

Diversidad vegetal, selección de dieta y producción animal

Plant diversity, diet selection and animal production

Distel¹, R.A. y Villalba², J.J.

Departamento de Agronomía y CERZOS, Universidad Nacional del Sur- CONICET
Department of Forest, Range and Wildlife Sciences, Utah State University, Logan

1. Diversidad vegetal y selección de dieta
 - 1.1. Selección de especies que se complementan nutritivamente
 - 1.2. Selección de especies no complementarias de diferente palatabilidad
2. Diversidad vegetal y producción animal
3. Conclusiones
4. Necesidades de investigación en la disciplina
5. Bibliografía

Resumen

Desde mucho tiempo los ecólogos han estado interesados en comprender el rol de la diversidad vegetal en el funcionamiento y en la estabilidad de los ecosistemas. Mucho menos atención se le ha prestado al rol de la diversidad vegetal en la selección de la dieta y la producción animal, lo cual constituye el motivo de la presente revisión. En condiciones naturales los herbívoros mamíferos tienden a consumir una amplia diversidad de especies. Una dieta variada, integrada por especies con distinta concentración de nutrientes y toxinas, permitiría satisfacer mejor los requerimientos nutricionales y evitar intoxicaciones y/o trastornos metabólicos (Ej., exceso de ácidos orgánicos o de amoníaco en el rumen). Existe evidencia consistente con la hipótesis que los animales aprenden a integrar sus dietas con alimentos que se complementan nutritivamente. También existe evidencia consistente con la hipótesis que los animales pueden aprender a integrar sus dietas con alimentos de distinta palatabilidad, cuando se fuerza inicialmente el consumo simultáneo de los mismos a los efectos de posibilitar una experiencia nutricional positiva con los alimentos de menor palatabilidad. A partir del conocimiento disponible resulta posible predecir un efecto beneficioso de la diversidad vegetal sobre la producción animal (por individuo y/o por unidad de superficie). El incremento por individuo y por unidad de superficie cabría esperarlo cuando las especies disponibles en la comunidad se complementan nutritivamente. En tanto un incremento por unidad de superficie sería esperable cuando los animales aprenden a integrar sus dietas con especies de alta y baja palatabilidad, realizando una utilización más

Recibido: diciembre de 2006

Aceptado: abril de 2007

1. Departamento de Agronomía y CERZOS, Universidad Nacional del Sur – CONICET, 8000 Bahía Blanca, Argentina. cedistel@criba.edu.ar.

2. Department of Forest, Range and Wildlife Sciences, Utah State University, Logan, UT 84322-5230, USA villalba@cc.usu.edu.

uniforme de las especies presentes en la comunidad.

Palabras clave: diversidad vegetal, selección de dieta, comportamiento ingestivo, complementariedad nutricional, palatabilidad.

Summary

Since long time ago ecologist has been interested in understanding the influences of plant diversity on ecosystem functioning and stability. Much less attention has received the role of plant diversity on diet selection and animal production, which constitute the aim of the present revision. Under natural conditions mammalian herbivores tend to consume a wide diversity of species. A varied diet, composed of species differing in nutrient and toxin concentrations, may allow to better met nutritional requirements and avoid toxicity and/or metabolic disorders (e.g., excess of organic acids or ammonia in the rumen). Existing evidence is consistent with the hypothesis that animals learn to integrate their diets with nutritionally complementary foods. There is also evidence that support the hypothesis that animals can learn to integrate their diets with foods of different palatability, when they are initially forced to mix them to allow a positive nutritional experience with foods of low palatability. From existing knowledge it is possible to predict a positive influence of plant diversity on animal production (per individual and/or per unit area). The increase per individual and per unit area should be expected when species are nutritionally complementary, whereas an increase per unit area should be expected when animals learn to integrate their diet with palatable and unpalatable species, leading to a more uniform use of plants in a community.

Key words: plant diversity, diet selection, ingestive behavior, nutritional complementarity, palatability.

