



HAL
open science

Préhensibilité de l'herbe pâturée chez les bovins et les ovins

Sophie Prache, Jean-Louis J.-L. Peyraud

► **To cite this version:**

Sophie Prache, Jean-Louis J.-L. Peyraud. Préhensibilité de l'herbe pâturée chez les bovins et les ovins. *Productions Animales*, 1997, 10 (5), pp.377-390. hal-02696628

HAL Id: hal-02696628

<https://hal.inrae.fr/hal-02696628v1>

Submitted on 1 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Préhensibilité de l'herbe pâturée chez les bovins et les ovins

L'utilisation accrue du pâturage permet de limiter les coûts de production. Optimiser la part de l'herbe pâturée dans l'alimentation des animaux nécessite de mieux connaître les quantités d'herbe qu'ils ingèrent. Ces quantités dépendent bien sûr des caractéristiques des animaux mais aussi de la préhensibilité de l'herbe, c'est-à-dire sa facilité à être prélevée.

Les contrôles physique et métabolique de l'ingestion sont impliqués dans la régulation des quantités ingérées par le ruminant, au pâturage comme à l'aube. Cependant, le pâturage est plus contraignant, car l'animal doit lui-même aller chercher et récolter sa nourri-

ture, ce qui rajoute un contrôle « comportemental » de l'ingestion. La quantité d'herbe récoltée dans chaque bouchée peut ainsi varier dans des proportions très importantes, de 10 à 400 mg MO chez les ovins et de 70 à 1 610 mg MO chez les bovins (Hodgson 1986). L'étude des processus de préhension de l'herbe pâturée est donc nécessaire pour mieux comprendre et prédire les quantités ingérées par l'animal, déterminant majeur de ses performances. La préhensibilité d'un couvert végétal traduit sa facilité de préhension par l'animal. Elle s'apprécie le plus souvent à travers les caractéristiques de la bouchée de l'animal, qui est l'unité de base de l'ingestion et constitue la composante la plus importante de la vitesse d'ingestion. Elle dépend essentiellement des caractéristiques du couvert végétal (structure spatiale, propriétés mécaniques et teneur en MS), mais dépend également du type d'animal qui le pâture, par son mode de préhension et ses caractéristiques (format, taille et forme de la bouche).

Résumé

La préhensibilité d'un couvert végétal traduit sa facilité de préhension par l'animal. C'est un déterminant majeur des quantités d'herbe ingérées et, sur un couvert hétérogène, elle oriente en partie les choix alimentaires. Elle peut être évaluée par les caractéristiques de la prise alimentaire de l'animal qui le pâture (dimensions, masse, éventuellement temps requis), et son expression est donc modulée par les interactions entre les caractéristiques du couvert végétal et celles de l'animal qui le pâture.

Cette revue bibliographique fait le point sur les différents mécanismes impliqués lors de la préhension d'une bouchée chez les bovins et les ovins, sur les différentes méthodologies utilisées (couverts végétaux expérimentaux, méthodes de mesure) et sur les composantes de la préhensibilité d'un couvert végétal, ainsi que sa prédiction.

La préhensibilité d'un couvert végétal est déterminée par sa facilité de collecte dans la bouche (qui dépend de la hauteur de la végétation, de la masse d'herbe par unité de volume, de la souplesse des organes végétaux et de la nécessité plus ou moins importante de tri), par sa facilité de cisaillement, par la présence de 'barrières' à la défoliation (gainés, chaumes, matériel mort) et par sa teneur en matière sèche. La quantité de limbes verts par hectare constitue le prédicteur le plus précis de la préhensibilité d'un couvert végétal, bien qu'il ne rende pas compte de l'ensemble des facteurs impliqués.

Allden et Whittaker (1970) ont les premiers représenté l'ingestion d'herbe (I) comme le produit entre la masse des bouchées (MB), leur fréquence moyenne (FB) et le temps de pâturage (TP) ($I = MB \times FB \times TP$). Burlison *et al* (1991) ont ensuite proposé de décomposer arithmétiquement la masse de la bouchée en son volume (profondeur x surface) et la masse volumique de l'horizon pâturé. Ces concepts simples ont fourni les bases d'une recherche très active pour comprendre les

Définition des termes utilisés dans les études de préhensibilité au pâturage

La **préhension d'une bouchée** comprend l'ensemble des mouvements de la tête, des mâchoires, de la langue (bovins) et des lèvres (ovins) permettant de ramener l'herbe dans la bouche et de la sectionner. Le sectionnement est généralement accompagné d'un mouvement de tête et d'un bruit de déchirement du matériel végétal.

La **masse de la bouchée** est la masse d'herbe ingérée lors d'un acte de préhension ; elle peut être exprimée en frais, en MS ou en MO.

La **surface de la bouchée** est la surface de la prairie pâturée lors d'une bouchée.

La **profondeur de la bouchée** est la différence entre la hauteur moyenne initiale et la hauteur moyenne finale des items végétaux qui ont été pâturés lors d'une bouchée (cf. figure 3).

Le **volume de la bouchée** est le produit de sa surface et de sa profondeur.

La **masse volumique du couvert végétal** est la masse d'herbe présente par unité de volume ; elle peut être mesurée sur l'ensemble de la strate herbacée, mais il est préférable de la mesurer sur l'horizon pâturé par l'animal (**masse volumique de l'horizon pâturé**).

interactions entre la structure du couvert végétal et les processus de préhension de l'herbe par les ruminants.

L'étude des processus de préhension de l'herbe par les animaux permet également de mieux comprendre l'évolution de la végétation pâturée. D'une part, les dimensions de la bouchée vont déterminer l'impact spatial du prélèvement sur le peuplement végétal. D'autre part, la préhensibilité des différents items végétaux d'un couvert hétérogène peut orienter les choix alimentaires (Dumont *et al* 1995, Prache *et al* 1996), car les animaux préfèrent généralement les items végétaux qui permettent la vitesse d'ingestion la plus élevée (Black et Kenney 1984). Une meilleure compréhension des interactions entre l'animal et le couvert végétal sera donc utile pour améliorer la gestion des ressources pâturées, particulièrement dans des zones où la maîtrise de la végétation devient un objectif essentiel.

L'objectif de cet article est de faire le point sur les principaux facteurs affectant la préhensibilité d'un couvert végétal, après en avoir rappelé les méthodes d'études.

1 / Récolte de l'herbe au pâturage et approches de la préhensibilité

Le broutage associe recherche et manipulation de l'herbe. La recherche comprend les déplacements de l'animal dans son environnement et les processus cognitifs et sensoriels impliqués dans la décision de prendre une bouchée en un endroit précis de la parcelle.

Les activités de manipulation comprennent la préhension de l'herbe, sa mastication, et sa déglutition. Ces activités ne sont pas exclusives, l'animal pouvant mastiquer tout en marchant, par exemple. Toutefois, l'activité de recherche n'étant pas directement liée à la préhensibilité du couvert végétal, elle ne sera pas abordée ici. La préhension de l'herbe consiste à ramener l'herbe dans la bouche par des mouvements de la tête, des mâchoires, de la langue (bovins), des lèvres (ovins), et à la cisailier.

Les mouvements de tête visent à rechercher de nouvelles bouchées et à sectionner l'herbe rassemblée dans la bouche et pincée entre l'arcade incisive et le bourrelet dentaire.

Les mouvements de langue des bovins leur permettent d'élargir la surface prélevée par rapport à la surface d'ouverture de la bouche (Laca *et al* 1992a, Flores *et al* 1993). Du fait de ces mouvements de langue et de la courbure de l'arcade incisive, la hauteur résiduelle des plantes pâturées suit une courbe hémisphérique. La hauteur résiduelle *moyenne* des plantes pâturées (appelée profondeur de la bouchée) diffère donc de la distance entre le sol et l'arcade incisive au moment de la coupe (appelée profondeur de broutage) (Ungar *et al* 1991). La langue joue aussi un rôle dans le maintien de l'herbe dans la bouche lors du cisaillement (Ungar 1996).

Les mouvements de mâchoire, cycles complets d'ouverture et de fermeture des mâchoires, permettent de ramener l'herbe dans la bouche, puis de la mastiquer. Ils sont donc souvent classés en mouvements de préhension et mouvements de mastication. Chez les ovins, ces deux types de mouvements de mâchoire sont considérés comme exclusifs, mais des études récentes ont montré que cette hypothèse n'était pas toujours vérifiée chez les bovins. Ainsi, Laca *et al* (1994) ont montré que les bovins pouvaient, en un même mouvement de mâchoire, mastiquer une bouchée et rassembler de l'herbe (mouvements mixtes). Pour un même couvert végétal, la fréquence des mouvements totaux de mâchoire est beaucoup plus faible chez les bovins (60 à 100 par minute, Matsui et Okubo 1991, Matsui *et al* 1994, Rook *et al* 1994) que chez les ovins (140 à 160 par minute, Penning *et al* 1991a et 1991b), du fait de leur mode de préhension (extension de la langue) et de leurs besoins plus faibles en temps de mastication (Parsons *et al* 1994).

