

# Caractéristiques morphologiques et fonctionnelles de graminées natives en relation avec la préférence alimentaire d'ovins au pâturage

LECLOUX E., DURU M., JOUANY C., MARTIN G., THEAU J.P., CRUZ P.  
INRA ; UMR AGIR; 31320 Castanet-Tolosan, France

**RESUME** – L'évaluation des prairies permanentes repose sur la connaissance des caractéristiques agronomiques. Dans ce contexte la recherche de critères objectifs permettant de classer les espèces sur la préférence alimentaire reste un enjeu. Pour ce faire nous établissons un classement pour dix graminées natives reposant sur le choix instantané de moutons au pâturage en cherchant une relation entre l'ordre de préférence et des caractéristiques morphologiques et fonctionnelles de ces espèces. Les dix populations ont été cultivées à l'intérieur de six cercles (1/10ème de cercle chacune). Les moutons ont pâturé un cercle par jour (six jours) pendant deux cycles de croissance. Ces deux cycles ont eu lieu au cours de l'automne pour assurer un stade végétatif à toutes les espèces. Le nombre de moutons pâtureant chaque espèce a été noté toutes les minutes. Aucune variable structurale du couvert (hauteur, biomasse, rapport feuilles / gaines, etc.) n'est significativement corrélée au classement de la préférence, laquelle est bien expliquée par la digestibilité et l'azote surfacique des feuilles. Les deux espèces préférées par les moutons dans notre travail, *Anthoxanthum odoratum* et *Cynosurus cristatus*, ont pourtant été définies comme ayant un très faible indice spécifique (Daget et Poissonet, 1971) ce qui montre les limites de l'approche de la valeur pastorale selon ces auteurs.

## Morphological and functional characteristics of native grasses in relation to food preferences of sheep

LECLOUX E., DURU M., JOUANY C., MARTIN G., THEAU J.P., CRUZ P.  
INRA ; UMR AGIR; 31320 Castanet-Tolosan, France

**SUMMARY** - The evaluation of permanent grassland is based on knowledge of agronomic characteristics. In this context the search for objective criteria to classify species on the food preferences remains an issue. To do this we create a ranking for the native grasses based on the instant sheep choice grazing in seeking a relationship between the ranks of specific preference and morphological and functional characteristics of the species. The ten grasses were growing in six circles, each species occupying 1/10 of each circle. Six sheep grazed one circle per day during two cycles of regrowth. Grazing occurs during the fall season in order to have all the grasses in a vegetative stage. Each minute, the number of sheep grazing each species was monitored.

Any structural variable of the grass stands (height, biomass, leaf/stem ratio, etc.) were significantly correlated to the specific preference ranks, which was better explained by the digestibility and the nitrogen content (on area basis) of leaves. In this work, the two preferred species, *Anthoxanthum odoratum* and *Cynosurus cristatus* were defined as having a very low Specific Index ((Daget et Poissonet, 1971) which show the limits of their approach

## INTRODUCTION

La préférence d'un aliment est donnée par sa palatabilité, qui peut être définie comme l'ensemble de ses caractéristiques qui provoquent la réaction des sens de l'animal (Greenhalgh et Reid, 1971) ou qui stimulent une réponse sélective de celui-ci (Church, 1979). Parmi celles-ci on retrouve des caractéristiques physico-chimiques de l'aliment mais également des caractéristiques hédoniques, c'est à dire liées au plaisir de l'ingestion (Baumont, 1996). Il existe une forte carence de travaux réalisés sur la palatabilité comparée de graminées naturelles telles que ceux qui ont été conduits sur des génotypes sélectionnés d'une espèce en particulier (Jadas-Hecart, 1982 ; Smit *et al.*, 2006). Certaines études ont analysé la palatabilité à travers le choix fait par des herbivores invertébrés (Hendriks *et al.*, 1999) notamment celles qui ont essayé de relier des traits foliaires (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2003) ou des traits écophysiologiques des plantes (Wardle *et al.*, 1998) à la préférence des animaux. De manière générale il a été montré que la teneur en azote des tissus des différentes espèces est un bon indicateur de leur préférence. Parmi les traits foliaires, Pérez-Harguindeguy *et al.* (2003) montrent une corrélation plus élevée entre la surface spécifique foliaire et la palatabilité que celle de la teneur en matière sèche. A notre connaissance l'approche qui consiste à relier des traits fonctionnels des graminées natives à la préférence mesurée de ces mêmes graminées par des herbivores

domestiques n'a pas été encore testée et l'extrapolation à partir des résultats obtenus sur les invertébrés peut paraître hasardeuse. Le but de ce travail est de comparer la palatabilité de dix espèces natives et de mettre en relation leur classement avec des valeurs de variables se référant à des propriétés structurales du couvert ainsi qu'aux propriétés physico-chimiques et fonctionnelles des feuilles.

