut alors supposer que les herbivores devraient sélectionner ces zones de biomasse et de qualité intermédiaires pour maximiser l'ingestion de nutriments. C'est ce que postule la "Forage Maturation Hypothesis" (Fryxell, 1991). Cette hypothèse, issue de l'écologie et provenant de la théorie de l'alimentation optimale, a pu être vérifiée expérimentalement chez des ruminants sauvages (Wilmshurst *et al.*, 1995), mais ils n'existe pas encore de résultats expérimentaux permettant de la valider en situation d'élevage.

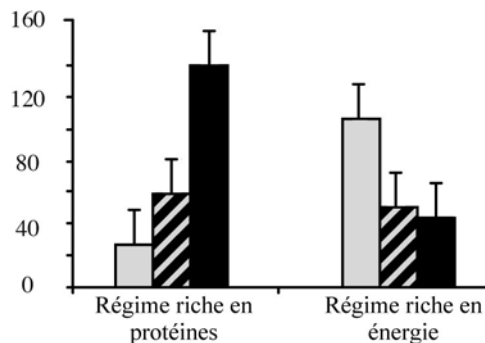
A ce jour, les résultats expérimentaux obtenus chez les herbivores domestiques indiquent que les animaux à faible niveau de besoins privilégient la qualité de leur régime, aux dépens parfois des quantités ingérées journalières (Ginane et Petit, 2005). Mais qu'en est-il des animaux en production ? Les quelques études existantes indiquent que la priorité resterait la même puisque aussi bien chez les bovins (Farruggia *et al.*, 2006) que chez les équins (Lamoot *et al.*, 2005), les femelles en lactation ont plus sélectionné les zones d'herbe végétative de haute valeur nutritive que les femelles tarées. Compte tenu de ces observations, la complémentation des animaux pourrait être un moyen de satisfaire une partie de leurs besoins, et de leur permettre de se reporter sur les couverts mûres ou de faible valeur nutritive. Au pâturage, les niveaux de complémentation que l'on peut envisager dans des systèmes de bovins allaitants où cette pratique a été testée n'ont cependant pas eu d'effet sur le régime sélectionné par les animaux (Llewellyn *et al.*, 2006, Farruggia *et al.*, 2008).

1.4. LE ROLE DES APPRENTISSAGES DANS LA SÉLECTION ALIMENTAIRE

Les ruminants réussissent généralement à sélectionner un régime en adéquation avec leurs besoins nutritionnels, leur assurant notamment une relative stabilité du rapport entre protéines et énergie ingérées (Kyriazakis et Oldham, 1993, Provenza *et al.*, 1996). De nombreux travaux ont cherché à tester les capacités d'apprentissage des ruminants en utilisant la méthode de conditionnement, c'est-à-dire en associant de différentes façons les caractéristiques sensorielles des aliments et leurs conséquences post ingestives. Il a ainsi été montré que les animaux perçoivent les conséquences de nature énergétique (Villalba et Provenza, 1997a), protéique (Villalba et Provenza, 1997b), ou liées à l'encombrement physique des aliments (Baumont *et al.*, 2007). Ils perçoivent également leur intensité au niveau digestif et métabolique et modifient leurs choix alimentaires en conséquence (Arsenos et Kyriazakis, 1999). Ces apprentissages leur permettraient de sélectionner un régime équilibré et éventuellement de rectifier un déséquilibre alimentaire. Par exemple, des agneaux ayant le choix entre trois aliments composés de différentes proportions d'orge et de luzerne, vont avoir des choix différents selon la composition du régime de base avec

lequel ils sont nourris : lorsque le régime de base est riche en protéines les agneaux préfèrent l'aliment riche en orge et vice versa (Wang et Provenza, 1996, figure 1).

Figure 1 : effet de la nature du régime sur la consommation pendant 15 min de trois aliments par des agneaux (g MS). Gris clair: 100% luzerne, hachuré: 60% luzerne / 40% orge, noir: 40% luzerne / 60 % orge. D'après Wang et Provenza (1996).

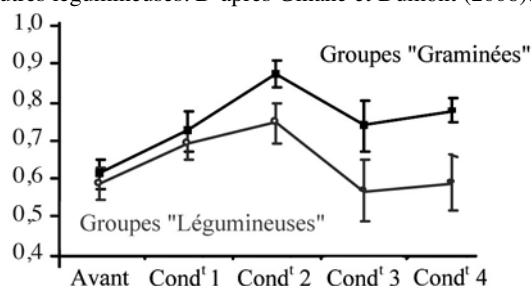


Les ruminants possèdent donc de bonnes capacités d'apprentissage, au moins lorsque les conditions d'apprentissage sont expérimentalement favorisées (une conséquence par aliment, chaque aliment conditionné séparément, un choix binaire). Or au pâturage, les items alimentaires parmi lesquels les herbivores sélectionnent leur régime sont nombreux. Ils en consomment plusieurs au cours d'un repas voire au sein d'une même bouchée, et les conséquences post ingestives de leurs choix peuvent être ressenties avec un certain délai. De récents travaux ont souligné la difficulté des herbivores à associer correctement un aliment à ses conséquences post ingestives lorsque la procédure de conditionnement cherchait à simuler des situations plus complexes, par exemple en présentant les différents aliments simultanément (Duncan et Young, 2002), en augmentant le nombre de leurs conséquences associées (Ginane *et al.*, 2005) ou encore en modifiant la durée d'exposition aux aliments et la vitesse de libération des nutriments (Duncan *et al.*, 2007). Ceci pourrait questionner l'importance réelle des processus d'apprentissage dans la sélection alimentaire des herbivores pâturant des prairies complexes.

