

DÉTERMINATION DU MÉTABOLISME ÉNERGÉTIQUE DES POUSSINS DE PERDRIX GRISE (*PERDIX PERDIX*) PAR LA MÉTHODE A L'EAU DOUBLEMENT MARQUÉE

F. REITZ

Institut National Agronomique Paris-Grignon, 75231 PARIS CEDEX 05

L. A. BUSCARLET

Centre d'Etudes Nucléaires Cadaraches, Service de Radio Agronomie, BP. 1

J.M. PINET

Institut National Agronomique Paris-Grignon, 75231 PARIS CEDEX 05

MOTS CLÉS: Perdrix grise (*Perdix perdix*), poussins, métabolisme énergétique, eau, marquage isotopique.

RÉSUMÉ

Dans le but d'apprécier l'adéquation entre la ressource en arthropodes du milieu de plus en plus réduite par l'emploi des pesticides et les besoins du poussin de perdrix grise, des mesures de métabolisme ont été effectuées chez 133 oiseaux d'élevage d'âge compris entre 3 jours et 3 semaines, période pendant laquelle le régime alimentaire est essentiellement insectivore.

Chez 2 lots placés respectivement dans des conditions d'élevage et dans un milieu semi-naturel la fraction de l'énergie assimilée utilisée pour le métabolisme d'entretien a été calculée d'après: 1. la quantité de CO₂ produit par respiration mesurée par la méthode du double marquage isotopique de l'eau (HT¹⁸O) et, 2. l'estimation de l'équivalent énergétique du CO₂ produit basée sur la composition alimentaire et le rendement d'assimilation.

Pour l'ensemble des oiseaux la production journalière moyenne est de 42 ± 6,8 ml de CO₂ par gramme de poids vif ce qui correspond à 1 ± 0,16 KJ/gpv/j. Chez les oiseaux élevés en milieu semi-naturel la respiration est significativement plus élevée soit 52 ± 8 ml CO₂/gpv/j. La méthode du double marquage de l'eau appliquée pour la première fois aux animaux en croissance conduit à une légère sous-estimation des besoins énergétiques par rapport à la méthode du bilan calorimétrique mais présente une bonne reproductibilité. Sans rivale pour les mesures sur le terrain cette méthode a permis d'établir la relation entre les besoins énergétiques et le poids vif compris entre 10 et 70 g:

$$y = 1,12 x - 2,82.$$

La perdrix grise sauvage est une espèce menacée en Europe occidentale en général (COLES, 1982). En France, ses effectifs sont de l'ordre de deux millions d'individus (PINET et al., 1981). Dans la plupart des régions, la densité réelle atteint à peine 50% de la potentialité du territoire. Les causes de régression sont diverses, assez bien connues mais leur quantification est imprécise. Parmi celles-ci, les pratiques agricoles sont à l'origine d'une pression indirecte négative par l'intermédiaire des façons culturales, des disparitions d'éléments fixes du paysage, des produits de traitement. Pour ce dernier volet, l'Office National de la Chasse a engagé depuis plusieurs années des recherches visant à déterminer l'effet indirect des traitements sur la rarefaction de la ressource alimentaire du poussin, ressource constituée d'arthropodes durant les trois premières semaines de sa vie. Après traitement, il subsiste toujours une certaine quantité d'arthropodes. Aussi, est-il nécessaire de connaître « la ration de survie » du poussin. Il faut donc évaluer ses besoins alimentaires, la comparaison entre besoins et ressources du milieu indiquera alors l'importance d'un éventuel déficit dans la ressource alimentaire.

Cette détermination se fait selon l'équation générale du bilan énergétique utilisé en écologie (LAMOTTE et BOURLIERE, 1967)

$$EI = EA + NA \quad (1)$$

$$EA = PS + R \quad (2)$$

$$d'où EI = NA + PS + R \quad (3)$$

avec EI = énergie ingérée; EA = énergie assimilée (ou énergie métabolisable dans la terminologie zooteknique); NA = énergie non assimilée ou rejecta (féces, urines, gaz); PS = équivalent énergétique de l'accroissement tissulaire (ou production secondaire); R, fraction de l'énergie assimilée utilisée par l'animal pour sa respiration; métabolisme d'entretien, métabolisme de base, synthèse de nouveaux tissus, activités diverses... se traduisant par la production de CO₂.

Le but de ce travail est de déterminer R. La technique utilisée à l'eau doublement marquée est celle décrite par LIFSON (1966) que nous avons précédemment employée pour déterminer le bilan énergétique des subadultes (PINET et al., 1982). Il s'agit ici, compte tenu des enseignements obtenus, de réaliser le même travail sur des poussins, donc sur des animaux en croissance, expérience doublement originale dans la mesure où aucun auteur ne semble avoir utilisé cette technique à de tels stades.

D'autre part, nous exposerons dans une autre publication les résultats obtenus pour P.S. Comme le rapport EAEI est connu par ailleurs, l'ensemble du bilan énergétique du poussin de perdrix grise sera ainsi déterminé.

1. MÉTHODES ET EXPÉRIMENTATION

Tous les oiseaux employés sont des oiseaux d'élevage provenant du Centre Expérimental de l'Office National de la Chasse à St-Benoist (Yvelines). Nous avons utilisé au total 133 oiseaux dont 97 ont donné

des résultats interprétables fournissant au total 120 points-expérience, certains oiseaux étant utilisés deux fois.

