

Sélection et utilisation des ressources fourragères par les herbivores : théories et expérimentations à l'échelle du site et de la station alimentaires

Au pâturage, l'animal doit rechercher et prélever sa nourriture. Il est soumis à des contraintes climatiques, topographiques, et de prédation. Les caractéristiques des ressources fourragères influencent aussi la répartition des animaux au sein de l'habitat, leur régime alimentaire et leur impact sur le milieu. Mieux comprendre la relation animal-végétation est nécessaire pour développer des systèmes de gestion qui favorisent le maintien par le pâturage d'une ressource suffisamment riche et abondante. Dans ces conditions, l'animal peut couvrir ses besoins nutritionnels et assurer une productivité suffisante, tout en participant à l'entretien du milieu.

Le processus de pâturage peut être vu comme le résultat d'une succession de décisions prises par l'animal à différentes échelles spatio-temporelles (figure 1, Senft *et al* 1987).

Les animaux choisissent leur habitat au sein duquel ils sélectionnent des « sites alimentaires ». Sur ces sites, ils choisissent et exploitent des « stations alimentaires » définies comme les « surfaces pâturables sans déplacement des pattes avant » (Goddard 1968). Enfin, à l'échelle de la « touffe végétale », ils prélèvent leurs bouchées. Par le choix des sites qu'ils pâturent, les herbivores peuvent augmenter leur vitesse d'ingestion (Demment et Laca 1993, Laca *et al* 1993). Cependant, lorsque les ressources sont très dispersées ou hétérogènes, la fréquence des prises alimentaires et la vitesse d'ingestion peuvent être réduites par le temps de déplacement entre sites préférés (Stuth 1991, Spalinger et Hobbs 1992).

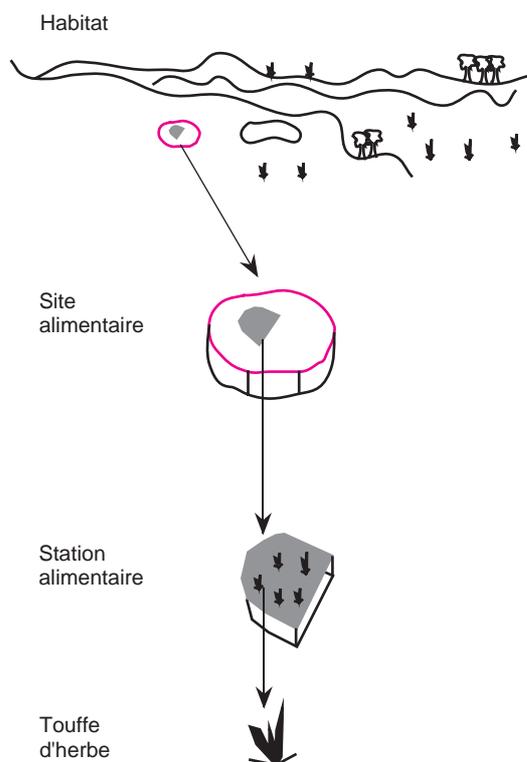
Plus simplement, le pâturage peut être considéré comme une alternance de « séries de pas/temps de déplacement » entre stations alimentaires et de « séries de bouchées/temps de pâturage » à l'intérieur des stations (Underwood 1983). Cette décomposition permet de déterminer, dans la sélection du régime alimentaire, la contribution de la sélection des stations sur la parcelle et de la sélection des bouchées sur la station. Par ailleurs, certains auteurs (Owen-Smith et Novellie 1982, Bazely 1988, Jiang et Hudson 1993, Wallace *et al* 1995) ont utilisé cette approche pour définir

Résumé

Mieux comprendre la relation animal-végétation est nécessaire pour développer des systèmes de gestion qui favorisent le maintien par le pâturage d'une ressource suffisamment riche et abondante. Dans ces conditions, l'animal peut couvrir ses besoins nutritionnels et assurer une productivité suffisante, tout en participant à l'entretien du milieu. L'article fait le point, à partir d'un grand nombre de travaux expérimentaux, sur les facteurs qui influencent la sélection et l'utilisation des sites et stations alimentaires par les herbivores. La première partie est consacrée au cadre théorique dans lequel sont discutées les observations expérimentales. Le contexte général de la Théorie de l'Alimentation Optimale (TAO) et ses prédictions, sont décrits. L'« applicabilité », l'utilité et la validité des modèles d'optimisation dans l'étude du comportement alimentaire des herbivores sont tout particulièrement considérées. Ensuite, est étudiée l'influence des différents facteurs, trophiques (quantité et qualité des ressources fourragères, espèce végétale), environnementaux (topographie, distance aux points d'eau, présence d'abris et risques de prédation) et animaux (capacités cognitives et organisation sociale) sur la sélection et l'utilisation des sites et des stations alimentaires par les herbivores.

La TAO permet d'expliquer les stratégies alimentaires des herbivores. Cependant, les choix des animaux ne sont en général pas aussi absolus que ceux prédits. En conditions naturelles, les animaux répondent non seulement à la ressource alimentaire, mais aussi à différentes contraintes externes (environnement non alimentaire) et internes (mémoire, discrimination). D'autres approches complémentaires, telles l'« hédonisme » et la « sagesse nutritionnelle », susceptibles d'influencer les choix des animaux, sont brièvement analysées.

Figure 1. Représentation hiérarchisée de la sélection du régime alimentaire, depuis l'habitat jusqu'à la touffe d'herbe, en passant par le site et la station alimentaire (Stuth 1991).



l'échelle « site alimentaire » lorsque les ressources sont continues. Un « site alimentaire » a été défini comme un ensemble de stations séparées par des déplacements courts, les sites étant quant à eux séparés par des distances relativement importantes.

Cet article analyse comment les ressources alimentaires, l'environnement et certains facteurs animaux influencent le choix et l'utilisation des sites et stations alimentaires. Les observations expérimentales sont discutées au regard des modèles issus notamment de la Théorie de l'Alimentation Optimale.

1 / Théorie de l'alimentation optimale et modèles de prédiction

Le principe de la Théorie de l'Alimentation Optimale (TAO, Pyke *et al* 1977, Pyke 1984) est que les animaux cherchent à maximiser leur vitesse d'ingestion d'énergie nette. Initialement développés chez les carnivores et nectarivores, les modèles de la TAO ont dû être adaptés aux caractéristiques et contraintes propres des herbivores. En effet, si les premiers se nourrissent de « proies » de valeur nutritive élevée et relativement uniforme, concentrées dans des « sites », les seconds exploitent des ressources de valeur nutritive souvent faible et variable dans le temps et l'espace. Dans ces conditions, le temps qu'ils doivent consacrer à la récolte d'une quantité

suffisante d'éléments nutritifs est une contrainte importante. Ce temps est borné par le temps nécessaire pour les autres activités, telles que la rumination, la surveillance des prédateurs, les interactions sociales, le repos, la recherche de partenaires sexuels. Face à la variabilité du milieu, les herbivores doivent également échantillonner régulièrement leurs ressources pour en réactualiser la valeur et pour en découvrir de nouvelles. Comme ils font des repas longs au cours desquels ils consomment des espèces végétales variées, ils ont plus de difficulté à identifier les effets individualisés de leurs choix (Dumont 1997). Enfin, ils expriment des préférences entre les différentes ressources (espèces végétales, organes végétaux plus ou moins ligneux) et font des compromis entre la quantité et la qualité de leurs prélèvements.

Pyke *et al* (1977) ont classé les modèles d'optimisation en quatre ensembles selon qu'ils prédisent, pour un individu, (1) le choix du régime alimentaire, (2) le choix des sites, (3) le temps d'alimentation sur un site ou (4) le trajet et la vitesse de déplacement. Nous nous intéressons ici aux trois derniers. D'autres modèles, comme la « Répartition Idéale Libre » (Fretwell et Lucas 1970) prédisent non pas la répartition de l'activité alimentaire d'un individu entre ses différentes ressources, mais comment les individus d'une population se répartissent dans l'habitat.

L1 / Sélection optimale des sites

Les modèles originaux de choix optimal des sites font les hypothèses suivantes (Pyke 1984) :

- (a) l'animal a une connaissance complète de l'emplacement et de la valeur de chaque site ;
- (b) l'emplacement et la valeur des sites sont stables dans le temps ;
- (c) les ressources sur le site ne diminuent pas pendant que l'animal s'y alimente ;
- (d) le succès reproducteur (« fitness ») de l'animal augmente linéairement avec sa vitesse d'ingestion.