Chez les ovins, la fréquence des mouvements de mâchoire totaux est relativement constante (Black et Kenney 1984, Penning 1986, Penning *et al* 1991a). Leur répartition entre préhension et mastication dépend essentiellement de la masse de la bouchée, même si certaines caractéristiques du fourrage, telles que la fibrosité et la longueur des tiges prélevées peuvent également influencer le besoin en mastication (Newman *et al* 1994). Plus la masse de la bouchée est élevée, plus le temps de mastication augmente au détriment de la fréquence de préhension. Sur ovins, le budget temps par bouchée (T, secondes) a

ainsi été décomposé par Parsons *et al* (1994) en deux composantes mutuellement exclusives $T = a + bMB$, où a = temps de préhension qui serait indépendant de la masse de la bouchée, et bMB = temps de mastication, proportionnel à la masse de la bouchée (MB). La fréquence de préhension (nombre de bouchées par minute de pâturage, $FP = 60/T$) serait ainsi reliée à la masse de la bouchée, par une relation simple, $FP = 60/(a + bMB)$.

Chez les bovins, la fréquence des mouvements de mâchoire totaux est plus variable que chez les ovins, et certains auteurs n'observent pas d'augmentation de la fréquence de préhension avec la diminution du poids de la bouchée (Arias *et al* 1990), comme c'est toujours le cas chez les ovins. Pour cette espèce en effet, les mouvements de mâchoire de préhension et de mastication ne sont pas toujours exclusifs, l'animal exploitant d'ailleurs pleinement cette aptitude, puisque 90 % des mouvements de mâchoire de préhension peuvent être de type mixte quand les bouchées sont de poids élevé (Ungar 1996). Chez les bovins, l'analyse du budget temps par bouchée est alors plus délicate que chez les ovins, et la liaison entre la fréquence de préhension et la masse de la bouchée n'est pas aussi simple que chez les ovins (Laca *et al* 1994, Ungar 1996).

La préhensibilité d'un couvert végétal, qui traduit sa facilité de préhension par l'animal, pourrait se juger soit à l'échelle de la prise alimentaire (ou bouchée), soit à une échelle plus globale intégrant la prise alimentaire et le temps qu'elle requiert (vitesse d'ingestion). Sachant que sur des couverts végétaux ne nécessitant pas de temps spécifique de recherche, la masse de la bouchée et son budget temps sont biologiquement liées, nous étudierons plus précisément l'échelle de la prise alimentaire.

2 / Méthologies d'étude de la préhensibilité

Différentes conditions expérimentales sont utilisées : soit les animaux pâturent librement sur une parcelle, soit le couvert végétal est préparé et présenté à chaque animal maintenu à l'intérieur, soit, enfin, chaque animal est confiné dans une « cage à pâturage » en plein champ, ce qui constitue un moyen terme entre les deux méthodes précédentes. Pour chacune de ces conditions expérimentales, des méthodes de mesure spécifiques ont été adaptées.

2.1 / Couverts végétaux expérimentaux

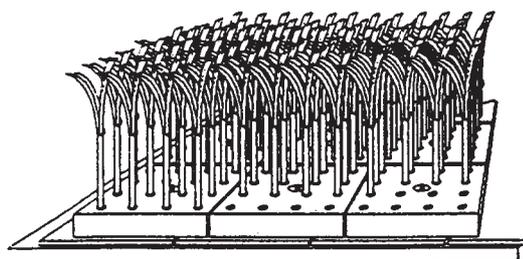
Les études en plein champ offrent des conditions normales de couvert végétal et de comportement animal. Cependant, les corrélations entre différentes variables de structure du couvert végétal (notamment entre la hau-

teur et la masse volumique) et entre la structure et la qualité du couvert limitent l'analyse et l'interprétation des données. En outre, l'hétérogénéité spatiale y est difficile à maîtriser ; elle peut être source de biais et pose le problème de la description pertinente du couvert végétal. On sait en effet que les bovins, et dans une moindre mesure les ovins, choisissent de pâturer des talles plus hautes que la moyenne (Wade *et al* 1989, Griggs *et al* 1991). Enfin, les dimensions de la bouchée ne peuvent pas être calculées pour chaque animal si la parcelle est pâturée par un lot d'animaux.

La technique des « plateaux d'herbe » ou « microparcelles » permet une maîtrise parfaite des caractéristiques du couvert végétal, ainsi que des mesures précises et individuelles. Le couvert végétal offert en bâtiment peut provenir de mottes prélevées au champ, de semis en bacs, ou de matériel végétal (talles entières, limbes seuls, gaines foliaires, tiges) prélevé au champ puis fixé manuellement sur un plateau. Cette dernière méthode créée par Black et Kenney (1984) pour des ovins a été adaptée aux bovins par Laca *et al* (1992b) (figure 1). Cette technique, outre sa lourdeur, souffre cependant de plusieurs critiques. Les couverts végétaux ainsi fabriqués sont artificiels ce qui pose le problème de la transposition des résultats à des situations naturelles. Les microparcelles étant petites, les mesures sont limitées à des pas de temps très courts. Enfin, le comportement de l'animal peut être modifié par i) le confinement et le jeûne, fréquemment utilisés pour accroître la motivation des animaux, ii) la découverte, en situation de test, d'un nouveau couvert végétal, ce qui peut accroître la motivation de l'animal (Gordon *et al* 1996), et le conduire à « échantillonner » avant de présenter un comportement stabilisé (Edwards *et al* 1995). Ces méthodes nécessitent donc des animaux entraînés et, même ainsi, les biais sont difficiles à appréhender.

La « cage à pâturage » est située au champ. Elle permet de limiter l'accès de l'animal à de petites surfaces de prairies (56 x 46 cm pour Burlison *et al* 1991), et donc de limiter l'hétérogénéité spatiale. En utilisant différentes espèces végétales, différents taux de semis et

Figure 1. Microparcelle artificielle constituée de talles individuelles prélevées au champ puis fixées manuellement sur un plateau (d'après Laca *et al* 1992b).



La préhensibilité s'apprécie le plus souvent par les caractéristiques (masse et dimensions) de la bouchée réalisée par l'animal.

des traitements préalables de fauche ou de pâturage, ces auteurs ont réussi à produire des couverts végétaux naturels offrant une large gamme de caractéristiques, tout en dissociant des variables généralement corrélées dans les études en plein champ.

2.2 / Méthodes de mesure

La préhensibilité de l'herbe s'apprécie principalement par la mesure de la masse et des dimensions géométriques de la bouchée de l'animal. C'est une caractéristique du couvert végétal, mesurée à travers l'animal, ce qui nécessite donc de contrôler les facteurs animaux affectant les caractéristiques de la bouchée (poids, état nutritionnel, stade physiologique, ...).

La masse de la bouchée peut être estimée par simulation du prélèvement de l'animal. Outre sa lourdeur, cette méthode nécessite d'être très proche de l'animal ce qui peut perturber son comportement, et elle pose des problèmes de répétabilité et de reproductibilité (Gordon 1995). La masse de la bouchée est plus généralement estimée à partir de la mesure de l'ingéré sur une courte période associée à un décompte des bouchées. La quantité ingérée à court terme est obtenue dans les études au champ, à partir de la variation du poids de l'animal entre le début (P1) et la fin (P2) d'une période de pâturage d'environ une heure (Penning et Hooper 1985 sur ovins, Cushnahan *et al* 1997 sur bovins). Elle donne des estimations justes de l'ingéré, à condition d'utiliser une balance très précise, de récupérer quantitativement les déjections dans un système de collecte fixé sur l'animal (figure 2), et de corriger la variation de poids des pertes de poids métaboliques (PPM)

($I = P2 + PPM - P1$). Les pertes de poids métaboliques étant très variables selon les conditions climatiques et l'individu (Penning et Hooper 1985, Dumont *et al* 1994), elles doivent être estimées pendant une période de même durée juste antérieure ou consécutive à la mesure de l'ingestion, et pour chaque animal.

Les quantités ingérées à très court terme peuvent aussi être connues en utilisant des animaux fistulés de l'œsophage, à partir de la pesée des extrusa corrigée pour l'imprégnation par la salive (Burlison *et al* 1991). Avec la technique des plateaux d'herbe, l'ingéré est estimé à très court terme (1 à 3 min) par pesée du plateau avant et après pâturage et correction pour les pertes d'eau (Black et Kenney 1984, Illius *et al* 1995, Gordon *et al* 1996), ou à partir du poids de chacune des talles avant et après pâturage et de leur décompte (Laca *et al* 1992b). La masse de la bouchée peut également être obtenue par le produit de son volume (profondeur x surface) et de la masse volumique de l'horizon pâturé (Burlison *et al* 1991, Laca *et al* 1992b, Edwards *et al* 1995).

Le décompte des bouchées peut être visuel, ce qui nécessite d'accoutumer les animaux à la présence d'un observateur. Cette méthode est précise et reproductible, car le bruit de cisaillement de l'herbe est clairement audible. Le décompte des bouchées a été automatisé à partir de l'enregistrement des mouvements de mâchoire (Penning *et al* 1984, Champion *et al* 1997, Rutter *et al* 1997), de l'enregistrement des sons de cisaillement de l'herbe (Laca *et al* 1992b, Caudal et Delagarde non publié), ou encore à partir de la mesure conjointe des mouvements de mâchoire, de l'accélération du mouvement de la tête et de la position de celle-ci (Chambers *et al* 1981).

