

## Renouvellement de l'eau corporelle et bilan énergétique chez la perdrix grise, *Perdix perdix*

J. M. Pinct

*Institut National Agronomique Paris-Grignon, 75231 Paris Cedex 05*

L. A. Buscarlet

*Centre d'Études Nucléaires Cadarache, Service de Radioagronomie, B. P. 1*

R. Garrigues

*Office National de la Chasse, Paris*

F. Reitz

*Institut National Agronomique Paris-Grignon, 75231 Paris Cedex 05*

### RÉSUMÉ

L'utilisation du double marquage  $HT^{18}O$  a permis d'établir chez des jeunes perdrix grises un bilan hydrique et énergétique dans des conditions proches de l'état naturel. Le taux de renouvellement de l'eau calculé d'après  $HTO$  seul est voisin de 37 % du pool d'eau moyen par jour. Il est nettement supérieur au taux de consommation de l'eau apportée par la nourriture sèche ou même fraîche, ce qui indique un besoin élevé d'eau de boisson chez les animaux d'élevage. La respiration déterminée *via*  $HT^{18}O$  est de 0,026 ml de  $CO_2$ /minute/g et le métabolisme de 29 kcal/jour dont 21 attribuables au métabolisme d'entretien et 8 au métabolisme de croissance.

La comparaison de ces résultats aux estimations des ressources du milieu permettra par la suite de connaître les chances de survie de cette espèce.

**MOTS-CLÉS :** *Perdrix grise - Métabolisme - Besoins en eau - Budget énergétique - Eau marquée isotopiquement.*

### ABSTRACT

The use of water doubly labelled with  $HT^{18}O$  allowed to measure the hydric and energetic budgets in young grey partridges in semi-natural conditions. The water turnover rate determined from  $HTO$  alone was about 37 % of the mean water pool per day. It was higher than the rate of water consumption from the dry and even the fresh food showing important need of drinking water in these animals. The respiration determined with  $HT^{18}O$  amounted 0.026 ml of  $CO_2$ /minute/g and owed to a respiratory quotient of 0.97. The metabolism was equal to 29 kcal/day; 21 kcal/day were spent for maintenance and 8 for growing.

Compared with the estimation of the natural resources these results will permit in the future a better knowledge of chances for survival in this species.

**KEY-WORDS:** *Grey partridge - Metabolism - Water requirements - Energetic budget - Isotopically labelled water.*

### 1. — INTRODUCTION

La perdrix grise a longtemps été un gibier traditionnel des chasses céréalières, « les perdrix que le Chat Botté des Contes de Perrault offre au marquis de Carabas »

étant un témoignage de leur abondance d'antan. Cependant, depuis de nombreuses années, on assiste à un déclin des effectifs, dont les causes sont finalement assez mal comprises. S'agit-il d'une pression de chasse excessive dans des milieux plus ouverts, offrant moins d'abris, d'un effet de la multiplication de certains prédateurs (renard) ou de conséquences directes ou indirectes des modifications des pratiques agricoles ?

De nombreux travaux ont été consacrés à l'observation des variations d'abondance des effectifs en fonction des fluctuations de paramètres écologiques (climat, ressources alimentaires) et, à un moindre degré, des caractéristiques des paysages agricoles (voir PESSON & BIRKAN, 1977). Ces études aboutissent le plus souvent à constater l'effet de paramètres climatiques sur des paramètres démographiques, par exemple température et pluviométrie du printemps et nombre de jeunes par femelle en août-septembre. Cependant, ces analyses sont rarement explicatives des causes de mortalité. Aussi pour répondre à des préoccupations de l'Office national de la Chasse, avons-nous envisagé une orientation complémentaire de ces approches. Nous nous proposons de déterminer par des méthodes écophysiologicals les « besoins » de la perdrix grise (besoin en énergie, en azote, en eau...), puis de comparer ces besoins aux ressources offertes par le milieu. De l'adéquation entre la demande et l'offre dépendra dans une certaine mesure le taux de survie. Cette première note sur le budget énergétique et le renouvellement de l'eau corporelle s'inscrit dans cette perspective.

Les études de budget énergétique sur des animaux sauvages sont pratiquement impossibles à mener dans des conditions proches de celles du milieu naturel. Les méthodes classiques d'étude du métabolisme, qu'elles soient directes (calorimètre) ou indirectes (bilan d'ingestion et d'excrétion ou mesure des échanges respiratoires) doivent être utilisées en laboratoire. L'étude des besoins énergétiques pour diverses activités nécessite alors le recours à des artifices tels que, chez les oiseaux, l'utilisation d'un tapis roulant pour calculer l'énergie demandée par la marche ou la course (BRACKENBURY & AVERY, 1980) (FEDAK *et al.*, 1974) ou encore d'une soufflerie pour le vol (TÜCKER, 1966).

Depuis la mise en évidence par LIFSON *et al.* (1949) que l'oxygène contenu dans le gaz carbonique expiré est en équilibre isotopique avec l'oxygène de l'eau corporelle de l'animal, il est possible de déterminer la production de  $\text{CO}_2$  et donc le métabolisme par une nouvelle méthode indirecte, utilisant des radioisotopes de l'hydrogène et de l'oxygène. Celle-ci possède l'avantage de pouvoir être utilisée sur des animaux maintenus dans leur milieu naturel. La seule contrainte est la capture de l'animal avant et après l'expérience. HALLS & BRYANT (1979) ont rassemblé et comparé divers résultats obtenus par cette technique avec ceux fournis par une méthode plus classique. En général, le dosage isotopique surstime le taux d'élimination de  $\text{CO}_2$ , dans une proportion moyenne de 7,1 % (les valeurs extrêmes de l'écart étant de 3 et 12,4 %).

