

Préhensibilité des aliments chez les petits ruminants sur parcours en landes et sous-bois

La qualité et la disponibilité fourragères sont très variables sur parcours, mais ces pâturages présentent des atouts que des petits ruminants sont en mesure de bien valoriser. La structure particulière des végétaux, disposés en plusieurs strates et souvent d'excellente préhensibilité, leur permet de prélever des masses importantes à chaque prise alimentaire, ce qui conduit à une ingestion très rapide. Cela leur laisse du temps pour prospecter l'espace, diversifier le repas et accorder du temps à la rumination, lorsque les ressources sont plus cellulósiques.

Résumé

Au pâturage sur parcours, les petits ruminants développent un comportement opportuniste leur permettant de tirer profit de l'hétérogénéité et de la variabilité des ressources. Avec leur mâchoire étroite, ils peuvent trier les particules alimentaires, parmi les mélanges de tissus chlorophylliens et d'organes morts. Ils adoptent également des comportements adaptatifs de préhension, tel le « stripping », consistant à dépouiller les tiges de leurs feuilles latérales par un mouvement vertical de traction. De leur côté, les végétaux réagissent parfois au broutement en modifiant leur morphologie. En Europe, un parcours composé de landes et de sous-bois comprend généralement des feuillages d'arbres et d'arbustes bien développés, ainsi que des lianes, ce qui lui confère comme atout de rendre possible une ingestion très rapide. En prélevant des masses importantes à chaque prise alimentaire (de 0,4 à 1,4 g de matière sèche environ), le petit ruminant peut investir du temps de tri, tout en maintenant durant son repas un flux ingéré supérieur à celui observé en prairie avec une hauteur d'herbe de 20 à 30 centimètres (autour de 0,5 g MS/min/kg PV^{0,75}). Sur certains parcours en revanche, composés essentiellement de feuillages à petites feuilles et épineux, la préhensibilité devient un facteur limitant et l'ingestion est deux fois plus lente. En sous-bois, la disposition tridimensionnelle des aliments permet à l'animal de les saisir selon plusieurs angles d'attaque et de relever progressivement sa hauteur de broutement au fur et à mesure qu'ils se raréfient du fait du pâturage. Ces ajustements conduisent à limiter les variations du rapport feuilles/tiges dans son ingéré quotidien. Au cours du circuit de pâturage, l'animal enchaîne l'utilisation d'une série de sites de prélèvement où la « masse linéaire ingérée » est importante (grammes ingérés par mètre de déplacement), entrecoupée de phases de recherche et de diversification du repas. L'ingestion rapide sur certains sites laisse du temps à l'animal pour prospecter l'espace ainsi que pour ruminer des aliments parfois très cellulósiques. La valorisation en élevage d'un tel espace hétérogène passe par la mise à disposition du troupeau de secteurs de pâturage comprenant à la fois des sites de prélèvement rapide et des espaces intermédiaires de circulation et de diversification du repas.

Un espace de parcours est plus fréquemment décrit à l'échelle du paysage qu'il représente qu'à celle de particules alimentaires et de leur préhensibilité pour les herbivores. Constitué à première vue d'une confusion de natures et de structures végétales, il apparaît souvent peu lisible en termes de valeur alimentaire des ressources.

Et pourtant, un parcours n'est pas à considérer comme un herbage qui serait envahi de broussailles et d'arbres inutiles. L'étude du comportement d'ingestion chez des herbivores habitués à le fréquenter nous permet de comprendre quels sont ses atouts et comment mieux les valoriser. La question de la préhensibilité des aliments, composante de leur palatabilité, révèle bon nombre des spécificités de ce type de pâturage encore peu référencé.

A partir notamment de nos observations dans le sud-est de la France, réalisées depuis plus de dix ans principalement avec des caprins, nous essayons de dégager ici les spécificités des parcours en matière de préhensibilité des aliments et leurs conséquences pour raisonner la conduite des petits ruminants au pâturage.

1 / Les parcours : hétérogénéité végétale et opportunisme animal

1.1 / Hétérogénéité et variabilité des parcours

Les parcours sont souvent synonymes d'hétérogénéité dans l'espace et de variabilité de leurs ressources dans le temps. En Europe, ils couvrent aujourd'hui des terres qui, jusqu'au début du siècle, étaient pour la plupart abondamment travaillées en petites parcelles agricoles (Deverre *et al* 1995). Il en résulte une grande hétérogénéité de sols qui, combinée aux effets naturels de pente, d'exposition et d'altitude, forme des mosaïques écologiques très diverses. Des pelouses et des landes plus ou moins embroussaillées y côtoient de vieilles haies et des bois de natures et d'états très divers. Les communautés végétales s'y développent en interaction dynamique et constituent une double hétérogénéité : horizontale (milieux ouverts, milieux fermés, lisières, haies) et verticale (les strates herbacée, arbustive et arborée). L'architecture de ces communautés influe sur l'interception du vent et de la pluie, ce qui, associé à la décomposition des litières, tamponne localement les effets du climat et modifie la morphologie et la phénologie des plantes (Joffre *et al* 1991).

Au fil des saisons, un troupeau conduit sur parcours sera confronté à une ressource alimentaire très variable. En hiver, il trouvera principalement des feuillages d'arbres et d'arbustes, ainsi que des lianes au feuillage persistant ; au printemps, de jeunes graminées et légumineuses ainsi que des pousses de feuillages caduques ; en été, de l'herbe restée verte en sous-bois, des lianes et une grande diversité de feuillages ; en automne, des repousses d'herbe et de feuillages persistants ainsi que des fruits d'arbres. En l'absence de pâturage, les dynamiques écologiques spontanées tendent à fermer l'espace par la reconstitution d'un milieu forestier, plus homogène. Mais le pâturage constitue une perturbation écologique, susceptible d'orienter fortement ces dynamiques. Selon le mode de conduite du troupeau, la diversification interannuelle des sites de pâturage ou, au contraire, leur régularité, l'usage pastoral peut soit homogénéiser, soit augmenter l'hétérogénéité du parcours.

1.2 / Le comportement opportuniste privilégié en élevage

Lorsqu'ils ont acquis une expérience dans l'utilisation des parcours, les éleveurs d'ovins et de caprins ne sont pas désorientés par ce « paysage alimentaire » très diversifié (au sens de Senft *et al* 1987). Ils ne considèrent pas l'hétérogénéité des surfaces pastorales comme une contrainte, puisqu'ils parviennent à s'y adapter en incitant leurs animaux à valoriser

une situation de choix alimentaires très large, dans le but de constituer des rations satisfaisantes tout en gérant au mieux le renouvellement des ressources (Meuret 1993a et 1993b).

Ces animaux deviennent alors le plus souvent inclassables en stricts « browsers » (consommateurs de feuillages) ou « grazers » (consommateurs d'herbe ; Van Soest 1982), car ils développent, selon les conditions, les caractéristiques des uns ou des autres, avec des comportements le plus souvent « opportunistes » (Westoby 1978, Hofmann 1983, Cézilly *et al* 1991). Lorsqu'ils sont habitués dès leur jeune âge à fréquenter des parcours, ils deviennent aptes à modifier rapidement leur comportement en fonction des disponibilités locales, en associant en cours de repas des phases d'ingestion massive de fourrages grossiers avec des phases de sélection de particules alimentaires plus riches mais plus rares sur le pâturage. Leur opportunisme se révèle également au fil des saisons, lorsque le régime varie brutalement en fonction de la phénologie des plantes. Cela apparaît le plus visiblement sur parcours arides et semi-arides, où des fleurs et des fruits, constituant des ressources abondantes mais temporaires, entraînent un rééquilibrage spontané du régime en faveur d'éléments très fibreux, tels des feuilles de litières d'arbres (Wilson *et al* 1975, Pfister et Malechek 1986).

