

Palatabilité et comportement alimentaire chez les ruminants

La palatabilité d'un aliment intègre les caractéristiques physiques et chimiques qui déterminent les préférences alimentaires de l'animal. Ainsi, par exemple, les ruminants préfèrent les aliments dont les caractéristiques physiques leur permettent de les ingérer rapidement. Mais la palatabilité est difficilement quantifiable car la réponse des sens, mesurée par la consommation, fait intervenir la valeur nutritive et le plaisir procuré par l'ingestion de l'aliment. L'article fait le point sur les différentes méthodes de mesure de la palatabilité et sur son rôle dans le contrôle des quantités ingérées.

Un aliment doit tout d'abord être reconnu comme comestible pour être ingéré. Le rôle des sens (vue, odorat, toucher, goût) dans les choix alimentaires au pâturage est bien établi

(Arnold 1970). En revanche, il est probablement moins important lorsqu'un seul aliment est distribué à l'auge (Demarquilly 1978). Néanmoins, même dans une situation aussi simple, il est impossible de décrire parfaitement les variations d'ingestibilité au sein d'une large gamme d'aliments uniquement à partir de leurs caractéristiques digestives et métaboliques (Faverdin *et al* 1995). Les travaux sur l'ingestion chez les ruminants ont jusqu'à présent moins étudié le rôle des sens que l'effet de l'encombrement du rumen ou du contrôle énergétique de l'ingestion. Il est significatif qu'aucun des systèmes de prévision des quantités ingérées publiés à ce jour ne tienne compte de la réponse des sens à l'aliment.

La palatabilité (ou l'appétibilité) désigne les caractéristiques de l'aliment qui provoquent une réponse des sens de l'animal (Greenhalgh et Reid 1971) et donc un appétit (ou une appéte) plus ou moins développé pour cet aliment. Après avoir défini ce que recouvre le terme palatabilité, nous discuterons les méthodes utilisées pour l'évaluer. Puis les principales caractéristiques de l'aliment qui déterminent sa palatabilité et certains aspects de l'utilisation des sens de l'animal seront analysés. Enfin, nous essaierons de tirer quelques conclusions sur le rôle de la palatabilité dans le contrôle des quantités ingérées.

Résumé

La palatabilité (ou l'appétibilité) désigne les caractéristiques de l'aliment qui provoquent la réaction des sens de l'animal. Elle est le corollaire de l'appétit de l'animal pour l'aliment. Lorsqu'un seul aliment est disponible, la palatabilité peut être évaluée par la vitesse d'ingestion au début du repas et non par la quantité ingérée qui intègre en partie les effets post-ingestifs. Toutefois certaines techniques expérimentales permettent de séparer les deux phénomènes. Lorsque plusieurs aliments sont proposés, leur palatabilité est généralement évaluée par des tests de préférence. L'étude du comportement permet d'évaluer la motivation pour l'aliment plutôt que son résultat qui est la quantité ingérée. Les procédures de conditionnement opérant montrent comment l'animal maintient son choix pour un aliment préféré lorsqu'il devient de plus en plus difficile à obtenir. Les caractéristiques physiques de l'aliment (taille des particules, résistance à la cassure, teneur en matière sèche, hauteur et densité du couvert végétal...) participent à la réponse des sens. Elles influencent la facilité de préhension et de mastication et les animaux préfèrent généralement les aliments dont la forme physique permet une ingestion rapide. Le goût et l'odeur sont considérés comme des déterminants importants de la palatabilité, mais leurs effets sont difficiles à mesurer car ils dépendent de la technique expérimentale utilisée. La plupart des études sur la palatabilité sont réalisées à court terme (quelques minutes ou quelques heures). A plus long terme (plusieurs jours ou semaines) les préférences alimentaires semblent généralement être associées à des modifications digestives. Les animaux associent par apprentissage les effets post-ingestifs de l'aliment avec ses caractéristiques sensorielles. Les ruminants développent généralement des préférences pour les aliments qui leur permettent d'atteindre rapidement un état de satiété élevé. Ainsi la palatabilité mesurée par la réponse des sens à l'aliment intègre sa valeur nutritive. Cependant, pour une valeur nutritive donnée, les propriétés sensorielles intrinsèques de l'aliment peuvent stimuler plus ou moins un comportement alimentaire de nature hédonique, surtout dans les situations de choix et pour les animaux à faibles niveaux de productions. En première approche, la valeur hédonique de l'aliment peut être assimilée à la différence entre la quantité ingérée observée et celle prévue à partir de sa valeur nutritive.

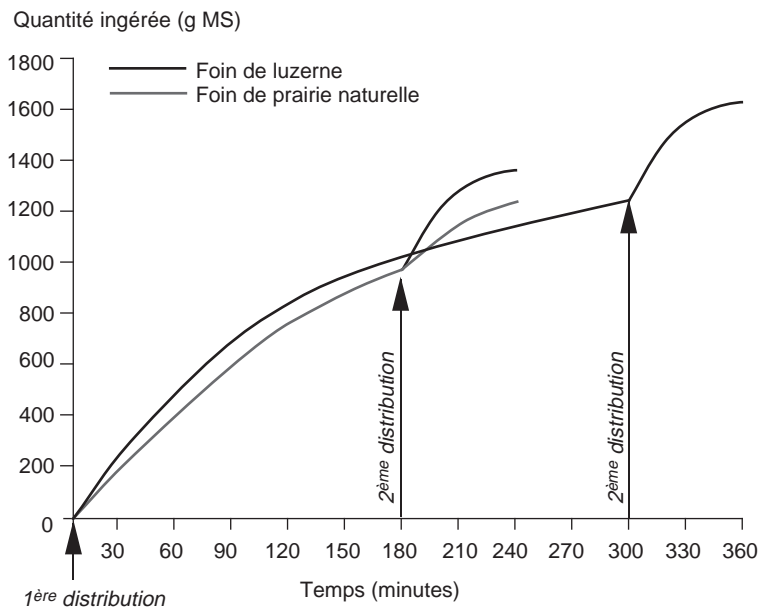
1 / Définitions

Church (1979) définit la palatabilité comme les « caractéristiques alimentaires ou les conditions qui stimulent une réponse sélective

de l'animal ». En accord avec Hodgson (1979), il considère la palatabilité comme une caractéristique inhérente à l'aliment. Pour Matthews (1983) la palatabilité d'un aliment est équivalente à la préférence pour celui-ci. Elle est déterminée par son goût, son odeur, son apparence, sa température et sa texture. Cependant, Forbes (1995) considère que la palatabilité n'est pas uniquement un attribut de l'aliment puisqu'elle dépend de l'expérience et de l'état métabolique de l'animal. Gallouin et Le Magnen (1987) soulignent que la palatabilité n'est pas absolue et dépend de l'état de faim de l'animal. La palatabilité de l'aliment est le corollaire de l'appétit de l'animal, c'est-à-dire la stimulation à ingérer provoquée par l'aliment. La palatabilité de l'aliment est définie par l'ensemble de ses caractéristiques physiques (port de la plante, présence d'épines, ...) et chimiques (odeur, goût, ...) qui agissent sur l'appétit (Jarrige 1988). Mertens (1994) se rapproche de cette définition, mais ne précise pas si les caractéristiques physiques, qui déterminent notamment la facilité de préhension et de mastication, font partie ou non de la palatabilité. Au pâturage, la facilité de préhension joue un rôle important sur la sélection alimentaire (voir l'article de B. Dumont dans ce dossier). Pour des animaux nourris à l'auge, le même foin distribué en brins longs, haché ou broyé ne sera ingéré ni à la même vitesse, ni en même quantité (Jarrige *et al* 1995). Comme il est bien établi que des caractéristiques physiques comme la taille des particules et le taux d'humidité contribuent à la réponse sensorielle provoquée par l'aliment, celles-ci seront considérées dans cette revue comme agissant sur la palatabilité.

