



HAL
open science

Adaptation du métabolisme énergétique des ruminants à la sous-alimentation. Quantification au niveau de l'animal entier et de tissus corporels

Isabelle Ortigues

► To cite this version:

Isabelle Ortigues. Adaptation du métabolisme énergétique des ruminants à la sous-alimentation. Quantification au niveau de l'animal entier et de tissus corporels. *Reproduction Nutrition Development*, 1991, 31 (6), pp.593-616. hal-00899477

HAL Id: hal-00899477

<https://hal.science/hal-00899477>

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Adaptation du métabolisme énergétique des ruminants à la sous-alimentation. Quantification au niveau de l'animal entier et de tissus corporels

I Ortigues

INRA, laboratoire de la lactation et de l'élevage des ruminants,
Theix, 63122 Saint-Genès-Champagnelle, France

(Reçu le 19 mars 1991; accepté le 28 août 1991)

Résumé — Les ruminants répondent à une sous-alimentation en s'adaptant progressivement jusqu'à ce que, vraisemblablement, un nouvel équilibre s'instaure entre les apports alimentaires et les besoins. La diminution des besoins d'entretien qui en résulte provient d'une réduction du métabolisme de base, variable en fonction du niveau et de la durée de sous-alimentation. Ces modifications peuvent s'expliquer non seulement par des variations de poids vif, mais aussi par des changements au niveau de chaque tissu corporel (poids, métabolisme). Ceux-ci contribuent aux dépenses énergétiques de l'animal entier de façon non proportionnelle à leur poids. Ainsi, le tractus digestif, le foie et les masses musculaires contribuent pour 5–11, 1–2,5 et 35–50% du poids vif, mais pour 16–29, 17–31 et environ 16% des dépenses énergétiques totales de l'animal, du fait d'une activité métabolique très différente entre tissus. La sous-alimentation conduit à une diminution de la contribution des viscères aux dépenses totales; les effets sur les masses musculaires sont moins connus. Ces variations de contribution proviennent de modifications de la masse respective des différents tissus, de leur approvisionnement en nutriments (diminution des débits sanguins en particulier) et/ou de leur activité métabolique.

métabolisme énergétique / sous-alimentation / adaptation / tissu corporel

Summary — **Adaptation of energy metabolism to under-nutrition in ruminants. Quantification in whole animal and in individual body tissues.** *Ruminants respond to underfeeding by a progressive adaptation until a new equilibrium between dietary supply and requirements is reached. The resulting drop in maintenance energy requirements originates from a decrease in basal metabolism that depends on the level and duration of undernutrition. These modifications are not totally accounted for by changes in live weight but might be explained by differential changes in individual tissue weight and metabolism. Tissues contribute to whole animal expenditure in a disproportionate manner relative to their weight. Thus digestive tract, liver and muscle masses contribute 5–11, 1–2.5 and 35–50% to live weight but about 16–29, 17–31 and about 16% to whole animal energy expenditure, respectively, because of differences in tissue metabolic activity. Underfeeding results in a decrease in the contribution of viscera to energy expenditure, whereas results on muscle mass are scarce. These changes in contribution are due to changes in tissue mass, nutrient supply (blood flow) and/or in metabolic activity.*

energy metabolism / undernutrition / adaptation / body tissue

INTRODUCTION

Lorsque les conditions économiques ou climatiques de production sont difficiles, il est de pratique courante, en nutrition animale, de réserver les aliments de meilleure qualité ou la majorité des stocks fourragers aux animaux de rapport (à l'engrais ou laitiers) aux dépens des animaux à faibles besoins tels que les vaches allaitantes. Pour ces derniers, il est fréquent de chercher à réduire au maximum leur coût de production, essentiellement durant la période hivernale où les disponibilités fourragères sont réduites. Ceci revient à limiter les apports alimentaires. Cette situation de sous-alimentation temporaire, utilisée traditionnellement comme technique d'élevage, risque de se développer avec l'extensification des productions animales.

Les conséquences de la sous-alimentation chez les vaches allaitantes dépendent, d'une part de l'intensité de la sous-alimentation et d'autre part de la fonction physiologique considérée. Les stades physiologiques qui sont ainsi touchés par la sous-alimentation sont le milieu et la fin de la gestation ainsi que le début de la lactation. Si elle est appliquée pendant la gestation, la sous-alimentation ne menace pas le développement du veau, à moins que la vache ne perde du poids, ce qui est rarement le cas en France. Pendant la lactation, la sous-alimentation n'a que peu d'effets sur la production laitière sauf si cette sous-alimentation est de longue durée. Par contre, dans les troupeaux allaitants, la conséquence la plus importante de la sous-alimentation concerne l'aptitude des animaux à se reproduire. Ainsi, si la sous-alimentation conduit à un état d'amaigrissement trop poussé, la venue en chaleurs des vaches est retardée et la fertilité (fécondation, survie embryonnaire) réduite (Petit, 1988). Il existe donc des limites à la sous-alimentation qui dépendent des fonc-

tions physiologiques considérées. Ainsi donc, sont soulevées les questions suivantes :

- quels sont les besoins minimaux des animaux à faibles besoins ?
- de combien peut-on sous-alimenter un animal sans pénaliser sa production et sans hypothéquer sa carrière ? En d'autres termes, quelle est la capacité d'adaptation des animaux, et
- quelles sont leurs réponses à la sous-alimentation ?