## 1. MATERIELS ET METHODES

### 1.1. LE MATERIEL VEGETAL

Toute l'expérimentation s'est déroulée à l'automne afin de comparer la préférence des espèces à un stade phénologique équivalent (stade végétatif).

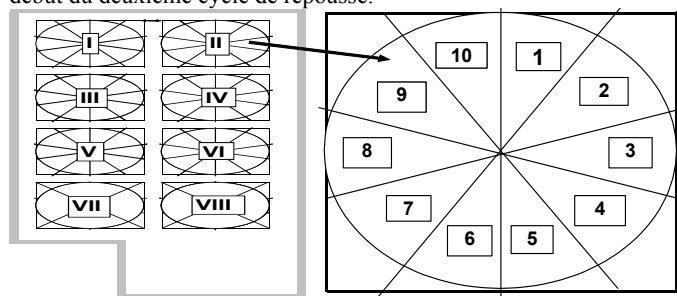
**Tableau 1** : noms latins et vulgaires des dix espèces

Nom latin	Nom vulgaire)
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	Flouve odorante
<i>Holcus lanatus</i> L.	Houlque laineuse
<i>Lolium perenne</i> L.	Ray-grass
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Dactyle
<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	Fétuque élevée
<i>Bromus erectus</i> Huds.	Brome érigé
<i>Agrostis capillaris</i> L.	Agrostide commun
<i>Cynosurus cristatus</i> L.	Crételle
<i>Festuca rubra</i> L.	Fétuque rouge
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P.Beauv.	Canche

Au cours du printemps 2004, des graines de ces dix espèces ont été récoltées sur des prairies naturelles de la commune d'Ercé (Pyrénées Ariégeoise). Deux étapes de multiplication de graines ont été nécessaires pour obtenir des quantités suffisantes pour l'implantation du dispositif expérimental. De plus, ces surfaces implantées ont servi à produire le fourrage utilisé pendant la période pré-expérimentale. Le semis a été réalisé en septembre 2006 sur un sol argilo calcaire avec un pH de 8. Le dispositif (figure 1) comprend six répétitions (cercles de I à VI) de 100m<sup>2</sup> divisées en parts de 10m<sup>2</sup> où a été semée chacune des dix espèces disposée de manière aléatoire dans chacun des cercles. De plus, deux cercles identiques ont été semés uniquement avec de la fétuque élevée (cercles VII et VIII). Ces deux derniers cercles ont servi à adapter les animaux au dispositif expérimental et à valider l'homogénéité du pâturage sans la contrainte du choix d'espèces.

**Figure 1 :** plan de l'essai et schéma de distribution des espèces dans un cercle (répétition) type.

L'ensemble de la surface a reçu une fumure de fond équivalente à 46 et 41 kg / ha de P2O5 et KO2 respectivement. On a apporté 60 unités de N / ha au début du premier cycle de repousse de l'herbe et 30 unités à la fin du premier cycle de pâturage, c'est-à-dire au début du deuxième cycle de repousse.



## 1.2. LE MATERIEL ANIMAL

Six mâles de race Texel, castrés, adultes (18 mois) ont été utilisés dans cette expérimentation. Ils ont été élevés dans une exploitation de brebis allaitantes dans le but d'habituer les animaux au pâturage en troupeau et les familiariser au fil électrique.

Avant l'expérimentation, les animaux ont été soumis à une période de dix jours d'adaptation suivant deux modalités : affouragement en vert à l'auge pour six des espèces testées au pâturage (Fétuque élevée, *Ray-grass*, Houlque, Dactyle, Agrostide et Canche) et pâturage de parcelles de 20m<sup>2</sup> de seize graminées différentes dont les dix testées dans le protocole expérimental. Cette première phase nous a permis de valider l'équité de comportement alimentaire à l'auge et d'évaluer la quantité de matière sèche consommée.