La vitesse d'ingestion en début de repas traduit la motivation de l'animal à consommer l'aliment et permet d'évaluer sa palatabilité.

Figure 1. Cinétique d'ingestion au cours du repas qui suit la distribution du matin et après une deuxième distribution 3 ou 5 heures après. Les cinétiques sont ajustées sur une courbe exponentielle : $QI = A(1 - e^{-bt})$, avec QI = quantité ingérée, t = temps, A et b étant les paramètres d'ajustement. La vitesse d'ingestion en début de repas ($t = 0$) est égale à $A \cdot b$ (d'après Baumont *et al* 1990).



2 / Comment évaluer la palatabilité des aliments ?

La mesure idéale de la palatabilité est celle qui n'est influencée ni par l'ingestion préalable d'aliments (Matthews 1983), ni par les conséquences post-ingestives de la consommation des aliments étudiés (Grovmum et Chapman 1988). Les différentes méthodes utilisées diffèrent entre elles selon que des quantités ingérées ou des paramètres du comportement alimentaire sont mesurés et selon que un ou plusieurs aliments sont proposés en même temps aux animaux.

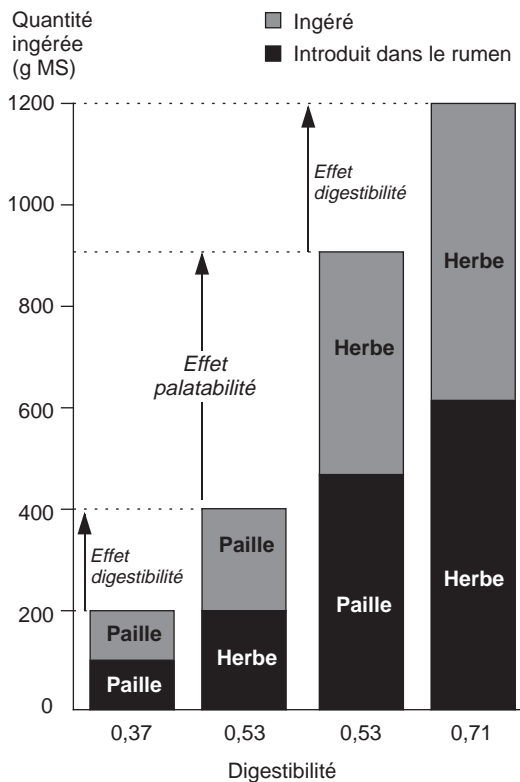
2.1 / Mesures des quantités ingérées

Les différences de quantités ingérées ne peuvent pas être attribuées seulement à la palatabilité puisqu'elles sont également le résultat des modifications digestives, métaboliques et hormonales provoquées par les différents repas. Mesurer la quantité ingérée pendant les premières minutes qui suivent la présentation de l'aliment limite toutefois la confusion entre palatabilité et conséquences post-ingestives. La vitesse d'ingestion en début de repas traduit la motivation des animaux à ingérer. Par exemple, elle augmente progressivement au cours des premières semaines de lactation chez des vaches laitières alimentées avec une ration de composition constante (Faverdin 1985). Lorsqu'on redistribue le même foin à des moutons 3 à 5 heures après un premier repas, la vitesse d'ingestion au début du deuxième repas est très proche de celle mesurée au début du premier (figure 1), alors que l'état digestif et métabolique des animaux est très différent (Baumont *et al* 1990). La vitesse d'ingestion en début de repas, qui peut varier du simple au double entre deux fourrages, semble être un bon critère pour évaluer la réponse sensorielle provoquée par l'aliment et donc sa palatabilité.

Pour séparer l'effet de la palatabilité et de la digestibilité sur la quantité ingérée Greenhalgh et Reid (1971) ont développé une technique utilisant l'introduction directe d'un aliment dans le rumen (figure 2). Toutefois cette technique ne semble pas adaptée pour comparer la palatabilité d'aliments qui n'ont pas la même structure physique car la mastication lors de l'ingestion ne peut pas être simulée (van Niekerk *et al* 1973). Une autre technique pour éviter les post-ingestifs de l'aliment consiste à dériver les ingesta du tube digestif par une fistule de l'œsophage (Grovmum et Chapman 1988).

Évaluer l'effet que va exercer par son goût ou son odeur un composé chimique sur la palatabilité d'un aliment suppose de pouvoir séparer l'effet du composé chimique de celui du substrat auquel il est incorporé. Ainsi le rôle des goûts primaires (Goatcher et Church 1970a, 1970b) et de nombreuses saveurs a été étudié avec des solutions aqueuses. En complément, la réponse d'animaux normaux peut être comparée à celle d'animaux rendus

Figure 2. Une méthode pour séparer les effets de la digestibilité et de la palatabilité sur la quantité ingérée. L'effet de la palatabilité est mesuré par la différence de quantité ingérée entre les deux aliments lorsque l'autre est introduit directement dans le rumen afin de maintenir la composition et la digestibilité de la ration constante (d'après Greenhalgh et Reid 1971).



agueusiques et / ou anosmiques par voie chirurgicale (Arnold 1966, Michalet-Doreau 1975).

Le comportement alimentaire est plus sensible aux différentes caractéristiques de l'aliment dans une situation de choix. Ainsi l'amplitude, et même parfois le sens, des effets sur l'ingestion de certains composés odorants varie selon que les animaux sont en situation de choix alimentaire ou non (Arnold 1970). Les tests de palatabilité devraient donc toujours être réalisés en situation de choix. Toutefois, la durée des tests et les quantités d'aliments offertes aux animaux doivent être soigneusement définies pour éviter des réponses exclusives (un seul aliment consommé) ou difficilement exploitables (tous les aliments consommés). Ainsi, pour tester la palatabilité des concentrés chez la chèvre, Morand-Fehr *et al* (1987) ont défini la procédure suivante : 1) les aliments sont testés par paires, 2) les différentes combinaisons (6 pour 4 aliments par exemple) sont mises en œuvre selon un dispositif expérimental en carré latin, 3) chaque test dure 30 s et est répété 4 fois avec 200 g de chaque aliment offerts aux animaux.