Dans le contexte de l'élevage des vaches allaitantes, la sous-alimentation s'exprime d'abord en termes d'apports énergétiques totaux, avant de s'exprimer en termes d'apports azotés ou minéraux. Or des essais d'alimentation ont montré que, dans ces conditions, un animal s'adaptait et que sa perte de poids était plus faible que ce que l'on pouvait prévoir (Petit et Micol, 1981). Chez les vaches allaitantes, les besoins énergétiques d'entretien représentent environ les 2/3 des besoins énergétiques totaux de l'animal sur une moyenne annuelle (Petit, 1988). Dans les essais d'alimentation, si l'on attribue le phénomène d'adaptation des animaux à la sous-alimentation uniquement à une réduction des besoins énergétiques d'entretien, celle-ci serait de l'ordre de 10–15% par rapport aux besoins théoriques (Petit et Micol, 1981).

Cette revue se propose d'établir les bases physiologiques de l'adaptation du métabolisme énergétique des ruminants à la sous-alimentation. Elle s'attachera à quantifier cette adaptation au niveau de l'animal entier ou des tissus. Seuls, les effets sur les besoins énergétiques d'entretien seront développés vue leur prépondérance dans les besoins totaux. Ce travail concerne en priorité les vaches de type allaitant, mais rapporte des données obtenues sur d'autres types de ruminants en l'absence de résultats pertinents chez les vaches.

BESOINS ÉNERGÉTIQUES D'ENTRETIEN ET ADAPTATION

Besoins énergétiques d'entretien

Les besoins énergétiques d'entretien sont définis par la quantité d'énergie ingérée par un animal qui n'entraîne ni gain ni perte d'énergie corporelle; la quantité d'énergie métabolisable ingérée (EM, calculée comme la différence entre l'énergie brute ingérée et la somme d'énergies fécale, urinaire et dégagée sous forme de méthane) est alors égale à la production de chaleur de cet animal. Les besoins d'entretien sont calculés, soit à partir de la production de chaleur d'un animal à jeun ou en bilan énergétique nul, soit à partir des rations qui n'entraînent pas de changement de poids vif à long terme. Ce dernier mode d'estimation, souvent utilisé dans les essais d'alimentation, doit être considéré avec précaution lorsqu'il ne s'accompagne pas de mesures précises de composition corporelle.

La plage de variation des besoins d'entretien s'étend de 80 à 160 kcal EM/kg P^{0,75} (poids métabolique) chez des bovins de race à viande (Johnson, 1984), selon les conditions de milieu (ex : climat, alimentation, activité physique), la composition corporelle (ex : viscères, rapport tissus protéiques/adipeux), l'état physiologique (ex : âge, lactation) et la variabilité interindividuelle. Cette dernière, de l'ordre de 5-10% (coefficient de variation, van Es, 1972), n'explique qu'une faible partie de la variation totale. Par contre, le niveau d'alimentation pourrait modifier les besoins d'entretien jusqu'à 40% (Johnson, 1984). L'étude de l'adaptation à la sous-alimentation s'intègre donc dans celle, plus générale, des facteurs de variation des besoins énergétiques d'entretien des animaux.

Adaptation

L'adaptation se définit comme un ensemble d'ajustements, mis en jeu au sein de l'organisme, qui tendent à minimiser les changements provoqués par des stimuli extérieurs (Beaton, 1985). Les caractéristiques des phénomènes d'adaptation sont les suivantes (Waterlow, 1985) :

- l'adaptation est constituée d'un ensemble de différents mécanismes,
- son but est de maintenir un état stable dans l'organisme,
- un état stable n'est pas absolu mais est réalisé dans certaines limites préférentielles (intervalle de confiance),
- les mécanismes d'adaptation sont réversibles en cas de changement de l'environnement.

Les états stables sont caractérisés soit par l'homéostasie, c'est-à-dire le maintien de l'état interne de l'organisme dans des conditions stables (ex : glycémie), soit par l'énantioostasie, c'est-à-dire le maintien de fonctions physiologiques (ex : reproduction), (Hochachka et Somero, 1984). Cette distinction s'apparente à celle faite en nutrition animale entre la fonction d'entretien et celles de production.

Par conséquent, les mécanismes d'adaptation développés ci-dessous concernent les situations d'entretien ou d'homéostasie où l'organisme, non productif, va chercher à compenser un bilan énergétique négatif, créé par la sous-alimentation. Dans ce contexte, on distingue un ensemble de réponses à la sous-alimentation :

- une diminution du poids vif jusqu'à ce qu'un nouvel équilibre soit atteint,
- une modification de la composition corporelle, avec mobilisation des tissus corporels et modifications de la composition de la masse maigre corporelle,

- des diminutions de l'activité métabolique des tissus ou organes,
- une modification de la digestibilité des régimes,
- une modification de l'activité physique des animaux.

Cette revue décrira les conséquences de la sous-alimentation sur l'animal entier (poids vif, composition corporelle) avant de développer une des composantes du calcul des besoins énergétiques : les dépenses énergétiques. Les effets de la sous-alimentation seront alors abordés au niveau de l'animal entier et des différents tissus corporels. Par contre, cette revue n'inclut pas les aspects de digestibilité, autre composante du calcul des besoins énergétiques, ni ceux du comportement animal.