A partir de ces hypothèses, la TAO prédit que l'animal devra passer *tout* son temps dans le site permettant la plus forte vitesse d'ingestion.

Cependant, (a) est en partie invalidée par les capacités de discrimination et de mémorisation limitées des animaux. (b) et (c) sont rarement vérifiées en conditions naturelles où d'une part la végétation évolue dans le temps et d'autre part les prélèvements de l'animal entraînent une diminution progressive des ressources sur le site. Enfin, (d) n'a pas été vérifiée chez les herbivores. Si la « fitness » de l'animal est une fonction non linéaire de la vitesse d'ingestion ou si elle dépend aussi d'un nutriment spécifique, le choix optimal peut être de ne pas allouer tout son temps à un seul site, mais de le répartir sur les différents sites et de s'accorder du temps pour échantillonner les différentes possibilités (Pyke 1984).

1.2 / Utilisation optimale des sites

Le modèle classique de l'utilisation optimale des ressources distribuées en sites est le Théorème de la Valeur Marginale (TVM, Charnov 1976). Un animal qui cherche à maximiser sa vitesse d'ingestion doit quitter un site lorsque sa vitesse d'ingestion marginale (i.e. instantanée) sur ce site tombe en dessous de la valeur moyenne pour l'habitat. L'animal est supposé connaître totalement son environnement. De plus, la diminution des ressources par l'activité de pâturage de l'animal entraîne une réduction de la vitesse d'ingestion sur le site et le déplacement vers un nouveau site est coûteux en temps et en énergie.

Le TVM prédit :

- dans un environnement homogène (un seul type de site) : (i) le temps d'exploitation optimal par site, à partir de la courbe d'ingestion sur ce site et du temps de déplacement entre sites. Il augmente avec la valeur du site. (ii) la relation entre le temps d'exploitation optimal par site et le temps de déplacement entre sites. Le temps d'exploitation par site augmente avec le temps de déplacement entre sites ;

- dans un environnement hétérogène : les sites sont exploités jusqu'à la même vitesse d'ingestion marginale (valeur moyenne de l'habitat). Les animaux pâturent plus longtemps les sites riches que les sites pauvres.

1.3 / Déplacement optimal

Optimiser le déplacement implique de minimiser la distance parcourue entre les sites sélectionnés. Les solutions les plus efficaces consistent à se diriger vers les sites préférés les plus proches (règle du voisin le plus proche, Pyke 1979, Turner *et al* 1993). Entre sites, l'animal se déplace droit devant pour limiter l'exploitation répétée des mêmes sites (« directionnalité », Pyke 1981). Sur le site, il se déplace de manière sinueuse entre les stations et limite sa vitesse lorsqu'une station intéressante a été trouvée, dans l'espoir que d'autres soient à proximité.

2 / Influence des ressources alimentaires

L'expression « sélection des sites S » est couramment utilisée pour désigner le résultat de deux phénomènes distincts : (1) l'animal visite plus souvent les sites S (nombre de visites), et/ou (2) il les exploite plus intensément (temps de pâturage, nombre de bouchées, quantité ingérée) à chaque visite. Vivas et Saether (1987, élan) et Distel *et al* (1995, bovins) ont par exemple montré que les visites ne sont pas forcément plus fréquentes sur les sites riches, mais que l'intensité d'exploitation d'un site augmente avec sa richesse (figure 2). Plutôt que de « sélection », il s'agit dans ces cas d'« utilisation sélective ».

Les herbivores choisissent et utilisent les sites d'alimentation en fonction de leur valeur alimentaire et de leur répartition dans l'habitat. La valeur alimentaire d'un site est liée à la biomasse et la structure (hauteur, densité) de ses ressources ainsi qu'à leur qualité (digestibilité, teneurs en azote et en composés secondaires) et leur nature (espèces végétales). A l'échelle de la station alimentaire, les facteurs influençant les décisions de l'animal semblent moins clairs. Nous en discuterons les raisons et présenterons les principales hypothèses.

2.1 / Effet de la valeur alimentaire des sites

a / Sélection des sites et vitesse d'ingestion

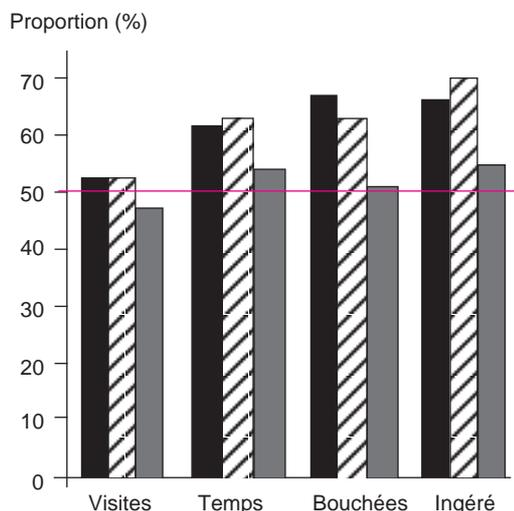
En accord avec les prédictions d'optimisation, les animaux sélectionnent généralement les sites qui leur permettent la plus forte vitesse d'ingestion. Face à deux couverts végétaux structurellement différents (hauteur et densité), les ovins préfèrent généralement celui qu'ils peuvent consommer le plus vite (Black et Kenney 1984, Illius *et al* 1992). La vitesse d'ingestion dépend de la quantité de ressource sur le site, mais aussi de sa facilité de récolte. Pour les herbivores, cette dernière peut être liée à la structure (densité, hauteur de l'herbe) et à la fibrosité du couvert (résistance au cisaillement).

Les sites alimentaires les plus riches ne sont pas forcément visités plus souvent, mais sont exploités plus intensément.

Figure 2. Répartition du nombre de visites, du temps de pâturage, du nombre de bouchées et des quantités ingérées entre deux types de site. Chaque parcelle expérimentale de 10 m × 10 m contient 16 sites de 0,6 m × 0,6 m disposés en quatre colonnes et quatre lignes séparées par des allées de 1,5 m de large (Distel *et al* 1995).

Témoin (pour les trois types de sites S1, S2 et S3) : hauteur = 7,5 cm, densité d

- S1 : hauteur = 12 cm, densité d
- ▨ S2 : hauteur = 7,5 cm, densité d/2
- S3 : hauteur = 12 cm, densité d/2



Les herbivores ne semblent pas capables d'estimer la vitesse d'ingestion *a priori*. Pour sélectionner leurs sites, ils se fient à des indicateurs de cette vitesse telles la hauteur de l'herbe (Illius *et al* 1992, Demment et Laca 1993, Laca *et al* 1993) et, de moindre façon, la densité, plus difficile à estimer visuellement (Bazely 1988). Illius *et al* (1992) ont observé que les différences de vitesse d'ingestion entre deux couverts n'expliquaient que 18 % de la variance de la répartition de l'ingéré entre les deux alternatives tandis que les différences de hauteur de l'herbe et de teneur en trèfle en expliquaient 60 %. L'aspect brillant peut aussi indiquer les sites riches en azote (Bazely 1988). Enfin, les herbivores utilisent aussi certainement l'information acquise en pâturant les sites pour renforcer l'exploitation des plus intéressants (Illius *et al* 1992, Distel *et al* 1995).

Les préférences alimentaires influencent aussi le choix des sites et expliquent en partie la diversité des régimes sélectionnés. Mais elles seraient subordonnées à la maximisation de la vitesse d'ingestion à court terme : des chèvres qui avaient le choix entre cinq espèces végétales (offertes par paires à même hauteur de l'herbe) ont en effet sélectionné un régime qui tendait à maximiser leur vitesse d'ingestion instantanée plutôt que d'exprimer des préférences liées à l'espèce végétale (Illius *et al* 1998). De même, en conditions naturelles de pâturage, des bovins, des équins et des cervidés ont tous sélectionné un régime composé majoritairement des plantes offrant la plus forte vitesse d'ingestion de matière organique (bovins 58 %, équins 52 % et cervidés 72 % ; Van Wieren 1996). L'importance de la proportion restante semble cependant indiquer que

la vitesse d'ingestion n'est pas la seule règle de choix.