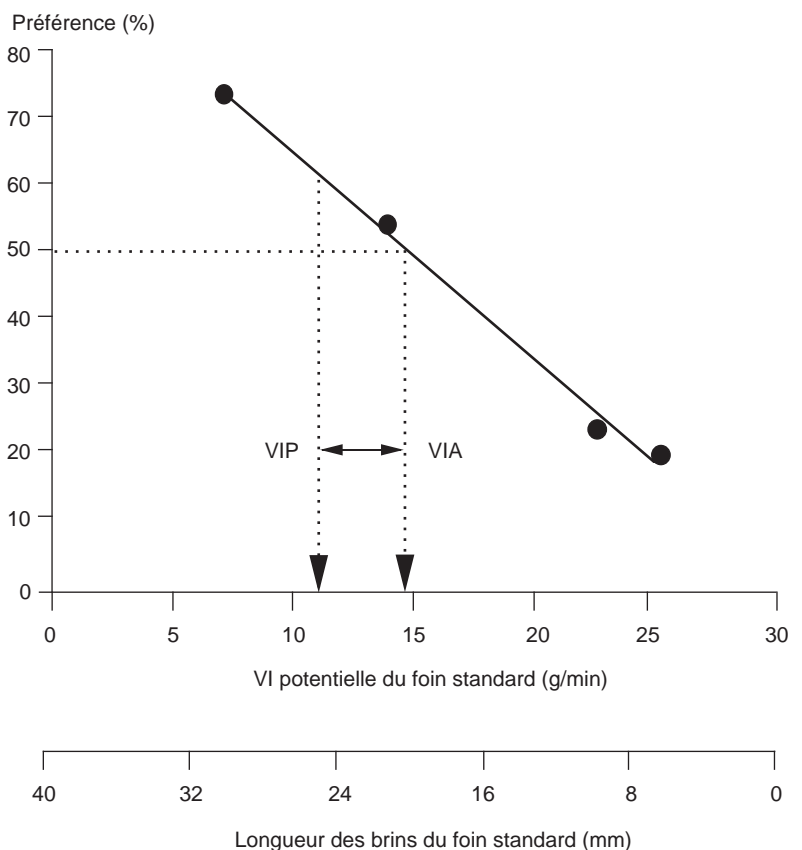
Une méthodologie originale a été développée par Colebrook *et al* (1985) pour séparer le rôle des caractéristiques physiques qui

influencent la vitesse d'ingestion potentielle de l'aliment, de celui des autres facteurs sensoriels agissant sur la préférence. Cette méthode associe la mesure de la vitesse d'ingestion initiale de l'aliment et la mesure de la préférence pour cet aliment par rapport à un foin standard dont on fait varier la longueur des brins (figure 3). Un autre aspect intéressant de cette méthode est l'utilisation d'un aliment de référence. Une mesure de palatabilité est toujours relative aux autres aliments présentés en même temps et l'utilisation d'un fourrage de référence peut aider à regrouper les résultats de plusieurs essais.

2.2 / Mesures du comportement

Les mesures du comportement permettent d'évaluer la motivation de l'animal pour l'aliment plutôt que le résultat de cette motivation qui est l'ingestion. Deux types de comportement peuvent être étudiés (Matthews 1983) : le comportement associé à l'ingestion d'aliments disponibles librement et le comportement pour obtenir l'accès à des aliments choisis. Au pâturage, la mesure du temps

Figure 3. Mesure quantitative de la palatabilité d'un aliment. Les vitesses d'ingestion potentielles (VIP, mesurées pendant la première minute) du fourrage étudié et d'un foin standard haché à plusieurs longueurs de brins sont déterminées séparément. Ensuite la préférence pour le fourrage étudié est testée par rapport aux différentes longueurs du foin standard. La régression linéaire entre la préférence pour le fourrage étudié et la vitesse d'ingestion du foin standard pour les différentes longueurs de brins permet de calculer une vitesse d'ingestion ajustée (VIA) à une préférence de 50 %. La différence entre VIP et VIA représente une mesure quantitative des facteurs sensoriels qui influencent la sélection pour le fourrage étudié (d'après Colebrook *et al* 1985).



d'ingestion est beaucoup plus aisée que la mesure des quantités ingérées. Le temps passé à pâturer différents couverts végétaux peut être considéré comme un indicateur de la motivation à ingérer ces couverts à condition que la structure de ces couverts (hauteur, densité, ...) soit comparable.

On peut aussi évaluer la motivation de l'animal pour l'aliment en mesurant la contrainte acceptée par l'animal pour avoir accès à l'aliment.

Les techniques de conditionnement opérant permettent d'étudier le comportement de l'animal pour obtenir l'aliment (Baldwin 1978, Matthews et Kilgour 1980). Un dispositif couramment utilisé chez les bovins consiste en un bouton-poussoir sur lequel les animaux doivent appuyer avec le nez pour avoir accès à l'aliment. On peut, par exemple, augmenter progressivement le nombre d'appuis nécessaires pour obtenir l'aliment jusqu'au seuil à partir duquel les animaux vont cesser d'agir. Cette procédure a été utilisée pour évaluer la palatabilité d'aliments présentés un par un à des moutons (Hutson et van Mourik 1981). Mais le conditionnement opérant peut également être utilisé en situation de choix. Un des avantages de cette technique est que le critère mesuré pour chacune des alternatives du choix est identique et indépendant de l'acte d'ingestion (Matthews 1983). De plus, en faisant varier les paramètres permettant l'obtention de la récompense on peut éviter les réponses exclusives. En situation de choix, le conditionnement opérant permet d'étudier comment les animaux vont maintenir le choix pour l'aliment préféré lorsqu'il devient de plus en plus difficile à obtenir. Dumont et Petit (1995) ont développé un test dans lequel les animaux ont le choix entre un mauvais fourrage disponible à volonté et un bon fourrage

disponible en quantité limitée mais dont l'obtention nécessite de traverser l'aire de test (figure 4). Ce test a été utilisé pour comparer les préférences d'ovins et de bovins lorsque l'accessibilité et la disponibilité du fourrage préféré est équivalente pour les deux espèces. Ce test permet également de comparer la palatabilité des fourrages.

3 / Les principales composantes de la palatabilité des aliments

3.1 / Les caractéristiques physiques

Le toucher, dont le rôle est reconnu depuis le travail de Arnold (1966), est utilisé par l'animal au pâturage pour éviter les plantes épineuses ou gluantes.

Les mesures d'ingestibilité et de comportement alimentaire réalisées avec des fourrages déshydratés hachés ou broyés (Jarrige *et al* 1995) montrent que lorsque la taille des particules diminue, la quantité ingérée augmente, la durée d'ingestion diminue et par conséquent la vitesse d'ingestion augmente considérablement (voir aussi Colebrook *et al* 1985 ; figure 3). Cependant, en-dessous d'un seuil de 0,75 mm pour les légumineuses et de 0,50 mm pour les graminées, la réponse de l'animal s'inverse.

Les caractéristiques physiques de l'aliment n'agissent pas seulement mécaniquement sur la facilité de préhension, puisqu'il a été montré en situation de choix que les moutons préfèrent généralement les aliments qui s'ingèrent rapidement. Avec des couverts végétaux artificiels, on montre que les effets sur les préférences de la hauteur de l'herbe et de la densité du couvert sont étroitement liés aux variations de la vitesse d'ingestion (Black et Kenney 1984). Avec des fourrages secs, la préférence pour des mélanges contenant plus ou moins de petites particules est très précisément fonction des vitesses d'ingestion des différents mélanges (Kenney et Black 1984 ; figure 5). La préférence pour les petites particules est d'autant plus marquée que la vitesse d'ingestion du fourrage est faible comme dans le cas de la paille. La préférence pour les fourrages qui peuvent être ingérés rapidement pourrait expliquer en partie la liaison négative entre l'énergie nécessaire au broyage et l'ingestibilité (Chenost 1966). La résistance au broyage est liée à la teneur en parois végétales et à la proportion de tiges dans le fourrage (Chenost et Grenet 1971). Ainsi, une résistance au broyage très élevée pourrait expliquer en partie la faible palatabilité de la paille.