Pendant la journée, le pâturage de chaque cercle s'est étalé de 8 h à 20 h. La nuit, les animaux étaient enfermés, sans alimentation, dans un abri où la litière était composée de copeaux de bois. Le protocole expérimental (six cercles ou répétitions pâturés pendant six jours) a été répété deux fois sur les mêmes cercles avec un intervalle de trois semaines (temps de repousse). Au cours des deux cycles de pâturage et pour chaque répétition, les observations ont débuté à 8 h du matin pour une durée de 2 h 15 à 3 h 30 en fonction de l'activité des animaux. Chaque animal disposait en moyenne de 3,4 kg (3 kg à 3,8 kg) de matière sèche offerte lors du premier cycle de pâturage et de 2,6 kg (2 kg à 2,7 kg) lors du deuxième cycle. La quantité de biomasse offerte représente 1,3 à 2,5 fois le besoin journalier d'un animal. Ce besoin journalier a été estimé à partir des mesures faites à l'auge sur les six moutons utilisés dans

l'expérimentation. Une certaine uniformité dans la consommation individuelle des différentes espèces offertes à l'auge a été observée. Elle a été en moyenne de 1,5 ± 0,29 kg de matière sèche par animal par jour (moyenne de six espèces).

Une légère augmentation du poids vif des animaux a été observée au cours des deux cycles de pâturage.

## 1.3. VARIABLES MESUREES SUR L'HERBE

Préalablement au pâturage d'un cercle et pour chaque espèce, la hauteur du couvert a été mesurée au moyen du stick (ou herbomètre règle). La biomasse offerte a été déterminée par des prélèvements à l'aide d'un cadre de 0,25 m \* 0,75 m. Un tri a été réalisé sur chaque échantillon afin de déterminer le taux de matériel sénescé, la pureté de l'espèce et son rapport feuilles / gaines. Les valeurs de digestibilité et les teneurs en azote et phosphore ont été obtenues à partir de l'analyse du compartiment feuille issu du tri décrit précédemment. Pour chaque cycle et dans une des répétitions (un des cercles), nous avons mesuré des traits foliaires selon le protocole décrit par Garnier *et al.* (2001) et Cornelissen *et al.* (2003), pour obtenir la teneur en matière sèche (TMS) et la surface spécifique foliaire (SSF) de quinze limbes réhydratés de chaque espèce. Puis, dans un second temps, cinq limbes de chaque espèce, récoltés et stockés dans les mêmes conditions, ont été mesurés (largeur et épaisseur) afin de calculer leurs sections. Enfin, leur résistance à la rupture a été mesurée au moyen d'un appareil fabriqué *ad hoc* suivant le principe du modèle décrit par Hendry et Grime (1993) et permettant de calculer la force nécessaire pour casser une section d'un mètre carré de feuille ([MN], m<sup>2</sup>).

## 1.4. VARIABLES OBSERVEES SUR LES ANIMAUX

Le mode d'observation consistait à l'enregistrement toutes les minutes de l'effectif d'animaux présent dans chaque emplacement (espèce 1 à 10). Cette phase d'observations avait lieu tous les matins et débutait dès l'entrée des animaux dans le cercle (vers 8 h). Les enregistrements prenaient fin lorsque 50 % des animaux n'étaient plus en pâturage actif (animaux couchés et / ou ruminant), moment considéré comme la fin d'un repas complet. L'observation de la cinétique d'activité des animaux au pâturage a permis d'analyser trois périodes: 1) les premières quinze minutes où l'expression de la préférence devait être maximale, 2) au bout d'une heure de pâturage, et 3) à la fin du repas. Le cumul de fréquentations des placettes à la fin de chaque période a permis d'établir le classement des espèces.

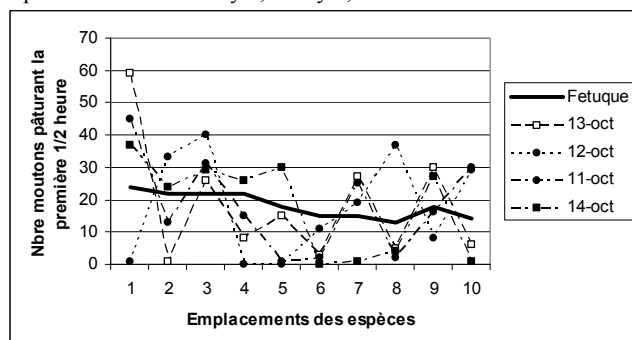
## 2. RESULTATS ET DISCUSSION

### 2.1 VALIDATION DU DISPOSITIF

Précédant chaque période de pâturage, deux tests de comportement ont été mis en place sur des cercles en monoculture de fétuque élevée (répétitions VII et VIII, figure 1). Ces tests ont permis de valider si l'exploration des dix placettes d'un même cercle était aléatoire. Le contrôle est effectué par le calcul de la fréquence de présence des animaux dans chaque placette pendant un temps d'observation d'une demi heure. Pour ces deux tests, il n'y a pas eu de différences significatives au seuil de 5 % entre placettes homogènes. Ce résultat indique que le pâturage des différents secteurs du cercle, ceux qui seront occupés par des espèces différentes dans les cercles I à VI, n'est dépendant d'aucune préférence due à l'orientation ou au positionnement de chaque placette (figure 2). On peut conclure que la visite des placettes lors du test de

