

ÉVALUATION DES DÉPENSES ÉNERGÉTIQUES AU QUOTIDIEN
CHEZ LES ONGULÉS SAUVAGES *IN NATURA* : ANALYSE
BIBLIOGRAPHIQUE DES ÉLÉMENTS DISPONIBLES
POUR UNE APPROCHE ADDITIVE

Carole S. MANN*, Georges JANEAU*, Stéphane AULAGNIER* & François SPITZ*

SUMMARY

Estimating the energy expenditures of wild ungulates *in natura* often requires an indirect approach splitting them within: (i) basal level, (ii) thermoregulation cost, (iii) feeding cost, (iv) standing and activity cost, (v) growth and reproduction cost. First, each of the costs can be measured (most often through respirometric technics) or estimated (from previously obtained values). Second, these amounts are summed up ("additive" approach) according to the activity budget of the animal. The present bibliographic review only deals with daily expenditures, namely costs (i) to (iv). Various measures (with comparative tables), estimations and [allometric] predictive equations are reported, and their accuracy and limits are discussed.

Basal level (without thermoregulation and activity) should be estimated by Standard or Basal Metabolic Rate, but this is difficult to measure on wild animals, even in the laboratory. Other estimations, more or less close to Resting Metabolic Rate (RMR) are therefore often used, although they are less relevant. Kleiber's equation (1961) predicts the standard metabolism of adult animals, mainly mammals and birds, from their body mass; some more accurate models are available but for more limited species, age, sex, ... categories.

Thermoregulation is the result of complex interactions between various environmental (air temperature, moisture, wind speed, solar radiation...) and animal (body area, insulation, physiological condition, ...) parameters. Therefore, it is not possible to give more or less standardized costs as for other expenditures. Thermoregulation cost can be considered as null in the so called "Thermonutral Zone, TNZ". It increases outside this zone because of various physiological, chemical and behavioural mechanisms acting to maintain acceptable deep body temperature. Determining the nature and measuring the cost of the involved mechanisms (which vary according to species, season, age and physical condition of animals) require experiments on trained animals and an heavy experimental device. Qualitative extent to ungulates *in natura* is somewhat possible, but quantitative extent is difficult.

Total feeding cost includes standing and moving (food search) costs, and some more typical costs: "eating" (*i.e.* prehension, mastication and swallowing), digestion and possibly rumination. In all (domestic or wild) ungulates, the type of food consumed can modify the eating cost, but foraging trips (more or less inversely related to food availability) can obviously involve the most important incremental costs in wild ungulates.

Standing and locomotion costs (the main components of activity costs) were quantified in various species by comparing the metabolism of lying, standing and moving animals. From these measures, some authors (particularly Taylor *et al.*, 1982) modeled locomotion cost from body mass. Some estimations of incremental costs due to a difficult terrain (slope, obstacles, snow cover, mud) are also reported.

* I.N.R.A., Institut de Recherches sur les Grands Mammifères (I.R.G.M.), C.R.A. Toulouse, BP 27, F 31326 Castanet-Tolosan cedex, France.

The relevance of the additive approach in energetic studies mainly relies on the quality of the available measures or estimations of each cost and on the accuracy of the activity parameters that are obtained from target animals. Of the various expenditure components, locomotion appears to be the most suitable for comparative purposes; however, the accurate estimation of its cost requires data adequate to identify the right terrain used by the animals.

RÉSUMÉ

Les dépenses énergétiques des ongulés sauvages *in natura* doivent souvent être quantifiées par une approche indirecte qui les décompose en coûts : (i) de base, (ii) de thermorégulation, (iii) d'alimentation, (iv) de posture debout et d'activité, (v) de croissance et de reproduction. Les dépenses « au quotidien », objet de cette synthèse, correspondent aux quatre premiers compartiments ; les données bibliographiques correspondantes, mesures, estimations et prédictions, sont rapportées et comparées ; leurs conditions et limites d'utilisation sont discutées.

Le niveau de base (sans thermorégulation, ni activité) devrait être estimé par le métabolisme dit « Standard » ou « de Base », délicat à mesurer, même en laboratoire, sur les animaux sauvages. C'est pourquoi d'autres estimations, plus ou moins assimilables à un métabolisme dit « de Repos », sont habituellement utilisées, bien que cette approche puisse être considérée comme moins rigoureuse. La formule de Kleiber (1961) prédit le métabolisme standard d'animaux adultes, Mammifères et Oiseaux principalement, en fonction de leur masse corporelle ; des prédictions plus précises ont été mises au point, mais pour des catégories (d'espèce, d'âge, de sexe, ...) particulières.

La thermorégulation est le résultat d'interactions complexes entre diverses caractéristiques environnementales (température ambiante, humidité, vitesse du vent, rayonnement solaire) et de multiples paramètres relatifs à l'animal (surface offerte, isolation corporelle, état physiologique...). Si son coût peut être considéré comme nul à l'intérieur de ce qu'on appelle « zone de neutralité thermique » (ZNT), il augmente de part et d'autre, *via* la mise en œuvre de mécanismes physiologiques, chimiques et comportementaux très divers qui interviennent pour maintenir une température corporelle acceptable. Les expérimentations permettant de déterminer la nature et le coût des mécanismes mis en œuvre exigent des sujets entraînés et un dispositif expérimental assez lourd ; la transposition qualitative aux animaux libres en nature est, dans une certaine mesure, possible, la transposition quantitative est difficile.

Le coût total d'alimentation inclut les coûts de posture debout et de recherche alimentaire, ainsi que ceux, plus spécifiques, de prise alimentaire (*i.e.* prélèvement, mastication, déglutition), de digestion et éventuellement de rumination. La nature de l'aliment peut certes, chez tous les ongulés, influencer assez fortement sur le coût de prise alimentaire, mais ce sont les déplacements liés à la recherche alimentaire qui génèrent les dépenses les plus importantes chez les animaux sauvages en nature.

Les coûts de posture debout et de locomotion (composantes essentielles de l'activité) ont été quantifiés chez de nombreuses espèces en comparant le métabolisme d'animaux debout et/ou en déplacement à celui d'animaux couchés. À partir de ces mesures, certains auteurs, Taylor *et al.* (1982) en particulier, ont proposé des formules prédictives pour évaluer le coût de locomotion en fonction de la masse corporelle. Des estimations de surcoût pour les déplacements en terrain difficile (pente, obstacles, neige, boue) ont également été rapportées.

L'approche additive reste une modélisation dont la validité dépend largement de la qualité des estimations de dépenses disponibles et de la précision des paramètres d'activité recueillis sur les animaux cibles. Des diverses composantes, c'est la locomotion qui semble offrir les meilleures perspectives comparatives, à condition de disposer de données suffisamment précises quant au terrain réellement utilisé par l'animal.

INTRODUCTION

Les êtres vivants, végétaux ou animaux, sont caractérisés par une perpétuelle activité en termes de processus physico-chimiques, ils ne peuvent se contenter d'un état statique : à tout moment, au niveau de chacune des cellules, se déroulent

des réactions chimiques, certaines dégageant de l'énergie (réactions de combustion en particulier, pour les organismes consommateurs d'oxygène), d'autres en consommant, par couplage avec les précédentes. Bien que la dégradation par étapes qui caractérise la chimie du vivant permette un maximum de couplages, il y a néanmoins *dissipation permanente* d'énergie sous forme de chaleur. Cette dissipation est couramment mesurée, non pas au niveau de la cellule, mais au niveau de l'ensemble des tissus, c'est le métabolisme au sens énergétique, quantitatif, du terme¹ : la chaleur dégagée à l'intérieur de l'organisme par l'ensemble des réactions, chaleur qui, dans la mesure où la température de l'organisme reste constante, peut être considérée comme égale à la chaleur dégagée vers l'extérieur.

À l'organisme, les aliments apportent donc les molécules et l'énergie dont il a besoin, non seulement pour croître et se reproduire (synthèses tissulaires), mais aussi pour se maintenir : activité cellulaire et organique, remaniements tissulaires permanents et, éventuellement, mouvement. Ainsi, chez l'animal, toute augmentation d'activité, interne (digestion, sécrétion d'hormone, ...) ou visible de l'extérieur (mouvement), s'accompagne d'un accroissement des réactions chimiques (au niveau de toutes les cellules dont l'activité s'accroît) et donc d'une augmentation des pertes d'énergie sous forme de chaleur, c'est-à-dire des « dépenses » [énergétiques], pour reprendre ici un terme très usuel (dépenses d'entretien, dépenses de locomotion, ...).

L'observation des adaptations de l'animal à des environnements changeants, le constat de l'évolution diachronique de ses activités ou de ses grandes fonctions ont amené les chercheurs à estimer que l'optimisation de l'allocation d'énergie entre divers postes de dépense participait à l'explication de ce qui est généralement appelé choix écologiques ou tactiques comportementales. Aussi, de même que l'on analyse ces choix ou tactiques en termes éthologiques ou écologiques, il paraît indispensable de les analyser en termes énergétiques ; ce qui signifie qu'il faut se donner les moyens, non seulement de caractériser les activités de l'animal (observation directe, radiolocalisation ou biotéléométrie pour les animaux sauvages), mais aussi d'estimer le coût énergétique de chacune d'entre elles et l'impact de leurs variations sur le budget global.

Les dépenses énergétiques peuvent être mesurées par différentes techniques dont le choix dépend largement de l'animal concerné : taille, mode de vie, milieu... La calorimétrie directe, qui consiste à mesurer, en laboratoire, la chaleur émise par l'organisme étudié, a été utilisée plutôt sur des animaux de petite taille (*e.g.* Gorecki, 1965 ; Grodzinski & Gorecki, 1967 ; Petruszewicz & Mac Fadyen, 1970 ; Grodzinski & Wunder, 1975 ; Hérold *et al.*, 1988). La méthode des bilans, pratiquée également en laboratoire, permet une évaluation de la totalité des flux d'entrée-sortie par pesée des aliments, des fèces, de l'urine et mesure des échanges respiratoires (O₂, CO₂) et de la production de vapeur d'eau ; très astreignante, elle est la seule qui permette d'établir des bilans rigoureux en termes d'énergie ou de métabolisme d'un composant chimique (azote par exemple). La respirométrie, qui estime la dépense énergétique à partir de la consommation de O₂ et de la production de CO₂ de l'animal (calorimétrie indirecte), peut être mise en œuvre en

¹ C'est-à-dire le « *metabolic rate* » des anglo-saxons, exprimé en unités d'énergie (joules, calories) ou en mlO₂ consommé, par unité de temps (*métabolisme de base*, *métabolisme de repos*, par exemple).

laboratoire (e.g. Pearson, 1960 ; Wiegert, 1961), mais aussi en semi-liberté, à l'aide de la télémétrie (e.g. Kimmich & Spaan, 1980 ; Hörnicke *et al.*, 1981 ; Meixner *et al.*, 1981), pour des animaux de grande taille. La pratique de ces trois techniques (calorimétrie directe, bilans ou respirométrie), exige généralement des animaux longuement habitués aux manipulations et à l'appareillage, patiemment entraînés aux tâches précises qu'ils doivent accomplir. L'utilisation d'eau doublement marquée (*H et *O) permet d'évaluer, chez un animal généralement libre, sans appareillage et sans entraînement préalable, la production de CO₂ et donc la dépense énergétique totale durant le temps écoulé entre l'injection de marqueur et le prélèvement ultérieur pour dosage (voir Lifson & McClintock, 1966 ; Nagy, 1983, 1989) ; si cette technique est parfaitement utilisable dans la nature, on n'est cependant pas à l'abri d'erreurs liées à des modifications biochimiques dues au stress de la capture et du prélèvement, et le coût, quoique bien inférieur à ce qu'il était voici encore une douzaine d'années, reste très élevé pour les animaux de taille supérieure à 10 kg ; de plus, cette technique ne délivre qu'une mesure globale des dépenses d'un animal (dont l'activité n'est ni constante ni, le plus souvent, connue) dans l'intervalle de temps compris entre deux captures (aléatoires) successives.

L'étude des dépenses énergétiques des ongulés sauvages *in natura* ne peut être totalement menée à bien avec aucune de ces techniques, surtout à travailler sur des échantillons représentatifs d'une espèce, population, cohorte, en fonction de l'âge, du sexe et des saisons. C'est pourquoi de nombreux auteurs préconisent une approche additive, basée sur la décomposition du bilan énergétique.

Dans l'approche additive (modèle additif), on considère que la dépense énergétique quotidienne totale d'un animal est égale à la somme des composants suivants : (i) un certain minimum métabolique, niveau de base qui sera défini plus loin ; (ii) le coût de thermo-régulation ; (iii) le coût de l'alimentation ; (iv) le coût de la posture debout et de l'activité (locomotion notamment) ; (v) les coûts de croissance, staturale ou pondérale, et de reproduction (gestation, lactation). Ces composants peuvent être mesurés, le plus souvent par respirométrie (car cette méthodologie permet d'évaluer aisément la dépense énergétique pour des types d'activité précis : repos, marche lente, course, ...), ou estimés (à partir de mesures antérieures diverses, sur l'espèce considérée et sur d'autres). Ils peuvent ensuite être combinés (additionnés) en accord avec le budget d'activité de l'animal étudié et avec les variations (saisonnnières, interindividuelles, ou ontogénétiques) réelles (animaux longuement suivis) ou potentielles (modélisation) de ce budget ; ils peuvent aussi, dans une certaine mesure, être soumis individuellement à des comparaisons (saisonnnières, interindividuelles, etc.).

Cette approche a des défauts, tant liés à la valeur des estimations qu'à un problème plus fondamental : entre les composants que le modèle additif sépare (niveau de base, alimentation, ...) des recouvrements existent, tels que l'augmentation de l'activité métabolique des tissus actifs après la prise alimentaire, l'augmentation de la masse et de l'activité des tissus actifs quand il y a production, les différences d'optimum thermique entre animaux à jeun et animaux nourris, etc. Elle a toutefois le mérite d'être, aux yeux de nombreux auteurs (voir Fancy & White, 1985a), utilisable pour les ongulés sauvages *in natura*, même si la mesure ou l'estimation de certains paramètres peut s'avérer techniquement difficile.

Il nous a donc semblé utile de faire le point sur les connaissances utilisables dans cette approche : valeurs (mesures brutes, estimations, prédictions), conditions d'obtention et limites (signalées ou implicites). L'ensemble (i) à (v) étant trop vaste pour faire l'objet d'un seul article, nous avons choisi de nous limiter ici aux

dépenses indissociables de l'activité au quotidien : métabolisme minimum, thermorégulation, alimentation, posture et locomotion. Convenant parfaitement à la traduction énergétique de tout ce qui est budget d'activité ou suivi (par télémétrie en particulier) d'animaux en nature, ces dépenses sont, de plus, des dépenses de « fonctionnement » totalement appréhendables par la mesure ou l'estimation du métabolisme, *i.e.* de la chaleur dégagée¹.

Pour chacune de ces dépenses, nous rappellerons : les principes fondamentaux, les formules les plus classiquement reconnues et utilisées, les sources de variation identifiées ou supposées et les limites de l'approche. Les exemples, qualitatifs ou quantitatifs, choisis à titre d'illustration concernent essentiellement les ongulés sauvages mais aussi, de temps en temps, à titre comparatif, des ongulés domestiques, Mouton (*Ovis aries*) essentiellement. Les coûts relatifs aux différentes activités relevés dans la littérature ont été rassemblés dans une série d'annexes, sous forme de tableaux comparatifs. Les valeurs y sont transcrites dans leur unité d'origine puis converties en une unité commune pour faciliter leur comparaison.

Les unités rencontrées dans la littérature sont en effet d'une diversité extrême : millilitres d'oxygène consommé (mlO₂), joules (J), calories (cal), etc., par seconde, minute, heure, etc., pour l'animal entier, par gramme, par kilogramme ou « par » kilogramme élevé à une puissance inférieure à 1 (voir Annexe 1b), par mètre ou kilomètre horizontal, par mètre vertical, etc. Dans cet article, tant pour le texte que pour la colonne comparative des annexes, nous avons choisi d'exprimer les dépenses en [kilo]joules (unité du S.I.) et en [kilo]calories (l'unité énergétique la plus utilisée par les auteurs dont nous avons retenu les travaux, *cf.* annexes), les poids en kg, les distances horizontales en km (avec la vitesse en km/h) et les distances verticales en mètres verticaux (m vert.).

Les dénominations latines utilisées dans cet article sont celles que les auteurs cités ont employées dans leurs articles, indépendamment de la dénomination actuellement reconnue par les systématiciens : ainsi, par exemple, le Wapiti, Cerf d'Amérique du Nord, actuellement *Cervus elaphus* ssp. (Grubb, 1993), a été désigné par les auteurs sous les appellations *C. canadensis*, *C. canadensis nelsoni*, *C. elaphus nelsoni*, etc., que nous avons reprises telles quelles.

MÉTABOLISME MINIMUM : APPROCHES

Le métabolisme utilisé comme « minimum » (niveau de base) dans les modèles additifs devrait, en principe, être un métabolisme n'incluant pas la moindre dépense de thermorégulation, d'alimentation, d'activité, ... C'est pourquoi, classiquement, c'est le Métabolisme de Base, le plus bas taux métabolique de référence, qui figure dans l'écriture formelle de ce type de modèles.

Première remarque : il y a une indéniable ambiguïté dans l'utilisation qui est faite du terme « *Métabolisme de Base* », tantôt référence théorique (« *la plus petite dépense énergétique compatible avec la vie* », Hudson & Christopherson, 1985),

¹ Tandis que croissance et reproduction impliquent, de surcroît, une modification (provisoire ou définitive, gain ou perte selon le moment considéré), de la masse tissulaire c'est-à-dire du contenu énergétique de l'organisme ; modification dont la prise en compte nécessite une approche complémentaire, totalement différente (paramètres utiles, base chronologique) de celle qui peut être utilisée pour les dépenses au quotidien.

tantôt norme de mesure sur l'animal (*cf. infra*, Métabolisme Standard), tantôt norme prédictive transspécifique (*via* l'appellation « *MB de Kleiber* »). Même si ces notions ne sont pas sans rapport entre elles (!), il y a là amalgame un peu équivoque entre : une *grandeur*, un standard méthodologique qui *visé* à la mesurer, et une formule de prédiction *particulière* (bien que reposant sur le même standard) dont nous verrons les qualités et les limites.

Deuxième remarque : la mesure d'un métabolisme de ce type requiert des conditions rigoureuses (ne serait-ce qu'une immobilité totale) qu'il n'est pas facile d'imposer à des animaux, sauvages en particulier. À défaut d'un minimum parfait ne comportant aucune des dépenses sus-citées, on doit trouver un niveau suffisamment proche pour que l'erreur soit acceptable, et susceptible d'être mesuré sur les animaux qui nous intéressent (les ongulés sauvages), de préférence par un protocole reproductible, *i.e.* standardisé (permettant notamment de le relier aux standards existants les plus largement reconnus s'il n'en fait pas partie).

STANDARDS MÉTHODOLOGIQUES DISPONIBLES

Divers niveaux métaboliques ont été définis et utilisés, au fil du temps, pour évaluer ou caractériser la dépense énergétique. Certains ne conviennent pas ici *a priori* (ceux qui concernent des niveaux de dépense élevés, ceux qui sont tombés en désuétude), d'autres, couramment utilisés, sont plutôt réservés à des domaines particuliers (« *dépenses d'entretien* », en zootechnie, « *coût de la position* [debout ou couché] », pour les ongulés sauvages, ...). De la littérature (physiologique, zootechnique, écophysiologique, ...) des trente dernières années émergent cependant deux ou trois standards métaboliques minima (correspondant à des niveaux inégalement rigoureux de standardisation des conditions opératoires, alimentation et conditions thermiques en particulier) qui, sans être utilisés au quotidien, semblent néanmoins des normes reconnues par tous, avec un léger (?) problème cependant : leur acception n'est, en fait, pas toujours exactement la même... Ainsi :

— **MS**, Métabolisme Standard (« *Standard Metabolic Rate, SMR* », « *Standard Metabolism, SM* »), le plus rigoureux (et le plus bas), apparaît, dans la littérature que nous avons compilée, comme le métabolisme mesuré sur l'animal :

- au repos, mais non endormi, pendant sa phase normale d'activité (le jour, pour les animaux à activité diurne, la nuit, pour chez les animaux à activité nocturne) ;

- en conditions de neutralité thermique, conditions qui doivent avoir été déterminées au préalable ou qui doivent l'être alors, par mesure sur une large gamme thermique (voir plus loin, thermorégulation) ;

- au jeûne (stade post-absorptif) et, de préférence (A.R.C., 1980 ; Hudson & Christopherson, 1985), après un conditionnement préalable de 3 semaines ou plus par une alimentation de maintenance (ou « *entretien* »), c'est-à-dire par un niveau d'alimentation ne lui faisant ni prendre ni perdre de poids.

Pour l'International Union of Physiological Sciences (Bligh & Johnson - Glossary Committee of IUPS, 1973 ; IUPS, Thermal Commission, 1987), cette définition serait plutôt celle du Métabolisme de Base, MB (« *Basal Metabolic Rate, BMR* »), le MS tel qu'ils le définissent étant beaucoup moins rigoureux¹.

¹ Métabolisme mesuré « *dans les conditions standardisées mentionnées* » (sans plus), conditions qui, usuellement mais non obligatoirement, comportent : repos « *autant que possible* », jeûne « *si possible* », éveil et thermoneutralité.

— **MJ**, Métabolisme de Jeûne (« *Fasting Metabolic Rate, FMR* », « *Fasting Metabolism, FM* »), est, pour les mêmes sources, le métabolisme mesuré sur l'animal au repos, de préférence en conditions de neutralité thermique, et au jeûne (post-absorptif également), mais sur des animaux non-conditionnés au préalable par un plan d'alimentation, ou conditionnés pendant une période moins longue, et éventuellement en dehors de leur période normale d'activité.

Aucune correspondance ne peut être trouvée dans les glossaires de l'IUPS (*op. cit.*).

Notons au passage une confusion à éviter avec un autre « *FMR* » anglo-saxon (absent lui aussi des glossaires de l'IUPS) : le « *Field Metabolic Rate* » (voir p. ex. Nagy, 1987), traduit parfois en français (Grenot comm. pers.) par D.E.N. (Dépense Énergétique en milieu Naturel), qui mesure, via l'utilisation d'eau doublement marquée, le total des dépenses, durant un certain laps de temps, d'un animal en vie plus ou moins libre.

— **MR**, Métabolisme de Repos (« *Resting Metabolic Rate, RMR* », « *Resting Metabolism, RM* »), enfin, est mesuré sur un animal qui est au repos, simplement, mais pas nécessairement à jeun, et dans des conditions thermiques non-standardisées qui doivent, en principe, être définies pour chaque mesure.

Pour l'IUPS, le *RMR* doit être mesuré en thermoneutralité.

Quelques commentaires s'imposent :

— À chaque fois qu'un standard de ce type sera rencontré dans un article, qu'il s'agisse d'un standard théoriquement universel ou d'un standard « mineur », propre à un domaine particulier, il ne sera pas inutile de vérifier (si possible) son acception exacte.

— Pour le présent article, nous aurions pu « traduire » les termes rencontrés dans la littérature de façon à nous conformer aux normes définies par l'IUPS. Une telle traduction, néanmoins, malaisée à réaliser (simple pour MS/MB, mais problématique pour MJ et pour MR, le plus fréquent) aurait été de surcroît source de confusion et d'erreur. Nous avons donc gardé ces termes avec l'acception qui est la leur dans le contexte mentionné.

— Les trois niveaux décrits ci-dessus peuvent, théoriquement du moins, être mesurés sur n'importe quel animal : domestique ou sauvage, jeune ou adulte, ... Mais la mesure de MS/MB, vu les conditions rigoureuses qu'elle requiert, est réellement délicate sur les animaux d'élevage ou de laboratoire, plus encore sur les animaux sauvages, la durée de jeûne exigée la rendant de plus potentiellement risquée pour les animaux en croissance ou en gestation.

PRISE EN COMPTE DES VALEURS MESURÉES SUR LES ONGULÉS SAUVAGES (MS/MB ? MJ ? MR ?)