Les moutons expriment une préférence pour le fourrage vert par rapport au même fourrage séché lorsque l'ingestion est calculée en matière fraîche, mais non lorsqu'elle est cal-

Figure 4. Une technique de conditionnement opérant pour étudier la palatabilité des fourrages. Quand l'animal entre dans l'aire de test, il a le choix entre ingérer un fourrage de mauvaise qualité à volonté dans l'auge B et traverser l'aire de test pour être récompensé par un fourrage de bonne qualité dans le seau a. Lorsque le seau est vide, le système pivote et l'animal a le choix entre l'auge A qui contient le mauvais fourrage et revenir pour ingérer le bon fourrage dans le seau b. (d'après Dumont et Petit 1995).

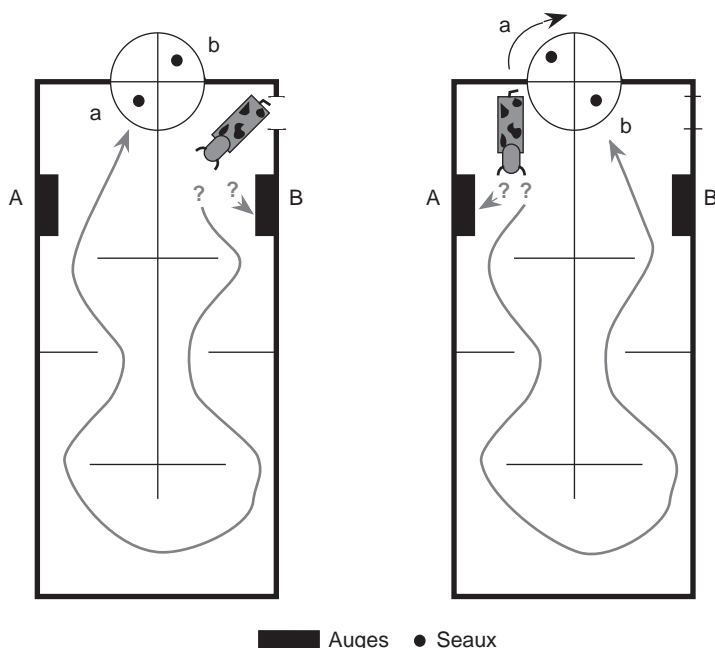
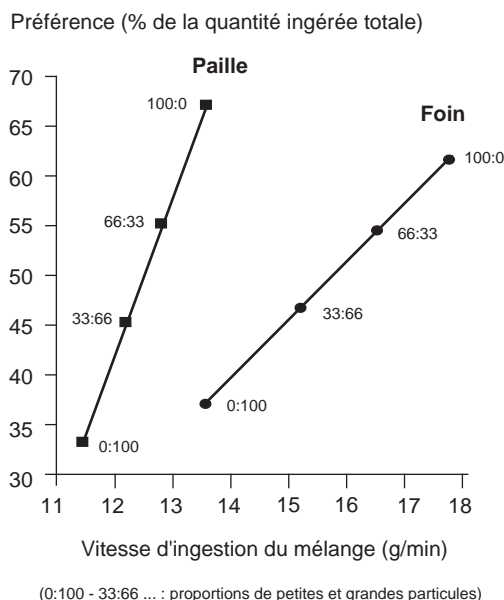


Figure 5. Relations entre la vitesse d'ingestion d'un mélange de petites et de grandes particules et la préférence pour ce mélange par rapport à un mélange contenant autant de particules des deux tailles. Les grandes et les petites particules sont mélangées dans des proportions de 0 :100, 33 :66, 66 :33 et 100 :0 sur la base du poids (d'après Kenney et Black 1984).



culée en matière sèche (Kenney *et al* 1984). L'influence de la teneur en matière sèche sur les préférences semble être mineure par rapport à celle de la taille des particules. Dans cette même étude, le fourrage haché en brins de 10 mm a toujours été préféré au fourrage haché en brins de 40 mm, quelle que soit sa teneur en matière sèche. Des observations comparant les modes de conservation du fourrage sont en accord avec un effet plus important sur la palatabilité de la taille des particules que de la teneur en matière sèche. La diminution de quantité ingérée de foin par rapport au fourrage vert correspondant ne semble pas due à une diminution de la palatabilité puisque la vitesse d'ingestion d'un foin réalisé dans de bonnes conditions est équivalente à celle du fourrage vert (Jarrige *et al* 1995). Chez les vaches laitières, la quantité ingérée de fourrage sec peut même être supérieure à celle du fourrage vert lorsque sa teneur en matière sèche est inférieure à 15 % (Vérité et Journet 1970). Chez les moutons, la faible ingestibilité des ensilages d'herbe réalisés en brins longs par rapport à ceux réalisés en brins courts est associée à une vitesse d'ingestion nettement plus faible.

3.2 / Les caractéristiques chimiques

D'autres facteurs que les caractéristiques physiques agissent sur la palatabilité. Quelle que soit la taille des particules, les légumineuses sont toujours ingérées plus vite que les graminées (Jarrige *et al* 1995). A un taux d'incorporation de 10 % dans une même ration,

les moutons développent une préférence pour la luzerne par rapport au trèfle et pour du blé récolté au stade foin par rapport à de la paille (Kenney et Black 1984).

Les effets des goûts primaires (sucré, salé, amer et acide) ont été étudiés avec des solutions aqueuses (Goatcher et Church 1970a, 1970b) et avec un aliment solide récupéré par une fistule de l'œsophage (Grofum et Chapman 1988). Les résultats diffèrent selon la méthode utilisée, surtout pour les goûts sucré et salé (tableau 1). Grofum et Chapman (1988) soulignent que l'absence d'effets post-ingestifs (notamment modifications du pH et de la pression osmotique ruminale) peut expliquer les divergences entre leurs résultats et ceux obtenus avec des solutions aqueuses. En revanche, Forbes (1995) rappelle que les animaux fistulés de l'œsophage perdent de la salive et peuvent devenir carencés en sodium ce qui expliquerait leur préférence pour des aliments salés. Le goût « umami » est une combinaison des goûts sucré et salé et correspond au goût du glutamate monosodique. Son effet positif sur la palatabilité (tableau 1) a été retrouvé en traitant du foin avec une solution aqueuse de glutamate monosodique (Gherardi et Black 1991).

Arnold (1970) et Arnold *et al* (1980) se sont intéressés aux effets de l'odeur et du goût de certains composés que l'on trouve dans les plantes herbacées ainsi qu'aux effets des acides acétique et butyrique que l'on trouve dans les ensilages. Les effets des composés odorants ont été analysés en les pulvérisant sur des tampons d'ouate placés dans l'auge. La difficulté est de contrôler le niveau d'odeur testé. Les solutions aqueuses permettent de maîtriser la dose du composé testé, mais la difficulté est alors de distinguer l'effet sur l'odorat de l'effet sur le goût. Pour cette raison Arnold *et al* (1980) ont comparé la réponse d'animaux normaux à celle d'animaux anosmiques et/ou agueusiques. Comme indiqué plus haut, l'amplitude, et même parfois le sens, des effets observés varient selon que les tests sont ou ne sont pas réalisés en situation de choix. Par exemple la coumarine a un effet négatif sur la quantité ingérée lorsque l'animal ne dispose que d'un seul aliment alors que les animaux développent une préférence pour la coumarine en situation de choix. Plu-

La palatabilité d'un aliment dépend de ses caractéristiques physiques et chimiques, mais l'effet strict des propriétés sensorielles est difficile à dissocier de celui de la valeur nutritive.