En général, la qualité de la ressource des herbivores varie en sens inverse de la quantité. Par exemple, une herbe mature est haute mais de faible valeur nutritionnelle, alors qu'un couvert végétatif est moins haut mais de valeur nutritionnelle plus élevée. Les animaux doivent donc trouver un compromis entre leur vitesse d'ingestion à court terme et leur vitesse de transformation de l'ingéré à plus long terme (Wallis de Vries et Daleboudt 1994, Newman *et al* 1995, Wilmshurst *et al* 1995, Wilmshurst et Fryxell 1995). Wilmshurst *et al* (1995) ont offert à des wapitis des repousses de 2, 4, 6, 8 et 10 semaines couvrant chacune 20 % de la parcelle. Les wapitis ont utilisé préférentiellement (30 % du temps de pâturage) les sites de biomasse et de qualité intermédiaires (4 semaines de repousse) par rapport aux sites de 2 semaines (meilleure qualité mais quantité faible ; 2 % du temps de pâturage) ou de 6, 8 et 10 semaines (ressource plus abondante mais de moins bonne qualité ; 26 %, 24 %, et 18 % du temps de pâturage). Wallis de Vries et Daleboudt (1994) ont observé que les bovins sélectionnaient les repousses les plus âgées uniquement lorsque l'utilisation exclusive des sites ras ne leur permettait pas de couvrir leurs besoins journaliers en un temps limité. De même, des ovins et des bovins se sont progressivement reportés sur la ressource préalablement délaissée (bande d'herbe épiée au pâturage ou mauvais foin en bâtiment) lorsque la ressource préférée (bande d'herbe végétative au pâturage ou regain en bâtiment) est devenue moins accessible (Dumont *et al* 1995, Dumont et Petit 1995).

La sélection des sites les plus profitables est d'autant plus marquée que le contraste entre les différents sites est fort (Wallis de Vries et Daleboudt 1994). Par exemple, des bovins exploitant 16 sites (plateaux d'herbe) disposés en ligne tous les 1,2 m, de 10 cm de hauteur d'herbe moyenne, n'ont pâturé que les plus hauts lorsque la différence de hauteur était importante, 15 vs 5 cm (figure 3). Par contre, ils se sont reportés en partie sur les « moins intéressants » lorsque la diminution du contraste (12,5 vs 7,5 cm) a réduit le bénéfice de la sélection (Laca *et al* 1993) tout en augmentant la difficulté de discrimination (Wallis de Vries et Daleboudt 1994).

b / Utilisation des sites selon les ressources

Les choix des herbivores ne sont en général pas aussi absolus que les prédictions de la TAO. L'animal ne sélectionne plus uniquement les meilleurs sites (en terme de vitesse d'ingestion) mais utilise les différentes alternatives proportionnellement à leur richesse ("matching", tableau 1). Cette utilisation sélective des différents sites a fréquemment été observée chez diverses espèces d'herbivores : l'élan (Vivas et Saether 1987), le wapiti (Langvatn et Hanley 1993, Wilmshurst *et al*

Les sites les plus profitables sont d'autant plus nettement choisis que leurs caractéristiques diffèrent de celles des sites voisins.

Figure 3. Temps de pâturage en fonction de la distance entre les sites et de leur hauteur d'herbe. Les bovins pâturaient 9 « environnements » issus de la combinaison de 3 distances entre sites et de 3 hauteurs d'herbe (Laca *et al* 1993).

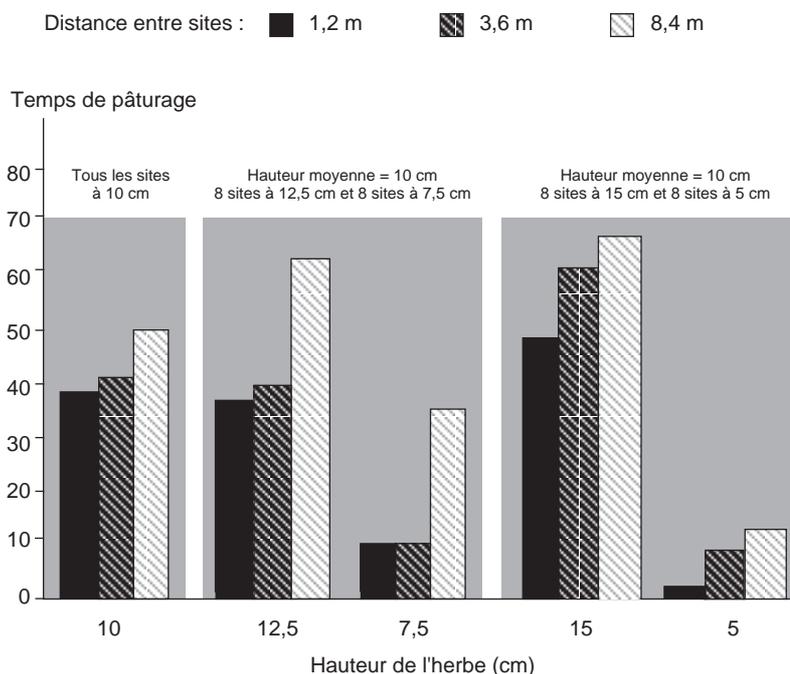


Tableau 1. Répartition optimale de l'activité alimentaire d'un individu entre les différents sites de son habitat.

La répartition optimale de l'activité alimentaire d'un individu entre les différentes ressources alimentaires de son habitat est donnée par la relation :

$$N_1 / N_2 = R_1 / R_2$$

avec N_i le nombre de bouchées, ou le temps de pâturage, ou les quantités ingérées, et R_i la vitesse d'ingestion sur le site i .

Plus précisément, on peut exprimer l'ajustement du comportement alimentaire d'un animal aux ressources disponibles sur les sites par :

$$N_1 / N_2 = b.(R_1 / R_2)^a$$

où a est un estimateur de la sensibilité de l'animal aux quantités relatives de ressources sur les différentes sites. $a = 1$ correspond à l'adéquation parfaite entre la répartition de l'activité alimentaire d'un animal et la répartition des ressources, $a > 1$ et $a < 1$ correspondent à des répartitions de l'activité alimentaire induisant respectivement une sur et sous-exploitation des sites riches.

b est une estimation du biais qui correspond à toute préférence pour un site par rapport à un autre qui ne s'explique pas par le ratio des ressources. Il recouvre l'influence de facteurs tels les risques de prédation, la topographie, la localisation des points d'eau, etc.

1995), les ovins (Illius *et al* 1992 et 1998) et les bovins (Distel *et al* 1995). Elle s'explique généralement par la nécessité d'un échantillonnage régulier pour réactualiser la valeur des sites dans un environnement complexe et changeant, ou, plus simplement, comme une discrimination imprécise de cette valeur (Wilmhurst et Fryxell 1995, Wilmhurst *et al* 1995, Illius *et al* 1998). Elle peut aussi être liée au temps de reconnaissance nécessaire à l'animal pour déterminer la valeur d'un site lorsqu'il y pénètre (Pyke 1984). A court terme (repas), elle peut aussi s'expliquer par la diminution de la valeur relative des sites riches consommés, qui conduit les animaux à se reporter progressivement sur les sites initialement moins intéressants (Hirvonen et Ranta 1996). Enfin, lorsque les sites riches sont dispersés, l'animal peut s'alimenter en partie sur les sites pauvres intercalés lors de ses déplacements.

2.2 / Effet de la répartition spatiale des sites dans l'habitat

a / Distance entre sites

Pour maximiser sa vitesse d'ingestion, un herbivore doit faire un compromis entre « rester sur un site qui s'appauvrit » et « se déplacer vers un site plus riche », c'est-à-dire entre la réduction de la vitesse d'ingestion due à la diminution des ressources sur le site en cours d'exploitation et celle liée au temps de dépla-

cement (Laca *et al* 1994). Lorsque le temps de déplacement entre sites augmente, cela se traduit par une exploitation plus intense des sites (Bazely 1988, Demment et Laca 1993, Laca *et al* 1993 cf. figure 3, Shipley et Spalinger 1995), conformément aux prédictions des modèles de maximisation de la vitesse d'ingestion (Charnov 1976). L'augmentation des quantités ingérées par site peut plus que compenser l'augmentation de la distance entre sites (Demment et Laca 1993). Pratiquement, pour une même biomasse à l'hectare, une répartition hétérogène des ressources sera alors plus profitable en terme de quantités ingérées par animal sélectif qu'une répartition plus homogène.