Figure 2. Mesure de l'ingéré à court terme (au cours d'une heure de pâturage) et de la masse de la bouchée. A droite, brebis équipée pour l'estimation des pertes de poids métabolique. Clichés A. de Moraes et S. Prache.



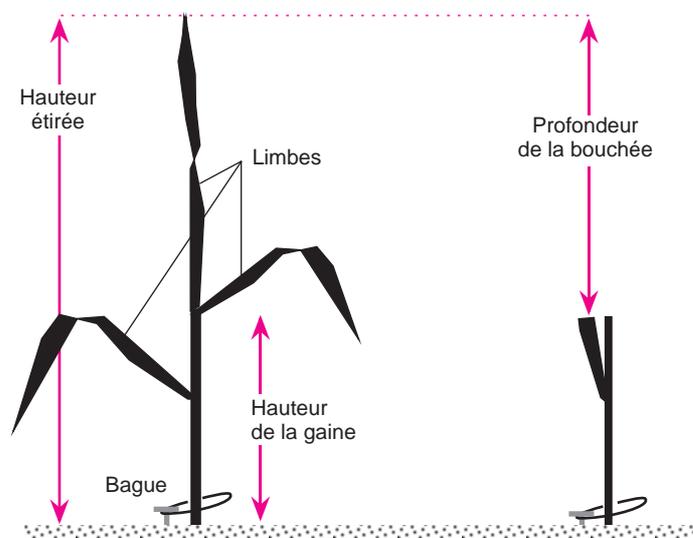
Les méthodes utilisées pour mesurer les dimensions de la bouchée ne cherchent pas à déterminer la forme exacte de celle-ci, mais à estimer deux paramètres géométriques moyens, la profondeur et la surface. Elles sont définies à partir de mesures sur le végétal.

La profondeur de la bouchée est définie comme la différence de hauteur moyenne avant et après pâturage des talles qui ont été consommées. Cette mesure est réalisée sur microparcelles, mais aussi lors d'essais au champ par observation de talles baguées (figure 3, Wade *et al* 1989).

La surface de la bouchée est définie comme la surface totale d'herbe prélevée lors d'un nombre donné de bouchées divisé par ce nombre de bouchées. Cette approche est utilisée pour des niveaux d'échelle spatio-temporels variés, depuis le très court terme sur microparcelles jusqu'à l'échelle de la journée sur grandes parcelles. La surface totale d'herbe prélevée est estimée par plusieurs méthodes dont aucune ne donne entière satisfaction (biais expérimentaux, lourdeur). Sur des couverts homogènes, les zones fraîchement pâturées au cours de quelques bouchées peuvent être relevées à l'aide d'une grille, puis la surface estimée par planimétrie (Burlison *et al* 1991, Edwards *et al* 1995, Orr *et al* 1997). Cette méthode manque toutefois de reproductibilité (Orr *et al* 1997), et le couvert végétal ne doit pas avoir été préalablement pâturé. Sur de plus grandes surfaces déjà pâturées, la surface prélevée par un troupeau au cours d'une journée peut être estimée à partir de talles baguées (proportion de talles baguées pâturées x surface de la parcelle). La surface moyenne de la bouchée peut alors être calculée si l'on connaît le nombre total de bouchées réalisées par le troupeau au cours de la journée (Prache *et al*, non publié). La surface de la bouchée peut aussi être calculée à partir de l'équation : Masse de la bouchée = Profondeur de la bouchée x Surface de la bouchée x Masse volumique de l'horizon pâturé, si les autres variables sont mesurées en parallèle, mais cette méthode est alors entachée des erreurs d'estimation de ces variables (Illius *et al* 1995, Gordon *et al* 1996).

Le couvert végétal doit être décrit à un niveau pertinent pour comprendre le prélèvement par l'animal. La hauteur de la végétation est mesurée en l'état avec une toise (Bircham 1981) ou sur talles étirées (figure 3, Wade *et al* 1989, Prache *et al* 1996). La première méthode représente mieux le couvert dans l'état où il est offert à l'animal, mais la deuxième est plus reproductible et elle est mieux adaptée au comportement des bovins qui redressent la végétation avec leur langue. Outre la hauteur totale, la hauteur de différents organes végétaux (notamment celle des gaines foliaires, des chaumes) peut également être mesurée. La distribution verticale des éléments du couvert végétal se mesure par tronçonnage en strates successives. La masse volumique du couvert végétal est le rapport entre la masse d'herbe par unité de surface et sa hauteur moyenne. Elle a longtemps été

Figure 3. Talle de graminée à stade végétatif et mesures expérimentales réalisées sur la plante.



mesurée sur l'ensemble de la strate herbacée, mais il est préférable de la mesurer sur l'horizon pâturé par l'animal, où elle est d'ailleurs généralement plus faible.

3 / Composantes de la préhensibilité d'un couvert végétal

Les premières études ont été conduites en plein champ. En Australie, les chercheurs ont mis en relation le comportement des animaux et la structure du couvert végétal lors du pâturage d'une parcelle (Stobbs 1973, Hendricksen et Minson 1980). Les chercheurs anglais ont le plus souvent maintenu la végétation à hauteur constante en pâturage continu (Penning *et al* 1986, Kibon et Holmes 1987). Ces études ont établi des relations entre la structure du couvert végétal et la masse de la bouchée, mais sans les analyser ni décomposer les différentes variables de structure du couvert impliquées. La technique plus récente des microparcelles a conduit à une approche plus analytique des processus de préhension (Black et Kenney 1984, Burlison *et al* 1991 sur ovins, travaux de Demment et Laca sur bovins 1991-1994) et a permis d'obtenir des lois à valeur plus générale permettant une inférence à d'autres types de couverts végétaux.

La préhensibilité d'un couvert végétal est essentiellement déterminée par sa facilité de collecte dans la bouche (qui dépend de la hauteur, de la masse par unité de volume, de la souplesse des organes végétaux et de la nécessité plus ou moins importante de tri), par sa facilité de cisaillement, par la présence de « barrières » à la défoliation (gainnes, chaumes, matériel mort) et par sa teneur en matière sèche.

La préhensibilité dépend surtout des caractéristiques du couvert végétal : structure spatiale, propriétés mécaniques, teneur en MS.

3.1 / Hauteur, masse volumique de l'horizon pâturé et propriétés mécaniques du végétal

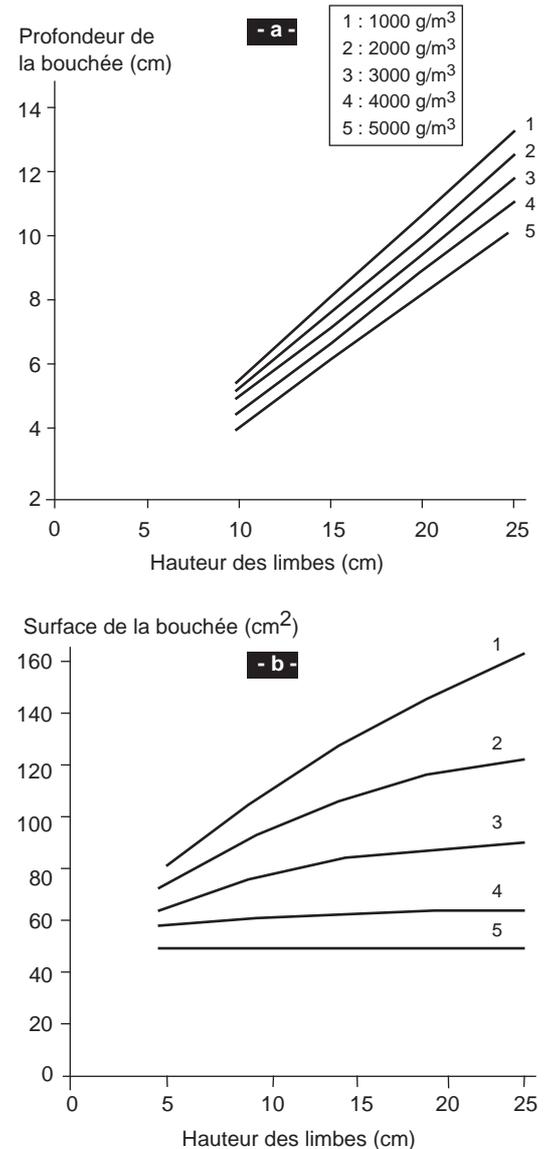
Les effets respectifs de la hauteur et de la masse volumique du couvert végétal ont été essentiellement analysés sur des microparcelles constituées uniquement de limbes, de manière à dissocier ces variables généralement corrélées, et à se dégager des effets de « barrière » rencontrés au champ.

La hauteur de l'herbe est le déterminant essentiel de la profondeur de la bouchée, son effet étant quasi linéaire (Mitchell *et al* 1991, Ungar *et al* 1991, Laca *et al* 1992a). A chaque bouchée, les animaux prélèvent donc une proportion à peu près constante de la végétation, quelle que soit sa hauteur initiale. Toutefois cette proportion diminue lorsque la masse volumique du couvert végétal s'accroît (figure 4a). Elle varie ainsi de 60 à 30 % dans l'étude de Laca *et al* (1992a) sur bovins et de 88 à 44 % dans celle de Black et Kenney (1984) sur ovins.