2 / L'interface animal/végétation

2.1 / Du territoire pâturé à la prise alimentaire

Confronté quotidiennement à plusieurs dizaines, voire plusieurs centaines, de plantes comestibles, le petit ruminant sur parcours est amené à prélever plusieurs milliers de particules alimentaires extrêmement diverses. Ses choix peuvent être interprétés comme résultant d'une hiérarchie de « décisions », associées à différentes unités d'espace et de temps (Senft *et al* 1987, Bailey *et al* 1996).

A l'échelle de l'année et du territoire d'élevage, ce sont les décisions de l'éleveur menant son troupeau qui guident totalement les choix individuels. Suivant son projet de production, le territoire de l'éleveur est divisé en secteurs, constitués de parcs clôturés ou de quartiers de gardiennage, et le troupeau y est conduit durant quelques semaines ou quelques jours consécutifs (Hubert 1993). Durant une journée en parc ou à la garde, c'est le comportement d'ensemble du troupeau qui oriente les décisions individuelles. L'animal fréquente pour ses repas tel site de pâturage plutôt que tel autre, selon le comportement spatial du troupeau. Par exemple, dans le cas d'un troupeau ovin, un haut de parc sera systématiquement privilégié à un bas de parc. Le troupeau réagit à différents effets d'attraction ou de

répulsion dans l'espace et sa cohésion et son rythme quotidien d'activités dépendent à la fois de son grégarisme et de ses habitudes. Ce sont en partie les décisions prises au niveau individuel de privilégier, soit la motivation alimentaire, soit la motivation sociale à suivre la tendance dominante du troupeau, qui déterminent la cohésion de ce dernier (Lécivain et Leclerc 1993). Si la motivation sociale l'emporte, l'animal peut se trouver en situation de commencer un repas sans avoir un appétit initial développé ou de l'interrompre bien avant que survienne chez lui un sentiment de satiété. Il peut également se trouver, durant plusieurs dizaines de minutes en cours de repas, face à des végétaux qu'il n'aurait pas choisis par lui-même. A cette échelle, les décisions individuelles commencent à prendre de l'importance et la préhensibilité des aliments peut les orienter. L'animal décide, soit de rester durant quelques minutes pour s'alimenter sans interruption sur un site de prélèvement, soit d'en changer pour un site voisin (ce qui peut conduire à des divisions du troupeau). Un tel site correspond généralement à une communauté végétale particulière, comme, par exemple, un tapis d'herbes dans une clairière, le sous-bois voisin, ou bien encore les feuillages en lisière de celui-ci. A un site de prélèvement correspond généralement une séquence de consommation, au cours de laquelle l'animal se déplace en enchaînant plusieurs stations alimentaires, une station étant définie comme un ensemble de plantes disponibles pour l'animal sans qu'il ait à déplacer ses pattes antérieures (Novellie 1978). C'est la situation typique de la brebis ou de la chèvre broutant des arbustes (figure 1). Enfin, durant les quelques secondes ou quelques dizaines de secondes de présence sur une station alimentaire, l'animal décide de pratiquer une ou généralement plusieurs prises alimentaires. La prise alimentaire est définie comme la séquence des mouvements de préhension et de cisaillement ou d'arrachement d'une portion de matériel végétal (Laca *et al* 1994, Jarrige *et al* 1995).

2.2 / La préhension selon les espèces animales

Sur parcours, la faculté de trier les portions les moins lignifiées des plantes est primordiale, car les végétaux y sont pour la plupart constitués d'un mélange intime de tissus, dont tous ne sont pas comestibles. Or, la technique de préhension diffère beaucoup selon les espèces d'herbivores et cela porte à conséquence sur leur aptitude à valoriser une végétation hétérogène. Parmi les herbivores utilisateurs de parcours, c'est l'éléphant qui dispose de loin des facultés les plus diverses de préhension (Guy 1976, Eltringham 1979), puisqu'elles vont de la cueillette délicate jusqu'à déterrer des plantes entières ou des racines grâce à la puissance de sa trompe. Le bovin utilise sa langue afin de rabattre l'herbe, la rassembler et l'enfourer dans sa bouche, ce qui augmente sa surface de prélèvement mais ne lui permet pas de trier fine-

Figure 1. Une chèvre broutant des feuillages sur une station alimentaire en sous-bois (Cliché M. Meuret).



ment, ni sur herbe ni surtout sur feuillages. Il sectionne ensuite les végétaux pincés entre les incisives de la mandibule et le bourrelet maxillaire, par un retrait plus ou moins circulaire de la tête (Jarrige *et al* 1995). L'ovin se sert de ses lèvres très mobiles, particulièrement sa lèvre supérieure, afin de saisir les végétaux. Le caprin utilise moins ses lèvres, mais, tout comme l'ovin, il profite de sa mâchoire étroite pour bien focaliser ses prélèvements sur de petites portions de feuillage ou sur des brins d'herbe courts au ras du sol. L'ovin et le caprin sectionnent les plantes pincées entre leurs incisives inférieures et leur bourrelet gingival supérieur par un mouvement frontal ou latéral de la tête.

Les caractéristiques morpho-physiologiques de chaque espèce animale, résultant d'un processus parfois très long de co-évolution avec leur milieu pastoral, conditionnent les facultés de tri au sein de la végétation (Shipley *et al* 1994). Mais la plupart des espèces, tant sauvages que domestiques, ont également chacune développé des comportements adaptatifs de prise alimentaire. Cela leur permet de se spécialiser ou bien au contraire de rester généralistes sur des couverts végétaux de structure hétérogène (Owen 1980). Par exemple, face à des arbustes aux rameaux feuillés, les ovins et les caprins préfèrent parfois, plutôt que de sectionner un à un les pétioles des feuilles, dépouiller les tiges de leurs feuilles latérales par un large mouvement vertical de traction (« stripping »). Nous verrons plus loin d'autres comportements adaptatifs dans le cas des caprins sur parcours.

2.3 / Structure des végétaux et réactions au broutement

En landes et sous-bois, les végétations comestibles se présentent sous une forme pluristratifiée et, au sein de chacune des strates,

L'aptitude des animaux à trier varie selon l'espèce et selon leur degré d'adaptation à des milieux pastoraux hétérogènes.

la physiologie des plantes peut évoluer en réaction au broutement. La strate herbacée est plurispécifique, le plus souvent à base de graminées pérennes et de carex. Ses diverses structures morphologiques ne diffèrent pas beaucoup de celles rencontrées sur prairies et les questions relevant de la préhensibilité de l'herbe y sont similaires (voir l'article de Prache et Peyraud 1997, dans ce numéro). De même qu'en prairie, les communautés herbacées se présentent en tapis ras, en touffes ou en individus isolés, selon la nature du sol, le degré d'érosion et l'intensité du pâturage. Par contre, l'hétérogénéité du sol, et surtout la présence des strates arbustive et arborée, conduisent sur une même parcelle à une plus grande hétérogénéité instantanée des états morphologiques et phénologiques de l'herbe. La présence d'arbres allonge la période de production, en créant des milieux plus riches en nutriments et abrités des intempéries.

