



**HAL**  
open science

## What are the behavioural needs of the *Gallus gallus* species?

Laura Warin, Maryse Guinebretière, Lucille Bellegarde, Sophie Brajon, Françoise Burgaud, Emilie Gregorio, Estelle Guérin, Elisabeth Le Bihan-Duval, Lola Reverchon-Billot, Aurélia Warin, et al.

### ► To cite this version:

Laura Warin, Maryse Guinebretière, Lucille Bellegarde, Sophie Brajon, Françoise Burgaud, et al.. What are the behavioural needs of the *Gallus gallus* species?. 14. Journées de la Recherche Avicole et Palmipèdes à Foie gras, Mar 2022, Tours, France. hal-03797364

**HAL Id: hal-03797364**

**<https://hal.inrae.fr/hal-03797364>**

Submitted on 4 Oct 2022

**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.

## QUELS SONT LES BESOINS COMPORTEMENTAUX DE L'ESPÈCE *GALLUS* *GALLUS DOMESTICUS* ?

Laura Warin<sup>1</sup>, Maryse Guinebrière<sup>2</sup>, Lucille Bellegarde<sup>3</sup>, Sophie Brajon<sup>4</sup>, Françoise Burgaud<sup>5</sup>, Emilie Gregorio<sup>6</sup>, Estelle Guérin<sup>1</sup>, Elisabeth Le Bihan-Duval<sup>7</sup>, Lola Reverchon-Billot<sup>6</sup>, Aurélia Warin<sup>6</sup>, Cécile Arnould<sup>8</sup>

<sup>1</sup>ITAVI, 37380 NOUZILLY, France

<sup>2</sup>ANSES, 22440 PLOUFRAGAN, France

<sup>3</sup>CIWF, 75010 PARIS, France

<sup>4</sup>ESA, 49000 ANGERS, France

<sup>5</sup>WELFARM, 57006 METZ, France

<sup>6</sup>BANKIVA, 21410 GERGUEIL, France

<sup>7</sup>INRAE, Université de Tours, BOA, 37380 NOUZILLY, France

<sup>8</sup>CNRS, IFCE, INRAE, Université de Tours, PRC, 37380, Nouzilly, France

[warin@itavi.asso.fr](mailto:warin@itavi.asso.fr)

### RÉSUMÉ

La satisfaction des besoins comportementaux est essentielle pour respecter le bien-être des animaux. Cependant, ces besoins sont parfois mal connus des éleveurs et par conséquent mal compris. De ce fait, certains équipements mis en place dans les bâtiments pour améliorer le bien-être des poulets ne répondent pas toujours à leurs besoins comportementaux. Pour que les évolutions du système d'élevage de poulets de chair aient un sens pour leur bien-être, un travail a été mené avec pour objectif de recenser les besoins comportementaux et cognitifs de l'espèce *Gallus gallus domesticus*. Pour répondre à cet objectif, un groupe de 11 scientifiques (INRAE, ANSES, ITAVI, ESA, BANKIVA, WELFARM, CIWF) travaillant sur les questions de bien-être et/ou comportements des poulets a été créé. Ce travail a été mené au regard des connaissances acquises sur la poule domestique (en élevage ou retournée à l'état sauvage) et sur la poule de jungle (en zoo) quels que soient l'âge, le sexe ou la souche génétique des animaux. Le répertoire comportemental de la poule domestique (*Gallus g. domesticus*) est similaire à celui de la poule de jungle et leur motivation à exprimer leurs comportements serait semblable. Dix besoins comportementaux ont ainsi été identifiés et décrits en listant les prérequis nécessaires à leur expression. Cette liste de besoins sera utilisée pour nourrir les réflexions d'un groupe de co-design rassemblant des scientifiques, des acteurs des filières (de l'amont à l'aval) et des membres d'associations de protection animale.