La discrimination des aliments est un préalable nécessaire à tout apprentissage. Dans les couverts végétaux diversifiés, la variété des items alimentaires représente une importante quantité d'information à traiter pour l'animal lors de sa tâche de sélection alimentaire. Pour "réduire" cette information, il se peut qu'il utilise des processus de catégorisation des aliments et de généralisation de la connaissance (notamment post ingestive) qu'il a de certains items alimentaires à d'autres items partageant certaines caractéristiques morphologiques ou biochimiques (Wasserman, 1993). Quelques travaux ont montré que les jeunes ovins sont capables de généraliser des préférences et aversions alimentaires sur la base de la nature et de l'intensité d'une saveur ajoutée aux aliments (Launchbaugh et Provenza, 1994, Villalba et Provenza, 2000). Nos propres travaux indiquent que des brebis généralisent une aversion alimentaire sur la base de l'espèce végétale (Ginane et Dumont, 2006) et de la famille botanique (graminées vs. légumineuses, Ginane et Dumont, 2008, figure 2).

Ceci démontre la capacité des herbivores à catégoriser les aliments. Il faut maintenant déterminer les caractéristiques végétales qui définissent les catégories sur lesquelles les animaux fondent leurs choix, et leur importance relative.

Figure 2 : préférence des agneaux pour la luzerne (proportion de l'ingéré total), offerte en choix avec du dactyle, avant et après plusieurs conditionnements aversifs successifs. Selon les groupes, ce conditionnement se faisait contre une graminée autre que le dactyle (noir) ou une légumineuse autre que la luzerne (gris). Dans le cas d'une généralisation de l'aversion, la préférence pour la luzerne est inférieure chez les groupes conditionnés à éviter d'autres légumineuses. D'après Ginane et Dumont (2008).



1.5. LES VARIATIONS TEMPORELLES DES PREFERENCES ALIMENTAIRES

Sur les couverts diversifiés, l'animal exprime des préférences entre les différentes espèces ou communautés végétales qui lui sont offertes. Ces préférences ne sont toutefois pas figées et leur intensité peut varier au cours de la journée ou entre des jours successifs. Ainsi, les ovins et les bovins consomment plus de *ray-grass* et moins de trèfle en fin de journée (Parsons *et al.*, 1994b, Rutter *et al.*, 2004), et les ovins augmentent leur consommation d'herbe épiée en tout début de matinée et à la fin du repas du soir (Dumont *et al.*, 1995b). A l'échelle de quelques jours, on observe un effet du régime précédemment consommé. Ainsi des brebis manifestent une préférence accrue vis-à-vis de l'espèce, *ray-grass* ou trèfle, qu'elles n'ont pas pâturée depuis deux à trois semaines (Parsons *et al.*, 1994b). De même à l'auge, des génisses ayant le choix entre un regain et un foin, expriment une préférence différente pour le regain selon qu'elles ont préalablement consommé le regain (0,77) ou le foin (0,92). Cet effet est encore plus marqué lorsque les fourrages offerts sont de qualité similaire, *e.g.* deux foins, la préférence pour l'un d'eux peut ainsi varier de 0,33 à 0,73 selon que les génisses ont consommé ce foin ou l'autre foin lors des dix jours précédents (Ginane *et al.*, 2002a). Cet effet a persisté pendant cinq jours avant de s'estomper. La recherche d'un régime équilibré, d'un confort digestif (teneur en fibres du régime) et même d'un confort sensoriel ont été avancées pour expliquer ces comportements, qui peuvent être intégrés dans une stratégie de gestion des couverts (rotation des parcelles selon leur végétation).

2. L'ETHOLOGIE APPLIQUEE A LA SANTE DE L'ANIMAL

2.1. LES STRATEGIES COMPORTEMENTALES ANTI-PARASITAIRES

Plusieurs études montrent que le comportement alimentaire des herbivores leur permet de lutter contre les risques d'infestation parasitaire, notamment au travers de l'évitement de la végétation contaminée par les larves provenant des oeufs de parasites gastro-intestinaux présents dans les fèces. Si les herbivores ne peuvent pas détecter ces larves, ils peuvent utiliser les déjections comme indice du risque parasitaire (Cooper *et al.*, 2000). Ainsi, il a pu être démontré que les herbivores domestiques évitaient les zones contaminées par les fèces dans les systèmes pâturés (bovins : Bao *et al.*, 1998, ovins : Cooper *et al.*, 2000, équins : Fleurance *et al.*, 2007).

Toutefois, au niveau des zones contaminées, l'herbe devenue haute du fait de son évitement par les herbivores offre un flux d'ingestion élevé. De plus, l'azote apporté par les déjections peut rendre la végétation de ces zones attractive sur le plan nutritionnel. C'est pourquoi plusieurs études se sont intéressées aux décisions prises par les herbivores face au compromis entre les bénéfices nutritionnels apportés par la végétation des zones contaminées et les coûts associés à l'ingestion de parasites. Ainsi, des ovins ont privilégié l'évitement du risque parasitaire plutôt que la sélection d'une végétation riche en azote (Hutchings *et al.*, 1999). En revanche, l'attrait pour une végétation haute, permettant un flux d'ingestion de nutriments élevé, s'est révélé être plus fort que l'évitement du risque parasitaire chez des ovins (Hutchings *et al.*, 2001a, 2001b) et des équins (Fleurance *et al.*, 2005). Par ailleurs l'état parasitaire des herbivores influence leur comportement alimentaire. Ainsi, l'évitement du risque parasitaire mis en évidence chez des ovins non infestés est exacerbé chez des individus parasités (Hutchings *et al.*, 1999). Les individus évitent d'autant plus le risque lié au pâturage d'une herbe contaminée, en dépit de son intérêt nutritionnel, qu'ils présentent une forte charge parasitaire (Hutchings *et al.*, 2002, tableau 1). Ces résultats suggèrent que les herbivores sont en mesure d'apprécier leur état d'infestation et la taille de leur population parasitaire et d'adapter leur comportement alimentaire afin de réduire le risque associé à une ingestion supplémentaire de parasites.