On a longtemps considéré que la structure du couvert végétal avait peu d'effet sur la surface de la bouchée, certains auteurs postulant qu'elle était déterminée par les dimensions anatomiques de la bouche (soit 12 et 50 cm² pour les ovins et les bovins dans le modèle de Parsons *et al* 1994) ou limitée par ces dimensions (Illius et Gordon 1987, Gordon *et al* 1996). Des études récentes montrent cependant que la surface de la bouchée des bovins augmente de manière curvilinéaire avec la hauteur de l'herbe (Ungar *et al* 1991, Laca *et al* 1992a, Flores *et al* 1993, Edwards *et al* 1995), mais que la relation dépend fortement de la masse volumique de l'horizon pâturé (figure 4b, Laca *et al* 1992a). Ces effets sont liés à l'efficacité des mouvements de la langue (bovins) ou de la tête (ovins). Sur les prairies hautes, les brins couverts par la langue sont suffisamment longs pour atteindre la bouche et ne pas échapper au prélèvement, ce qui accroît la surface prélevée, mais l'amplitude et le nombre des mouvements de langue diminuent avec la masse volumique de l'horizon pâturé (Demment et Laca 1993). Chez les ovins, la surface de la bouchée tend également à être négativement reliée à la masse volumique de l'horizon pâturé (Burlison *et al* 1991).

La masse de la bouchée s'accroît avec la hauteur et la masse volumique de l'horizon pâturé (Black et Kenney 1984, Burlison *et al* 1991, Edwards *et al* 1995, Gordon *et al* 1996 sur ovins ; Ungar *et al* 1991, Laca *et al* 1992a, Demment et Laca 1993, Cushnahan *et al* 1997 sur bovins). Les effets de ces deux variables sont indépendants et additifs (Burlison *et al* 1991, Laca *et al* 1992a, Cushnahan *et al* 1997). Chez les bovins, ces effets sont pratiquement linéaires (figure 5, Laca *et al* 1992a). Chez les ovins, les résultats sont controversés. Burlison *et al* (1991) observent un effet linéaire de chacune des variables, alors que d'autres auteurs rapportent des effets curvilinéaires et asymptotiques (Black et Kenney

Figure 4. Lois de réponse des dimensions de la bouchée, chez des bovins, à des variations de la hauteur et de la masse volumique d'un couvert végétal constitué uniquement de limbes (d'après Laca *et al* 1992b).



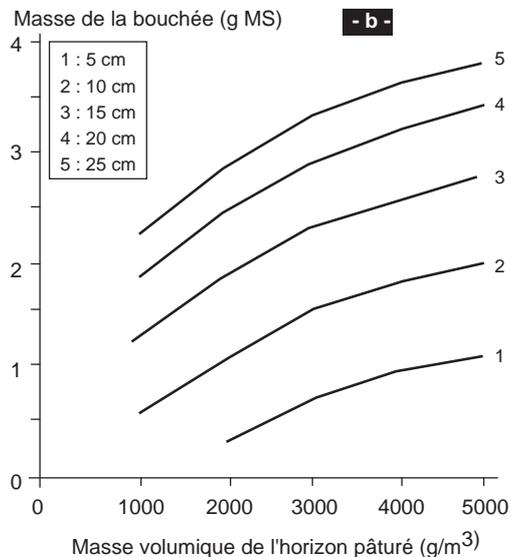
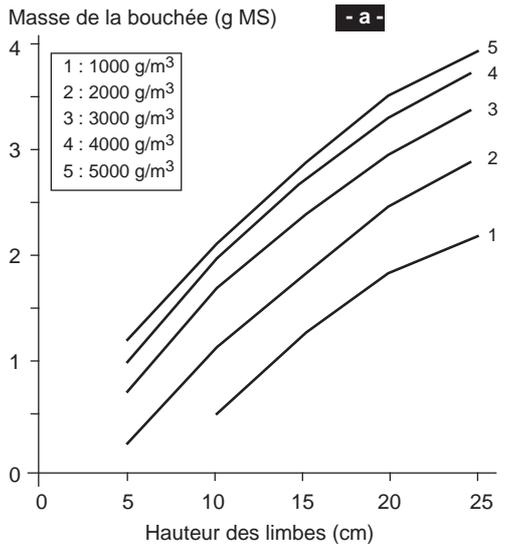
1984, Penning *et al* 1991a et 1994) (figure 6). Selon Edwards *et al* (1995), ces différences pourraient provenir i) de la durée variable du jeûne imposé aux animaux en essai, ii) de l'inexactitude de la description de la prairie à partir d'une hauteur moyenne, alors que les animaux sélectionnent des zones souvent plus hautes que la moyenne, et iii) du fait que des prairies de même hauteur peuvent présenter une structure très différente (masse volumique, composition morphologique, stade de maturité...).

Finalement, les animaux réalisent les bouchées les plus lourdes sur des prairies hautes et denses. La hauteur agit par son effet sur la profondeur de prélèvement, la masse volumique agit par son effet multiplicatif du volume de la bouchée et par son effet sur la surface de la bouchée.

Outre la masse volumique du couvert, la résistance du végétal au cisaillement va

La hauteur et la masse volumique du couvert végétal sont les déterminants majeurs de la masse de la bouchée.

Figure 5. Lois de réponse de la masse de la bouchée, chez des bovins, à des variations de la hauteur et de la masse volumique d'un couvert végétal constitué uniquement de limbes (d'après Laca et al 1992b).



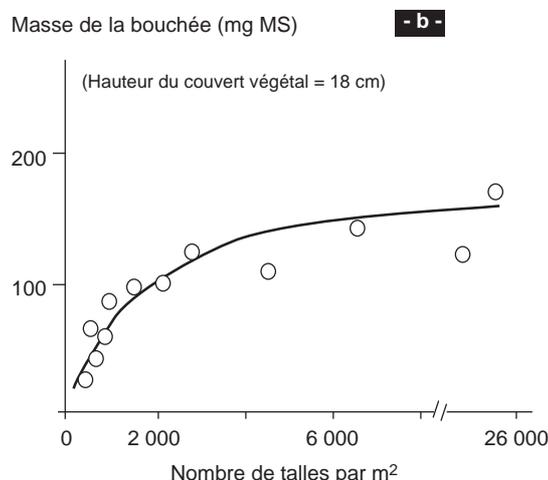
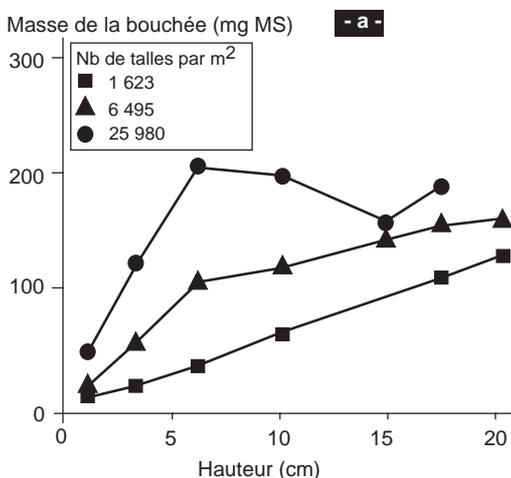
déterminer la résistance d'une surface donnée de végétation au prélèvement. On peut donc s'attendre à ce qu'elle affecte la préhensibilité du couvert végétal. Illius *et al* (1995) observent d'ailleurs un rapport de 1 à 10 dans la force développée par l'animal pour prélever une bouchée sur 5 espèces végétales de même hauteur. Toutefois, l'effet de la résistance au cisaillement sur la préhensibilité n'est pas expérimentalement démontré ni quantifié. Laca *et al* (1993) ont montré que les animaux réduisaient la surface de leur bouchée sur des microparcelles constituées de limbes plus résistants à l'arrachement. Mac Kinnon *et al* (1988) et Inoué *et al* (1993) ont aussi rapporté une tendance à l'accroissement de la vitesse d'ingestion (de 15 à 25 %) sur des lignées de ray-grass dont la résistance au cisaillement était réduite de 40 %.

D'autres propriétés mécaniques, telle que la souplesse des tissus pourraient affecter la préhensibilité. Ainsi, des organes végétaux peu souples, bien que balayés par le mouvement de langue ou de museau peuvent s'échapper avant d'être saisis entre les incisives et le bourrelet dentaire (Flores *et al* 1993). La préhensibilité plus élevée du trèfle blanc comparée à celle du ray-grass anglais (de mêmes hauteur et masse volumique) serait ainsi liée à une plus grande souplesse des tissus, permettant une bouchée plus large, la profondeur de la bouchée demeurant inchangée (Edwards *et al* 1995).