Tableau 1. Réponse du mouton aux goûts primaires selon qu'ils sont testés avec la technique de dérivation des ingesta par une fistule de l'œsophage (Grofum et Chapman 1988), ou par des tests de préférence en solution aqueuse (Goatcher et Church 1970a, 1970b)

Goût	Molécule utilisée	Effet sur l'ingestion (tech. dérivation)	Préférence pour la solution aqueuse traitée
Sucré	Saccharose	↓ linéaire	↑ à la dose maximum
Salé	NaCl	↑ sans effet dose	↓ linéaire
Acide	HCl	↓ à la dose maximum	↓ linéaire
Amer	Urée	↓ sans effet dose	variable
Umami	Glutamate monosodique	↑ aux doses élevées	non testé

sieurs résultats indiquent que les moutons peuvent développer une préférence pour l'acide butyrique (Arnold *et al* 1980, Gherardi et Black 1991). En revanche, testé en solution aqueuse, l'acide butyrique comme les acides acétique et propionique a un effet négatif sur les préférences (Goatcher et Church 1970a, 1970b). L'effet négatif de l'acide acétique a été retrouvé lorsqu'on le pulvérise sur du foin (Gherardi et Black 1991) et lorsqu'on en rajoute dans de l'ensilage de luzerne (Buchanan-Smith 1990), mais non lorsqu'on teste spécifiquement l'effet de son odeur (Arnold *et al* 1980).

La faible ingestibilité des ensilages d'herbe peut-elle être expliquée par un manque de palatabilité puisque la digestibilité de l'ensilage est en général peu différente de celle du fourrage vert correspondant ? Les effets de l'ensilage sur l'odorat et le goût ont été étudiés avec des moutons anosmiques et agueusiques (Michalet-Doreau 1975). Les résultats doivent être interprétés avec précaution car les animaux anosmiques ingèrent plus que les animaux normaux (Arnold *et al* 1980). Néanmoins, l'augmentation de la quantité ingérée d'ensilage chez les animaux anosmiques est plus prononcée (+ 33 %) avec des ensilages mal conservés qu'avec des ensilages bien conservés (+ 6,4 %). En revanche, la quantité ingérée n'est pas modifiée chez les animaux agueusiques. L'addition de composés aromatiques à l'ensilage d'herbe peut augmenter les quantités ingérées de 8 % sur une période de 8 semaines chez des vaches laitières (Weller et Phipps 1989). Sur des

animaux munis de fistules de l'œsophage, l'étude du rôle des composés principaux du jus d'ensilage donne des résultats inattendus (Buchanan-Smith 1990). Seule l'addition d'acide acétique à l'ensilage a un effet clairement négatif sur la quantité ingérée. L'addition d'un mélange d'acides acétique et lactique augmente la quantité ingérée et celle d'un mélange d'acides acétique et butyrique tout comme celle d'ammoniaque n'a pas d'effet. Un mélange d'amines et d'acide gamma-amino butyrique diminue la quantité ingérée à certaines concentrations. La présence d'amines en forte concentration semble diminuer la palatabilité de l'ensilage chez le mouton puisque la vitesse d'ingestion en début de repas est alors réduite (van Os *et al* 1995). Les effets des agents de saveur dépendent en fait de la palatabilité du fourrage traité. La mélasse permet de faire pâturer des plantes souillées par des déjections (Marten et Donker 1964). En revanche, l'addition de mélasse dans des pellets de foin de bonne palatabilité n'augmente la quantité ingérée que faiblement et temporairement (Demarquilly 1978).

Dans la plupart des études où l'aliment est modifié, la réponse de l'animal n'est étudiée qu'à court terme pendant quelques minutes ou quelques heures. Arnold *et al* (1980) ont ajouté à des pellets de foin de petites quantités de molécules identifiées pour diminuer la palatabilité par le goût ou l'odeur (tableau 2). Sur une période de trois jours, la quantité ingérée est réduite significativement avec la coumarine, la gramine, l'acide tannique, l'acide malonique et la glycine. Cependant ces effets sont observés également chez des moutons rendus à la fois anosmiques et agueusiques. De plus, la digestibilité *in vitro* des pellets est réduite fortement par l'acide tannique et la gramine, faiblement par la coumarine et la glycine et n'est pas modifiée par les autres molécules. Dans des études à court terme, Gherardi et Black (1991) montrent que traiter du foin avec de l'acide butyrique et du glutamate monosodique augmente sa palatabilité et que le traiter avec de l'oxyde de magnésium la diminue. Dans une étude à plus long terme, le traitement à l'acide butyrique et au glutamate monosodique entraîne une augmentation de 10 % de la quantité ingérée et un maintien de la préférence pour le foin traité pendant 25 jours (Gherardi *et al* 1991). L'augmentation de la quantité ingérée est associée à une augmentation du taux de digestion dans le rumen. Le traitement à l'oxyde de magnésium n'entraîne pas de réduction de la quantité ingérée sur 25 jours bien que la digestibilité ruminale du foin soit réduite et compensée par un état de réplétion plus important. En revanche, dans les tests de préférence, l'aversion pour le foin traité se maintient tout au long de l'expérience. Les effets à long terme sur les préférences alimentaires ou la quantité ingérée semblent donc associés à des modifications de paramètres digestifs.

Tableau 2. Effet (en % de variation par rapport au témoin) sur la quantité ingérée pendant 3 jours de certains composés chimiques présents naturellement dans les herbacées selon qu'ils sont testés en tant que contaminant odorant ou incorporé dans l'aliment et, dans ce dernier cas, effet sur la digestibilité *in vitro* de l'aliment (d'après Arnold 1970, Arnold *et al* 1980).

Composés chimiques	Effet sur la quantité ingérée		Effet sur la digestibilité <i>in vitro</i>
	contaminant odorant	incorporé	
Coumarine	-9,3	-32	-3,9
Gramine	non testé	-62	-22
Acide tannique	-18 *	-31	-52
Acide malonique	-29 * ^a	-19	ns
Glycine	-18	-25	-3,5
Acide glutamique	0	ns	ns
Acide malique	-14 * ^a	ns	ns
Acide quinique	-8,6 * ^a	ns	ns

ns : non significatif, * : en situation de choix, a : testé en solution aqueuse.

Tableau 3. Développement, chez l'agneau, d'une préférence (en ml de solution consommés) pour l'arôme associé à un apport de glucose par rapport à un arôme associé à un apport de saccharine (d'après Burrit et Provenza 1992).

	Glucose	Saccharine
Avant conditionnement :		
Préférence initiale pour l'arôme	455 ± 47	439 ± 46
Après 10 jours de conditionnement :		
Préférence pour l'arôme associé avec	840 ± 111	32 ± 17

4 / L'utilisation des sens dans le comportement alimentaire

Ainsi que l'indiquent les effets à long terme des modifications de palatabilité, les animaux semblent capables d'associer les propriétés sensorielles d'un aliment avec les conséquences nutritionnelles de son ingestion.