Dans les régions sous influence méditerranéenne, c'est le rythme des saisons, comportant deux périodes favorables à la croissance des nouveaux organes (le printemps et l'automne) alternant avec deux périodes défavorables (l'été sec et l'hiver froid), qui favorise les espèces susceptibles de réagir opportunément aux pluies et de multiplier dans l'année leurs cycles biologiques (Floret *et al* 1984). Comme les périodes de pâturage ne sont pas toujours synchrones avec la pousse de l'herbe, surtout au printemps lorsqu'elle devient abondante partout, il est fréquent de trouver chez plusieurs espèces un enchevêtrement d'organes jeunes, sénescents et morts. C'est le cas des fétuques, des brachypodes et, dans une moindre mesure, du brome et du dactyle. Sur pelouses et landes très pâturées, s'installent également les espèces ayant développé des formes de résistance au pâturage, armées de piquants (chardons), de toxines (euphorbes), ou dont les feuilles au ras du sol sont plus difficiles à prélever (asteracées). Les inflorescences, ou épis, faciles à prélever, constituent quant à eux des organes souvent très attractifs pour les petits ruminants, y compris lorsqu'il s'agit de fleurs de chardons.

La strate arbustive peut être également très diversifiée. D'une part, les arbustes se développent dans des conditions de croissance parfois très différentes, en compétition ou non avec des herbacées, en lisières ou en haies, voire à l'abri dans un sous-bois ; d'autre part, les modifications morphologiques induites par les différentes perturbations de croissance, dont le broutement, tendent à diversifier leurs ports et leur préhensibilité. Ce sont presque exclusivement les feuilles des arbustes qui font l'objet d'un prélèvement, car les rameaux se lignifient assez vite en cours de croissance et deviennent relativement inappétibles. En période de maturité, les feuilles et les fruits des arbustes se distribuent souvent à la périphérie des branches, permettant à l'animal une préhension rapide et aisée. Mais le broutement constitue une agression pour les arbustes et bon nombre d'entre eux développent des formes de résis-

tance limitant la préhensibilité de leur feuillage (Crawley 1983). La sélection naturelle conduit ainsi plusieurs espèces à concentrer des facteurs chimiques d'inappétence dans les jeunes pousses (Janzen 1979). Une croissance rapide en hauteur permet aux grands arbustes de développer leurs feuillages hors de portée (sorbiers, cornouillers). A l'inverse, un petit arbuste peut devenir buissonnant, avec des feuilles protégées par un enchevêtrement de rameaux très rigides ou épineux (prunelliers). Après plusieurs saisons de pâturage, certains arbustes présentent des feuilles de taille réduite, ou munies d'épines et de dentelures, ce qui les rend moins préhensibles et ainsi moins attractives.

La strate arbustive comprend souvent en abondance des lianes (lierre, ronces, salsepareille, clématites) qui, lorsqu'elles ne sont pas excessivement épineuses, ne présentent pas de contrainte à la préhension. Les petits ruminants en prélèvent les feuilles une à une et les fruits mûrs par grappes entières. Plusieurs espèces de lianes ont des croissances quasi continues durant l'année, offrant ainsi des terminaisons constituées de tissus jeunes très appréciés et consommés par fragments entiers de plusieurs dizaines de centimètres. Seules les difficultés de circulation au sein des ronciers freinent leur consommation.

Les fruits d'arbres et d'arbustes, lorsqu'ils sont mûrs, n'opposent pas beaucoup de contrainte à la préhension. Les ovins et les caprins recrachent aisément les cupules de glands, non comestibles. Ils écrasent les bogues épineuses des châtaignes, avant de croquer l'enveloppe de la partie charnue du fruit. Enfin, les écorces ont, selon les espèces d'arbres, une résistance très variable à la préhension. Seules les écorces demeurant lisses après maturité restent vulnérables, car il est rare d'observer des petits ruminants s'attaquant à des écorces épaisses, charnues et crevassées.

3 / Spécificités de la préhension sur parcours

3.1 / L'opportunité d'ingérer rapidement

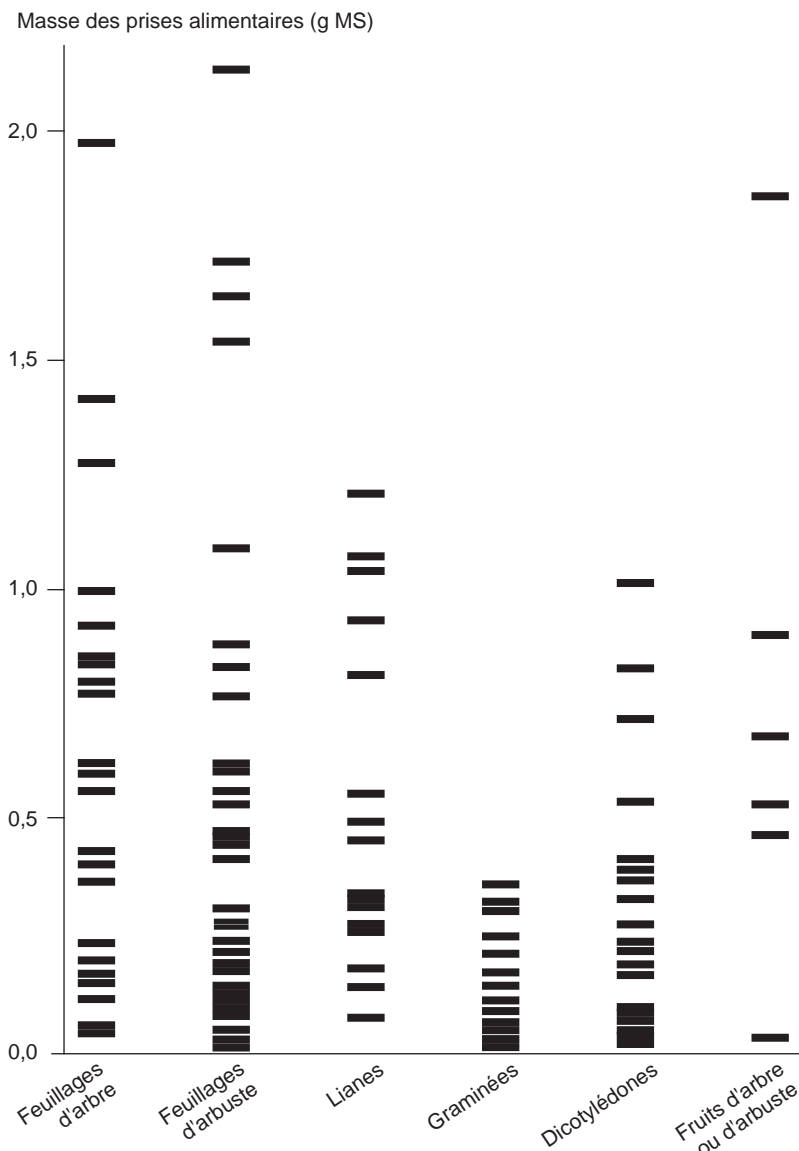
A l'âge ainsi qu'au pâturage, les petits ruminants apprécient généralement les aliments qui s'ingèrent rapidement (Black et Kenney 1984, Arnold 1987, Newman *et al* 1995, Baumont 1996). Au pâturage, c'est principalement la masse de matière ingérée lors d'une prise alimentaire (MPA, exprimée en grammes de matière sèche par prise alimentaire, nommée parfois par d'autres auteurs « poids de la bouchée ») qui détermine le flux ingéré (flux exprimé en grammes de matière par minute, parfois nommé « vitesse d'ingestion ») (Shipley *et al* 1994). Sur herbe, cette masse dépend principalement de la hauteur

et de la densité de la strate feuillée, permettant ou non une certaine profondeur des prises alimentaires. Lorsqu'il y a un tri, la MPA diminue généralement au profit d'un rapport feuilles/tiges, ou tissus verts/tissus sénescents, plus important. Sur un ray-grass cultivé, les valeurs maximales de MPA plafonnent chez les ovins autour de 0,45 g de matière sèche (MS) pour une longueur de brins de 37 cm, correspondant à une disponibilité de 4 t MS/ha (Allden et Whittaker 1970). Le modèle de comportement d'ingestion à l'herbe proposé par Penning (1986, cité par Jarrige *et al* 1995), indique une valeur maximale de 0,2 g MS pour une hauteur d'herbe de 12 cm. Sur des pelouses de montagne pâturées par des brebis, cette valeur maximale est de 0,3 g MS pour 2,5 t MS/ha (Balent et Gibon 1986). Les valeurs minimales de MPA à l'herbe sont, quant à elles, respectivement pour les trois exemples cités ci-dessus, de 0,02 g MS (3 cm de longueur de brins), 0,03 g MS (3 cm de hauteur d'herbe) et 0,06 g MS (0,5 t MS/ha). Sur herbe, l'ovin opère donc généralement sur une gamme assez étroite de MPA, allant au plus de 1 à 20.

