

La psicobiología del comportamiento ingestivo de herbívoros

Villalba JJ

Department of Wildland Resources, Utah State University, Logan, UT 84322-5230, USA

E-mail: juan.villalba@usu.edu

Psychobiology of ingestive behavior of herbivores

Introducción

Es sabido que los herbívoros seleccionan dietas con un mayor contenido de nutrientes y un menor contenido de toxinas que el promedio disponible en el ambiente (Newman et al., 1992, Illius and Gordon, 1993). Esto ocurre frecuentemente en ambientes donde las concentraciones de nutrientes y toxinas varían en tiempo y espacio (Freeland and Janzen, 1974; Villalba et al., 2015). Tradicionalmente, las preferencias dietarias han sido atribuidas a la innata capacidad de animales de sentir, a través de los sentidos del gusto y del olfato, determinados sabores, nutrientes y toxinas en plantas (e.g. eufagia; Rhoades, 1979). Otras teorías argumentan que los herbívoros obtienen dietas nutritivas al formar preferencias por aquellas plantas que son “placenteras” para los sentidos del olfato, gusto y tacto, y al formar aversiones por aquellas que no lo son (hedifagia; Arnold and Dudzinski, 1978). Más recientes teorías de optimización proponen que los herbívoros consumen forraje para maximizar la ganancia de nutrientes (frecuentemente energía) por unidad de costo (Stephens et al., 2007).

Las teorías anteriores no pueden explicar el dinamismo y la flexibilidad con la cual es sabido que los herbívoros seleccionan sus dietas en ambientes variables. Por ejemplo, resulta altamente improbable que la gran variedad y variabilidad de nutrientes y toxinas existentes en distintas comunidades vegetales pueda ser sensada solamente por los sentidos del gusto y del olfato, y más aún si se considera el hecho de que cada alimento presenta cualidades únicas de gusto, sabor y textura (Provenza and Villalba, 2006).

Comportamiento en Base a Consecuencias

Para brindar una explicación funcional de la selección de dietas en herbívoros, cabe realizar una pregunta más general, y fundamental, acerca del comportamiento de los seres vivos: ¿Qué es lo que determina el comportamiento de una célula, órgano, individuo, o grupo social? La respuesta a esta pregunta es “*las consecuencias*.” Comportamiento en base a consecuencias es el mecanismo de retroalimentación fundamental que explica el funcionar de los seres vivos. Se basa en la premisa que las consecuencias de un comportamiento afectan los tipos y probabilidades de comportamientos futuros. Por ejemplo, si las

consecuencias de un comportamiento son positivas (e.g., obtención de una proporción adecuada de nutrientes), la probabilidad de que dicho comportamiento se repita aumentará. En cambio, si las consecuencias de un comportamiento son negativas (e.g., obtención de una dieta desbalanceada, deficiente en nutrientes o con alto contenido de toxinas), la probabilidad de que dicho comportamiento persista disminuirá. Por lo tanto, a través de mecanismos de retroalimentación los herbívoros pueden sentir estados internos de bienestar (e.g., nutrientes, medicinas) o de malestar (e.g., toxinas; desbalances metabólicos, cargas parasitarias) y de acuerdo a dichos estados incrementar o disminuir el consumo de un alimento (Provenza, 1995a, b; Villalba and Provenza, 2007; 2009).

Preferencia por Sabores Asociados a Nutrientes

Las preferencias por una comida aumentan cuando sus consecuencias en el medio interno disminuyen estados de malestar (e.g., desbalance o déficit de nutrientes). Por ejemplo, corderos prefieren paja de trigo (i.e., una comida de baja calidad) conteniendo un determinado sabor artificial cuando su ingestión es seguida por infusiones intraruminales de almidón (Villalba and Provenza, 1997a) o de productos de fermentación ruminal (acetato de sodio, propionato de sodio) (Villalba and Provenza, 1996; 1997b). Además, corderos prefieren los sabores asociados a infusiones ruminales de algunas formas de energía (almidón, propionato) incluso después de que las mismas dejan de administrarse, esto es, en condiciones de extinción (Villalba and Provenza, 1996; 1997a). De la misma forma, corderos prefieren sabores asociados a fuentes de proteína (Villalba and Provenza, 1996; 1997c) y a minerales como Ca y P (Villalba et al., 2008).