Tableau 1 : effet d'un traitement anthelminthique sur la proportion des bouchées prélevées par des ovins dans la végétation présentant un risque d'infestation ($P < 0,001$). Elle est dans tous les cas inférieure à la proportion de cette végétation dans le couvert (*i.e.* 0,45). D'après Hutchings *et al.* (2002).

	Avant traitement		Après traitement	
	Groupe 1 parasités	Groupe 2 parasités	Groupe 1 parasités	Groupe 2 traités
Prop. bouchées dans végétation contaminée	0,008 ^a	0,011 ^a	0,050 ^a	0,227 ^b

Toutefois cette stratégie d'évitement des zones contaminées par les fèces a ses limites. En effet la décomposition progressive des déjections dans le temps entraîne une réduction du comportement d'évitement (Hutchings *et al.*, 1998) alors que plusieurs semaines sont nécessaires pour que les œufs de parasites se développent en larves infestantes. Ainsi, les fèces les plus âgées sont évitées dans une moindre mesure alors qu'elles constituent un risque parasitaire maximal. Par ailleurs, l'utilisation des déjections comme indices de risque parasitaire est complexifiée par des facteurs tels que l'humidité du sol qui affectent la survie des larves dans la végétation. En conséquence, bien que l'évitement des fèces soit une stratégie permettant de réduire les risques d'infestation, les herbivores ont également besoin de développer des comportements leur permettant de combattre les parasites qu'ils ingèrent, notamment la sélection de plantes présentant des propriétés anti-parasitaires.

2.2. LE ROLE DES APPRENTISSAGES ALIMENTAIRES POUR EVITER LES INTOXICATIONS

Les herbivores sont capables dans une certaine mesure d'apprendre la valeur nutritive des aliments ingérés. Ils sont également capables d'en percevoir les conséquences post ingestives négatives c'est-à-dire leur toxicité et l'intensité de cette dernière (duToit *et al.*, 1991). Le coût d'une erreur de sélection est ici bien plus important pour l'animal que lorsque

les conséquences sont positives, et on conçoit donc bien l'intérêt de ces apprentissages pour la santé voire la vie de l'animal. De nombreuses plantes, y compris des espèces prairiales, contiennent des métabolites secondaires (Scehovic, 1998) tels les glycosides cyanogéniques, les alcaloïdes, les terpènes ou encore les tannins qui sont potentiellement toxiques pour les herbivores. Par exemple, les alcaloïdes présents chez *Delphinium barbeyi* (*renonculaceae*) causent chaque année la perte d'une proportion non négligeable du cheptel bovin dans certains troupeaux aux Etats-Unis (jusqu'à 10 %, Ralphs, 1992). Lorsque le malaise induit par les composés toxiques est important et rapidement perçu après l'ingestion, l'animal apprend facilement à éviter la plante responsable. En revanche, lorsque les composés toxiques s'accumulent lentement avec un effet seuil, l'apprentissage se fait difficilement et cela d'autant plus que la plante est par ailleurs de bonne valeur nutritive. Dans les cas où la consommation d'une plante toxique entraîne d'importantes pertes économiques, l'apprentissage via un conditionnement aversif peut être un outil intéressant. Ainsi, une étude a montré qu'un conditionnement aversif contre le *Delphinium barbeyi* permettait d'éviter sa consommation par des vaches pendant trois ans, sans qu'il soit nécessaire de répéter le conditionnement dès lors que ces animaux ne pâturent qu'avec des individus également conditionnés (Ralphs, 1997). Les métabolites secondaires des plantes réduisent leur ingestion par les herbivores mais en général ne l'empêchent pas complètement, surtout si ces plantes possèdent une bonne valeur nutritive. Par ailleurs, les processus de détoxification mobilisant des nutriments, les animaux dans un bon état nutritionnel sont plus aptes et plus enclins à consommer des plantes toxiques (Illius et Jessop, 1995, Baraza *et al.*, 2005). Ainsi, il a été récemment montré qu'une complémentation en énergie et protéines permettait à des ovins de doubler le temps passé à consommer l'*Artemisia tridentata* (Dziba *et al.*, 2007), une plante riche en terpènes. Ces résultats ouvrent une voie de recherche intéressante pour maîtriser certaines plantes envahissantes des prairies, généralement délaissées par les herbivores du fait de leurs conséquences post ingestives négatives.

Si les herbivores expérimentent les conséquences de l'ingestion des différentes plantes et évitent celles qui les rendent malades, sont-ils capables de reconnaître et sélectionner celles qui les soignent ? Il existe quelques observations et preuves expérimentales dans des contextes particuliers qui laissent à penser que les herbivores seraient capables de s'automédiquer mais elles sont à l'heure actuelle trop peu nombreuses pour permettre une reconnaissance générale de cette capacité. Expérimentalement, Villalba *et al.* (2006) ont montré que des agneaux apprennent à choisir la substance, parmi trois, qui rectifie le malaise induit par un aliment récemment ingéré. Ils sont aussi capables d'augmenter volontairement leur consommation de polyéthylène glycol, une substance qui se fixe aux tannins des plantes et en réduit l'effet toxique, lorsque la teneur en tannins de leur régime augmente (Provenza *et al.*, 2000). Enfin, ils incluent dans leur régime des aliments artificiellement enrichis en bicarbonates lorsqu'ils sont en état d'acidose (Phy et Provenza, 1998).