Sur un couvert homogène continu, la règle de déplacement est peu importante car la fréquence de rencontre avec les ressources n'est pas limitante (Spalinger et Hobbs 1992, Ward et Saltz 1994). Si, en plus, la ressource est abondante, la vitesse d'ingestion élevée permet aux animaux de consacrer plus de temps aux déplacements pendant lesquels ils peuvent aussi mastiquer les grosses bouchées. Ils ont malgré tout tendance à limiter leurs déplacements. Des moutons qui s'alimentaient sur des placettes de luzerne très apparentes implantées dans une parcelle rase se déplaçaient d'une placette à la plus proche (75 % des déplacements) ou à l'une des trois plus proches (90 % des déplacements ; Gross *et al* 1995). La règle du « voisin le plus proche » semble s'appliquer lorsque l'animal peut voir les sites disponibles et qu'ils sont de même valeur. Lorsque les sites sont plus éloignés, certains modèles supposent que l'animal utilise sa mémoire pour se déplacer directement vers les sites préférés (Turner *et al* 1993). L'animal peut aussi décider de se déplacer au hasard jusqu'à ce qu'il rencontre un site intéressant (Roese *et al* 1991).

Sur des couverts hétérogènes, la sélection des sites préférés peut augmenter considérablement la distance parcourue (Stuth 1991). Les animaux peuvent alors marcher plus vite pour limiter le temps de déplacement (Spalinger et Hobbs 1992, Parsons *et al* 1994, Shipley et Spalinger 1995, Dumont *et al* 1998, Roguet *et al* 1998b). Ils peuvent également se reporter partiellement sur les sites moins préférés (Gillingham et Bunnell 1989, Dumont et Petit 1995). Ainsi, des agnelles ont augmenté la proportion du temps passé à consommer un foin pailleux disponible à volonté lorsque le déplacement nécessaire pour obtenir un bon foin offert en quantité limitée a augmenté (Dumont *et al* 1998). En fait, la préférence (proportion du temps passé à consommer) pour le bon foin était la même quand une quantité double récompensait un déplacement double (46 m au lieu de 23 m). La décision de se déplacer n'était pas liée à la valeur absolue du site atteint, mais plus au rapport de la récompense obtenue à la distance parcourue. Dans un essai de modélisation du comportement alimentaire de l'élan, Roese *et al* (1991) ont utilisé avec succès une règle de déplacement semblable où l'animal juge l'intérêt

Pour maximiser sa vitesse d'ingestion, l'herbivore fait un compromis entre continuer d'exploiter un site qui s'appauvrit et se déplacer vers un site plus riche.

nutritionnel des différents buissons disponibles qu'il rapporte à leur éloignement respectif.

b / Nature de la répartition des sites

Clarke *et al* (1995) ont étudié comment des ovins utilisaient des placettes préférées d'herbe distribuées soit en un seul vaste site, soit en 4 moyens, soit en 12 petits au sein d'une parcelle de bruyère. Pour chaque distribution, l'herbe représentait 20 % de la surface de la parcelle. Le type de distribution de l'herbe a influencé la répartition du temps de pâturage des ovins entre l'herbe et la bruyère. Plus les ressources d'herbe étaient dispersées, plus ils passaient de temps à pâturer la bruyère, 9, 25 et 43 % pour 1, 4 et 12 sites d'herbe. Ce report a été attribué à l'augmentation des zones de bordure. De plus, les moutons rencontraient plus fréquemment des zones de bruyère lors de leurs déplacements, ces derniers étant aussi plus fréquents en raison de la déplétion plus rapide des petits sites d'herbe par rapport à de plus grands. L'agrégation forte des sites au sein de l'habitat et le surpâturage qui en résulte présentent un double inconvénient : (1) pour l'animal, une diminution forte de la quantité de ressources préférées, (2) pour certaines espèces végétales surexploitées, une difficulté à persister.

2.3 / Sélection et utilisation des stations au sein des sites

Il est probable que des règles de décision s'appuyant sur l'évaluation des coûts et des bénéfices des choix entre différentes alternatives soient valables à tous les niveaux d'échelle, de la sélection de l'habitat à celle de la bouchée. Cependant, plus l'échelle s'affine, plus ces coûts et bénéfices deviennent faibles et probablement difficiles à déterminer par l'animal. En effet, « il apparaît évident à partir des expériences de conditionnement opérant que la valeur marginale de nombreux comportements diminue avec l'augmentation de la fréquence de ces comportements » (Staddon 1983).

Au sein d'un site, le bénéfice du choix entre stations qui nécessiterait l'acquisition d'une information suffisante est relativement faible par rapport à une recherche plus aléatoire (Wallis de Vries et Schippers 1994), d'autant que les déplacements courts entre stations permettent de rectifier rapidement une « erreur » de sélection. Le nombre important des stations, leur petite taille, leurs ressources peu différentes impliquent en effet que l'animal devrait fournir un effort considérable pour discriminer leur intérêt relatif et mémoriser leur emplacement.

Arditi et Dacorogna (1985) ont proposé l'existence d'une biomasse critique (seuil) par station qui séparerait les stations sélectionnées et les stations refusées. Un animal exploitant une ressource continue s'arrêterait pour pâturer une station si et seulement si la biomasse de cette dernière est supérieure au

seuil, et continuerait de marcher dans le cas contraire. Le seuil d'acceptation serait conditionné par l'expérience récente (la rencontre avec une station de bonne/mauvaise qualité rehausse/rabaisse ce seuil) et le degré de satiété de l'animal (Senft *et al* 1987).

L'utilisation de la vitesse d'ingestion comme règle d'abandon d'une station est rendue difficile par deux phénomènes cumulés : (1) les déplacements entre stations étant souvent très brefs, l'effet rémanent de la vitesse d'ingestion obtenue sur la station précédente peut affecter l'estimation de la vitesse d'ingestion sur la station en cours ; (2) cet effet rémanent a d'autant plus d'impact que les temps de séjour et les prélèvements par station au cours d'une visite sont faibles, peut-être trop pour permettre à l'animal de ressentir la diminution de la vitesse d'ingestion (Illius *et al* 1992). Senft *et al* (1987) suggèrent que la sélection du régime au sein d'un site est un processus de « maximisation instantanée » qui dicte l'acceptation séquentielle des éléments les plus palatables rencontrés sur chaque station jusqu'à ce que la palatabilité diminue en deça d'un certain niveau. L'animal pourrait s'arrêter de pâturer sur une station lorsque la plus grande partie du fourrage vert a été complètement consommée (Stuth 1991). Il serait intéressant de déterminer si la règle d'abandon des stations est un seuil absolu (biomasse ou hauteur de l'herbe résiduelle) ou relatif, i.e. une proportion à peu près constante de la biomasse disponible (Vivas et Saether 1987, Kotler *et al* 1993), de la hauteur de l'herbe ou de la masse de feuilles vertes. Quoiqu'il en soit, les seuils ou proportions sont atteints plus tard sur les stations riches que sur les pauvres : le temps de pâturage par station (et la quantité prélevée) augmente donc avec la richesse de la station (Novellie 1978, Ruyle et Dwyer 1985, El Aich *et al* 1989, Shipley et Spalinger 1995, Roguet *et al* 1998a, b).

Jiang et Hudson (1993) ont montré que ni un nombre donné de bouchées, ni un temps de pâturage donné, ni la diminution de la fréquence de préhension (en dessous de la valeur moyenne pour la saison) n'étaient utilisés comme règle d'abandon d'une station par le wapiti. La seule indication était l'angle constant du cou au moment du départ, suggérant, selon les auteurs, le rôle important de facteurs biocinétiques.

2.4 / Conclusion

La plupart des études montrent que les lois de réponse des herbivores aux contraintes alimentaires de leur environnement sont en accord avec les prédictions qualitatives des modèles de maximisation de la vitesse d'ingestion. Les choix des animaux sont cependant rarement absolus comme l'indiquerait la stricte application des modèles de sélection des sites. Quantitativement, les rares tests réalisés (Bazely 1988, Aström *et al* 1990, Distel *et al* 1995, Roguet 1997) ont montré des différences importantes entre les observations

et les prédictions. Trois raisons sont généralement avancées :

- déterminer précisément, même en conditions standardisées, la valeur des sites et des stations en terme de vitesse d'ingestion est particulièrement difficile (Illius *et al* 1998) ;

- la TAO repose sur des hypothèses peu réalistes (par exemple la connaissance parfaite de l'environnement). D'autre part, le pas de temps sur laquelle elle s'applique reste à définir. Wallis de Vries et Daleboudt (1994) suggèrent que les herbivores maximiseraient leur ingestion d'énergie sur une base journalière. Vérifier les prédictions des modèles d'optimisation lors de tests de courte durée n'est alors peut-être pas adapté ;

- le choix et l'utilisation des sites alimentaires ne sont pas influencés uniquement par des facteurs trophiques, mais aussi par l'environnement non alimentaire et par les caractéristiques propres de l'animal étudié.