Aversiones a Sabores Asociados a Toxinas.

Los compuestos secundarios en plantas (CS), los que también han sido clasificados como toxinas, tienen entre otras funciones reducir la cantidad de tejido vegetal que puede ser consumido por herbívoros (Cheeke and Schull, 1985). Dichos CS causan aversiones en herbívoros (Provenza et al., 1990).

Cabras de Angora que reciben los taninos del arbusto “blackbrush” (*Coleogyne ramosissima* Torr.) desarrollan fuertes aversiones condicionadas al alimento asociado a la presencia de dichos taninos (Provenza et al., 1990). Es por esto que las cabras forman aversiones más fuertes al crecimiento anual de *blackbrush* que al antiguo, porque las concentraciones de taninos en el crecimiento anual son más altas. (Provenza et al., 1994).

Aversiones a Nutrientes y a Sabores

Las aversiones también pueden ocurrir cuando nutrientes (e.g., carbohidratos no estructurales, proteína, minerales) son consumidos a dosis altas o excesivas (Provenza, 1995b). Las aversiones también pueden ocurrir cuando las comidas son deficientes en nutrientes (e.g., comidas de baja calidad). Las preferencias y aversiones ocurren a lo largo de un continuo, donde dentro de un determinado rango de concentraciones –por debajo de la saciedad– los nutrientes que ingresan al medio interno promueven el desarrollo de preferencias. Cuando se llega a saciedad, los nutrientes suministrados por un alimento disminuyen las preferencias hasta llegar a estados de aversión, donde las concentraciones de nutrientes en el medio interno son excesivas, similares a los estados que ocurren cuando existe un exceso de toxinas. En otras palabras, un exceso de nutrientes en el medio interno puede actuar como una toxina (e.g., acumulación de NH₃, ácidos grasos volátiles) y causar estados de aversión.

Aversiones transitorias también pueden ocurrir cuando los herbívoros son expuestos frecuentemente al mismo estímulo sensorial. Es sabido que en humanos las preferencias por comidas, incluso balanceadas y nutritivas, disminuyen substancialmente a medida que la exposición al sabor de dichas comidas aumenta (Rolls, 1986) y esto ha sido observado también en rumiantes (Villalba et al., 2010a). En resumen, el mismo estímulo (sensorial o postingestivo) actuando frecuentemente en su receptor específico en el medio interno puede causar una aversión transitoria en rumiantes. Dicha aversión, surgida como consecuencia del consumo excesivo o continuado de la misma ración o monocultivo (i.e., monotonía) causa saciedad y puede impactar negativamente el bienestar animal.

Preferencias, Aversiones y Bienestar Animal

Del análisis anterior se desprende que los excesos de nutrientes, toxinas o exposición continuada a un sabor pueden generar estrés en rumiantes debido a los

estados de aversión inducidos por aquellos excesos (Villalba et al., 2010a; 2015). Cuando los ovinos reciben raciones monótonas o pastorean monocultivos no pueden elegir. En este contexto la única opción que tienen es dejar de comer (por ejemplo, en respuesta a acidosis, desbalances minerales, excesos de NH₃). Por el contrario, al ofrecer alternativas los animales pueden indicar sus prioridades y balancear la ingestión de forrajes, nutrientes y toxinas en función de sus requerimientos nutricionales, de bienestar general y/o medicinales. Por lo tanto, esta respuesta comportamental tiene beneficios directos para la nutrición, salud y bienestar animal. Por ejemplo, corderos expuestos a una situación de elección (e.g., test de cafetería) donde se encontraban disponibles todos los ingredientes de una ración y debieron “construir” su propia dieta - la que variaba a diario - redujeron los niveles plasmáticos de cortisol (un indicador de estrés) en relación a animales expuestos solamente a una ración uniforme (Villalba et al., 2011a). De la misma forma, los animales expuestos a una situación de elección redujeron subsecuentemente los niveles de estrés en “open field tests” donde se los aislaba de su grupo para determinar cambios en temperatura rectal y comportamientos relacionados a dicha aislación (Villalba et al., 2011b). Estos animales también mostraron una menor relación neutrofilos:linfocitos en sus hemogramas que aquellos expuestos a raciones uniformes, lo que también es indicativo de menor estrés (Catanese et al., 2013).