1. Diversidad Vegetal y Selección de Dieta

La diversidad vegetal hace referencia al número de especies y a su abundancia relativa por unidad de área. Desde mucho tiempo los ecólogos han estado interesados en comprender el rol de la diversidad vegetal en el funcionamiento (productividad primaria, ciclado de nutrientes, resistencia a la invasión) y en la estabilidad de los ecosistemas, situación que se ha acentuado en los últimos años (9). Mucho menos atención se le ha prestado al rol de la diversidad vegetal en la selección de la dieta y la producción animal.

1.1. Selección de especies que se complementan nutritivamente

En condiciones naturales los herbívoros mamíferos tienden a consumir una amplia diversidad de especies. La explicación propuesta es que una dieta variada integrada por especies con distinta concentración de nutrientes y toxinas permite satisfacer mejor los requerimientos nutricionales y evitar intoxicaciones y/o trastornos metabólicos (Ej., exceso de ácidos orgánicos o de amoníaco en el rumen) (7, 31, 18).

La capacidad de integrar la dieta con varias especies y obtener una dieta nutritivamente balanceada estaría basada en el

aprendizaje mediado por interacciones de

retroalimentación entre receptores sensoriales (responden a estímulos gustativos, olfatorios, táctiles y visuales) y viscerales (responden a estímulos químicos y físicos) (16). A través de dicho proceso de aprendizaje los animales desarrollarían aversiones transitorias por alimentos con niveles excesivos de nutrientes o toxinas, desbalance de nutrientes o déficit de nutrientes (hipótesis de la saciedad, 18). Las aversiones transitorias también ocurrirían con alimentos nutritivamente balanceados, dado que la exposición continua a un mismo alimento provoca saciedad (18). Desarrollada la aversión transitoria, las neuronas gustativas, olfativas y visuales dejarían de responder al sabor, olor y visión de los alimentos consumidos hasta saciedad, aunque continuarían respondiendo a otros alimentos (3). En condiciones naturales las aversiones transitorias determinarían preferencias parciales e inducirían a los animales a consumir una amplia diversidad de especies y a alimentarse en distintos lugares.

Las consecuencias post-ingesta no sólo dependen de las características propias de cada alimento (tipo y contenido de nutrientes y toxinas), sino también de las características propias de cada animal. Cada individuo presenta características morfológicas y fisiológicas particulares que influyen en el consumo y la preferencia de alimentos (21, 1). Esto explicaría las diferencias comúnmente observadas en selección y consumo entre individuos, aun en grupos de animales con requerimientos nutricionales similares. En el desarrollo de las características individuales mucho tendría que ver la experiencia, particularmente la experiencia a edades tempranas. La experiencia a edades tempranas puede inducir cambios morfológicos, fisiológicos y neurológicos que contribuyen a una mejor adaptación al ambiente y que influyen en el comportamiento futuro del animal (4, 5, 6, 30). La posibilidad de seleccionar entre alimentos alternativos permitiría a los animales satisfacer mejor sus requerimientos nutricionales individuales, en

comparación con lo que ocurre cuando se los alimenta con dietas únicas preestablecidas.

Los animales realizan la capacidad de integrar la dieta con alimentos con distinta concentración de nutrientes y toxinas, en proporciones tales que satisfagan sus requerimientos nutricionales y eviten intoxicaciones, cuando los alimentos disponibles se complementan nutritivamente. La complementariedad nutricional ocurre cuando el beneficio provisto por una diversidad de alimentos supera el beneficio promedio del consumo de cada alimento por separado (24).

Atwood y otros (1) realizaron un estudio con el fin de comparar el consumo y la respuesta productiva de terneros ($n=15$) en dos situaciones: cuando se los alimentaba con una mezcla de ingredientes preestablecida sin darles posibilidad de seleccionar, y cuando se les permitía seleccionar libremente entre los ingredientes que componían la mezcla. Dichos autores encontraron que la relación nitrógeno:energía del alimento ingerido y la ganancia diaria de peso fue similar en ambos casos, pero que el consumo de energía y el de proteína fueron mayores cuando los terneros se alimentaron con la mezcla preestablecida. Como consecuencia, el costo del alimento por kg de peso ganado fue mayor en este último caso. Estos resultados son consistentes con la hipótesis que los animales pueden aprender a seleccionar alimentos con distinto contenido de nutrientes y consumir una dieta balanceada. Por otra parte, el menor consumo de energía y proteína de los terneros que pudieron elegir libremente los ingredientes de la dieta estaría reflejando la expresión de requerimientos individuales propios. Si bien ambos tratamientos no difirieron en la relación proteína: energía promedio (43 g PC / Mcal EM), los terneros que pudieron elegir su dieta variaron considerablemente (entre 40 y 47 g PC / Mcal EM) en la relación proteína: energía preferida. Ovejas pastoreando monocultivos de trébol o raigras, cuando se