Tout ceci ne discrédite pas l'utilité de la TAO pour étudier le comportement alimentaire des herbivores (Illius *et al* 1992, Wilmshurst et Fryxell 1995, Laca et Demment 1996, Van Wieren 1996). Les prédictions sont utilisées comme des références auxquelles on compare les performances des animaux dans diverses situations. Les écarts entre valeurs observées et valeurs prédites génèrent de nouvelles hypothèses qui sont intégrées dans les modèles et, par « itération », permettent d'affiner notre compréhension du comportement alimentaire (Owen-Smith et Novellie 1982).

3 / Influence de l'environnement non alimentaire

Pour un animal, l'intérêt d'un site est lié à sa valeur alimentaire mais aussi aux risques de prédation, à la présence d'eau, d'abri, au microclimat et à la topographie (Bailey *et al* 1996).

Les risques de prédation imposent une contrainte à la maximisation de la vitesse d'ingestion via (1) un coût en temps/énergie de vigilance qui peut être important : 2 à 95 % du temps d'alimentation chez les Ongulés (Underwood 1983), et (2) la perte de précision dans la discrimination des différents sites, les animaux ayant des capacités limitées à traiter simultanément plusieurs informations (Dukas et Ellner 1993). Le compromis entre la maximisation de la vitesse d'ingestion et la minimisation des risques de prédation a été très étudié sur d'autres espèces que les herbivores. Kotler et Blaustein (1995, rongeurs) et Nonacs et Dill (1990, fourmis) ont montré qu'un site risqué devait contenir respectivement 8 et 25 fois plus de nourriture qu'un site sûr pour être considéré d'égale valeur. Pour un ruminant, la stratégie optimale peut consister à sélectionner les couverts qui lui permettent une vitesse d'ingestion élevée même si les ressources sont de mauvaise qualité. Le temps de rumination plus long pourra

être mis à profit pour surveiller simultanément les prédateurs (Newman *et al* 1995). Les risques de prédation modifient aussi l'utilisation des sites. Des chèvres ont exploité moins intensément des sites où le risque de prédation était fort que des sites abrités, consommant respectivement 25 vs 45 % des ressources (Kotler *et al* 1993).

La localisation des points d'eau influence fortement le choix des sites d'alimentation, en milieux secs (Williamson *et al* 1988) comme en climat tempéré (Irving *et al* 1995). La topographie impose des barrières physiques au déplacement. Les pentes augmentent le temps et l'énergie nécessaires pour parcourir une distance donnée. Les bovins et les chevaux évitent des pentes supérieures respectivement à 30 et 50 % (Ganskopp et Vavra 1987). La topographie fournit aussi des zones refuges contre les intempéries et les prédateurs : des brebis Bighorn suitées exploitent plus intensément les habitats inaccessibles aux prédateurs (Berger 1991), et un chamois de l'Himalaya, le goral, sélectionne volontiers les pentes raides supérieures à 30 degrés (Mishra et Johnsengh 1996). Le degré d'ouverture du milieu conditionne la présence ou l'absence de certaines espèces animales : les ongulés grégaires évitent les couverts boisés, car les déplacements de groupe et le contact visuel entre les individus y sont moins aisés (Jarman 1974). Le microclimat influence la sélection des sites alimentaires et les déplacements. Les antilopes préfèrent les zones à l'abri des vents dominants et réchauffés par le soleil (Ryder et Irwin 1987), les vents forts pouvant limiter les déplacements.

4 / Influence des caractéristiques animales

Les herbivores sont influencés dans leurs choix alimentaires par certaines de leurs caractéristiques. Celles-ci ont été l'objet de nombreuses revues (Dumont 1997) et concernent : (1) le gabarit de l'animal, (2) les capacités qui lui sont liées : digestion, sélection et marche, (3) les préférences alimentaires, (4) la motivation à ingérer et l'état physiologique. La sélection des sites d'alimentation implique aussi que l'animal soit capable de discriminer leur valeur relative. La mémorisation de l'emplacement des sites préférés lui permet également d'y retourner plus facilement. Nous considérerons ici uniquement l'influence des capacités cognitives et du comportement social, car ces deux facteurs ont été les moins souvent revus (Laca et Demment 1996).

4.1 / Les capacités cognitives

Les capacités cognitives incluent les aptitudes de perception, de discrimination, d'apprentissage et de mémorisation qui permettent à un animal de s'adapter à son environnement.

L'intérêt d'un site alimentaire dépend aussi de la présence de points d'eau et d'abris, de la topographie et des risques de prédation.

Laca *et al* (1993) ont observé que des bovins sur des couverts hétérogènes sont capables de distinguer des stations qui diffèrent de l'environnement par moins de 5 cm de hauteur. Illius *et al* (1992) ont montré que la sélection par des ovins entre deux plateaux d'herbe était influencée par la différence de teneur en trèfle (facteur testé), mais aussi par des différences de hauteur de l'herbe inférieures à 2,7 cm. Cependant, Wilmhurst *et al* (1995) et Illius *et al* (1998) invoquent les limites des capacités de discrimination des animaux pour expliquer les préférences partielles.

L'expérience d'un animal pendant son jeune âge (apprentissage avec la mère) et au cours de sa vie (acquisition d'habitudes alimentaires) influencent son comportement alimentaire. Quatre semaines après le sevrage, des agneaux pâturent préférentiellement les espèces végétales auxquelles ils ont été habitués avec leur mère avant ou pendant le sevrage (Ramos et Tennesen 1992). L'imprégnation alimentaire est particulièrement forte au cours de la transformation de l'appareil digestif du jeune ruminant (Provenza et Balph 1987). Avec le temps, l'animal acquiert des habitudes alimentaires dont l'influence peut perdurer longtemps (plus de quatre ans chez des chèvres ; Biquand et Biquand-Guyot 1992) ou non (moins de 3-4 semaines chez des agneaux ; Olson *et al* 1996) selon l'âge des animaux.

L'utilisation de la mémoire spatiale pour retourner aux sites alimentaires préférés a été démontrée chez de nombreuses espèces dont les cervidés (Gillingham et Bunnell 1989), les bovins (Bailey *et al* 1989) et les ovins (Edwards *et al* 1996). Elle augmente l'efficacité de l'animal à exploiter les ressources de l'habitat (Gillingham et Bunnell 1989), en diminuant le temps nécessaire à la recherche et à l'échantillonnage. Edwards *et al* (1996) ont montré que les ovins sont capables de mémoriser les emplacements de quatre bols pleins parmi 32 dans une parcelle de 30 x 45 m, d'autant plus rapidement que ces emplacements sont associés à des indices (touffes de ray-grass ou de trèfle sous cage ; Edwards *et al* 1996 et 1997).

On peut distinguer la « mémoire de référence » (au moins 20 jours pour les Ongulés), qui permet aux animaux de se rappeler la localisation et la nature des sites pendant longtemps, et la « mémoire vive » (au moins 8 h pour les Ongulés), qui contient les sites récemment consommés (Bailey *et al* 1989 et 1996). La mémoire serait sélective : les sites pauvres seraient oubliés moins rapidement que les sites riches car les grands herbivores seraient plus sensibles aux conséquences négatives que positives de leurs décisions (Bailey *et al* 1989). Certains modèles de sélection des sites alimentaires ont incorporé la mémorisation de la localisation des sites (Saarenmaa *et al* 1988, Folse *et al* 1989, Bailey *et al* 1996).

Les limites des capacités des animaux à collecter, analyser et synthétiser l'information (Real 1991) les contraignent certainement à

utiliser des règles de décision empiriques simples pour sélectionner et abandonner leurs sites alimentaires. L'augmentation marginale d'efficacité alimentaire ne compenserait en effet probablement pas le temps/énergie supplémentaire nécessaire à la transformation d'une information plus complète (Wallis de Vries et Schippers 1994, Gross *et al* 1995). L'efficacité alimentaire peut même être réduite par la surcharge d'information et par la confusion et la fatigue qui en résultent (Milinski 1990).