La plupart des valeurs concernant les ongulés sauvages recueillies dans la littérature ne peuvent être directement assimilées à un des trois standards définis. Ce sont, le plus souvent, des « *coûts de position couché* » ou « *de repos couché* », parfois (mais rarement) mesurés en conditions de neutralité thermique, souvent sur des animaux nourris, et presque toujours en période diurne, quelle que soit la période normale d'activité de l'animal. Leur assimilation au MS/MB est à rejeter dans la plupart des cas, l'assimilation au MJ est également souvent impossible. Reste le MR (sans condition obligatoire de thermoneutralité), pour autant, nous le verrons au § Posture, tension et vigilance, que les animaux concernés ne soient pas « trop éveillés ».

ESTIMATIONS, ÉQUATIONS PRÉDICTIVES : CONDITIONS ET LIMITES

Prenons l'exemple du Métabolisme Standard/Basal : sa formule de *prédiction transspécifique* la plus connue est la formule couramment appelée « *MB de*

Kleiber », bien que Kleiber (1961) ait utilisé, pour énoncer cette relation mathématique, le terme *standard* et non *basal*... Issue de mesures pratiquées sur des animaux adultes exclusivement (mammifères et oiseaux, environ 15 espèces en 1961), elle est exprimée en fonction du poids corporel (P_C) élevé à la puissance 0,75 (« *poids métabolique* ») et peut s'écrire, en gardant les unités de l'auteur (voir Annexe 1) :

$$MB_{(\text{kcal/jour})} \approx 70 P_C^{0,75} (\text{kg})$$

Que représente le terme « *transspécifique* » souligné plus haut ? Pour Hudson & Christopherson (1985), l'équation de Kleiber « *convient à l'estimation du métabolisme des animaux adultes d'un vaste ensemble de groupes taxonomiques* », y compris, dans une certaine mesure, « *les vertébrés hétérothermiques et aquatiques* ». Pourtant, lorsqu'elle est appliquée à certaines catégories, à certains groupes particuliers, sa valeur prédictive peut apparaître médiocre.

Cette équation est celle de la droite obtenue par régression (log-log) sur un nuage de points correspondant aux mesures de Métabolisme Standard effectuées sur des adultes d'espèces diverses ; qu'on la considère comme valable pour cet ensemble de points (et même pour un ensemble plus large que celui d'origine, voir la citation ci-dessus), ne signifie pas qu'elle serait la plus adéquate pour *chaque* point, ou groupe restreint de points, extrait de cet ensemble. Par ailleurs, si dans un tel nuage, on ajoute (ou substitue) des valeurs correspondant à des catégories particulières, juvéniles par exemple (leur métabolisme par unité de poids est typiquement plus élevé et plus variable que celui des adultes), on modifiera l'équation résultante qui ne décrira plus, alors, ni les adultes, ni les juvéniles ; ainsi, pour une espèce donnée (zone particulière du « nuage »), les mesures de MS sur des catégories d'âge différentes, livreront des équations différentes de celle de Kleiber et différentes les unes des autres.

Diverses formules ont d'ailleurs été calculées à partir de mesures réalisées, non plus sur un large ensemble d'espèces connues, mais sur certains groupes (Marsupiaux, Rongeurs, Ongulés, ...) voire certaines catégories particulières d'animaux (bovins laitiers/non-laitiers, adultes/jeunes ; ovins...), non seulement sur MS, mais aussi sur MJ ou sur le métabolisme total en nature (voir Nagy, 1987). Ces formules (quelques exemples, à exposant 0,75 également, en figure 1) peuvent décrire *mieux* les catégories auxquelles elles correspondent mais, à l'inverse de la formule de Kleiber, elles décrivent *moins bien* l'ensemble des [autres] espèces.

Pour résumer, toute formule d'estimation (prédiction) s'applique à un certain nombre d'espèces (ou d'individus) considérés à l'intérieur d'une certaine norme : telle(s) espèce(s), telle(s) catégorie(s), telle(s) conditions... Mais cette norme doit être définie de façon stricte : si la gamme des conditions opératoires possibles s'élargit trop (jeûne facultatif ou inégal, mesures en conditions thermiques variables, etc.), la variabilité interindividuelle s'accroîtra, en raison d'écarts liés à l'état physiologique des animaux ou aux conditions ambiantes et la reproductibilité des mesures diminuera. Des écarts sont notamment observés (Hudson & Christopherson, 1985) :

— entre jeunes et adultes : la présence de jeunes, à métabolisme élevé par rapport au poids, tend à diminuer la pente de la droite de régression ;

— entre individus maigres et gras, nourris et à jeun : les animaux bien nourris et les animaux gras ont tendance (à poids égal) à avoir un métabolisme plus élevé, leur présence dans le nuage de points tend à augmenter la pente de la droite de régression ;

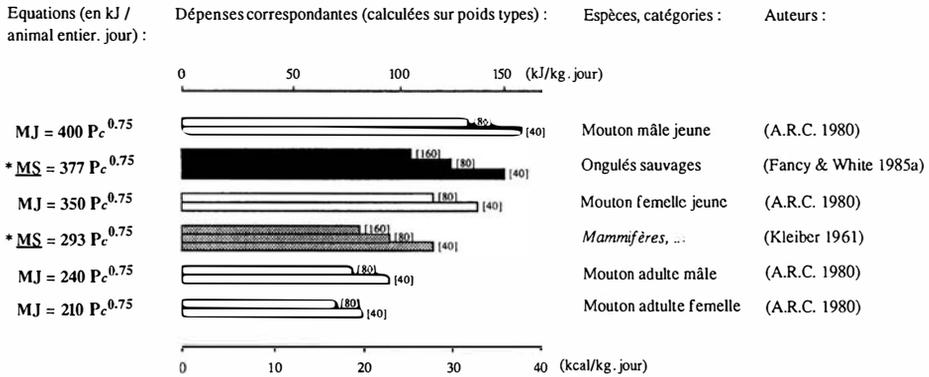


Figure 1. — Quelques exemples d'équations standardisées visant à prédire le métabolisme standard (MS) et le métabolisme de jeûne (MJ) : situation des Ongulés sauvages par rapport au mouton domestique et à la formule transspécifique de Kleiber (1961).

Remarque : pour chaque formule, le calcul a été fait, en kJ et kcal par kg, sur des poids types (40, 80, et éventuellement 160 kg, inscrits entre crochets), ce qui donne : (i) une estimation concrète (et visualisée) des dépenses énergétiques prédites par ces formules, (ii) la possibilité de confronter ces valeurs prévisionnelles aux valeurs trouvées dans la littérature (MS, MJ, MR, ou dépense en position couché ! debout). En principe, pour un animal donné, et selon les conditions exactes (de température, de jeûne et de repos) présidant aux mesures : Dépense en position debout > Dépense en position couché ≥ MJ ≥ MS.

— entre mâles et femelles : chez les animaux domestiques, le métabolisme des mâles est en général supérieur à celui des femelles alors que, chez les ruminants sauvages, il n'y a généralement pas de différence ;

— entre saisons : des écarts peuvent apparaître, en fonction des conditions ambiantes ou des cycles saisonniers des régulations internes ;

D'autres écarts sont liés au stress ou à la simple nervosité, à l'état de santé, au statut domestique ou sauvage, à l'appartenance à tel groupe systématique (le MS/MB de certaines espèces apparaissant nettement sur- ou sous-estimé par le MB de Kleiber, par exemple¹), etc.

Quelle que soit la norme choisie (en fonction du résultat désiré), ce n'est que par une standardisation visant aussi rigoureusement que possible à l'élimination des sources de variabilité internes que pourra être obtenue une équation réellement prédictive.

¹ Divers auteurs ont remis en question la validité de la formule de Kleiber (1961), basée sur un lot de données (issues de la littérature) assez restreint ; pour infirmer ou améliorer cette formule, ils ont donc rassemblé des valeurs de MB/MS publiées, au fil des années, sur un nombre croissant d'espèces. Un problème apparaît cependant inévitablement quand on décide de prendre en compte un maximum d'espèces appartenant à un maximum de groupes zoologiques différents : la fragilité au jeûne de certaines espèces (de petite taille en particulier), les difficultés éventuelles de manipulation et d'habitation, la saisonnalité, etc., conduisent, malgré la volonté de standardisation d'un certain nombre de paramètres, à une incontestable hétérogénéité des conditions opératoires réelles (matériel, animaux disponibles, savoir-faire des opérateurs...) pour l'ensemble des travaux considérés. Et, de fait, les formules obtenues varient quelque peu (l'exposant en particulier : 0,734 - 0,7 - 0,756 - etc.) selon les espèces et les travaux pris en compte.

Pour nos besoins présents, nous choisirons : (i) de retenir que l'équation de Kleiber, malgré une validité assez large, peut convenir assez mal à certains groupes, mais que cela ne semble pas être le cas pour les ongulés ; (ii) en accord avec l'auteur lui-même, de ne pas attendre d'une telle équation une précision « absolue » (voir Kleiber, *op. cit.*, p. 212 et Kleiber, 1965, p. 430).

BILAN

Equations prédictives :

Compte tenu des réserves formulées, l'équation de Kleiber nous permet d'obtenir, pour les ongulés, (quelle que soit l'espèce considérée, en ne prenant en compte que le poids adulte moyen) : (i) une estimation grossière du métabolisme nécessaire à l'accomplissement des fonctions vitales élémentaires (MB) ; (ii) une approximation (proposée par de nombreux auteurs) des dépenses quotidiennes d'un adulte, non-reproducteur et à poids constant, en vie libre avec une activité modérée : de 2 à 2,5 fois le MB de Kleiber. Malgré l'erreur potentielle qu'elles comportent, ces estimations fournissent une première base estimative des dépenses énergétiques, bien utile pour des animaux sauvages qu'il est difficile de capturer et de soumettre à des expérimentations à volonté.

Les qualités et limites des équations particulières (susceptibles de décrire mieux les catégories auxquelles elles se réfèrent) peuvent être difficiles à cerner. La formule concernant les ongulés sauvages (Fig. 1), en particulier, est définie comme ayant été utilisée « aussi » (en sus de la formule de Kleiber) « parce que la plupart des ongulés sauvages étudiés jusqu'à présent ont des MS beaucoup plus élevés que les valeurs prédites par cette équation » (Fancy & White, 1985a), mais il est difficile de savoir ce que cette nouvelle estimation intègre car, comme l'ont noté Hudson & Christopherson (1985), « peu d'ongulés sauvages ont été étudiés et il est difficile de savoir si les différences relevées [par rapport aux ongulés domestiques] ne reflètent pas un certain état d'alerte, la tendance à utiliser des animaux jeunes ou des déviations par rapport à la procédure standard, plutôt que de véritables différences physiologiques ».

Mesures diverses :

De MS/MB (conditions rigoureusement standardisées) à MR ou au « coût de repos couché » (conditions thermiques non standardisées, pas de jeûne...), on semble se rapprocher, dans une certaine mesure, de ce que peut être le métabolisme minimum « réel » d'un animal en mode de vie normal. Vu les difficultés qu'il peut y avoir, d'abord à mesurer MS/MB sur des animaux sauvages, ensuite à évaluer, *in natura*, le coût de la thermorégulation et la chaleur liée à la digestion des aliments, mesurer le MR ou le coût de repos couché (éventuellement dans diverses conditions) peut être un mode d'approche tentant, c'est même parfois le seul mode d'approche possible sur le plan pratique.

Dans un tel cas, on devra simplement se rappeler que ces mesures, plus aisées à mettre en œuvre et apparemment « réalistes », sont en fait moins répétables, moins transposables à d'autres individus, d'autres espèces ou même seulement d'autres conditions, et, en ce sens, moins fiables.

THERMORÉGULATION : RAPPELS GÉNÉRAUX, APPLICATION AUX ONGULÉS SAUVAGES ET EXEMPLES

L'étude de la thermorégulation *in natura* est extrêmement délicate en raison de la variabilité (instantanée ou à plus long terme) des divers paramètres qui

sous-tendent les interactions entre l'animal et son environnement. Des équations complexes (voir encadré 1), dont certaines seront commentées plus loin, ont certes été proposées pour quantifier une partie de ces interactions, mais il est à peu près impossible, en nature, de mesurer correctement les paramètres utilisés dans ces équations ; ils varient trop, d'un moment à un autre ou d'un lieu à un autre quand l'animal se déplace. Par exemple, le rayonnement reçu par un animal n'est pas le même au soleil, à l'ombre d'un nuage ou sous les arbres, un pelage mouillé perd une partie (variable) de ses capacités d'isolation, etc. Il n'est pas nécessaire de multiplier les exemples pour comprendre que la quantification précise des dépenses de thermorégulation d'un ongulé sauvage en conditions naturelles est actuellement impossible. Néanmoins, une estimation acceptable (selon le contexte) de ces dépenses peut être envisagée, à condition de connaître au mieux paramètres et interactions.

QUELQUES RAPPELS DE PHYSIQUE

Il n'est sans doute pas inutile de rappeler quelques définitions de Physique :

L'ÉNERGIE THERMIQUE d'un corps est « *l'énergie cinétique désordonnée totale (rotationnelle, translationnelle et vibratoire)* » (Hecht, 1999) des particules (molécules, atomes, ions, électrons) constituant ce corps, la CHALEUR est l'énergie thermique transférée par les collisions d'une zone de haute température vers une zone de basse température (*ibid.*), la TEMPÉRATURE du corps, « *mesurée en °C ou en K* » caractérisant « *son état et plus particulièrement l'agitation [...] des particules* » le constituant (Bramand *et al.*, 1988).

La CONDUCTION est une transmission par contact de l'énergie d'agitation thermique, tandis que la CONVECTION est une transmission par contact avec de surcroît « *déplacement de [la] matière* » échauffée (d'où propagation à distance), « *propre aux fluides* » (*ibid.*).

L'air étant mauvais conducteur de la chaleur, les échanges par conduction simple (hors convection) entre l'animal et le milieu extérieur se produisent essentiellement, soit par contact avec le sol (pratiquement négligeables quand l'animal est debout, plus importants lorsqu'il est couché), soit par contact avec l'eau, très bon conducteur (sol détrempé par exemple). Les échanges caloriques entre la surface du corps et l'air ambiant n'augmentent que s'il y a déplacement de cet air par rapport au corps (vent par exemple), *i.e.* s'il y a convection.

Le RAYONNEMENT n'est pas une transmission d'agitation thermique mais une émission d'énergie électromagnétique qui peut générer de l'énergie thermique après réception et absorption par la matière (absorption du rayonnement solaire par exemple). Et, réciproquement, « *tout corps chaud [est] émetteur d'un rayonnement électromagnétique, et notamment d'infrarouges* » (*ibid.*).

La CHALEUR LATENTE de vaporisation est la chaleur à fournir à un corps pour le faire passer de l'état liquide à l'état de vapeur, la température de ce corps restant inchangée, la pression également, pendant toute la durée de la transformation.

C'est ce qui se produit lorsque la sueur s'évapore : la chaleur nécessaire à cette transformation est prise sur la chaleur en excès de l'animal, ce qui induit un rafraîchissement.

TEMPÉRATURES DE L'ANIMAL ET DU MILIEU AMBIANT

— La température corporelle profonde des homéothermes, bien que légèrement variable pour une espèce donnée selon la température extérieure, les rythmes métaboliques, saisonnier ou journalier, l'âge, etc., est cependant étroitement régulée, entre 36 et 42 °C selon l'espèce (Hermann & Cier, 1976), entre 36 et 40 °C pour la plupart des ongulés sauvages (Parker & Robbins, 1985).

ENCADRÉ 1

Exemples de formules concernant la thermorégulation (in Parker & Robbins, 1984 & 1985 ; Hudson & White, 1985) :

(1) Température « opérative », « effective » ou « environnementale », T_e :

$$T_e = T_a + (r_c / \rho_{cp}) R_{ni}$$

où T_a = température de l'air, r_c = résistance parallèle équivalente à r_{Ha} (résistance de la « couche limite » pour le transfert de chaleur par convection) + r_r (résistance radiative), ρ_{cp} = chaleur volumétrique spécifique de l'air, R_{ni} = rayonnement solaire et thermique net absorbé.

(2) Résistance de la peau et du pelage, r_{Hb} :

$$r_{Hb} = [\rho_{cp}(T_c - T_e) / (M - LE - hr)] - r_c$$

où T_c = température corporelle profonde, M = dégagement total de chaleur, LE = pertes respiratoire et cutanée de chaleur latente (= pertes de chaleur évaporatives), hr = perte calorique respiratoire non-évaporative.

(3) Température Critique Inférieure, T_{CI} :

$$T_{CI} = T_{rectale} + H_e \cdot I_e - H(I_t - I_e)$$

où T_{CI} = température critique inférieure, H = production totale de chaleur, I_e et I_t = isolations externe et tissulaire, H_e = chaleur minimum d'évaporation.

(4) Chaleur de thermorégulation, H_t :

$$H_t = (T_{CI} - T_a) / (I_e + H[I_t / (H - H_e)])$$

(5) Conductance thermique, C :

$$C = Q / (T_c - T_a)$$

où Q = production calorique.

Les températures cutanées, par contre, en particulier chez les ongulés sauvages, fluctuent largement d'une région du corps à l'autre et en réponse aux changements de température extérieure. La connaissance de la gamme de variation des températures cutanées d'un animal peut d'ailleurs être utile pour estimer les réponses possibles de cet animal à diverses conditions environnementales. Ainsi, chez certaines espèces vivant en environnements très froids, une différence de 20 °C peut être relevée entre la température du tronc et celle des pieds (*ibid.*). Températures cutanées et surfaces cutanées sont étroitement impliquées dans les échanges caloriques entre l'animal et le milieu ambiant tout comme dans sa perception du froid et du chaud.

— La température de l'air (T_a), seule, ne suffit pas à décrire les conditions thermiques subies par l'animal et à expliquer les régulations déclenchées. L'humidité, la vitesse du vent (qui stimule les échanges par convection et peut de surcroît réduire l'isolation externe des animaux en perturbant la couche d'air du pelage, Chappel & Hudson, 1978) et la présence ou l'absence de rayonnement solaire direct viennent modifier l'impact de la température ambiante sur l'animal.

La température dite « opérative » ou « effective » ou « environnementale » (T_e , cf. encadré 1) est une grandeur calculée de manière à intégrer ces paramètres de l'environnement physique et certaines caractéristiques liées à l'animal (état du pelage notamment). C'est en quelque sorte la description de l'ambiance thermique dans laquelle vit un animal à un instant donné, étant bien entendu que « différentes valeurs de caractéristiques de l'environnement peuvent aboutir à cette même

valeur synthétique de T_e » et que « *Théoriquement, une température T_e déterminée dans un environnement pourra impliquer des réponses thermiques semblables à celles impliquées par la même valeur de température ambiante T_a mesurée en chambre métabolique sans vent ni rayonnement solaire* » (Parker & Robbins, 1985). Malheureusement, nous l'avons dit, le relevé des paramètres permettant de calculer T_e est très difficilement réalisable sur des animaux sauvages en nature.

ECHANGES THERMIQUES ENTRE L'ANIMAL ET LE MILIEU AMBIANT : CONDITIONS ET CONSÉQUENCES

On peut, pour la commodité du discours, faire une distinction entre un aspect passif et un aspect actif :

Les échanges thermiques entre l'animal et le milieu sont déterminés, d'abord par le gradient thermique *sensu stricto* entre l'animal et l'environnement, ensuite par divers paramètres climatiques annexes (vent, etc.) et enfin, du côté de l'animal, par ses caractéristiques physiques (surface offerte et résistance du pelage). Ces composantes suffisent à caractériser ce qu'on peut appeler l'*échange passif* : les animaux, assimilables dans ce contexte à des objets inertes, obéissent simplement aux lois de la Physique pour les échanges thermiques (par conduction, convection, radiation et évaporation).

Par le terme *régulation active*, on prend en compte de surcroît tous les mécanismes physiologiques, chimiques et comportementaux qui, tantôt agissent directement sur la production de chaleur, tantôt viennent modifier conduction, convection, etc. en modifiant les paramètres (contraste thermique entre l'animal et le milieu, surface offerte, pouvoir isolant du pelage, exposition au vent, ...) qui déterminent leur action.

La zone de neutralité thermique, ZNT (« *Thermoneutral Zone, TNZ* ») est la plage de température environnementale (« *effective* » ou, à défaut, ambiante) à l'intérieur de laquelle le métabolisme (MR)¹ est minimum et constant et la perte de chaleur évaporative minimale. La température critique inférieure (TCI, ou « *Lower Critical Temperature, LCT* ») et la température critique supérieure (TCS ou « *Upper Critical Temperature, UCT* ») constituent les bornes, inférieure et supérieure respectivement, de la ZNT (fig. 2).

— À l'intérieur de ces bornes, la régulation thermique nécessaire est assurée essentiellement par les dispositifs physiques (isolation par la graisse et le pelage, en particulier) ou vasomoteurs (vasoconstriction) existants, la dépense énergétique liée à la thermorégulation se situant alors à un niveau minimum que l'on peut assimiler à un niveau « zéro » (minimum intégré au MB/MS).

— À l'extérieur de ces bornes, des mécanismes physiologiques, chimiques ou comportementaux interviennent généralement pour le maintien de « *températures corporelles centrales acceptables* » (Parker & Robbins, 1985). Leur mise en œuvre entraînant des dépenses énergétiques supplémentaires, le métabolisme augmente. Au-dessous de TCI, l'augmentation du métabolisme (c'est-à-dire,

¹ Sur le plan pratique, en effet, c'est la mesure du Métabolisme de Repos, au jeûne de préférence (la digestion, tout comme le mouvement, augmentant le métabolisme), à diverses températures qui permet de caractériser la ZNT d'un animal.

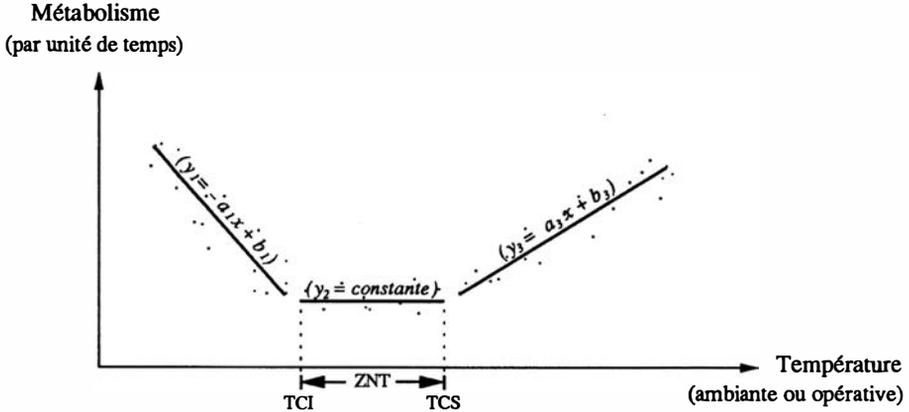


Figure 2. — Représentation schématique de la variation du métabolisme d'un animal (homéotherme, au repos et à jeun) en fonction de la température ambiante.

Les points représentent des valeurs mesurées et les droites représentent les régressions calculées sur ces valeurs. Les paramètres caractérisant ces droites (pente, ordonnée à l'origine, domaine de définition) varient très largement avec l'espèce, l'âge et l'état physiologique.

ZNT = Zone de neutralité thermique, TCI = Température critique inférieure, TCS = Température critique supérieure.
 $y_1 = \dots$, $y_2 = \dots$, $y_3 = \dots$: équations types des droites de régression (y étant le métabolisme, x la température).

rappelons-le, l'augmentation de la chaleur produite) constitue une régulation thermique directe ; au-dessus de TCS, en revanche, cette augmentation tend plutôt à aggraver le problème de thermorégulation.

Les mécanismes contribuant à la régulation thermique chez les ongulés sont très variés (encadré 2), à la mesure de la gamme de variation thermique des milieux occupés (*ibid.*). Leur nature et leur amplitude sont déterminées et modulées à chaque instant, d'une part par les caractéristiques du milieu ambiant (et les contraintes qu'il génère), d'autre part par les capacités et l'état physiologique (au sens large) de l'animal. Lequel état physiologique résulte, à tout instant t , de la conjugaison : (i) des caractéristiques « pérennes » de l'espèce, (ii) des variations (notamment endocriniennes), à long ou moyen terme, liées à l'âge, aux cycles saisonniers, etc., et (iii) de tous les événements ayant précédé et susceptibles d'entraîner des variations (à plus ou moins court terme) *via* l'état de santé, le niveau d'alimentation, l'excitation, etc.