CONDITIONS D'ÉLEVAGE

Les résultats de métabolisme ont été obtenus dans deux types de conditions:

— pour 118 oiseaux, dès leur arrivée de l'écluse de St-Benoist, ils sont placés dans des cages d'élevage pour poussins domestiques (environ 90 x 45 x 20 cm), ayant un plancher en treillis métallique pour l'élimination aisée des déjections. Les poussins resteront dans ces cages pendant toute la durée de l'expérimentation. Le chauffage de ces installations est assuré en plaçant dans chacune d'elles une lampe à rayonnement enrichi d'infrarouge. La hauteur de la lampe est réglée de manière à ce que la température varie de 40 °C au niveau du plancher à l'aplomb de la lampe à 25 °C à l'extrémité de la cage. Les oiseaux choisissent ainsi la température leur convenant le mieux (OGLIVIE, 1970; BLEN, 1978 sur caille japonaise). Cependant, ce chauffage artificiel se traduit par un éclairage constant des percheaux:

— pour 15 oiseaux, les expériences ont été menées en milieu semi-naturel, dans un parc grillagé de 8 m², découvert, placé dans une petite parcelle de prairie à l'herbe assez rase. Les 15 poussins utilisés sont adoptés dès leur éclosion par une poule couveuse de race naine « Cayenne » qui assure leur protection en particulier thermique.

Dans toutes les expériences, les poussins reçoivent à volonté de l'aliment composé, sous forme de semoules de taille différente selon l'âge. Cette nourriture est composée de céréales, d'issues de céréales de soja et suivant la provenance de farines de poissons ou de viande. L'eau de boisson est fournie à volonté.

CONDITIONS D'UTILISATION DE LA TECHNIQUE A L'EAU DOUBLEMENT MARQUÉE

En 1981, la solution initiale d'²H₂ ¹⁸O contenait 97% d'excès isotopique, 97,1% en 1982. Nous ajoutons à chaque lot de 5 ml de cette solution, 30 µl d'eau tritiée à 200 mCi/ml. La solution d'injection a par conséquent une activité tritiée de 1,2 mCi/ml, soit environ 1,1 10⁶ pW/µl (impulsions par minute). Cette solution est utilisée en injection intrapéritonéale à raison de 5 µl par gramme de poids vif, soit 50 µl pour des poussins de 3 jours, 100 µl pour des poussins âgés de 9 ou 10 jours, 150 µl pour ceux âgés de 17 jours, et 500 µl pour les subadultes de 6 semaines. La radioactivité de l'eau injectée (6 µCi/g poids vif, ou gpv) ne représente pas le 1/10^e de ce qui est jugé comme maximum admissible chez les mammifères (FEINENDEGEN, 1967).

Les prises de sang échelonnées dans le temps, selon le protocole expérimental ci-dessous, sont effectuées par sectionnement de la veine

sous cubitale. Le sang, recueilli à l'aide d'une micropipette, est placé dans un tube hépariné. Chaque prélèvement, représentant 10 à 200 µl de sang, est congelé et conservé à -18°C. Les échantillons sont rache en emballage isotherme.

Les techniques de mesure de l'¹⁸O et du tritium ont été indiquées dans des travaux précédents (PINET et al., op. cit., BUSCARLET et al., 1978).

La formule du calcul du volume de CO₂ est celle de NAGY (1960) établie pour une masse d'eau corporelle (MEC) variant linéairement avec le temps

$$V_{CO_2} = \frac{51,86 (W_2 - W_1) \ln \left(\frac{O_1^2 H_2^2 O_2^2 H_4^2}{(M_1 + M_2) L_n (W_2^2 W_1^2)} \right)}{1}$$

M₁, M₂, poids initial et final de l'animal; W₁, W₂, masse d'eau corporelle initiale et finale de l'animal; O₁², O₂², teneur initiale et finale en ¹⁸O; H₁², H₂², teneur initiale et finale en D ou T.

Enfin, la MEC est obtenue par lyophilisation.

PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Le but de cette recherche étant d'apprécier l'adéquation entre la ressource en arthropodes du milieu et les besoins du poussin, nos expériences ont porté sur des animaux d'âge compris entre 3 jours et 3 semaines, période pendant laquelle la proportion d'arthropodes dans leur régime est exclusive ou largement prédominante.

La manipulation consiste à injecter de l'eau tritiée dans les conditions décrites ci-dessus, puis à effectuer une prise de sang dans les conditions variable après cette injection: approximativement 24 h, 48 h ou 72 h. Sauf pour les poussins de 3 jours, il est en général possible d'effectuer deux prélèvements sur le même animal. La mortalité postopératoire est faible (m < à 3%), mais un certain nombre de prélèvements est révélés inutilisables: quantité de sang insuffisante (< à 50 µl), élimination quasi-totale du ¹⁸O... Le tableau 1 indique les différentes expériences réalisées.

Ce protocole permet en conséquence d'évaluer la respiration R pour des intervalles de temps variables après l'injection. Si l'effet du choc opératoire n'est pas trop important, ces différentes valeurs doivent être comparables. Nous verrons ce qu'il en est.

La durée maximale des expériences est choisie en fonction des résultats obtenus lors du travail préliminaire sur subadultes, mais aussi grâce à l'observation du comportement alimentaire de jeunes poussins en élevage: le poussin ingère chaque jour une quantité d'eau représentant au moins la moitié de son poids. Cette vitesse de renouvellement étant supérieure à celle des subadultes (36%), les prélèvements de sang ont été limités aux 72 h suivant l'injection.