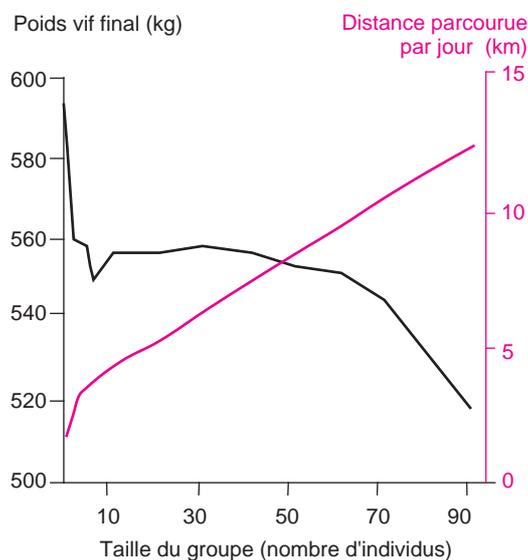
4.2 / L'organisation sociale

L'influence des facteurs sociaux sur les choix des individus augmente lorsque l'échelle d'étude s'élargit (de la touffe d'herbe à l'habitat). A l'échelle de la touffe d'herbe, les caractéristiques de la bouchée (profondeur, surface, masse, qualité) sont peu influencées par la présence de congénères ; des jeunes cerfs peuvent cependant avoir une fréquence de préhension plus faible à proximité d'un animal dominant alors qu'elle est inchangée près d'un animal subordonné (Thouless 1990). L'attrait du groupe et les déplacements collectifs influencent les distances parcourues par les individus (Owen-Smith et Novellie 1982), ainsi que la sélection et l'utilisation des stations. Un animal peut pâturer plus longtemps une station si les suivantes sont occupées (Bazely 1988) ou se faire chasser par un individu dominant. Les motivations à rester au sein du groupe ou à se déplacer vers un site préféré peuvent entrer en conflit. Scott *et al* (1995) ont observé que chez des groupes d'animaux élevés ensemble depuis leur jeune âge, l'attraction sociale était plus forte que l'attraction pour un bon site alimentaire. Au contraire, chez des groupes récemment constitués, les animaux s'écartaient plus volontiers de leurs congénères pour aller exploiter les sites qu'ils préféraient. L'issue du conflit entre motivations sociale et alimentaire dépend non seulement de la force des relations entre les individus du groupe, mais aussi de leur connaissance de l'environnement. Dans un environnement nouveau, des agneaux sont fortement influencés par l'emplacement de leurs congénères pour choisir leurs sites d'alimentation. Dans un environnement familier, ils expriment plus volontiers leurs préférences alimentaires (Scott *et al* 1996).

Le pâturage en groupe permet aux individus de limiter leur risque de prédation (Jarman 1974, Fritz et de Garine-Wichatitsky 1996) et de profiter de l'expérience des autres membres pour localiser et déterminer la qualité des sites. La grégarisme a aussi un coût en termes de compétition, d'agressivité et d'erreur de jugement du « leader ». Wallis de Vries (1996) a modélisé l'effet de la taille du groupe sur le nombre de sites visités et la distance parcourue par jour par un individu dans un environnement contenant 100 sites. Lorsque la taille du groupe augmente, la déplétion des ressources sur les sites est plus rapide. Par conséquent, les animaux se déplacent plus fréquemment et doivent parcourir

Les choix alimentaires sont fonction des caractéristiques, notamment physiques, de l'animal, mais aussi de ses capacités de perception, d'apprentissage et de mémorisation.

Figure 4. Simulation de l'effet de la taille du groupe sur la distance parcourue quotidiennement par un individu et sur son poids vif final. La durée de la simulation était de 100 jours, avec 100 sites distribués au hasard sur une grille de 100 × 100. Le poids vif initial des bovins était de 500 kg (Wallis de Vries 1996).



une distance plus importante pour couvrir leurs besoins (figure 4). Au-delà d'un certain nombre d'individus dans le groupe, la diminution des ressources disponibles par individu peut limiter fortement la prise de poids au cours des 100 jours de simulation (figure 4).

Fritz et de Garine-Wichatitsky (1996) ont montré que les antilopes sélectionnaient les sites alimentaires (buissons) sur la base de leur biomasse en feuilles accessibles mais aussi en fonction du nombre d'autres animaux s'alimentant avec elles : elles « anticipaient » les conséquences de la compétition alimentaire en sélectionnant les sites dont la richesse était proportionnelle à la taille du groupe. La taille du groupe est donc un facteur à considérer pour comprendre comment un individu perçoit la distribution spatiale et la valeur des sites alimentaires.

Conclusion

Le comportement alimentaire des herbivores peut être hiérarchisé en une succession de décisions qui oriente l'animal sur un habitat dans lequel il choisit et exploite des sites d'alimentation, des stations puis des bouchées. Ces décisions sont influencées par de nombreux facteurs liés à l'environnement non alimentaire, aux ressources trophiques, et à l'animal (tableau 2). L'importance des facteurs non alimentaires dans l'utilisation de l'habitat est à relativiser selon le type d'animal (domestique/sauvage), son milieu (tempéré/tropical), son organisation sociale (plus ou moins grégaire).

En situations de choix simples, avec un minimum de contraintes, les animaux exploitent préférentiellement les sites qui leur permettent de maximiser leur vitesse d'ingestion.

Tableau 2. Récapitulatif des objectifs et des facteurs influençant les décisions de l'animal aux différentes échelles spatio-temporelles (Senft et al 1987, Bailey et al 1996).

Echelle spatiale	Echelle temporelle	Définition	Critères de sélection potentiels	Mécanismes susceptibles d'influencer le comportement alimentaire	Objectifs
Bouchée	1-2 sec	Mouvement mâchoire, langue et cou	Nutriments, toxines, composés secondaires, hauteur et structure de la plante	Vitesse d'ingestion, sélection du régime, conséquences post-ingestives	Maximiser l'ingestion de nutriments, minimiser l'ingestion de toxines, équilibre nutritionnel
Station alimentaire	5-100 sec	Surface accessible sans déplacement des pattes avant	Quantité et qualité des ressources alimentaires, Espèce végétale, Interactions sociales	Vitesse d'ingestion, maximisation instantanée	Maximiser l'ingestion de nutriments, minimiser l'ingestion de toxines, équilibre nutritionnel, optimiser l'efficacité alimentaire (□?)
Site alimentaire	minutes - heures	Réorientation de l'animal vers un nouvel emplacement, long déplacement	Quantité et qualité des ressources alimentaires, Espèce végétale, Interactions sociales, Topographie, Distance au point d'eau, Risque de prédation	Vitesse d'ingestion, TAO et règles empiriques, mémoire spatiale	Optimiser l'efficacité alimentaire (énergie ingérée / énergie dépensée)
Habitat	semaines, mois, années	Migration, dispersion	Présence d'eau, Quantité de ressources, Compétition sociale, Thermorégulation	Transhumance, migration, mémoire spatiale	Maintenir les quantités ingérées, éviter les stress physiques

En conditions naturelles, soumis à de multiples contraintes externes (point d'eau, abri, topographie, prédation, congénères...) et internes (limites des aptitudes de mémorisation, de discrimination...), ils doivent faire des compromis, notamment entre ingestion / prédation, entre quantité / qualité. Il se peut aussi que l'animal ne cherche pas à optimiser son alimentation, mais se contente de répondre aux besoins minimaux nécessaires à sa survie et à sa reproduction, notamment lorsque ses besoins sont faibles (Nonacs 1993).

« Optimaux » ou « satisfaisants », les choix des animaux sont aussi certainement influencés par les sensations agréables (gustatives, olfactives ou tactiles) que leur procurent les aliments (Provenza et Balph 1990). Difficile à quantifier, l'hédonisme (recherche de sensations agréables) influence probablement moins la sélection des sites (l'animal peut cependant se rappeler l'emplacement des sites les plus « agréables » à pâturer) que leur utilisation (sélection des feuilles vertes, de certaines espèces végétales). Les herbivores semblent aussi capables, de façon innée (Provenza et Balph, 1990) et/ou acquise (apprentissage

des effets post-ingestifs des choix antérieurs) (Provenza 1995), de déterminer les caractéristiques nutritionnelles ou toxiques des plantes qu'ils consomment. Dans ce cas, la sélection des sites pourrait aussi s'expliquer en partie par le désir d'ingérer un régime équilibré (« sagesse nutritionnelle » ; Westoby 1974 et 1978, Owen-Smith et Novellie 1982, Provenza et Balph 1990, Wallis de Vries et Schippers 1994, Van Wieren 1996).