Les métabolites secondaires, dont on a évoqué les effets toxiques, ont également des effets anti-parasitaire, fongique et bactérien qui les rendent potentiellement intéressants pour réduire l'usage systématique d'anthelminthiques et les risques de résistance associés (Villalba et Provenza, 2007).

Cependant, l'utilisation de plantes riches en métabolites secondaires nécessite d'évaluer le rapport coût / bénéfice pour l'animal, dont les performances sont à la fois affectées par la charge parasitaire et les effets toxiques de ces métabolites. De plus, il n'a pas encore été démontré que les herbivores sélectionnent volontairement ces plantes pour réduire leur charge parasitaire.

3. L'ETHOLOGIE APPLIQUEE A LA PRESERVATION DE L'ENVIRONNEMENT

Nous considérons ici l'effet du comportement alimentaire des herbivores sur la dynamique des couverts végétaux et sur la biodiversité floristique et faunistique des prairies.

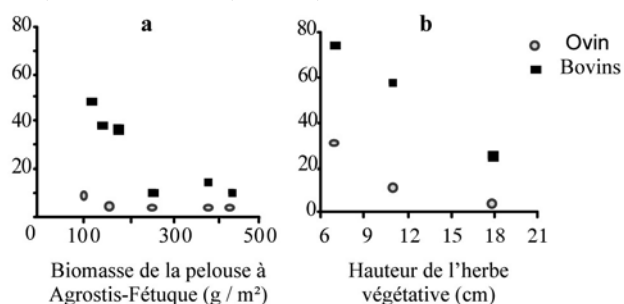
3.1. L'EFFET DU TYPE D'ANIMAL

Les principales espèces d'herbivores domestiques ont des choix alimentaires suffisamment différents, du fait de leur format et de leurs particularités anatomiques, pour que ces différences dans le mode de prélèvement se traduisent par une évolution contrastée des couverts qu'ils pâturent. Relativement à leur volume digestif, les ruminants de grand format tels que les bovins, sont moins contraints par les quantités d'aliments à ingérer pour couvrir leurs besoins que les espèces de plus petit format tel que les ovins. Ils digèrent également mieux les fourrages très fibreux en raison du plus long temps de séjour des aliments dans le rumen. Les différences de morphologie buccale de ces espèces impliquent également des modes de préhension différents. Les bovins qui utilisent leur langue et possèdent une arcade incisive large sont défavorisés sur les couverts végétaux ras et ceux de moindre qualité : ils y sont moins aptes à trier les éléments de bonne qualité que les ovins au mode de préhension labial et qui possèdent une arcade incisive étroite. Ainsi, bien que globalement les herbivores cherchent à maintenir la qualité de leur régime au cours de la saison de pâturage, des études ont montré que les bovins acceptent de se reporter plus volontiers que les ovins sur des zones d'herbe épiée (Dumont *et al.*, 1995a, b) ou des espèces peu appétibles comme le nard (Grant *et al.*, 1996) lorsque la disponibilité des repousses végétatives de bonne valeur nutritive diminue (figure 3). Les bovins valoriseront ainsi mieux les reports d'herbe sur pied en situation de sous chargement, et pourront être utilisés pour limiter l'expansion d'espèces dominantes, de faible valeur nutritive. A titre d'exemple, la proportion de la surface couverte par le nard (*Nardus stricta*) dans une lande Écossaise a été réduite de 55 à 30 % après cinq années de pâturage bovin alors que dans le même temps elle augmentait jusqu'à 86 % en pâturage ovin (Grant *et al.*, 1996).

Comparés aux ruminants, les chevaux sont capables de consommer de plus grandes quantités d'herbe, notamment d'herbe grossière du fait de l'absence de rumen et des contraintes liées à la réduction de la taille des particules. Ainsi, ils se sont révélés plus efficaces que les ovins pour contrôler le développement de graminées très compétitives (*Festuca paniculata*, *Brachypodium genuense*), et permettre la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces dans des prairies italiennes (Staglianò *et al.*, 2008). En zone de moyenne montagne humide, ils contrôlent plus efficacement que les bovins les peuplements de myrtilles (*Vaccinium myrtillus*), en partie grâce à leur piétinement, et font plus fortement régresser des graminées de valeur fourragère médiocre (Loiseau et Martin-Rosset, 1988). Par ailleurs, les chevaux utilisent leur double rangée d'incisives pour sélectionner très fortement les zones d'herbe rase où la

végétation reste ainsi de valeur nutritive élevée (Ménard *et al.*, 2002). Ainsi, en situation de faible chargement, les chevaux favorisent l'établissement d'une mosaïque d'herbe très rase et de zones hautes, qui augmente l'hétérogénéité structurale du couvert végétal et sa diversité spécifique (Loucougaray *et al.*, 2004).

Figure 3 : effet de la diminution d'accessibilité de l'aliment de meilleure qualité (biomasse d'une pelouse ou hauteur de l'herbe végétative) sur le temps passé (%) par des ovins et des bovins à pâturer le nard (a) ou l'herbe épiée (b). D'après Grant *et al.* (1996) et Dumont *et al.* (1995a, b).