3.2 / Barrières à la préhension

En plein champ, la distribution verticale du matériel végétal dans les strates du couvert peut affecter sa préhensibilité (Illius *et al* 1995, Gordon *et al* 1996). Les données obtenues dans ces conditions confirment que la profondeur de la bouchée est une proportion constante de la hauteur initiale du végétal (Milne *et al* 1982, Barthram et Grant 1984, Wade *et al* 1989, Burlison *et al* 1991, Edwards *et al* 1995, Gordon *et al* 1996). Cependant, cette proportion est plus faible en plein champ

Figure 6. Variations de la masse de la bouchée, chez des ovins, avec la hauteur et la masse volumique du couvert végétal (d'après Black et Kenney 1984).



que sur microparcelles : 35 % pour des vaches laitières (Wade *et al* 1989), 33 à 45 % pour des brebis taries (Milne *et al* 1982, Burlison *et al* 1991, Edwards *et al* 1995) contre 50 % sur microparcelles. Cette différence peut provenir i) de l'augmentation de la masse volumique du couvert végétal en plein champ à mesure qu'on se rapproche du sol, ce qui modifie la pente de la relation (Laca *et al* 1992a, Edwards *et al* 1995), ii) d'un « effet barrière » des gaines foliaires et du matériel mort (Burlison *et al* 1991, Illius *et al* 1995).

L'effet « barrière » des gaines foliaires a été bien décrit par Wade *et al* (1989) et Wade (1991) sur vaches laitières. En suivant durant 5 jours la défoliation de deux couverts de ray-grass anglais différant par leur hauteur initiale mais offerts en même quantité par animal, ces auteurs ont montré que l'ingestion et la production de lait chutaient à partir du troisième jour sur les deux couverts végétaux, et que cette chute correspondait à des hauteurs différentes mais à une même hauteur des limbes au-dessus des gaines (tableau 1). Ainsi, au-delà de la hauteur de la végétation, la hauteur des gaines foliaires est un facteur supplémentaire affectant la préhensibilité du couvert végétal. Un tel effet de barrière est aussi suggéré par Arias *et al* (1990) et Astigarraga et Peyraud (1995) sur bovins, et Barthram et Grant (1984) et Illius *et al* (1995) sur ovins. Il peut s'expliquer par la plus grande résistance des gaines au prélèvement du fait de leur structure « en empilement » et de leur teneur en fibres plus élevée (Illius *et al* 1995, Wright et Illius 1995). Cet effet dépend d'ailleurs des caractéristiques de la gaine et, lorsqu'elle est très jeune, sa présence n'affecte pas la préhensibilité de la plante (Flores *et al* 1993). L'importance respective de la hauteur absolue de la végétation et de celle des gaines foliaires dans la détermination de la préhensibilité varie avec la hauteur du couvert. La hauteur absolue serait le facteur limitant essentiel sur les couverts bas, tandis que l'importance du rôle de la hauteur des gaines s'accroît avec la hauteur du couvert végétal (Wade 1991).

La présence d'éléments morts à la base du couvert végétal pourrait réduire la profondeur de la bouchée. Ainsi, selon Burlison *et al* (1991), la réduction de la profondeur de la

bouchée en plein champ avec la diminution de la hauteur de l'herbe serait plus liée à la présence d'éléments morts qu'à l'accroissement de la masse volumique du couvert végétal.

La présence d'un horizon inférieur de chaumes affecte fortement la préhensibilité du couvert. Ainsi, Flores *et al* (1993) ont comparé les dimensions et le poids de la bouchée chez des bovins sur 8 microparcelles combinant 2 longueurs de feuilles (5 et 8 cm) et deux hauteurs de talles (8 et 16 cm), les talles étant constituées d'un limbe et d'une gaine très jeune ou d'une tige (chaume). La présence de chaumes dans l'horizon « pâturable » a fortement réduit la profondeur de la bouchée, alors quasi exclusivement limitée à l'horizon supérieur feuillu, ainsi que sa surface, car les mouvements de balayage de la langue sont moins efficaces, les talles étant moins souples. En conséquence, la masse de la bouchée a été très fortement réduite ; elle n'était plus liée à la hauteur totale du couvert végétal, comme dans le cas des couverts végétatifs, mais à la longueur des feuilles.

L'imbrication de talles végétatives et épiées dans l'ensemble de la strate herbacée affecte aussi fortement la préhensibilité du couvert végétal. A mêmes hauteur et densité de tallage, un couvert épié est beaucoup moins préhensible qu'un couvert végétatif : nous avons ainsi observé une réduction du poids de la bouchée de 77 et 55 mg MS pour des brebis allaitantes et taries (figure 7a) (Prache 1997, Prache *et al* 1998). La difficulté pour prélever les éléments préférés (talles végétatives) mélangés aux non préférés (talles épiées) diminue fortement la profondeur de la bouchée (35 % vs 56 % de la hauteur des talles, de Faccio Carvalho et Prache, non publié, sur brebis allaitantes) et sa surface (Prache *et al*, non publié). La vitesse d'ingestion est également affectée par un accroissement du temps par bouchée, du fait du tri et de la teneur en fibre accrue (Prache *et al* 1998). Sur ce type de prairie, la masse de la bouchée dépend également du compromis que l'animal choisit de réaliser entre qualité et quantité : certains animaux peu sélectifs choisissent de réaliser de grosses bouchées au détriment de la qualité prélevée, alors que d'autres, très sélectifs, privilégient la qualité

La résistance à l'arrachement, la présence de barrières à la préhension et la teneur en MS de l'herbe modifient les caractéristiques de la bouchée.

Tableau 1. Evolution des performances zootechniques et de la structure du couvert végétal lors d'un pâturage en paddock de 5 jours de ray-grass pérenne par des vaches laitières (25 kg d'herbe offerte/vache/j en moyenne). B : prairies basses = 240 mm à l'entrée des animaux, H : prairies hautes = 350 mm à l'entrée des animaux.

	Jour 1	Jour 2	Jour 3	Jour 4	Jour 5
Production lait (% jour 1) B et H	100	100	97	92	89
Herbe ingérée (% jour 1) B et H	100	99	92	80	79
Hauteur talles (mm)					
B	154	130	116	98	90
H	228	179	147	120	107
Hauteur limbes (mm)					
B	99	72	55	43	36
H	136	91	60	43	29

de l'ingéré au détriment de la quantité prélevée (Prache *et al* 1998).

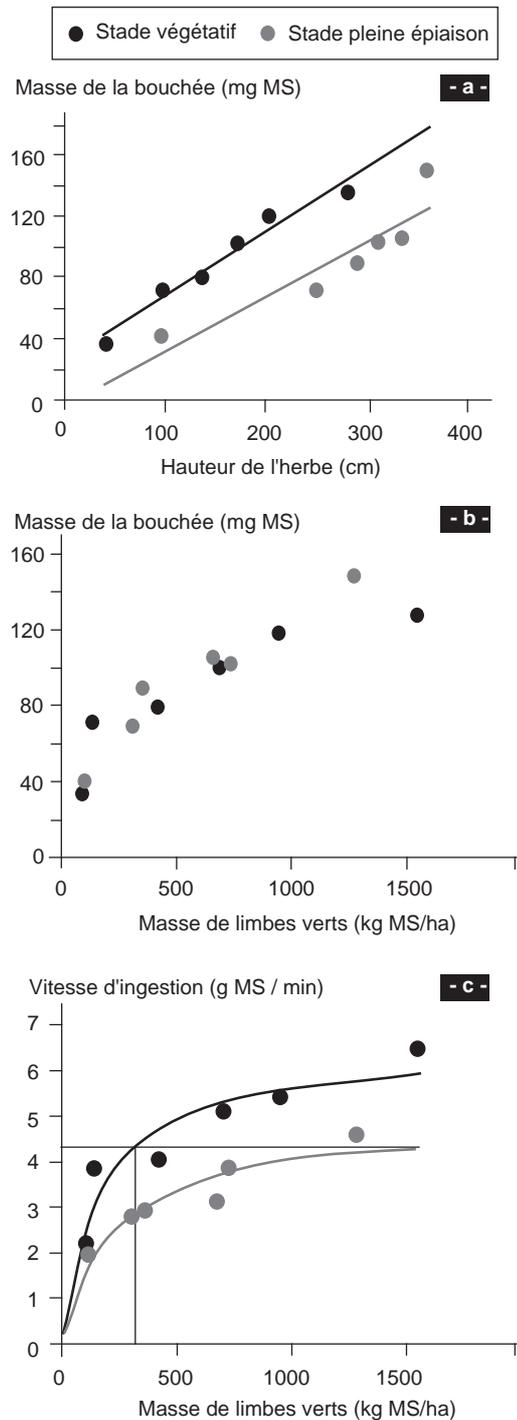
Sur une prairie comportant des patches d'herbe épiée dans des zones végétatives, comme c'est fréquemment le cas sur des prairies exploitées extensivement, les animaux passent plus de temps à pâturer les patches épiés lorsque la hauteur des zones végétatives diminue (Dumont *et al* 1995). La préhensibilité de ces différentes zones va en effet orienter les choix alimentaires. Si l'on fait l'hypothèse que les animaux présentent un comportement optimal et cherchent à maximiser leur vitesse d'ingestion, on peut prédire le report sur les patches d'herbe épiée à partir de la vitesse d'ingestion potentielle sur les deux types de zones. Ainsi nos mesures de vitesse d'ingestion sur couverts végétatifs et épiés (figure 7c) nous conduisent à prédire un report optimal sur les patches épiés lorsque la masse de limbes verts sur les zones végétatives atteint 300 kg MS/ha, soit 9 cm de hauteur dans cette étude, ce qui est en accord avec les résultats de Dumont *et al* (1995).