Sur parcours en landes et sous-bois, la situation est très différente, puisque nous avons observé, tant avec des caprins qu'avec des ovins, une gamme de MPA de 1 à 800. La figure 2 synthétise 150 mesures faites au pâturage avec, soit des chèvres en taillis de chêne blanc ou de chêne vert (Meuret 1989a et 1989b), soit des chèvres en garrigue à chêne kermès (Dumont *et al* 1995), soit des brebis en landes à genêts (M. Meuret, non publié). La technique utilisée, consistant dans l'observation directe des « prises alimentaires stratifiées » au pâturage ou en cages à digestibilité (Meuret 1989a), nous permet de regrouper sur un même graphique les données relatives aux ovins et aux caprins. Un point du graphique correspond à un minimum de 50 MPA sur un végétal donné. Seules les graminées plafonnent, tout comme en prairie, autour de 0,4 g MS et toutes les autres catégories de plantes permettent aux animaux de pratiquer des prises supérieures à 0,5 g MS.

La masse importante des prises alimentaires (PA) est liée à la teneur en matière sèche parfois élevée des feuillages, pouvant osciller selon les jours entre 35 et 45 % (avec des extrêmes à 55 %), contre généralement 15 à 25 % pour l'herbe. Mais la raison principale réside dans la possibilité de réaliser les prélèvements selon des angles d'attaque disposés dans les trois dimensions de l'espace. Sur herbe, la structure principalement verticale des brins, ainsi que les plus hautes fréquences de prises alimentaires (PA par minute) permettant aux animaux de conserver un flux ingéré suffisant, les conduisent à privilégier deux angles d'attaque : dans le plan frontal et dans le plan parallèle au sol. Les feuillages quant à eux occupent souvent des volumes importants à plus grande distance du sol, ce qui permet à l'animal de prendre son temps, afin de sélectionner et saisir les aliments selon 5, voire 6 angles d'attaque différents

Figure 2. Répartition des mesures de la masse des prises alimentaires (MPA) réalisées sur plusieurs catégories de végétaux de parcours par des chèvres et des brebis (d'après Meuret 1989a, 1989b et non publié, Dumont *et al* 1995).



(voir figure 3). Sur chênes ou sur genêts, nous avons observé que les brebis ou les chèvres peuvent saisir des masses de 1 g MS, voire plus lorsqu'il y a des fruits, et cela avec une fréquence très basse de 8 à 12 PA/minute. Le flux ingéré qui en résulte est une fois et demi supérieur à celui observé en prairie avec des hauteurs d'herbe de 30 cm, alors que pourtant, l'animal a utilisé à chaque fois plus de 6 secondes pour localiser sa prise, la pincer, la cisailier, la mastiquer et la déglutir. Cela lui permet de bien évaluer à chaque fois la qualité de son angle d'attaque et, le cas échéant, de le modifier.

Sur parcours comme à l'herbe, l'animal compense par une fréquence de PA plus grande les MPA plus réduites. Ceci intervient lorsque les particules à prélever sont naturellement petites (par exemple une feuille de lierre), lorsque le feuillage est déjà en grande partie consommé et qu'il ne reste plus que des

La masse de chaque prise alimentaire est très variable suivant les végétaux consommés. Elle est en moyenne nettement plus élevée sur parcours que sur herbe.

Figure 3. Une brebis prélevant des masses importantes de tiges feuillées de *Genista cinerea* (Cliché M. Meuret).

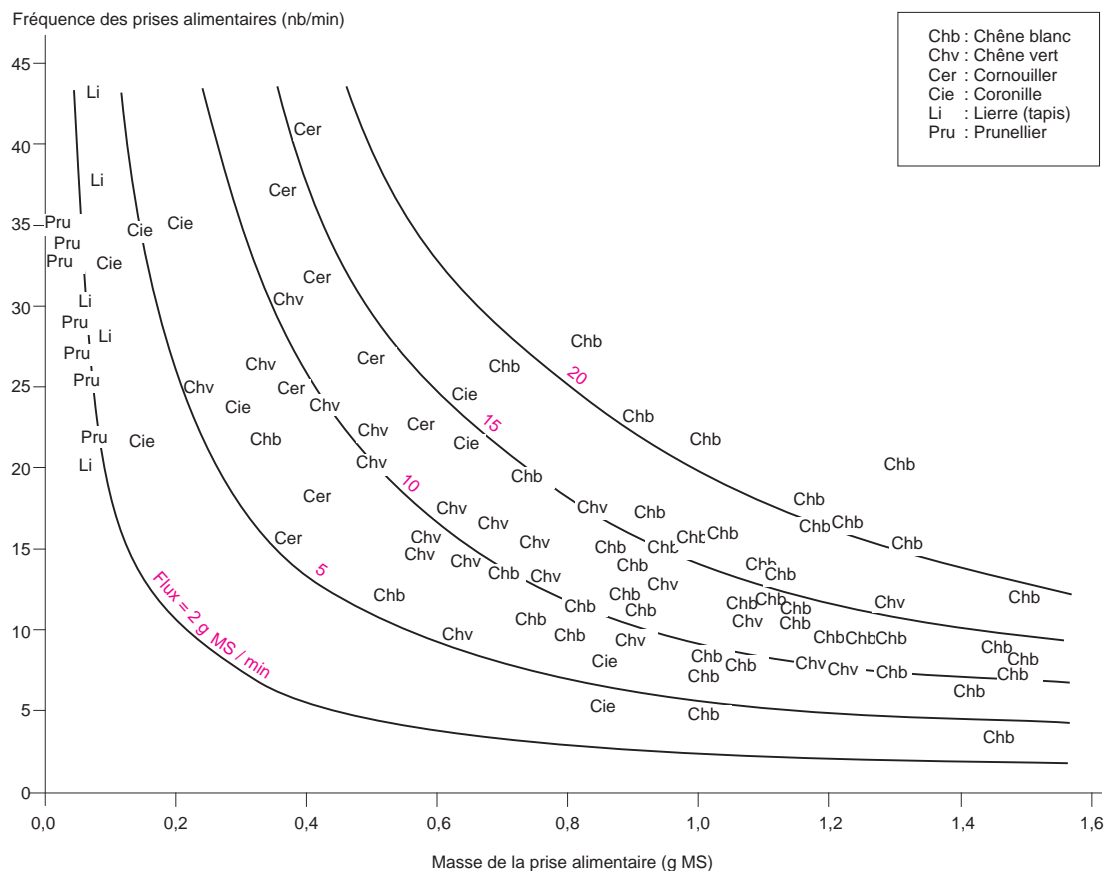


petites fractions, ou bien encore lorsque les feuilles sont protégées par des épines et doivent être saisies une par une (par exemple sur prunellier). Mais la diversité des espèces végétales et de leurs structures conduit sur parcours à une relation entre MPA et fréquence des PA moins étroite que sur herbe. On peut