4.1 / L'apprentissage des effets post-ingestifs

Les sens stimulés par l'aliment permettent à l'animal d'anticiper les effets post-ingestifs. Ceci est bien établi chez le rat (voir revue de Le Magnen 1985). Provenza *et al* (1992) ont proposé une représentation schématique des processus impliqués dans l'apprentissage des préférences alimentaires. Dans un processus affectif l'animal commence par associer le goût de l'aliment avec ses conséquences post-ingestives. Puis dans un processus cognitif l'animal associe le goût de l'aliment avec son odeur et son apparence visuelle. Ainsi les ruminants, comme les autres mammifères, apprennent à éviter les plantes toxiques et les aliments auxquels on ajoute expérimentalement un composé qui va provoquer un malaise. L'apprentissage de préférences consécutif à un effet nutritionnel positif de l'aliment est certainement également important chez les ruminants. Des agneaux développent une préférence très forte pour l'arôme qui a été associé à l'apport de glucose pendant la phase de conditionnement par rapport à l'arôme associé à un apport de saccharine (Burrit et Provenza 1992 ; tableau 3). Ainsi, les ruminants vont développer des préférences pour les aliments qui apportent le plus d'énergie (Provenza 1995). La consommation de paille est doublée lorsqu'on augmente la digestibilité de la ration en introduisant dans le rumen de l'herbe à la place de la paille (figure 2). A l'inverse la consommation d'herbe diminue lorsqu'on introduit de la paille dans le rumen à la place de l'herbe. Ces résultats, tout comme ceux des études citées plus haut (Arnold *et al* 1980, Gherardi *et al* 1991) s'expliquent par l'apprentissage de la valeur nutritive de l'aliment. Cependant, dans une situation de libre choix, les choix alimentaires ne vont pas systématiquement maximiser la densité énergétique de la ration. Lorsqu'on offre un aliment concentré à volonté à des moutons, ils ingèrent un peu de paille pour assurer un bon fonctionnement ruminal (Cooper *et al* 1995). De même ils maintiennent 10 % de la ration sous forme de fourrage haché lorsqu'on leur offre un fourrage en libre choix sous forme hachée ou mis en pellets (Greenhalgh et Reid 1974). L'expérience alimentaire dans le jeune âge est déterminante pour la consommation de fourrages de faible valeur nutritive et pour les choix alimentaires en situation de libre choix. Les processus d'apprentissage par la mère, les congénères et par expérience individuelle ont fait l'objet de synthèses (Provenza *et al* 1992, Provenza 1995).

Les animaux utilisent la vue et l'odorat pour détecter de subtiles différences entre aliments et opérer des choix alimentaires. Le rôle d'anticipation des sens peut expliquer en partie pourquoi, chez des vaches, un repas d'orge diminue significativement l'ingestion de foin lorsqu'il est consommé par voie orale et non lorsqu'il est introduit directement dans le rumen (Baumont *et al* 1994 ; tableau 4). Le rôle d'anticipation des sens peut également expliquer pourquoi les moutons anosmiques ingèrent plus que les moutons normaux. En effet, chez le rat, les signaux olfactifs ne sont pas seulement impliqués dans la perception de la palatabilité, mais aussi dans le contrôle de l'énergie ingérée (Larue et Le Magnen 1972). L'anticipation par les sens des effets post-ingestifs peut également expliquer en partie l'évolution au cours de la journée des choix alimentaires au pâturage (Parsons *et al* 1994).

4.2 / Le comportement hédonique

L'ingestion est un comportement déterminé par la faim, qui est une sensation désagréable, et par la satiété qui est généralement une sensation agréable (Read 1992). Forbes (1995) fait l'hypothèse que les ruminants, comme l'homme, mangent la quantité d'aliments qui permet d'optimiser un état de bien-être. Chez l'homme, des composantes qualitative, quantitative et affective peuvent être distinguées parmi les sensations complexes ressenties lors de l'ingestion (Fantino 1992). Les deux premières composantes permettent d'identifier la nature et la quantité des aliments ingérés. La troisième, que l'on peut appeler perception hédonique, est liée aux sensations agréables et désagréables que provoquent l'aliment. Ainsi les mécanismes de récompense peuvent induire un comportement alimentaire de nature hédonique en compétition avec les facteurs du contrôle physiologique de la quantité ingérée. La palatabilité de l'aliment va donc stimuler plus ou moins le comportement hédonique. Comme nous l'avons vu plus haut, la quantité ingérée est plus que doublée lorsque des moutons reçoivent de l'herbe plutôt que de la paille alors que la digestibilité de la ration est maintenue constante en introduisant l'autre aliment dans le rumen (cf figure 2). La paille doit donc avoir une valeur hédonique très faible. Avec des fourrages de bonne qualité,

Lorsque plusieurs aliments sont offerts, l'animal choisit en fonction de son expérience - il associe les caractéristiques de l'aliment et les conséquences digestives et métaboliques de son ingestion - et de celle transmise par sa mère et ses congénères.

Tableau 4. Effet d'un apport d'orge (2,7 kg de matière sèche) sur la quantité ingérée de foin selon que l'orge est ingérée ou introduit directement dans le rumen après mélange avec de la salive artificielle (Baumont *et al* 1994).

	Apport d'orge		
	aucun	ingéré	dans le rumen
Foin ingéré (kg de MS)			
première heure	1,55 ^a	1,26 ^b	1,56 ^a
journée	7,89 ^a	7,00 ^b	7,48 ^{ab}

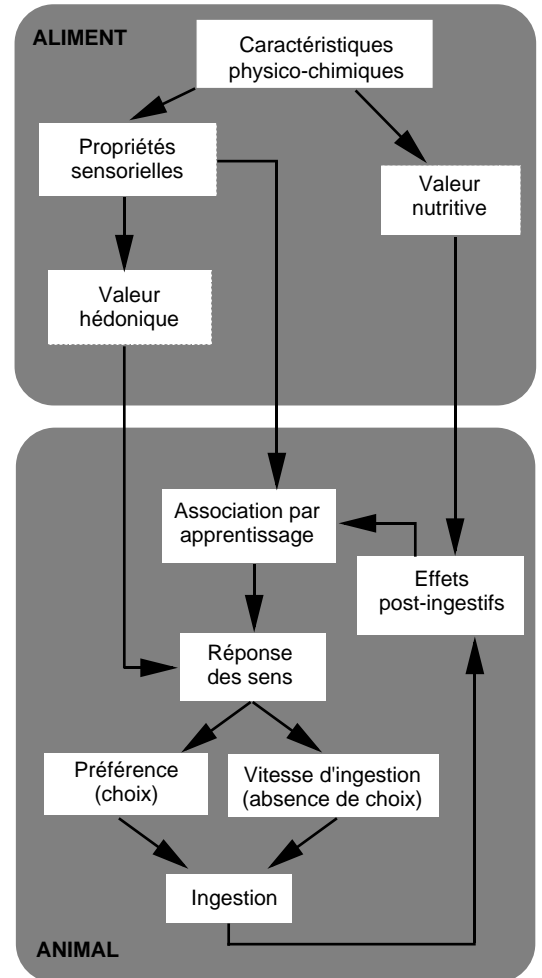
Sur une même ligne, les valeurs suivies de lettres différentes diffèrent significativement (à $P < 0,05$).

les quantités ingérées par les béliers castrés sont très supérieures à leurs besoins. Ceci doit s'expliquer partiellement par un comportement hédonique (Baumont *et al* 1997). Chez des animaux rassasiés par un premier repas, une distribution de fourrage peut contrebalancer les signaux de satiété et déclencher un deuxième repas (Gatel 1984). La taille du deuxième repas dépend de la palatabilité relative des deux fourrages (Baumont *et al* 1990). Rassasié avec un foin de prairie de faible qualité, les moutons peuvent encore ingérer 400 g de foin de luzerne (cf figure 1). En revanche, rassasiés avec de la luzerne, ils refusent d'ingérer le foin de prairie. Le comportement hédonique est en compétition avec l'effort nécessaire à la récompense. Dans un test où les animaux doivent marcher pour obtenir un bon fourrage, la préférence pour le bon fourrage dépend de la quantité qui récompense les animaux (Dumont et Petit 1995).