En sélectionnant les espèces les plus appétibles, les animaux exercent une pression de défoliation différente sur les espèces présentes, qui peut menacer la pérennité de certaines d'entre elles. Au-delà de ces effets sur les dynamiques de végétation, ce comportement de sélection peut aussi avoir des effets indirects sur d'autres composantes de la biodiversité. Ainsi, Öckinger *et al.* (2006) invoquent la forte sélectivité des ovins vis-à-vis des plantes à fleurs pour expliquer l'impact négatif du pâturage ovin sur les papillons qui s'en nourrissent, en comparaison de prairies pâturées par des bovins ou des équins.

L'utilisation d'animaux de races rustiques est souvent évoquée comme un moyen de répondre à des objectifs de gestion des milieux pâturés et de préservation de leur biodiversité. Cependant, rares sont les comparaisons directes qui permettent de mettre en évidence des différences reproductibles dans la sélection alimentaire des animaux. Lorsque c'est le cas, ces différences s'expliquent généralement par des différences de format des animaux ou dans la connaissance qu'ont les animaux des aliments qui leur sont proposés (Dumont *et al.*, 2007b). En particulier, les expériences alimentaires qu'ont les animaux dans leur jeune âge influencent leurs choix alimentaires à l'âge adulte. Ainsi, Lécivain *et al.* (1996) ont montré que des agnelles élevées sur parcours consomment l'année suivante 15 % de plus de végétaux ligneux que leurs congénères élevées sur prairie ou en bergerie, et sont plus aptes à valoriser ce type de végétation et à limiter l'embroussaillage du milieu. Une étude comparative de la sélection alimentaire de différents génotypes bovins et ovins menée sur quatre sites à travers l'Europe a confirmé, qu'à format et expériences alimentaires identiques, les animaux de différentes races consomment un régime assez voisin (Dumont *et al.*, 2007b). Les quelques différences observées n'étaient en tout cas pas suffisantes pour modifier la diversité végétale (Scimone *et al.*, 2007) ou animale (Wallis de Vries *et al.*, 2007) des couverts prairiaux.

3.2. L'EFFET DU NIVEAU D'HETEROGENEITE DE LA VEGETATION

Les herbivores, lorsqu'ils ont le choix entre des zones d'herbe de hauteur et qualité différentes, privilégient la qualité de leur régime et sélectionnent préférentiellement les repousses végétatives des zones récemment pâturées. Ce

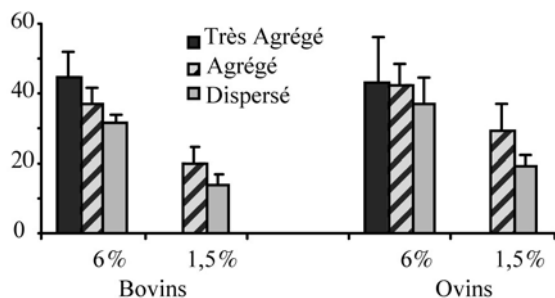
mode de pâturage, qualifié de pâturage en patch (Adler *et al.*, 2001), a pour effet de stabiliser l'hétérogénéité structurale du couvert végétal durant la saison de pâturage. Ce phénomène semble plus marqué en pâturage équin qu'en pâturage bovin (Ménard *et al.*, 2002) et ovin, et en pâturage continu qu'en pâturage tournant où on observe plutôt une sélection par horizons. Il semble également plus marqué dans les prairies peu diversifiées où le grain d'hétérogénéité est grossier que dans les prairies diversifiées de moyenne montagne, où le grain d'hétérogénéité de la végétation est fin par rapport à la taille des bouchées prélevées par les animaux, et où les écarts de qualité entre items alimentaires sont moindres (Dumont *et al.*, 2007b). Dans ce dernier cas, un pâturage qualifié de pâturage homogène (Adler *et al.*, 2001) a plus de chance de se manifester. Ces modes de pâturage contrastés ont un effet direct sur l'hétérogénéité structurale de la végétation, avec, probablement, une plus grande stabilité des structures de végétation lorsque le pâturage en patch est marqué. A terme, ces différences de structures affectent la diversité spécifique et fonctionnelle des prairies et la faune qu'elles abritent (Willms *et al.*, 1988, Cingolani *et al.*, 2005, Scimone *et al.*, 2007).

3.3. L'EFFET DE LA DISTRIBUTION SPATIALE DE LA VEGETATION

Si le niveau global d'hétérogénéité de la végétation joue sur la manière dont les animaux pâturent, la disposition des espèces préférées au sein du couvert module également le succès de recherche des herbivores et par conséquent la pression de défoliation qui s'exerce sur celles-ci. La plus forte exploitation des espèces distribuées en agrégats, par rapport à des espèces disséminées dans le couvert végétal, résulte d'une mémorisation plus aisée de leur localisation par les animaux qui peuvent ensuite revisiter ces sites alimentaires, alors qu'ils sont incapables de mémoriser précisément l'emplacement de nombreuses petites placettes disséminées (Dumont *et al.*, 2000). A l'effet des capacités mémorielles des animaux s'ajoute aussi probablement celui d'une facilitation de leur recherche par leurs congénères qui découvrent d'autres sites vers lesquels ils peuvent ensuite converger dès lors que ceux-ci sont de taille suffisante. Ainsi, l'agrégation des espèces préférées par les animaux au sein des couverts végétaux augmente leur succès de recherche. Parallèlement, la moindre exploitation d'espèces rares et disséminées peut contribuer à la persistance de celles-ci, en particulier lorsqu'il s'agit d'espèces peu compétitives qui sont pénalisées lorsque la pression de défoliation est élevée. La stabilité des communautés prairiales pourrait ainsi être favorisée par la dispersion, dans le couvert végétal, des espèces préférentiellement consommées par les herbivores. Les modes de gestion mis en place (chargement instantané, temps de séjour, vitesse de rotation, etc.) n'auront, dès lors, probablement pas les mêmes conséquences selon la répartition des espèces pâturées. Cette plus forte exploitation des placettes préférées lorsqu'elles sont agrégées a été observée pour des niveaux d'abondance des placettes allant de 1,5 à 50 % de la surface des parcelles. Dans une étude où ovins et bovins étaient comparés pour leur sélection de placettes préférées de ray-grass distribuées de différentes manières au sein d'un couvert de fétuque, les animaux des deux espèces ont réagi de manière semblable aux différents agencements du ray-grass, à l'exception du cas où celui-ci était agrégé en une unique placette de 24 x 24 m² en milieu de parcelle (Dumont