le voir à titre d'exemple sur la figure 4, dans le cas de chèvres au pâturage en taillis mixte de chêne blanc et de chêne vert (d'après Maître 1991). Chaque point représente une séquence de préhension de 3 minutes sur l'une des six espèces les plus consommées et le réseau de courbes représente les iso-flux ingérés (de 2 à 20 g MS/min). Avec des feuillages de chêne blanc, de chêne vert et de cornouiller, les chèvres parviennent à maintenir régulièrement un flux ingéré voisin de 12 g MS/min (0,5 à 0,6 g MS/min/kg PV^{0,75}). Le cerf de Virginie se comporte de façon analogue en présence d'acacias à longues feuilles, avec des flux ingérés (mesurés sur des séquences de 0,5 min) de 14 à 17 g MS/min (soit environ 0,8 g MS/min/kg PV^{0,75}) (Kørth et Stuth 1991). Avec de tels flux ingérés, une chèvre laitière, recevant par ailleurs 500 g d'orge, pourrait théoriquement couvrir en seulement deux repas de 2 heures les besoins énergétiques de production de deux litres de lait par jour. En réalité, deux repas de 3 heures suffisent, comprenant les interruptions liées aux déplacements entre les sites de pâturage (Meuret 1989a).

La situation est différente avec des chèvres en garrigue à chêne kermès et romarin (Dumont et Meuret 1993), où une majorité de petites feuilles épineuses limite les MPA autour de 0,1 à 0,2 g MS, sans compensation possible, ni par l'augmentation de la fré-

Figure 4. Relation entre la fréquence des prises alimentaires et leur masse, mesurée sur des séquences de préhension de 3 minutes sur l'une des six espèces végétales consommées majoritairement par la chèvre en taillis de chêne (d'après Maître 1991).



quence des PA, ni par la durée quotidienne de pâturage. En savane arborée, les chèvres ne parviennent également pas à compenser des MPA de l'ordre de 0,05 à 0,4 g MS, du fait de l'abondance des épines sur les rameaux et les feuilles (Cooper et Owen-Smith 1986). Dans ces deux derniers cas, le flux ingéré oscille entre 3 et 4 g MS/min seulement (0,2 g MS/min/kg PV^{0,75}). Sur ce type de parcours, seules des chèvres allaitantes de petit gabarit peuvent être conduites sans recevoir de complémentation en fourrages secs.

3.2 / Le tri sur feuillages

Sur des feuillages non épineux et bien développés, les petits ruminants ont l'opportunité de pratiquer des PA massives, constituées presque exclusivement de feuilles. Mais lorsqu'ils ont la possibilité d'ingérer rapidement, on observe que cela les incite néanmoins à sectionner et ingérer une fraction significative de rameaux. Pour réaliser nos observations, il a fallu tout d'abord définir comment se compose l'aliment ou, en d'autres termes, quelle est la matière potentiellement comestible (MPC) sur la branche. Nous avons procédé en offrant des branches entières (section de bois 2 à 4 cm) à des animaux particulièrement affamés et en observant où se situent les sections de rameaux les plus en amont. La MPC ainsi définie est constituée, pour le chêne blanc (*Quercus pubescens* Willd.) et le chêne vert (*Quercus ilex* L.), des feuilles, des rameaux des deux dernières croissances, et des fruits mûrs (fruits immatures et cupules non compris).

Le résultat des tris sur MPC de chêne blanc et de chêne vert est présenté au tableau 1. La qualité nutritionnelle relative des organes

comestibles diffère selon les deux espèces de chêne (Meuret *et al* 1993). Sur chêne blanc, espèce au feuillage caduque, les écarts de teneurs en matières azotées totales (MAT) et en lignocellulose (ADF) entre les feuilles et les rameaux sont assez importants en juillet et août, respectivement de 7 et 17 % en faveur des feuilles. Le tri aboutit à un gain de 12 % de feuilles dans l'ingéré par rapport à la MPC offerte, ce qui est la proportion observée à l'auge avec du foin de luzerne (Giger *et al* 1987). Il permet de gagner 2,2 % en solubilité pepsine-cellulase de la MS. Par contre, avec le chêne vert, espèce qui conserve ses feuilles plusieurs années, les écarts qualitatifs sont bien moindres : en mars et avril, les écarts de teneurs en MAT et en ADF entre les feuilles et les rameaux ne sont respectivement que de 3 et 5 % en faveur des feuilles. Le tri des feuilles est d'ailleurs nettement moins prononcé (gain de 4 %) et les gains qualitatifs qui en résultent ne sont pas significatifs.

La proportion de rameaux dans l'ingéré reste élevée dans le cas de ces deux feuillages, avec environ 4 % de rameaux de l'avant-dernière croissance, ce qui explique la bonne réputation des chèvres en tant que débroussailluses, puisque plusieurs sectionnements successifs de vieux rameaux épuisent le stock de bourgeons dormants des branches en trois ou quatre ans. A l'inverse, lorsqu'il s'agit d'assurer le renouvellement des feuillages, la mise en défens des secteurs de taillis pâturés plus de deux années de suite est recommandée.

Face à des feuillages de chênes encore intacts, le compromis que l'animal semble réaliser est le suivant : s'il lui est possible de prélever sur une branche des masses importantes, le rapport des masses feuilles/rameaux est bas (entre 3 et 5), mais lorsqu'il a déjà en

En sous-bois, si les feuillages des arbustes sont intacts, la chèvre les prélève massivement et ingère une proportion notable de rameaux ; s'ils sont en partie broutés, l'animal trie pour ingérer surtout des feuilles.

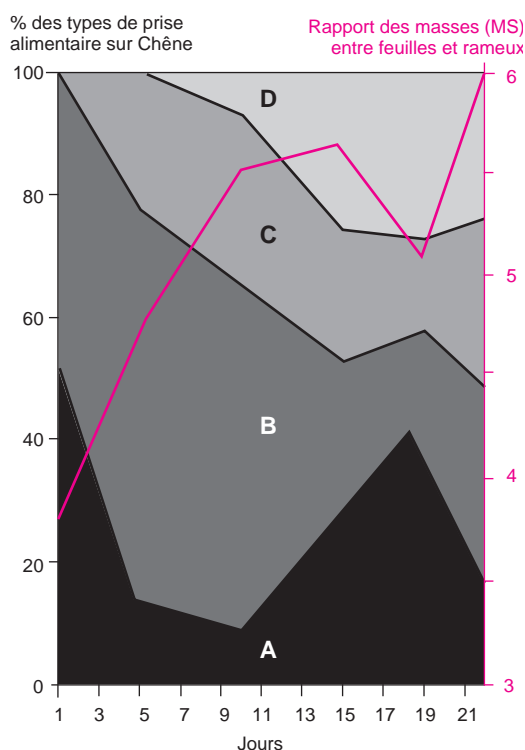
Tableau 1. Composition et solubilité pepsine-cellulase des organes comestibles dans les feuillages de Chêne blanc en juillet et août et de Chêne vert en mars et avril ; proportion des organes dans la matière potentiellement comestible (MPC) des branches et dans l'ingéré (R_0 : rameau de la dernière croissance, R_{-1} : rameaux de la croissance précédente) et gain en qualité lié au comportement de tri (d'après Meuret 1989a).