3.3 / Teneur de l'herbe en matière sèche

L'eau de surface réduit la préhensibilité de l'herbe, particulièrement pour les ovins qui y sont très sensibles. La teneur de l'herbe en MS affecte également le poids de la bouchée directement par son effet multiplicatif du poids frais. Elle peut aussi affecter la fréquence de préhension (Butris et Phillips 1987, Laca *et al* 1992a, sur bovins ; Prache et de Faccio Carvalho, non publié, sur ovins).

Si les lois générales de variation des caractéristiques de la bouchée sont bien établies expérimentalement, les déterminants en restent mal compris. Hodgson (1985) a proposé que la force requise pour récolter une bouchée pouvait être le facteur déterminant de son poids. Cette force devrait être liée à la surface du matériel végétal sectionné à la hauteur de coupe et donc à la surface de la bouchée, la profondeur de la bouchée ayant un effet indirect lié à la distribution verticale du matériel végétal dans les strates du couvert. Selon la théorie de la force maximum déployable, il y aurait une limite à la force que l'animal peut exercer pour la préhension d'une bouchée. Lorsque cette limite est atteinte, les animaux répondraient à une augmentation de résistance à la préhension (augmentation de la masse volumique du couvert ou augmentation de la résistance à l'arrachement des tissus végétaux) par une diminution de la surface de leurs bouchées. Les études où la force d'arrachement a été mesurée ont cependant donné des résultats contradictoires. Les résultats de Hughes *et al* (1991) sur ovins ne confirment pas cette théorie. Laca *et al* (1992a) montrent que si la surface de la bouchée diminue avec l'augmentation de la masse volumique de l'horizon pâturé, la force exercée ne semble pas atteindre une valeur constante. En revanche, Laca *et al* (1993) ont montré que la surface de la bouchée diminuait lorsque la résistance des feuilles à

Figure 7. Préhensibilité d'un couvert de dactyle à deux stades de maturité (d'après Prache *et al* 1998, sur brebis tarries).



l'arrachement s'accroissait pour une masse volumique donnée.

La loi de proportionnalité entre la profondeur de la bouchée et la hauteur du couvert végétal semble bien validée expérimentalement, mais on ne sait pas pourquoi les animaux l'adoptent. En simulant les coûts/bénéfices selon la profondeur de la bouchée, Illius *et al* (1995) ont calculé que le gain de pâturer plus bas serait toujours supérieur au coût, et que la profondeur de la bouchée serait plutôt déterminée par un équilibre coûts/bénéfices

marginiaux (accroissement marginal de la vitesse d'ingestion *vs* accroissement marginal de la force requise pour pâturer plus bas). Cependant, ceci n'explique pas pourquoi les animaux adoptent également cette loi de proportionnalité sur des couverts totalement homogènes sur un plan vertical (microparcelles de limbes).

3.4 / Prédiction de la préhensibilité du couvert végétal

Suite aux premières études conduites en Angleterre en pâturage continu, la hauteur de la végétation a été proposée comme un critère pertinent de sa préhensibilité (Hodgson 1986). Ceci donnait satisfaction puisqu'en pâturage continu à hauteur constante, la structure du couvert végétal est très stable (masse volumique, hauteur de la gaine et de l'horizon feuillu, quantité de matériel mort), et que la masse de la bouchée s'accroît linéairement avec la hauteur. On a ensuite cherché à étendre ce concept à d'autres types de pâturage, notamment aux pâturages tournant et rationné, mais cet indicateur a alors rapidement trouvé ses limites. Dans ces conditions en effet, la hauteur du couvert végétal ne peut suffire seule puisqu'il importe de considérer la masse volumique et les différents « effets de barrière » évoqués plus haut. Ceci a conduit récemment à proposer la masse de limbes verts (éléments préférés par l'animal) par hec-

tare (MLV) comme indicateur plus pertinent de la préhensibilité. Penning *et al* (1994), Prache (1997) et Prache *et al* (1998) ont ainsi montré que cet indicateur serait un meilleur prédicteur du poids de la bouchée que la hauteur de l'herbe ou que la biomasse totale par hectare. Chez la vache laitière également, la vitesse d'ingestion est prédite plus précisément à partir de la masse de limbes verts qu'à partir de la seule biomasse totale (J.-L. Peyraud, non publié). Le critère MLV présente aussi l'avantage d'être robuste pour une large gamme de stades de maturité de l'herbe. Ainsi, chez les ovins, la relation entre la masse de la bouchée et la quantité de limbes verts par hectare est la même sur couverts végétatifs et sur couverts épiés (figure 7b) (Prache 1997, Prache *et al* 1998). Ce critère semble aussi valable entre espèces végétales : ainsi, l'équation de prédiction de la masse de la bouchée à partir de la masse de limbes verts par ha proposée par Penning *et al* (1994) sur du ray-grass anglais est semblable à celle obtenue par Prache (1997) sur dactyle.

Le critère MLV souffre toutefois de deux limites. D'une part, il n'existe pas pour l'instant de méthode de mesure simple. D'autre part, d'un point de vue plus théorique, la masse de limbes verts par ha décrit le couvert végétal en deux dimensions, alors que les bouchées sont prélevées en trois dimensions. La relation entre la masse de la bouchée et la quantité de limbes verts par unité de surface va donc dépendre de la structure de l'herbe. Ainsi, pour une masse de limbes verts par ha donnée, la masse de la bouchée est plus élevée sur un couvert haut et peu dense que sur un couvert court et dense (Laca *et al* 1992a, Dement et Laca 1993, sur bovins ; Black et Kenney 1984 sur ovins) (figure 8). Aussi, même si la masse de limbes par unité de surface explique une grande part de la variance du poids de la bouchée (Ungar *et al* 1991) et peut constituer un prédicteur convenable, cette variable ne rend pas compte de l'ensemble des facteurs de structure qui déterminent la formation de la bouchée.

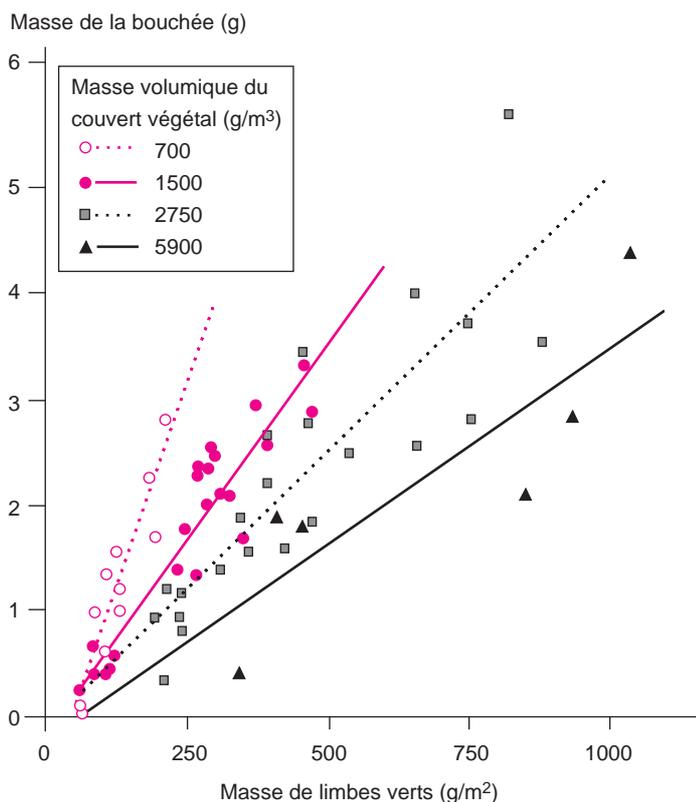
Enfin, compte tenu des relations biologiques assez simples, au moins chez les ovins, entre la masse de la bouchée et la fréquence de préhension, la préhensibilité comparée de différents couverts végétaux pourrait être appréciée à partir de la fréquence de préhension, composante comportementale assez facile à mesurer.

4 / Interactions avec les caractéristiques animales

L'efficacité du prélèvement dépend de la forme et de la taille de l'arcade incisive de l'animal, de la force que l'animal peut déployer et, chez les bovins, du degré d'extension des balaiements de la langue. Les caractéristiques de l'arcade incisive déterminent également la capacité des animaux à trier, plus grande chez les ovins que les bovins.

La masse de limbes verts par unité de surface est le meilleur prédicteur de la masse de la bouchée, même s'il ne rend pas compte de tous les facteurs qui la déterminent.

Figure 8. Lois de réponse de la masse de la bouchée, chez des bovins, à une variation de la masse de limbes par hectare, pour différentes masses volumiques d'un couvert végétal constitué uniquement de limbes (d'après Laca *et al* 1992b).



La masse de la bouchée s'accroît avec le format de l'animal et la largeur de l'arcade incisive, que ce soit entre espèces animales ou intra-espèce. Ainsi, sur un couvert de préhensibilité non limitante, un bovin réalisera des bouchées beaucoup plus lourdes qu'un ovin. De même, la masse de la bouchée s'accroît fortement avec l'âge et par là avec le format de l'animal chez les bovins (Hodgson et Jamieson 1981, Zoby et Holmes 1983, Ferrer-Cazcarra et Petit 1995) comme chez les ovins (Allden et Whittaker 1970). Cet accroissement de la masse de la bouchée avec le format explique d'ailleurs l'accroissement des quantités ingérées avec le poids vif puisque la fréquence des bouchées et le temps de pâturage diminuent chez les animaux plus âgés (Zoby et Holmes 1983). Chez la vache laitière adulte, la vitesse d'ingestion augmente de 3 g MO/min pour 100 kg de poids vif (J.-L. Peyraud, non publié).