les da a elegir entre ambas especies prefieren aquella que no estaban pastoreando (13). Similarmente, en condiciones a campo y sobre pasturas de raigras y trébol blanco se observa que las ovejas prefieren inicialmente trébol y luego raigras, situación que se repite cada día de pastoreo (14). La hipótesis de la saciedad a la que se hizo referencia anteriormente (18) explicaría el comportamiento observado. Según esta hipótesis las ovejas prefieren inicialmente el trébol por que se digiere más rápido que el raigras. Sin embargo, con el transcurso del tiempo desarrollarían una aversión transitoria por el trébol, debido a una acumulación excesiva de ácidos orgánicos y amoníaco en rumen, y consumirían más raigras por que éste se digiere más lentamente. Una vez recuperadas de los trastornos metabólicos causados por el trébol, al día siguiente reinician el consumo del mismo.

Un estudio con corderos evidenció claramente la marcada diferencia entre individuos de la misma raza, peso y edad en la preferencia por macronutrientes (21). Cuando se les ofreció heno de alfalfa y grano de cebada ad libitum, el consumo diario de cebada por animal varió entre 221 y 991 g y el de alfalfa entre 51 y 558 g. En un extremo los individuos seleccionaron una dieta compuesta por 6% de alfalfa y 94% de cebada, y en el otro extremo los individuos seleccionaron una dieta compuesta por 70% de alfalfa y 30% de cebada. Cuando los mismos corderos, alimentados con una dieta basal de alfalfa y cebada que contenía una cantidad de alfalfa inferior a la preferida, tuvieron la posibilidad de elegir entre una mezcla con alto contenido de cebada y una mezcla con alto contenido de alfalfa, prefirieron la última en compensación. Similarmente, cuando a un grupo de corderos alimentados con una dieta basal deficitaria en energía o proteína se les dio la oportunidad de corregir el desbalance correspondiente, seleccionaron alimentos y lugares que complementaban el contenido de nutrientes de la dieta basal (22). Otros tres ensayos realizados con

corderos también han puesto de manifiesto la capacidad de seleccionar alimentos en forma tal de satisfacer requerimientos proteicos (10, 12) o de sincronizar la liberación de energía y nitrógeno a nivel ruminal (11).

El efecto de complementariedad entre ingredientes de la dieta también se da con ciertas sustancias que atenúan efectos tóxicos o desordenes metabólicos. Por ejemplo, los animales aprenden el beneficio de consumir glicol de polietileno cuando consumen alimentos con taninos (25, 26), y de consumir bicarbonato de sodio cuando consumen granos de cereales (15). Los corderos formaron fuertes preferencias por el glicol de polietileno y por sitios donde se encontraba el mismo cuando consumían dietas con alto (15%) contenido de taninos. El glicol de polietileno forma complejos estables con los taninos, evitando efectos tóxicos y/o desordenes metabólicos, en tanto el bicarbonato de sodio atenúa la acidez causada por el consumo de grano.

1.2. Selección de especies no complementarias de diferente palatabilidad

En el contexto analizado cobra sentido preguntarse si los animales pueden aprender a integrar la dieta con especies de distinta palatabilidad. La palatabilidad de una especie es comúnmente asociada con su sabor, aunque es mejor comprendida como la interacción entre el sabor y las consecuencias post-ingesta de la misma (17). Las consecuencias post-ingesta dependen de la composición química, pero también dependen de la experiencia previa del animal. Una experiencia "positiva" con un alimento de baja calidad puede incrementar su palatabilidad. Por ejemplo, la suplementación con energía y proteína puede incrementar la palatabilidad de especies con toxinas, debido a que ambos macronutrientes contribuyen a la desintoxicación (27). De igual modo, la suplementación proteica puede incrementar la palatabilidad de una especie con bajo contenido de nitrógeno, debido a que contribuye a aumentar su digestibilidad.