DIMINUTION DU POIDS VIF ET MOBILISATION DES RÉSERVES CORPORELLES, EFFETS DU TEMPS

Diminution du poids vif et mobilisation des réserves corporelles

Le phénomène de diminution du poids vif des animaux sous-alimentés est bien connu et correspond à 2 mécanismes principaux :

- des variations de poids des contenus digestifs,
- des variations de la masse et de la composition corporelle.

Ces aspects ont été revus par Chilliard *et al* (1987) et Agabriel et Petit (1987). Ainsi, chez les vaches sous-alimentées, la perte de poids vif s'explique, pour environ les 2/3, par une diminution de la masse des contenus digestifs. À court terme (1 semaine), une baisse de 1 kg de la matière sèche ingérée journalière se traduit

par une variation de poids vif de 6 kg, dont 4 kg de contenu du reticulo-rumen (Petit et Micol, 1981; Agabriel et Giraud, 1988). À plus long terme, cependant, les variations de poids des contenus digestifs en fonction du niveau alimentaire sont plus faibles (ARC, 1980; Agabriel et Petit, 1987; Chilliard *et al*, 1987). Le reste de la perte de poids vif correspond à une mobilisation des tissus corporels. Chez les bovins adultes la composition chimique des tissus mobilisés a été mesurée ou estimée (Chilliard *et al*, 1987). Cette dernière dépend d'abord de l'état d'engraissement initial de l'animal. Une vache Charolaise, adulte, sous-alimentée et de note d'état corporel élevée (3 à 4), présenterait une perte de masse corporelle composée essentiellement de lipides; par contre, une vache en mauvais état corporel (notée de 1 à 2) aurait une perte de masse corporelle composée de 20% de lipides, 16% de protéines et 64% d'eau et de minéraux (valeurs estimées par Agabriel et Petit, 1987).

Évolution du poids vif en fonction du temps

Un aspect important de ces observations qui a souvent été sous-estimé, concerne la progression de ces variations au cours du temps (adaptation, Clapperton et Blaxter, 1965; Parks, 1982). Il semblerait en effet que pour un animal à l'entretien, dans un état d'équilibre donné, toute modification du niveau alimentaire entraîne des variations du poids vif, des contenus digestifs et de la masse corporelle qui se stabilisent progressivement avec le temps jusqu'à ce qu'un nouvel état d'équilibre entre les apports alimentaires et les besoins des animaux soit atteint (Turner et Taylor, 1983). La nécessité de prendre en compte l'effet du temps pour déterminer les besoins alimentaires des animaux a clairement été démontrée par Ledger et Sayers (1977).

Ainsi, des bouvillons en croissance ont été maintenus à poids constant par une diminution des apports alimentaires de manière exponentielle au cours du temps. Après 6 mois, les quantités d'aliments nécessaires aux besoins d'entretien s'étaient stabilisées, selon la race et le poids vif, à seulement 50-66% des besoins théoriques estimés d'après ARC (1965) (fig 1). Un tel effet du temps sur les besoins d'entretien a aussi été noté par Meyer et Clawson (1964) et Burrin *et al* (1990).

Ces observations concernant l'effet du temps sur les réponses des animaux ont été systématisées par Turner et Taylor (1983). Ces auteurs ont calculé que les 2/3 seulement de la réponse totale étaient obtenus au bout de 4 semaines, ce qui indique l'existence d'effets rémanents prolongés des niveaux alimentaires précédents. Ce phénomène pourrait avoir des conséquences non-négligeables sur l'estimation des besoins alimentaires des animaux. Par exemple, cet effet du temps expliquerait, selon eux, une partie des différences obtenues

(Waldo et Tyrrell, 1980) dans les bilans énergétiques (et donc, dans les calculs des besoins énergétiques) obtenus par des essais d'alimentation (adaptation à long terme) ou par des mesures en chambres respiratoires (adaptation à court terme). Pour une quantité d'énergie digeste ingérée similaire (environ 62 KJ/j), la quantité d'énergie retenue a été de 5,6 MJ/j dans l'essai d'alimentation et de 9,4 MJ/j en chambres respiratoires.

Évolution de la mobilisation des réserves corporelles en fonction du temps

L'effet du temps est important, non seulement en termes de poids vif, mais aussi de composition corporelle. Ce problème a été étudié chez les rats (Goodman *et al*, 1980) et les pingouins (Chérel et Le Maho, 1985; Robin *et al*, 1988), mais n'est pas connu chez les ruminants. Les pingouins jeûnent naturellement 4-5 mois/an, pendant leur