### ABSTRACT

**What are the behavioural needs of the *Gallus gallus* species?**

The satisfaction of animals' behavioural needs is essential for their welfare. However, these needs are not well known and therefore sometimes not fully understood by farmers. Some equipment set up in poultry houses for improving welfare are not necessarily relevant for broilers. The present work aimed at mapping the behavioural needs of *Gallus gallus domesticus* species, a first step prior to the search of solutions to satisfy them. A group of 11 welfare or behavioural scientists (INRAE, ANSES, ITAVI, ESA, BANKIVA, WELFARM, CIWF) was created. Throughout two meetings, the behavioural needs were listed based on the knowledge of domesticated hens and red jungle fowl (in zoos) without any age, gender or genetic strain distinction. The behavioural repertoire of domesticated hen (*Gallus g. domesticus*) is similar to the jungle fowl's one and their motivation to express their behaviour is comparable. Ten behavioural needs were listed and prerequisites for their expression were described. This work will serve as a basis for a codesign group that brings together scientists, stakeholders in the industry (from upstream to downstream) and members from animal protection associations.

## INTRODUCTION

La satisfaction des besoins comportementaux est essentielle pour respecter le bien-être des animaux. Comme l'indique l'ANSES (2018), une « *bonne santé, un niveau de production satisfaisant ou une absence de stress ne suffisent pas. [...] Le bien-être d'un animal est l'état mental et physique positif lié à la satisfaction de ses besoins physiologiques et comportementaux, ainsi que de ses attentes. Cet état varie en fonction de la perception de la situation par l'animal* ». Cependant, les besoins comportementaux de l'espèce *Gallus gallus domesticus* (poulets de chair et poules pondeuses) ne sont pas toujours bien connus par les éleveurs. Par conséquent, les différents moyens mis en place pour y répondre sont parfois inadaptés pour l'animal. Par exemple, certains types de perchoirs ne sont pas adaptés à la biologie de l'animal (trop haut, forme ne permettant pas une bonne stabilité). Aussi, il est primordial de redonner du sens aux évolutions des cahiers des charges pour les éleveurs en explicitant les besoins des poulets et en proposant des aménagements adaptés. Cela leur permettra d'investir dans des innovations pertinentes car favorables au bien-être de leurs animaux. Pour ce faire, il est nécessaire de définir objectivement ces besoins avec une approche scientifique.

Un travail d'identification des besoins des poulets a ainsi été réalisé par 11 scientifiques travaillant sur les questions de bien-être et/ou comportements de l'espèce (INRAE, ANSES, ITAVI, ESA, BANKIVA, WELFARM, CIWF). Ce groupe rassemble des organismes scientifiques institutionnels, des écoles d'ingénieurs agronomes, un bureau d'expertise indépendant sur le bien-être des animaux d'élevage et des associations de protection animale. L'objectif de ce travail était de recenser les besoins comportementaux de l'espèce *Gallus gallus domesticus* afin d'accompagner l'évolution du modèle de production du poulet de chair standard vers plus de bien-être.

### 1. QU'EST-CE QU'UN BESOIN ?

D'après l'ANSES (2018), « *Un besoin est une exigence de survie et de qualité de vie liée au maintien de l'homéostasie et aux motivations comportementales. On peut citer par exemple le couchage, l'exploration de l'environnement, les interactions avec les congénères. La non-satisfaction d'un besoin entraîne un état de mal-être et/ou de frustration pouvant induire des perturbations comportementales et/ou physiologiques [...] ainsi qu'un accroissement du risque de maladie* ».

Les besoins de manger et de boire, indispensables à la survie immédiate des poulets, ne seront pas présentés dans le cadre de ce travail car ils sont

considérés comme étant correctement satisfaits en élevage. De plus, les besoins ont été listés en émettant l'hypothèse initiale que tous les animaux sont soumis à une ambiance saine (température et qualité de l'air adéquates) et à une alternance de phases de jour et de nuit. Le poulet « standard » étant un animal jeune abattu largement avant sa maturité sexuelle, les besoins liés à la reproduction et à la couaison ont été exclus, car propres aux animaux adultes.

### 2. COMMENT IDENTIFIER LES BESOINS DE L'ESPECE *GALLUS GALLUS DOMESTICUS* ?

L'identification des besoins de l'espèce *Gallus gallus domesticus* s'est basée sur l'expertise bibliographique des membres du groupe de travail et sur la recherche d'articles scientifiques. Lorsque nécessaire, des ouvrages complémentaires, portant sur le comportement de l'espèce notamment, ont été étudiés par le groupe de travail. Une vingtaine d'articles a été mise à disposition de l'ensemble du groupe. Les recherches se sont concentrées sur des données comportementales obtenues sur des poules domestiques (*Gallus g. domesticus*), vivant en élevages ou retournées à l'état sauvage (poules férales), ou des poules de Jungle (*Gallus gallus*) élevées en zoos, quels que soient leur âge, sexe ou souche génétique (chair ou ponte). Le répertoire comportemental de la poule domestique (indépendamment de la souche) est similaire à celui de la poule de Jungle, l'ancêtre de *Gallus g. domesticus*. La grande majorité des comportements exprimés par les poules domestiques assurent encore aujourd'hui la survie (*i.e.* s'alimenter, se reposer dans des zones surélevées), l'adaptation à l'environnement et la qualité de vie, comme c'était le cas pour leurs ancêtres.