et al., 2002, figure 4). Les bovins ont alors mieux exploité cette placette que les ovins, ces derniers ayant vraisemblablement été pénalisés par leur plus forte cohésion sociale qui limite la capacité des animaux à s'éloigner de leur groupe pour exploiter les ressources situées à distance de celui-ci (Dumont et Boissy, 2000).

Figure 4 : préférence des bovins et ovins pour les placettes de ray-grass (% du temps de pâturage), selon leur abondance au sein d'un couvert de fétuque élevée (6 vs. 1,5%) et leur agrégation (Très agrégé : 1 placette de 24x24m², Agrégé : quelques placettes de 8x9m², Dispersé : nombreuses placettes de 3x3m²). D'après Dumont et al. (2002).



Des travaux complémentaires ont montré que l'intensité de la cohésion du groupe, des différences inter individuelles de sociabilité, ainsi que la connaissance qu'ont les animaux de leur environnement, modulaient la manière dont les ovins occupent l'espace. La cohésion sociale devrait d'autant plus déterminer l'occupation de l'espace par les troupeaux que l'espace disponible est vaste. Dans les grandes parcelles, elle devrait entraîner une plus forte hétérogénéité spatiale de la pression de pâturage. En effet, le circuit journalier des animaux privilégie certaines zones d'alimentation, mais comprend également des points de passage obligés tels que les points d'eau ou les pierres à sel, ce qui peut conduire à la fois à l'abandon d'une partie de l'espace et au surpâturage d'autres zones. Ce constat questionne sur la façon d'exploiter de manière équilibrée les grandes parcelles pâturées extensivement. Certaines des pistes proposées reposent sur des mécanismes sous-jacents au comportement spatial des troupeaux, tel que la compréhension des déterminants du leadership dans le but de sélectionner des animaux leaders qui exploreront l'ensemble de la surface (Bailey et al., 1998), et l'agencement raisonné des pôles d'attraction dans les parcelles.

CONCLUSION

Dans cette synthèse, nous nous sommes attachés à montrer en quoi la compréhension du comportement alimentaire des herbivores domestiques présentait un intérêt au regard d'objectifs zootechniques, sanitaires et environnementaux en élevage.

L'étude du comportement alimentaire des herbivores permet de déterminer les priorités des animaux soumis à différents compromis et les mécanismes d'adaptation qu'ils mettent en œuvre. Elle met en lumière l'importance des apprentissages alimentaires pour les herbivores, qui peuvent être utilisés pour moduler leurs choix et par exemple leur faire éviter des plantes toxiques. Elle pointe également l'intérêt de proposer aux animaux une certaine diversité alimentaire, qui leur permet de sélectionner un régime équilibré en accord avec leurs besoins nutritionnels et peut stimuler leur ingestion. Cette diversité alimentaire pourrait également permettre d'améliorer la qualité des produits animaux. En effet, les

plantes à fleurs que consomment les herbivores ont des conséquences sur la qualité nutritionnelle et sensorielle de leurs produits, en raison de leur concentration en micronutriments et composés aromatiques. Reste à déterminer les préférences des animaux pour ces différentes espèces de plantes et, éventuellement, comment les inciter à plus les consommer. Même dans des situations où le choix offert aux animaux est moindre, la compréhension des facteurs qui modulent temporairement l'intensité de leurs préférences alimentaires pourrait être mise à profit pour planifier les successions de parcelles.

L'étude du comportement alimentaire des herbivores offre également des perspectives intéressantes pour aider les gestionnaires d'espaces naturels à bâtir ou ajuster leurs recommandations. Elle peut guider le choix du type d'animal en fonction des objectifs de contrôle ou de nettoyage de la végétation. Par ailleurs, la connaissance des capacités mémorielles des animaux et de leurs limites permet de raisonner l'agencement, dans les parcelles, de pôles d'attraction alimentaires (sur-semis d'un couvert appétant) ou non alimentaires (eau, pierre à sel, abris) dans le but de favoriser l'exploitation équilibrée des parcelles de grande taille. Enfin, ces connaissances, organisées dans des modèles, permettent de proposer des outils de représentation et d'analyse du processus de pâturage, et de prédire les performances animales ainsi que l'évolution des couverts pâturés.