préférence est exclusivement guidée par des différences liées aux espèces qui les occupent.

**Figure 2 :** nombre de moutons pâturant les placettes 1 à 10 du cercle VII (tout en fétuque élevée) et les cercles pâturés du 11 au 14 octobre (cercles dans lesquels les espèces sont aléatoirement réparties parmi les dix placettes). Ainsi, par exemple la placette n° 1 contenait du 11 au 14 octobre respectivement les espèces suivantes: Dactyle, Dactyle, Flouve et Canche.



## 2.2. EVALUATION DE LA PREFERENCE

Lors des deux cycles de croissance, trois périodes de pâturage ont été analysées

- les premières quinze minutes qui correspondent au choix des espèces les plus appréciées. Au cours de cette période 83 % des placettes des douze répétitions ont été observées en pâturage actif ;
- entre quinze et soixante minutes : pâturage intense quelle que soit la durée ultérieure du repas ;
- la période totale de pâturage ou repas complet.

Le tableau 2 montre en premier lieu l'équivalence du classement des espèces lors de deux cycles de croissance sur l'exemple du repas complet. Le classement des espèces est assez similaire quel que soit le cycle (coefficient de corrélation de Sperman = 0,71,  $P < 0,05$ ). Ceci est vrai notamment aux extrêmes de la préférence où Crételle et Flouve s'avèrent être les plus consommées et Canche la moins consommée.

**Tableau 2 :** fréquence de pâturage (F en %) de chaque espèce sur le repas complet lors de deux cycles de croissance (moyenne des six cercles par cycle). Les lettres identiques signalent l'appartenance à un même groupe homogène au niveau de confiance de 95 %).

Cycle 1			Cycle 2		
Espèces	F	Groupes homog.	Espèces	F	Groupes Homog.
Crételle	20,9	a	Crételle	17,1	a
Flouve	17,0	b	Flouve	14,5	ab
Ray-grass	12,2	c	Houlque	12,2	b
Dactyle	11,4	c	Dactyle	11,9	bc
Agrostis	10,0	c	Ray-grass	11,4	bc
Houlque	9,3	cd	Fétuque élevée	8,8	cd
Fétuque élevée	5,9	de	Agrostide	8,6	cd
Fétuque rouge	5,8	de	Brome érigé	6,9	d
Brome érigé	5,1	e	Fétuque rouge	6,3	d
Canche	2,5	e	Canche	2,3	e
	100			100	

La fréquence de pâturage lors de deux périodes différentes, les premières quinze minutes et le repas complet, diffère selon les espèces (tableau 3). La tranche de temps entre

quinze minutes et soixante minutes n'est pas présentée car elle montre le même classement des espèces que le repas complet. De plus, les deux cycles de croissance ont été considérés ensemble, c'est-à-dire que le nombre total de répétitions est égal à douze (six cercles x deux cycles).

L'analyse du classement des espèces montre qu'au cours des quinze premières minutes, la Flouve est significativement préférée à toutes les autres espèces suivies par Dactyle, Crételle et Ray-grass. Par contre, sur le total du repas, c'est Crételle qui devient l'espèce la plus fréquentée. Canche reste toujours la moins appréciée parmi ces dix graminées, mais non significativement différente de Brome érigé, Fétuque rouge et Fétuque élevée pour la période de quinze minutes.

**Tableau 3 :** fréquence de pâturage (F en %) de chaque espèce sur les périodes 0-15 min et fin du repas (moyenne de douze cercles pâturés). Les lettres identiques signalent l'appartenance à un même groupe homogène au niveau de confiance de 95 %).