TABLEAU 1
Nombre d'oiseaux, d'oiseaux utilisables, de points-expériences,
et modalités expérimentales

TABLE 1
Number of birds, number of usable birds, number of experimental points
and experimental conditions

Date expérience	Nombre d'oiseaux	Age initial des oiseaux (en jours)	Nombre d'oiseaux utilisables	Nombre de points expériences	Poids vif moyen	Conditions expérimentales
06-1981	47	3	29	29	11,0 ± 1,1	En laboratoire 25 < θ < 40°
	25	10	17	26	26,7 ± 4,2	
	20	17	12	21	54,8 ± 8,1	
07-1981	10	9	7	9	24,1 ± 2,4	En laboratoire
	6	42	6	6	143 ± 17	
07-1981	15	9	13	20	18,7 ± 1,6	En parc extérieur
07-1982	10	10	9	9	26,2 ± 4,8	En laboratoire
TOTAL	133			120		

TABLEAU 2
Gain de poids journalier, ramené au poids initial (%) de poussins recevant une injection et de témoins. Aucune différence n'est significative au seuil de 5%

TABLE 2
Daily weight increase as a percentage of the initial weight of chicks receiving an injection, and controls (p > 0.05)

Traitement	3-4 j	3-5 j	10-12 j	17-22 j
Oiseaux en expérience	12,7 ± 1,6	11 ± 1,8	10,6 ± 2,1	8,4 ± 1,3
Témoins	12,9 ± 2,4	10,8 ± 3,6	11,8 ± 3,3	8,0 ± 1,3

Pour chaque expérience, un lot-témoin est soumis aux mêmes conditions d'élevage, mais ne reçoit pas d'injection. Aucune différence de croissance n'a pu être mise en évidence (Tableau 2). En revanche, on remarque un retard important de croissance pour les poussins disposés en milieu semi-naturel par rapport à ceux maintenus au laboratoire: 20,9 g contre 26,4 g, (différence significative p < 0,001). Cette observation, jointe à des différences de constitution biochimique (travail à paraître), traduit un retard de la synthèse tissulaire. Celle-ci est due, soit à une activité plus intense, soit à des dépenses de régulation thermique plus grandes, soit encore au fait que ces poussins ne s'alimentent pas la nuit, contrairement à ceux maintenus en laboratoire.

II. RÉSULTATS

1. REMARQUES PRÉLIMINAIRES

L'analyse de l'ensemble des échantillons a révélé l'impossibilité d'utiliser les prises de sang effectuées entre 1 h et 3 h après l'injection. En effet, les éléments marqués ne sont pas apparus dans l'eau corporelle de manière homogène, le rapport des deux mesures différant généralement de celui des deux éléments dans le témoin des solutions d'injection. Ainsi, pour des poussins de 3 jours, nous obtenons un rapport $\frac{q \text{ HTO}}{E^{18}O}$ de 987 ± 40 IPM/ $\mu\text{l}\%$ (^{18}O) alors qu'il devrait être constant et égal à 1070. Nous verrons dans la discussion générale les raisons de cet écart. D'autre part, la teneur en eau des poussins est considérée comme ne variant pas pendant l'expérience. En conséquence, les MEC initiales et finales ont été calculées par le produit des poids vifs (pv) des animaux en début et en fin d'expérience, par la teneur en eau. La variation de la MEC en fonction du poids a été établie. L'utilisation de la régression linéaire correspondante (MEC = 0,712 pv + 0,57;

TABLEAU 3
Résultats d'analyse pour des poussins d'âge initial 10 jours, les prélèvements de sang étant effectués 24 H, 48 H, 72 H après l'injection

TABLE 3
Results of analysis for chicks initially aged 10 days, blood samples taken 24 H, 48 H, 72 H after injection

N° identification	% m.S final	Poids vif initial	Masse H ₂ O initiale	Poids vif final	Masse H ₂ O finale	POUSSINS D'ÂGE INITIAL 10 JOURS					
						24 H		48 H		72 H	
						q HTO E ¹⁸ O	mICO ₂ /j /g p.v.	q HTO E ¹⁸ O	mICO ₂ /j /g p.v.	q HTO E ¹⁸ O	mICO ₂ /j /g p.v.
03	23,9	15,5	11,8	18,82	14,32			2 586	46		
04	25,9	24,3	18,01	29,84	22,11			2 592	46		
05	26,9	26,7	19,52	32,35	23,65			2 775	62		
06	27	25,5	18,62	33,4	24,38	2 397	47	2 798	64		
07	25,8	26,4	19,59	36,4	27,01			2 668	53		
08	23,9	21,5	16,36	24,86	18,92	2 335	39	2 505	39		
09	25	20,7	15,53	23,61	17,71	2 373	46	2 497	37		
10	25,8	26,8	19,89	32	23,74			2 522	40		
11	24,2	20,8	15,72	27,61	20,87			2 585	46		
12	25,5	18,4	13,71	26,04	19,4	2 346	39			2 851	46
13	24,8	21,7	16,32	25,81	19,41	2 444	59	2 615	48		
14	27,1	25,9	18,88	35,66	26	2 398	46			2 991	53
15	25,2	22,2	16,61	28,56	21,36	2 441	59	2 467	34		
17	27	26,7	19,49	39,6	28,91	2 423	49				
18	25,7	24	17,83	33,1	24,59	2 433	53			2 919	50
19	24,6	21,8	16,44	32,73	24,68	2 403	46				
20	27,2	24,7	17,98	35,31	25,71	2 452	54			2 831	44
			Moyenne	30,3	22,48		49		47		48
			Ecart-type	5,4	3,75		7		10		4

1. MEC et pv en g) conduirait à un écart moyen de 3% sur les poussins de 3 jours pour l'évaluation de la MEC initiale. Celle-ci est obtenue par le complément à 1 de la teneur en matière sèche obtenue par lyophilisation.

A l'issue du calcul de la production de CO₂ utilisé, par la formule de NAGY (4), nous avons éliminé toutes les valeurs aberrantes: métabolisme négatif, valeurs différant de plus de 50% de la moyenne de même que celles concernant des poussins morts en cours d'expérience ou n'ayant pas pris de poids.