L'emploi d'une telle méthode est limité à de petits animaux pour des raisons de coût. On trouve ainsi des travaux sur insectes : *Locusta migratoria migratorioides* (BUSCARLET *et al.*, 1978); sur lézards déserticoles (NAGY & SHOMAKER, 1975; BENNETT & NAGY, 1977); sur rongeurs : *Peromyscus formosus* (MULLEN, 1970; MULLEN & CHEW, 1973), *Peromyscus crinitus* (MULLEN, 1971 a), *Dipodomys merriami* et *D. microps* (MULLEN, 1971 b); sur marsupiaux (NAGY *et al.*, 1978). Chez les animaux, LEBEVRE (1964) a été le premier à utiliser l'eau doublement marquée pour évaluer l'énergie nécessaire au vol chez le pigeon biset. Plus UTTER & LEBEVRE (1970, 1973) étudient la dépense énergétique du vol et le budget énergétique journalier pendant la

couvaison du martinet pourpre (*Progne subis*). Enfin, HALLS & BRYANT (1979) déterminent le métabolisme énergétique de l'hirondelle de fenêtre (*Delichon urbica* L.) pendant la couvaison.

Notre travail consiste en une expérimentation préliminaire pour mesurer les vitesses d'élimination de  $^{18}\text{O}$  et de HTO, chez de jeunes perdrix d'élevage et apprécier la précision des mesures, ceci en vue d'études ultérieures sur des oiseaux sauvages.

## 2. — MÉTHODES ET EXPÉRIMENTATION

### 2.1. PRINCIPE

La méthode est fondée sur l'étude, au moyen des isotopes, des flux d'oxygène et d'hydrogène au sein de l'animal soumis à l'expérience. L'hydrogène marqué, injecté (deutérium ou tritium selon les études) sous forme d'eau, est dilué par l'hydrogène non marqué provenant de l'eau des aliments et de l'eau de boisson et éliminé sous forme d'eau d'excrétion, de respiration. Il en est de même de l'oxygène marqué ( $^{18}\text{O}$ ), éliminé en plus par le  $\text{CO}_2$  produit. On peut ainsi calculer le volume de ce dernier par la différence de vitesse de renouvellement des deux éléments. Il suffit ensuite de convertir le volume de  $\text{CO}_2$  produit en équivalent calorifique. Les deux éléments marqués peuvent être injectés, soit ensemble sous la forme  $\text{HT}^{18}\text{O}$  ou  $\text{D}_2^{18}\text{O}$ , soit séparément à quelques jours d'intervalle (MULLEN, 1971 a).

De nombreuses hypothèses sont faites lors de l'utilisation d'une telle méthode; on considère en particulier que :

- l'élimination du deutérium (ou du tritium) se fait uniquement par élimination d'eau.
- l'élimination de l'oxygène  $^{18}\text{O}$  se produit seulement par perte d'eau et production de gaz carbonique.

— il y a équilibre isotopique entre l'oxygène et l'eau corporelle et du  $\text{CO}_2$  éliminé.

LIFSON *et al.* (1955), puis LIFSON & MCCINTOCK (1966) étudient ces diverses hypothèses et montrent que l'erreur commise en admettant celles-ci est négligeable. NAGY (1975) récapitule les données relatives à l'utilisation de cette technique.

### 2.2. EXPÉRIMENTATION

Pour des raisons de coût, l'expérience préalable porte sur 8 perdrix âgées de 5 à 6 semaines, de poids brut initial compris entre 117 g et 162 g, nourries exclusivement avec des aliments composés distribués en granulés. Ces animaux sont prélevés, au moyen d'une épingle, dans une « bande » d'élevage d'environ 300 oiseaux, la bande étant située dans une volière de 50 m de long, un quart de celle-ci étant totalement couvert.

Chaque animal reçoit en injection intrapéritonéale 0,5 ml de  $\text{HT}^{18}\text{O}$  (0,981 d'excès isotopique, 1  $\mu\text{Ci}$  environ/ $\mu\text{l}$  de HTO). Après l'injection, l'animal est remis avec ses congénères. Il ne sera ensuite isolé que de courtes périodes au moment des prises de sang.

Au bout d'un temps variable de 2, 4, 8 ou 11 jours, un prélèvement d'environ 150  $\mu\text{l}$  de sang est effectué par incision de la veine sous-cubitale (protocole donné dans le tableau I). Les échantillons transportés du centre d'élevage (Saint-Benoît) à Paris sont alors centrifugés, puis stockés au réfrigérateur. A la fin de l'expérience, l'ensemble des échantillons est transporté au C. E. N. de Cadarache, Département de Biologie, Service de Radioagronomie, où les dosages de  $^{18}\text{O}$  et HTO sont effectués. Pour éviter d'éventuels biais dus à la modification de la composition du sang, il est nécessaire de maintenir pendant tous les transports une température basse.

#### — Mesure de $^{18}\text{O}$

100  $\mu\text{l}$  de plasma sont mis en présence de 1 ml de  $\text{CO}_2$  non marqué. Après une semaine, l'équilibre isotopique étant atteint, l'excès isotopique de  $^{18}\text{O}$  est mesuré par introduction du  $\text{CO}_2$  dans un spectromètre de masse ( $\text{CH}_4$ ) et mesure des pics 44 ( $\text{C}^{18}\text{O}^{16}\text{O}$ ) et 46 ( $\text{C}^{16}\text{O}^{18}\text{O}$ ). La dilution de l'oxygène de l'échantillon par celui du  $\text{CO}_2$  ajouté, de 0,8 % environ, n'est pas prise en compte dans les calculs.

## — Mesure de HTO

Après la mesure au spectromètre de masse, le plasma est cryosublimé (distillation sous vide à froid) ; l'eau recueillie est pesée, mélangée avec un liquide scintillant et mesurée dans un spectromètre bêta.

## 3. — RÉSULTATS

## 3.1. ÉLIMINATION DE HTO. RENOUELEMENT DE L'EAU CORPORELLE

Le tableau I et la courbe, figure 1a, montrent la diminution d'activité de HTO au cours de l'expérience d'une durée de 11 jours, diminution due à l'élimination d'eau corporelle par la respiration, les fèces, les urines, donc d'eau marquée, le renouvellement se faisant à partir d'eau alimentaire non marquée. Pour calculer le taux journalier de renouvellement de la masse d'eau corporelle (« pool » ou MEC), on admet que l'eau ingérée se répartit entre deux compartiments :

— L'eau stockée dans les liquides internes, valeur qui sera mesurée par l'augmentation de poids de l'animal après avoir effectué la correction due à l'augmentation de poids sec.