Les priorités de l'animal n'étant pas forcément les mêmes que celles de l'éleveur ou des gestionnaires de milieux, agir sur son comportement ne permet pas forcément de satisfaire tous les objectifs. Ainsi, la priorité donnée par les animaux au maintien de la qualité de leur régime est intéressante sur le plan nutritionnel mais peut contrarier les objectifs de gestion des couverts ou de qualité des produits. Ainsi, les zones d'herbe mature, rapidement délaissées par les animaux, sont propices à l'installation de plantes envahissantes responsables, à terme, de la fermeture du milieu. Par ailleurs, les légumineuses très appréciées par les herbivores peuvent permettre de réduire la fertilisation azotée des prairies et les apports de concentré aux animaux. Leur consommation peut cependant avoir des conséquences négatives sur la flaveur de la viande d'agneau et déprécier la valeur des carcasses.

Adler P.B., Raff D.A., Lauenroth W.K. 2001. *Oecologia*, 128, 465-479

Alden W.G., Whittaker I.A. 1970. *Austr. J. Agric. Res.*, 21, 755-766

Arsenos G., Kyriazakis I. 1999. *Anim. Sci.*, 68, 605-616

Bailey D.W., Dumont B., Wallis DeVries M.F., 1998. *Ann. Zootech.*, 47, 321-333

Bao J., Giller P.S., Stakelum G. 1998. *Anim. Sci.*, 66, 65-73

Baraza E., Villalba J.J., Provenza F.D. 2005. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 92, 293-305

Baumont R., Pomiès D. 2004. In A. Lüscher et al. (Eds.), *20th meeting of the European Grassland Federation*, pp. 1089-1091

Baumont R., Cohen-Salmon D., Prache S., Sauviant D. 2004. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 112, 5-28

Baumont R., Ginane C., Garcia F., Carrère P. 2005. In Milne J. (Ed.), *Pastoral systems in Marginal Environments*, Wageningen. Academic Publishers, 39-50.