2. LE MÉTABOLISME RESPIRATOIRE

Le tableau 3 donne un exemple de résultats pour des oiseaux âgés de 10 jours. Le tableau 4 présente sous une forme agrégée, l'ensemble des résultats. Ceux-ci montrent une homogénéité satisfaisante.

En effet, toutes les valeurs moyennes (tableau 4) se situent dans un intervalle compris entre 31 et 52 ml CO₂ produits par gramme de poids vif et par jour. En conséquence, la valeur moyenne du métabolisme de respiration d'un poussin de perdrix, rapporté à l'unité de poids, peut être estimée à 42 ml CO₂/gpv/j, à moins de 20% près (42,13 ± 6,84).

Cependant, au niveau individuel (exemple, colonne 10, tableau 3), l'hétérogénéité est importante. Par exemple, pour un âge et une durée d'expérience choisis, l'écart-type dépasse fréquemment le cinquième de la moyenne, en particulier chez les jeunes poussins. Cela implique des valeurs individuelles, même rapportées au poids variant du simple au double. Ces variations sont aussi fonction de l'intervalle de temps séparant l'injection de la prise de sang. C'est en effet pour les périodes courtes inférieures ou égales à 48 h que l'on trouve les plus fortes hétérogénéités. Une interprétation possible de ce phénomène serait le choc physiologique causé aux animaux par la manipulation opératoire. La respiration plus importante des jeunes poussins (3 jours), pendant les premières 24 h (différence significative $p < 0,01$) confirmerait ce point de vue. En revanche, la différence est inverse pour les poussins de 17 jours, ou même ceux de 9 jours élevés à l'extérieur. Ces écarts ne peuvent être valablement expliqués.

Les valeurs obtenues au-delà de 24 h sont beaucoup plus homogènes. Cependant, les faibles teneurs en ¹⁸O mesurées à 72 h pour les poussins de 3 jours, à 96 h et 120 h pour les poussins de 17 jours (respectivement 0,34‰ et 0,41‰) incitent toutefois à la prudence.

Les poussins élevés à l'extérieur ont, quant à eux, un métabolisme de respiration relativement moins variable d'un individu à l'autre. L'effet du choc opératoire passé (l'écart-type sur 7 mesures du métabolisme à 24 h vaut 38% de la moyenne), l'amplitude de variation à 48 h n'est plus que de 15% de la moyenne (52 ± 8 ml CO₂/gpv/j). Cette constance se retrouve, nous le verrons, dans la composition corporelle. A poids égal ces poussins se distinguent ainsi de ceux élevés en laboratoire par des niveaux de respiration plus élevés (différence significative $p < 0,001$).

TABLEAU 4

Variations de la production de CO₂ selon la durée de l'expérience et l'âge des poussins, évaluée par HT¹⁸O - E: poussins élevés à l'extérieur en semi-liberté

TABLE 4

Variation in CO₂ production by length of experiment and age of chicks, expressed as HT¹⁸O.
E: chicks reared outside the study area under semi-controlled conditions

Age initial (j et nombre de mesures)	Poids vif moyen (g)		Production CO ₂ sur 24 h		Production CO ₂ sur 48 h		Production CO ₂ sur 72 h		Production CO ₂ sur 96 h		Production CO ₂ sur 120 h	
			ml/j	ml/j.g (pv)	ml/j	ml/j.g (pv)	ml/j	ml/j.g (pv)	ml/j	ml/j.g (pv)	ml/j	ml/j.g (pv)
3 (23)	11,0 1,1	m ± S	460 151	42 11	345 85	31 7	386 96	34 4				
9E (13)	18,7 1,6	m ± S	764 312	40 15	986 186	52 8						
9 (7)	24,1 2,5	m ± S	844 185	34 8	942 327	40 15						
10 (17)	26,8 4,2	m ± S	1321 278	49 7	1223 394	47 10	1346 253	48 4				
17 (12)	54,8 8,1	m ± S	1737 262	32 2	2390 378	48 8	2621 702	44 5	2667 495	49 5	2434 95	42 8

Moyenne et écart-type de l'ensemble des résultats par unité de poids: 42,13 ± 6,84 ml/g pv/j

3. LES DÉPENSES ÉNERGÉTIQUES DE RESPIRATION

Pour évaluer ces dépenses, il est nécessaire de disposer d'un coefficient d'équivalence énergétique pour le CO₂ produit. La valeur de ce coefficient est déterminée par la composition en protéides, lipides, glucides de l'aliment composé ingéré: à savoir, 27%, 2%, 48% du poids frais. Ces valeurs doivent cependant être corrigées par les rendements d'assimilation différents établis par CROSS (1966) sur des poussins de la même espèce, nourris avec un aliment de composition similaire. Le rapport d'assimilation $\frac{A}{I}$ vaut respectivement 81%, 79%, 64%. La partie organique assimilée serait donc constituée de 40% de protéides, 3% de lipides, 57% de glucides. A l'aide des valeurs données par JACQUOT et al. (1961) pour l'équivalent énergétique d'un litre de CO₂ produit par la combustion de chacun de ces constituants (respectivement 24 kJ, 28 kJ, 21 kJ) on déduit le coefficient recherché, à savoir 22,5 kJ/l CO₂. Cette valeur est légèrement différente de celle utilisée en 1981 (21,6 kJ/l CO₂) car nous n'avons alors pas pris en compte les rendements d'assimilation.