Dans ce contexte, nous pouvons d'ailleurs ajouter une remarque à propos de la zone de neutralité thermique (ZNT) : celle-ci correspond à une réalité concrète dans la mesure où, à un moment donné, ses limites (TCI et TCS) peuvent être caractérisées. Elle est cependant, de par sa définition même et à tout moment, le résultat des interactions entre les conditions ambiantes et l'état de l'animal. Elle varie donc selon l'espèce, l'individu, l'âge, la saison, le niveau d'alimentation, etc., et certaines variations, nous en verrons des exemples plus loin, peuvent être considérables.

MESURES SUR DES ONGULÉS SAUVAGES EN CONDITIONS SEMI-NATURELLES : MATÉRIEL, PARAMÈTRES MESURÉS, CALCULS. DESCRIPTION SOMMAIRE (SUR UN EXEMPLE) ET REMARQUES

Parmi les travaux portant sur la thermorégulation chez les ongulés sauvages, celui de Parker & Robbins (1984) nous a semblé le plus propre à illustrer les

ENCADRÉ 2

Systèmes divers contribuant à la régulation thermique chez les ongulés

MÉCANISMES OU DISPOSITIFS DE RÉACTION AU FROID :

- . l'augmentation du métabolisme (métabolisme cellulaire général, thermogenèse post-prandiale, frisson, autre travail musculaire) ;
- . l'amélioration de l'isolation corporelle (pelage) et la modification, saisonnière notamment, de la ZNT ;
- . l'abaissement de la température corporelle, qui : (i) diminue le gradient thermique entre l'animal et le milieu, (ii) limite la dépense énergétique (Dromadaire en période nocturne par exemple, voir Schmidt-Nielsen *et al.*, 1957). Il existe aussi chez l'homme, en mode de vie naturel (adaptation génétique : aborigènes d'Australie ; acclimatation : lapons, plongeurs coréennes) ou après acclimatation expérimentale (voir Richards, 1973 ; Larrouy *et al.*, 1995) ;
- . diverses adaptations *comportementales* (recherche d'abri, blotissement grégaire, choix de posture, ...) ;
- . d'autres adaptations *anatomiques* et *physiologiques* permettant de réduire les pertes caloriques : cavité nasale élargie permettant un réchauffement partiel de l'air inhalé chez l'Antilope Saïga, richesse en acides gras insaturés des tissus adipeux des pieds chez certaines espèces d'environnement très froid (richesse permettant aux membres de rester fonctionnels à une température largement inférieure à celle du reste du corps, Irving *et al.*, 1956 in Parker & Robbins, 1985), vasoconstriction au niveau des surfaces en contact avec l'extérieur (extrémités notamment), ...

MÉCANISMES OU DISPOSITIFS DE RÉACTION AU CHAUD :

- . la transpiration, qui entraîne un refroidissement par évaporation, et le halètement, qui permet un refroidissement par échange thermique direct et par évaporation ; l'importance relative de ces deux mécanismes de refroidissement varie énormément d'une espèce à l'autre : les espèces qui pratiquent le plus le halètement ont tendance à n'utiliser que très peu la transpiration, et réciproquement (Grenot, 1992, texte et fig. 5) ; notons que le coût énergétique du halètement peut être considérable : environ 11 % de la dépense énergétique totale chez le Bœuf, pour une température ambiante de 40 °C et à un rythme de 200/minute (Whittow & Findlay, 1968, in Parker & Robbins, 1985) ; à température ambiante élevée, la vasodilatation au niveau cutané favorise la sudation, par augmentation du débit sanguin et donc des disponibilités hydriques (Hermann & Cier, 1976 ; Larrouy *et al.*, 1995) ;
- . l'augmentation de la température corporelle (au-dessus de Ta, même si Ta est élevée) qui : (i) diminue le gradient thermique entre l'animal et le milieu, (ii) limite les pertes d'eau ;
- . diverses adaptations *comportementales* : recherche d'abri ou d'ombre, blotissement grégaire (contre le très chaud ou le très froid, Parker & Robbins, 1985), choix de posture, ... ;
- . d'autres adaptations *anatomiques* et *physiologiques*, générales ou particulières, permettant d'augmenter la dissipation calorique ou de réduire l'impact de la chaleur ambiante : modification de la ZNT, système circulatoire à contre-courant permettant au cerveau de rester à une température inférieure de 3 à 6 °C à la température du reste du corps lorsque celle-ci, en environnement très chaud, s'élève (chez l'Oryx par exemple, Taylor, 1969), ...

Certains mécanismes agissent en temps réel (transpiration, halètement, frisson, recherche d'abri, ...) et interviennent ponctuellement, lorsqu'il y a nécessité. D'autres reposent sur des dispositifs mis en place plus progressivement, sur une base saisonnière en général (modifications du pelage et de la ZNT par exemple).

contraintes techniques (conditions opératoires, matériel requis), la démarche (paramètres mesurés, calculs) et les résultats potentiels inhérents à ce type d'étude. Son analyse sommaire nous permet aussi de nous pencher sur certaines des formules de l'encadré 1, formules assez hermétiques au premier abord.

L'étude a été conduite sur des wapitis (*Cervus elaphus nelsoni*) et des cerfs muets (*Odocoileus h. hemionus*) qui, sans être libres en nature, étaient cependant exposés au vent, au rayonnement solaire et à la température de l'extérieur. Les animaux, préalablement entraînés, ont été équipés : (i) d'un masque respiratoire (avec appareillage associé) pour la mesure des échanges respiratoires, c'est-à-dire du métabolisme, (ii) de dispositifs complémentaires permettant de mesurer les différences de température et d'humidité entre l'air inhalé et l'air exhalé, (iii) de capsules ventilées pour la mesure du taux de sudation en 8 endroits différents du corps, (iv) d'un thermistor implanté dans le colon et de thermocouples placés sur les flancs (côté soleil et côté ombre). Le site expérimental a été par ailleurs pourvu : d'un anémomètre (pour mesurer la vitesse du vent), d'un psychromètre (pour mesurer l'humidité de l'air), d'un solarimètre et d'un radiomètre, pour la mesure du rayonnement total (sol inclus). L'ensemble des données concernant le milieu ambiant a été enregistré minute par minute.

Trois formules figurant dans l'encadré 1 ont été utilisées pour les calculs. Si la formule (1), qui permet le calcul de la température opérative T_e en prenant en compte le rayonnement net absorbé, ne requiert aucun commentaire particulier, il en va autrement des formules (2) et (5) que nous avons, pour cette raison, analysées plus en détail à l'annexe 2 ; bien qu'elles concernent un même phénomène (la dissipation dans le milieu extérieur de la chaleur produite par l'animal) et « dérivent » d'une même formule physique fondamentale, la formule de Fourier, avec des paramètres en entrée (métabolisme, température de l'animal et température du milieu extérieur) et en sortie (résistance et conductance thermiques) étroitement apparentés, elles reposent cependant sur des approximations différentes, ce qui leur confère des conditions de validité et une signification différentes également.

Pendant deux ans, les auteurs ont suivi l'évolution, à des températures ambiantes et/ou opératives (formule (1)) variables : du métabolisme de repos, de la température corporelle profonde et de la température cutanée, du rythme respiratoire et des pertes caloriques respiratoires, du taux de sudation, de la résistance thermique (formules (2) et (5)), ..., tout ceci selon la saison, selon l'espèce (Wapiti ou Cerf muet) et selon l'âge des animaux (âgés de 5 mois au début de l'expérimentation). Ils ont ainsi obtenu des données substantielles sur :

- les températures critiques comparées : hiver/été et Wapiti/Cerf muet ;
- l'évolution du métabolisme (valeur, températures critiques) au fil du développement (de 5 mois à l'âge adulte) ;
- l'utilisation respective de la sudation et du halètement, par le Wapiti et le Cerf muet, pour dissiper l'excès de chaleur corporelle en été.

Trois remarques s'imposent à l'issue de ce descriptif rapide :

(a) vu le matériel et l'entraînement des animaux requis par une telle expérimentation, il est évident qu'elle ne pourrait être conduite sur des animaux sauvages en vie libre ;

(b) telle quelle, cependant, elle a fourni des résultats extrêmement précieux sur les mécanismes de thermorégulation mis en œuvre chez ces deux espèces ;

(c) de ces résultats, et de ceux recueillis dans d'autres études similaires (voir ci-après), ressort une considérable variabilité : entre espèces, d'une saison à l'autre et au fil du développement.

VARIATIONS INTERSPÉCIFIQUES, SAISONNIÈRES OU LIÉES À L'ÂGE DANS LA RÉACTION AU FROID OU AU CHAUD CHEZ LES ONGULÉS SAUVAGES : QUELQUES EXEMPLES

Les variations apparaissent aussi bien sur le plan qualitatif (mécanismes mis en jeu) que sur le plan quantitatif (plages de température entraînant une réaction comportementale ou métabolique, rapidité et intensité de la réaction).

Mautz *et al.* (1985, Fig. 1D et texte), comparant, en automne (fin octobre à mi-décembre), la réaction au froid de trois cervidés nord-américains, Cerf (ou Chevreuil) à queue noire *Odocoileus hemionus columbianus*, Cerf (ou Chevreuil) à queue blanche *O. virginianus borealis* et Cerf mullet *O. h. hemionus*, constatent que, des trois, le premier montre la réaction la plus marquée et la plus rapide, tandis que le dernier est le plus tolérant : entre -10 et -20 °C, le métabolisme du Cerf à queue noire augmente de 30 % environ, alors que l'augmentation est inférieure à 3 % chez le Cerf mullet.

Le métabolisme hivernal (contrairement à ce que l'on aurait peut-être cru *a priori*) est, pour beaucoup d'espèces de régions tempérées ou arctiques (Cerf [ou Chevreuil] de Virginie *Odocoileus virginianus*, Holter *et al.*, 1975, Moen, 1985 ; Cerf mullet, Parker & Robbins, 1984 ; Original *Alces alces*, Renecker & Hudson, 1986 ; Wapiti, Hudson *et al.*, 1985 ; etc.), inférieur au métabolisme estival, bien que Weiner (1977) ait trouvé, chez le Chevreuil européen (*Capreolus capreolus*), un métabolisme de jeûne minimum en été et en hiver, plus élevé au printemps, au moment de la mue (voir annexe Posture, coûts de la position couché). Ce ralentissement métabolique hivernal, endogène, est facilité par l'abaissement (et souvent l'élargissement) concomitant de la zone de métabolisme minimum (*i.e.* la ZNT) : chez le Cerf mullet, par exemple, elle est centrée sur -10 °C en hiver contre $+15$ °C en été (Parker & Robbins, 1984). Et chez l'Original, en hiver (Renecker & Hudson, 1986, Fig. 5), le métabolisme reste minimum et inchangé de -5 à -35 °C environ.

En été, la comparaison entre Wapiti et Cerf mullet révèle que : « ... l'évaporation cutanée est significativement plus élevée chez le Wapiti que chez le Cerf mullet qui utilise surtout le halètement pour dissiper le surplus de chaleur corporelle en milieu très chaud » (Parker & Robbins, 1984). En revanche, le Cerf (ou Chevreuil) à queue blanche « utilise énormément la posture pour maintenir l'équilibre énergétique de son corps » (Holter *et al.*, 1975) : par temps très chaud, la position couché (pattes demi-étendues) permet de réduire significativement le métabolisme et, partant, la production de chaleur par l'animal (utilisée par temps froid, la position couché, pattes repliées, réduit la surface exposée à l'air, et donc les pertes caloriques). Quant à l'Oryx (*Oryx beisa*), exposé à une température de 45° , il peut laisser sa température corporelle dépasser 45° pendant quelques heures (8 heures sans effet néfaste apparent, Taylor, 1969), alors que le maintien d'une température de 43° durant un laps de temps similaire est léthal pour la plupart des mammifères (*ibid.*). L'Original, qui manifeste (cf. *supra*) une grande tolérance envers les températures basses, est par contre rapidement stressé par la chaleur, avec un métabolisme qui augmente d'au moins 30 % entre 10 et 20 °C, puis entre 20 et 25 °C (Renecker & Hudson, 1986, Fig. 5).

Les jeunes animaux, en plus d'un métabolisme typiquement plus élevé que celui des adultes, ont généralement une zone de neutralité thermique différente et une sensibilité plus grande aux températures extrêmes (froides ou chaudes). Ainsi, chez le Cerf mullet (Parker & Robbins, 1984, Fig. 13 et texte), le métabolisme (en

position debout et au niveau de la ZNT) diminue considérablement (– 40 %) entre l'âge de 5 mois et l'âge de 8 mois (hiver) ; entre l'âge de 12-13 mois et l'âge de 24-25 mois (été), la ZNT s'élargit et le métabolisme diminue sur toute la plage thermique prise en compte (– 20 à – 25 %, par exemple, au niveau de la portion de ZNT commune, entre 12 et 23,5 °C environ).

POUR CONCLURE

Les mesures effectuées devraient permettre, du moins pour les espèces étudiées, de prévoir quels mécanismes seront préférentiellement mis en jeu dans telles ou telles conditions, et avec quelle intensité. Mais un problème double se pose, (i) d'estimation précise, *in natura*, desdites conditions, (ii) d'appréciation de l'équilibre final lorsque des mécanismes différents, éventuellement antagonistes, entrent en jeu.

Prenons le cas, par exemple, d'une restriction alimentaire assez sévère : l'animal étant à jeun, son métabolisme tend à diminuer ; mais la ZNT peut rétrécir en cas de jeûne (*e.g.* Pronghorn *Antilocapra americana*, Wesley *et al.*, 1973), ce qui, dans certaines conditions ambiantes, peut accroître les dépenses de thermorégulation. Quel sera l'impact réel, sur un animal sauvage, d'une disette (phénomène banal en nature) provisoire ou durable ? Difficile (faute d'une connaissance suffisamment précise des divers paramètres en jeu) pour une espèce dont les réponses thermiques ont déjà été testées, l'estimation devient impossible pour une espèce peu ou pas étudiée.

C'est pourquoi les auteurs modélisant sur animaux sauvages se trouvent là devant un problème délicat. Certains, considérant que les dépenses de thermorégulation liées au froid devraient être maximales en hiver et que le métabolisme hivernal est, pour beaucoup d'espèces, inférieur au métabolisme estival, font l'hypothèse que ces deux phénomènes se neutralisent l'un l'autre. D'autres (*e.g.* Boertje, 1985, pour le Caribou *Rangifer tarandus granti*, et surtout Hudson *et al.*, 1985, pour le Wapiti) considèrent qu'il y a un métabolisme estival et un métabolisme hivernal¹, ce dernier plus réduit dans une grande part de ses composantes, la régulation thermique éventuellement requise par les températures hivernales basses étant assurée par les effets calorigènes normaux de l'activité (alimentation, mouvements).

D'autres hypothèses, basées sur des points de vue différents ou concernant d'autres espèces, d'autres conditions climatiques, etc., peuvent être formulées. Dans tous les cas, la validité du choix de telle ou telle hypothèse dépendra très largement des données préalablement acquises sur l'espèce concernée.

ALIMENTATION

Les dépenses énergétiques liées à l'alimentation sont les dépenses dues à : (i) la recherche alimentaire ; (ii) la posture debout généralement requise pour les

¹ Dans sa modélisation des dépenses du Caribou au cours de l'année, Boertje (*op. cit.*) retient, pour le repos couché et pour la position debout, des valeurs hivernales inférieures d'environ 20 % aux valeurs estivales, soit un rapport été/hiver $\approx 1,25/1$. Et en ce qui concerne le Wapiti, espèce dont ils estiment qu'elle présente un écart été/hiver particulièrement prononcé, Hudson *et al.* (*op. cit.*) retiennent, pour divers coûts (MR couché tête baissée, lever de tête, posture debout, ...), des estimations dont le rapport été/hiver varie de près de 2/1 (repos couché) à plus de 4/1 !

herbivores ; (iii) tous les actes afférant à la prise alimentaire proprement dite (préhension de l'aliment, mastication, salivation, déglutition) ; (iv) la rumination éventuellement (régurgitation, salivation, mastication, déglutition) ; (v) la digestion (dégradation, propulsion, élaboration des produits semi-terminaux et terminaux, distribution, etc.).

Si on reprend ces cinq types de dépense un par un, on constate que : les dépenses (i) concernant la recherche alimentaire peuvent être rangées dans les dépenses de locomotion, celles de (ii) avec les dépenses liées à la posture. Pour (iii) et (iv), des variations importantes interviennent selon le type d'alimentation : ainsi, chez le Wapiti, la consommation de feuillage avec lever de tête semble plus coûteuse que le broutage d'herbe (Pauls *et al.*, 1981 in Fancy & White, 1985a), et les différences considérables de durée (et donc de coût) de préhension-mastication et de rumination rencontrées chez les animaux d'élevage consommant différents régimes (herbe hachée/granulés/etc.) sont bien connues.

Enfin, dans les dépenses dites « d'alimentation », on devrait prendre en compte, non seulement les dépenses liées à l'acte alimentaire lui-même et à la rumination éventuelle, mais aussi les sources de thermogenèse (v) : pour Osuji (1974), ces dernières doivent représenter une composante importante chez les animaux en vie libre qui consomment des aliments « encombrants » (herbe fraîche, feuillage).

Pourtant, les articles traitant du coût de l'alimentation ne quantifient en fait que l'augmentation momentanée du métabolisme (+ 30 à + 70 % en général, en expérimentation, selon l'espèce, le type de repas, l'état préalable — à jeun ou non — de l'animal, ...) étroitement calée sur la prise alimentaire et « *correspondant essentiellement à la préhension et à la mastication* » (Young, 1966), « *cost of eating* » que certains auteurs (mais peu) différencient d'un « *cost of feeding* » plus global. De même, le coût de rumination est le coût de régurgitation, salivation, etc. Les dépenses (v) liées à la digestion sont, pour l'essentiel, à la fois décalées et diluées dans le temps, et donc à peu près impossibles à isoler, à mesurer ; elles contribuent à la variation du métabolisme au cours du nyctémère.

Pour les ruminants, la durée moyenne, classiquement admise, de prise alimentaire et de rumination est de l'ordre de 8 heures chaque. Mais en expérimentation et avec certains types d'alimentation, on rencontre des durées très différentes : Osuji (1974, Mouton), dans son budget comparé à l'étable/au pâturage, compte 1 h de prélèvement alimentaire par jour pour les animaux à l'étable contre 9 h pour les animaux au pâturage (et 8 h de rumination pour les uns et les autres). En ce qui concerne les herbivores sauvages, la durée de prélèvement alimentaire est à déterminer pour les animaux concernés, et on doit s'attendre à des variations selon le régime, la saison, etc. Dans Hudson & White (1985), la durée quotidienne d'alimentation retenue pour le Wapiti (adulte non-gestant) est légèrement supérieure à 13 heures (800 minutes), et Wickstrom *et al.* (1984) estiment la durée quotidienne maximum du prélèvement alimentaire à 12-13 heures pour le bétail et à 14-15 heures, sans doute (suivant Owen-Smith, 1979), pour les ongulés sauvages.

ESSAIS D'ESTIMATION DE DIVERS SURCOÛTS LIÉS À L'ALIMENTATION CHEZ LES ONGULÉS SAUVAGES

- Surcoût *quotidien* dû à la prise alimentaire proprement dite : chez les herbivores sauvages, ce surcoût, variant selon le type (feuillage/herbe...) et la

durée de l'alimentation (en relation avec la qualité de l'aliment), semble se situer entre + 10 % sur le coût de la position debout (en saison plutôt favorable, ...) et + 30 %, au maximum : si on admet une valeur moyenne d'un peu plus de 2 kJ (\approx 0,5 kcal) par kg et par heure (cf. annexe Alimentation), soit 17 à 29 kJ (4 à 7 kcal) par kg pour 8 à 14 heures quotidiennes, avec un coût de position debout « calme » de 125 à 170 kJ (30 à 40 kcal) environ par kg et par jour (cf. annexe Posture), le surcoût se situe entre + 10 et + 23 %. Autre mode de calcul : une augmentation métabolique de + 35 % à + 50 % (sur la position debout) pendant 8 h à 14 h par jour donne, en limites extrêmes, + 10 % à + 30 %, environ, de surcoût quotidien.

- Surcoût quotidien supplémentaire dû à la rumination : le surcoût pendant la rumination est généralement considéré comme égal à 1 à 2 % (selon les auteurs et les espèces) du métabolisme de repos en position couché tête dressée, soit moins de 1 % du total journalier. La rumination, qui permet le prélèvement rapide de l'aliment en position debout (en alerte, ...) et se réalise ensuite, en général, en position couché (plus ou moins au repos...), permet aux animaux de minimiser leurs dépenses (Osuji, 1974 ; Fancy & White, 1985a).

- Surcoût supplémentaire dû au creusement : un certain nombre d'espèces comme le Renne ou Caribou (*Rangifer tarandus*), l'Elan ou Orignal (*Alces alces*), le Chamois (*Rupicapra rupicapra*) ont besoin de creuser dans la neige pour obtenir une partie de leur nourriture hivernale. Fancy & White (1985b) ont mesuré le coût de ce creusement chez le Caribou et ont trouvé un coût d'environ 120 à 480 Joules (neige légère à très tassée) par coup de patte, ce qui, à environ 20 coups par minute chez des animaux de 90-95 kg, correspond à un surcoût « horaire » d'à peu près 1,6 à 6,2 kJ (0,4 à 1,5 kcal) par kg et par heure, surcoût élevé puisque sa limite supérieure égale la valeur du métabolisme total en position couché ou debout de diverses espèces (cf. annexe Posture). La durée journalière effective de cette activité, en conditions naturelles, varie de quelques minutes à 2 heures.

Les suidés, quant à eux, obtiennent une partie non négligeable de leur nourriture en creusant le sol à l'aide de leur groin. Chez le Sanglier (*Sus scrofa*), par exemple, le temps consacré au creusement *sensu stricto* peut atteindre 2 heures certaines nuits, les fouilles réalisées pouvant être superficielles (et atteindre aisément, dans ce cas, plusieurs dizaines de m² par animal en une seule nuit) ou profondes (jusqu'à plus de 40 cm). Nous n'avons malheureusement trouvé, dans la littérature, aucune estimation de surcoût lié à ce type de fouissement.

- Surcoût quotidien global (posture debout et déplacement inclus) de recherche alimentaire et d'alimentation : divers auteurs ont essayé d'estimer ce « *cost of feeding* » global. De l'animal domestique en étable à l'animal sauvage en vie libre, les estimations sont, bien sûr, de plus en plus élevées et la marge d'incertitude est de plus en plus grande :

- pour un animal domestique à l'étable : pour un mouton « type » de 50 kg, le surcoût quotidien s'ajoutant au métabolisme de repos est estimé par Osuji (1974) à moins de 10 % ;

- pour un animal domestique en pâture : les estimations usuelles se situent entre + 25 et + 70 % sur le métabolisme de repos, suivant l'animal, la qualité de la pâture, etc. : + 25 % à + 50 % pour Webster (1972, in Chappel & Hudson, 1978), + 60 à + 70 % chez le Mouton, en Australie, dans des conditions peu favorables (herbe peu fournie) pour Young & Corbett (1972, in Osuji *et al.*, 1975) ;

— pour un herbivore sauvage : on peut s'attendre à une limite supérieure à la fois élevée et variable, du fait de l'accessibilité inégale des ressources alimentaires (eau incluse), *i.e.* une limite supérieure dépendant de la richesse de ces ressources, de leur dispersion (et de la nature du terrain), de la saison (avec présence éventuelle de neige en hiver), etc. Car *la plus grande partie* du « surcoût » de l'animal sauvage sur l'animal domestique, dans ce domaine, est *un surcoût de locomotion*, en terrain plus ou moins difficile, même si certains animaux domestiques (ovins en particulier) sont parfois confrontés à des problèmes similaires.

ACTIVITÉ : POSTURE ET LOCOMOTION (TERRESTRE)

L'essentiel de l'activité des ongulés sauvages peut se traduire en termes de posture (debout/couché) et de locomotion. La traduction peut sembler délicate à réaliser pour certaines activités complexes comme le jeu, les interactions agonistiques, les soins aux jeunes et diverses activités dites « de zone » ou « sur place ». Pourtant, Miller & Byers (1991), désirant quantifier la dépense liée au jeu chez de jeunes Pronghorn (*Antilocapra americana*) en nature, s'attachent à estimer le seul coût des séquences de course parce qu'elles représentent « *l'essentiel du coût énergétique du jeu* » chez ces animaux.