— L'eau de sortie éliminée sous différentes formes.

Dans ce cas, le système répond à un équilibre dynamique exprimant que la variation de la masse d'eau corporelle est égale au bilan des [entrées — sorties d'eau]. On peut alors écrire

$$(1) \quad \overset{0}{W} = \overset{0}{Q} + \overset{0}{S} \quad \overset{0}{W} = \text{vitesse d'entrée de l'eau}$$

$$\overset{0}{Q} = \text{augmentation de la MEC}$$

$$\overset{0}{S} = \text{vitesse de sortie de l'eau.}$$

Si la masse d'eau corporelle était constante, la pente  $K$  de la droite représentant la décroissance d'activité de HTO en fonction du temps mesurerait le taux de renouvellement de l'eau corporelle.

En effet

$$\frac{dQ}{dt} = 0 \quad \frac{dW}{dt} = \frac{dS}{dt} \quad \text{et} \quad \frac{dS}{dt} = K$$

Or, le tableau I, colonne 3, montre que, pour une perdrix donnée, la masse d'eau corporelle augmente d'une manière à peu près linéaire au cours de la durée de l'expérience. Ainsi la perdrix 702 passe de 112 à 159 g en 11 jours (4,37 g/jour), la perdrix 703 de 81 g à 121 g en 11 jours (3,64 g/jour), etc. On peut écrire (2)  $\overset{0}{Q} = a + bt$ . La masse d'eau corporelle étant marquée, l'activité spécifique  $q$  de HTO dans l'eau éliminée est égale à celle du rapport  $\frac{q}{Q}$  au signe près, d'où  $f(Q)/dS = -\frac{q}{Q}$ .

$$\text{On a alors } \frac{dQ}{q} = -\frac{dS}{Q} = -\frac{\overset{0}{W} - \overset{0}{Q}}{Q} dt \text{ d'après (1).}$$

En assimilant la décroissance de HTO à une exponentielle de type  $q = q_0 e^{-kt}$  avec

$$q_0 = \text{teneur en HTO au temps } t = 0$$

$$q = \text{teneur en HTO au temps } t$$

TABLEAU I

Tableau des résultats expérimentaux obtenus sur 8 perdrix (numérotées de 701 à 708). La signification des paramètres est indiquée en tête de chaque colonne. La dernière rangée indique la moyenne et l'écart-type de la série de mesures. Enfin pour chaque perdrix, chacune des rangées 0 jour, 4 jours, 8 jours, 11 jours correspond au nombre de jours écoulés entre l'injection et le prélèvement de sang.

	Poids brut (g)	Poids d'eau (g)	Poids sec (g)	Gain en poids sec par jour	Gain en eau par jour, b	Taux de renouvellement par jour par g	Respiration ml CO <sub>2</sub> /mn/ind.	Respiration ml CO <sub>2</sub> /mn/g
701	0 jour 147 4 jours 162 8 jours 164	102 112 114	45 50 50	0,6	1,5	0,348 0,354 0,369	3,02	0,020
702	0 jour 162 4 jours 207 11 jours 229	112 143 159	50 64 70	1,8	4,3	0,378 0,372 0,365	3,94	0,021
703	0 jour 117 8 jours 157 11 jours 173	81 109 121	36 48 52	1,5	3,6	0,379 0,375 0,370		
704	0 jour 132 2 jours 132 8 jours 153	91 91 112	41 41 47	0,75	2,6	0,378 0,365 0,357	3,28	0,025
705	0 jour 137 11 jours 195	95 133	42 62	1,8	3,5	0,371		
706	0 jour 152 4 jours 167 8 jours 182 11 jours 199	105 115 126 138	47 52 56 61	1,3	3	0,370 0,366 0,359	3,81 5,44	0,029
707	0 jour 137 2 jours 142 4 jours 147 8 jours 172	95 98 102 115	42 44 45 57	2	2,4	0,368 0,365 0,357	3,61 4,80 5,24	0,031
708	0 jour 122 11 jours 184	84 126	38 58	1,8	3,8	0,376		
	161 ± 17	111 ± 12		1,44 ± 0,52	3,09 ± 0,9	0,366 ± 0,008	4,14 ± 0,91	0,026 ± 0,006

on a

$$\frac{dq}{q} = -K$$

d'où

$$W - Q = KQ$$

avec

$$Q = \frac{dQ}{dt} = b$$

il vient

$$W = b + K(a + bt)$$

$$W = \int_0^t W dt = \int_0^t [b + K(a + bt)] dt$$

au temps  $t = 0$ ,  $Q = q$ ,  $W = 0$ ,  $C = 0$ .

D'où la formule de calcul du flux d'eau lorsque la masse d'eau corporelle augmente

$$W = (b + Ka)t + \frac{Kb}{2} t^2$$

Selon cette hypothèse le taux de renouvellement global  $R$  n'est plus  $K$ , mais

$$\frac{dW}{dt} \times \frac{1}{Q} = \frac{b}{Q} + K$$

$$\bar{R} = \frac{b}{Q} + K$$

#### Application numérique

La droite de régression, ajustée à l'ensemble des points, présente, en coordonnées semi-logarithmiques, une pente de  $-0,340$  (fig. 1 a).