C'est la seule évaluation que nous pouvons faire car nous ne connaissons pas le quotient respiratoire réel des animaux étudiés. Il peut être estimé à 0,87 par l'équation de BAROTT et PRINGLE (1946). NAGY, dans l'ensemble de ses études utilise un QR de 0,8, tandis que LEFÈVRE (1964) prend une valeur théorique pour le pigeon en vol. De plus, ce quotient varie d'un animal à l'autre. Dans certaines conditions, en particulier pour des animaux en croissance rapide, il peut s'écarter des limites habituellement fixées de 0,71 à 1 (WIEGERT, 1968). On ne peut plus alors déterminer d'équivalent énergétique (KING et FARNER, 1961).

Les valeurs énergétiques de respiration sont alors obtenues par simple multiplication (tableau 5 et courbe figure 1). Ces besoins varient de 0,77 kJ à 1,19 kJ/gpv/j, la moyenne s'établissant à $1 \pm 0,16$ kJ/gpv/j. La droite de régression linéaire ajustée à l'ensemble des points s'écrit: $Y = 1,12 X - 2,82$ (X, poids vif en g; Y, besoins énergétiques de respiration en kJ/j).

Cette méthode à HT¹⁸O nous a ainsi permis d'évaluer le métabolisme de la respiration du poussin de perdrix grise.

III. CRITIQUE ET DISCUSSION DES RÉSULTATS

1. ANALYSE DES ERREURS POUVANT INTERVENIR LORS DE L'UTILISATION D'HT¹⁸O

Cette méthode implique un certain nombre d'hypothèses, discutées dans les publications classiques de LIFSON et de NAGY que nous ne reprendrons pas ici. Nous discuterons cependant de deux aspects particuliers. Tout d'abord, pour déterminer la valeur initiale de ¹⁸O et T,

TABLEAU 5

Bilan énergétique de poussins d'âges différents R est évalué par HT¹⁸O; PS* par calorimétrie; E poussins élevés à l'extérieur en semi-liberté, m ± S = moyenne ± écart-type

TABLE 5

Energy balance of chicks at different ages, R was calculated by HT¹⁸O; PS by calorimetry; E chicks reared outside the study area under semi-controlled conditions m ± S = mean ± standard deviation

Age initial (j) et nombre	m ± S	Poids vif moyen (g)	PS* (g/j)	R		PS hJ/j	A		P/A (%)
				hJ/j	hJ/jg (pv)		hJ/j	hJ/jg (pv)	
3 (23)	m ± S	11,0 1,1	1,07 0,48	8,5	0,77	7,0	15,5	1,40	44 12
				2,7	0,21		4,9	0,36	
9E (13)	m ± S	18,7 1,6	2,31 0,34	22,3	1,19	15,1	37,4	1,99	41 5
				4,2	0,17		5,2	0,18	
9 (7)	m ± S	24,1 2,5	2,32 0,45	21,7	0,90	15,1	36,8	1,54	42 6
				6,8	0,31		9,4	0,41	
10 (17)	m ± S	26,8 4,2	2,99 0,96	28,9	1,07	19,6	48,5	1,79	40 5
				7,9	0,17		13,2	0,28	
17 (12)	m ± S	54,8 8,1	4,0 1,0	57,8	1,06	26,4	84	1,54	31 5
				11,4	0,13		15	0,19	

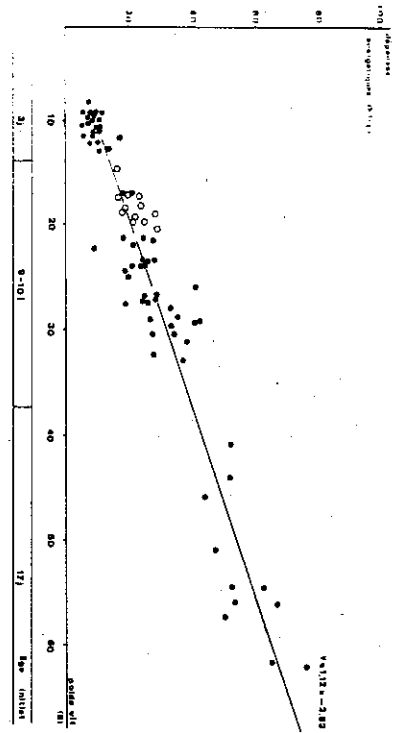


Fig. 1 : Métabolisme énergétique des poussins en fonction de leur poids vif moyen pendant l'expérience : Energie respiratoire

● Poussins en cage, chauffage artificiel
○ Poussins en semi-liberté, poule couveuse

Figure 1 : Relationship between chick energy metabolism and their average live weight at the time of experiment : respiratory capacity

● Chicks in heated cage
○ Chicks under semi-controlled conditions, incubated by a hen

ncus prenons le rapport des éléments marqués dans la solution et non dans le sang de l'animal (adaptation selon BUSCARLET). La durée de l'expérience est habituellement la période séparant les deux prises de sang : initiale et finale. Dans notre cas, cette période est le temps exact écoulé entre l'injection et la prise de sang donnant les valeurs finales de quantité de T et d'excès isotopique de ^{18}O . Le calcul est donc effectué comme si les éléments marqueurs diffusaient aussitôt et totalement dans la masse d'eau corporelle de l'animal. En fait, la vitesse d'apparition de ces éléments dans le compartiment sanguin est variable selon l'espace, entre individu de la même espèce, et même selon le mode d'injection (NAGY et COSTA, 1980). Ainsi, PACE et al. (1947) montrent, malheureusement sur deux lapins seulement, que le tritium atteint déjà sa concentration maximale dans le sang moins d'une demi-heure après une injection intraveineuse. SMITH et SYKES (1974) observent par comparaison que ce type d'injection permet une dilution plus rapide que l'injection sous-cutanée. Pour ce mode opératoire, on trouve fréquemment citées dans la littérature, des valeurs de 2-3 h pour une dilution totale de tritium. Nos résultats calculés sous une période exacte de 48 h d'expérience (par exemple) peuvent alors sous-estimer la réalité, l'élimination des éléments marqueurs ne reflétant le métabolisme total de