Volviendo a la pregunta inicial (si los animales pueden aprender a integrar la dieta con especies de distinta palatabilidad), el forzamiento de una experiencia positiva con el alimento de menor palatabilidad sería la condición necesaria para que los animales aprendan a hacerlo (18).

En un trabajo reciente con corderos se forzó durante tres meses el consumo de alimentos nutritivos mezclados con toxinas (terpenos, taninos, oxalatos) (28). Dicha experiencia resultó en una mayor ingestión de este tipo de alimentos, aún en situaciones en las que también se ofrecía a voluntad alimentos nutritivos sin toxinas. Los autores de dicho estudio argumentan que la integración de la dieta con especies con diferente contenido y tipo de nutrientes y toxinas significaría un aprendizaje que promovería la diversificación de la dieta y una utilización más uniforme de las especies presentes en la comunidad. En un estudio complementario (23), cuando el acceso a alimentos nutritivos sin toxinas se restringió al 10%, 30%, 50% y 70% de la capacidad de consumo ad libitum, los corderos con experiencia previa "positiva" con toxinas consumieron más alimentos con toxinas y ganaron más peso en todos los niveles de restricción. Los resultados ilustran que los animales pueden ser estimulados para aprender a seleccionar especies con diferentes contenidos de nutrientes y toxinas. Resultados similares se observaron cuando alimentos con toxinas (taninos o terpenos) se suministraron en forma conjunta con alimentos ricos en macronutrientes (2). Los animales que consumieron alimentos con taninos más una dieta basal de alta calidad, y alimentos con terpenos más una dieta basal de baja calidad, prefirieron taninos en una situación de libre elección entre alimentos con taninos y alimentos con terpenos. Por el contrario, los animales que experimentaron las mismas toxinas pero en un contexto nutricional opuesto (alimentos con taninos + dieta de baja calidad; alimentos con terpenos + dieta de alta calidad) prefirieron alimentos con

terpenos. Los autores de este estudio concluyeron que la preferencia por alimentos con toxinas depende del contexto nutricional en que dichos alimentos son consumidos.

La contigüidad temporal en el consumo de alimentos con distinto contenido de nutrientes y toxinas también puede crear diferentes grados de preferencia por alimentos con toxinas. En un estudio reciente se suministró un alimento de baja calidad con toxinas (T) y otro alimento de alta calidad (AC) en dos arreglos temporales diferentes (29). En un caso los corderos se alimentaron solamente con AC por 12 días, seguido de T por otros 12 días, de forma tal que los efectos sinérgicos estuvieran disociados en el tiempo. Otro grupo de corderos se alimentó con T y AC simultáneamente por 12 días, de tal forma que los efectos de los dos alimentos estuvieran asociados temporalmente en la misma comida. Posteriormente, frente a una situación de elección, los corderos que habían experimentado T y AC simultáneamente siempre consumieron más T, incluso cuando AC estuvo disponible ad libitum. A medida que AC disminuyó en abundancia, los corderos que habían experimentado T y AC asociados en la misma dieta, consumieron más T siempre.

Finalmente nos referiremos a dos evidencias anecdóticas (mencionadas en 18), concientes de sus limitaciones (falta de mediciones precisas, falta de control experimental), pero sin dejar de valorar sus aspectos positivos (condiciones naturales, observaciones de mediano y largo plazo). En Francia, los pastores enseñan al rebaño a recorrer un circuito que incluye parches con distinto tipo de vegetación (especies más y menos preferidas). Con esta práctica buscan estimular el consumo de las especies de menor palatabilidad por medio de la oferta de parches en secuencia temporal, de tal forma que las especies de mejor calidad y mayor palatabilidad suplementan y complementan el consumo de las especies de baja palatabilidad. Por ejemplo, los animales

pastorean inicialmente (y por períodos breves de tiempo, sin alcanzar estados de saciedad) parches de especies con alto contenido de proteína, y luego complementan sus requerimientos mediante el consumo de especies con mayor contenido de fibra y de menor palatabilidad. De esta forma se logra una utilización más uniforme de las especies presentes en la comunidad. Una vez aprendida la rutina de integración de la dieta con especies de diferente palatabilidad, los animales recorren el circuito por sí mismos.