	Feuillage de Chêne blanc en juillet et août			Feuillage de Chêne vert en mars et avril			Gain lié au tri sur	
	Feuilles	R_0	R_{-1}	Feuilles	R_0	R_{-1}	Chêne blanc	Chêne vert
Composition (% MS)								
- MO	94,6 ± 0,8	94,6	94,7	95,4 ± 0,5	95,0	94,6		
- MAT	12,1 ± 1,4	4,9	4,0	8,1 ± 0,8	5,1	5,1	1,0	0,1
- NDF	55,1 ± 1,3	67,1	71,0	58,2 ± 1,5	64,7	66,3	-1,9	-0,4
- ADF	32,7 ± 0,9	49,3	51,6	38,3 ± 1,2	43,5	44,4	-2,3	-0,3
- ADL	13,9 ± 0,5	23,8	24,4	16,5 ± 0,5	21,8	22,1	-1,3	-0,2
Solubilité	49,3 ± 1,7	33,5	30,9	42,8 ± 0,3	35,4	34,7	2,2	0,4
Proportion des différents organes (% MS)								
- dans la MPC	70,1 ± 3,8	13,4	16,5	81,8 ± 7,2	8,4	9,8		
- dans l'ingéré	82,2 ± 1,8	13,7	4,1	86,0 ± 2,3	9,5	4,5		
Gain lié au tri	12	0	-12	4	1	-5		

MO : matière organique, MAT : matières azotées totales, NDF : fibres totales, ADF : lignocellulose, ADL : lignine.

partie brouté la branche, cette possibilité de pratiquer des prises alimentaires massives n'existe plus et le rapport feuilles/rameaux augmente jusqu'à des valeurs de 10 à 20, car l'activité de tri devient prépondérante. Lorsque les disponibilités en feuilles sur la branche diminuent encore, ce qui impose à l'animal des MPA très réduites et l'incite à pratiquer un tri très prononcé (jusqu'à des rapports feuilles/rameaux de plus de 40), il change de station alimentaire et se reporte sur une nouvelle branche. Le seuil de sélection identifiable apparaît pour des MPA inférieures à moins de 0,8 g MS. Le seuil de non attraction du feuillage apparaît quant à lui pour des MPA comprises entre 0,08 et 0,04 g MS (Meuret 1989a). Cette valeur minimale, à laquelle l'animal fait encore un effort de prélèvement, est comparable aux MPA mesurées sur des espèces à petites feuilles ou tiges feuillées, lorsqu'elles sont prélevées individuellement (lierre, rosier sauvage, prunellier, etc).

Figure 5. Variation quotidienne de la prise alimentaire sur feuillage de chêne blanc par un troupeau de chèvres en parc. Proportions des 4 types de prises alimentaires (PA) observées et proportion résultante des masses feuilles/rameaux dans l'ingéré. Le type A comporte les PA sur feuillages généralement intacts (MPA > 1,2 g MS et rapport feuilles/rameaux voisin de 3) ; le type B comporte les PA sur feuillages généralement déjà en partie broutés (MPA proches de 0,8 g MS et feuilles/rameaux voisin de 7) ; le type C comporte les PA sur feuillages déjà très broutés (MPA proches de 0,3 g MS et feuilles/rameaux voisin de 12) ; le type D comporte les ultimes PA, non loin du seuil de non attraction du feuillage (voir 3.2) (MPA proches de 0,1 g MS et feuilles/rameaux voisin de 30) (d'après Meuret 1989a).



3.3 / Le déplacement vertical de la préhension

Un parcours pluristratifié est un véritable espace tridimensionnel du point de vue de la préhension des aliments. Lorsqu'une ressource est particulièrement appréciée, ou lorsqu'elle est la seule disponible, les animaux augmentent leur hauteur de prélèvement par rapport au sol, au fur et à mesure que la ressource s'épuise plus bas. C'est le cas avec des caprins (hauteur maximum du prélèvement : 2 m), mais également avec des ovins (hauteur maximum : 1,6 m). En ajustant progressivement leur hauteur de prélèvement, les animaux parviennent à maintenir relativement constant d'un jour à l'autre le rapport feuilles/rameaux dans l'ingéré.

Par exemple, lorsqu'un troupeau de chèvres laitières est conduit en parc durant 22 jours dans un taillis mixte de chêne blanc et de chêne vert (chargement : 200 journées-chèvres/ha), ils épuisent totalement la ressource préférée, puisque la matière potentiellement comestible du chêne blanc passe de 140 à 7 kg MS/ha (Léouffre 1991). La technique d'observation directe des prises alimentaires stratifiées nous permet de décrire la variation des prélèvements au fil des jours. La figure 5 présente les proportions de 4 types de prises alimentaires observées sur le chêne blanc et leur variation quotidienne, ainsi que la résultante en proportion feuilles/rameaux dans l'ingéré.

On peut constater que les chèvres parviennent à maintenir en permanence une fraction de prises de type A (prélèvements très massifs sur du feuillage généralement intact). Durant les premiers jours, elles le réalisent par leur déplacement horizontal, en prospectant de nouveaux sites alimentaires dans le parc. Mais la proportion de type A décroît et, au-delà d'une dizaine de jours, tout l'espace a été utilisé. La forte remontée du type A, et dans une moindre mesure du type B (prélèvements de masses encore importantes, mais généralement sur feuillages déjà en partie broutés), correspond alors au déplacement vertical de la préhension sur chêne blanc. Ce déplacement vertical sert à compenser, par l'accès à des feuillages plus aériens et encore intacts, la proportion sans cesse croissante de types C et D (prélèvements peu massifs, sur feuillages déjà très broutés). Peu motivant, le type D ne dépasse guère 25 % des prises totales. En conséquence, les chèvres parviennent à maintenir constamment un mélange des différents types de prises alimentaires, ce qui aboutit à une composition de leur ingéré assez stable : rapport feuilles/rameaux de $5,2 \pm 0,7$ sur 22 jours de pâturage. Et leur motivation à pratiquer des prises alimentaires massives et plus fournies en rameaux conduit les animaux à sélectionner un régime plus fibreux et moins digestible en début de période d'utilisation du parc, et non pas à la fin, comme on pourrait *a priori* le penser.

3.4 / Le circuit de pâturage

Au pâturage, le repas est composé au cours d'un circuit qui comprend une succession de

sites de prélèvement souvent bien différenciés. Lorsque les ressources sont abondantes et faciles à prélever, comme dans le cas des feuillages de chênes, la « masse linéaire ingérée » (exprimée en grammes ingérés par mètre de déplacement) peut devenir très élevée sur certains sites. C'est là un trait particulier des mosaïques végétales de parcours : l'animal a la possibilité d'y enchaîner l'utilisation de sites permettant une ingestion importante avec un déplacement limité, entrecoupés de phases de déplacement plus important avec diversification du repas. Cette situation est illustrée par la figure 6, dans le cas d'un repas de 180 minutes chez une chèvre se déplaçant sur 560 mètres et consommant 1,3 kg MS, lors d'un circuit en taillis de chêne blanc (d'après Viaux 1992). Au cours de ce circuit, qui peut être interprété comme une séquence de pâturage comprenant 6 phases distinctes (de A à E), les phases d'ingestion à plus de 80 g MS/mètre durant plus de 5 minutes consécutives, constituant des pics de masse linéaire ingérée, représentent près de 40 % de l'ingéré total et seulement 7 % du déplacement total.