La diversidad sensorial también influencia los patrones de consumo y concentración de hormonas relacionadas con el apetito (i.e., grelina; Villalba et al., 2011b). Corderos que recibieron la misma ración, pero ofrecida en un test de cafetería con diferentes sabores mostraron un patrón de consumo más uniforme, con menos “picos y valles” que aquellos que consumían la ración en un solo sabor. El ofrecimiento de una diversidad de sabores en la misma ración incremento el consumo y las ganancias diarias de peso en corderos en relación a aquellos que recibían la misma ración, pero en un solo sabor (Villalba et al., 2011b). Del análisis anterior se desprende que una dieta variada puede llegar a promover en el herbívoro un beneficio mayor desde el punto del bienestar y nutrición animal que una dieta monótona.

Efectos Negativos de los Compuestos Secundarios y Dietas Variadas

Se ha propuesto que una de las razones por la cual los herbívoros prefieren dietas variadas es para minimizar los impactos de toxinas (CS) (Freeland and Janzen, 1974). Esto es debido a que, si los animales utilizan

diferentes mecanismos de detoxificación para procesar diferentes toxinas, su capacidad de consumo se incrementa en relación a cuando una sola toxina es ingerida con la dieta. Consistente con esta idea, corderos consumieron más materia seca cuando recibieron un test de elección de raciones con diferentes toxinas que eran procesadas por diferentes mecanismos de detoxificación (oxalatos en el rumen, terpenos en el hígado; taninos condensados en el tracto gastrointestinal) que cuando eran expuestos a una sola ración con una sola toxina (Villalba et al., 2004). Por lo tanto, las dietas variadas pueden reducir los efectos postingestivos negativos de las toxinas e incrementar el consumo.

Otra forma de reducir los efectos negativos de las toxinas implica consumir dietas variadas con toxinas diversas que forman complejos entre ellas. Dichos complejos inactivan los efectos negativos de las toxinas consumidas en forma aislada. Por ejemplo, los taninos condensados forman fuertes complejos con alcaloides; dichos complejos no son absorbidos por el tracto gastrointestinal e inactivan los efectos tóxicos que promueven los alcaloides y taninos ingeridos en forma aislada. Corderos que son suplementados con la leguminosa "sainfoin" (*Onobrychis viciifolia* Scop.), la que provee taninos condensados, pueden consumir más de una ración que contiene ergovalina (extraída de la festuca infectada por endófitos) que animales controles, los que no son suplementados con aquella leguminosa. Esto es debido a la formación del complejo tanino-alcaloide en el tracto gastrointestinal, lo que inactiva los efectos tóxicos sistémicos de la ergovalina (e.g., fiebre, concentración elevada de la hormona prolactina) (Villalba et al., 2016a).

Finalmente, los efectos postingestivos de diferentes compuestos secundarios (toxinas) no son sentidos de la misma forma por ovinos. Por el contrario, existe una selectividad en relación a la forma que los compuestos secundarios son detectados por dichos animales. Resultados recientes sugieren que corderos son capaces de discriminar los efectos postingestivos causados por diferentes toxinas durante el pastoreo. Por ejemplo, corderos que recibieron infusiones intraruminales de saponinas, redujeron el tiempo de pastoreo en alfalfa (una leguminosa que contiene saponinas). Además, cuando las infusiones de saponinas fueron eliminadas, los corderos retomaron su preferencia por la alfalfa. De la misma forma, corderos que recibieron infusiones intraruminales de alcaloides (ergovalina), redujeron el tiempo de pastoreo en festuca infectada con endófitos (una gramínea que contiene ergovalina), pero no el tiempo de pastoreo en alfalfa (Villalba et al., 2011c).