Sans exclure l'idée de mesurer précisément en laboratoire le coût de certaines phases d'activité complexe, on peut considérer que le principal problème, pour l'estimation de leur coût *in natura*, sera de les identifier, d'évaluer leur durée exacte et, pour les activités les plus composites (avec alternance irrégulière de phases de dépense très inégales), d'arriver à définir leur schéma de composition, ce qui est du domaine de l'évaluation (ou de la modélisation) du budget d'activité plutôt que de sa traduction énergétique.

POSTURE, TENSION ET VIGILANCE

Pour les ongulés domestiques, le surcoût de la position debout (par rapport à la position couché) le plus classiquement retenu est de l'ordre de 9-10 % (*autores*). Chez les ongulés sauvages, les valeurs mesurées sur des animaux apparemment immobiles se situent, pour la plupart, entre 20 et 25 % (Tableau I et annexe Posture).

La plupart des auteurs attribuent ce surcoût plus élevé chez les herbivores sauvages à la tension musculaire et aux légers mouvements liés à la vigilance ou à l'excitation. Le simple éveil (tension musculaire plus élevée) ou de légers mouvements augmentent en effet rapidement le métabolisme, tant en position couché qu'en position debout (Tab I) et le surcoût apparent debout/couché peut ainsi tripler : + 69 % chez l'Elan *Alces alces* pour Regelin *et al.* (1981 *in* Fancy & White, 1985a), + 87 % chez le Mouflon des Rocheuses (Bighorn) *Ovis canadensis* pour Dailey & Hobbs (1989). C'est pourquoi divers auteurs insistent sur la nécessité d'entraîner chaque animal au protocole requis, pour diminuer sa nervosité ou son appréhension, *avant* d'effectuer réellement des mesures.

Cependant, si une ambiance calme et l'entraînement des animaux peuvent éviter un énervement excessif, l'élimination totale des phénomènes de vigilance

TABLEAU I

Exemples de surcoûts, associés à certains changements de posture et d'état d'éveil, relevés dans la littérature pour quelques ongulés.

Dans chacune des rubriques qui suivent, le surcoût (exprimé en %) est le surcoût du premier état décrit par rapport au second pris comme référence.

Animal couché : tête haute/tête basse	
Wapiti (<i>Cervus</i>)	+ 12 % (Pauls <i>et al.</i> , 1981 in Fancy & White, 1985a)
Animal couché : éveillé (légers mouvements éventuels)/assoupi	
Elan (<i>Alces alces</i>)	+ 7 % (Renecker & Hudson, 1983 in Fancy & White, 1985a)
Chevreuil (<i>Capreolus capreolus</i>)	≤ + 9 % (Weiner, 1977)
Animal : debout/couché	
Mouton (<i>Ovis aries</i> , domestique)	+ 6 à 13 % (<i>autores</i> ; Webster & Valks, 1966 ; Osuji, 1974)
Renne (<i>Rangifer tarandus</i>)	+ 9,7 % (White & Yousef, 1978)
Bighorn (<i>Ovis canadensis</i>)	+ 18,5 % (Chappel & Hudson, 1979)
Chevreuil (<i>C. capreolus</i>)	≥ + 22 % (Weiner, 1977)
Wapiti (<i>Cervus canadensis</i>)	≥ + 23 % (Gates & Hudson, 1978)
Bighorn (<i>O. canadensis</i>) et Chèvre des Rocheuses (<i>Oreamnos americanus</i>)	+ 23 à 29 % (Dailey & Hobbs, 1989)
Elan (<i>A. alces</i>)	+ 25 % (Regelin <i>et al.</i> , 1981 in Fancy & White, 1985a)
Wapiti (<i>Cervus elaphus nelsoni</i>)	+ 25 % (Renecker <i>et al.</i> , 1978)
Elan (<i>A. alces</i>)	+ 35 % (Renecker <i>et al.</i> , 1978)
Animal : debout, légers mouvements et alerte/couché	
Chevreuil (<i>C. capreolus</i>)	≥ + 45 % (Weiner, 1977)
Elan (<i>A. alces</i>)	+ 69 % (Regelin <i>et al.</i> , 1981 in Fancy & White, 1985a)
Bighorn (<i>O. canadensis</i>)	+ 87 % (Dailey & Hobbs, 1989)
Animal debout : légers mouvements/calme	
Chevreuil (<i>C. capreolus</i>)	≥ + 19 % (Weiner, 1977)
Pronghorn (<i>Antilocapra americana</i>)	+ 38 % (Wesley <i>et al.</i> , 1973)
Animal debout : mouvements (tête et pattes) fréquents/mouvements moins fréquents	
Bighorn (<i>O. canadensis</i>)	+ 40 % (Dailey & Hobbs, 1989)

n'est, par contre, guère envisageable. Arriverait-on, d'ailleurs, à éliminer ce surcoût dû à la vigilance chez les ongulés sauvages en situation expérimentale qu'il faudrait l'évaluer et le rajouter ensuite : le comportement de vigilance est en effet une composante incontournable de la vie sauvage. À notre connaissance, ce comportement n'a pas été quantifié sur le plan énergétique ; mais il a été plus ou moins évalué en terme de budget temps, par catégorie de sexe et âge et en fonction des circonstances (taille de groupe, présence de jeunes, milieu, ...), chez le Daim

Dama dama (Schall & Ropartz, 1985), le Sanglier *Sus scrofa* (Quenette, 1990 ; Quenette & Gerard, 1992) et l'Isard *Rupicapra pyrenaica* (Pépin *et al.*, 1996 + données non publiées).

Sur le plan pratique :

- On pourra assimiler les coûts de position couché de la littérature mesurés au jeûne (...), en ZNT et sur animal légèrement somnolent (mais non endormi) au Métabolisme Standard ou au Métabolisme de Base. Mais les coûts mesurés dans d'autres conditions, c'est-à-dire la plupart des coûts mesurés sur les ongulés sauvages, correspondront à un niveau de base *plus complexe*. Certains animaux, d'ailleurs, au naturel ou en expérimentation, acceptent mal ou n'acceptent pas de prendre la position couché.

- En ce qui concerne le coût de position debout, l'équation de Taylor *et al.* (1982) (que nous verrons plus en détail plus loin, à propos de la locomotion), qui prédit la dépense énergétique totale d'un animal en locomotion horizontale, permet d'estimer la dépense totale en position debout (valeur de l'équation à vitesse nulle). Cette estimation n'est pas toujours jugée satisfaisante et elle peut effectivement sembler rudimentaire vu la dispersion des valeurs relevées dans la littérature (Fig. 3).

De fait, ces valeurs (tant celles utilisées par Taylor *et al.*, pour l'élaboration de leur formule, que les autres) ont été mesurées sur des animaux de catégories diverses, très inégalement nourris (*cf.* annexe Posture) ; elles peuvent de surcroît intégrer des fluctuations saisonnières (baisse hivernale du métabolisme, par exemple) difficiles à apprécier dans la mesure où la plupart des études sont transsaisonnières ou sans indication de date précise. Ces sources de variabilité viennent s'ajouter à la vigilance et/ou la nervosité.

Dépense énergétique en position debout

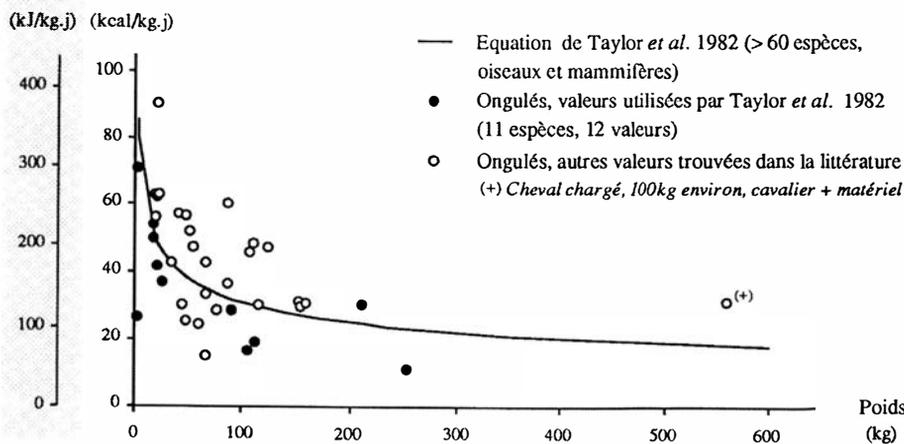


Figure 3. — Dépense énergétique totale en position debout : représentation de l'équation de Taylor *et al.* (1982) (trait continu), des points qui, dans la série de valeurs ayant servi à établir cette équation, correspondent à des ongulés, et de diverses autres valeurs concernant des ongulés trouvées dans la littérature (valeurs rapportées à l'annexe Posture).

Les limites de l'équation de Taylor *et al.* (1982) pour l'estimation de la dépense totale en position debout sont donc les limites normales d'une formule qui, loin de reposer sur des mesures effectuées en conditions normalisées, intègre une gamme assez large de situations.

LOCOMOTION HORIZONTALE : MESURES EXPÉRIMENTALES, SCHÉMATISATION THÉORIQUE, PRÉDICTIONS

En raison de l'importance des coûts de locomotion dans les dépenses des ongulés sauvages, les formules prédictives calculées par certains auteurs (Taylor *et al.*, 1970 & 1982 surtout) ont été, non seulement largement reprises dans la littérature, mais aussi « manipulées » en fonction des objectifs poursuivis : simples changements d'unités (mlO₂, calories, joules, ...), mais aussi changements de niveau (pour l'animal entier ou par unité de poids ; par unité de temps ou de distance) ou utilisation d'une partie seulement de la formule. C'est pourquoi nous aurons, dans ce sous-chapitre, une démarche partiellement historique et mathématique.

En 1970, Taylor *et al.*, en mesurant la dépense énergétique *totale* (correspondant donc à : niveau métabolique de base + coût de posture debout + coût de locomotion) au cours du déplacement horizontal chez quelques mammifères, trouvent que, pour un animal donné et par unité de temps, cette dépense augmente *linéairement* avec la vitesse, c'est-à-dire avec le nombre de kilomètres parcourus : ce qui signifie *un surcoût par kilomètre constant pour un animal donné*.

De plus, la pente de la droite et son intersection avec l'axe des Y (ordonnée à l'origine) varient, de façon similaire, avec la *taille* (le poids) de l'animal : elles augmentent quand le poids augmente, mais *moins vite* que lui. Par conséquent, si cette dépense totale (niveau métabolique de base + coût de posture + coût de locomotion) est, comme c'est souvent le cas, ramenée à l'unité de poids (Fig. 4a), la pente (c'est-à-dire le surcoût par km et par unité de poids) et l'ordonnée à l'origine (c'est-à-dire la dépense énergétique, par unité de poids, à vitesse nulle) diminuent quand la taille de l'animal augmente.

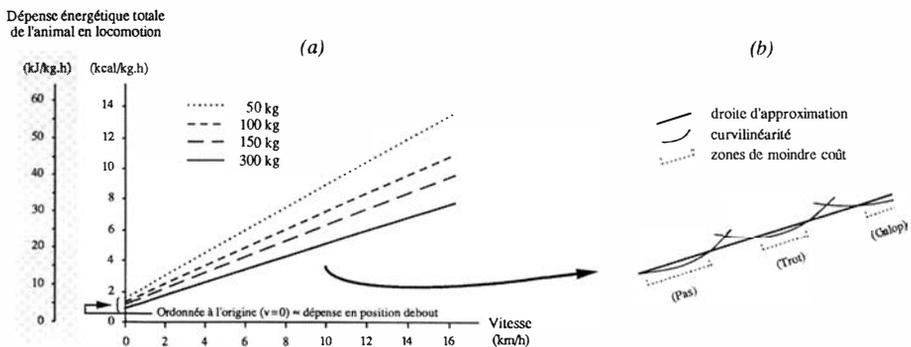


Figure 4. — Dépense énergétique *totale* (niveau de base + posture + locomotion), par heure et par kg, en fonction de la vitesse de déplacement : (a) Dépense simulée, pour quelques poids types, suivant la formule de Taylor *et al.* (1982) ; (b) Représentation schématique, sur une des courbes prise au hasard, de la curvilinéarité décelée par Hoyt & Taylor (1981) et Parker *et al.* (1984).

La relation établie alors (sur 6 espèces, de *Mus* sp., poids 21 g, à *Canis* sp., 18 kg) est modifiée en 1982 quant à la valeur des paramètres (à la suite de nouvelles mesures et par incorporation de données bibliographiques, le nombre d'espèces prises en compte passe à plus de 60, oiseaux et mammifères, de *Baiomys taylori*, 7,2 g, à *Bos indicus*, 254 kg), mais demeure inchangée en ce qui concerne les principes.

• Dans la mesure où, **par unité de temps**, pour un animal donné, l'énergie totale dépensée (ce qui est mesuré !) augmente en fonction de la *vitesse* en suivant une droite (*i.e.* une équation de la forme $y = ax + b$), on peut écrire :

$$E \text{ (énergie totale dépensée/unité de temps, pour l'animal entier)} = a \times v \text{ (vitesse)} + b$$

où a présente le surcoût par unité de distance et b , valeur de E pour $v = 0$, la dépense énergétique en position debout, soit :

Energie totale dépensée, à vitesse v , par unité de temps (animal entier)	$E = a$, surcoût de locomotion (/unité de distance)	×	v , vitesse (distance/unité de temps)	+	b , ordonnée à l'origine (/unité de temps)
	← surcoût de locomotion → par unité de temps				← dépenses énergétiques → en position debout (par unité de temps)

• Pour déterminer l'énergie dépensée, **par unité de temps** toujours, mais aussi **par unité de poids**, on divise E par le poids de l'animal, ce qui crée une nouvelle fonction (linéaire elle aussi), $E' = E/P_c = (a/P_c) \times v + b/P_c$, soit :

$$E' \text{ (énergie dépensée/unité de temps et de poids)} = a' v \text{ (vitesse)} + b' \text{ (Fig. 4a)}$$

. où la pente a' (surcoût par unité de distance et de poids), constante pour un animal donné, diminue quand la taille de l'espèce augmente ;

. et où b' , l'ordonnée à l'origine, estimation du métabolisme (par unité de poids) en position debout, définie (constante) pour un animal donné, diminue elle aussi quand la taille de l'espèce augmente*.

*Pour Taylor *et al.* (1982), a et b (animal entier) sont respectivement proportionnels à $P_c^{0,684}$ et $P_c^{0,697}$. En les ramenant à l'unité de poids, c'est-à-dire en les divisant par P_c , on transforme seulement les exposants en $-0,316$ (pour a') et $-0,303$ (pour b') (*cf.* annexe 1) ; c'est pourquoi a' et b' diminuent donc lorsque le poids augmente.

Cette dépense *totale* (niveau de base + posture + locomotion) a parfois été ramenée, non plus à l'unité de temps, mais à l'unité de distance. Ce choix, qui peut sembler étrange, a pour effet de mettre en évidence la valeur a (ou a') vers laquelle la courbe obtenue tend asymptotiquement (Fig. 5) et il permet de comprendre les termes formulés par Taylor *et al.* (1970) et réutilisés ensuite par divers auteurs pour désigner le surcoût de locomotion par unité de distance, « *Coût minimum asymptotique* » et également « *Coût minimum de course (Mrun)* » (désignation susceptible, hors contexte explicatif, de prêter à confusion) :

• **Par unité de distance**, l'énergie totale dépensée par l'animal entier sera : $E'' = E/v = a + b/v$.

E'' est une fonction curvilinéaire (courbe du type $Y = 1/x$) décroissante : en effet, a et b étant constants pour un animal donné, la composante b/v est d'autant plus petite que la vitesse augmente. La courbe de l'énergie *totale* dépensée *par unité de distance* (E'') tend donc vers une asymptote de valeur $E'' = a$ (« *coût minimum de course* » ou « *coût mini[mum] asymptotique* »)*.

*Asymptotique car : si $v \rightarrow \infty$ (!), b/v (ou b'/v) $\rightarrow 0 \Rightarrow E''$ (ou E''') $\rightarrow a$ (ou a') ; ce qui revient à dire que la dépense énergétique totale, ramenée au km, tend alors vers le surcoût de locomotion seul.

Energie totale dépensée, à vitesse v , ramenée à l'unité de distance (animal entier)

$$E'' = \text{surcoût } a \text{ (« coût minimum asymptotique »)} + \frac{b \text{ (unité de temps)}}{v \text{ (distance/unité de temps)}}$$

← surcoût de locomotion par unité de distance → ← dépenses énergétiques en position debout ramenée à l'unité de distance →

• Par unité de poids et de distance : $E''' = E'/v = a' + b'/v$ (fonction curvilinéaire décroissante également) (Fig. 5).

E, énergie totale dépensée par unité de temps et par l'animal entier est la grandeur mesurée par l'expérimentation. E' , E'' et E''' sont des grandeurs différentes, issues de E par un changement de niveau (animal entier \rightarrow unité de poids, unité de temps \rightarrow unité de distance, etc.). Chacune d'entre elles peut en outre s'exprimer sous diverses formes (expressions différentes, mais grandeurs inchangées), selon les unités d'énergétique (mlO₂, Joules, calories, ...) et de poids (g, kg, ...) utilisées. Et il en est de même pour a et a' , b et b' (voir annexe 1).

Dépense énergétique totale, ramenée au kilomètre, de l'animal en locomotion

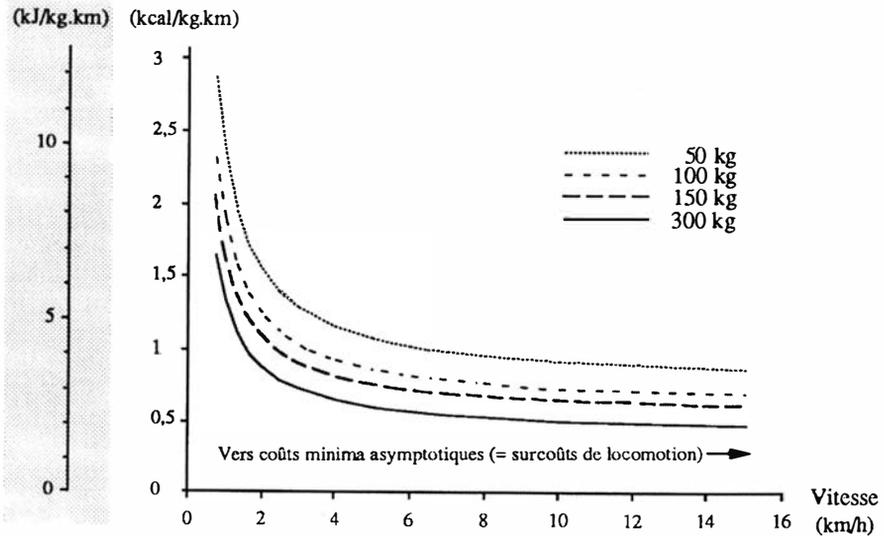


Figure 5. — Dépense énergétique totale (niveau de base + posture + locomotion), ramenée au kilomètre (et au kg), en fonction de la vitesse de déplacement (pour quelques poids types, suivant la formule de Taylor *et al.*, 1982).

Exprimée en kJ par heure et par kg (ce qui correspond à la forme E' de l'encadré), avec P_c en kg et v en km/heure, la formule entière de Taylor *et al.* (1982) s'écrira :

$$E^{(')} = 10,71 P_c^{-0,316} \times v + 21,7 P_c^{-0,303}$$

(kJ/kg.h) (kJ/kg.km) (km/h) (kJ/kg.h)

Pour l'estimation du coût de la position debout, on ne retiendra que la valeur de b', soit : 21,7 P_c^{-0,303}. Pour l'estimation du surcoût de locomotion, on ne retiendra que la valeur de a', soit : 10,71 P_c^{-0,316}. (Pour l'expression en IO₂ ou kcal, avec le poids en kg, toujours, ou avec le poids en g, voir l'annexe 1).

En ce qui concerne le surcoût de locomotion, des calculs similaires ont été effectués par d'autres auteurs, sur des échantillons différents ; leurs estimations de a', quoique quantitativement légèrement différentes, reflètent la même chose : un surcoût par unité de distance et de poids qui, constant pour une taille donnée (quelle que soit la vitesse, que celle-ci n'intervient pas dans la formulation de a'), diminue quand la taille de l'animal augmente.

En 1981, Hoyt & Taylor trouvent, chez le Cheval, une vitesse optimale (c'est-à-dire moins coûteuse sur le plan énergétique) pour *chaque* type d'allure (marche, trot, galop). Ceci veut dire que la relation entre la dépense énergétique et la vitesse (décrite ci-dessus par la fonction linéaire av + b, ou av pour le surcoût de locomotion seul) serait mieux décrite par 3 fonctions curvilinéaires successives que par une seule fonction linéaire : 3 allures ↔ autant de segments, chacun « creusé » dans la zone de moindre coût ↔ autant de fonctions (Fig. 4b). Ce résultat est confirmé par Parker *et al.* (1984) chez le Wapiti, et par Fancy & White (1987) chez le Caribou.

Tous les animaux [ongulés] ont-ils une ou plusieurs vitesses optimales dans la gamme de vitesses qu'ils utilisent ? La curvilinéarité, sur 1 à n segments, de la courbe reliant l'énergie dépensée à la vitesse est-elle de ce fait une règle générale, même en l'absence d'« allures » caractérisées (*i.e.* répertoriées comme telles) ? C'est assez plausible, mais, finalement, étant donné que « ... la curvilinéarité est extrêmement légère et la variabilité n'est pas aisément contrôlée chez (...) les ongulés sauvages » et que « ...il est essentiel que toute variabilité soit éliminée, dans la collecte des données, pour que cette relation soit mise en évidence », on peut sans doute considérer, avec Parker *et al.* (1984), qu'il est préférable, surtout pour les animaux [ongulés] sauvages, de considérer, « pour la plupart des applications écologiques », que cette courbe est linéaire (forme E ou E', *cf. supra*), c'est-à-dire que le surcoût par kilomètre, pour un animal donné, est constant, quelle que soit la vitesse (Fig. 4a, b) ; en sachant cependant que « la comparaison des coûts énergétiques de locomotion peut être faussée par [cette] curvilinéarité » (Luick & White, 1986).

Dans cette optique, on peut donc, pour estimer le surcoût de locomotion horizontale par kg, utiliser les formules d'estimation de a' (ou a) mentionnées plus haut. Dues à divers auteurs, ces formules ont été obtenues par régression sur des mesures expérimentales (réalisées par les auteurs ou, par eux, prises dans la littérature) et concernent des animaux, mâles et femelles, domestiques et sauvages, d'âges divers, dans des conditions (nutritionnelles entre autres) également diver-

ses ; chacune doit donc, dans une certaine mesure, être considérée comme une moyenne (issue d'une certaine gamme, plus ou moins large, de situations) plutôt que comme une « norme » comme la formule de Kleiber (animaux adultes, à jeun, etc.).

Surcoûts de locomotion (correspondant à a') en kilojoules [ou kcal] par unité de poids (kg) et par kilomètre :

12,25 [ou 2,93] P_c (kg) ^{-0,34}	(Cohen <i>et al.</i> , 1978)	(Mammifères, 19 espèces, 21 g à 696 kg, jeunes+adultes)
11,1 [ou 2,65] P_c (kg) ^{-0,32}	(Paladino & King, 1979)	(Reptiles, oiseaux, mammifères)
10,7 [ou 2,56] P_c (kg) ^{-0,316}	(Taylor <i>et al.</i> , 1982)	(Oiseaux et mammifères, > 60 espèces, cf. <i>supra</i>)
12,4 [ou 2,97] P_c (kg) ^{-0,34}	(Parker <i>et al.</i> , 1984)	(Ongulés, 2 espèces, jeunes)
11,3 [ou 2,70] P_c (kg) ^{-0,28}	(Fedak & Seeherman, 1979)	(Reptiles, oiseaux, mammifères, 14 g à 70 kg)

Ces formules semblant proches les unes des autres, nous avons associé sur une même figure (Fig. 6) les courbes correspondant à ces 5 fonctions, ainsi que celles correspondant aux limites extrêmes du seul intervalle de confiance mentionné, celui de Taylor *et al.* 1982 (intervalle 95 %). On constate que les 4 premières formules se tiennent de très près et que seule la formule de Fedak & Seeherman (1979) se situe en dehors de cet intervalle. La formule de Taylor *et al.* (1982), qui repose sur un plus grand nombre d'espèces et d'individus, est la plus fréquemment citée, utilisée et testée. Sa valeur prédictive semble correcte (Fig. 7), une fois reconnues les diverses sources potentielles de variabilité : état de l'animal, nature du support (voir plus loin), curvilinéarité, et aussi une certaine « inégalité d'aptitude ». Le schéma *moyen* décrit par ces formules recouvre en effet des différences entre individus, espèces ou types.