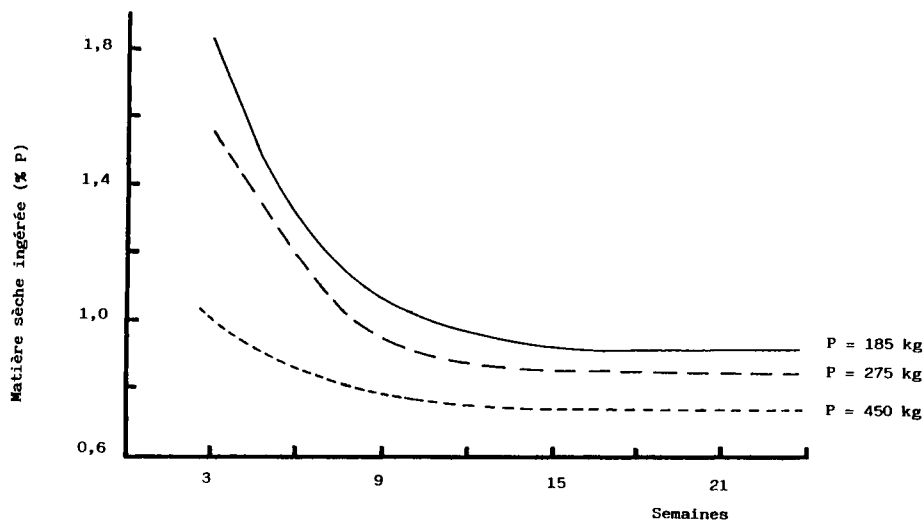


Fig 1. Variations des apports alimentaires au cours du temps, chez des bouvillons en croissance maintenus à poids (P) constant (Ledger et Sayers, 1977). Après 6 mois d'expérience, les besoins d'entretien d'animaux pesant 185, 275 ou 450 kg correspondaient respectivement à 50%, 54% ou 64% de leurs besoins théoriques. — P = 185 kg; - - P = 275 kg; - - - P = 450 kg.

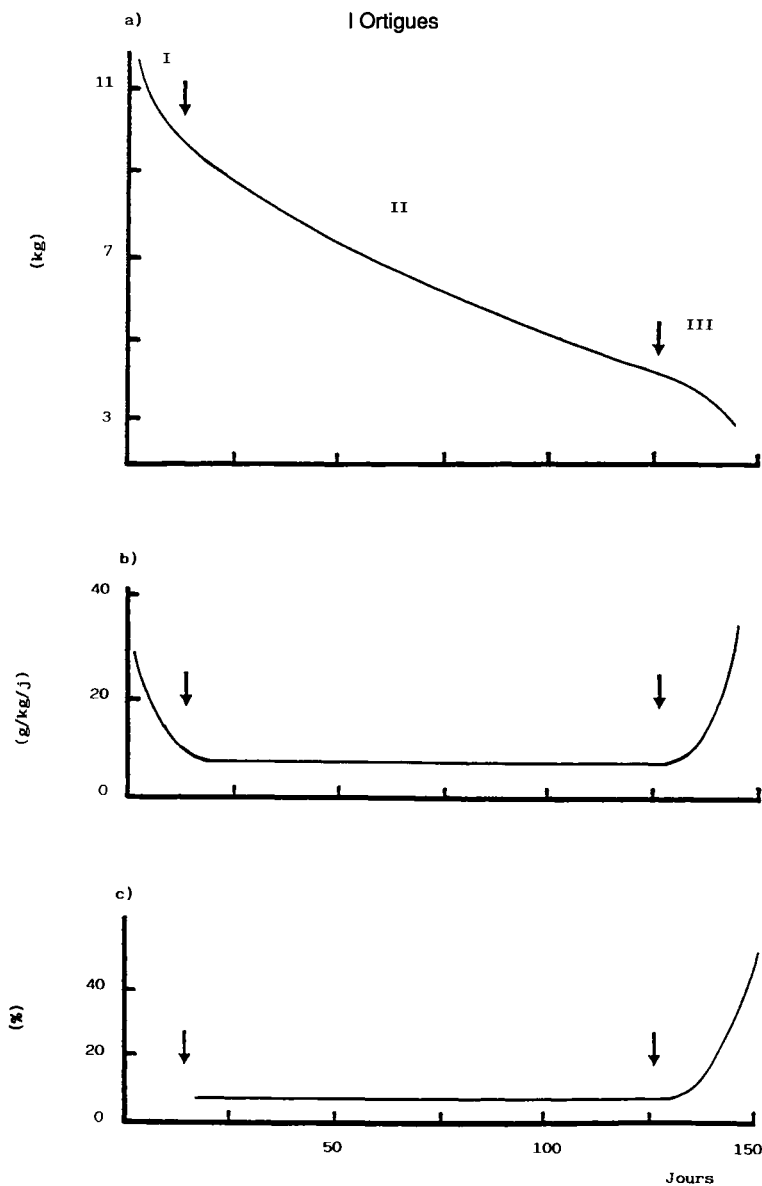


Fig 2. Variations de poids vif (P) (a), de la vitesse relative de la perte de poids [$dP / (P \cdot dt)$] (b) et de la proportion d'énergie mobilisée sous forme de protéines (c) chez des pingouins au cours des phases I, II et III de jeûne (Chérel et Le Maho, 1985; Robin *et al*, 1988).

période de reproduction et d'élevage des jeunes. Ces auteurs ont montré que la perte de poids des pingouins pendant le

jeûne s'effectuait en 3 étapes (fig 2). Pendant la première phase (2 semaines), la perte de poids des pingouins est très ra-

pide mais diminue avec le temps. Il n'y a malheureusement pas eu de mesures de composition corporelle durant cette période. La deuxième étape correspond à une phase de stabilisation où la perte relative de poids journalière reste constante (à 1% du poids vif) pendant 4 mois et où les protéines mobilisées ne représentent que 4% de l'énergie mobilisée. Une économie de protéines corporelles est donc réalisée pendant cette période. Durant la dernière étape (3-4 semaines), la perte de poids vif s'accélère; la proportion d'énergie mobilisée sous forme de protéines augmente, conduisant à la mort, alors que les réserves lipidiques des animaux restaient non négligeables (environ 10% du poids vif contre 28% initialement).