Efectos Beneficiosos de los Compuestos Secundarios - Automedicación

Si los herbívoros evolucionaron mecanismos de homeostasis y pueden aprender a preferir alimentos nutritivos porque incrementa su "fitness", es posible que puedan aprender los beneficios del consumo de otras sustancias en el ambiente, como las medicinas, ya que estas también incrementan su "fitness" (Janzen, 1978). Algunos compuestos secundarios consumidos en dosis apropiadas pueden proveer al animal efectos medicinales, como por ejemplo efectos antiparasitarios, bactericidas, anti-tímpanicos y estimuladores del sistema inmune (Provenza and Villalba, 2010).

El estudio de la automedicación en animales ha llevado a la emergencia de un nuevo campo de conocimiento, la "zoofarmacognosis", que describe el proceso por el cual los animales seleccionan y utilizan compuestos químicos secundarios (CS) u otras sustancias no-nutritivas para el tratamiento y prevención de enfermedades (Rodríguez and Wrangham, 1993). Información reciente sugiere que dicha capacidad existe en ovinos (Villalba et al., 2010b; 2016b). Corderos aumentan la proporción de taninos en sus dietas, o de leguminosas que contienen taninos a medida que sus cargas parasitarias (*Haemonchus contortus*) aumentan (Villalba et al., 2010b; 2013; Juhnke et al., 2012). Por el contrario, los corderos reducen su preferencia por taninos cuando las cargas parasitarias son eliminadas por quimioterapia (Juhnke et al., 2012). Además, el consumo de taninos durante el proceso de automedicación reduce las cargas parasitarias y mejora los parámetros hematológicos indicadores de anemia (Villalba et al., 2010b; 2013; Juhnke et al., 2012). Los corderos parasitados también incrementan la preferencia por raciones que contienen antioxidantes (Poli et al., resultados no publicados).

También existe evidencia sugiriendo que la presencia de la madre hace más eficiente el proceso de aprendizaje de automedicación, como así también la presencia de la cría hace más eficiente el aprendizaje por parte de las madres (Sanga et al., 2011). Por lo tanto, la difusión de información y aprendizaje entre la madre y la cría es bidireccional, ya que la presencia de un elemento del par hace al proceso mucho más eficiente (Sanga et al., 2011).

Si los herbívoros aprendieran a automedicarse con CS, ello contribuiría a la creación de programas de manejo destinados a distribuir estratégicamente en el

ambiente plantas o suplementos “medicinales” permitiendo que los animales combatan las cargas parasitarias por ellos mismos.

Efectos beneficiosos de los compuestos secundarios – Calidad de Carne

Es sabido que ciertos taninos condensados mejoran los perfiles de ácidos grasos en carne de cabra, así como el sabor de la misma por medio de la disminución en la concentración de ciertos sabores no deseados como el escatol. Los taninos afectan la biohidrogenación ruminal por medio de sus propiedades antimicrobianas, lo que aumenta la proporción de ácidos grasos poliinsaturados y disminuye la concentración de escatol en carne y leche (Priolo et al., 2005; 2009; Vasta et al., 2008). Los taninos condensados también aumentan la estabilidad oxidativa en carne (Luciano et al., 2009), lo que mantiene a la carne más tiempo sin ser oxidada.

Corderos terminados con raciones que contenían saponinas o taninos condensados llevaron a los siguientes resultados: Las saponinas redujeron la extensión de la oxidación lipídica medida en carne luego de 8 y 12 días de almacenamiento refrigerado. Los taninos incrementaron las concentraciones de ribosa, fructosa, glucosa, sorbitol y C14:1 *cis*-9 en carne, y las saponinas y taninos redujeron la concentración de colesterol en carne (Brognia et al., 2013).