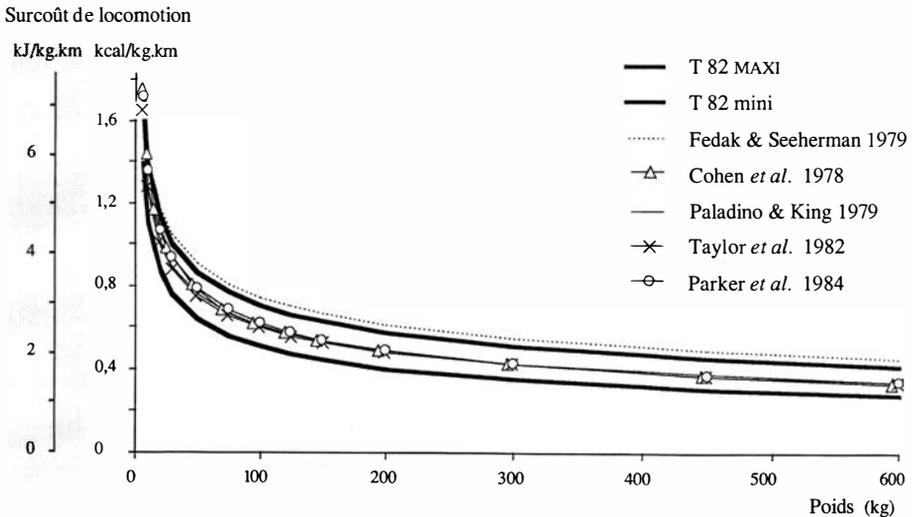


Figure 6. — Evolution du surcoût de locomotion horizontale en fonction du poids, suivant les formules de divers auteurs. « T 82 mini » et « T 82 MAXI » correspondent aux limites, inférieure et supérieure respectivement, de l'intervalle de confiance de la formule de Taylor *et al.* (1982).

Surcoût de locomotion

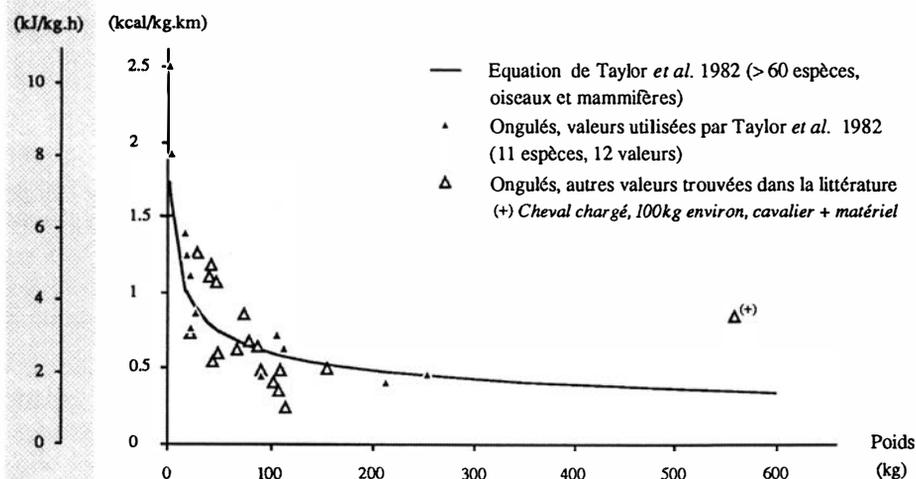


Figure 7. — Surcoût de locomotion horizontale : représentation de l'équation de Taylor *et al.* (1982) (trait continu), des points qui, dans la série de valeurs ayant servi à établir cette équation, correspondent à des ongulés, et de diverses autres valeurs concernant des ongulés trouvées dans la littérature. Valeurs rapportées à l'annexe Locomotion (excepté les deux références sans indication de poids et Taylor *et al.*, 1974).

LOCOMOTION HORIZONTALE : SCHÉMAS PARTICULIERS

Il paraît normal que le coût de locomotion par unité de poids et de distance soit moindre chez les animaux de grande taille : 1 km ne représente pas la même chose pour un animal de 20 g et pour un animal de 80 kg, le nombre de pas à accomplir et donc le nombre de contractions musculaires nécessaires, étant loin d'être les mêmes ; d'une façon générale, chez les animaux de grande taille, les contractions sont moins fréquentes à vitesse égale et moins nombreuses à distance égale. Il est de ce fait également logique que le coût puisse être modulé par la conformation de l'animal (Fancy & White, 1987) ; le surcoût de locomotion proportionnellement plus élevé (voir Fig. 8) chez le Renne de Svalbard (à jambes plus courtes, Nilssen *et al.*, 1984), que chez le Renne norvégien, s'explique peut-être ainsi, du moins en partie, de même que le contraste (Fig. 8) entre Gazelle d'Arabie (*Gazella gazella*) et Chèvre des Rocheuses (*Oreamnos americanus*) ; mais il faut noter aussi que les gazelles utilisées par Taylor *et al.* (1974) sont des adultes, tandis que les Chèvres des Rocheuses de Dailey & Hobbs (1989) sont des yearlings et des jeunes.

Chez les jeunes animaux, le coût de locomotion horizontale tend à être élevé, au-delà de ce que leur taille, inférieure à celle des adultes de leur espèce, permettrait d'attendre. Nous reviendrons sur ce point plus loin, notons seulement que, pour Fancy & White (1985a), la formule de Parker *et al.* (1984) pourrait, pour cette raison, convenir mieux que d'autres aux animaux très jeunes.

Pour Fancy & White toujours (*ibid.*), le coût net de la marche peut être relié aux distances réelles parcourues quotidiennement par un individu d'une espèce. En ce qui concerne l'espèce *Rangifer tarandus*, un Caribou appartenant à une harde

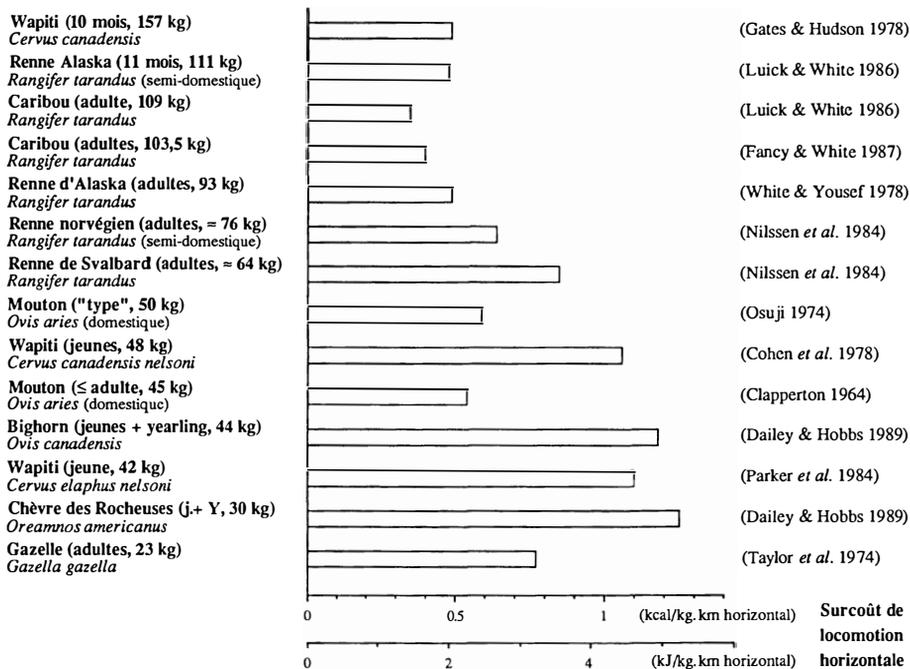


Figure 8. — Quelques exemples de surcoûts de locomotion horizontale mesurés chez les ongulés. Ces exemples sont rangés par ordre (du haut vers le bas) de poids décroissant. On constate que les coûts les plus élevés correspondent aux animaux de plus faible poids, surtout lorsqu'ils ne sont pas encore adultes (voir texte).

migratrice semble effectivement présenter une plus grande efficacité de marche (un moindre coût de locomotion) qu'un Renne semi-domestique ou un Renne de Svalbard non migrateurs (Fig. 8 et annexe Locomotion : Nilssen *et al.*, 1984 ; Luick & White, 1986 ; Fancy & White, 1987).

De façon similaire, les coûts nets de la marche des ongulés sauvages tendraient à être moins élevés que ceux des ongulés domestiques adultes de même poids. Le Mouton, que nous avons choisi comme exemple type d'animal domestique, illustre assez mal ce propos (Fig. 8), mais c'est une espèce qui, en élevage dans des milieux difficiles, peut parcourir des distances assez importantes.

MONTÉES ET DESCENTES

La montée est bien sûr plus coûteuse que le déplacement horizontal (travail contre la force de pesanteur) et la descente l'est en principe moins puisque l'énergie potentielle de pesanteur est en partie récupérée à la descente sous forme d'énergie cinétique.

En laboratoire, et pour les pentes modérées ($\leq 6^\circ$) testées, le surcoût unitaire (*i.e.* par unité de poids et de dénivelée) de montée (Fig. 9) et le gain unitaire de descente tendent à être constants quelle que soit la taille de l'animal, *du moins*

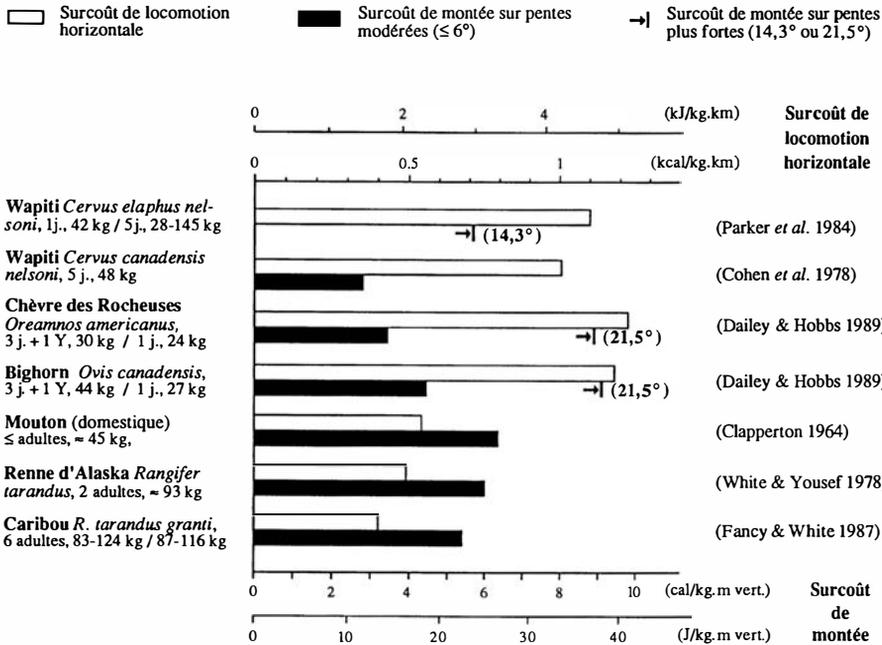


Figure 9. — Quelques exemples de surcoûts de locomotion horizontale et de montée mesurés chez les ongulés. Le nombre et la catégorie des individus utilisés pour les mesures concernant la locomotion horizontale/la montée sont indiqués en colonne de gauche avec le(s) poids correspondant(s). Les animaux sont rangés, dans la mesure du possible, par ordre (du haut vers le bas) d'âge puis de poids croissants. j. = jeune ; Y = yearling.

pour les adultes : respectivement de l'ordre de 0,022 (± 20 % en général) et 0,005 mlO₂/g.km.degré d'inclinaison, soit environ + 25 et - 6 joules (+ 6 et - 1,4 cal) par kg et par m vertical¹, ce qui correspond à des efficacités respectives (voir encadré 3) d'à peu près 40 % (montée) et 60 % (descente).

Mais dans d'autres conditions, *in natura* en particulier (pente raide, terrain difficile), des problèmes de maintien postural (*i.e.* de maintien permanent de l'équilibre du corps) peuvent augmenter les coûts de montée ou de descente, l'efficacité (voir encadré 3) de conduite de ces deux processus variant, en particulier pour la descente, selon l'âge, la conformation, les « aptitudes » de l'animal, et également selon l'inclinaison (...) de la pente lorsque celle-ci devient plus raide.

Ainsi, dans Dailey & Hobbs (1989) pour des jeunes et yearlings de Bighorn (*Ovis canadensis*) et de Chèvre des Rocheuses (*Oreamnos americanus*), si le surcoût moyen de montée pour la pente modérée (3,4°) est nettement inférieur à la norme « adulte » indiquée ci-dessus, il est par contre, pour la pente de 21,5°

¹ 1 km à 1° d'inclinaison correspond à ≈ 17,45 mètres verticaux. Taux de conversion utilisable pour tout km.°inclin., tant qu'il s'agit d'un angle modéré pour lequel $\sin \alpha \approx \alpha \sin 1^\circ$ (erreur < 1 % si $\alpha \leq 14^\circ$).

ENCADRÉ 3

Efficacités de montée et de descente : leur calcul n'est pas exactement symétrique. En effet : Pour la montée, l'efficacité est définie comme : Ce qui est stocké (théoriquement récupérable)/Ce qui est dépensé

Pour la descente, elle est définie comme : Ce qui est économisé/Ce qui était stocké (théoriquement récupérable)

Ce qui est stocké (théoriquement récupérable) étant l'énergie potentielle de gravité, g : 9,79 Newtons (soit Joules/m vertical) par $kg \approx 2,34$ cal/kg.m vertical..

. **Efficacité de montée** (en %) = $9,79/\text{Surcoût de montée en joules}$
ou : = $2,34/\text{Surcoût de montée en calories}$

(Pente de α degrés)

$$= 9,79 \text{ ou } 2,34^* / \frac{(\text{Coût mont.} - \text{Coût horiz.})}{\sin \alpha} \text{ (J ou cal/kg.m parcouru)}$$

fraction de mètre vertical
par mètre parcouru

. **Efficacité de descente** (en %) = $\text{Dé-coût (gain) de descente en joules} / 9,79$
ou : = $\text{gain de descente en calories} / 2,34$

(Pente de α degrés)

$$= \frac{(\text{Coût horiz.} - \text{Coût desc.})}{\sin \alpha} \text{ (J ou cal/kg.m parcouru)} / 9,79 \text{ ou } 2,34^*$$

fraction de mètre vertical
par mètre parcouru

* Selon l'unité (joules ou calories, respectivement) dans laquelle sont exprimés les coûts.

(supérieure aux pentes usuellement testées en expérimentation), nettement plus élevé, de l'ordre de 38 J (environ 9 cal par kg et par m vertical pour les 2 espèces (Fig. 9). Quant au coût de descente pour cette même pente de 21,5° (surface ferme pourtant), il n'est inférieur au coût de locomotion horizontale que chez 2 animaux sur 6.

Chez le Wapiti (Parker *et al.*, 1984) l'efficacité de descente (pente de 14,3°) varie de 87 % pour un faon de 25 kg à 25 % pour un individu de 150 kg.

LOCOMOTION CHEZ LES JEUNES : BILAN

Pour Cohen *et al.* (1978) et Robbins *et al.* (1979) (mêmes auteurs, même expérimentation), le surcoût de montée mesuré chez des faons de Wapiti est faible, de l'ordre de la moitié du « surcoût adulte » de diverses espèces, et à peu près égal au surcoût trouvé chez des lionceaux (Chassin *et al.*, 1976 *in* auteurs précités). Repris par Fancy & White (1985a), ce résultat ne semble pourtant ni généralisé, ni confirmé ultérieurement et les surcoûts de montée des jeunes de Wapiti et de Cerf mullet *in* Parker, Robbins & Hanley (1984), respectivement 25,1 et 24 J (soit \approx 6 et 5,7 cal) par kg et par m vertical, sont tout à fait comparables à la norme pour adultes que nous avons donnée plus haut. En fait, la pente de 14,3° testée dans ce dernier article est très vraisemblablement, comme la pente de 21,5° *in* Dailey & Hobbs (1989), quoique dans une moindre mesure, génératrice d'un surcoût par mètre vertical supérieur à celui des pentes modérées. Le schéma général qui se

dégage pour la locomotion chez les jeunes animaux est donc le suivant (voir Figs 8 & 9 et annexes) :

— un surcoût de locomotion horizontale supérieur à celui des adultes, qui n'est que partiellement expliqué par leur plus petite taille ;

— une tendance à une plus grande efficacité en montée (moindre surcoût) et en descente (meilleur gain), probablement liée, en partie du moins, à leur conformation.

SURCOÛTS LIÉS À LA MARCHE SUR SURFACES MOLLES (TERRAIN MOUILLÉ, NEIGE, ...) OU EN TERRAIN SEMÉ D'OBSTACLES

White & Yousef (1978), mesurant le surcoût de locomotion chez deux rennes adultes, ont trouvé des valeurs croissantes, de l'ordre de 0,49 kcal/kg.km sur route à 0,55 sur toundra sèche (+ 13 %) et 0,63 sur toundra mouillée (+ 30 %).

En terrain enneigé, « *le coût de déplacement... augmente exponentiellement au fur et à mesure de l'enfoncement...* » (Fancy & White, 1985a) : de l'ordre de + 50 % (Caribou en neige non-croûtée, Fancy & White, 1987 ; Bighorn, Dailey & Hobbs, 1989) à + 100 % (Cerf à queue blanche, Mattfeld, 1974 in Parker *et al.*, 1984 ; Caribou en neige croûtée, Fancy & White, 1987) pour un enfoncement à mi-hauteur de poitrail environ, l'augmentation peut atteindre + 200 (Chèvre des Rocheuses, Dailey & Hobbs, 1989) à + 400, + 500 % et plus (Cerf à queue blanche, Mattfeld *op. cit.* ; Cerf mulet *Odocoileus hemionus* et Wapiti, Parker *et al.*, 1984) pour un enfoncement au poitrail. Des différences importantes apparaissent, on le voit, d'une espèce à l'autre, différences liées notamment à la conformation de l'animal (longueur des jambes, « surface » du pied, ...). Notons que certaines adaptations comportementales permettent de réduire l'impact de ce surcoût considérable sur le budget énergétique quotidien (fréquentation de zones dans lesquelles la neige est balayée par le vent, déplacement en file indienne, ...).

Les obstacles possibles sur le chemin des animaux sauvages sont nombreux, tant en zone cultivée qu'en milieu naturel : clôtures, murets, ruisseaux, troncs d'arbres après une coupe forestière, etc. Parker *et al.* (1984) ont étudié l'effet de la présence de débris d'abattage sur le coût de locomotion chez le Cerf mulet et le Wapiti. Cet effet semble négligeable tant que la hauteur de l'obstacle est inférieure à 50 % de la hauteur du poitrail de l'animal. Mais si la hauteur de l'obstacle atteint la hauteur du poitrail, le surcoût de locomotion se trouve multiplié par 5 à 20 environ pour le Cerf mulet, selon que la densité d'obstacles est de 1 tous les 10 mètres ou 1 tous les 2 mètres, et par 2 à 10 environ pour le Wapiti.

PERSPECTIVES

L'objectif du présent travail était d'effectuer une compilation des travaux, décrits dans la littérature, utilisables dans une approche de type additif, et d'estimer les possibilités et limites de cette approche pour l'estimation et la comparaison (interindividuelle, intersaisonnière, etc.) des dépenses énergétiques « au quotidien » chez les ongulés sauvages *in natura*.

Ces dépenses au quotidien ne représentent certes qu'une partie de l'ensemble des dépenses engagées par un ongulé au cours de sa vie. Cette part est cependant

très importante, non seulement quantitativement, mais surtout de par son absolue nécessité : « *les organismes doivent, pour maintenir leur intégrité biochimique, dépenser de l'énergie* » (Turquier, 1994). Et pour l'animal (animal sauvage *in natura* en particulier), la simple obtention des ressources permettant la survie au quotidien exige un surcroît d'activité, du type mouvement, c'est-à-dire une augmentation, relativement incompressible, des dépenses.

L'approche additive est, en soi, une modélisation (arithmétique). Sa validité dépend largement de la qualité des estimations de dépenses (coûts divers) disponibles et de la précision des paramètres, spatio-temporels en particulier (durée de telle et telle activité, longueur des déplacements), recueillis sur des animaux cibles. Pour une modélisation comparative, il faut de surcroît choisir des éléments méritant comparaison, ce qui signifie que : *i*) les surcoûts concernés ne doivent pas être négligeables par rapport aux autres dépenses ; *ii*) l'imprécision des estimations des surcoûts doit être petite par rapport aux différences attendues entre les situations comparées, ce qui signifie que celles-ci doivent être suffisamment contrastées.

Pour l'estimation des divers composants de la dépense énergétique, les valeurs brutes publiées pour les diverses espèces peuvent être utilisées en tant que telles. On peut par ailleurs faire des estimations du coût de la posture debout et de la locomotion à l'aide de modèles relativement simples faisant intervenir les paramètres mentionnés ci-dessus.

Dans le cadre de recherches sur les déplacements et les rythmes des animaux sauvages, de nombreuses équipes ont, depuis plusieurs années, recueilli (par radiolocalisation et biotéléométrie notamment) une grande quantité de données. Ces données, exploitées déjà, mais aussi conservées sous forme brute, représentent un capital précieux dans lequel on peut, surtout lorsque radiolocalisation et biotéléométrie ont été utilisées en simultanément, puiser des paramètres du type : durée d'activité sur place, durée de repos, durée et longueur approximative des déplacements. Ces paramètres temporels et spatiaux peuvent être dégagés pour l'ensemble des animaux, mais aussi par catégorie ou en fonction des circonstances (jeunes/adultes, saison/autre saison, par exemple).

Des divers composants passés en revue dans cet article, c'est la locomotion qui, par son importance dans le budget quotidien des animaux (ongulés) sauvages, semble offrir les meilleures perspectives comparatives : le coût combiné de locomotion (recherche alimentaire incluse) et de posture debout associée peut, chez les ongulés sauvages, couramment représenter un surcoût de + 70 à + 150 % sur le MS ; et les contrastes générés par certaines variations dans le comportement locomoteur, sont également importants : ainsi, chez le Mouton, le surcoût de posture debout et locomotion peut passer d'un négligeable 3 % en étable (Osuji, 1974) à 18 % sur pâturage normal (*ibid.*) et plus de 50 % sur pâturage médiocre ; chez le Caribou (espèce pour laquelle le coût de locomotion horizontale en terrain ferme est des plus bas), lors de la migration printanière, le surcoût de marche en terrain enneigé estimé par Duquette (1973 *in* Fancy & White, 1985), exprimé par rapport au MS toujours, varie de + 82 % pour les animaux faisant la trace à + 33 % seulement pour ceux qui, au bout de la file, suivent un chemin tassé.

Avec l'ensemble de données disponibles, l'approche additive peut donc permettre, entre autres, de comparer des situations (le même animal à des dates ou à des âges différents, ou deux individus différents, ou des individus de catégories différentes) sur la base de paramètres mesurables corrélés aux dépenses d'activité,

locomotrice ou posturale en particulier (durée de l'activité debout, longueur ou vitesse des déplacements), replacés dans un modèle numérique de terrain.

Mais qui dit « *possibilité* » ne dit pas « *porte grand'ouverte* » : la variabilité interspécifique (le nombre d'espèces étudiées apparaît, dans ce contexte, tristement faible) ou intersaisonnière de certains coûts et la difficulté, voire l'impossibilité, qu'il y a à estimer certains paramètres (l'*efficacité* de locomotion en terrain accidenté et divers paramètres concernant la thermorégulation, par exemple) exigent une grande prudence, tant dans le choix des situations à comparer que dans la manipulation des valeurs ou des estimations, ainsi que la connaissance d'un minimum de paramètres énergétiques de base pour l'espèce, ou les espèces, prise(s) en compte.