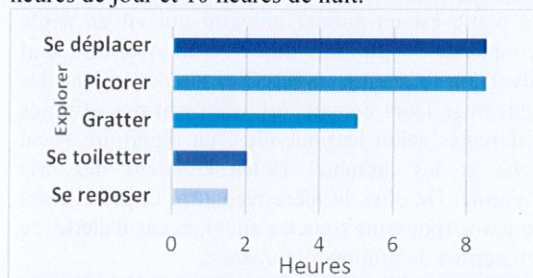
Toutefois, la sélection génétique et les modes d'élevage actuels entraînent des modifications du comportement. Ainsi, la sélection sur les critères de production et certaines contraintes d'élevage (comme une forte densité) ont limité de façon importante la capacité physique à exprimer certains comportements (*i.e.* se déplacer, se percher chez les lignées à croissance forte et rapide), sans supprimer la motivation à les exprimer dans la plupart des cas, ni le bénéfice à les exprimer pour l'individu (*i.e.* ressentir des émotions positives lorsque ces comportements sont exprimés) (Appleby et al., 2004). De plus, les conditions d'élevage rendent parfois impossible l'expression de certains comportements (*i.e.* se percher si aucun perchoir n'est accessible) tandis que d'autres comportements s'expriment à mauvais escient du fait d'une inadéquation de l'environnement d'élevage aux besoins des animaux (*i.e.* les comportements d'exploration redirigés seraient un des facteurs favorisant le picage des plumes). Lorsque les animaux sont motivés pour exprimer un comportement mais que ce n'est pas possible, des

stéréotypiques, des comportements apathiques ou des comportements redirigés peuvent apparaître. Ces comportements permettent aux animaux de s'adapter au moins en partie à une situation en agissant plutôt qu'en la subissant et sont révélateurs d'un bien-être compromis d'un point de vue physique et mental. A contrario, l'expression de comportements à forte motivation est source d'émotions (ici défini comme un état interne bref ou durable caractérisé par des réactions comportementales, physiologiques et cognitives en réponse à une stimulation interne ou externe) positives et favorise un bon état physique et mental (Paul et al., 2018). Par exemple, des marqueurs d'émotions positives ont été mis en évidence chez la poule domestique, comme notamment l'expression de davantage de comportements de confort exprimés en anticipation de l'apport de vers de farine (Zimmerman et al., 2011).

Dans la suite de l'article, le terme générique poule sera utilisé pour désigner l'espèce *Gallus gallus domesticus*.

### 3. LES BESOINS COMPORTEMENTAUX DE L'ESPECE

Au cours de la journée, la poule exprime différents comportements, dont les principaux sont listés dans la Figure 1. La journée démarre lorsque les poules descendent des perchoirs à l'aube et se termine lorsque les poules remontent sur les perchoirs au crépuscule, cette durée varie donc en fonction de la durée du jour. Les valeurs ci-dessous (détaillées par la suite) sont données pour une journée type de 14 heures de jour et 10 heures de nuit.



**Figure 1** - Durées estimées des principaux comportements exprimés pendant la phase lumineuse (certains peuvent être exprimés simultanément). Certains comportements ne sont pas présentés car leur durée est faible (*ex. battre des ailes, interagir avec les congénères*). Adapté de Dawkins, (1989) et Appleby et al. (2004)

Au total, 10 besoins ont été recensés et sont présentés ci-après (ordre arbitraire). Le rôle de chaque besoin pour le poulet et les conditions nécessaires à son expression en élevage ont été définis. Ces conditions serviront de base à un futur travail, c'est pourquoi aucun seuil n'est détaillé ici.