TABLEAU 6

Etude de la répétabilité de la méthode HT^{18}O : mesures à deux périodes différentes sur des animaux de même âge (poussins de 10 jours et subadultes de 6 semaines)

TABLE 6

Study of the repeatability of the HT^{18}O method : measurements at two different times with animal of the same age (10 day - old chicks and 6 weeks-old subadults)

Date expérience	Nombre de mesures	Age des poussins	Poids vif moyen	R ICO_2/j	R $\text{mICO}_2/\text{g/j}$
09-1980	7	6 semaines	155 ± 20	6,04 ± 1,38	40,0 ± 3
07-1981	5	6 semaines	143 ± 17	5,87 ± 1,43	42 ± 15
Degré de signification	/	/	NS	NS	NS
07-1981	17	10 jours	26,8 ± 4,2	1,223 ± 0,394	45,6 ± 10
07-1982	3	10 jours	26,2 ± 4,8	1,244 ± 0,275	47,5 ± 11
Degré de signification	/	/	NS	NS	NS

l'animal que pendant 45-46 h. Le biais éventuel ne peut être évalué de manière précise, mais il est certainement inférieur au rapport $\frac{48}{45}$

soit 6%. L'élimination de T et ^{18}O commence de toute manière dès l'apparition de ces éléments dans l'eau corporelle. Mais au début de l'expérience, cette élimination n'est pas proportionnelle à la quantité totale injectée.

Le mode de calcul suppose également que la production de CO_2 ne varie pas selon un rythme circadien (réajustement de la durée de l'expérience à 24 h, 48 h ou 72 h précises). C'est une hypothèse générale quant à l'utilisation de l'eau doublement marquée. On peut la considérer comme vérifiée pour des animaux soumis à un éclairage permanent.

D'autre part, nous supposons qu'après dilution dans la MEC, le rapport T/ ^{18}O est identique dans l'eau corporelle de l'animal et dans la solution d'injection. Des prises de sang effectuées 1 à 3 h après l'injection montrent qu'il n'en est rien. Si l'on calcule les rapports entre les quantités mesurées dans le sang des animaux et les quantités d'éléments injectés par rapport à la MEC initiale, on constate qu'il existe d'une manière constante, un écart entre les pourcentages de T et de ^{18}O apparus. Cette différence, toujours de même signe ($\%T < \%^{18}\text{O}$) est indépendante de l'âge des perdreaux et de la durée séparant la prise de sang de l'injection. Deux explications sont envisageables : soit les vitesses de diffusion des deux éléments dans l'eau corporelle des animaux sont différentes. Cependant, nous ne voyons guère quel mécanisme physique pourrait soutenir cette hypothèse d'autant plus que nos résultats ne montrent pas de réduction de l'écart, même plus de 3 heures après l'injection ; soit plus probablement l' ^{18}O et plus encore le tritium se fixent rapidement sur des composants corporels autres que l'eau. Le volume dans lequel se répartit le tritium serait alors supérieur à celui de l' ^{18}O .

Plusieurs auteurs (cf. MAGY et COSTA, 1980) ont montré que le volume d'eau corporelle évalué par dilution d'eau tritiée est supérieur à celui que l'on obtient par passage des carcasses à l'éluve, l'écart pouvant atteindre 13%. LIFSON et MAC CLINTOCK (1966) concluent au même résultat avec le Deutérium.

En conséquence, nous retiendrons que les atomes marqueurs peuvent être échangés et donc perdus, avec des atomes non marqueurs d'un compartiment corporel non aqueux. L'absence de prise en compte du retrait d'une partie du tritium de la MEC entraîne une surestimation de la vitesse de renouvellement de l'eau corporelle et par conséquent, une sous-estimation de la production de CO_2 . Il y a peut-être là une explication possible de la différence avec les résultats obtenus par une autre méthode (bilan calorimétrique à paraire et ci-dessous).

2. REPRODUCTIBILITÉ DES MESURES

Deux expériences complémentaires ont permis d'apprécier des différences éventuelles dans l'aptitude à utiliser la méthode. D'une part, 6 subadultes âgés de 6 semaines sont marqués en juillet 1981. Leur respiration peut alors être comparée à celle des perdreaux de l'expé-

rience préliminaire (PINET et al., septembre 1980). D'autre part, nous avons effectué en juillet 1982 une nouvelle série de mesures sur des poussins de 10 jours (v. résultats tableau 6). Il n'existe aucune différence significative entre les résultats obtenus d'une année sur l'autre. La reproductibilité de cette méthode est donc bonne.

3. COMPARAISON DE LA MÉTHODE HT ^{18}O A UNE MÉTHODE DE BILAN CALORIMÉTRIQUE

Nous donnerons simplement quelques indications sur cette comparaison. Les incertitudes de la méthode fondée sur l'analyse énergétique des aliments ingérés et des rejets sont plus faciles à repérer, la cause majeure de variations étant les aléas de la collecte des rejets. Les valeurs de A et R obtenues par calorimétrie peuvent par conséquent servir de référence.

Là aussi dans une expérience complémentaire, nous avons comparé les dépenses énergétiques par les deux méthodes sur un lot de poussins de 10 jours mis dans les mêmes conditions. Il ressort de ces mesures simultanées, fondées sur les mêmes oiseaux, qu'il existe une différence de 20% entre les deux méthodes d'évaluation du métabolisme (tableau 7). La méthode à l'eau doublement marquée donne des résultats inférieurs à la réalité.