La otra evidencia anecdótica corresponde a un ganadero del estado de Montana (Estados Unidos), Ray Banister. Ray implementó en su campo de 2800 ha un sistema de pastoreo basado en el uso de una alta carga animal instantánea con vacas de cría. Cada parcela recibe un intenso pastoreo, seguido por un largo periodo de descanso. Al inicio de la implementación del sistema el peso de los terneros al destete cayó de 220 kg a 160 kg, pero luego de tres años volvió a los valores iniciales. La evidencia sugiere que las vacas aprendieron a integrar la dieta con especies de alta y de baja palatabilidad, al punto que al poco tiempo de implementado el sistema de pastoreo en cuestión las mismas comenzaron a consumir ambos tipos de especies desde el inicio del pastoreo en cada parcela (contrario a lo comúnmente observado, tal es primero el pastoreo de las especies más palatables y finalmente el pastoreo de las menos palatables). Esta observación es importante por que sugiere que una vez logrado el aprendizaje, el mantenimiento de una alta carga animal instantánea dejaría de ser condición necesaria para que los animales utilicen en forma más uniforme el pastizal. Más aun, dicho comportamiento se transmitiría culturalmente, resultando en generaciones entrenadas para el uso de una gran diversidad de especies vegetales y de habitats.

2. Diversidad Vegetal y Producción Animal

El impacto de la diversidad vegetal sobre la producción animal se encuentra pobremente documentado. Dicha escasez reflejaría las dificultades asociadas a la escala espacial y temporal que requiere tal tipo de medición. En una revisión reciente sobre el tema se citan dos trabajos con vacas lecheras donde no se encontró una mejora en la producción por animal asociada a un aumento en la diversidad de las pasturas (20). No obstante, en uno de los trabajos, si bien se incluyeron pasturas de leguminosas y gramíneas integradas por cuatro u ocho especies, solo dos especies (*Medicago sativa* y *Bromus inermis*) contribuyeron con más del 90% del forraje producido. En el otro trabajo la producción de leche por vaca fue similar en pasturas integradas por dos o más (hasta nueve) especies, aunque la producción de forraje por unidad de superficie fue mayor en las pasturas con más diversidad de especies. Los mismos autores argumentan acerca de la necesidad de estudios de mediano a largo plazo, y a escalas espaciales que se aproximen a situaciones reales de pastoreo, para dilucidar los efectos de la diversidad vegetal sobre la producción animal (por individuo y/o por unidad de superficie) y sobre la calidad de los productos animales obtenidos.

Estudios en marcha estarían demostrando un efecto beneficio de la diversidad vegetal sobre la producción animal. La oferta de alfalfa (*Medicago sativa*), festuca (*Festuca arundinacea*), lotus (*Lotus corniculatus*) y cebadilla (*Bromus riparius*) a vacas de cría durante la lactancia produjo un aumento en las ganancias de peso de los terneros y en la eficiencia de la utilización de los recursos forrajeros, comparado con animales que pastorearon monocultivos de las menciona-

das especies (R.D. Wiedmeier y otros, datos inéditos). La complementariedad entre las especies explicaría la mejora en la eficiencia de utilización del forraje. Por ejemplo, la complementariedad entre especies pudo haberse debido a que los taninos del lotus ayudan a disminuir los efectos negativos de las saponinas presentes en la alfalfa (8). Además, cantidades moderadas de taninos reducen las pérdidas de nitrógeno por medio del incremento del pasaje de proteína (probablemente de todas las especies consumidas) al duodeno y consecuentemente de aminoácidos azufrados, particularmente metionina y cisteína (19).