Conclusion : palatabilité et contrôle des quantités ingérées

La réponse sensorielle provoquée par un aliment peut être évaluée par la vitesse d'ingestion lorsqu'un seul aliment est offert à l'animal et par l'étude des préférences en situation de choix. Elle intègre les effets post-ingestifs que l'animal apprend à associer avec les propriétés sensorielles et interagit avec les besoins de l'animal. La taille des repas et les choix alimentaires sont principalement contrôlés par anticipation des effets post-ingestifs afin d'éviter des excès ou des carences nutritionnelles. Les ruminants, comme les autres animaux, développent des préférences pour des aliments qui permettent d'atteindre rapidement un niveau de satiété élevé. A condition qu'ils ne contiennent pas de composés toxiques, les aliments qui peuvent être ingérés rapidement et qui sont très digestibles sont donc très palatables. Néanmoins, pour une valeur nutritive donnée, les propriétés sensorielles intrinsèques de l'aliment stimulent plus ou moins un comportement alimentaire de nature hédonique. En effet, la variabilité résiduelle des modèles de prévision de l'ingestibilité basés sur les caractéristiques nutritionnelles de l'aliment (valeurs énergétique et azotée, effet d'encombrement) demeure élevée. La palatabilité évaluée par la réponse des sens intègre la valeur nutritive et la valeur hédonique de l'aliment (figure 6). Le comportement hédonique est probablement d'autant plus important que le niveau de production des animaux est faible et que les animaux sont en situation de choix alimentaire. En première approche, la valeur hédonique de l'aliment peut être assimilée à la différence

Figure 6. Réponse des sens aux caractéristiques de l'aliment. Les propriétés sensorielles de l'aliment influencent le comportement hédonique et sont associées par apprentissage à la valeur nutritive. La palatabilité mesurée par la réponse des sens intègre ces deux aspects.



entre la quantité ingérée observée et celle prévue à partir de sa valeur nutritive. Plusieurs questions demeurent sans réponse. Est-il possible d'accroître durablement la quantité ingérée en améliorant la perception hédonique de l'aliment sans accroître la valeur nutritive ? Quels sont plus précisément les caractéristiques physiques et les composés chimiques utilisés par les ruminants pour associer les propriétés sensorielles de l'aliment à sa valeur nutritive ? Les méthodes modernes pour analyser la texture et les composés aromatiques des aliments laissent espérer une meilleure compréhension des composantes de la palatabilité.

Texte adapté de Baumont R., 1996. Palatability and feeding behaviour in ruminants : a review. *Ann. Zootech.*, 45, 385-400.

Références bibliographiques

- Arnold G.W., 1966. The special senses in grazing animals. 2. Smell, taste and touch and dietary habits in sheep. *Aust. J. Agric. Res.*, 17, 531-542.
- Arnold G.W., 1970. Regulation of food intake in grazing ruminants. In : AT Phillipson (ed), *Physiology of digestion and metabolism in ruminants*, 264-276. Oriol Press, Newcastle upon Tyne.
- Arnold G.W., De Bøer G., Boundy C.A.P., 1980. The influences of odour and taste on food preferences and food intake of sheep. *Aust. J. Agric. Res.*, 31, 571-585.
- Baldwin B.A., 1978. Operant studies and preference test on the role of olfaction and taste in digestive behaviour of pigs and ruminants. In : First International symposium on palatability and flavor use in animal feeds, Zürich, 10-11 Oktober 1978, (Institute of Animal Production, Swiss Federal Institute of Technology), 43-49.
- Baumont R., Segulier N., Dulphy J.P., 1990. Rumen fill, forage palatability and alimentary behaviour in sheep. *J. Agric. Sci.*, 115, 277-284.
- Baumont R., Daveau O., Perpère C., 1994. A trial to quantify the roles of ruminal and oropharyngeal signals in the control of food intake by cows. In : D Giesecke (ed), *Proceedings of the Society of Nutrition Physiology*, 122. 8^e international Symposium on Ruminant Physiology, 25-30 September 1994 in Willingen, Germany. DLG-Verlag.
- Baumont R., Jailler M., Dulphy J.P., 1997. Dynamic of voluntary intake, feeding behaviour and rumen function in sheep fed three contrasting types of hay. *Ann. Zootech.* (in press).
- Black J.L., Kenney P.A., 1984. Factors affecting diet selection by sheep. 2. Height and density of pasture. *Aust. J. Agric. Res.*, 35, 565-578.
- Buchanan-Smith J.G., 1990. An investigation into palatability as a factor responsible for reduced intake of silage by sheep. *Anim. Prod.*, 50, 253-260.
- Burrit E.A., Provenza F.D., 1992. Lambs form preferences for non-nutritive flavors paired with glucose. *J. Anim. Sci.*, 70, 1133-1136.
- Chenost M., 1966. L'indice de fibrosité des foin : mesure et relations avec la valeur alimentaire. *Ann. Zootech.*, 15, 253-257.
- Chenost M., Grenet E., 1971. L'indice de fibrosité des fourrages : sa signification et son utilisation pour la prévision de la valeur alimentaire des fourrages. *Ann. Zootech.*, 20, 427-435.
- Church D.C., 1979. Taste, appetite and regulation of energy balance and control of food intake. Part. I. Appetite, taste and palatability. In : D.C. Church (ed), *Digestive physiology and nutrition of ruminants*, 281-290. Oxford Press.
- Colebrook W.F., Black J.L., Kenney P.A., 1985. Effect of sensory factors on diet selection by sheep. *Proc. Nutr. Soc. Austr.*, 10, 99-102.
- Cooper S.D.B., Kyriasakis I., Nolan J.V., 1995. Diet selection in sheep : the role of the rumen environment in the selection of a diet from two feeds that differ in their energy density. *Br. J. Nutr.*, 74, 39-54.
- Demarquilly C., 1978. Intake, palatability and flavor in ruminant feeds. In : First international symposium on palatability and flavor use in animal feeds, Zürich, 10-11 Oktober 1978, (Institute of Animal Production, Swiss Federal Institute of Technology), 91-98.
- 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.
- Fantino M., 1992. Etat nutritionnel et perception affective de l'aliment. In : I. Giachetti (ed), *Plaisir et préférences alimentaires*, 31-45. Polytechnica, Paris.
- Faverdin P., 1985. Régulation de l'ingestion des vaches laitières en début de lactation. Thèse de Doctorat INA Paris-Grignon, France, 131 p.
- Faverdin P., Baumont R., Ingvarstsen K.L., 1995. Control and prediction of feed intake in ruminants. In : M. Journet, E. Grenet, M.H. Farce, M. Thériez, C. Demarquilly (eds), *Recent developments in the nutrition of herbivores*, 95-120. Proceedings of the IVth International Symposium on the Nutrition of Herbivores, Clermont-Ferrand, sept. 1995. INRA Editions, Paris.
- Forbes J.M., 1995. Voluntary food intake and diet selection in farm animals. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, 532 p.
- Gallouin F., Le Magnen J., 1987. Evolution historique des concepts de faim, satiété et appétit. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 27, 109-128.
- Gatel F., 1984. Signification de la satiété à court terme chez le mouton : influence de la qualité du fourrage et des stimuli associés à la prise de nourriture. *Ann. Zootech.*, 33, 111-118.
- Gherardi S.G., Black J.L., Colebrook W.F., 1991. Effect of palatability on voluntary feed intake by sheep. 2. The effect of altering the palatability of a wheaten hay on long-term intake and preference. *Aust. J. Agric. Res.*, 42, 585-598.
- Gherardi S.G., Black J.L., 1991. Effect of palatability on voluntary feed intake by sheep. 1. Identification of chemicals that alter the palatability of a forage. *Aust. J. Agric. Res.*, 42, 571-584.
- Goatcher W.D., Church D.C., 1970a. Taste responses in ruminants. 1. Reactions of sheep to sugars, saccharin, ethanol and salts. *J. Anim. Sci.*, 30, 777-783.
- Goatcher W.D., Church D.C., 1970b. Taste responses in ruminants. 2. Reactions of sheep to acids, quinine, urea and sodium hydroxide. *J. Anim. Sci.*, 30, 784-790.
- Greenhalgh J.F.D., Reid G.W., 1971. Relative palatability to sheep of straw, hay and dried grass. *Br. J. Nutr.*, 26, 107-116.
- Greenhalgh J.F.D., Reid G.W., 1974. Long - and short-term effects on intake of pelleting a roughage for sheep. *Anim. Prod.*, 19, 77-86.
- Grovum W.L., Chapman, 1988. Factors affecting the voluntary intake of food by sheep. 4. The effect of additives representing the primary tastes on sham intakes by oesophageal-fistulated sheep. *Br. J. Nutr.*, 59, 63-72.
- Hodgson J., 1979. Nomenclature and definitions in grazing studies. *Grass Forage Sci.*, 34, 11-18.
- Hutson G.D., Van Mourik S.C., 1981. Food preferences of sheep. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, 21, 575-582.
- Jarrige R., 1988. Alimentation des bovins, ovins et caprins. INRA, Paris, 471 p.