La valeur alimentaire des sites, mais aussi leur répartition spatiale sont apparues comme des facteurs essentiels de la répartition des ongulés dans l'habitat. La compréhension des règles d'utilisation des ressources végétales par les herbivores a un intérêt théorique mais aussi pratique. Elle devrait permettre de mieux gérer les populations d'herbivores et l'évolution de la végétation. Déjà, des modèles d'aide à la décision commencent à intégrer les règles de choix et d'utilisation des ressources et leurs contraintes pour prédire « où les animaux vont pâturer » et « ce qu'ils prélèvent sur chaque type de site » (Armstrong 1991), ainsi que leur impact sur la végétation (Wallis de Vries 1996).

Références

- Arditi R., Dacorogna B., 1985. Optimal foraging in nonpatchy habitats. I. Bounded one-dimensional resource. *Math. Biosci.*, 76, 127-145.
- Armstrong H.M., 1991. Predicting the effects of large herbivores on hill vegetation in the UK. The art and graph of modelling in applied biology. *Aspects of Applied Biology*, 26, 217-220.
- Aström M., Lundberg P., Danell K., 1990. Partial prey consumption by browsers : trees as patches. *J. Anim. Ecol.*, 59, 287-300.
- Bailey D.W., Rittenhouse L.R., Hart R.H., Richards R.W., 1989. Characteristics of spatial memory in cattle. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 23, 331-340.
- Bailey D.W., Gross J.E., Laca E.A., Rittenhouse L.R., Coughenour M.B., Swift D.M., Sims P.L., 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *J. Range Manage.*, 49, 387-397.
- Bazely D.R., 1988. Foraging behaviour of sheep (*Ovis aries* L.) grazing on swards of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). Thesis, Univ. Oxford.
- Berger J., 1991. Pregnancy incentives, predation constraints and habitat shifts : experimental and field evidence for wild bighorn sheep. *Anim. Behav.*, 41, 61-77.
- Biquand S., Biquand-Guyot V., 1992. The influence of peers, lineage and environment on food selection of the criollo goat (*Capra hircus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 34, 231-245.
- Black J.L., Kenney P.A., 1984. Factors affecting diet selection by sheep. II. Height and density of pasture. *Aust. J. Agric. Res.*, 35, 565-578.
- Charnov E.L., 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.*, 9, 129-136.
- Clarke J.L., Welch D., Gordon I.J., 1995. The influence of vegetation pattern on the grazing of heather moorland by red deer and sheep. I. The location of animals on grass/heather mosaics. *J. Appl. Ecol.*, 32, 166-176.
- Demment M.W., Laca E.A., 1993. The grazing ruminant : models and experimental techniques to relate sward structure and intake. *Proc. VII World Conf. Anim. Prod.*, Edmonton, Canada, 439-460.
- Distel R.A., Laca E.A., Griggs T.C., Demment M.W., 1995. Patch selection by cattle : maximization of intake rate in horizontally heterogeneous pastures. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 45, 11-21.
- Dukas R., Ellner S., 1993. Information processing and prey detection. *Ecology*, 74, 1337-1346.
- Dumont B., 1997. Diet preferences of herbivores at pasture. *Ann. Zootech.*, 46, 105-116.
- Dumont B., Petit M., 1995. An indoor method for studying the preferences of sheep and cattle at pasture. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 46, 67-80.
- Dumont B., Petit M., D'Hour P., 1995. Choice of sheep and cattle between vegetative and reproductive cocksfoot patches. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 43, 1-15.
- Dumont B., Dutronc A., Petit M., 1998. How readily will sheep walk for a preferred forage ? *J. Anim. Sci.*, 76, 965-971.
- Edwards G.R., Newman J.A., Parsons A.J., Krebs J.R., 1996. The use of spatial memory by grazing animals to locate food patches in spatially heterogeneous environments : an example with sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 50, 147-160.
- Edwards G.R., Newman J.A., Parsons A.J., Krebs J.R., 1997. Use of cues by grazing animals to locate food patches : an example with sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 51, 59-68.

- El Aich A., Moukadem A., Rittenhouse L.R., 1989. Feeding station behavior of free-grazing sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 24, 259-265.
- Folse L.J., Packard J.M., Grant W.E., 1989. AI modelling of animal movements in a heterogeneous habitat. *Ecol. Modelling*, 46, 57-72.
- Fretwell S.D., Lucas H.L., 1970. On terrestrial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Bioth.*, 19, 16-36.
- Fritz H., De Garine-Wichatitsky M., 1996. Foraging in a social antelope : effects of group size on foraging choices and resource perception in impala. *J. Anim. Ecol.*, 65, 736-742.
- Ganskopp D., Vavra M., 1987. Slope use by cattle, feral horses, deer and bighorn sheep. *Northw. Sci.*, 61, 74-81.
- Gillingham M.P., Bunnell F.L., 1989. Effects of learning on food selection and searching behaviour of deer. *Can. J. Zool.*, 67, 24-32.
- Goddard J., 1968. Food preferences of two black rhinoceros populations. *E. Afr. Wildl. J.*, 6, 1-18.
- Gross J.E., Zank C., Hobbs N.T., Spalinger D.E., 1995. Movement rules for herbivores in spatially heterogeneous environments : responses to small scale pattern. *Landscape Ecol.*, 10, 209-217.
- Hirvonen H., Ranta E., 1996. Within-bout dynamics of diet choice. *Behav. Ecol.*, 7, 494-500.
- Illius A.W., Clark D.A., Hodgson J., 1992. Discrimination and patch choice by sheep grazing grass-clover swards. *J. Anim. Ecol.*, 61, 183-194.
- Illius A.W., Gordon I.J., Elston D.A., Milne J.D., 1998. Diet selection in grazing ruminants : A test of rate maximization. *Ecology*, in press.
- Irving B.D., Rutledge P.L., Bailey A.W., Neath A., Chanasyk D.S., 1995. Grass utilization and grazing distribution within intensively managed fields in Central Alberta. *J. Range Manage.*, 48, 358-361.
- Jarman P.J., 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Anim. Ecol. Res.*, 215-266.
- Jiang Z., Hudson R.J., 1993. Optimal grazing of wapiti (*Cervus elaphus*) on grassland : patch and feeding station departure rules. *Evol. Ecol.*, 7, 488-498.
- Kotler B.P., Blaustein L., 1995. Titrating food and safety in a heterogeneous environment : when are the risky and safe patches of equal value ? *Oikos*, 74, 251-258.
- Kotler B.P., Gross J.E., Mitchell W.A., 1993. Applying patch use to assess aspects of foraging behavior in nubian ibex. *J. Wild. Manage.*, 58, 299-307.
- Laca E.A., Demment M.W., 1996. Foraging strategies of grazing animals. In : J.Hodgson and A.W. Illius (eds), *The ecology and management of grazing systems*, 137-158.
- Laca E.A., Distel R.A., Griggs T.C., Deo G., Demment M.W., 1993. Field test of optimal foraging with cattle : the marginal value theorem successfully predicts patch selection and utilisation. XVII International Grassland Congress 8-21 Feb. 1993, Palmerston North, NZ, 709-710.
- Laca E.A., Distel R.A., Griggs T.C., Demment M.W., 1994. Effect of canopy structure on patch depression by grazers. *Ecology*, 75, 706-716.
- Langvatn R., Hanley T.A., 1993. Feeding-patch choice by red deer in relation to foraging efficiency : An experiment. *Oecologia*, 95, 164-170.
- Milinski M., 1990. Information overload and food selection. In : R.N. Hughes (ed), *Behavioural mechanism of food selection*. NATO ASI series G, 20, 721-736.
- Mishra C., Johnsengh A.J.T., 1996. On habitat selection by the goral *Nemorhaedus goral bedfordi (bovidae arhodactyla)*. *J. Zool.*, 240, 573-580.
- Newman J.A., Parsons A.J., Thornley J.H.M., Penning P.D., Krebs J.R., 1995. Optimal diet selection by a generalist grazing herbivore. *Funct. Ecol.*, 9, 255-268.
- Nonacs R., 1993. Is satisficing an alternative to optimal foraging theory ? *Oikos*, 63, 312-317.
- Nonacs R., Dill L.M., 1990. Mortality risk vs food quality trade-offs in a common currency : patch preferences. *Ecology*, 71, 1886-1892.
- Novellie P.A., 1978. Comparison of the foraging strategies of blesbok and springbok on the transvaal highveld. *J. Wild. Res.*, 8, 137-144.
- Owen-Smith R.N., Novellie P., 1982. What should a clever ungulate eat ? *Am. Nat.*, 119, 151-178.
- Parsons A.J., Thornley J.H.M., Newman J.A., Penning P.D., 1994. A mechanistic model of some physical determinants of intake rate and diet selection in a two-species temperate grassland sward. *Funct. Ecol.*, 8, 187-204.
- Provenza F.D., 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *J. Range Manage.*, 48, 2-17.
- Provenza F.D., Balph D.F., 1987. Diet learning by domestic ruminants : Theory, evidence and practical implications. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 18, 211-232.
- Provenza F.D., Balph D.F., 1990. Applicability of five diet-selection models to various foraging challenges ruminants encounter. In : R.N. Hughes (ed), *Behavioural Mechanisms of Food Selection*, 423-460. Springer Verlag, Berlin.
- Pyke G.H., 1979. Optimal foraging in bumblebees : rule of movement between flowers within inflorescences. *Anim. Behav.*, 27, 1167-1181.
- Pyke G.H., 1981. Optimal foraging in hummingbirds : rule of movement between inflorescences. *Anim. Behav.*, 29, 889-896.
- Pyke G.H., 1984. Optimal foraging theory : a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15, 523-575.
- Pyke G.H., Pulliam H.R., Charnov E.L., 1977. Optimal foraging : a selective review of theory and tests. *Quat. Rev. Biol.*, 52, 137-153.
- Ramos A., Tennessen T., 1992. Effect of previous grazing experience on the grazing behaviour of lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 33, 43-52.
- Real L.A., 1991. Animal choice behavior and the evolution of cognitive architecture. *Science*, 253, 980-986.
- Roguet C., 1997. Stratégie de pâturage des ovins à l'échelle de la station alimentaire : utilisation, déplacements. Thèse INA-PG, 111 p.
- Roguet C., Prache S., Petit M., 1998a. Development of a methodology for studying feeding station behaviour of grazing ewes. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 55, 307-316.