En síntesis, a partir del conocimiento disponible resulta posible predecir un efecto beneficioso de la diversidad vegetal sobre la producción animal (por individuo y/o por unidad de superficie). El incremento por individuo y por unidad de superficie cabría esperarlo cuando las especies disponibles en una comunidad se complementan nutritivamente. En tanto un incremento por unidad de superficie sería esperable cuando los animales aprenden a integrar la dieta con especies de alta y baja palatabilidad, realizando una utilización más uniforme de las especies presentes en la comunidad.

3. Conclusiones

Los herbívoros ciertamente no evolucionaron en ambientes dominados por monocultivos. Por el contrario, evolucionaron en ambientes nutricionales diversos, los que ofrecían la flexibilidad para seleccionar dietas que satisficieran sus múltiples requerimientos fisiológicos. La diversidad vegetal ofrece la flexibilidad necesaria para cubrir los requerimientos nutricionales de los animales, los cuales varían entre individuos, en el tiempo y en el espacio.

La diversidad vegetal de pasturas o verdes estacionales resultaría ventajosa, al menos desde el punto de vista de la nutrición animal, particularmente cuando las especies se complementan nutritivamente

y/o alguna de las especies sirve para atenuar efectos tóxicos o trastornos metabólicos producidos por otras. Un ejemplo de lo último sería el caso de especies de leguminosas que producen taninos condensados que, mediante la formación de complejos estables con las proteínas, servirían para atenuar la producción de amoníaco en rumen o el empaste de los animales.

Mediante una exposición inicial forzada los animales aprenderían a integrar la dieta con especies de distinta palatabilidad, lo cual resultaría en una utilización más uniforme de las especies que integran la comunidad.

4. Necesidades de Investigación en la Disciplina

Del análisis realizado surge claramente la necesidad de estudios de mediano y largo plazo y a escalas espaciales que se aproximen a situaciones reales de pastoreo. Dichos estudios deberían estar enfocados en medir el impacto de mezclas de especies que difieran en dimensiones nutricionales (materia seca, fibra, proteína, carbohidratos no estructurales, digestibilidad, minerales) y no nutricionales (compuestos químicos secundarios: taninos, saponinas, alcaloides) sobre productividad primaria y secundaria de pasturas cultivadas. También resultaría clave investigar las implicancias del aprendizaje de la integración de la dieta con especies de diferente palatabilidad, particularmente en pastizales naturales donde comúnmente coexisten especies de alta y de baja palatabilidad.

5. Bibliografía

1. Atwood, S.B., Provenza, F.D., Wiedmeier, R.D. and Banner, R.E. 2001. Influence of free-choice versus mixed-ration diets on food intake and performance of fattening calves. *J. Anim. Sci.* 79: 3034-3040.
2. Baraza, E., Villalba, J.J. and Provenza, F.D. 2005. Nutritional context influences preferen-