- Jarrige R., Dulphy J.P., Faverdin P., Baumont R., Demarquilly C., 1995. Activités d'ingestion et de rumination. In : R. Jarrige, Y. Ruckebusch, C. Demarquilly, M.H. Farce, M. Journet (eds), Nutrition des ruminants domestiques - Ingestion et digestion, 123-181. INRA, Paris.
- Kenney P.A., Black J.L., Colebrook W.F., 1984. Factors affecting diet selection by sheep. 3. Dry matter content and particle length of forage. *Aust. J. Agric. Res.*, 35, 831-838.
- Kenney P.A., Black J.L., 1984. Factors affecting diet selection by sheep. I. Potential intake rate and acceptability of feed. *Aust. J. Agric. Res.*, 35, 551-563.
- Larue C., Le Magnen J., 1972. The olfactory control of meal pattern in rats. *Physiol. Behav.*, 9, 817-821.
- Le Magnen J., 1985. Hunger. Problems in the behavioural sciences. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 151 p.
- Marten G.C., Donker J.D., 1964. Selective grazing induced by animal excreta. I. Evidence of occurrence and superficial remedy. *J. Dairy Sci.*, 47, 773-776.
- Matthews L.R., 1983. General introduction. In : Measurement and scaling of food preferences in dairy cows : concurrent schedule and free-access techniques. PhD Thesis, University of Waikato, New Zealand, 236 p.
- Matthews L.R., Kilgour R., 1980. Learning and associated factors in ruminant feeding behaviour. In : Y. Ruckebusch and P. Thivend (eds), Digestive physiology and metabolism in ruminants, 123-144. MTP Press Ltd, Lancaster, UK.
- Mertens D.R., 1994. Regulation of forage intake. In : G.C. Fahey Jr., M. Collins, D.R. Mertens and L.E. Moser (eds), Forage quality, evaluation and utilization, 450-493. American Society of Agronomy, Crop and Soil Science Societies of America, Madison, WI.
- Michalet-Doreau B., 1975. Recherches sur les causes des variations des quantités d'ensilage d'herbe ingérées par les ruminants. Thèse Docteur-Ingénieur Université de Nancy, 99 p.
- Morand-Fehr P., Hervieu J., Legendre D., Gutter A., Del Tedesco L., 1987. Rapid tests to assess concentrate feed acceptability by goats. *Ann. Zootech.*, 36, 324.
- Parsons A.J., Newman J.A., Penning P.D., Harvey A., Orr R.J., 1994. Diet preference of sheep : effect of recent diet, physiological state and species abundance. *J. Anim. Ecology*, 63, 465-478.
- Provenza F.D., Pfister J.A., Cheney C.D., 1992. Mechanisms of learning in diet selection with reference to phytotoxicosis in herbivores. *J. Range Manage.*, 45, 36-45.
- Provenza F.D., 1995. Role of learning in food preferences of ruminants : Greenhalgh and Reid revisited. In : W.V. Engelhardt, S. Leonhard-Marek, G. Breves, D. Giesecke (eds), Ruminant physiology : digestion, metabolism, growth and reproduction, 233-247. Proceedings of the 8th International Symposium on Ruminant Physiology. Ferdinand Enke Verlag.
- Read N.W., 1992. Role of gastrointestinal factors in hunger and satiety in man. *Proc. Nutr. Soc.*, 51, 7-11.
- Van Niekerk A.I., Greenhalgh J.F.D., Reid G.W., 1973. Importance of palatability in determining the feed intake of sheep offered chopped and pelleted hay. *Br. J. Nutr.*, 30, 95-105.
- Van Os M., Dulphy J.P., Baumont R., 1995. The effect of protein degradation products in grass silages on feed intake and intake behaviour in sheep. *Br. J. Nutr.*, 73, 51-64.
- Vérité R., Journet M., 1970. Influence de la teneur en eau et de la déshydratation de l'herbe sur sa valeur alimentaire pour les vaches laitières. *Ann. Zootech.*, 19, 255-268.
- Weller R.F., Phipps R.H., 1989. Preliminary studies on the effect of flavouring agents on the dry-matter intake of silage by lactating dairy cows. *J. Agric. Sci.*, 112, 67-71.

Abstract

Palatability and feeding behaviour in ruminants.

Palatability usually designates those characteristics of a feed that invoke a sensory response in the animal, and is considered to be the corollary of the animal's appetite for the feed. When only one feed is given to animals fed indoor palatability can be evaluated by the eating rate at the beginning of the meal and not by voluntary intake that integrates palatability and postingestive effects. However experimental procedures allow these two variables to be separated. When several feeds are studied, preference tests are most often used to assess palatability. Behavioural measurements assess motivation for a feed rather than intake. Operant conditioning procedures show how animals maintain their choice for a preferred feed as it becomes increasingly difficult to obtain. Physical characteristics of the feed (particle size, resistance to fracture, dry matter content, height and density of sward...) contribute to the sensory response invoked by the animal. They influence ease of prehension and ease of mastication and animals generally prefer the physical form of the feeds they can eat faster. Taste and odour are recognised as of

importance in feed palatability, but their effects are difficult to measure and depend on the experimental procedures used. Most of the palatability studies are short-term with time scales of minutes or hours. In the long-term (several days or weeks), feed preferences seem generally to be associated with digestive modifications. Animals use their senses to learn to associate the postingestive effects of the feed with its sensory characteristics. Ruminants generally develop preferences for feeds that will provide a high satiety level rapidly. Thus palatability measured as the sensory response invoked by the feed integrates its nutritive value. However, for a given nutritive value, sensory properties of the feed *per se* can stimulate or depress hedonic feeding behaviour. The role of hedonic behaviour on intake may be of particular importance in choice situations and for low producing animals. In a first approach, hedonic value of the feed can be assessed by the difference between the observed intake and the predicted intake as affected by the nutritive value.

BAUMONT R., 1996. Palatabilité et comportement alimentaire chez les ruminants. *INRA Prod. Anim.*, 9 (5), 349-358.