Chez les ruminants sous-alimentés (et non pas à jeun), il est probable que la phase I soit beaucoup plus longue et que les transitions entre les phases I, II et III soient mal caractérisées. Une telle détermination serait néanmoins nécessaire pour connaître la variation de composition des nutriments endogènes mobilisés ainsi que l'existence éventuelle d'une épargne azotée.

L'évolution du poids vif et de la composition corporelle des animaux sous-alimentés pourraient donc influencer, d'une part sur l'estimation des besoins et, d'autre part, sur la composition optimale des régimes à offrir à ces animaux.

ADAPTATION DU MÉTABOLISME ÉNERGÉTIQUE

Parallèlement à leur perte de poids, les animaux sous-alimentés diminuent leurs dépenses énergétiques. Ce phénomène d'économie d'énergie a été mis en évidence par des travaux déjà anciens. Marston (1948) a alimenté des moutons adultes pendant 2,5 mois à des niveaux égaux à 0,5, 1, 1,5 ou 2 fois l'entretien. Le

métabolisme au jeûne de ces animaux (rapporté au poids métabolique, $P^{0,75}$) s'élevait à 248, 284, 288 et 313 kJ.kg $P^{-0,75}$. j^{-1} , respectivement, ce qui correspondrait à une économie d'énergie réalisée par les animaux sous-alimentés et exprimée par unité de poids de l'ordre de 13-20% par rapport aux dépenses énergétiques d'animaux alimentés à 1 ou 2 fois l'entretien. Les travaux réalisés depuis confirment l'existence d'une économie d'énergie réalisée par l'organisme, à la suite d'une baisse du niveau alimentaire, mais ne permettent pas de quantifier cette économie de manière reproductible, ainsi que l'indiquent les résultats bibliographiques rapportés au tableau I ou par O'-Donovan (1984). La durée et l'importance de la sous-alimentation, la race et la composition corporelle initiale des animaux peuvent expliquer la variabilité notée.

Chez les bovins à viande, il n'y a eu qu'un très petit nombre de mesures des dépenses énergétiques d'animaux à jeun, à la suite d'une sous-alimentation (tableau I). La plupart des données disponibles correspond à des résultats de besoins énergétiques d'entretien obtenus de manière indirecte en s'appuyant sur des modifications de poids vif et de composition corporelle mesurées dans des essais d'alimentation. En particulier, l'effet du niveau alimentaire à long terme sur les besoins d'entretien a été considéré comme étant similaire à l'effet de l'état d'engraissement des animaux sur leurs besoins d'entretien. Il est en effet estimé que l'état d'engraissement des animaux résulte du niveau alimentaire antérieur. Les résultats ainsi obtenus sont contradictoires et n'indiquent pas toujours des besoins d'entretien (exprimés par unité de poids) plus faibles pour les animaux sous-alimentés, donc amaigris (tableau II).

Par exemple, Ferrell et Jenkins (1984) ont maintenu des vaches, présentant différents états d'engraissement à poids cons-

Tableau I. Variations de la production de chaleur à jeun (M) des ruminants en fonction de leur niveau alimentaire précédent.

<i>Références</i>	<i>Animal</i>	<i>Niveau alimentaire précédent *</i>	<i>Durée (j)</i>	<i>M** (kJ.kg P^{-0,75}.j⁻¹)</i>
Marston (1948)	brebis adultes	0,5 entretien	70	248
		1 entretien	70	284
		1,5 entretien	70	287
		2 entretien	70	313
Farrell <i>et al</i> (1972)	brebis adultes	sous-alimentation (pâturage)	30	257
			180	215
			365	(301)
		1 entretien (pâturage)	30	303
			80	280
365	(258)			
Graham <i>et al</i> (1974)	moutons < 1 an	0,5 <i>ad libitum</i>	21-321	264-302
		<i>ad libitum</i>	21-231	302-378
	moutons 1 an	0,5 <i>ad libitum</i>	378-665	237-297
		<i>ad libitum</i>	378-665	231-287
	moutons 2 ans	0,5 <i>ad libitum</i>	714-812	247-254
		<i>ad libitum</i>	714-812	246-251
Gingins <i>et al</i> (1980)	moutons	0,25-0,5 entretien	119	249
	adultes	1 entretien	28	279
Koong <i>et al</i> (1982)	agneaux en croissance	bas (GMQ = -100 g/j)	84	290
		moyen (GMQ = 100 g/j)	84	295
		haut (GMQ = 400 g/j)	84	372
Silanikove (1987)	chèvres adultes (Bédouines)	0,45 <i>ad libitum</i>	12	140
		0,65 <i>ad libitum</i>	12	214
		<i>ad libitum</i>	12	320
Frisch et Vercoe (1977)	bouillons	foin de luzerne		
		- entretien	100	85 kJ.kg P ⁻¹ .j ⁻¹
		- <i>ad libitum</i>	100	97 kJ.kg P ⁻¹ .j ⁻¹
		foin de prairie		
- entretien	100	82 kJ.kg.P ⁻¹ .j ⁻¹		
- <i>ad libitum</i>	100	86 kJ.kg P ⁻¹ .j ⁻¹		
Varga et Tyrrell (1989)	bouillons en croissance	1,4 entretien	240	
		sui de l'entretien	42	380
		2 entretien suivi de l'entretien	120	
			42	347

* GMQ : gain de poids vif moyen quotidien; ** les mesures de métabolisme au jeûne (M) ont été réalisées sans que les animaux aient été alimentés à l'entretien dans les jours précédant le début du jeûne, sauf dans les travaux réalisés par Graham *et al* (1974).