Conclusiones - Diversidad de la Producción Vegetal para el Futuro

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 cubrieran sus múltiples requerimientos fisiológicos. La diversidad en pasturas ofrece la flexibilidad necesaria para cubrir los requerimientos nutricionales particulares de cada animal, los que son dinámicos y por lo tanto cambiantes no solo entre individuos sino también en tiempo y espacio.

Una variedad de CS también puede ser beneficiosa para el herbívoro. Se ha mencionado que los compuestos fenólicos, así como las saponinas y terpenoides tienen propiedades antiparasitarias, antioxidativas y mejoran la calidad de carne.

El reto presentado por la producción variada de pasturas es identificar la mezcla de especies que provean al animal la complementariedad de

compuestos químicos de tal forma que los recursos sean utilizados más eficientemente que en monocultivos. Son conocidos en nutrición animal los efectos asociativos, por ejemplo, aquellos entre nitrógeno y energía. La investigación en el futuro debiera apuntar a identificar dichos efectos en diferentes pasturas y como los ovinos aprenden a mezclar diferentes especies vegetales en sus dietas en función de sus requerimientos nutricionales, medicinales y/o de bienestar general. Desde el punto de vista químico, es recomendable no solo la exploración relacionada a cantidades y tipo de nitrógeno y carbohidratos disponibles en el forraje (e.g., nitrógeno proteico, nitrógeno no-proteico, proteína “by-pass,” tipo de fibra, niveles de carbohidratos solubles, concentración de carbohidratos no-estructurales), sino también dirigirla a otros compuestos tales como minerales, vitaminas y CS (toxinas) que en dosis apropiadas podrían aportar efectos beneficiosos a los ovinos, como aquellos mencionados anteriormente.

Referencias

- ARNOLD, G.W., AND M.L. DUDZINSKI. 1978. Ethology of free-ranging domestic animals. Elsevier/North Holland, NY.
- BROGNIA, D.M.R., R. TANSAWAT, D. CORNFORTH, R. WARD, M. BELLA, G. LUCIANO, A. PRIOLO, AND J.J. VILLALBA. 2013. The quality of meat from sheep treated with tannin- and saponin-based remedies as a natural strategy for parasite control. *Meat Science* 96:744-749.
- CATANESE, F., OBELAR, M., J.J. VILLALBA, AND R.A. DISTEL. 2013. The importance of diet choice on stress-related responses by lambs. *Applied Animal Behaviour Science*. 148:37-45.
- CHEEKE, P., AND L.R. SHULL. 1985. Natural toxicants in feeds and poisonous plants. Avi Publishing Co, CT, USA.
- FREELAND, W.J., AND D.H. JANZEN 1974. Strategies in herbivory by mammals: The role of plant secondary compounds. *Am. Nat.* 108:269-289.
- ILLIUS, A.W., AND I.J. GORDON. 1993. Diet selection in mammalian herbivores: constraints and tactics. In: R.N. Hughes (Ed.) *Diet Selection: An Interdisciplinary Approach to Foraging Behaviour*. pp 157-180. Blackwell, Oxford.
- JANZEN, J. 1978. Complications in interpreting the chemical defenses of trees against tropical arboreal plant-eating vertebrates. In *The Ecology of Arboreal Folivores*. (ed G