- Roguet C., Prache S., Petit M., 1998b. Feeding station behaviour of ewes in response to forage availability and sward phenological stage. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 56, 187-201.
- Roose J.H., Risenhoover K.L., Folse L.J., 1991. Habitat heterogeneity and foraging efficiency : an individual-based model. *Ecol. Modelling*, 57, 133-143.
- Ruyle G.B., Dwyer D., 1985. Feeding stations of sheep as an indicator of diminished forage supply. *J. Anim. Sci.*, 61, 349-353.
- Ryder T.J., Irwin L.L., 1987. Winter habitat relationships of pronghorns in southcentral Wyoming. *J. Wildl. Manage.*, 51, 79-85.
- Saarenmaa H., Stone N.D., Folse L.J., Packard J.M., Grant W.E., Makela M.E., Coulson R.N., 1988. An artificial intelligence modelling approach to simulating animal/habitat interactions. *Ecol. Modelling*, 44, 125-141.
- Scott C.B., Banner R.E., Provenza F.D., 1996. Observations of sheep foraging in familiar and unfamiliar environments : familiarity with the environment influences diet selection. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 49, 165-171.
- Senft R.L., Coughenour M.B., Bailey D.W., Rittenhouse L.R., Sala O.E., Swift D.M., 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*, 37, 789-799.
- Shipley L.A., Spalinger D.E., 1995. Influence of size and density of browse patches on intake rates and foraging decisions of young moose and white-tailed deer. *Oecologia*, 104, 112-121.
- Spalinger D.E., Hobbs N.T., 1992. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores : new models of functional response. *Am. Nat.*, 140, 325-348.
- Staddon J.E.R., 1983. Adaptive behavior and learning. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Stuth J.W., 1991. Foraging behavior. In : R.K. Heitschmidt and J.W. Stuth (eds), *Grazing Management an Ecological Perspective*, 64-83. Timber Press, Portland/Oregon.
- Thouless C.R., 1990. Feeding competition between grazing red deer hinds. *Anim. Behav.*, 40, 105-111.
- Turner M.G., Wu Y., Romme W.H., Wallace L.L., 1993. A landscape simulation model of winter foraging by large ungulates. *Ecological Modelling*, 69, 163-184.
- Underwood R., 1983. The feeding behaviour of grazing African ungulates. *Behaviour*, 84, 195-243.
- Van Wieren S.E., 1996. Do large herbivores select a diet that maximizes short-term energy intake rate ? *Forest Ecol. Manage.*, 88, 149-156.
- Vivas H.J., Saether B.E., 1987. Interactions between a generalist herbivore, the moose *Alces alces*, and its food resources : an experimental study of winter foraging behaviour in relation to browse availability. *J. Anim. Ecol.*, 56, 509-520.
- Wallace L.L., Turner M.G., Romme W.H., O'Neill R.V., Wu Y., 1995. Scale of heterogeneity of forage production and winter foraging by elk and bison. *Landscape Ecol.*, 10, 75-83.
- Wallis de Vries M.F., 1996. Resource distribution patterns of ungulate foraging behaviour. *Forest Ecol. Manage.*, 88, 167-177.
- Wallis de Vries M.F., Daleboudt C., 1994. Foraging strategy of cattle in patchy grassland. *Oecologia*, 100, 98-106.
- Wallis de Vries M.F., Schippers P., 1994. Foraging in a landscape mosaic : selection for energy and minerals in free-ranging cattle. *Oecologia*, 100, 107-117.
- Ward D., Saltz D., 1994. Foraging at different spatial scales : dorcas gazelles foraging for lilies in the Negev desert. *Ecology*, 75, 48-58.
- Westoby M., 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *Am. Nat.*, 108, 290-304.
- Westoby M., 1978. What are the biological bases of varied diets ? *Am. Nat.*, 112, 627-631.
- Williamson D., Williamson J., Ngwamotsoko K.T., 1988. Wildebeest migration in the Kalahari. *Afr. J. Ecol.*, 26, 269-280.
- Wilmshurst J.F., Fryxell J.M., 1995. Patch selection by red deer in relation to energy and protein intake : a re-evaluation of Langvatn and Hanley's (1993) results. *Oecologia*, 104, 297-300.
- Wilmshurst J.F., Fryxell J.M., Hudson R.J., 1995. Forage quality and patch choice by wapiti (*Cervus elaphus*). *Behav. Ecol.*, 6, 209-217.

Abstract

Selection and use of feeding sites and feeding stations by herbivores : a review.

A better understanding of the animal x plant interaction is needed to develop management practices which will maintain a sufficiently rich and abundant vegetation in the pastures. Such practices would permit the animals to meet their nutritional requirements, and to ensure a sufficient production, while contributing to the maintenance of the environment. This review, drawn on a large number of experimental studies, takes stock of the factors influencing the selection and use of feeding sites and stations by herbivores. First, we present the theoretical framework in which the experimental observations are discussed. The general context of Optimal Foraging Theory (OFT) and its predictions are described and discussed. Second, we analyse how forage (quantity and quality, plant species, distribution), environment (topography, distance to water, pre-

dator risk) and some animal factors (cognitive abilities, social organization) affect the choice and use of feeding sites and stations.

The OFT successfully explains the foraging behaviour of herbivores. However, animals' choices are rarely as absolute as predicted. Under natural conditions, animals not only respond to food resource, but they are also constrained by some non alimentary environmental factors and by the limits of their cognitive abilities (memory, discrimination). Other complementary approaches, such as « hedonism » and « nutritional wisdom », can partly influence animals' choices and are also briefly discussed.

Roguet C., Dumont B., Prache S., 1998. Sélection et utilisation des ressources fourragères par les herbivores : théories et expérimentations à l'échelle du site et de la station alimentaires. *INRA Prod. Anim.*, 11, 273-284.