REMERCIEMENTS

Tous nos remerciements à ceux qui ont bien voulu effectuer une relecture, ponctuelle ou totale, de ce manuscrit et nous aider de leurs conseils : Cl. Grenot (Ecophysiologiste, E.N.S. Paris), Y. Le Maho (Ecophysiologiste, C.N.R.S. Strasbourg), S. Benhamou (Ecologiste, C.N.R.S. Montpellier), P. Bramand (Agrégré de Physique), S. Blanco (Thermicien, Université Paul Sabatier, Toulouse) et L. Ambid (Physiologiste, Université Paul Sabatier, Toulouse). Toute maladresse dans l'utilisation des dits-conseils étant, bien entendu, notre propriété exclusive.

RÉFÉRENCES

- ADAM, I., YOUNG, B.A. & NICOL, A.M. (1979). — Energy cost to cattle of ingesting feed. *Univ. Alberta Feeders Day Rep.*, 58 : 38.
- A.R.C. (Agricultural Research Council) (1980). — *The nutrient requirements of ruminant livestock*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, England.
- BLIGH, J. & JOHNSON, K.G. (for the Glossary Committee of IUPS) (1973). — Glossary of terms for thermal physiology. *J. appl. Physiol.*, 35 : 941-961.
- BOOTH, M.E., PEARSON, R.A. & CUDDEFORD, D. (1992). — *The net energy cost of walking in ponies*. Ungulate Research Group, New Hall, Cambridge (U.K.).
- BOERTJE, R.D. (1985). — An energy model for adult female caribou of the Denali herd, Alaska. *J. Range Manage.*, 38 : 468-473.
- BRAMAND, P., FAYE, Ph. & THOMASSIER, G. (1988). — *Physique 1ère S et E*. Collection Eurin-Gié, Hachette, Paris.
- BROCKWAY, J.M. & GESSAMAN, J.R. (1977). — The energy cost of locomotion of the level and on gradients for the red deer (*Cervus elaphus*). *Quart. J. Exp. Physiol.*, 62 : 333-339.
- BRODY, S. (1945). — *Bioenergetics and growth*. Hafner Press, New-York.
- CAMPBELL, G.S. (1977). — *An introduction to environmental Biophysics*. Springer-Verlag, Berlin.
- CHAPPEL, R.W. & HUDSON, R.J. (1978). — Energy cost of feeding in Rocky Mountain bighorn sheep. *Acta Theriol.*, 23 : 359-363.
- CHAPPEL, R.W. & HUDSON, R.J. (1979). — Energy cost of standing in Rocky Mountain bighorn sheep. *J. Wildl. Manage.*, 43 : 261-263.
- CHASSIN P.S., TAYLOR, C.R., HEGLUND, N.C. & SEEHERMAN, H.J. (1976). — Locomotion in lions : energetic cost and maximum aerobic capacity. *Physiol. Zool.*, 49 : 1-10.
- CHRISTOPHERSON, R.J. & WEBSTER, A.J.F. (1972). — Changes during eating in oxygen consumption, cardiac function and body fluids of sheep. *J. Physiol.*, 221 : 441-457.
- CLAPPERTON, J.L. (1964). — The energy metabolism of sheep walking on the level and on gradients. *Brit. J. Nutr.*, 18 : 47-54.
- COHEN, Y., ROBBINS, C.T. & DAVITT, B.B. (1978). — Oxygen utilization by elk calves during horizontal and vertical locomotion compared to other species. *Comp. Biochem. Physiol.*, 61A : 43-48.
- DAILEY, T.V. & HOBBS, N.T. (1989). — Travel in alpine terrain : energy expenditures for locomotion by mountain goats and bighorn sheep. *Can. J. Zool.*, 67 : 2368-2375.

- DUQUETTE, L.S. (1984). — *Patterns of activity and their implications to the energy budget of migrating caribou*. M.S. Thesis, Univ. Alberta, Fairbanks.
- FANCY, S.G. & WHITE, R.G. (1985a). — Incremental cost of activity. Pp. 143-159, in : Hudson, R.J. & White, R.G. (eds). *Bioenergetics of wild herbivores*, CRC press, Boca Raton, Florida (USA).
- FANCY, S.G. & WHITE, R.G. (1985b). — Energy expenditures by caribou while cratering in snow. *J. Wildl. Manage.*, 49 : 987-993.
- FANCY, S.G. & WHITE, R.G. (1987). — Energy expenditures for locomotion by barren-ground caribou. *Can. J. Zool.*, 65 : 122-128.
- FEDAK, M.R. & SEEHERMAN, H.J. (1979). — Reappraisal of energetics of locomotion shows identical cost in bipeds and quadrupeds including ostrich and horse. *Nature*, 282 : 713-716.
- GATES, C.C. & HUDSON, R.J. (1978). — Energy costs of locomotion in Wapiti. *Acta Theriol.*, 23 : 365-370.
- GATES, C.C. & HUDSON, R.J. (1979). — Effects of posture and activity on metabolic responses of wapiti to cold. *J. Wildl. Manage.*, 43 : 564 : 567.
- GORECKI, A. (1965). — Energy values of body in small mammals. *Acta Theriol.*, 10 : 333-352.
- GRENOT, C. (1992). — Ecophysiological characteristics of large herbivorous mammals in arid Africa and the Middle East. *J. Arid Environ.*, 23 : 125-155.
- GRODZINSKI, W. & GORECKI, A. (1967). — Daily energy budgets of small rodents. Pp. 295-314, in : K. Petruszewicz (ed.). *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Vol. 1. Polish. Sci. Publisher, Warszawa, Krakow.
- GRODZINSKI, W. & WUNDER, B.A. (1975). — Ecological energetics of small mammals. Pp. 173-204, in : Golley, F.B., Petruszewicz, K. & Rysakowski, L. (eds). *Small mammals, their productivity and population dynamics*, Cambridge University Press, I.P.B.
- GRUBB, P. (1993). — Order Artiodactyls. Pp. 377-414, in : Wilson, D.E. & Reeder, D.A.M. (eds). *Mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference*, Smithsonian Institution Press, Washington-London, 2nd edition.
- HECHT, E. (1999). — *Physique*. ITP, DeBoeck Université.
- HERMANN, H. & CIER, J.F. (1976). — *Précis de physiologie*. Vol. 4 (2^e éd.), Masson, Paris.
- HÉROLD, J.P., PÉPIN, D. & PINSTON, H. (1988). — La microcalorimétrie : une technique d'étude du flux énergétique global de l'organisme, exemple chez un amphibien. *Bull. Soc. Ecophysiol.*, 13 : 19-29.
- HOLTER, J.B., URBAN, W.E. Jr, HAYES, H.H., SILVER, H. & SKUTT, H.R. (1975). — Ambient temperature effects on physiological traits of white-tailed deer. *Can. J. Zool.*, 53 : 679-685.
- HÖRNICKE, H., EHRLEIN, H.-J., TOLKMITT, G., MEIXNER, R., KIMMICH, H.P. & NAGEL, M. (1981). — Problems and results of respiratory telemetry in exercising horses. Pp. 120-124, in : Sansen, W. (ed.). *Biotelemetry VI*, Acco, Leuven, Belgium.
- HOYT, D.F. & TAYLOR, C.R. (1981). — Gait and energetics of locomotion in horses. *Nature*, 292 : 239-240.
- HUDSON, R.J. & CHRISTOPHERSON, R.J. (1985). — Maintenance metabolism. Pp. 121-142, in : Hudson, R.J. & White, R.D. (eds). *Bioenergetics of wild herbivores*, CRC press, Boca Raton, Florida (USA).
- HUDSON, R.J., WATKINS, W.G. & PAULS, R.W. (1985). — Seasonal bioenergetics of wapiti in western Canada. In : Fennessy, P.F. & Drew, K.R. (eds). *Biology of deer production, The Royal Society of New Zealand, Bulletin*, 22 : 447-452.
- HUDSON, R.J. & WHITE, R.G. (1985). — Computer simulation of energy budgets. Pp. 261-290, in : Hudson, R.J. & White, R.G. (eds). *Bioenergetics of wild herbivores*, CRC press, Boca Raton, Florida (USA).
- IRVING, L., SCHMIDT-NIELSEN, K. & ABRAHAMSEN (1956). — On the melting points of animal fat in cold climates. *Physiol. Zool.*, 30 : 93.
- I.U.P.S. (Thermal Commission) (1987). — Glossary of terms for thermal physiology (2nd ed.). *Pflügers Archiv. (European Journal of Physiology)*, 410 : 567-587.
- KIMMICH, H.P. & SPAAN, J.G. (1980). — Combined flow and PO₂ sensors for telemetric assessment of oxygen uptake in horses. Pp. 165-168, in : Matsumoto, G. & Kimmich, H.P. (eds). *Biotelemetry V*.
- KLEIBER, M. (1961). — *The fire of life - an introduction to animal energetics*. John Wiley & Sons, New York & London.
- KLEIBER, M. (1965). — Metabolic body size. *Publ.s EAAP*, 11 : 427-435.
- LARROUY, D., AMBID, L. & RICHARD, D. (1995). — *La thermorégulation*. Nathan Université, Sciences - Collection « 128 », n° 104.
- LIFSON, N. & MCCLINTOCK, R. (1966). — Theory of use of turnover rates of body water for measuring energy and material balance. *J. Theoret. Biol.*, 12 : 46-74.

- LUICK, B.R. & WHITE, R.G. (1986). — Oxygen consumption for locomotion by caribou calves. *J. Wildl. Manage.*, 50 : 148-152.
- MATTFELD, G.F. (1974). — *The energetics of winter foraging by white-tailed deer : a perspective on winter concentration*. Ph. D. Thesis, State Univ. New-York, Syracuse.
- MAUTZ, W.W., PEKINS, P.J. & WARREN, J.A. (1985). — Cold temperature effects on metabolic rate of White-tailed, Mule, and Black-tailed deer in wintercoat. In : *Biology of deer production*, International Conference (Dunedin, New Zealand, 1983). *The Royal Society of New Zealand, Bulletin* 22 : 453-457.
- MC C GRAHAM, N. (1964). — Energy cost of feeding activities and energy expenditure of grazing sheep. *Aust. J. Agric. Res.*, 15 : 969-973.
- MEIXNER, R., HÖRNICKE, H. & EHRLEIN, H.-J. (1981). — Oxygen consumption, pulmonary ventilation and heart rate of riding-horses during walk, trot and gallop. Pp. 125-128, in : Sansen, W. (ed.). *Biotelemetry VI*, Acco, Leuven, Belgium.
- MILLER, M.N. & BYERS, J.A. (1991). — Energetic cost of locomotor play in pronghorn fawns. *Anim. Behav.*, 41 : 1007-1013.
- MOEN, A.N. (1985). — Energy metabolism of deer in relation to environmental variables. In : *Biology of deer production*, International Conference (Dunedin, New Zealand, 1983). *The Royal Society of New Zealand, Bulletin*, 22 : 439-445.
- NAGY, K.A. (1983). — The doubly labeled water ($^3\text{HH}^{18}\text{O}$) method : a guide to its use. *UCLA Publication* N° 12-1417 : 1-45.
- NAGY, K.A. (1987). — Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs*, 57 : 111-128.
- NAGY, K.A. (1989). — Doubly-labeled water studies of vertebrate physiological ecology. Pp. 270-287, in : Rundel, P.W., Ehleringer, J.R. & Nagy, K.A. (eds). *Stable isotopes in ecological research*, Springer Verlag, New York.
- NILSSEN, K.J., JOHNSEN, H.K., ROGNMO, A. & BLIX, A.S. (1984). — Heart rate and energy expenditure in resting and running Svalbard and Norwegian reindeer. *Am. J. Physiol.*, 246 : R963-R967.
- OSUJI, P.O. (1974). — The physiology of eating and the energy expenditure of the ruminant at pasture. *J. Range Manage.*, 27 : 437-443.
- OSUJI, P.O., GORDON, J.G. & WEBSTER, A.J.F. (1975). — Energy exchanges associated with eating and rumination in sheep given grass diets of different physical forms. *Br. J. Nutr.*, 34 : 59-71.
- OWEN-SMITH, N. (1979). — Assessing the foraging efficiency of a large herbivore, the kudu. *South Afr. J. Wildl. Res.*, 9 : 102-110.
- PALADINO, F.V. & KING, J.R. (1979). — Energetic cost of terrestrial locomotion : biped and quadruped runners compared. *Rev. Can. Biol.*, 38 : 321-323.
- PARKER, K.L. & ROBBINS, C.T. (1984). — Thermoregulation in mule deer and elk. *Can. J. Zool.*, 62 : 1409-1422.
- PARKER, K.L. & ROBBINS, C.T. & HANLEY, T.A. (1984). — Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. *J. Wildl. Manage.*, 48 : 474-488.
- PARKER, K.L. & ROBBINS, C.T. (1985). — Thermoregulation in ungulates. Pp. 161-182, in : Hudson, R.J. & White, R.G. (eds). *Bioenergetics of wild herbivores*, CRC press, Boca Raton, Florida (USA).
- PAULS, R.W., HUDSON, R.J. & SYLVEN, S. (1981). — Energy expenditure of free-ranging wapiti. *Univ. Alberta Feeders Day Rep.*, 60 : 87.
- PEARSON, O.P. (1960). — The oxygen consumption and bioenergetics of harvest mice. *Physiol. Zool.*, 33 : 152-160.
- PÉPIN, D., LAMERENX, F. & CHADELAUD, H. (1996). — Diurnal grouping and activity patterns of the Pyrenean chamois in winter. *Ethology, Ecology & Evolution*, 8 : 135-145.
- PETRUSEWICZ, K. & MAC FADYEN, A. (1970). — *Productivity of terrestrial animals : principles and methods*. I.P.B. Handbook, N° 13. Blackwell scientific publications, Oxford & Edinburgh.
- QUENETTE, P.-Y. (1990). — Functions of vigilance behaviour in mammals : a review. *Acta Oecologica*, 11 : 801-818.
- QUENETTE, P.-Y. & GERARD, J.-F. (1992). — From individual to collective vigilance in wild boar (*Sus scrofa*). *Can. J. Zool.*, 70 : 1632-1635.
- REGELIN, W.L., SCHWARTZ, C.C. & FRANZMANN, A.W. (1981). — *Energy expenditure of moose on the Kenai National Wildlife Refuge*. Annu. Prog. Rep., U.S. Fish and Wildlife Service & Alaska Fish and Game.
- RENECKER, L.A. & HUDSON, R.J., CHRISTOPHERSEN, M.K. & ARELIS, C., 1978. — Effect of pasture, feeding, low temperature, and wind on energy expenditures of moose calves. *Proc. N. Am. Moose Conf.* (1978), Workshop 14 : 126-140.

- RENECKER, L.A., HUDSON, R.J. (1985). — Seasonal energy expenditures and thermoregulatory responses of moose. *Can. J. Zool.*, 64 : 322-327.
- ROBBINS, C.T., COHEN, Y. & DAVITT, B.B. (1979). — Energy expenditure by elk calves. *J. Wildl. Manage.*, 43 : 445-453.
- RICHARDS, S.A. (1973). — *Temperature regulation*. Wikeham Publ., London.
- SCHMIDT-NIELSEN, K., SCHMIDT-NIELSEN, B., JARNUM, S.A. & HOUP, T.R. (1957). — Body temperature of the camel and its relation to water economy. *Amer. J. Physiol.*, 188 : 103-112.
- TAINE, J. & PETIT, J.-P. (1995). — *Transferts thermiques*. Cours et données de base, écoles d'ingénieurs/2^e cycle universitaire, Dunod, Paris.
- TAYLOR, C.R. (1969). — The eland and the oryx. *Scientific American*, 220 : 89-95.
- TAYLOR, C.R., SCHMIDT-NIELSEN, K. & RAAB, J.L. (1970). — Scaling of energetic cost of running to body size in mammals. *Amer. J. Physiol.*, 219 : 1104-1107.
- TAYLOR, C.R., SHKOLNIK, A., DIMEL, R., BAHARAV D. & BORUT, A. (1974). — Running in cheetahs, gazelles and goats : energy cost and limb configuration. *Am. J. Physiol.*, 227 : 848-850.
- TAYLOR, C.R., HEGLUND, N.C. & MALOIY, G.M.O. (1982). — Energetics and mechanics of terrestrial locomotion (1) : Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals. *J. exp. Biol.*, 97 : 1-21.
- TURQUIER, Y. (1994). — *L'organisme dans son milieu, tome 2 : L'organisme en équilibre avec son milieu*. Doin, Paris.
- WEBSTER, A.J.F. (1972). — Act of eating and its relation to the heat increment of feed in ruminants. Pp. 42-48, in : *Bioenergetics International Symposium on Environmental Physiology*, Amer. Soc. Exp. Biol.
- WEBSTER, A.J.F. & VALKS, D. (1966). — The energy cost of standing in sheep. *Proceedings of the Nutrition Society*, 25 : XXII (abstract).
- WEBSTER, A.J.F. & HAYES, F.L. (1968). — Effects of beta-adrenergic blockade on the heart rate and energy expenditure of sheep during feeding and during acute cold exposure. *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 46 : 577.
- WEINER, J. (1977). — Energy metabolism of the Roe deer. *Acta Theriol.*, 22 : 3-24.
- WESLEY, D.E., KNOX, K.L. & NAGY, J.G. (1973). — Energy metabolism of pronghorn antelopes. *J. Wildl. Manage.*, 37 : 563-573.
- WHITE, R.G. & YOUSEF, M.K. (1978). — Energy expenditure in reindeer walking on roads and on tundra. *Can. J. Zool.*, 56 : 215-223.
- WHITTOW, G.C. & FINDLAY, J.D. (1968). — Oxygen cost of thermal panting. *Am. J. Physiol.*, 214 : 94.
- WICKSTROM, M.L., ROBBINS, C.T., HANLEY, T.A., SPALINGER, D.E. & PARISH, S.M. (1984). — Food intake and foraging energetics of elk and mule deer. *J. Wildl. Manage.*, 48 : 1285-1301.
- WIEGERT, R.G. (1961). — Respiratory energy loss and activity patterns in meadow vole, *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*. *Ecology*, 42 : 245-257.
- WILSON, D.E. & REEDER, D.A.M. (eds) (1993). — *Mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 2nd edition. Smithsonian Institution Press, Washington-London.
- YOUNG, B.A. (1966). — Energy expenditure and respiratory activity of sheep during feeding. *Aust. J. Agric. Res.*, 17 : 355-362.
- YOUNG, B.A. & CORBETT, J.L. (1972). — Maintenance energy requirements of grazing sheep in relation to herbage availability. *Aust. J. agric. Res.*, 23 : 57-76.
- YOUSEF, M.K., DILL, D.B. & FREELAND, D.V. (1972). — Energetic cost of grade walking in man and burro, *Equus asinus* : desert and mountain. *J. Appl. Physiol.*, 33 : 337-340.

ANNEXE 1 CONVERSIONS DIVERSES

(a) Coefficients de conversion entre unités énergétiques différentes

Conversion Joules ↔ calories : 1 cal = 4,1855 Joules (≈ 4,19 Joules)				
Equivalence énergétique de la consommation d'oxygène (Hudson & Christopherson, 1985) :				
16,026 + 5,084 QR* (Joules par mlO ₂ consommé)				
On a donc :				
Pour un QR* de :	0,7 (graisses)	0,82 (protéines)	[0,85 médiane]	1 (hydrates de carbone)
1 mlO ₂ correspond à :	19,6 J	20,19 J	[20,35 J]	21,1 J
(≈)	4,68 cal	4,82 cal	[4,86 cal]	5,04 cal
* Quotient Respiratoire (c'est-à-dire le rapport : quantité de CO ₂ produit/quantité d'O ₂ consommé)				

(b) A propos des grandeurs de la forme x^n (en particulier celles où n est compris entre 0 et 1)

Bref rappel (général) : $x^0 = 1$ $(x^a)^b = x^{ab}$ $x^a \cdot x^b = x^{a+b}$ $x^a/x^b = x^{a-b}$ (avec $x^{-b} = 1/x^b$ (etc.))

Ce qui signifie que :

- $x^{0,1}$ est le nombre qui, multiplié 10 fois par lui-même, donne x ; $x^{0,01}$ le nombre qui, multiplié 100 fois par lui-même, donne x ; etc.
- $x^{0,75*}$ est le résultat de la multiplication 75 fois par lui-même du nombre ($x^{0,01}$) qui, multiplié 100 fois par lui-même, donnerait x .
- $x^{0,684*}$ est le résultat de la multiplication 684 fois par lui-même du nombre ($x^{0,001}$) qui, multiplié 1 000 fois par lui-même, donnerait x .
- Quant à $x^{-0,25*}$, égal à $x^{0,75}/x$, il est aussi égal à $1/x^{0,25}$...

* Voir formules de Kleiber (1961) et Taylor *et al.* (1982) ci-après.

Par ailleurs :

Certaines formules et bon nombre de résultats de mesures expérimentales sont exprimés sous une forme (*in extenso* ou abrégée) du type : « ... *kJ par kg^{0,75}* » (ou « *kg^{0,75}* »), « ... *ml O₂ par g^{0,34}* », voir même « ... *exprimé en kg^{0,75}* ». Ce mode d'expression est commode, mais un peu abusif, car « *kg^{0,75}* », « *g^{-0,34}* », etc. ne sont **pas** des unités ou des grandeurs réelles, mais, en fait, des **formules condensées**.

Si « *kg^{0,75}* », par exemple, était une unité réelle, on pourrait appliquer un taux de conversion fixe pour passer du kg au « *kg^{0,75}* » (comme on le fait pour passer des joules aux calories, des kg aux g, etc.) et un poids de 50 kg « *exprimé en kg^{0,75}* » resterait égal à 50 fois un poids de 1 kg exprimé dans cette même « unité ». Ce qui est faux car un « *exprimé en kg^{0,75}* », est en fait ce poids (en kg) élevé à la puissance 0,75 ⇒ on a : $(1_{(kg)})^{0,75} = 1$ et $(50_{(kg)})^{0,75} = 18,8$ (différent de $50 \cdot 1_{(kg)}^{0,75}$).

Dire qu'une dépense est de « *x ... par kgⁿ* » revient simplement à dire, d'une façon un peu incorrecte, mais pratique et très répandue, que cette dépense est, dans l'unité mentionnée, égale à : $x \cdot \text{Poids}_{(kg)}^n$. Une dépense quelconque de 1 500 kJ/jour pour un animal entier de 50 kg pourra ainsi être exprimée, tantôt sous la forme [1 500/50, soit] « *30 kJ par kg et par jour...* », tantôt sous la forme « [1 500/50^{0,75}, soit ≈] *79,8 kJ par kg^{0,75} et par jour...* ».

REMARQUE :

L'intérêt de ces expressions mathématiques (généralement issues d'un calcul de régression) en fonction du poids élevé à telle ou telle puissance (0,75-0,34-etc.) tient à la ressemblance entre espèces/tailles différentes ainsi mise en évidence et aux extrapolations qui en découlent. La formulation concrète des besoins et leur mise en parallèle avec les ressources du milieu exigent cependant, bien évidemment, une transformation en {J, cal, ...} par unité de poids réelle ou par animal.

(c) *Quelques avatars (en unités diverses) de la formule de Kleiber (1961) :*
 $MB_{(kcal/j, animal)} \approx 70 P_{c(kg)}^{0,75}$

<i>par animal entier (et par jour) :</i>			<i>par kg (et par heure)</i>	
$(kcal/j) \approx 70 P_{c(kg)}^{0,75}$		<i>Divisé par le poids (P_c) et par 24 (→ par kg et par h) :</i>	$(kcal/kg.h) \approx 2,9 P_{c(kg)}^{-0,25}$	
$(kJ/j) \approx 293 P_{c(kg)}^{0,75}$			$(kJ/kg.h) \approx 12,2 P_{c(kg)}^{-0,25}$	
$(1 O_2/j) \approx 15 P_{c(kg)}^{0,75*}$			$(1 O_2/kg.h) \approx 0,62 P_{c(kg)}^{-0,25}$	
La relation a été établie pour un poids exprimé en kg. Pour qu'elle reste valide avec un poids exprimé en grammes (ce qui revient à multiplier P_c^n par $1\ 000^n$), il faut diviser le terme multiplicateur par $1\ 000^n$:				
$MB = a P_{c(kg)}^n \Leftrightarrow MB = a P_{c(kg)^n} \times 1\ 000^n / 1\ 000^n$			$[NB : 1\ 000^{-0,75} = 5,6234 \times 10^{-3}$	
$\Leftrightarrow MB = a \times 1\ 000^{-n} \times P_{c(g)}^n$			$\text{et } 1\ 000^{0,25} = 1\ 000^{-0,75} \times 1\ 000^1]$	
<i>par animal entier (et par jour) :</i>			<i>par kg (et par heure)</i>	
$(kcal/j) \approx 0,39 P_{c(g)}^{0,75}$		<i>Divisé par le poids (P_c) et par 24 (→ par kg et par h) :</i>	$(cal/g.h) \approx 16,4 P_{c(g)}^{-0,25}$	
$(kJ/j) \approx 1,65 P_{c(g)}^{0,75}$			$(J/g.h) \approx 68,65 P_{c(g)}^{-0,25}$	
$(1 O_2/j) \approx 0,084 P_{c(g)}^{0,75}$			$(ml O_2/g.h) \approx 3,5 P_{c(g)}^{-0,25}$	
* En prenant 1 ml $O_2 = 19,6$ J, taux de conversion correspondant au QR des graisses (0,7) c.-à-d. à un QR de jeûne 'normal'.				