- **Explorer (exploration de l'environnement et exploration alimentaire)**

Les poules passent jusqu'à 90% de la journée à explorer (env. 8h30 de picorage et/ou 5h de grattage du sol par jour) pour découvrir leur environnement de vie et rechercher / consommer de la nourriture (données sur des poules de jungle ; Dawkins, 1989). Ces comportements leur permettent de mieux appréhender et agir sur l'environnement dans lequel elles évoluent mais aussi de rechercher de la nourriture. Une séquence alimentaire comporte trois phases : recherche de nourriture, manipulation de la nourriture et consommation.

Conditions nécessaires : présence de substrat, alimentaire, ou non, adapté à l'exploration (ex : litière friable, blocs à picorer friables, cordelettes suspendues), milieu diversifié, nourriture variée et diversité des modes de distribution (ex : grains distribués à la volée en plus de l'aliment dans les mangeoires), bec intact et fonctionnel, intensité lumineuse suffisante (bonne vision).

- **Se déplacer (*marcher, courir, voler*)**

Les poules passent 60% de la journée à marcher (env. 8h30/jour) (poules de jungle ; Dawkins, 1989). Elles peuvent également courir pour jouer, rejoindre des congénères ou un lieu attractif, ou fuir une situation (ex : échapper aux prédateurs ou à des congénères agressifs). Le comportement de vol est plus rarement exprimé mais permet notamment de monter ou descendre des perchoirs. Tous ces déplacements préservent la santé physique (bonne ossification, pattes en bon état) et mentale des poules, et assurent leur survie. L'activité physique est particulièrement importante pour le bon développement du système musculo-squelettique des jeunes poules. Selon le type de comportement de déplacement, le corps de l'oiseau n'est pas sollicité de la même manière (par ex., le vol sollicite beaucoup plus les ailes et entraîne une plus grande dépense énergétique que la marche). Les différentes modalités de déplacement ont des fonctions complémentaires et l'animal doit donc avoir la possibilité d'exprimer chacune d'entre elles.

Conditions nécessaires : espace permettant de se déplacer librement sans être dérangé par des congénères, intensité lumineuse suffisante pour se repérer dans l'espace, zones surélevées pour se percher en hauteur.

- **Se percher**

Toutes les poules se perchent pendant la nuit et seulement 1 à 10% d'entre elles se perchent pendant la journée (poules de jungle et des poules domestiques respectivement ; Blokhuis, 1984). L'observation de ce comportement se fait donc essentiellement la nuit. Les poules sont vulnérables face aux prédateurs et se reposer en groupe dans des zones surélevées leur procure une protection. Le perchage joue donc un rôle clé dans la survie de

l'animal sauvage et la poule domestique a gardé cette forte motivation intrinsèque. Les perchoirs sont utilisés pour le repos, le sommeil et le toilettage puisqu'ils permettent d'exprimer ces comportements en plus grande quiétude en limitant les perturbations avec les congénères et les agressions.

Conditions nécessaires : structures surélevées, stables et suffisamment larges pour que les poules puissent monter, se maintenir en équilibre et se reposer.

- **Se reposer / Dormir**

Les poules sont des animaux qui recherchent des lieux calmes pour se reposer / dormir la nuit et se reposer pendant une partie de la journée (environ 10% du temps) (poules de jungle ; Blokhuis, 1984 et Dawkins, 1989). Le repos assure la bonne récupération physiologique et mentale du corps, indispensable à la santé et au bien-être de l'animal.

Conditions nécessaires : durée de phase obscure suffisante, respect du rythme chronobiologique (cycles jour / nuit), zones de repos spécifiques calmes qui limitent les dérangements des congénères, permettent de se sentir en sécurité (*i.e.*, zones surélevées, perchoirs, cloisons) et confortables (substrat sec).

- **Étirer ses ailes / pattes - Battre des ailes**

Généralement, après une période de repos ou de toilettage, les poules s'étirent et / ou battent des ailes.

Les poulets Ross 708 s'étirent en moyenne 25 fois par heure (Li et al, 2021). Ce comportement permet d'étirer les muscles et d'améliorer le confort physique. Les battements d'ailes constituent également un moyen de communication lors d'interactions sociales.

Condition nécessaire : espace permettant aux poules de s'étirer et de battre des ailes.