Les résultats présentés précédemment tendent à montrer que la profondeur de la bouchée ne serait pas très différente entre ovins et bovins, environ 35 % de la hauteur en plein champ. Ceci est confirmé par Orr *et al* (1997) sur des prairies de ray-grass de 8 cm de hauteur. Cependant, Gordon *et al* (1996) sur ovins observent un rapport d'allométrie de 0,36 entre la profondeur de la bouchée et le poids vif de l'animal.

Le rapport d'allométrie entre la largeur de l'arcade incisive et le poids vif des animaux est en moyenne de 0,33 ; il serait très peu variable entre espèces ou intra-espèce (Illius et Gordon 1987, Taylor *et al* 1987). Seule la constante d'allométrie est un peu plus élevée chez les bovins que chez les ovins, Taylor *et al* (1987) proposant la relation suivante : largeur de l'arcade incisive (mm) = 9,84 PV (kg)^{0,33} pour les bovins et 8,44 PV^{0,33} pour les ovins. La corrélation entre ces deux variables rend difficile la détermination de l'impact de chacune sur la masse de la bouchée. Selon Gordon *et al* (1996), la largeur de l'arcade incisive serait plus déterminante que le poids de l'animal, alors que les données de Penning *et al* (1991b) sur ovins et de Erlinger *et al* (1990) et Ferrer-Cazcarra et Petit (1995) sur bovins suggèrent l'inverse.

De nombreux auteurs observent une interaction entre la structure de l'herbe et le format de l'animal, la masse de la bouchée augmentant d'autant plus vite avec la hauteur de l'herbe que le format de l'animal est important. Ceci se vérifie dans des comparaisons intraspécifiques avec des animaux d'âge différent ou entre espèces différant par leur format. Ainsi, la masse de la bouchée augmente plus rapidement avec la hauteur de l'herbe chez les vaches adultes que chez les génisses ou les veaux (Zoby et Holmes 1983, Ferrer-Cazcarra et Petit 1995) et chez les béliers adultes que chez les agneaux (Allden et Whittaker 1970). Les animaux de petit format sont ainsi plus aptes à valoriser des couverts plus ras (Allden et Whittaker 1970). Cette interaction s'expliquerait par les variations d'allométrie de la surface de la bouchée avec la structure du couvert (Illius et Gordon 1987, Laca *et*

al 1993). Sur les prairies basses où seule une bande étroite de talles peut être prélevée, la surface de la bouchée dépendrait surtout de la largeur de l'arcade incisive (donc fonction de PV^{0,33}) ; sur les prairies hautes, les mouvements de tête et/ou de langue contribuent à accroître la surface de la bouchée, qui serait alors au moins égale au produit de la largeur de l'arcade incisive et de l'amplitude d'ouverture de la mâchoire (souvent considérée comme égale à la largeur de l'arcade incisive), donc proportionnelle à PV^{0,67}.

Conclusions

La préhensibilité du couvert végétal est un déterminant majeur des quantités d'herbe ingérées par l'animal au pâturage et, sur un couvert hétérogène, elle oriente en partie les choix alimentaires. Elle peut être évaluée par les caractéristiques de la prise alimentaire de l'animal qui le pâture, et son expression est donc modulée par les interactions entre les caractéristiques du couvert végétal et celles de l'animal.

Les couverts artificiels, offerts sur micro-parcelles et en situation de test, ont permis de mettre en évidence les effets propres des deux composantes majeures de la préhensibilité - la hauteur et la masse volumique, qui sont généralement corrélées en situation « normale ». Ces travaux analytiques avaient un but explicatif des mécanismes impliqués, mais les conditions artificielles de ces essais en limitent l'intérêt prédictif. En conditions plus normales de couverts végétatifs, la préhensibilité est également déterminée par les caractéristiques de la gaine et les propriétés mécaniques des organes végétaux, encore peu étudiées. La présence de matériel mort et la teneur de l'herbe en matière sèche, difficiles à étudier expérimentalement ont également des effets importants qui pourraient être à l'origine d'une plus faible préhensibilité, notamment à l'automne. Des travaux seraient nécessaires sur la préhensibilité comparée de différentes espèces ou variétés végétales d'architecture ou de propriétés mécaniques variables (aptitude de la plante à être pâturée). Enfin, sur des couverts hétérogènes, la diminution d'accessibilité des items préférés pourrait modifier l'acte de préhension et le temps qu'il requiert.

En conditions « naturelles », la quantité de limbes verts par hectare semble un indicateur pertinent de la préhensibilité dans une large gamme de stades de maturité de l'herbe et de conduites du pâturage. Il faudrait néanmoins tester sa robustesse dans différentes situations de masses volumiques du couvert végétal, d'espèces végétales et d'accessibilité des limbes. Une meilleure connaissance des déterminants de la préhensibilité du couvert végétal et de la modulation de son expression selon les caractéristiques animales devrait permettre de mieux prédire les quantités d'éléments nutritifs prélevés par l'animal et son impact sur la végétation.

Références bibliographiques

- Allden W.G., Whittaker A.M.C., 1970. The determinant of herbage intake by grazing sheep : the inter-relationship of factors influencing herbage intake and availability. *Aust. J. Agric. Res.*, 21, 755-766.
- Arias J.E., Dougherty C.T., Bradley N.W., Cornelius P.L., Lauriault L.M., 1990. Structure of tall fescue swards and intake of grazing cattle. *Agron. J.*, 82, 545-548.
- Astigarraga L., Peyraud J.L., 1995. Effects of sward structure upon herbage intake by grazing dairy cows. *Ann. Zootech.*, 44 (Suppl.), 126.
- Barthram G.T., Grant S.A., 1984. Defoliation of ryegrass-dominated swards by sheep. *Grass Forage Sci.*, 39, 211-219.
- Bircham J.S., 1981. Herbage growth and utilization under continuous stocking management. Ph. D. Thesis, University of Edinburgh.
- 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.
- Burlison A.J., Hodgson J., Illius A.W., 1991. Sward canopy structure and the bite dimensions and bite weight of grazing sheep. *Grass Forage Sci.*, 46, 29-38.
- Butris G.Y., Phillips J.C., 1987. The effect of herbage surface water and the provision of supplementary forage on the intake and feeding behaviour of cattle. *Grass Forage Sci.*, 42, 259-264.
- Chambers A.R.M., Hodgson J., Milne J.A., 1981. The development and use of equipment for the automatic recording of ingestive behaviour in sheep and cattle. *Grass Forage Sci.*, 36, 97-105.
- Champion R.A., Rutter S.M., Orr R.J., 1997. Distinguishing bites and chews in recordings of the grazing jaw movements of cattle. In : *Proceedings Fifth Research Conference. British Grassland Society, Seale Hayne Faculty of Agriculture, Food and Land Use University of Plymouth, 8-10 September 1997*, 171-172.
- Cushnahan A., McGilloway D., Laidlaw A.S., Mayne C.S., 1997. The influence of sward structure and height on short term herbage intake rates by grazing dairy cows. *Anim. Sci.*, (in press).
- Demment M.W., Laca E.A., 1993. The grazing ruminant : models and experimental techniques to relate sward structure and intake. *World Conf. Anim. Prod.*, 439-460.
- Dumont B., Penning P.D., Orr R.J., D'Hour P., 1994. Effects of some factors on insensible weight loss in grazing sheep. *Ann. Zootech.*, 43, 283.
- Dumont B., Petit M., D'Hour P., 1995. Choice of sheep and cattle between vegetative and reproductive cocksfoot patches. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 43, 1-15.
- Edwards G.R., Parsons A.J., Penning P.D., Newman J.A., 1995. Relationship between vegetation state and bite dimensions of sheep grazing contrasting plant species and its implications for intake rate and diet selection. *Grass. Forage Sci.*, 50, 378-388.
- Erlinger L.L., Tolleson D.R., Brown C.J., 1990. Comparison of bite size, biting rate and grazing time of beef heifers from herds distinguished by mature size and rate of maturity. *J. Anim. Sci.*, 68, 3578-3587.
- Ferrer-Cazcarra R., Petit M., 1995. The effect of winter feeding level on subsequent grazing behaviour and herbage intake of Charolais heifers. *Anim. Sci.*, 61, 211-217.
- Flores E.R., Laca E.A., Griggs T.C., Demment M.W., 1993. Sward height and vertical morphological differentiation determine cattle bite dimensions. *Agron. J.*, 85, 527-532.
- Gordon I.J., 1995. Animal-based techniques for grazing ecology research. *Small Ruminant Res.*, 16, 203-214.
- Gordon I.J., Illius A.W., Milne J.D., 1996. Sources of variation in the foraging efficiency of grazing ruminants. *Funct. Ecol.*, 10, 219-226.
- Griggs T.C., Laca E.A., Demment M.W., 1991. Bite dimensions and intake of cattle within feeding stations as affected by horizontal sward heterogeneity and hunger level. In : *2nd Grazing Livestock Nutrition Conference, Steamboat Springs, Colorado : Oklahoma State University*, 173.
- Hendricksen R., Minson D.J., 1980. The feed intake and grazing behaviour of cattle grazing a crop of *Lablab purpureus* cv. Rongai. *J. Agric. Sci. Camb.*, 95, 547-554.
- Hodgson J., 1985. The control of herbage intake in the grazing ruminant. *Proc. Nutr. Soc.*, 44, 339-346.
- Hodgson J., 1986. Grazing behaviour and herbage intake. In : *British Grassland Society. Occasional Symposium*, 19, 51-64.
- Hodgson J., Jamieson W.S., 1981. Variations in herbage mass and digestibility and the grazing behaviour and herbage intake of adult cattle and weaned calves. *Grass Forage Sci.*, 36, 39-48.
- Hughes T.P., Sykes A.R., Poppi D.P., Hodgson J., 1991. The influence of sward structure on peak bite force and bite weight in sheep. *Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod.*, 51, 153-158.
- Illius A.W., Gordon I.J., 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. *J. Anim. Ecol.*, 56, 989-999.
- Illius A.W., Gordon I.J., Milne J.D., Wright W., 1995. Costs and benefits of foraging on grasses varying in canopy structure and resistance to defoliation. *Funct. Ecol.*, 9, 894-903.
- Inoué T., Brookes I.M., John A., Barry T.N., Hunt W.F., 1993. Effect of physical resistance in perennial ryegrass leaves on feeding value for sheep. XVII International Grassland Congress.
- Kibon A., Holmes W., 1987. The effect of height of pasture and concentrate composition on dairy cows grazed on continuously stocked pastures. *J. Agric. Sci. Camb.*, 109, 293-301.
- Laca E.A., Ungar E.D., Seligman N., Demment M.W., 1992a. Effects of sward height and bulk den-