Espèces	0-15 minutes		Repas complet		
	F	Groupes homogènes	Espèces	F	
Flouve	26,9	a	Crételle	19,1	A
Dactyle	19,7	b	Flouve	15,8	B
Crételle	15,4	b	Dactyle	11,6	C
Ray-grass	14,7	b	Ray-grass	11,8	C
Agrostide	9	c	Houlque	10,6	C
Houlque	7,2	cd	Agrostis	9,5	Cd
Fétuque rouge	3,5	de	Fétuque élevée	7,3	De
Brome érigé	1,6	e	Fétuque rouge	6	E
Fétuque élevée	1,3	e	Brome érigé	5,9	E
Canche	0,7	e	Canche	2,4	F
	100			100	

### 2.2.1. Influence des composantes de la structure initiale de la biomasse

Bien que les modalités de fertilisation et défoliation aient été appliquées de la même façon pour toutes les espèces, chacune d'entre elles se différencie par sa propre structure, ce qui peut avoir un effet sur le choix des animaux. Parmi les variables susceptibles d'influencer le choix des moutons, nous pouvons notamment citer la biomasse offerte, la hauteur, le rapport feuille / tige et la proportion de matériel sénescé. On constate aussi des différences entre cycles par exemple, les repousses du premier cycle avaient des hauteurs qui variaient entre 12 et 25 cm en fonction des espèces, alors qu'au deuxième cycle cette différence était moins marquée (de 10 à 20 cm).

La mesure de plusieurs indicateurs de structure de biomasse a permis de caractériser les espèces et de vérifier l'influence de cette structure sur le choix des animaux.

Pour les deux cycles, les données obtenues sur la préférence à quinze minutes et des variables de la structure de la biomasse ont été analysées avec la méthode dite de la vraisemblance restreinte ou résiduelle en modèle linéaire mixte (REML), avec un effet aléatoire sur les répétitions. Après une série d'analyses REML, les interactions les moins significatives ont été supprimées pour aboutir finalement à un modèle additif simple (tableau 4).

**Tableau 4 :** relation entre la préférence à quinze minutes, cinq variables structurales et l'espèce.

Termes fixes	n.d.f.	F statistic	d.d.f.	P
Espèces	<b>9</b>	<b>21,92</b>	<b>36,6</b>	<b>&lt; 0,001</b>
%MS	1	2,24	8,7	0,169
Hauteur	1	0,46	12,3	0,509
Biomasse	1	0,13	14,8	0,721
Rapport feuilles /gaines	1	0,01	35,7	0,922
% Sénescent	1	1,93	14,6	0,185

On note un effet très significatif de l'espèce sur le choix des animaux ( $P < 0,001$ ) et aucun effet des variables de la structure de la biomasse. Il en ressort que le choix des animaux dans ces quinze premières minutes est guidé par la recherche d'espèces appétentes qui ne seraient pas liées aux variables physiques ou structurales de la biomasse testées dans cette expérimentation.

Néanmoins, une homogénéisation de la hauteur des espèces testées pourrait être envisagée pour s'affranchir des hauteurs différentes (cf. les différences de hauteur du simple au double à l'entrée des animaux : 12 à 25 cm) pouvant introduire un biais non observé dans nos conditions d'expérimentation.

### 2.2.2. Préférence, traits foliaires et digestibilité des limbes.

Sur les deux cycles de croissance étudiées, des analyses de test des rangs (Spearman) ont été réalisées afin de déterminer les relations les plus pertinentes entre la préférence des moutons et les traits foliaires des espèces proposées d'une part et d'autre part leur digestibilité (tableau 5). D'autres traits foliaires testés (non montrés ici), tels que les teneurs des feuilles en carbone ou phosphore et les valeurs de résistance à l'étirement du limbe, n'ont donné aucune corrélation significative.

**Tableau 5 :** coefficients de corrélation de Spearman (R) et niveau de probabilité (P) entre les classement des dix espèces par leur préférence établis au bout de 15' ou 60' de pâturage et : la teneur en matière sèche des limbes (TMS), la surface spécifique foliaire (SSF), l'azote massique (%N), l'azote surfacique (Nsurf) et la digestibilité de la matière organique (DMO) des limbes.