Cette opportunité d'ingérer rapidement sur certains sites de prélèvement, sans effort de déplacement, permet par conséquent à l'animal d'investir du temps dans des déplacements de prospection de l'espace et de diversification des composantes de son repas. Or, nous avons montré, dans le cas du caprin (Meuret et Bruchou 1994), que c'était principalement la possibilité de diversification du

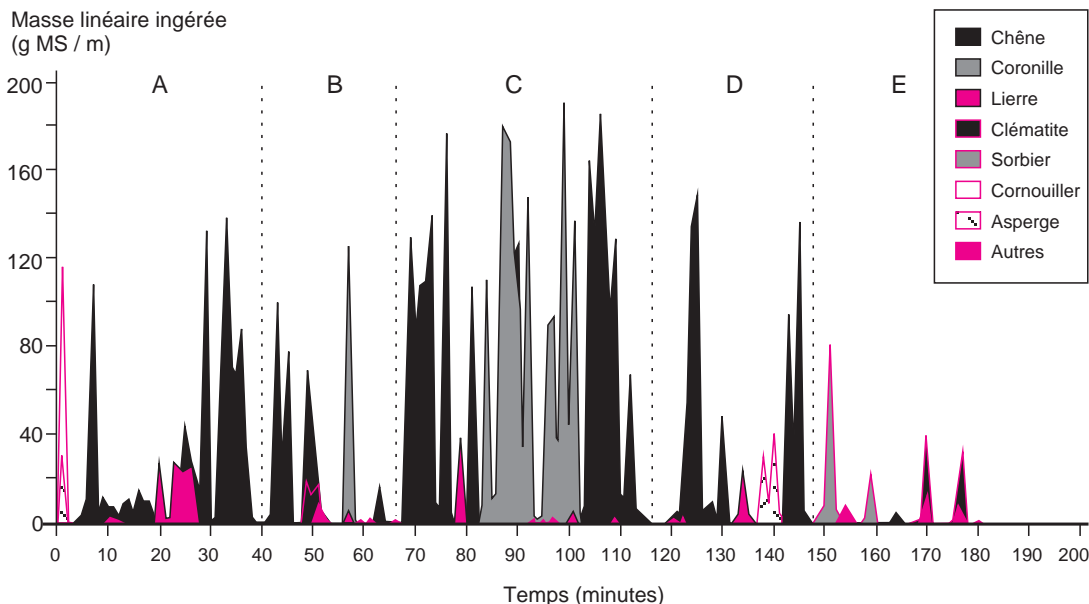
régime qui était un facteur de motivation alimentaire sur parcours.

Conclusion

Les petits ruminants préfèrent généralement les aliments de préhension aisée et qui s'ingèrent rapidement. Sur parcours, ils rencontrent fréquemment ce type d'aliment, du fait de la structure particulière des couverts végétaux leur permettant de saisir des particules alimentaires très massives dans un espace à trois dimensions. Localement, les volumes comportant des matières comestibles sont disposés de telle sorte qu'ils permettent souvent à l'animal de les contourner, voire de s'y plonger totalement, de façon à saisir les particules selon plusieurs angles d'attaque différents. Lorsque les ressources s'épuisent, l'animal a le choix entre un déplacement horizontal, afin de changer de site de pâturage, et un déplacement vertical, afin de relever sa hauteur de broutement par rapport au sol. Par ces deux modes de déplacement, il peut conserver une composition de l'ingéré très régulière d'un jour à l'autre.

Lorsqu'il a l'opportunité d'ingérer rapidement, le caprin ne cherche pas nécessairement à trier abondamment et privilégie les grosses prises alimentaires comportant des proportions notables de rameaux. Cela lui permet de compenser par une ingestion plus importante une diminution de la valeur nutri-

Figure 6. Masse linéaire ingérée (g MS par mètre de déplacement) chez une chèvre durant un circuit en taillis de chêne blanc. Ce circuit correspond à un enchaînement de phases d'ingestions importantes avec déplacement limité, entrecoupées de phases de déplacement avec recherche et diversification du repas : (A) 40 minutes de recherche avec installation progressive sur lierre et sur chêne comportant un pic final sur chêne de durée de 100 g MS/mètre ; (B) 30 minutes de recherche-diversification du repas avec 3 sites de courte durée sur diverses espèces ; (C) 50 minutes de stabilisation avec enchaînement de 4 sites [chêne-cornouille-cornouille-chêne] comportant des pics de plus de 120 g MS/mètre ; (D) 30 minutes comportant deux sites sur chêne entrecoupées d'une diversification sur lierre et asperge sauvage ; (E) 30 minutes de diversification sur de nombreuses espèces en fin de circuit (d'après Viaux 1992).



tive des plantes (Meuret et Giger-Reverdin 1990). Malgré son caractère souvent très cellulosique, ce type d'aliment peut être bien valorisé, car sa préhension aisée permet à l'animal de le consommer en deux repas de 3 heures seulement, à une moyenne de plus de 8 g MS/min, et d'investir ensuite du temps dans la rumination.

Pour tirer profit d'un espace de parcours, un éleveur doit apprendre à composer avec son hétérogénéité et sa variabilité. Plutôt que de chercher, comme sur un herbage cultivé, à circonscrire l'offre alimentaire sur de petites surfaces homogènes, il doit inciter son troupeau à circuler sur un espace assez grand et à enchaîner lors de chaque circuit une diversité

de sites de prélèvement, sans se cantonner sur quelques sites préférés. Les sites composés d'aliments dont la préhension est aisée permettent à l'animal d'ingérer très rapidement. C'est le cas des massifs de genêts et des lisières riches en feuillages d'arbres et d'arbustes, lorsque ceux-ci ne sont pas surpâturés, ni trop épineux. Ce gain de temps permet ensuite à l'animal de prospecter l'espace, de diversifier son régime, de rester en contact avec le reste du troupeau, toutes choses qui participent de sa motivation au pâturage.

Remerciements

Je remercie mes lecteurs pour l'aide appréciable qu'ils m'ont apportée.