- sity on bite dimensions of cattle grazing homogeneous swards. *Grass Forage Sci.*, 47, 91-102.
- Laca E.A., Ungar E.D., Seligman N.G., Ramey M.R., Demment M.W., 1992b. An integrated methodology for studying short-term grazing behaviour of cattle. *Grass Forage Sci.*, 47, 81-90.
- Laca E.A., Demment M.W., Distel R.A., Griggs T.C., 1993. A conceptual model to explain variation in ingestive behaviour within a feeding patch. In : Proceedings 17th International Grassland Congress, 710-712.
- 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.
- Matsui K., Okubo T., 1991. A method for quantification of jaw movements suitable for use on free-ranging cattle. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 32, 107-116.
- Matsui K., Kurokawa Y., Okubo T., 1994. Changes of heart rate, grazing and rumination time and jaw movements in cattle with grazing days. *Anim. Sci. Technol.*, 65, 16-21.
- McKinnon B.W., Easton H.S., Barry T.N., Sedcole J.R., 1988. The effect of reduced leaf shear strength on the nutritive value of perennial ryegrass. *J. Agric. Sci. Camb.*, 111, 469-475.
- Milne J.A., Hodgson J., Thompson R., Souter W.G., Bartram G.T., 1982. The diet ingested by sheep grazing swards differing in white clover and perennial ryegrass content. *Grass Forage Sci.*, 37, 209-218.
- Mitchell R.J., Hodgson J., Clark D.A., 1991. The effect of varying leafy sward height and bulk density on the ingestive behaviour of young deer and sheep. *Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod.*, 51, 159-165.
- Newman J.A., Penning P.D., Parsons A.J., Harvey A., Orr R.J., 1994. Fasting affects intake behaviour and diet preference of grazing sheep. *Anim. Behav.*, 47, 185-193.
- Orr R.J., Harvey A., Kelly C.L., Penning P.D., 1997. Bite dimensions and grazing severity for cattle and sheep. In : Proceedings Fifth Research Conference. British Grassland Society, Seale Hayne Faculty of Agriculture, Food and Land Use University of Plymouth, 8-10 September 1997, 185-186.
- Parsons A.J., Thornley J.H.M., Newman J., Penning P.D., 1994. A mechanistic model of some physical determinants of intake rate and diet selection in a two-species temperate grassland sward. *Funct. Ecol.*, 8, 187-204.
- Penning P.D., 1986. Some effects of sward conditions on grazing behaviour and intake by sheep. In : Gudmundsson O., (Editor), *Grazing Research at Northern Latitudes. Proceedings of a NATO Advanced Workshop. Hvanneyri, Iceland.* New-York : Plenum Press Series A : Life Sciences, 108, 219-226.
- Penning P.D., Hooper G.E., 1985. An evaluation of the use of short-term weight changes in grazing sheep for estimating herbage intake. *Grass Forage Sci.*, 40, 79-84.
- Penning P.D., Steel G.L., Johnson R.H., 1984. Further development and use of an automatic recording system in sheep grazing studies. *Grass Forage Sci.*, 39, 345-351.
- Penning P.D., Parsons A.J., Orr R.J., Treacher T.T., 1991a. Intake and behaviour responses by sheep to changes in sward characteristics under continuous stocking. *Grass Forage Sci.*, 46, 15-28.
- Penning P.D., Rook A.J., Orr R.J., 1991b. Patterns of ingestive behaviour of sheep continuously stocked on monocultures of ryegrass or white clover. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 31, 237-250.
- Penning P.D., Parsons A.J., Orr R.J., Hooper G.E., 1994. Intake and behaviour responses by sheep to changes in sward characteristics under rotational grazing. *Grass Forage Sci.*, 49, 476-486.
- Prache S., 1997. Intake rate, intake per bite and time per bite of lactating ewes on vegetative and reproductive swards. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 52, 53-64.
- Prache S., Roguet C., Louault F., Petit M., 1996. Evolution des choix alimentaires d'ovins entre talles végétatives et épiées au cours de l'exploitation d'un couvert épié de dactyle. *Renc. Rech. Ruminants*, 3, 89-92.
- Prache S., Roguet C., Petit M., 1998. How degree of selectivity modifies foraging behaviour of dry ewes on reproductive compared to vegetative sward structure. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, in press.
- Rook A.J., Huckle C.A., Penning P.D., 1994. Effects of sward height and concentrate supplementation on the ingestive behaviour of spring calving dairy cows grazing grass-clover swards. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 40, 101-112.
- Rutter S.M., Champion R.A., Penning P.D., 1997. An automatic system to record foraging behaviour in free-ranging ruminants. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 54, 89-96.
- Stobbs T.H., 1973. The effect of plant structure on the intake of tropical pastures. II. Differences in sward structure, nutritive value, and bite size of animals grazing *setaria anceps* and *chloris gayana* at various stages. *Aust. J. Agric. Res.*, 24, 821-829.
- Taylor C.S., Murray J.L., Illius A.W., 1987. Relative growth of incisor arcade breadth and eating rate in cattle and sheep. *Anim. Prod.*, 45, 453-458.
- Ungar E.D., 1996. Ingestive behaviour. In : J. Hodgson and A.W. Illius (Editors), *The ecology and management of grazing systems*, 185-218.
- Ungar E.D., Genizi A., Demment M.W., 1991. Bite dimensions and herbage intake by cattle grazing short hand-constructed swards. *Agron. J.*, 83, 973-978.
- Wade M.H., 1991. Factors affecting the availability of vegetative *Lolium Perenne* to grazing dairy cows with special reference to sward characteristics, stocking rate and grazing method. Thèse, Université de Rennes I, n° d'ordre 615, 77 pp.
- Wade M.H., Peyraud J.L., Lemaire G., Comeron E.A., 1989. The dynamics of daily area and depth of grazing and herbage intake of cows in a five day paddock system. XVI International Grassland Congress, Nice, France, 1111.
- Wright W., Illius A.W., 1995. A comparative study of the fracture properties of five grasses. *Funct. Ecol.*, 9, 269-278.
- Zoby J.L.F., Holmes W., 1983. The influence of animal and stocking rate on the herbage intake and grazing behaviour of cattle. *J. Agric. Sci. Camb.*, 100, 139-148.

Abstract

Sward prehensibility in cattle and sheep.

Sward prehensibility expresses the facility with which the grazing animal prehends the sward. It is a major determinant of herbage intake, and on an heterogeneous sward, it may partly influence diet choices.

Sward prehensibility may be assessed through the characteristics of the prehending bite of the grazing animal (dimensions, mass, time required) ; its expression will therefore be modulated by the interactions between the characteristics of the sward and those of the grazing animal.

This paper reviews the different methodologies used in the study of sward prehensibility, the current state of knowledge on the mechanisms involved by cattle and sheep during bite prehension and on the different components of sward prehen-

sibility, together with the predictive criterion that may be proposed.

Sward prehensibility is determined by the ease with which the sward is gathered into the mouth (which depends on height of the vegetation, on sward bulk density, on stiffness of the herbage, and on the necessity of a selection between more or less palatable food items), by the ease with which the herbage is broken, by the presence of " barrier " components (pseudostems, stems and dead material) and by its dry matter content. Green leaf mass per ha constitutes the most precise predictive criterion of sward prehensibility, although it does not take into account all factors involved.

Prache S., Peyraud J.-L., 1997. Préhensibilité de l'herbe pâturée chez les bovins et les ovins. INRA Prod. Anim., 10 (5), 377-390.