- Montgomery), pp. 73-84. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C, USA.
- JUHNKE, J., J. MILLER, J.O HALL, F.D. PROVENZA, AND J.J. VILLALBA. 2012. Preference for condensed tannins by sheep in response to challenge infection with *Haemonchus contortus*. *Veterinary Parasitology*. 188:104-114.
- LUCIANO G, MONAHAN FJ, VASTA V, BIONDI L, LANZA M, PRIOLO A. 2009. Dietary tannins improve lamb meat colour stability. *Meat Sci*. 81:120–125.
- NEWMAN, J.A., A.J. PARSONS, AND A. HARVEY. 1992. Not all sheep prefer clover: diet selection revisited. *J.Agric. Sci*. 119:275-283.
- PRIOLO A, BELLA M, LANZA M, GALOFARO V, BIONDI L, BARBAGALLO D, BEN SALEM H, PENNISI P. 2005. Carcass and meat quality of lambs fed fresh sulla (*Hedysarum coronarium* L.) with or without polyethylene glycol or concentrate. *Small Rum. Res*. 59:281–288.
- PRIOLO A, VASTA V, FASONE V, LANZA CM, SCERRA M, BIONDI L, BELLA M, WHITTINGTON FM. 2009. Meat odour and flavour and indoles concentration in ruminal fluid and adipose tissue of lambs fed green herbage or concentrates with or without tannins. *Animal* 3:454–460.
- PROVENZA, F.D., E.A. BURRITT, T.P. CLAUSEN, J.P. BRYANT, P.B. REICHARDT AND R.A. DISTEL. 1990. Conditioned flavor aversion: a mechanism for goats to avoid condensed tannins in blackbrush. *Am. Nat.* 136:810-828.
- PROVENZA, F.D., J.J. LYNCH, E.A. BURRITT, AND C.B. SCOTT. 1994. How goats learn to distinguish between novel foods that differ in postingestive consequences. *J. Chem. Ecol.* 20:609-624.
- PROVENZA, F.D. 1995a. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *J. Range Manage.* 48:2-17.
- PROVENZA, F.D., 1995b. Role of learning in food preferences of ruminants: Greenhalgh and Reid revisited. In: W.V. Engelhardt, S. Leonhard-Marek, G. Breves, and D. Giesecke (Ed.) *Ruminant Physiology: Digestion, Metabolism, Growth and Reproduction*. pp 233-247. Proceedings of the VIII International Symposium on Ruminant Physiology. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, Germany.
- PROVENZA, F.D., 1996. Acquired aversions as the basis for varied diets of ruminants foraging on rangelands. *J. Anim. Sci.* 74, 2010-2020.
- PROVENZA, F.D., C.B. SCOTT, T.S. PHY, AND J.J. LYNCH. 1996. Preference of sheep for foods varying in flavors and nutrients. *J. Anim. Sci.* 74:2355-2361.
- PROVENZA, F.D., J.J. VILLALBA, AND C.D. CHENEY. 1998. Self-organization of behavior: From simplicity to complexity without goals. *Nutrition Research Reviews*. 11:199-222.
- PROVENZA, F.D., VILLALBA, J.J. 2006. Foraging in Domestic Vertebrates: Linking the Internal and External Milieu. In: *Feeding in Domestic Vertebrates: From Structure to Function*. Bels VL, editor. Oxfordshire: CABI Publ. p 210-240.
- PROVENZA, F.D. AND J.J. VILLALBA. 2010. The role of natural plant products in modulating the immune system: An adaptable approach for combating disease in grazing animals. *Small Rum. Res.* 89:131-139.
- RHOADES, D.F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: G.A. Rosenthal, and D.H. Janzen (Ed.) *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites*. pp 3-54. Academic Press, New York.
- RODRIGUEZ E. Y WRANGHAM R 1993. *Zoopharmacognosy: The use of medicinal plants by animals*. En: *Recent Advances in Phytochemistry. Phytocemical Potential of Tropical Plants*. (eds KR Downum JT Romeo y HA Stafford). Vol 27 pp.89-105. Plenum Press, New York, NY. USA.
- ROLLS, B.J. 1986. Sensory-specific satiety. *Nutr. Rev.* 44:93.
- SANGA, U., F.D. PROVENZA, AND J.J. VILLALBA. 2011. Transmission of self-medicative behaviour from mother to offspring in sheep. *Animal Behaviour*. 82:219-227.
- STEPHENS, D.W. ET AL. (eds) 2007. *Foraging: behaviour and ecology*.– Univ. of Chicago Press.
- VASTA V, NUDDA A, CANNAS A, LANZA M, PRIOLO A. 2008. Alternative feed resources and their effects on the quality of meat and milk from small ruminants. *Anim. Feed Sci. Tech.* 147:223–246.
- VILLALBA, J.J., AND F.D. PROVENZA. 1996. Preference for flavored wheat straw by lambs conditioned with intraruminal administrations of sodium propionate. *J. Anim. Sci.* 74:2362-2368.