Pour la perdrix 705, le calcul du flux d'eau  $W = \int_0^{110} W dt$  pour les 11 jours entre le marquage et le prélèvement final donne (tableau I, colonnes 3 et 5).

$$Q_0 = 95$$

$$Q_{11} = 133$$

$$b = 133 - 95/11b = 3,5$$

$$K = +0,34$$

$$W_0^2 = 35,71 + 0,6t^2$$

$$W = 465 \text{ g d'eau}$$

$$W_j = 42,3 \text{ g.j} [465/11]$$

$$t_r = \frac{W_j}{Q} \quad t_r = 0,371$$

Il est possible de faire ce calcul pour chaque période de prélèvement. Ainsi, pour la perdrix 701 entre 0 et 4 jours, 4 jours et 8 jours, 0 et 8 jours. Pour comparer ces différents résultats, il est nécessaire de ramener le flux d'eau calculé pour une période donnée ( $W$ ) à un flux journalier ( $W_j$ ), puis de rapporter ce flux journalier au poids moyen de la MEC durant la période d'étude ( $\bar{Q}$ ). On obtient alors un taux de renouvellement ( $t_r$ ) par jour et par gramme comparable pour les différents animaux :  $t_r = \frac{W_j}{\bar{Q}}$ . Les résultats sont indiqués dans la colonne 7 du tableau I. Pour  $n = 22$ , on obtient :

$$t_r = 0,366 \pm 0,008$$

Ce résultat signifie que, pour une perdrix de 150 g, ayant une MEC de 100 g, en période de croissance, nourrie avec des granulés, le taux de renouvellement de l'eau corporelle est de 36,6 %. Autrement dit, ses besoins en eau sont de 36,6 g par jour et la masse d'eau corporelle est à moitié renouvelée en 1,9 jour et renouvelée peut équilibrer ses besoins en eau.

Dans l'hypothèse où nous considérons le pool d'eau constant, le flux d'eau est de  $W = Kt \cdot \bar{Q}$ . Pour la perdrix 705, on obtient alors  $W = 0,34 \times 11 \times 114$ ,  $W = 426$  g. En comparant au résultat obtenu précédemment ( $W = 465$  g), on voit que l'hypothèse pool constant conduit à des résultats sous-estimés de 10 % environ.

### 3.2. ÉLIMINATION DE $^{18}\text{O}$ . CALCUL DE LA RESPIRATION

La décroissance logarithmique de l'excès isotopique de  $^{18}\text{O}$  suit une droite de pente  $-0,45$  (fig. 1 b) plus grande que celle correspondant à HTO. La droite d'élimination de  $^{18}\text{O}$  due uniquement à l'élimination de  $\text{CO}_2$ , donc à la respiration, est représentée sur la figure 1 c. La dispersion des points expérimentaux semble moins importante que celle relative à HTO, ceci traduisant peut-être que les échanges d'hydrogène entre l'eau et les molécules organiques sont plus importants que les échanges d'oxygène.

Le calcul de la respiration,  $r$ , exprimée en millilitres de  $\text{CO}_2/\text{ml}/\text{animal}$  est donné par la formule de Nagy (1975) :

$$r = 51,86 \frac{(Q_t - Q_0) \ln \frac{X_0}{X}}{2 \ln \frac{Q_t}{Q_0} \times t \times 60}$$

avec  $Q_0, Q_t$  = masse des pools d'eau au temps 0 et  $t$ ,  
 $X_0, X$  = rapport  $^{18}\text{O}/\text{HTO}$  au début et à la fin de l'expérience.

La respiration (colonne 8, tableau I) varie entre 3,02 et 5,44 ml/ml/animal. La respiration moyenne, ramenée à l'unité de poids est plus constante. On obtient :

$$r = 0,026 \pm 0,006 \text{ en millilitres de } \text{CO}_2/\text{mm}^2/\text{g}$$

Le coefficient de variation est d'environ 23 %.

En dehors des transformations possibles de l'échantillon lors des phases de transport à température ordinaire, une cause d'imprécision réside dans la rapidité du renouvellement du pool d'eau. Ce phénomène, imprévu avant l'expérience, diminue la précision des mesures de <sup>18</sup>O à partir du 8<sup>e</sup> jour. Aussi dans une expérimentation ultérieure, il sera préférable de ne plus effectuer de prélèvement de sang à partir du 8<sup>e</sup> jour. Remarquons que si on doublait le volume d'injection initial, donc le coût, on ne gagnerait que 2 jours environ. Cependant, le rapport volume d'injection/pool, ici de 0,5 % est bon et doit être conservé.

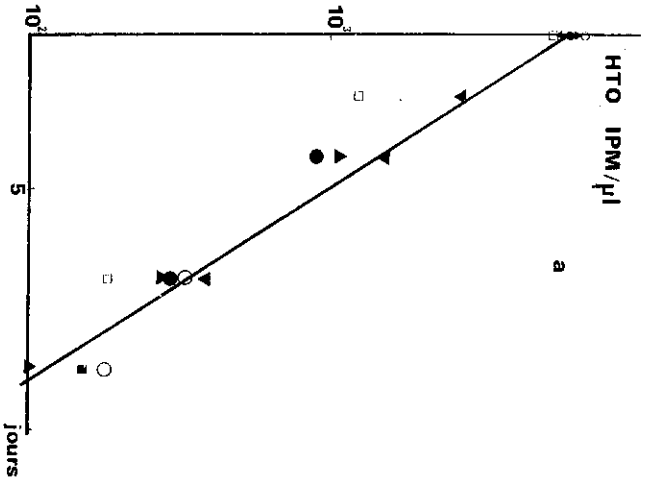


FIG. 1 a.

FIG. 1.

- a) Décroissance de HTO (impulsion par microlitre par minute) dans le temps.
- b) Décroissance de <sup>18</sup>O (% d'excès isotopique) dans le temps.
- c) Élimination de <sup>18</sup>O due à la respiration de CO<sub>2</sub>.

$$y = \left( \frac{^{18}\text{O}}{\text{HTO}} \right)_t / \left( \frac{^{18}\text{O}}{\text{HTO}} \right)_0 \cdot 100$$

Symboles des points dans l'ordre : 701 à 707.