Tableau II. Variations des besoins d'entretien estimés de vaches adultes en fonction de leur état d'engraissement.

Référence	Race	État d'engraissement	Besoins d'entretien (kJ EM.kg $P^{-0,75} \cdot j^{-1}$)
Thompson <i>et al</i> (1983)	Angus x Hereford	10,3% lipides *	550
		15,5% lipides	517
	Angus x Holstein	7,9% lipides	580
		12,3% lipides	596
Russel et Wright (1983)	Hereford x Frison Shorthorn x Galloway 400 kg	note = 1/5**	586
		note = 3/5	443
	600 kg	note = 1/5	648
		note = 3/5	490
Ferrell et Jenkins (1984)	Angus	maigre	362
		grasse	625
	Hereford	maigre	414
		grasse	596
	Simmental	maigre	485
		grasse	634
Wagner <i>et al</i> (1988)	Hereford	note = 3/10	632
		note = 5/10	657
		note = 7/10	602

* Exprimé par rapport au poids vif; ** Note d'état corporel.

tant et ont mesuré leurs variations d'énergie corporelle (à l'aide de biopsies de tissus adipeux au niveau de la 12^e côte). Ils ont effectivement obtenu des besoins d'entretien plus faibles pour les vaches maigres que pour les vaches grasses (362, 414 et 485 contre 625, 596 et 634 kJ EM.kg $P^{-0,75} \cdot j^{-1}$ pour les races Angus, Hereford et Simmental respectivement). Par contre, Russel et Wright (1983) ont calculé, par régression, à partir des variations de poids d'animaux dans des états d'engraissement différents et alimentés à des niveaux allant de 0,5 à 1,2 fois l'entretien, des besoins plus élevés pour les vaches

maigres que pour des vaches grasses (648 contre 490 kJ EM.kg $P^{-0,75} \cdot j^{-1}$, pour une vache de 600 kg de note d'état 1 ou 3 respectivement). Ces derniers résultats confortaient ceux de Klosterman *et al* (1968) et Hohenboken *et al* (1972). Enfin, les travaux de Wagner *et al* (1988) semblaient indiquer une relation curvilinéaire entre l'état d'engraissement des vaches de race à viande et leurs besoins d'entretien hivernaux. Ces derniers augmentaient avec l'état d'engraissement jusqu'au stade où les dépôts adipeux sous-cutanés permettant une isolation thermique, faisaient alors baisser les besoins d'entretien.

Ces résultats contradictoires obtenus sur bovins restent discutables en raison de l'imprécision des mesures réalisées pour estimer les besoins d'entretien et la composition corporelle. Il est à noter que plusieurs auteurs (tableau III) n'ont trouvé aucune différence significative entre le métabolisme au jeûne de moutons à différents états d'engraissement, mesuré en chambres respiratoires, bien que les animaux maigres aient tendance à avoir des dépenses énergétiques plus élevées.

Pour expliquer ces divergences de résultats, il a été proposé (Webster, 1981) de tenir compte de la composition corporelle des animaux et, en particulier, d'exprimer la production de chaleur (ou les besoins d'entretien) par rapport à la masse maigre. En effet, les différents constituants corporels (essentiellement protéines et graisse) présentent des taux de synthèse et des taux de renouvellement très diffé-

rents, ce qui se traduit par des coûts énergétiques d'entretien beaucoup plus élevés pour la masse maigre que pour les tissus adipeux. Néanmoins, la masse maigre n'est pas de composition ni de métabolisme homogènes. Il faut donc prendre en compte chacun des compartiments de la masse maigre, ainsi que cela est développé ci-dessous.

RÉPONSES DES DIFFÉRENTS TISSUS CORPORELS À UNE BAISSÉ DU NIVEAU ALIMENTAIRE

Les résultats rapportés ci-dessous sont une compilation des données disponibles sur ruminants; la majorité a été obtenue sur des animaux en croissance et sur des périodes relativement courtes (mesures *in vivo*).

Tableau III. Variations de la production de chaleur à jeun (M) de moutons adultes en fonction de leur état d'engraissement.

Référence	État corporel*	Niveau alimentaire précédent	M (kJ.kg P ^{-0,75} .j ⁻¹)
Graham (1964)	maigre	900 g foin/j	251
	moyen	pendant	226
	gras	3 semaines	205
Graham (1967)	7% lipides dans PVV	900 g foin/j	221
	19% lipides dans PVV	pendant	214
	29% lipides dans PVV	1-2	217
	32% lipides dans PVV	semaines	214
Graham (1969)	10% lipides dans PVV	700 g foin/j	236
	33% lipides dans PVV	pendant 3 j	217
McNiven (1984)	maigre (54 kg)	900 g foin/j	325
	moyen (63 kg)	pendant	313
	gras (82 kg)	2 semaines	301

* PVV : poids vif vide.