- ces of lambs for foods with plant secondary metabolites. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 92: 293-305.
3. Critchley, H.D. and Rolls, E.T. 1996. Hunger and satiety modify the response of olfactory and visual neurons in the primate orbitofrontal cortex. *J. Neurophysiol.* 75: 1673-1686.
 4. Distel, R.A. and Provenza, F.D. 1991. Experience early in life affects voluntary intake of blackbrush by goats. *J. Chem. Ecol.* 17: 431-450.
 5. Distel, R.A., Villalba, J.J. and Laborde, H.E. 1994. Effects of early experience on voluntary intake of low-quality roughage by sheep. *J. Anim. Sci.* 72: 1191-1195.
 6. Distel, R.A., Villalba, J.J., Laborde, H.E. and Burgos, M.A. 1996. Persistence of the effects of early experience on consumption of low-quality roughage by sheep. *J. Anim. Sci.* 74: 965-968.
 7. Freeland, W.J. and Janzen, D.H. 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *Am. Nat.* 108: 269-286.
 8. Freeland, W.J., Calcott, P.H. and Anderson, L.R. 1985. Tannins and saponin: interaction in herbivore diets. *Biochem. Syst. Ecol.* 13: 189-193.
 9. Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. and Wardle, D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75: 3-35.
 10. Kyriazakis, I. and Oldham, J.D. 1993. Diet selection in sheep: the ability of growing lambs to select a diet that meets their crude protein (nitrogen x 6.25) requirements. *Brit. J. Nutr.* 69: 617-629.
 11. Kyriazakis, I. and Oldham, J.D. 1997. Food intake and diet selection in sheep: the effect of manipulating the rate of digestion of carbohydrates and protein of the foods offered as a choice. *Brit. J. Nutr.* 77: 243-254.
 12. Kyriazakis, I., Oldham, J.D., Coop, R.L. and Jackson, F. 1994. The effect of subclinical intestinal nematode infection on the diet selection of growing sheep. *Brit. J. Nutr.* 72: 665-677.
 13. Newman, J.A., Parson, A.J. and Harvey, A. 1992. Not all sheep prefer clover: diet selection revisited. *J. Agr. Sci.* 119: 275-283.
 14. Parsons, A.J., Newman, J.A., Penning, P.D., Harvey, A. and Orr, R.J. 1994. Diet preference of sheep: effect of recent diet, physiological state and species abundance. *J. Anim. Ecol.* 63: 465-478.
 15. Phy, T.S. and Provenza, F.D. 1998. Eating barley too frequently or in excess decreases lambs' preference for barley but sodium bicarbonate and lasalocid attenuate the response. *J. Anim. Sci.* 76: 1578-1583.
 16. Provenza, F.D. 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *J. Range Manage.* 48: 2-17.
 17. Provenza, F.D., Villalba, J.J., Cheney, C.D. and Werner, S.J. 1998. Self-organization of foraging behavior: from simplicity to complexity without goals. *Nutr. Res. Rev.* 11: 199-222.
 18. Provenza, F.D., Villalba, J.J., Dziba, L.E., Atwood, S.B. and Banner, R.E. 2003. Linking herbivore experience, varied diets, and plant biochemical diversity. *Small Ruminant Res.* 49: 257-274.
 19. Reed, J.D. 1995. Nutritional toxicology of tannins and related polyphenols in forage legumes. *J. Anim. Sci.* 73: 1516-1528.
 20. Sanderson, M.A., Skinner, R.H., Barrer, D.J., Edwards, G.R., Tracy, B.F. and Wedin, D.A. 2004. Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems. *Crop Sci.* 44: 1132-1144.
 21. Scott, L.L. and Provenza, F.D. 1999. Variation in food selection among lambs: effects of basal diet and foods offered in a meal. *J. Anim. Sci.* 77: 2391-2397.
 22. Scott, L.L. and Provenza, F.D. 2000. Lambs feed protein or energy imbalanced diets forage in locations and on foods that rectify imbalances. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 68: 293-305.
 23. Shaw, R.A., Villalba, J.J. and Provenza, F.D. 2006. Resource availability and quality influence patterns of diet mixing with foods containing toxins by sheep. *J. Chem. Ecol.* 32: 1276-1278.
 24. Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
 25. Villalba, J.J. and Provenza, F.D. 2001. Preference for polyethylene glycol by sheep fed quebracho tannin. *J. Anim. Sci.* 79: 2066-2074.
 26. Villalba, J.J. and Provenza, F.D. 2002. Polyethylene glycol influences selection of foraging location by sheep consuming quebracho tannin. *J. Anim. Sci.* 80: 1846-1851.

27. Villalba, J.J., Provenza, F.D. and Banner, R.E. 2002. Influences of macronutrients and activated charcoal on utilization of sagebrush by sheep and goats. *J. Anim. Sci.* 80: 2099- 2109.
28. Villalba, J.J., Provenza, F.D. and Guo-Dong, H. 2004. Experience influences diet mixing by herbivores: implications for plant biochemical diversity. *Oikos* 107: 100-109.
29. Villalba, J.J., Provenza, F.D. and Shaw, R. 2006. Initial conditions and temporal delays influence preference for foods high in tannins and for foraging locations with and without foods high in tannins by sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 97:190-205.
30. Wiedmeier, R.D., Provenza, F.D. and Burritt, E.A. 2002. Exposure to ammoniated wheat straw as suckling calves improves performance of mature beef cows wintered on ammoniated wheat straw. *J. Anim. Sci.* 80: 2340-2348.
31. Westoby, M. 1978. What are the biological bases of varied diets? *Am. Nat.* 112: 627-631.