● ○ □ ▣ ▤ ▥ ▦ ▧ ▨ ▩

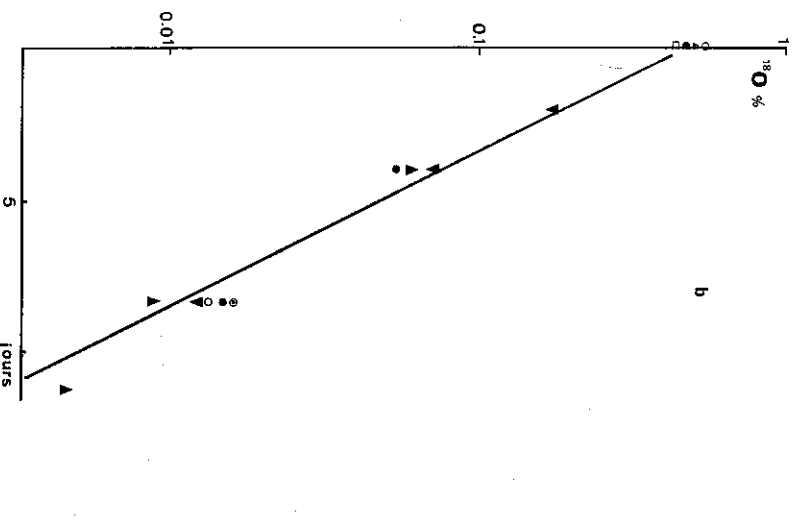


FIG. 1 b.

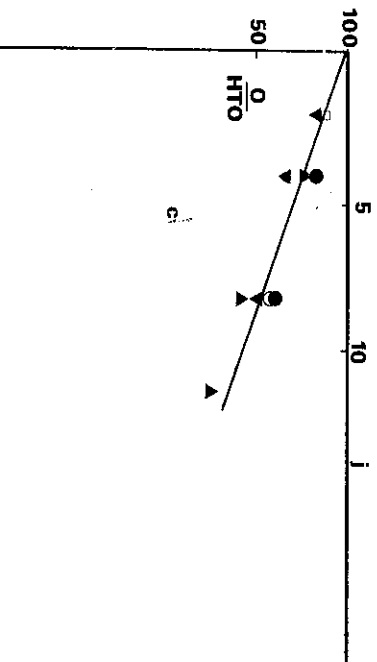


FIG. 1 c.

3.3. CALCUL DU MÉTABOLISME

La connaissance de la quantité de CO<sub>2</sub> expiré journalièrement ne permet de connaître le métabolisme de l'animal que dans la mesure où, au moins, le régime alimentaire de celui-ci est connu. En effet, selon la proportion de glucides, lipides, protéides dans la ration alimentaire, la production de CO<sub>2</sub> et donc la consommation d'oxygène seront différentes. Le quotient respiratoire lié à cette dégradation sera donc différent. Cependant, depuis longtemps, les physiologistes animaux et les zootechniciens ont établi, pour divers types de régime alimentaire, la production de CO<sub>2</sub> ainsi que le métabolisme correspondant. Nous retiendrons les coefficients suivants :

TABLEAU II  
Équivalent calorique d'un litre de dioxyde de carbone en fonction de la valeur du quotient respiratoire.

QR	F. E. E.	
	BROWER <i>et al.</i> , 1964	JACQUOT <i>et al.</i> , 1961
	kcal/l de CO <sub>2</sub>	kcal/l de CO <sub>2</sub>
1	5,07	5,047
0,809	6,64	—
0,800	—	6,000
0,711	5,68	—
0,700	—	6,683

Dans cette expérience méthodologique préliminaire, nous n'avons pas analysé la composition chimique des aliments. Néanmoins, il est possible de calculer le métabolisme des perdrix observées soit en prenant des valeurs extrêmes du QR, soit en prenant une valeur correspondant à l'oxydation d'un aliment de composition probable (glucides # 85 %, protéides # 13,5 %, lipides # 2 %) indiquée sur les étiquettes des sacs de granulés.

Calcul du métabolisme

La production journalière de CO<sub>2</sub> peut être évaluée à :

$$0,026 \text{ mg CO}_2/\text{mn/g} \times 60 \text{ mn} \times 24 \text{ h} \times 150 \text{ g, soit } 5,62 \text{ l/jour.}$$

En prenant différentes valeurs du QR (1,0-0,809-0,800-0,700), on obtient des valeurs du métabolisme quotidien (tableau III). Pour un aliment constitué de 85 % de glucides, 13,5 % de protéides, 2 % de lipides, le QR serait de 0,97. Les données précédentes (tableau II) permettent alors de prendre un équivalent calorique de 5,17 kcal/l de CO<sub>2</sub> exhalé. Le métabolisme est alors de 29,0 kcal/jour (5,62 l/jour  $\times$  5,17 kcal/l).

En conséquence, nous pouvons retenir pour une perdrix de 150 g, élevée avec un aliment composé, pour une température d'ambiance de 14 à 21° C une valeur du métabolisme de 29,0 kcal/jour.

TABLEAU III  
Calcul du métabolisme quotidien en fonction du quotient respiratoire.

QR	Métabolisme quotidien	
1	28,5	28,4
0,809	37,3	—
0,800	—	33,7
0,700	37,5	—
0,97	29,0	—

Cette valeur est-elle vraisemblable? Grâce aux nombreux travaux effectués sur d'autres espèces animales, il est possible de comparer les ordres de grandeur; ceci d'autant plus que, pour beaucoup de physiologistes animaux, le métabolisme est une fonction log-linéaire du poids, W. Nous avons ainsi selon ces auteurs :

- BRODY (1945), MB = 70,5, p<sup>0,73</sup>, M perdrix = 17,7 kcal/jour.
- KING & FARMER (1961), log M = log 80,1 + 0,659 log p, Mp = 23 kcal/jour.
- LASIEWSKI & DAWSON (1967), métabolisme standard : pour les oiseaux autres que les passereaux : log M = log 78,3 + 0,723 log p, Mp = 19,9 kcal/jour.
- KENDRICH (1970), métabolisme d'existence à 30° pour des oiseaux autres que des passereaux : log M = 0,2673 + 0,7545 log p, Mp = 23,7 kcal/jour. p en g.
- ZAR (1968) pour des galliformes (d'après les données de LASIEWSKI & DAWSON (1967)) : log M = log 72,6 + 0,698 log p, Mp = 19,3 kcal/jour.
- MB = métabolisme journalier; Mp = métabolisme journalier de la perdrix.

Ces différentes estimations montrent que le métabolisme peut varier de 17,7 kcal/jour à 23,7 kcal/jour. Nous verrons dans le paragraphe suivant une raison possible pour expliquer cette différence de 8 à 10 kcal/jour que nous observons avec nos propres données.