- VILLALBA, J.J., AND F.D. PROVENZA. 1997a. Preference for wheat straw by lambs conditioned with intraruminal infusions of starch. *Br. J. Nutr.* 77:287-297.
- VILLALBA, J.J., AND F.D. PROVENZA. 1997b. Preference for flavored wheat straw by lambs conditioned with intraruminal infusions of acetate and propionate. *J. Anim. Sci.* 75:2905-2914.
- VILLALBA, J.J., AND F.D. PROVENZA. 1997c. Preference for flavored foods by lambs conditioned with intraruminal administrations of nitrogen. *Br. J. Nutr.* 78:545-561.
- VILLALBA, J.J., F.D. PROVENZA, AND H. GOUDONG. 2004. Experience influences diet mixing by herbivores: Implications for plant biochemical diversity. *Oikos* 107:100-109.
- VILLALBA, J.J., AND PROVENZA, F.D. 2007. Self-medication and homeostatic behaviour in herbivores: Learning about the benefits of nature's pharmacy. *Animal*. 1, 1360-1370.
- VILLALBA, J.J., F.D. PROVENZA, AND J.O. HALL. 2008. Learned Appetites for Calcium, Phosphorus and Sodium in Sheep. *Journal of Animal Science*. 86:738-747.
- VILLALBA, J.J., AND F.D. PROVENZA. 2009. Learning and dietary choice in herbivores. *Rangeland Ecology & Management*. 62:399-406.
- VILLALBA, J.J., F.D. PROVENZA, AND X MANTECA. 2010a. Links between ruminants' food preference and their welfare. *Animal* 4:1240-1247.
- VILLALBA, J.J., PROVENZA, F.D., Hall, J.O., Lisonbee, L.D. 2010b. Selection of tannins by sheep in response to gastro-intestinal nematode infection. *J. Anim. Sci.* 88:2189-2198.
- VILLALBA, J.J., F. CATANESE, F.D. PROVENZA AND R.A. DISTEL. 2011a. Relationships between early experience to dietary diversity, acceptance of novel flavors, and open field behavior in sheep. *Physiology & Behavior*. 105:181-187.
- VILLALBA, J.J., A. BACH, AND I. R. IPHARRAGUERRE. 2011b. Feeding behavior and performance of lambs are influenced by flavor diversity. *Journal of Animal Science*. 89:2571-2581.
- VILLALBA, J.J., F. D. PROVENZA, A.K CLEMENSEN, R. LARSEN, AND J. JUHNKE. 2011c. Preference for diverse pastures by sheep in response to intraruminal administrations of tannins, saponins, and alkaloids. *Grass and Forage Science* 66:224-236.
- VILLALBA, J.J., J. MILLER, J.O HALL, A.K CLEMENSEN, R. STOTT, D. SNYDER, AND F.D. PROVENZA. 2013. Preference for tanniferous (*Onobrychis viciifolia*) and non-tanniferous (*Astragalus cicer*) forage plants by sheep in response to challenge infection with *Haemonchus contortus*. *Small Ruminant Research*. 112:199-207.
- VILLALBA, J.J., PROVENZA, F.D., CATANESE, F., AND DISTEL, R.A. 2015. Understanding and manipulating diet choice in grazing animals. *Animal Production Science*. 55:261-271.
- VILLALBA, J.J., SPACKMAN, C., GOFF, B., KLOTZ, J.L., GRIGGS, T., AND MACADAM, J.W. 2016a. Interaction between a tannin-containing legume and endophyte-infected tall fescue seed on lambs' feeding behavior and physiology. *Journal of Animal Science*. 94: 845-857.
- VILLALBA, J.J., COSTES-THIRÉ, M., AND GINANE, C. 2016b. Phytochemicals in animal health; diet selection and trade-offs between costs and benefits. *Proceedings of the Nutrition Society*. Pp 1-9.
- WESTOBY, M. 1978. What are the biological bases of varied diets? *Am. Nat.* 112:627-631.