TABLEAU 7

Métabolismes moyens de 9 poussins de 10 jours [poids moyen 26,7 g \pm 4,8 g] établis par deux techniques

Méthode	Average metabolic rates of nine 10 day-old chicks (average weight 26.7 g \pm 4.8 g), as measured by two methods		
	A k J/l	R k J/l	PS/A %
Calorimétrie	54,5	35,3	35
HT ^{18}O	47,4	28,1	40

L'évaluation des besoins énergétiques par la méthode à l'eau doublement marquée est en fait biaisée d'au moins deux manières : tout d'abord, l'équivalent énergétique du CO_2 expiré, calculé d'après la composition de l'aliment est une valeur plus minimale que moyenne. DIEHL et MIRCHA (1973) obtiennent un QR de 0,71 correspondant à une oxydation uniquement lipidique ou à des formes de métabolisme d'animaux en croissance non encore équilibrés. Pour un tel quotient respiratoire, il faut attribuer au CO_2 expiré, une valeur énergétique supérieure à 27 kJ/l, représentant un écart de 20% avec celle utilisée dans ce travail. Ensuite, la détermination du volume de CO_2 produit est elle-même sujette à caution (voir § III. 1).

4. CONCLUSIONS

C'est la première fois, à notre connaissance, que la méthode à l'eau doublement marquée $HT^{18}O$ est utilisée sur des animaux en croissance. Nous avons obtenu sur au moins 120 points-expériences des résultats cohérents sans doute assez proches de la réalité (une différence de moins de 20% est apparue lors de la mesure du métabolisme de respiration par la méthode du bilan énergétique). Nous avons identifié un certain nombre de causes de variations dont l'importance pourra être appréciée par une amélioration des connaissances sur la chétiqque des produits marqués dans un organisme en croissance. Nous avons confirmé ou précisé un certain nombre de conditions techniques (prélèvement initial du sang, un temps suffisant après l'injection à déterminer dans chaque cas, injecter une quantité d'eau suffisante pour qu'il reste au moins 1% d'excès isotopique ^{18}O dans le sang de l'animal lors du prélèvement final, espacer ces deux prélèvements pour réduire l'effet du choc opératoire, prélever au moins 100 μ de sang pour l'analyse).

Ceci étant nos mesures indiquent pour le poussin de perdrix grise les dépenses énergétiques de respiration d'environ 1 kJ/gpv/j, une droite de régression permettant de déterminer les valeurs entre 10 g et 70 g, l'extrapolation étant possible jusqu'à 150 g grâce à des mesures supplémentaires. Pour des poussins de poids vif compris entre 10 g et 100 g, les dépenses de respiration s'établissent donc entre 10 kJ et 100 kJ par jour. En utilisant l'équation de régression déterminée $Y = 1,12 \text{ pv} - 2,82$ (avec $Y =$ métabolisme kJ, $\text{pv} =$ poids vif en gramme) on obtient respectivement 8,4 kJ/j et 109 kJ/j. Ces besoins représentent environ la moitié des besoins alimentaires totaux (communication à paraitre).

L'évaluation de ces besoins énergétiques totaux permet de franchir la première étape dans la connaissance du bilan alimentaire du poussin. Une deuxième étape consistera à déterminer la valeur énergétique de la ressource disponible (arthropodes divers) durant les mois de mai et juin. Ce travail a été réalisé et fera l'objet d'une prochaine publication. La comparaison des deux termes du bilan permettra alors de reconnaître l'importance du gain ou du déficit alimentaire. Cette approche analytique est indispensable pour préciser les directions d'aménagement du milieu en vue de compenser un éventuel déficit alimentaire.

A Paris, le 13 juin 1983

BIBLIOGRAPHIE

- BABOTT H.G., PRINGLE E.M., 1946. — Energy and gaseous metabolism of the chicken from hatch to maturity as affected by temperature. *J. Nutr.* 31 : 35-50.
- BLEM C.R., 1978. — Energetics of young Japanese quails, *Coturnix coturnix japonica*. *Camp. Biochem. Physiol.* série A, 59, 2, 219-223.
- BUSCARLET L.A., PROUX J., GERSTER R., 1978. — Utilisation du double marquage HT^{18} dans une étude de bilan métabolique chez *Locusta migratoria migratoriolides*. *J. Insect. Physiol.* 24 : 225-232.