Variations de la contribution des tissus aux dépenses énergétiques totales

De manière générale, la contribution des différents tissus ou organes aux dépenses de l'organisme entier n'est pas proportionnelle à leur masse. Ainsi, un exercice de modélisation sur agneaux en croissance réunissant de nombreux résultats bibliographiques présente les estimations les plus complètes, disponibles à nos jours, des contributions des différents tissus aux dépenses énergétiques de l'animal entier (Gill *et al*, 1989). Ces contributions s'élèveraient à 20,0% pour le foie, 19,2% pour le tube digestif, 18,0% pour la peau, 16,4% pour les muscles ainsi qu'à 9,9% pour le tissu adipeux, 8,9% pour les glandes salivaires et pancréatiques, 5,2% pour le cœur, 4,6% pour le système nerveux central, 3,7% pour le système réticulo-endothélial et 2,1% pour les reins. Ces estimations soulignent l'importance des tissus protéiques et, en particulier, du tractus digestif, du foie et de la peau dans les dépenses énergétiques totales de l'animal, malgré leur faible importance pondérale : environ 5-11, 1-2,5 et 6-9% du poids vif (tableau V). Par comparaison, la contribution des masses musculaires aux dépenses totales est sensiblement équivalente (16%) bien que les muscles représentent 35-50% du poids vif. Des estimations similaires ont été données par plusieurs auteurs (Canas *et al*, 1982; Koong *et al*, 1985; Ma et Foster, 1986; Huntington and Reynolds, 1987). Du fait de la prépondérance du tube digestif, du foie et des masses musculaires dans les dépenses énergétiques de l'animal entier, la suite de cette revue se limitera à ces tissus.

Lors d'une baisse du niveau alimentaire, les dépenses énergétiques du tube digestif, du foie et des masses musculaires, mesurées *in vivo*, diminuent presque propor-

tionnellement aux dépenses énergétiques de l'animal entier. Il existe cependant une tendance selon laquelle cette baisse serait plus importante au niveau du tube digestif et du foie.

Les dépenses énergétiques du tube digestif, exprimées par unité de poids métabolique de l'animal entier, varient de 3,1-3,4 à 8,3-7,2 kJ.kg $P^{-0,75}.h^{-1}$ entre des animaux à jeun ou ingérant 1 006-1 808 kJ EM.kg $P^{-0,75}.j^{-1}$ (tableau IV). Webster *et al* (1975) ont fait état d'une relation curvilinear croissante entre l'énergie métabolisable ingérée et les dépenses énergétiques du tube digestif, indiquant que ces dernières augmentaient de 4,7 kJ.h⁻¹.MJ⁻¹ EMI entre 0 et 1 fois le niveau d'entretien, mais de 9,9 kJ.h⁻¹.MJ⁻¹ EMI entre 1 et 2 fois le niveau d'entretien. Les données disponibles dans la littérature sont en nombre insuffisant pour confirmer une telle réponse. La contribution du tube digestif aux dépenses énergétiques de l'animal entier oscille donc entre 16 et 29%, augmentant légèrement (mais pas toujours significativement) avec le niveau alimentaire. Par contre, cette augmentation serait nettement plus marquée pour des régimes riches en fourrages (Reynolds et Tyrrell, 1989; Eisemann et Nienaber, 1990).

Au niveau du foie, les dépenses énergétiques de l'organe, rapportées au poids métabolique de l'animal, sont du même ordre de grandeur que celles du tube digestif (3,9-8,9 kJ.kg $P^{-0,75}.h^{-1}$) et varient de manière similaire, plus rapide (Burrin *et al*, 1989) ou moins rapide (Eisemann et Nienaber, 1990) avec le niveau alimentaire (tableau IV). La contribution du foie aux dépenses de l'animal entier varie ainsi entre 17 et 31%. Il est intéressant de noter que chez des animaux à jeun, le foie conservant une activité métabolique importante pourrait contribuer aux dépenses énergétiques totales de manière plus importante que chez l'animal nourri (Eisemann et Nienaber, 1980).

Tableau IV. Variations des dépenses énergétiques du tube digestif et du foie rapportées au poids métabolique (DE, $\text{kJ}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{kg P}^{-0,75}$) et aux dépenses énergétiques totales (DE/DET, %) de l'animal entier en fonction du niveau alimentaire ($\text{kJ EM}\cdot\text{j}^{-1}\cdot\text{kg P}^{-0,75}$).

Référence	Animal	Niveau alimentaire	Tube digestif		Foie	
			DE	DE/DET	DE	DE/DET
Huntington et Tyrrell (1985)	vaches laitières	1 732	7,91	16,7		
		1 808	7,22	18,5		
Reynolds et Tyrrell (1987)	génisses	70 *		25,1		17,2
		130 *		27,6		21,8
Burrin <i>et al</i> (1989)	agneaux	391	3,80	19,0	3,90	22,0
		656	5,35	24,0	5,38	25,0
		725	5,66	25,0	7,00	31,0
		818	5,16	25,0	8,93	44,0
Eisemann et Nienaber (1990)	bouvillons	0	3,06	17,8	4,37	25,4
		818	5,09	19,9	5,23	20,4
		0	3,41	19,9	4,54	26,5
		1 007	6,74	25,4	5,46	20,6
Huntington <i>et al</i> (1988)	bouvillons	793	6,95	23,9		
		1 098	8,72	23,4		
		715	6,72	25,1		
		877	8,72	29,3		
Reynolds et Tyrrell (1989)	génisses	601	5,67	25,8	4,46	18,5
		1 006	8,26	27,6	7,43	26,3
		500	4,71	23,8	3,85	20,6
		1 009	6,68	22,6	7,22	21,6

* Exprimé en g matière sèche. $\text{kg P}^{-0,75}\cdot\text{j}^{-1}$.