Références bibliographiques

- Allden W.G., Whittaker I.A. McD., 1970. The determinant of herbage intake by grazing sheep : the interrelationship of factors influencing herbage intake and availability. *Aust. J. Agric. Res.*, 21, 755-766.
- Arnold G.W., 1987. Influence of the biomass, botanical composition and sward height of annual pastures on foraging behaviour by sheep. *J. Appl. Ecol.*, 24, 759-772.
- 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. *J. Range Manage.*, 49, 386-400.
- Balent G., Gibon A., 1986. Mesure de l'ingestion des ovins et des bovins au pâturage hors domaine expérimental dans les Pyrénées centrales. *Cahiers Rech. Dévelop.*, 9/10, 84-91.
- Baumont R., 1996. Palatabilité et comportement alimentaire chez les ruminants. *INRA Prod. Anim.*, 9, 349-358.
- 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.
- Cézilly F., Brun B., Hafner H., 1991. Foraging and fitness. *Acta Oecologica*, 12, 683-696.
- Cooper S.M., Owen-Smith N., 1986. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia* (Berlin), 68, 446-455.
- Crawley M.J., 1983. *Herbivory : the dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Sci. Pubs., Oxford, 437 p.
- Deverre C., Hubert B., Meuret M., 1995. The know-how of livestock farmers challenged by new objectives for European farming. 1. Rangelands usages, greatness and decay. In : Neil E. West (ed), *Rangelands in a sustainable biosphere*, 115-116. Proceedings of the Vth International Rangeland Congress, Salt Lake City, Utah, July 1995. *Soc. Range Manage. Ed.*, Denver, Colorado, USA.
- Dumont B., Meuret M., 1993. Intake dynamics of goats and llamas feeding on garrigue grazinglands. *Ann. Zootech.*, 42, 193.
- Dumont B., Meuret M., Prud'hon M., 1995. Direct observation of biting for studying grazing behavior of goats and llamas on garrigue rangelands. *Small Rumin. Res.*, 16, 27-35.
- Eltringham S.K., 1979. *The ecology and conservation of large African mammals*. Mc Millan Press Ltd, London, 286 p.
- Floret C., Le Floch E., Orshan G., Romane F., 1984. Contribution à l'étude du cycle biologique de quelques espèces de la garrigue. *Bull. Soc. bot. Fr., Actual. bot.*, 2/3/4, 451-463.
- Giger S., Sauvant D., Hervieu J., Dorléans M., 1987. Valeur alimentaire du foin de luzerne pour la chèvre. *Ann. Zootech.*, 36, 139-152.
- Guy P.R., 1976. The feeding behaviour of elephant (*Loxodonta africana*) in the Sengwa area. *Rhodesia S. Afr. J. Wildl. Res.*, 6, 55-63.
- Hofmann R.R., 1983. Adaptive changes of gastric and intestinal morphology in response to different fibre content in ruminant diets. In : *Fibre in Human and Animal Nutrition*, Royal Soc. N.Z. Bull., 20, 51-58.
- Hubert B., 1993. Modelling pastoral practices. In : J. Brossier and L. de Bonneval (eds), *Systems studies in agriculture and rural development*, 235-258. INRA, Paris.
- Janzen D.H., 1979. New horizons in the biology of plant defenses. In : G.A. Rozenhal and D.H. Janzen (eds), *Herbivores : their interaction with secondary plant metabolites*, 331-350. Academic Press, New York.
- Jarrige R., Dulphy J.-P., Faverdin P., Baumont R., Demarquilly C., 1995. Activités d'ingestion et de mastication. In : R. Jarrige, Y. Ruckebusch, C. Demarquilly, M.-H. Farce et M. Journet (eds), *Nutrition des ruminants domestiques : ingestion et digestion*, 123-181. INRA, Paris.
- Joffre R., Hubert B., Meuret M., 1991. Les systèmes agro-sylvo-pastoraux méditerranéens : Enjeux et réflexions pour une gestion raisonnée. *Dossier MAB 10*. UNESCO, Paris, 96 p.
- Koerth B.H., Stuth J.W., 1991. Instantaneous intake rates of 9 browse species by white-tailed deer. *J. Range Manage.*, 44, 614-618.
- Laca E.A., Ungar E.D., Demment M.W., 1994. Mechanisms of handling time and intake rate of a

- large mammalian grazer. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 39, 3-19.
- Lécrivain E., Leclerc B., 1993. Comportement des troupeaux au pâturage : son pilotage par des éleveurs. Actes 25e Coll. SFECA, 291-300. SFECA, Rennes.
- Léouffre M.-C., 1991. Effet du pâturage caprin sur la dynamique de production fourragère de taillis de chêne en région méditerranéenne française. Thèse Doct. Sci., Univ. Aix-Marseille III, 93 p.
- Maître P., 1991. Chevrier en forêt. Mémoire BTS-PA, Lycée de Besançon, 103 p.
- Meuret M., 1988. Feasibility of *in vivo* digestibility trials with lactating goats browsing fresh leafy branches. *Small Rumin. Res.*, 1, 273-290.
- Meuret M., 1989a. Feuillages, fromages et flux ingérés. Thèse Doct. Sci. Agron., Fac. Sci. Agron. Gembloux, 246 p.
- Meuret M., 1989b. Utilization of native Mediterranean fodder trees by dairy goats. Proc. XVI Intern. Grassld. Cong., Nice, France, 941-942.
- Meuret M., 1993a. Piloter l'ingestion au pâturage. *Et. Rech. Syst. Agraire Dev.*, 27, 161-198.
- Meuret M., 1993b. Les règles de l'Art : garder des troupeaux au pâturage. *Et. Rech. Syst. Agraire Dev.*, 27, 199-216.
- Meuret M., Bruchou C., 1994. Modélisation de l'ingestion selon la diversité des choix alimentaires réalisés par la chèvre au pâturage sur parcours. *Rech. Ruminants*, 1, 225-228.
- Meuret M., Giger-Reverdin S., 1990. A comparison of two ways of expressing the voluntary intake of oak foliage-based diets by goats raised on rangelands. *Reprod. Nutr. Dev., Suppl.* 2, 205.
- Meuret M., Dardenne P., Biston R., Poty O., 1993. The use of NIR in predicting nutritive value of Mediterranean tree and shrub foliage. *J. Near Infrared Spectrosc.*, 1, 45-54.
- 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. *Functional Ecology*, 9, 255-268.
- Novellie P.A., 1978. Comparison of the foraging strategies of blesbok and springbok on the Transvaal highveld. *South African J. Wildl. Res.*, 8, 137-144.
- Owen J., 1980. Feeding strategy. Univ. of Chicago Press, 160 p.
- Pfister J.A., Malechek J.C., 1986. Dietary selection by goats and sheep in a deciduous woodland in Northeastern Brazil. *J. Range Manage.*, 39, 24-28.
- 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 : landscape ecology can enhance traditional foraging theory. *Bioscience*, 37, 789-799.
- Shipley L.A., Gross J.E., Spalinger D.E., Hobbs N.T., Wunder B.A., 1994. The scaling of intake rate in mammalian herbivores. *Am. Nat.*, 143, 1055-1082.
- Van Soest P.J., 1982. *Nutritional Ecology of the Ruminant*. O&B Books, Corvallis, Oregon, USA.
- Viaux C., 1992. Par ici, la relance ! Mémoire DESS Informatique, Univ. Avignon, 75 p. + annexes.
- Westoby M., 1978. What are the biological basis of varied diets ? *American Naturalist*, 112, 627-631.
- Wilson A.D., Leigh J.H., Hindley N.L., Mulham W.E., 1975. Comparison of the diet of goats and sheep on a *Casuarina cristata-Heterodendrum oleifolium* woodland community in Western New South Wales. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, 15, 45-53.

Abstract

Food harvesting by small ruminants foraging on rangeland and woodland undergrowth.

When fed on rangelands, small ruminants develop an opportunistic feeding behaviour enabling them to make the most of heterogeneous and greatly variable resources. Their narrow jaws enable them to select food particles from the mix of green tissue and dead plant matter. They also develop adapted harvesting behaviour like "stripping" lateral leaves off the plant stems by vertical traction. For their part, plants may respond to browsing by morphological changes. European rangelands combining rough open grazingland and woodland undergrowth generally offer well developed tree and shrub foliage as well as creepers, an asset for very fast intake. By harvesting a large mass of material at each ingestive bite (approx. from 0.4 to 1.4 g dry matter) small ruminants are able to make time for discriminating between food materials while at the same time maintaining during their meal an intake rate higher than that observed on swards with a grass height of 20 to 30 cm (about 0.5 g DM/min/kg LW^{0.75}). On some rangelands consisting chiefly of small-leaved foliage and thorny shrubs, prehen-

sion is however limited and intake is twice as slow. In woodland undergrowth, the tridimensional arrangement of feeding materials enables the animals to attack them from different angles and to progressively push up the browsing height as the lower layers are being defoliated. The animals are able to limit variations in the leaf to stem ratio in their daily intake through such adjustments. During the grazing circuit, the animals string together a succession of harvesting sites where the « linear ingested mass » is high (gram intake per metre travelled) alternating with episodes when they explore the surroundings and diversify their meals. Rapid intake on certain sites gives the animals time to prospect the area and also to ruminate foods that sometimes contain poorly digestible fibers. In order that animal husbandry practices can profit from such heterogeneous areas, the animals need to be fed on grazinglands combining sites of fast intake with intermediate areas permitting circulation and meal diversification.

Meuret M., 1997. Préhensibilité des aliments chez les petits ruminants sur parcours en landes et sous-bois. *INRA Prod. Anim.*, 10 (5), 391-401.