En conclusion, l'expérience réalisée avec de l'eau doublement marquée nous permet d'indiquer qu'une perdrix d'élevage de 150 g a :

- un flux d'eau journalier de 36,6 g
- un métabolisme de 29,0 kcal/jour

3.4. LE BILAN ÉNERGÉTIQUE ET LES BESOINS EN EAU

3.4.1. Présentation du bilan énergétique et du flux d'eau

L'organigramme de la figure 2 représente les différentes étapes de la dégradation des aliments conduisant à l'équilibre des besoins énergétiques. Il montre la liaison entre le bilan énergétique et le flux d'eau par l'intermédiaire de l'eau de constitution des aliments et de l'eau métabolique. Ce système montre que, en effectuant certaines hypothèses concernant la teneur en eau des aliments, le coefficient d'utilisation diges-

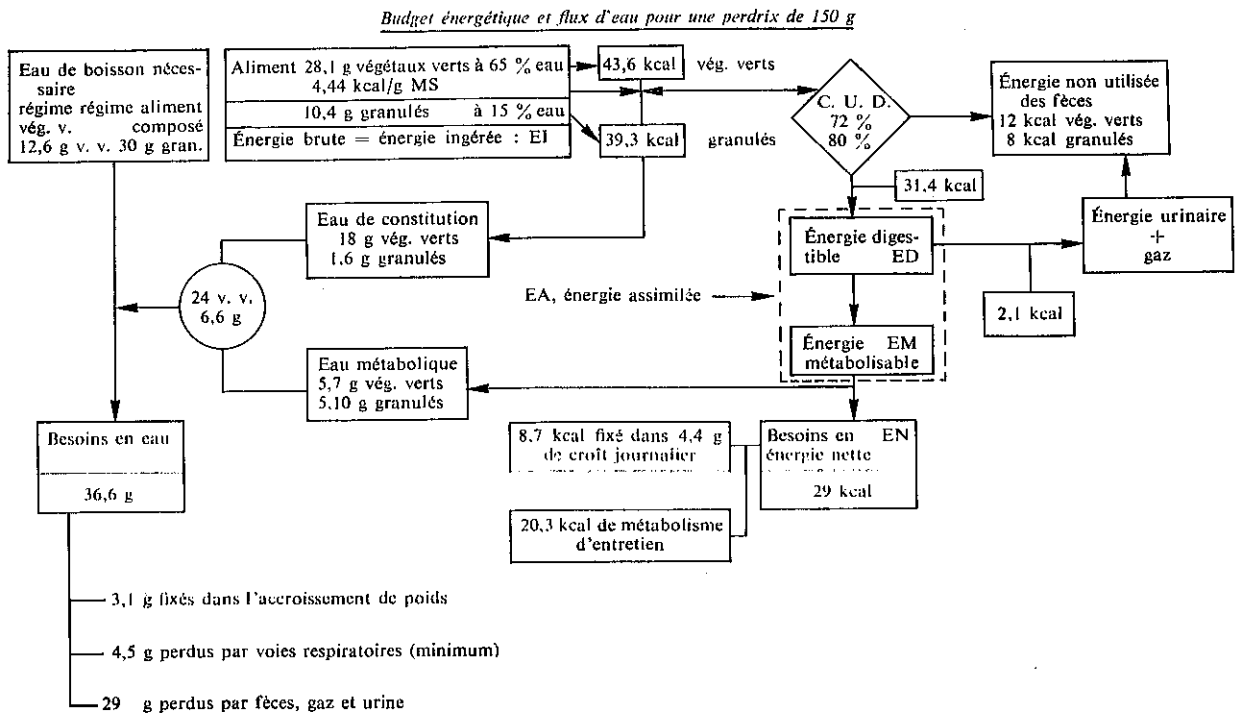


FIG. 2. — Schéma général montrant les relations entre le budget énergétique et le bilan en eau de la perdrix.  
MS : matière sèche, EA : énergie assimilée, ED : énergie digeste, EN : énergie nette, VV : végétaux verts.

live, les pertes urinaires ou respiratoires, il est possible d'équilibrer le flux d'énergie et le flux d'eau. Ce sont ces valeurs inscrites dans chacun des compartiments que nous allons maintenant discuter.

### 3.4.2. Équilibre du bilan énergétique et du flux d'eau. Discussion

La première étape consiste à porter pour les besoins en énergie nette et en eau les valeurs trouvées pour le métabolisme dans la première partie de notre travail, à savoir 29 kcal/jour et 36,6 g d'eau. Ceci suppose que les besoins correspondent au flux mesuré par la technique à l'eau doublement marquée. En ce qui concerne le métabolisme, nos données sont supérieures d'environ 8 à 10 kcal à celles fournies par la littérature (v. § 3.3). Cet écart s'expliquerait par le fait qu'il s'agit dans notre expérience d'animaux en croissance. En conséquence, une partie du flux énergétique sert à constituer l'accroissement de biomasse sèche. Celui-ci est de 1,44 g MS/jour (tableau 1, colonne 5). Quel est l'équivalent énergétique de cet accroissement? D'après les données de TYLJECK (1968) in SAUVANT (1980) concernant le poulet de 23 jours, pesant 165 g, il est possible de calculer un équivalent énergétique de 6,05 kcal/g. Cette valeur permet de fixer à 8,7 kcal l'équivalent énergétique de l'accroissement de la biomasse sèche. Dans ce cas, le métabolisme d'entretien est de 20,3 kcal/jour selon la relation (Pham, 1976) : métabolisme journalier = métabolisme d'existence + rétention énergétique dans l'accroissement journalier de biomasse. Cette dernière valeur est alors tout à fait comparable à celles fournies par les formules de calcul. Cet accord fournit une confirmation indirecte de la valeur des besoins en énergie nette des perdrix étudiées.