Baumont R., Jamot J., Ginane C. 2007. *J. Anim. Feed Sci.*, 16, 454-459

Cingolani A.M., Posse G., Collantes M.B. 2005. *J. Appl. Ecol.*, 42, 50-59

- Cooper J., Gordon I.J., Pike, A.W. 2000. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 69, 15-33
- Cortes C., Damasceno J.C., Jamot J., Prache S., 2006. *Anim. Sci.*, 82, 183-191
- Delagarde R., Prache S., D'hour P., Petit M. 2001. *Fourrages*, 166, 189-212
- Delagarde R., Faverdin P., Baratte C., Peyraud J.L. 2004. *Renc. Rech. Ruminants*, 11, 295-298
- Dumont B., Petit M., D'hour P. 1995a. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 43, 1-15
- Dumont B., D'hour P., Petit M. 1995b. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 45, 79-88
- Dumont B., Boissy A. 2000. *Behav. Proc.*, 49, 131-138
- Dumont B., Maillard J.F., Petit M. 2000. *Grass For. Sci.*, 55, 138-145
- Dumont B., Carrère P., D'hour P. 2002. *Anim. Res.*, 51, 367-381
- Dumont B., Garel J.P., Ginane C., Decuq F., Farruggia A., Pradel P., Rigolot C., Petit M. 2007a. *Animal*, 1, 1042-1052
- Dumont B., Rook A.J., Coran C., Rover K.U. 2007b. *Grass For. Sci.*, 62, 159-171
- Duncan A.J., Young S.A. 2002. *J. Anim. Sci.*, 80, 2091-2098
- Duncan A.J., Elwert C., Villalba J.J., Yearsley J., Pouloupoulou I., Gordon I.J. 2007. *Oecologia*, 153, 617-624
- duToit J.T., Provenza F.D., Nastis A. 1991. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 30, 35-46
- Dziba L.E., Provenza F.D., Villalba J.J., Atwood S.B. 2007. *Small Rumin. Res.*, 69, 203-207
- Edouard N., Fleurance G., Duncan P., Dumont B., Baumont R. 2008. In Haining X., Jiehua H. (Eds.), *Multifunctional Grasslands in a Changing World*, Guangdong People's Publishing House, Vol I, 447
- Farruggia A., Dumont B., D'hour P., Egal D., Petit M. 2006. *Grass For. Sci.*, 61, 347-353
- Farruggia A., Dumont B., D'hour P., Egal D. 2008. *Grass For. Sci.*, 63, 314-323
- Fleurance G., Duncan P., Fritz H., Cabaret J., Gordon I.J. 2005. *Oikos*, 110, 602-612
- Fleurance G., Duncan P., Fritz H., Cabaret J., Cortet J., Gordon I.J. 2007. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 108, 288-301
- Fryxell J.M. 1991. *Am. Nat.*, 138, 478-498
- Garcia, F., Carrère P., Soussana J.F., Baumont, R. 2003. *J. Agric. Sci.*, 140, 113-124
- Ginane C., Baumont R., Lassalas J., Petit M. 2002a. *Anim. Res.*, 51, 177-188
- Ginane C., Dumont B., Petit M. 2002b. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 75, 269-279
- Ginane C., Petit M., D'hour P. 2003. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 83, 15-27
- Ginane C., Petit M. 2005. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 94, 1-14
- Ginane C., Duncan A.J., Young S.A., Elston D.A., Gordon I.J. 2005. *Anim. Behav.*, 69, 541-550
- Ginane C., Dumont B. 2006. *Behav. Proc.*, 73, 178-186
- Ginane C., Dumont B. 2008. In Boyle L. et al. (Eds.), *42nd congress of the International Society of Applied Ethology*, 54
- Grant S.A., Torvell L., Sim E.M., Small J.L., Armstrong R.H. 1996. *J. Appl. Ecol.*, 33, 1053-1064
- Hodgson J. 1985. *Proc. Nutr. Soc.*, 44: 339-346
- Hutchings M. R., Kyriazakis I., Anderson D.H., Gordon I.J., Coop R.L. 1998. *Anim. Sci.*, 67, 97-106
- Hutchings M. R., Kyriazakis I., Gordon I.J., Jackson F. 1999. *J. Anim. Ecol.*, 68, 310-323
- Hutchings M. R., Gordon I.J., Kyriazakis I., Jackson F. 2001a. *Anim. Behav.*, 62, 955-964
- Hutchings M. R., Kyriazakis I., Gordon I.J. 2001b. *Ecology*, 82, 1138-1150
- Hutchings M. R., Gordon I.J., Kyriazakis I., Robertsen E., Jackson F. 2002. *Oecologia*, 132, 453-460
- Illi A.W., Jessop N.S. 1995. *Journal of Chem. Ecol.*, 21, 693-719
- Jouven M., Agabriel J., Baumont R. 2008. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 143: 256-279
- Kyriazakis I., Oldham J.D. 1993. *Br. J. Nutr.*, 69, 617-629
- Lamoot I., Vanderberghe C., Bauwens D., Hoffmann M. 2005. *J. Ethol.*, 23, 19-27
- Launchbaugh K.L., Provenza F.D. 1994. *J. Anim. Sci.*, 72, 10-13
- Lécrivain E., Abreu da Silva M., Demarquet F., Lasseur J., 1996. *Renc. Rech. Ruminants*, 3, 249-252
- Llewellyn D.A., Cochran R.C., Marston T.T., Grieger D.M., Farmer C.G., Wickersham T.A. 2006. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 127, 234-250
- Loiseau P., Martin-Rosset W., 1988. *Agronomie*, 8, 873-880
- Loucougaray G., Bonis A., Bouzillé J.-B., 2004. *Biol. Conserv.*, 116, 59-71
- Ménard C., Duncan P., Fleurance G., Georges J.Y., Lila M. 2002. *J. Appl. Ecol.*, 39, 120-133
- Meuret M., 1993. In Landais E. (Ed.), *Pratiques d'élevage extensif. Identifier, modéliser, évaluer*, 161-198
- Meuret M., Bruchou C., 1994. *Renc. Rech. Ruminants*, 1, 225
- Öckinger E., Eriksson A.K., Smith H.G. 2006. *Biol. Conserv.* 133, 291-300
- Parsons A.J., Thornley J.H.M., Newman J.A., Penning P.D. 1994a. *Funct. Ecol.*, 8, 187-204
- Parsons A.J., Newman J.A., Penning P.D., Harvey A., Orr R.J. 1994b. *J. Anim. Ecol.*, 63, 465-478
- Penning P.D. 1986. In: Gudmunsson O. (Ed.), *Grazing research in Northern latitudes*. NATO, Iceland, Plenum Publishing Co, London
- Penning P.D., Parsons A.J., Orr R.J., Harvey A., Champion R.A. 1995. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 45, 63-78
- Phy T.S., Provenza F.D. 1998. *J. Anim. Sci.*, 76, 954-960
- Prache S., Roguet C., Petit M. 1998. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 57, 91-108
- Prache S., Bechet G., Damasceno J.C. 2006. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 99, 253-270
- Provenza F.D. 1995. *J. Range Manage.*, 48, 2-17
- Provenza F.D., Scott C.B., Phy T.S., Lynch J.J. 1996. *J. Anim. Sci.*, 74, 2355-2361
- Provenza F.D., Burritt E.A., Perevolotsky A., Silanikove N. 2000. *J. Anim. Sci.*, 78, 1206-1212
- Ralphs M.H. 1992. *J. Range Manage.*, 45, 46-51
- Ralphs M.H. 1997. *J. Range Manage.*, 50, 367-370
- Rutter S.M., Orr R.J., Yarrow N.H., Champion R.A. 2004. *J. Dairy Sci.*, 87, 1317-1324
- Scehovic J. 1998. *Fourrages* 154, 249-260
- Scimone M., Rook A.J., Garel J.P., Sahin N. 2007. *Grass For. Sci.*, 62, 172-184
- Staglianò N., Argenti G., Sammarone L., 2008. *Grassld Sci. Europe*, 13, 1013-1015
- Stephens D.W., Krebs J.R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Villalba J.J., Provenza F.D. 1997a. *Br. J. Nutr.*, 77, 287-297
- Villalba J.J., Provenza F.D. 1997b. *Br. J. Nutr.*, 78, 545-561
- Villalba J.J., Provenza F.D. 2000. *J. Chem. Ecol.*, 26, 1911-1922
- Villalba J.J., Provenza F.D., Shaw R. 2006. *Anim. Behav.*, 71, 1131-1139
- Villalba J.J., Provenza F.D. 2007. *Animal*, 1, 1360-1370
- WallisDeVries M.F., Daleboudt C. 1994. *Oecologia*, 100, 98-106
- WallisDeVries M.F., Parkinson A.E., Dulphy J.P., Sayer M., Diana E. 2007. *Grass For. Sci.*, 62, 185-197
- Wang J., Provenza F.D. 1996. *J. Anim. Sci.*, 74, 2349-2354
- Wasserman E.A. 1993. *Psychol. Bull.*, 113, 211-228
- Willms W.D., Dormaar J.F., Schaaltje G.B. 1988. *J. Range Manage.*, 41, 503-508
- Wilmshurst J.F., Fryxell J.M., Hudson R.J. 1995. *Behav. Ecol.*, 6, 209-217