- **Faire des bains de poussière**

Les poussins (de 2-3 semaines d'âge) réalisent des bains de poussière 2 à 3 fois par jour. Cette fréquence décroît ensuite jusqu'à l'âge adulte avec des bains de poussière réalisés tous les 2 jours en moyenne pendant environ 30 minutes, plutôt en début d'après-midi (poules White Leghorn ; Vestergaard, 1982). Ce comportement permet le maintien de la qualité du plumage et de ses propriétés thermo-isolantes, ainsi que l'élimination des éventuels parasites. L'expression de ce comportement suscite particulièrement des émotions positives chez les poules.

Conditions nécessaires : litière adéquate (substrat sec et friable avec de fines particules), espace disponible suffisant (besoin de place pour exprimer la séquence comportementale), espace spécifique limitant les dérangements.

- **Faire des bains de soleil**

Lors des bains de soleil, les poules étendent souvent une patte et écartent leurs ailes dans une zone ensoleillée (Duncan et al., 1998). Tout comme les bains de poussière, les bains de soleil susciteraient des émotions positives chez les poules.

Conditions nécessaires : lumière naturelle directe (par une fenêtre ou à l'extérieur), chaleur, se sentir en sécurité et ne pas être dérangé par des congénères, espace permettant de s'allonger complètement.

- **Se toiletter / S'ébouriffer**

Les poules passent environ 13% de la journée à se toiletter (env. 1h30/jour) (poules de jungle ; Dawkins, 1989). Ce comportement est exprimé majoritairement le matin puis en fin de journée et est également observé la nuit (poules de jungle ; Blokhuis, 1984). Le toilettage assure le maintien des propriétés thermo-isolantes du plumage (pendant le lissage les plumes sont huilées avec des lipides provenant de la glande uropygienne) et permet d'éliminer et de consommer les éventuels parasites (tiques, poux, ...). L'ébouriffage joue un rôle quant à lui dans la thermorégulation et dans la communication entre individus (interactions sociales).

Conditions nécessaires : bec intact, plumage non souillé de fientes (litière sèche), zones qui limitent les dérangements des congénères espace spécifique limitant les dérangements, se sentir en sécurité.

- **Interagir avec les congénères (*physiquement, vocalement, visuellement*)**

La poule est un animal grégaire qui vit en petits groupes de 5 à 30 individus avec un système social développé (Keeling, 2002). Les poules créent des liens avec leurs congénères, elles ont des affinités différentes selon les individus, un répertoire vocal riche et les animaux isolés émettent des cris d'alarme. De plus, la mère réchauffe et protège ses poussins (poussins sous les ailes) en cas d'alerte, ce qui permet de diminuer leur stress.

Conditions nécessaires : taille de groupe adéquate et stabilité des groupes, espace et structures permettant de s'isoler et de s'éloigner des congénères selon leurs besoins, s'entendre, se voir (identifier les congénères et leurs postures).

- **Jouer**

Le comportement de jeu de la poule n'est pas clairement défini dans la littérature mais il regrouperait des comportements d'interaction sociale, de poursuites et de courses avec un aliment dans le bec (Baxter et al, 2019; Cloutier et al., 2004). Il joue un rôle pour la cohésion sociale. C'est une activité locomotrice qui sollicite les muscles et contribue aux développements osseux, musculaire, articulaire et cérébral. L'expression de ce

comportement susciterait particulièrement des émotions positives chez les poules.

Conditions nécessaires : présence de congénères, espace et matériaux permettant le jeu (ex. : paille).

Les 10 besoins comportementaux décrits ci-dessus sont valables pour toutes les poules mais la motivation à les exprimer varie d'un individu à un autre, notamment en raison de sa personnalité.

#### 4. LES BESOINS COGNITIFS DE L'ESPECE

La cognition se rapporte aux processus par lesquels les animaux acquièrent, traitent et mémorisent les informations provenant de leur environnement et agissent en fonction de ces informations (Shettleworth's, 1998 dans Paul et al., 2005). Ces processus permettent aux poules d'apprendre, de comprendre leur environnement, d'anticiper, d'avoir des attentes, ou encore de faire des choix, ce qui est indispensable pour s'adapter à un milieu de vie qui évolue. Ils influencent et sont influencés par les émotions ressenties par les individus.

Les poules sont capables d'apprendre grâce à d'autres congénères (leur mère ou des individus de même âge ou plus âgés) ou par elles-mêmes. Les interactions avec des individus plus expérimentés ou plus âgés aident les poules à découvrir plus efficacement leur environnement et à utiliser toutes les ressources qui s'y trouvent, en intégrant les dangers potentiels et en étant capable de se protéger.