(d) *Valeurs, selon les unités utilisées, des paramètres de la formule de Taylor et al. (1982)*

Formule calculée sur plus de 60 espèces : Oiseaux (Autruche, Tinamou, Caille, Perdrix, Dindon, ... ≈ 10 espèces) et Mammifères (Ordres/Super-Ordres divers : Monotrèmes, Marsupiaux, Insectivores, Primates, Edentés, Rongeurs, Carnivores et Ongulés)*.

* Ordres/Super-Ordres mentionnés par les auteurs, en 1982. En fait, ces noms correspondent à une taxonomie que des révisions récentes ont largement modifiée... (voir Wilson & Reeder, 1993).

$E = a$ (surcoût de locomotion par unité de distance) $\times v$ (vitesse) + b (intersection avec l'axe des Y)					
$E' = a'$ (- - par unités de distance & de poids) $\times v$ (vitesse) + b' (intersection avec l'axe des Y)					
— Le surcoût de locomotion (a ou a') mesuré par Taylor <i>et al.</i> (1982), si il est exprimé par km (avec v en km/h), s'écrira, selon les unités d'énergétique (ml O_2 , J, cal) et de poids (g ou kg) utilisées :					
Animal entier (a)	Par unité de poids (a')	Animal entier	Par unité de poids	Animal entier	Par unité de poids
$4,73 P_{c(g)}^{+0,684}$ (ml O_2/km)	$4,73 P_{c(g)}^{-0,316}$ (ml $O_2/g.km$)	$95 P_{c(g)}^{+0,684}$ (J/km)	$95 P_{c(g)}^{-0,316}$ (J/g.km)	$22,7 P_{c(g)}^{+0,684}$ (cal/km)	$22,7 P_{c(g)}^{-0,316}$ (cal/g.km)
$0,533 P_{c(kg)}^{+0,684}$ (1 O_2/km)	$0,533 P_{c(kg)}^{-0,316}$ (1 $O_2/kg.km$)	$10,71 P_{c(kg)}^{+0,684}$ (kJ/km)	$10,71 P_{c(kg)}^{-0,316}$ (kJ/kg.km)	$2,56 P_{c(kg)}^{+0,684}$ (kcal/km)	$2,56 P_{c(kg)}^{-0,316}$ (kcal/kg.km)
— Dans le même contexte, la valeur du métabolisme en position debout (b ou b') s'exprimera (selon les unités utilisées) par :					
Animal entier (b)	Par unité de poids (b')	Animal entier	Par unité de poids	Animal entier	Par unité de poids
$8,76 P_{c(g)}^{+0,697}$ (ml O_2/h)	$8,76 P_{c(g)}^{-0,303}$ (ml $O_2/g.h$)	$176 P_{c(g)}^{+0,697}$ (J/h)	$176 P_{c(g)}^{-0,303}$ (J/g.h)	$42 P_{c(g)}^{+0,697}$ (cal/h)	$42 P_{c(g)}^{-0,303}$ (cal/g.h)
$1,08 P_{c(kg)}^{+0,697}$ (1 O_2/h)	$1,08 P_{c(kg)}^{-0,303}$ (1 $O_2/kg.h$)	$21,7 P_{c(kg)}^{+0,697}$ (kJ/h)	$21,7 P_{c(kg)}^{-0,303}$ (kJ/kg.h)	$5,19 P_{c(kg)}^{+0,697}$ (kcal/h)	$5,19 P_{c(kg)}^{-0,303}$ (kcal/kg.h)
(NB : ml $O_2/g = 1 O_2/kg$; J/g = kJ/kg ; cal/g = kcal/kg)					

ANNEXE 2

THERMIQUE - À PROPOS DES FORMULES (2) ET (5) DE L'ENCADRÉ 1

La loi fondamentale qui régit les échanges thermiques par conduction est la loi dite « de Fourier ». Son énoncé dit que le flux thermique traversant une surface unité (*densité de flux*) est en tout point proportionnel au *gradient de température* (grad.T) suivant la relation : $\Phi_s = -\lambda \text{ grad.T}$, relation définie dans un système à 3 dimensions (X, Y, Z), où λ est la conductivité et où le signe « - » indique que le flux va du plus chaud vers le plus froid (suivant le second principe de la thermodynamique). La définition du *gradient de température* mérite d'être rappelée :

Soient 2 points, A et B, situés de part et d'autre d'une couche quelconque d'épaisseur ℓ , avec $T_A \neq T_B$; soit la courbe, dite « profil thermique », décrivant la variation des températures entre A et B (avec en abscisse, x , la distance depuis A, et en ordonnée la température T). Cette courbe n'est pas forcément linéaire. Le vecteur (grad.T) représente, en tout point, la pente de la courbe (c'est-à-dire la dérivée dT/dx de la fonction reliant la température à la position entre A et B) multipliée par le vecteur unité. Et ce que nous avons décrit dans un espace à une dimension (la ligne joignant A et B) vaut pour tout l'espace (à 3 dimensions) que représente la couche.

D'où, après développement, une formule qui pourra servir de base pour la description de tous les échanges thermiques par conduction mais qui est assez complexe. Pour chaque problème étudié, on essaiera de simplifier cette formule en posant (en fonction du problème) certaines hypothèses permettant simplification et en les testant pour déterminer si elles sont, ou non, valides.

Ainsi, dans les cas où on peut considérer comme vraies les hypothèses selon lesquelles :

— le régime est stationnaire (*i.e.* on a atteint un état d'équilibre dans lequel les températures en tout point de la couche sont stables),

— le système est mono-dimensionnel (*i.e.* le flux suit une seule direction),

— la couche est homogène (*i.e.* la conductivité est la même dans toute la couche),

— il n'y a pas de source de chaleur au sein de la couche,

(i) on peut simplifier la formule de Fourier jusqu'à : $\Phi = (\lambda S/\ell) \Delta T$ ou bien $\Phi_s = (\lambda/\ell) \Delta T$, où Φ est le flux thermique ($\Phi_s = \Phi/S$ étant le flux par unité de surface ou *densité de flux* ou *flux surfacique*) et ΔT la différence de température entre A et B ; (ii) la situation est comparable à celle d'un courant électrique constant traversant une résistance.

Parce qu'on se trouve dans une situation comparable à celle d'un courant électrique constant traversant une résistance, on peut établir les correspondances :

Différence de potentiel (U) \leftrightarrow Différence de température (ΔT),

Intensité du courant (I) \leftrightarrow Flux conductif thermique (Φ) (Taine & Petit, 1995),

et, par analogie avec la formule ($U = RI$) caractérisant la conduction électrique, on peut définir R (ou r), résistance thermique, comme : $R = \Delta T/\Phi_s$ (soit $R = \ell/\lambda$).

Et, comme dans la conduction électrique, si plusieurs couches (résistances) successives (en série) s'interposent entre A et B, chacune satisfaisant aux conditions énoncées ci-dessus, la résistance totale du système est égale à la somme des résistances en série (soit : $R = r_1 + r_2 + \dots$, plus facile à manipuler que $\ell_1/\lambda_1 + \ell_2/\lambda_2 + \dots$).

Les formules (2) et (5) sont construites sur ce modèle ($R = \Delta T/\Phi$) : le flux calorique Φ est la chaleur (métabolique) dégagée par l'animal dans le milieu extérieur, suivant une direction perpendiculaire à la surface de l'animal, du plus chaud (l'animal) vers ce qui doit* être le plus froid (le milieu extérieur) ; ΔT est la différence de température entre l'animal et le milieu extérieur ($T_c - T_e$ (ou a)) ; R, résistance totale, est la somme des résistances en série (peau, pelage, ...), C étant la conductance, *i.e.* l'inverse de la résistance ($C = 1/R$).

* Aucune des deux formules n'est utilisable par forte chaleur : ni (2), non applicable si $T_e > T_c$ (Parker & Robbins, 1984), ni (5) dont les conditions d'application énoncées par McNab (1980) sont encore plus sévères (T ambiante < Z_{NT} , voir plus loin).

ATTENTION : si, pour la conduction, le flux, obéissant à la loi de Fourier, est proportionnel à ΔT , et s'il en est à peu près de même pour la convection, il en va cependant tout autrement avec le rayonnement. Le flux radiatif *émis* par un corps, en particulier, est proportionnel à la température de ce corps (sol, animal, objet...) élevée à la puissance 4. Sans entrer dans le détail des calculs, disons que l'assimilation du flux radiatif à une fonction de ΔT (par la formule ci-dessus) pourra être considérée comme valable pour la situation décrite si l'écart de température entre l'animal et le milieu extérieur est faible par rapport à ces mêmes températures exprimées en degrés Kelvin (K)*.

* Pour exprimer la température (T) : T « absolue », exprimée en K = T exprimée en °C + 273. Si on compare les intervalles : 1 °C = 1 K. Pour un animal dont la température de surface (celle qui est prise en compte pour le rayonnement) est de l'ordre de 30 °C, c'est-à-dire légèrement supérieur à 300 K, une température extérieure de 0 à 10 °C (soit un écart de 20 à 30 degrés, soit 10 % environ) ne pose pas de problème. Avec une température extérieure plus basse, de l'ordre de - 30 °C (écart ≈ 20 %) par exemple, l'erreur commise augmente ; elle reste néanmoins acceptable.

Au-delà du schéma commun ($R = \Delta T/\Phi$) décrit, les deux formules divergent :

$$\text{Formule (2)} \quad r_{\text{Hb}} + r_e = (T_e - T_c) \cdot \rho_{\text{cp}} / (M - LE - hr)$$

(a) Du métabolisme total M, mesuré par respirométrie, sont retirées : les pertes de chaleur évaporatives (cutanées et respiratoires) LE (pertes n'ayant rien à voir avec conduction, convection et rayonnement), ainsi que les pertes respiratoires non-évaporatives hr (convection forcée et contact avec des parois internes de l'animal), ce dernier point étant une modification par Parker & Robbins (1984) de l'équation d'origine de Campbell (1977). De plus, les animaux étant debout* lors des mesures, la conduction *sensu stricto* est négligeable (*cf. supra*, définitions).

(M - LE - hr), le flux thermique surfacique dans cette formule, exprimé en watts (ou équivalent)** par unité de surface, est **donc la chaleur dégagée dans le milieu, via la surface externe de l'animal, par convection et rayonnement.**

(b) Par ailleurs, pour gérer le problème de ce qu'on appelle en Physique « *couche limite* » (couche de quelques millimètres en bordure d'un corps chaud qui est le siège d'une mécanique des fluides assez complexe), et pour pouvoir comparer et additionner les diverses résistances (peau, pelage, couche limite), Campbell (*op. cit.*, chap. 7, p. 86) a choisi de multiplier celles-ci par ρ_{cp} , chaleur volumique de l'air (c'est-à-dire par une grandeur constante, quelle que soit la couche considérée).

Ainsi, dans la formule (2) (Parker & Robbins, *op. cit.*) qui dérive de la formule de Campbell, la résistance cumulée du système, R, égale par définition (voir texte) à $\Delta T/\Phi$, est : $R = (r_{\text{Hb}} + r_e)/\rho_{\text{cp}}$, ce qui équivaut à $(r_{\text{Hb}} + r_e) = R \cdot \rho_{\text{cp}}$.

Les résistances thermiques r_{Hb} et r_e ainsi définies sont donc exprimées, non en degrés (Kelvin ou Celsius) ou en $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$, unité classiquement rencontrée dans les ouvrages de Physique, mais, du fait de la multiplication par les unités de ρ_{cp} (J/K [ou °C]. m^3), **en secondes par mètre... !**

Ce choix est licite : si le flux thermique est une grandeur physique strictement définie, toujours exprimée en watts ou équivalent (et par unité de surface, s'il s'agit d'une *densité* de flux), par contre la résistance thermique, elle, n'est qu'un « outil d'ingénieur » dont l'intérêt est pratique (comparaisons par exemple) et auquel on a le droit, si cela s'avère utile, de faire subir certaines transformations (multiplication par une constante, par exemple).

* La formule (2), telle quelle, n'est pas applicable aux animaux couchés, puisqu'aucun paramètre susceptible de caractériser les échanges avec le sol n'y est inclus. Elle n'est pas non plus applicable (Parker et Robbins, *op. cit.*) si $LE + hr > M$.

** En watts (W) c.-à-d. joules par seconde (J/s) ; équivalents : [m]l O2 ou [k]cal par unité de temps (seconde, heure, ...).

$$\text{Formule (5)} \quad C = Q/(T_c - T_a)$$

(a) Cette formule, où T_c et T_a sont les températures de l'animal et du milieu ambiant, respectivement, calcule une conductance globale C à partir de la chaleur totale Q produite par l'animal : chaleur non diminuée, en particulier, des pertes caloriques par évapotranspiration LE. D'où, dans McNab (1980) : (i) l'appellation (pour C) de « *conductance « humide »* » ; (ii) le conseil de n'utiliser la formule (5) qu'avec des mesures faites à des températures T_a inférieures à T_{CI} (températures auxquelles l'évapotranspiration est négligeable).

Cette formule peut s'écrire : $Q = (C.T_c) - (C.T_a)$. Dans les cas où on peut admettre que C^* et T_c^{**} sont constantes, on a donc : $Q = -C.T_a + k$, c'est-à-dire une équation du type $y = -ax + b$ (fonction linéaire décroissante), où y (*i.e.* Q), la chaleur dégagée, diminue quand x (*i.e.* T_a), la température ambiante, augmente. La pente a est C , la conductance, et y s'annule si $C.(T_c - T_a) = 0$, ce qui, en posant $C \neq 0$, signifie que $y = 0$ pour $T_a = T_c$.

(b) Chez un homéotherme (au repos et à jeun), l'équation de régression calculée sur les mesures du métabolisme en dessous de la ZNT est précisément du type $y = -ax + b$, où y est le métabolisme (la chaleur dégagée), x la température ambiante (voir Fig. 2).

La pente de cette droite peut cependant, dans certains cas, varier, ce qui revient à avoir plusieurs droites et une conductance variable***.

Sans entrer dans le détail de la démarche (expérimentale et mathématique) de McNab (*op. cit.*), on peut en énoncer le résultat, de façon simplifiée, en disant que la formule (5) pourra être considérée comme adéquate pour estimer C si (a), formule, et (b), réalité mesurée, s'ajustent pour permettre d'obtenir une valeur constante de C , c'est-à-dire *si*, pour les mesures du métabolisme faites à des températures ambiantes inférieures à la ZNT et, de préférence, en chambre métabolique*, avec une température corporelle (T_c) constante, la droite de régression des valeurs du métabolisme (Q) sur la température ambiante (T_a), unique, suit l'équation décrite ci-dessus et, prolongée fictivement, coupe ($y = 0$) l'axe des x à une valeur T_a égale à T_c , température corporelle. Dans ce cas, et seulement dans ce cas, la conductance C , constante en dessous de TCI, pourra être considérée comme correctement estimée par la pente de cette droite (McNab, *op. cit.*).

L'intérêt, pratique, de cette formule vient de ce qu'elle nécessite beaucoup moins de matériel et de prise de mesures que la (2), qu'elle peut donc être utilisée sans expérimentation thermique particulière : il « suffit » de mesurer la température et le métabolisme de l'animal (au repos et à jeun) en fonction de la température du milieu extérieur (sous réserve des conditions de validité énoncées, si on choisit de les respecter). Elle tend cependant à donner des valeurs de R inférieures aux valeurs obtenues *via* la formule (2). Son utilisation par Parker & Robbins (*op. cit.*), en conditions semi-naturelles et en sus de la formule (2)) a permis à ces auteurs d'effectuer des comparaisons avec les valeurs homologues de la littérature.

* En dessous de TCI (évapotranspiration négligeable ou nulle), en conditions contrôlées de laboratoire (pas de vent, rayonnement contrôlé), la conductance est normalement constante.

** Si la température corporelle (T_c) n'est pas constante (c'est-à-dire varie au-delà du ΔT de ± 2 °C classiquement admis), le problème devient plus complexe et ce mode d'estimation de la conductance ne convient plus.

*** Chez des animaux dont la température varie avec la température ambiante ou chez des animaux dont la température interne reste parfaitement régulée (constante) mais qui peuvent « combiné[r] régulation chimique et régulation physique » de façon variable en dessous de TCI (McNab, *op. cit.*). Rappelons que le terme de « régulation chimique » est réservé à la thermogénèse, le terme de « régulation physique » recouvrant tous les autres mécanismes de thermorégulation (au froid ou au chaud).

ANNEXE 3

POSTURE : COÛTS TOTAUX DE POSITION COUCHÉ (C), DE POSITION DEBOUT (D) ET SURCOÛTS DEBOUT/COUCHÉ (s) RELEVÉS DANS LA LITTÉRATURE

- Conditions expérimentales : Msq / Chb = masque / chambre respirométriques ; Trachéo = trachéotomie ; Hood = verrière (au sens aéronautique du terme) ; QR = quotient respiratoire. Et, sur le plan thermique, expérimentation pratiquée, selon les cas : ZNT = en conditions de neutralité thermique ; ZNF = hors ZNT ; T° ?? = dans des conditions thermiques impossibles à préciser.
- Catégories : m. = mâle, f. = femelle, j. = jeune, Y. = yearling, ad. = adulte.
- Valeurs des auteurs (unités) : abréviations internationales normalisées, ainsi que : min = minute, h = heure, j = jour.

Année AUTEURS Conditions expérimentales	(Espèce, nombre, catégorie, poids (moyen))	Valeurs des auteurs & unité utilisée	Valeurs exprimées en : ((D-C)/C)	
			kJ/kg.jour	kcal/kg.jour (en %)
1966 WEBSTER & VALKS Msq - Nourris ?? - T° ??	(Mouton, poids calculé ≈ 60,2 kg)	C : 54,2 kcal/animal.h D : 61,3 kcal/animal.h s : + 2,82 kcal/kg.j = + 13 %	90,4 102,3 + 11,8	21,6 24,4 + 2,82 (+ 13 %)
1974 OSUI Vie « normale »	(Mouton) [Mouton « type » de 50 kg]	C : 24 kcal/kg.j D : / s : + 0,06 kcal/kg.h	100,5 106,5 + 6,0	24 25,4 + 1,4 (+ 6 %)
1977 BROCKWAY & GESSAMAN Hood - Nourris - 11 à 18 °C	(Cerf élaphe, <i>C. elaphus</i> , 3 m. castrés, 68 kg)	D : 124 J/kg.min (ou : 512 kJ/kg ^{0,75} .j)	178,6 (= idem)	42,7 (= idem)
1977 WEINER(Chevreuil, <i>Capreolus capreolus</i> , ≈ 20 kg) ZNT Chb- Jeûne ≈ZNT 48 h	Mini (été-hiver) : Toutes saisons :	C : 46,1 & 46,2 kcal/kg.j D : / s : ≥ + 22 % C : 49,8 kcal/kg.j D : / s : ≈ + 1,1 kcal/kg ^{0,75} .h	193,2 ≥ 235,7 ≥ + 42,5 208,4 ≈ 260,7 ≈ + 52,3	46,15 ≥ 56,3 ≥ + 10,15 (≥ + 22 %) 49,8 ≈ 62,3 ≈ + 12,5 (≈ + 25 %)
	Dont : Printemps ≈ZNT ? Et : Printemps ZNF :	(C : 57 kcal/kg.j) (C : 69,8 kcal/kg.j)	(238,6) (292,1)	(57) (69,8)
1978 CHAPEL & HUDSON Hood - Jeûne 72 h - T° ??	(Bighorn, <i>Ovis canadensis</i> , 2 m., 2 f., poids moy. calculé ≈ 67 kg)	D : 85,2 à 108,5 kcal/kg ^{0,75} .j (ou moy. ≈ $\frac{100}{32} \times 0,0445$ kcal/ kg.h)	≈ 138 (moy) (idem)	≈ 33 (moy) (idem)
1978 COHEN <i>et al.</i> * (Wapiti**, <i>C. canadensis nelsoni</i>) Msq - Nourris - QR ≈ 0,82 - ≈ ZNT ?	5 j., 50-110 jours ?, 48 kg	D : 0,49 ml O ₂ /g.h (Tab. 5)	237,4	56,7
1978 GATES & HUDSON (Wapiti**, <i>Cervus canadensis</i>) Msq - Sans doute nourris - ZNT	(1 f., 10 mois, 161 kg) (1 f., 10 mois, 153 kg)	C : 1,03 kcal/kg.h D : 1,27 kcal/kg.h s : / D : 1,3 kcal/kg.h	103,5 127,6 + 24,1 130,6	24,7 30,5 + 5,8 (+ 23 %) 31,2
1978 RENECKER <i>et al.</i> Chb - Jeûne ≤ 24 h - ZNT	(Elan**, <i>Alces alces</i> , 80-95 kg)	C : (100/35 × s) D : (135/35 × s) s : + 0,65 kcal/kg.h = + 35 %	≈ 186,6 ≈ 251,8 ≈ + 65,3	≈ 44,6 ≈ 60,2 + 15,6 (+ 35 %)

Année AUTEURS Conditions expérimentales	(Espèce, nombre, catégorie, poids [moyen])	Valeurs des auteurs & unité utilisée	Valeurs exprimées en :		((D-C)/C) (en %)
			kJ/kg.jour	kcal/kg.jour	
1978 WHITE & YOUSEF Jeûne 8 ou 24 h QR= ?	(Renne, <i>Rangifer tarandus</i>) (1 f. ad., 99 kg)	C : 0,302 ml O ₂ /g.h D : / (0,332) s : + 9,7 %	≈ 145,8 (≈ 160) ≈ + 14,2	≈ 34,8 (≈ 38,2) + 3,4	(+ 9,7 %)
Msq - Jeûne variable Jeûne 24 h Debout, minimum(2 f. ad., 88 kg) : QR ≥ 0,7 Debout, Maximum (1 j., 57 kg) :		D : 0,320 ml O ₂ /g.h D : 0,419 ml O ₂ /g.h	≥ 150,5 ≥ 197,1	≥ 36 ≥ 47,1	
1979 CHAPPEL & HUDSON Hood - Nourris - T° ?? (+)	(Bighorn, <i>Ovis canadensis</i>) (1 m., 85 kg)	C : 72,30 kcal/kg ^{0,75} .j D : 85,35 kcal/kg ^{0,75} .j s : + 13,05 kcal/kg ^{0,75} .j	99,66 117,65 + 18,0	23,8 28,1 + 4,3	(+ 18 %)
(+) Mesures faites en janvier, métabolisme espéré à son niveau saisonnier le plus bas	(1 f., 72 kg)	C : 69,54 kcal/kg ^{0,75} .j D : 82,66 kcal/kg ^{0,75} .j s : + 13,12 kcal/kg ^{0,75} .j	99,9 118,8 + 18,9	23,9 28,4 + 4,5	(+ 19 %)
1979 GATES & HUDSON Chb - Nourris - ZNT	(Wapiti**, <i>Cervus elaphus canadensis</i> , 11 j., 100-150 kg)	C : 510 kJ/kg ^{0,75} .j D : ≈ 660 kJ/kg ^{0,75} .j (Fig. 2) s : ≈ + 30 %	≈ 152,5 ≈ 197,4 ≈ + 44,9	≈ 36,4 ≈ 47,2 ≈ + 10,7	(≈ + 30 %)
1979 ROBBINS <i>et al.</i> * Msq - Nourris	(Wapiti**, <i>C. canadensis nelsoni</i> , 5 j. ≤ sevrage, 34-66 kg)	D : 2,36 kcal/kg.h	237,1	(56,6)	
1981 MEIXNER <i>et al.</i> (Cheval, 11 ad., 560 kg) (+ 100 kg Msq (+télémetrie) - Sans doute nourris - QR= ? - T° ??)		cavalier & matériel) (D : 2,5 l O ₂ /animal.min)	(= 130,8)	(= 31,3)	
1984 PARKER <i>et al.</i> (Wapiti**, <i>Cervus elaphus nelsoni</i>) (j. < 4 mois, 29-75 kg)		C : 0,0289 kcal/kg.min D : 0,0362 kcal/kg.min s : /	174,18 218,18 + 44,0	41,6 52,1 + 10,5	(+ 25 %)
Msq - Nourris - T° ?? (1 j., 42 kg)		D : 0,0397 kcal/kg.min	239,3	57,2	
1984 WICKSTROM <i>et al.</i> (Wapiti**, <i>C. elaphus nelsoni</i> , Trachéo - Jeûne 12 h - T° ?? 1 f. 2 ? ans, 155 kg)		D : [1,55-0,32] = 1,23 kcal/kg.h (ou : $\frac{100}{26} \times 0,32$ kcal/kg.h)	123,6 (idem)	29,5 (idem)	
1986 LUICK & WHITE « Caribou » - Debout, QR = 0,93 (1 ad., m. castré, 109 kg)	(6 j. 3-9 mois, mini 23 kg)	D : 0,478 à 0,757 ml O ₂ /g.h	238,1 à 377,1	56,9 à 90,1	
(<i>Rangifer tarandus</i>)*** Têteière - Nourris « Renne d'Alaska » - Debout, QR=0,91 (1 m. 11 mois, 111 kg)		D : 0,384 ml O ₂ /g.h D : 0,407 ml O ₂ /g.h	191,3 201,7	45,7 48,2	
1989 DAILEY & HOBBS Msq - Sans doute nourris - QR=0,82	(Bighorn, <i>Ovis canadensis</i>) (3 j., 29-41 kg) (1 Y., 67,3 kg)	D : 0,31 à 0,42 ml O ₂ /g.h D : 0,13 ml O ₂ /g.h [s : + 23 %-29 %]	150,2 à 203,6 63	35,9 à 48,6 15,1 (+ 23 %-29 %)	
(Chèvre des Rocheuses, <i>Oreamnos americanus</i>)	(3 j., 15-32 kg) (1 Y., 45,3 kg)	D : 0,50 à 0,58 ml O ₂ /g.h D : 0,26 ml O ₂ /g.h	242,3 à 281,1 126	57,9 à 67,2 30,1	
1992 BOOTH <i>et al.</i> (Poneys Shetland, 3, moy. 116 kg) ? - Sans doute nourris - T° ??		D : 1,462 J/kg.s (watts/kg) (moy.)	126,3	30,2	

* Cohen *et al.* (1978) et Robbins *et al.* (1979) : mêmes auteurs, mêmes animaux, expérimentation et mesure.