Cycle 1, 0-15'					
	TMS	SSF	N% limbes	N surf	DMO
R	-0,63	0,74	0,17	-0,80	0,76
P	0,06	<b>0,03</b>	0,61	<b>0,02</b>	<b>0,022</b>
Cycle 2, 0-15'					
R	-0,63	0,66	0,02	-0,79	0,81
P	0,06	<b>0,05</b>	0,94	<b>0,02</b>	<b>0,02</b>
Cycle 1, 15-60'					
	TMS	SSF	N% limbes	N surf	DMO
R	-0,58	0,73	0,18	-0,82	0,82
P	0,08	<b>0,03</b>	0,60	<b>0,01</b>	<b>0,01</b>
Cycle 2, 15-60'					
R	-0,63	0,63	0,15	-0,72	0,85
P	0,06	0,06	0,67	<b>0,03</b>	<b>0,01</b>

Pour les deux cycles la digestibilité, la teneur en azote surfacique et la surface spécifique foliaire sont des variables qui influencent le choix des animaux, et ceci pour les deux cycles de croissance étudiés ( $P < 0,05$ ). L'azote surfacique présente une relation négative avec la préférence difficilement interprétable d'une manière mécaniste.

Néanmoins, cette variable permet de classer les espèces choisies par les animaux aussi bien que le critère de digestibilité. Par contre, l'azote massique n'est pas corrélé avec la préférence. La TMS, qui est un trait négativement bien corrélé à la digestibilité (Al Haj Khaled *et al.*, 2006) ne montre pas le même niveau de discrimination que cette dernière. En raison du plus faible nombre d'espèces, la corrélation entre ces deux variables est moins bonne dans cette expérimentation.

Néanmoins, malgré une corrélation non significative, la TMS est toujours proche du seuil de 5 %.

## CONCLUSION

Le *Ray-grass* et le Dactyle, espèces qualifiées de "bonnes fourragères", qui constituent une grande partie des prairies temporaires semées avec des variétés sélectionnées, se révèlent dans notre essai (stade végétatif à la pousse d'automne) moins appétents que d'autres très souvent considérées comme des graminées à faible valeur fourragère (Daget et Poissonet, 1971), par exemple Flouve et Crételle. L'indice spécifique attribué à ces deux espèces et utilisé pour le calcul de la valeur pastorale, est de 1 (sur une échelle de 0 à 5) dans la version originale de Daget et Poissonet (1971), alors qu'il varie de 1 à 2 lors des versions améliorées et complétées (Cavallero *et al.*, 2002). Le même constat peut être fait avec Houlque qui, bien que moins préférée que Crételle et Flouve, est par contre très abondante dans les prairies.

La variable qui explique le mieux la préférence des espèces par les moutons est la digestibilité des feuilles. Dans des conditions de culture en milieu riche en azote, elle est particulièrement élevée au stade végétatif chez la Crételle, espèce qui dans la nature est fréquemment rencontrée dans les milieux peu fertiles. La perception de la digestibilité par les animaux n'apparaît pas liée à des différences dans des variables physiques ou structurales des espèces.

- Al Haj Khaled R., Duru M., Decruyenaere V., Jouany C., Cruz P., 2006. *Rangeland Ecology and Management* 59, 548-654
- Baumont R., 1996. *Productions Animales*, 9: 349-358.
- Cavallero A., Rivoira G., Talamucci P., 2002. In Baldon et Girardi (eds) *Coltivazioni Erbace*. Patron editore, 396 pages
- Church D.C., 1979. In: D.C. Church (ed), *Digestive physiology ad nutrition of ruminants*. Oxford Press, 281-290.
- Cornelissen, J.H.C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D.E. Gurvich, P.B. Reich, H. ter Steege, H.D. Morgan, M.G.A. van der Heijden, J.G. Pausas and H. Poorter, 2003. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380.
- Daget Ph., Poissonet J. 1971. *Annales d'Agronomie*, 22 : 5-41.
- Garnier, E., G. Laurent, A. Bellmann, S. Debain, P. Berthelie, B. Ducout, C. Roumet, and M. L. Navas. 2001. *New Phytologist* 152:69-83
- Greenhalgh J.F.D., Reid G.W., 1971. *British Journal of nutrition*, 26: 107-116.
- Hendriks R.J.J., Boer N.J. de, Groenendaal J.M. van, 1999. *Plant Ecology*, 143: 141-152.
- Hendry G.A.F., J.P. Grime, 1993. *Methods in comparative plant ecology. A laboratory manual*. Chapman & Hall Publishers, London, p. 121-123.
- Jadas-Hecart J., 1982. *Agronomie*, 2 : 487-492.
- Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Vendramini F., Cornelissen J.H.C., Gurvich D.E. Cabido M., 2003. *Austral Ecology*, 38: 642-650.
- Smit H.J., Tamminga S., Elgersma A., 2006. *Agronomy Journal*, 98: 1213-1220.
- Wardle D.A., Barker G.M., Bonner K.I., Nicholson K.S., 1998. *Journal of Ecology*, 86: 405-420.