Grâce à ses capacités d'apprentissage, la poule connaît son environnement de vie et forme des attentes envers celui-ci. Lorsque l'environnement est prévisible et que les événements se répètent, l'animal peut anticiper les changements et réagir en conséquence. Par exemple, lorsque l'éleveur frappe à la porte avant d'entrer dans son bâtiment, cela permet aux oiseaux d'anticiper son arrivée et de se déplacer en conséquence s'ils le souhaitent, évitant ainsi d'être surpris ou d'avoir peur. Anticiper des changements de luminosité avant la phase obscure permet aussi à l'animal de se déplacer vers l'endroit où il souhaite s'installer pour la nuit. Anticiper des

événements positifs (ex. : aliment très appétant) suscite par ailleurs des émotions positives avant même qu'ils ne surviennent (Zimmerman et al., 2011).

Anticiper les changements et avoir les moyens de réagir face à ces derniers permet aux animaux d'avoir un certain contrôle sur leur environnement, ce qui améliore leur bien-être. Ainsi, une variété de choix possibles permet aux animaux de satisfaire plus facilement leurs attentes qui varient au cours de la journée, ce qui contribue à améliorer leur qualité de vie.

#### CONCLUSION

Pour atteindre un bon niveau de bien-être sur les plans physique et mental, il est nécessaire de satisfaire les besoins des animaux. La satisfaction de certains besoins favorise plus particulièrement les émotions positives, nécessaires au bien-être de l'animal.

Par définition, il est nécessaire que tous les besoins comportementaux soient pris en compte pour garantir un meilleur bien-être des poulets en élevage. La satisfaction de l'un ne peut pas compenser la non-satisfaction d'un autre. Il est par conséquent impossible de hiérarchiser les besoins comportementaux par ordre d'importance.

L'analyse des pratiques d'élevage permet cependant d'évaluer le niveau de satisfaction des besoins des poulets dans les systèmes actuels afin d'identifier des voies de progrès pour améliorer leur bien-être en élevage. Les résultats de ce travail nourriront les réflexions d'un groupe de codesign qui aura pour objectif de réfléchir à des solutions techniques pour améliorer le bien-être des poulets.

#### REMERCIEMENTS

Cette étude, réalisée dans le cadre des UMT BIRD et SANIVOL, a été financée par le fonds CASDAR (projet n°20AIP1619988 COCORICO), le CIPC et le SYNALAF.

#### REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANSES, 2018. Avis de l'Anses Saisine n° « 2016-SA-0288 »
- Appleby, M.C., Mench, J.A., Hughes, B.O., 2004. CABI Pub, Wallingford, Oxfordshire, UK ; Cambridge, MA, USA
- Baxter M., Bailie C.L., O'Connell N.E., 2019. *Animal*, 13(1), 171-179
- Blokhuis H.J., 1984. *Applied Animal Behaviour Science* 12(3), 289-303
- Cloutier S., Newberry R.C., Honda K., 2004. *Behavioural processes* 65: 79-86
- Dawkins M.S., 1989. *Applied Animal Behaviour Science* 24, 77-80
- Duncan I.J.H., Widowski T.M., Malleau A.E., Cecilia Lindberg A., Carol Petherick J., 1998. *Behavioural Processes* 43: 219 – 228
- Keeling K.W., 2002. *The ethology of domestic animals, an introductory text*. CAB International, Wallingford, UK, 101-117
- Li G., Zhao Y., Porter Z., Purswell J.L., 2021. *Animal* 15, 100059
- Paul E.S., Harding E.J., Mendl M.T., 2005. *Neuroscience & Biobehavioral reviews* 29(3): 469-491
- Paul E.S., Mendl M.T., 2018. *Applied Animal Behaviour Science* 205, 202-209

Van Tilbeurgh V., 2017. Actes des Journées de la Recherche Avicole et Palmipèdes à Foie Gras, Tours, 12, 5-6/04/17, 11-19  
Vestergaard K., 1982. Applied Animal Ethology 8, 487-495  
Zimmerman P.H., Buijs S.A.F., Bolhuis J.E., Keeling L.J., 2011. Animal Behaviour 81(3), 569 - 577