** Les termes américano-canadiens « wapiti » (mot d'origine indienne), « american elk » et « elk » appliqués au genre *Cervus* (*Cervus elaphus* ssp, cf. Introduction) ont été ici traduits par « Wapiti », le terme « Élan » étant réservé à la traduction de « moose » et de « elk » désignant (pour le Nouveau et l'Ancien Monde respectivement) l'espèce *Alces alces*. NB : L'utilisation du terme « elk » pour désigner *Cervus* pourrait résulter d'une erreur ancienne de colons ayant confondu (vague similitude de taille) le Wapiti du Nouveau Monde avec l'Élan *Alces alces* de l'Ancien Monde.

*** En ce qui concerne *Rangifer tarandus*, le terme anglais « reindeer » est en principe réservé aux rennes de l'Ancien Monde, ceux du Nouveau Monde étant désignés par le terme « caribou ». Les rennes d'Alaska (« *Alaskan reindeer* ») sont issus de rennes de l'Ancien Monde (Sibérie) transplantés en Alaska.

ANNEXE 4

ALIMENTATION

Abréviations diverses (catégorie, unités) ; voir annexe Posture.

Avec, de surcroît : A = surcoût lié à la prise alimentaire (« eating ») ; R = surcoût lié à la rumination ; Δ = Conditions expérimentales (appareillage, ...) identiques à celles de l'annexe Posture ; J...h = durée, en heures, de la période de jeûne précédant les mesures lorsque cette durée est, ou peut être, précisée ; (...) = temps, exprimé en minutes, durant lequel les animaux ont accès aux aliments.

Surcoûts de prise alimentaire (A), et éventuellement de rumination (R), relevés dans la littérature

Année AUTEURS (Espèce, nombre, catégorie, poids) Conditions expérimentales (durée du repas, en minutes)	Surcoût des auteurs & unité utilisée	Surcoût en kJ/kg.heure	Surcoût en kcal/kg.heure	Surcoût dû à A sur le coût de position debout (en %) Commentaires éventuels
1964 MCC GRAHAM (Mouton, 30-110 kg) Δ - Herbes sur pied/Fourrage coupé (10-60')	A : 0,54 kcal/kg.h R : 0,24 kcal/kg.h	2,26 1	0,54 0,24	≈+44 %
1966 YOUNG (Mouton, 33-44 kg) Trachéo - J15 h - Hachis luzerne ou brome, ou mélange maïs+avoine (grains)+luzerne, selon essai. (40')	A : 5,3 ⁽⁺⁾ à 12,4 ⁽⁺⁾ cal/kg.min (+ hachis luzerne)	1,34 à 3,1	0,32 à 0,74	≈+65 % Métabolisme diminue rapidement ensuite
1968 WEBSTER & HAYS (Mouton, 5 ad.) Hood - Foin de luzerne+brome (60')	A : 13,8 cal/kg.min (+ 60-70 %)	3,47	0,83	≈+65 %
1972 CHRISTOPHERSON & WEBSTER (Mouton, 5 f., 65-85 kg) Hood - Foin luzerne+brome (30')-QR= ? (18 °C)	A : ≤ 150 ml O ₂ /animal.min	≤ 2,44	≤ 0,58	≤+60 % Métabolisme diminue rapidement ensuite
1974 OSUJI [Mouton « type » de 50 kg] A (étable) : A (pâturage) : R :	0,45 kcal/kg.h 0,62 kcal/kg.h 0,03 kcal/kg.h	1,88 2,60 0,13	0,45 0,62 0,03	≈+42 % 1 heure alim./jour ≈+58 % 9 h alim./jour ≈8 heures R/jour
1975 OSUJI <i>et al.</i> (Mouton, 4 ad., moy. ≤ 57 kg) Herbe sèche/fraîche, hachée/non-hachée 1 repas/24 heures (30'/300'/ou plus)	A : ≈ 0,54 kcal (2,2 kJ)/kg.h (R) : (0,11 kJ/animal.min)	≈2,2 (0,12)	≈ 0,54 (0,028)	(Durée R après herbe fraîche > 2 × durée après herbe sèche)
1978 CHAPPEL & HUDSON (Bighorn, <i>Ovis canadensis</i>) Δ-J 72 h - Foin de luzerne+brome (≈40')	A : 0,43-0,46 kcal/kg.h	1,80-1,93	0,43-0,46	+32 % Métabolisme diminue lentement ensuite
1978 RENECKER <i>et al.</i> (Elan, <i>Alces alces</i> , 80-95 kg) Δ-J 24 h - Ration concentrée	A : 0,52 kcal/kg.h	2,18	0,52	+20,5 %
1979 ADAM <i>et al.</i> (in Fancy & White, 1985a) (Bovins) A :	1,84 kJ/kg.h	1,84	0,44	
1984 WICKSTROM <i>et al.</i> (Wapiti, 1 f. 2 ^e ans, 155 kg) Δ-J ≈ 12 h - « Pelouse » (laboratoire)	A : 0,32 kcal/kg.h	1,34	0,32	+26 %
1985a FANCY & WHITE (Wapiti, Elan) (Herbivores sauvages, en général)	A : ≈ + 30 % (sur position couchée tête dressée) R : Surcoût + 1 à 2 % (sur position couchée tête dressée)			

Creusement dans la neige : surcoût

1958 MAKAROVA & SEGAL (d'après)				
1985 BOERTIE (calculs) (Renne <i>Rangifer tarandus</i>) Neige : 80-90 cm (légère ou compacte)/30-35 cm (croûtée)	≈ 0,94 kJ/kg.h			≈ 0,22 kcal/kg.heure
1985b FANCY & WHITE (Caribou, <i>Rangifer tarandus granti</i> , 90-95 kg) Neige : de légère à (→) très tassée	≈ 1,55 → 6,2 kJ/kg.h		≈ 0,37 → 1,49 kcal/kg.heure	
	Basé sur : { ≈ 20 coups/min ≈ 120 → 480 (selon neige) Joles / coup de patte pour l'animal entier			

ANNEXE 5

LOCOMOTION : SURCOÛTS DE LOCOMOTION HORIZONTALE RELEVÉS DANS LA LITTÉRATURE

Abréviations diverses (catégorie, unités) et, éventuellement, nom latin des espèces : voir l'annexe Posture.

Δ : conditions expérimentales (appareillage, alimentation) identiques à celles décrites à l'annexe Posture. Plus : T : Tapis roulant (« treadmill ») ; R : Route ou piste ; R° : Route ou piste probablement (camion) ; TR : Tapis et Route cumulés (« hard surfaces »).

Année AUTEURS Conditions expérimentales	(Espèce, nombre, catégorie, poids [moyen])	Surcoût des auteurs & unité utilisée	Surcoût en		
			kJ/kg.km	kcal/kg.km	
1945 BRODY (in CLAPPERTON 1964, ...)	(Bovins) (Cheval)	0,46 kcal/kg.km	1,93	0,46	
		0,39 kcal/kg.km	1,63	0,39	
1964 CLAPPERTON	Chb-Nourris (Mouton, ≈ 45 kg)	T	0,54 kcal/kg.km	2,26	0,54
1974 OSUJI	[Mouton « type » de 50 kg, nourri]		0,59 kcal/kg.km	2,47	0,59
1974 TAYLOR <i>et al.</i> (Gazelle d'Arabie <i>Gazella gazella</i> , 3 m. ad., 23,2 kg)	T	0,16 mlO ₂ /g.km	≈ 3,23	≈ 0,77	
		Msq - Sans doute nourris QR=? (Chèvre <i>Capra hircus</i> , 3 f. ad., 28 kg)	T	0,18 mlO ₂ /g.km	≈ 3,64
1977 BROCKWAY & GESSAMAN (Cerf élaphe, 3 m. 2 ans castrés, 68 kg)	Δ T		2,6 J/kg.m	2,6	0,62
1978 COHEN <i>et al.</i> * (Wapiti, <i>C. canadensis nelsoni</i> , 5 j., 48 kg) QR=0,82	Δ R		0,22 mlO ₂ /g.km	4,44	1,06
1978 GATES & HUDSON (Wapiti, <i>Cervus canadensis</i> , 2 f., 10 mois, 157 kg)	Δ T		0,49 kcal/kg.km	2,05	0,49
1978 WHITE & YOUSEF (Rennes d'Alaska, 2 f. ad., 93 kg) QR=0,89	Δ R		0,099 mlO ₂ /g.km	2,03	0,49
1979 ROBBINS <i>et al.</i> * (Wapiti, <i>C. c. nelsoni</i> , 5 j. ≤ sevrage, 34-66 kg)	Δ R		(= 1 kcal/kg.km)	(= 4,19)	(= 1)
1981 MEIXNER <i>et al.</i> (Cheval, 11 ad., 560 kg + charge 100 kg) QR=?	Δ		(0,097 lO ₂ /animal.m)	(= 3,5)	(= 0,84)
1984 NILSSEN <i>et al.</i> (Renne de Svalbard, 2 ad., ≈ 64 kg)	T	3,56 J/g.km	3,56	0,85	
		Msq - Nourris - ZNF (Rennes norvégiens, 1/2 dom., 2 ad., ≈ 76 kg)	T	2,67 J/g.km	2,67
1984 PARKER <i>et al.</i> (Wapiti, <i>C. e. nelsoni</i> , 1 j.<4 mois, 42 kg) (Fig. 1)	Δ R°	0,0011 kcal/kg.m	4,6	1,1	
		(8 Wapitis <i>C.e.n.</i> & 5 Cerfs muets, <i>O. h.</i>) (< 18 mois, médiane. 81 kg)	Δ R°	2,97 P _c ^{-0,34} kcal/kg.km	≈ 2,79
1985b FANCY & WHITE (Caribou, <i>R. t. granti</i> , ≤ 2, 22 mois) Msq - Nourris	T		(≈ 2 kJ/kg.km)	(= 2)	(= 0,48)
1986 LUICK & WHITE (Caribou d'Alaska, 6 j., 23-57 kg)	Δ T		0,071 - 0,148	1,46 - 3,04	0,35 - 0,73
	QR=0,89 (marche) (Caribou d'Alaska, 1 ad. 109 kg)	Δ T	0,072 mlO ₂ /g.km	1,48	0,35
	(<i>Rangifer tarandus</i>)				
QR=0,91 ? (Renne d'Alaska, 11 mois, 111 kg)	Δ T		≈ 0,1 mlO ₂ /g.km	≈ 2,06	≈ 0,49
1987 FANCY & WHITE (Caribou, <i>R. tarandus</i> , ad., 83-124 kg) QR=0,90	T		0,068 - 0,095 mlO ₂ /g.km	1,4 - 1,96	0,33 - 0,47
Msq - Sans doute nourris					
1989 DAILEY & HOBBS (Bighorn, <i>Ovis canadensis</i> , 3 j. + 1 Y., 44,1 kg)	Δ TR		0,245 mlO ₂ /g.km	4,95	1,18
	QR=0,82 (Chèvre des Rocheuses, <i>O. americanus</i> , 3 j. + 1 Y., 29,5 kg)	Δ TR		0,26 mlO ₂ /g.km	5,25
1992 BOOTH <i>et al.</i> (3 Poneys moy. 116 kg)	Δ T		1,01 J/kg.m	1,01	0,24

* Cohen *et al.* (1978) et Robbins *et al.* (1979) : mêmes auteurs, mêmes animaux, expérimentation et mesure.

ANNEXE 6

MONTÉE / DESCENTE : SURCOÛTS DE MONTÉE ET GAINS DE DESCENTE RELEVÉS DANS LA LITTÉRATURE

Abréviations diverses (catégorie, unités) : voir annexe Posture. Δ , \diamond : pour le nom latin des espèces et les conditions expérimentales (appareillage, alimentation), voir l'annexe Posture (Δ) ou l'annexe Locomotion (\diamond).

MONTÉE (surcoût)

Année AUTEURS	(Espèce, nombre, catégorie, poids [moyen])	Valeur des auteurs & unité utilisée	Surcoût exprimé en :		Efficacité calculée (en %)
Conditions expérimentales	Pente		$kJ/kg.km.^{\circ}inclin.$ $\uparrow (\times \sin 1^{\circ})$ $J/kg.m \text{ vertical}$	$kcal/kg.km.^{\circ}inclin.$ $\uparrow (\times \sin 1^{\circ})$ $cal/kg.m \text{ vertical}$	
1964 CLAPPERTON \diamond	(Mouton \approx 45 kg) Pentes 1/22 & 1/11 soit \approx 2,6° & 5,2°	6,36 cal/kg.m vert.	0,465 26,6	0,111 6,36	37,8 %
1972 YOUSEF <i>et al.</i> (in Fancy & White, 1985a, Tab. 5)	(Ane <i>Equus asinus</i> , 253,5 kg) Pente \leq 9,6°	30,12 J/kg.m vert.	0,526 30,12	0,126 7,20	32,5 %
1977 BROCKWAY & GESSAMAN Δ	(Cerf élaphe, 3 m. Pentes 7° & 14° castrés, 68 kg)	21,5 J/kg.m vert.	0,375 21,5	0,090 5,14	45,5 %
1978 WHITE & YOUSEF Δ	Pente \approx 2,9° (Rennes d'Alaska, 2f. ad., \approx 93 kg)	4,68 cal/kg.m vert. (Effic. 50 %)	0,342 19,6	0,082 4,68	50 %
	Pente \approx 5,1°	7,40 cal/kg.m vert. (Effic. 32 %)	0,541 31	0,129 7,40	31,6 %
1978 COHEN <i>et al.</i> — (1979 ROBBINS <i>et al.</i>) (Wapiti, <i>C.c.n.</i> , 5 j. < sevrage, 48 kg) Δ	Pente 4,2° QR=0,82	0,05 mlO ₂ /g.km.4,2° inclin. 13,8 J/kg.m vert. (Effic. 71 %)	0,240 13,8	0,057 3,3	70,9 %
	Pente 11,7°	0,12 mlO ₂ /g.km.11,7° inclin. 12,1 J/kg.m vert. (Effic. 81 %)	0,211 12,1	0,050 2,9	80,9 %
1984 PARKER <i>et al.</i> Δ	(Cerf mulot, 5 j., 14-24 kg) Pente <u>14,3°</u> (Wapiti, 5 j., 28-145 kg)	5,99 cal/kg.m vert. 5,73 cal/kg.m vert.	0,438 25,1 0,419 24	0,104 5,99 0,100 5,73	39 % 40,8 %
1987 FANCY & WHITE \diamond	(Caribou, 5 ad., 87-116 kg) Pentes 4,9° à 6°	22,63 J/kg.m vert. (Effic. 43,3 %)	0,395 22,63	0,094 5,41	43,3 %
1989 DAILEY & HOBBS Δ	(Bighorn, 1 j., 27 kg) Pente 3,4° (Chèvre des Rocheuses, 1 j., 23,7 kg)	18,67 J/kg.m vert. 14,42 J/kg.m vert.	0,326 18,67 0,252 14,42	0,078 4,46 0,060 3,45	52,4 % 67,9 %
	(Bighorn, 5 j. + 1 Y., 31-69 kg) Pente <u>21,5°</u> (Chèvre des Rocheuses, 3 j. + 1 Y., 16-42 kg)	38,2 J/kg.m vert. 37,1 J/kg.m vert.	0,667 38,2 0,647 37,1	0,159 9,13 0,155 8,86	25,6 % 26,4 %

DESCENTE (gain)

Année AUTEURS	(Espèce, nombre, catégorie, poids [moyen])	Valeur des auteurs & unité utilisée	Gain exprimé en :		Efficacité calculée (en %)
			$\frac{kJ}{kg.km.^\circ inclin.}$ ↑ (x sin 1°) J/kg.m vertical	$\frac{kcal}{kg.km.^\circ inclin.}$ ↑ (x sin 1°) cal/kg.m vertical	
1972 YOUSEF <i>et al.</i> (in Fancy & White 1985a)	Pente - 5,7° (Ane <i>Equus asinus</i> , 254 kg)	4,69 J/kg.m vert.	0,082 4,69	0,020 1,12	47,9 %
	Pente - 9,6°	0,96 J/kg.m vert.	0,017 0,96	0,004 0,23	9,8 %
1978 WHITE & YOUSEF	Pente - 5 % ≈ - 2,9° (1 f.)	1,67 cal/kg.m vert. (Effic. 71 %)	0,122 7	0,029 1,67	71,4 %
Δ (Rennes d'Alaska, ≤ 2 f. ad., ≈ 93 kg)	Pente - 9 % ≈ - 5,1° (2 f.)	1,38 cal/kg.m vert. (Effic. 59 %)	0,101 5,78	0,024 1,38	59 %
1978 COHEN <i>et al.</i> (Wapiti, <i>C.c.n.</i> , 5 j. <sevrage, 48 kg)	Pente - 4,2°	0,02 mlO ₂ /g.km.4,2° inclin. (Effic. 56 %)	0,096 5,51	0,023 1,32	56,3 %
Δ QR=0,82	Pente -11,7°	0,07 mlO ₂ /g.km.11,7° inclin. (Effic. 72 %)	0,122 7	0,029 1,67	71,5 %
1984 PARKER <i>et al.</i> (fig. 2+texte).	(Wapiti <i>C.e.n.</i>) 25 kg	$2,97 P_c^{-0,34} - 0,72 P_c^{-0,12**}$ (Effic. 87 %)	0,149 8,55	0,036 2,04	87,4 %
Δ Pente -14,3°	Calcul sur formules* pour 3 poids types				
	80 kg	(Effic. 25 %)	0,072 4,13	0,017 0,99	42,2 %
	150 kg		0,043 2,47	0,010 0,59	25,3 %
1987 FANCY & WHITE	(Caribou, <i>R.t.g.</i> , 5 ad.)	6,02 J/kg.m vert. (Effic. 61,5 %)	0,105 6,02	0,025 1,44	61,5 %
◇ Pentas -4,2° à -5,6°					
1989 DAILEY & HOBBS	(Bighorn, 1 j., 35,2 kg)	2,73 J/kg.m vert.	0,048 2,73	0,011 0,65	27,9 %
Δ Pente -21,5°	(Autres bighorns : 2 j. + 1 Y., 40,9-68,6 kg, coût de descente > coût horizontal ↔ Gain et efficacité < 0) (Chèvre des Rocheuses, 1 Y., 42 kg)	2,07 J/kg.m vert.	0,036 2,07	0,009 0,49	21,1 %
	(Autre chèvre des Rocheuses : 1 j., 35,8 kg, coût de descente > coût horizontal ↔ Gain et efficacité < 0)				

* Cette formule signifie : Gain = [Coût total horizontal - Coût total de descente], les coûts étant exprimés, dans les deux équations de régression utilisées, en kcal par kg et par km parcouru (à l'horizontale & sur une pente descendante de 14,3°, respectivement)

↔ Gain (en kcal/kg.m vertical) = $(2,97 P_c(kg)^{-0,34} - 0,72 P_c(kg)^{-0,12}) / \sin 14,3^\circ$

NB : Tant pour le coût horizontal que pour le coût de descente, les points correspondant aux mesures dans Parker *et al.* (1984, fig. 2) sont peu dispersés les uns par rapport aux autres et par rapport à la courbe de régression ; les valeurs calculées en utilisant les formules de régression peuvent donc être considérées comme proches des mesures brutes (non données). Et les efficacités ainsi calculées correspondent aux efficacités mentionnées par les auteurs.

ERRATUM

MANN, C.S., JANEAU, G., AULAGNIER, S. & SPITZ, F. — Evaluation des dépenses énergétiques au quotidien chez les ongulés sauvages *in natura* : analyse bibliographique des éléments disponibles pour une approche additive. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 2002, 57 : 279-327.

– Page 300, Tabl. 1, § « Animal : debout/couché », avant-dernière ligne (Wapiti *Cervus elaphus nelsoni*), référence auteurs : **Parker et al. 1984** (à la place de Renecker et al. 1978)

– Page 303, encadré dans le texte, formule :

$$\begin{array}{ccccccc}
 \text{Energie totale dépensée.} & E = a, & \text{surcoût de locomotion} & \times & v, & \text{vitesse} & + & b, & \text{ordonnée à l'origine} \\
 \text{à vitesse } v, \text{ par } \underline{\text{unité de}} & & \text{(unité de distance)} & & \text{(distance/unité de temps)} & & & & \text{(unité de temps)} \\
 \text{temps (animal entier)} & & & & & & & & \\
 & & \longleftarrow \text{Surcoût de locomotion} & & \longrightarrow & & \longleftarrow \text{dépense énergétique en position} & & \longrightarrow \\
 & & \text{par unité de temps} & & & & \text{debout (par unité de temps)} & &
 \end{array}$$

(i.e. : c'est le produit de a par v , et non a tout seul, qui représente le surcoût de locomotion par unité de temps)

– Page 306, formule de Fedack & Seeherman : « (Reptiles, > **60 espèces**, 14 g à 70 kg) » et, en ligne 6-7 du § de milieu de page : « La formule... sur **un grand** nombre... » (et non « sur un plus grand nombre »)

– Page 307, Fig. 7, unités de l'axe des ordonnées : **kJ/kg.km** (et non kJ/kg.h)

– Page 320, Formule (2), (b), avant-dernier § : « Les résistances thermiques Γ_{Hb} et r_e ainsi définies sont donc exprimées, non pas en degrés (Kelvin ou Celsius) **par $W.m^{-2}$** , unité classiquement rencontrée... » (et non : « ou en $W.m^{-2}$ »),

– Page 322 : « 1978 CHAPTEL & HUDSON... 67,8 kg... moy. $\approx \frac{100}{32} \times \mathbf{0,445}$ kcal/kg.j... » (et non : CHAPEL, 67 kg et 0,0045)

– Page 323 : DAILEY & HOBBS : « [s : + 23 %-29 % **pour les 2 espèces**] »