La deuxième étape consiste à évaluer les pertes urinaires. Si on suppose une ingestion journalière de 8,5 g MS de granulés, valeur que nous justifierons par ailleurs, cette quantité, à 13,5 % de protéides, fournit 0,26 g d'azote (taux d'azote = taux de protéides : 4,4). La perte d'énergie par l'urine est estimée par SAUVANT (*op. cit.*) à 8,2 kcal/g d'azote dans la ration des oiseaux, si l'élimination est uniquement effectuée sous forme d'acide urique. La perte urinaire est alors, dans notre cas, de 2,14 kcal. En ajoutant cette perte, le besoin en énergie assimilée (fig. 2) est alors de 31,4 kcal (29 + 2,14).

Pour calculer l'ingestion alimentaire (ou énergie brute), il est nécessaire de faire une hypothèse sur le coefficient d'utilisation digestive, ou C. U. D., qui mesure la fraction des ingesta qui ne se retrouve pas dans les fèces. Dans le cas des granulés distribués, il est vraisemblable que la teneur en cellulose brute est inférieure à 4 %. Dans ce cas, on retient d'après AXELSON (1939, in SAUVANT, 1980) un C. U. D. pour la matière organique de 80 % chez le poulet. Avec cette valeur, l'ingestion alimentaire doit fournir 39,3 kcal. L'aliment distribué apporte 4,47 kcal/g MS. Sa teneur en eau mesurée sur un échantillon prélevé dans un sac ouvert est de 13 %. Nous supposons une légère hydratation dans le distributeur amenant celle-ci à 15 %. Un calcul simple montre alors que l'ingestion alimentaire doit être de 10,4 g/jour. En raison de sa mobilité et du gaspillage dans la prise alimentaire, il est difficile de déterminer la consommation d'une perdrix en granulés. Une expérience est en cours pour la préciser mais 10 g d'aliments constituent une ration parfaitement plausible pour une perdrix de 150 g.

Dans le cas où l'alimentation est constituée par des végétaux verts, ce qui est le cas lorsque la perdrix a 4-5 semaines, nous estimons la teneur en cellulose brute de la matière sèche à 9 %. Le C. U. D. diminue et peut être fixé à 72 % par analogie avec des données chez la poule. L'énergie brute ingérée doit alors être de 43,6 kcal/

jour. Celles-ci peuvent être apportées par 28,1 g de végétaux verts à 65 % d'eau et 4,44 kcal/g MS (valeur moyenne pour différents fourrages *in SAUVANT*, 1980). Si la teneur en eau est de 70 %, l'ingestion passe à 32,8 g. Ces valeurs sont en accord avec celles fournies par la littérature : 25-30 g par MIDDLETON & CHITTY (*in* BIRKAN, 1970); 50-70 g par JANDA et PISER (1959), McCARKE & HAWKINS (1946), mais pour des consommations hivernales que l'on peut supposer couvrir des besoins énergétiques plus grands.

On voit donc que nos mesures, assorties d'évaluations vraisemblables sur les pertes énergétiques lors de l'assimilation, nous amènent à des ingestions alimentaires physiologiquement et écologiquement plausibles (en considérant, il est vrai, que la physiologie digestive de la perdrix grise est comparable à celle de la poule domestique, les deux espèces étant des gallinacés). Cette cohérence confirmerait d'une seconde manière la validité des besoins en énergie nette que nous avons déterminés par nos mesures sur la perdrix grise en élevage.

L'ingestion alimentaire étant fixée, le bilan d'eau s'équilibre facilement.

— Cas d'une alimentation par granulés : Besoins en eau.....	(g)	36,6
Apport par eau de constitution des aliments.....		1,6
Apport d'eau métabolique (selon la composition retenue de l'aliment).....		5,1
Complément eau de boisson nécessaire (obtenue par différence).....		29,9
Total.....		36,6

Ce bilan montre l'importance de l'eau de boisson chez la perdrix d'élevage, environ 3 fois l'ingestion d'aliments. Cette quantité est néanmoins physiologiquement possible. Ce flux d'eau se retrouve dans 3 compartiments :

— Accumulation dans l'accroissement corporel.....	(g)	3,1
— Pertes par voies respiratoires (selon les données de BARTHOLOMEW & DAWSON, 1953).....		4,5
— Pertes par les urines et fèces (pour équilibrer le gain).....		29

Ce dernier poste implique une émission d'urine assez forte, sinon les fèces seraient très liquides, ce qui est rarement observé. D'autre part, la perte respiratoire est peut-être plus élevée, car l'ensoleillement a été important durant l'expérience. Enfin, des pertes d'eau peuvent intervenir avec l'émission éventuellement de gaz.

— Cas d'une alimentation constituée par des végétaux verts. Le bilan d'eau s'établit ainsi :

Apport par eau de constitution des aliments (à 65 %).....	(g)	18,3
Apport par eau métabolique.....		5,7
Complément eau de boisson.....		12,6
Total.....		36,6

*Acta Ecologica/Ecologia Applicata*

Ce bilan implique que la perdrix a besoin d'eau de boisson pour équilibrer ses besoins. Or il s'agit d'un point controversé dans la littérature cynégétique, les observateurs parlant tout au plus d'absorption de gouttes de rosée. Des expériences complémentaires actuellement en cours nous permettront de préciser les valeurs du bilan d'eau selon le régime alimentaire.