- COLES C.L., 1982. — Espace et faune sauvage en l'an 2000, 9^e journée cynégétique Châteauroux.
- DIELH B., MIRCHA A., 1973. — Bioenergetics of nesting red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *Condor* 75 : 259-264.
- FEMENDEGEN, 1967. — Tritium-labeled molecules in biology and medicine. New York Academic Press, pp. 344.
- JACQUOT R., LEROY A.-M., SIMONNET H., COURVOISIER F., WEBER M., LEBARS H., 1961. — Nutrition animale. Volume 2. Ballière et fils, 6^e éd. Paris.
- KING J.R., FARMER D.S., 1961. — Energy metabolism, thermoregulation, and body temperature, p. 215-288 in MARSHALL, A.J., Biology and comparative physiology of birds, vol. II. — Academic Press, New York, NAGY K.A. and COSTA D. (1960) — Water flux in animals: analyses of potential errors in the tritiated water method. *Am. J. Physiol.* 238 (5) R : 454-465.
- LEFEBVRE E.A., 1964. — The use of $D_2^{18}O$ for measuring energy metabolism in *Columbia fivica* at rest and in flight. *Auk* 81 : 403-416.
- NAGY K.A., 1980. — CO_2 production in animals: analysis of potential errors in the doubly labeled water method. *Am. Physiol. Soc.* 238 (5) : 466-473.
- OGILVIE D.M., 1970. — Temperature selection in day-old chickens (*Gallus domesticus*) and young Japanese quail (*Coturnix japonica*). — *Can. J. Zool.* 48 : 1295-1298.
- PAGE N., KLEIN L., SCHACHMAN H.X., HARENST M., 1947. — Studies on body composition IV: Use of radioactive hydrogen for measurement in vivo of total body water. *J. Biol. Chem.* 168 : 159-469.
- PINET J.-M., LANDRY P., WEBER J.-L., 1981. — Méthodologie pour l'élaboration des comptes de la faune sauvage. Rapport office National de la Chasse, 79 p.
- PINET J.-M., BUSCARLET L.A., GARRIGUES R., REITZ F., 1982. — Renouvellement de l'eau corporelle et bilan énergétique chez la perdrix grise (*Perdix perdix*). *Acta Oecol. Applic.* 3, 1, 79-94.
- SMITH B.S.W., SIKES A.R., 1974. — The effect of route of dosing and method of estimation of tritiated water space on the determination of total body water and the prediction of body fat in sheep. *J. Agric. Sci.* 82 : 105-112.
- WIEGERT R.G., 1978. — Thermodynamic considerations in animal nutrition. *Amer. Zoologist* 8 (1) : 71-81.

ENERGY REQUIREMENTS OF GREY PARTRIDGE (*PERDIX PERDIX*) CHICKS DETERMINED BY THE DOUBLY LABELLED WATER METHOD

F. REITZ, L.A. BUSCARLET, J.M. PINET

KEY WORDS : Grey partridge (*Perdix perdix*), chicks, energy metabolism, water, isotopic marker.

SUMMARY

This paper reports the results of measurements of the metabolic rates of 133 artificially raised grey partridge chicks (*Perdix perdix L.*) aged between three days and three weeks. Two groups were studied, one in cages and one in semi-natural conditions.

The fraction of the assimilated energy required for maintenance was calculated from (1) the amount of CO_2 produced, measured by the doubly labelled water method ($HT^{18}O$) and (2) an estimate of the energy equivalent of CO_2 based on knowledge of the composition of the food and of its digestibility.

The overall average daily respiration rate was $42 \pm 6.8 \text{ ml CO}_2 \cdot \text{g}_{\text{NW}}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$. In semi-natural conditions the respiration rate was significantly higher ($52 \pm 8 \text{ ml CO}_2 \cdot \text{g}_{\text{NW}}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$) than in the cages ($40.17 \pm 5.54 \text{ ml CO}_2 \cdot \text{g}_{\text{NW}}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$).

The doubly marked water method, here applied for the first time to growing birds, probably led to an underestimate of the true energy requirements for maintenance (c. 20%), but this method has good reproducibility and is unrivalled for measurements in the field. The energy requirements for maintenance of birds weighing 10 to 70 g are given by the equation $y = 1.22x - 2.82$.

BESTIMMUNG DES ENERGIE-STOFFWECHSELS VON REBHUHN-KÜKEN (PERDIX PERDIX L.) ANHAND DER HT^{18}O (ÜBERSCHWERES WASSER) - METHODE

F. REITZ, L.A. BUSCARLET, J.M. PINET

SCHLÜSSELWÖRTER: Rebhuhn (*Perdix perdix*), Küken, energiestoffwechsel, HT^{18}O - Methode.

ZUSAMMENFASSUNG

Zur Einschätzung des Äquivalents zwischen dem durch Pulverisation von Schädlingsbekämpfungsmitteln immer mehr zurückgehenden Anthropoden-Angebot und dem Nahrungsbedarf des Rebhuhn-Kükens (*Perdix perdix* L.) wurden Metabolismus-Messversuche an 133 Zuchtküken im Alter von 3 Tagen bis 3 Wochen durchgeführt. Während dieser Periode besteht das Nahrungsspektrum vornehmlich aus Insekten.

Bei 2 jeweilig künstlich gezüchteten und in halbnatürlichem Milieu aufwachsenden Kükengruppen wurde der Anteil der assimilierten Energie für den Betriebsstoffwechsel anhand von zwei Faktoren berechnet: 1° — der CO_2 — Quantität, die durch die Atmung produziert und mit Hilfe der Methode des doppelt isotopisch markierten Wassers (HT^{18}O) gemessen wird und 2) — der Schätzung der CO_2 — Energie-Äquivalenz auf Grund der Nahrungszusammensetzung und der Assimilationsrate.

Für die Gesamtzahl der untersuchten Vögel liegt die mittlere Tagesproduktion bei $42 \pm 6,8 \text{ ml CO}_2$ pro Gramm Lebendgewicht, was einem Wert von $1 \pm 0,16 \text{ K}^1/\text{gLg/T}$. entspricht. Bei im halbnatürlichen Milieu grossgezogenen Vögeln ist die Atmung signifikant mit $52 \pm 8 \text{ ml CO}_2/\text{gLg/T}$. höher. Die erstmalige Anwendung der H^{18}O — Methode auf heranwachsende Tiere führt zu einer leichten Unterschätzung des Energiebedarfs im Vergleich zu der kalorimetrischen Schätzungsmethode. Dank jedoch der guten Wiederholbarkeit hat es die auf diesem Gebiet konkurrenzlose Methode ermöglicht, die Beziehung zwischen dem Energiebedarf und dem Lebendgewicht (10 - 70 g) in der Formel $y = 1,12 \times - 2,82$ auszudrücken.

Übers. K. Ebner