#### 4. — CONCLUSION

La méthode de LAFSON utilisant de l'eau doublement marquée appliquée à 8 perdrix d'élevage de 4 semaines nous a permis d'estimer leur métabolisme journalier moyen et donc leurs besoins en énergie nette à 23 kcal, avec un taux de renouvellement de l'eau corporelle de 50 % en 1,9 jour. L'ingestion alimentaire correspondante vaut de 10,4 g pour des granulés à 28,1 g pour des végétaux verts. Ces données permettent d'établir un schéma de bilan énergétique qui, couplé au cycle intracorporel de l'eau, met en évidence l'importance de l'eau de boisson chez la perdrix d'élevage et vraisemblablement chez la perdrix sauvage.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions ici l'Office national de la Chasse qui soutient cette étude, M. BIVARD, Directeur du Centre d'Élevage de Saint-Benoît de l'Office national de la Chasse qui nous a fourni les oiseaux d'élevage, M. HALVET, Technicien, qui nous a aidés dans les manipulations d'oiseaux, M. P. DEHÉRO, Maître de Conférences du Laboratoire de Zootechnie de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon chez lequel nous avons effectué les mesures de teneur en eau.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BARTHOLOMEW R. & DAWSON D., 1953. — Water respiratory losses in birds. *Physiol. Zool.*, 26, 151-158.
- BENNETT A. F. & NAOR K. A., 1977. — Energy expenditure of free-ranging lizard. *Ecology*, 58, 697-700.
- BIRKAN M. G., 1970. — Le régime alimentaire de la perdrix grise d'après les contenus de jabots et les estomacs. *Ann. Zool. Écol. Anim.*, 2, 1, 121-153.
- BRACKENBURY J. H. & AVERY P., 1980. — Energy consumption and ventilatory mechanisms in the exercising fowl. *Comp. Biochem. Physiol.*, 66 A, 3, 439-445.
- BRODY S., 1945. — Bioenergetics and growth. *in*: SAUVANT D., *L'alimentation énergétique des animaux domestiques*. INRA, Paris, 1980.
- BROVER E., BLAXTER K. L., NEHRING K., WOHLSHAER W., 1964. — III<sup>e</sup> Symposium d'énergétique de la Fédération européenne de Zootechnie.
- BUSCARLET L. A., PROUX J. & GASTRE R., 1978. — Utilisation du double marquage HTPO dans une étude de bilan métabolique chez *Loxia migratoria migratoriolides*. *J. Insect Physiol.*, 24, 225-232.
- FEDAK M. A., PUNSHOW G. & SCHMIDT-NIELSEN K., 1974. — Energy cost of bipedal running. *Ann. J. Physiol.*, 227, 1038-1044.
- HAUS L. J. & BRYANT D. M., 1979. — Reproductive energetic of a free-living bird. *J. Anim. Ecol.*, GBR 48, 2, 471-482.
- JANDA S. & PISER R., 1959. — Zur Ernährung der jungen Rebhühner (*Perdix perdix*). *Zoologische Jbtp.*, 8, 377-383.
- KENDRICH S. C., 1970. — Energy requirements for an existence in relation to size of bird. *Condor*, 72, 60-65.
- KING J. R. & FARMER D. S., 1961. — Energy metabolism, thermoregulations and body temperature. *In*: MARSHALL A. J., Ed., *Biology and comparative physiology of birds*. Acad. Press, 468 p.
- LAJEWSKI R. C. & DAWSON W. R., 1967. — A reexamination of the relation between standard metabolic rate and bodyweight in birds. *Condor*, 69, 13-23.



- LEFEVRE E. A., 1964. — The use of  $D_2O^{18}$  for measuring energy metabolism in *Columba livia* at rest and in flight. *Auk*, **81**, 403-416.
- LITSON N. *et al.*, 1949. — The fate of utilized molecular oxygen and the source of the oxygen of respiratory carbon dioxide, studied with the aid of heavy oxygen. *J. Biol. Chem.*, **180**, 803-811.
- LITSON N., BORDON G. B. & MCCLEINROCK R., 1955. — Measurement of total carbon dioxide production by means of  $D_2O^{18}$ . *J. Appl. Physiol.*, **7**, 704-710.
- LITSON N. & MCCLEINROCK R., 1966. — Theory and use of the turnover rates of body water for measuring energy and natural balance. *J. Theor. Biol.*, **12**, 46-74.
- MCCAKE R. A. & HAWKINS A. S., 1946. — The Hungarian partridge in Wisconsin. *Amer. Wildl. Nat.*, **36**, 1-73.
- MULLEN R. K., 1970. — Respiratory metabolism and body waterturnover rates of *Perognathus formosus* in its natural environment. *Comp. Biochem. Physiol.*, **32**, 254-265.
- MULLEN R. K., 1971 *a*. — Energy metabolism of *Peromyscus crinitus* in its natural environment. *J. Mammalogy*, **52**, 3, 633-635.
- MULLEN R. K., 1971 *b*. — Energy metabolism and body waterturnover rates of two species of free-living kangaroo rats, *Dipodomys merriami* and *Dipodomys microps*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **39 A**, 379-390.
- MULLEN R. K. & CHEW R. M., 1973. — Estimating the energy metabolism of free-living *Perognathus formosus*: a comparison of direct and indirect methods. *Ecology*, **54**, 3, 633-637.
- NAGY K. A., 1975. — Water and energy budget of free-living animals. Measurement using isotopically labeled water. In: HADLEY N. F., Ed. *Environmental Physiology of Desert Organisms*. Darden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg, Pennsylvania, p. 227-245.
- NAGY K. A. & SHOEMAKER R. M., 1975. — Energy and nitrogen budgets of a free-living desert lizard. *Physiological Zoology*, **48**, 252-262.
- NAGY K. A. *et al.*, 1978. — Energy and water budgets in free-living *Arctichus stuartii* (*Marsupialia: dasyproctae*). *J. Mammalogy*, **59**, 1, 60-68.
- PESSON P. & BIRKAN M. G., 1977. — *Ecologie du petit gibier et aménagement des chasses*. Gauthier-Villars, Paris, 272 p.
- PINA S. L., 1976. — Existence metabolism. *Condor*, **78**, 1, 121-124.
- SAUVANT D., 1980. — *L'alimentation énergétique des animaux domestiques*. Inst. Nat. Agr. Repr., Paris, 295 p.
- TUCKER V. A., 1966. — Oxygen consumption of a flying bird. *Science*, **154**, 150-151.
- UTTER J. M. & LEFEVRE E. A., 1970. — Energy expenditure for free flight by the purple martin (*Progne subis*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **35**, 713-719.
- UTTER J. M. & LEFEVRE E. A., 1973. — Daily energy expenditure of purple martin (*Progne subis*) during the breeding season: estimates using  $D_2O^{18}$  and time budget methods. *Comp. Biochem. Physiol.*, **35**, 713-719.
- ZAR J. G., 1968. — Standard metabolism comparisons among order of birds. *Condor*, **70**-278.