Au niveau musculaire, moins de données sont disponibles et elles n'ont pas été rapportées à la masse musculaire totale. Il n'a pas été montré de variations postprandiales des dépenses énergétiques du train arrière (Christopherson et Brockman, 1989). Le jeûne entraîne une diminution des dépenses de la masse musculaire mais ne modifie pas la contri-

bution de ces tissus à celles de l'animal entier, sauf au froid (Bell et Thompson, 1979; Eisemann et Nienaber, 1990). Par contre dans une expérience sur agneaux en croissance, Harris *et al* (1989) ont mesuré que la patte arrière augmentait de manière significative sa contribution aux dépenses énergétiques totales de 4,1 à 5,4% alors que le niveau alimentaire pas-

sait de 1,8 à 0,6 fois le niveau d'entretien. En fait, il avait été observé que les moutons au bas niveau alimentaire étaient plus éneuvés et passaient plus de temps debout que les autres. Il est à noter que les expériences qui ont montré une diminution du métabolisme à jeun lors de sous-alimentation n'ont jamais pris en compte le degré d'activité de l'animal alors qu'il peut introduire un biais considérable dans les résultats (JM Brockway, comm pers).

Ces variations des dépenses énergétiques des tissus mesurées *in vivo* à la suite d'un changement du niveau alimentaire, peuvent résulter de variations de la masse des tissus, ou de leur approvisionnement en oxygène, du fait de modifications dans les débits sanguins ou dans leur activité métabolique (captation d'oxygène par unité de masse). Ces 3 points sont développés ci-dessous.

Variations de poids des tissus corporels

Du fait de l'importance des organes internes dans le métabolisme énergétique, la réduction des dépenses (exprimée par unité de poids vif) consécutive à une baisse du niveau alimentaire, a été attribuée en grande partie à ceux-ci (Huntington et Reynolds, 1987; Johnson *et al*, 1990). De même, les variations des besoins énergétiques d'entretien observées entre races ou stades physiologiques proviendraient de différences relatives dans le poids des organes digestifs (Jenkins *et al*, 1986). Ces résultats sont basés essentiellement sur des corrélations positives entre les variations du métabolisme à jeun et le poids des organes digestifs. Une telle relation a aussi été obtenue entre des animaux ayant le même poids vif final mais ayant subi des niveaux alimentaires différents (Koong *et al*, 1985). Ainsi, par

exemple, chez des porcs maintenus à poids constant (50 kg) pendant 66 j par une baisse progressive des apports alimentaires, il y a eu une diminution tout à fait parallèle du métabolisme à jeun de ces animaux et de la taille des organes digestifs (Koon et Nienaber, 1985). Des corrélations similaires ont été obtenues essentiellement chez des animaux en croissance (Johnson *et al*, 1985; Ferrell et Koong, 1986; Ferrell *et al*, 1986; Burrin *et al*, 1990) : le foie, les estomacs et les intestins sont les tissus dont le poids répond le plus rapidement aux variations de niveau alimentaire (Seebeck, 1967). Il a été calculé qu'en moyenne le poids du foie et du tube digestif augmentait d'environ 14 et 28 g/kg P^{0.75} lorsque le niveau alimentaire passait de 1 à 2 fois le niveau d'entretien (Johnson *et al*, 1990).

Cependant, les variations de poids des tissus digestifs en fonction du niveau alimentaire mesurés sur animaux adultes (Doreau *et al*, 1985; Robelin *et al*, 1990) ou à long terme (High et Barton, 1965; Leche, 1973; Varga et Tyrrell, 1989) sont moins systématiques (tableau V), ce qui suggère que les modifications de la masse des tissus digestifs ne suffisent pas à expliquer la diminution des dépenses énergétiques avec le niveau alimentaire (Ma et Foster, 1986). Ainsi, Rompala *et al* (1988) ont fait varier de manière significative la masse des estomacs (+ 6%) et du gros intestin (+ 13%) de moutons, alimentés de manière iso-énergétique, en modifiant l'encombrement de la ration avec de la poudre de polyéthylène. Ces variations ne se sont pas traduites par des changements du métabolisme à jeun de ces animaux.

Variations des débits sanguins avec le niveau alimentaire

De façon générale, des études de physiologie comparée entre espèces animales in-

Tableau V. Poids des tissus digestifs (exprimé en pourcentage du poids vif vide) chez des ruminants adultes en fonction du niveau d'alimentation.

Référence	Animal	Niveau alimentaire *	Durée	Rumen	Intestins	Foie	Tube digestif
Hight et Barton (1965)**	brebis	abattage	initial			2,48	11,05
		GMQ = 150 g	21 j			2,00	8,69
		GMQ = 150 g	42 j			2,32	9,62
		GMQ = 150 g	21 j				
		puis <i>ad libitum</i>	38 j			2,53	10,17
Keenan et al (1969)	moutons adultes	0,33 entretien	28 j			1,09	
		0,46 entretien	84 j			1,74	
		entretien	84 j			1,98	
Ferrell et Jenkins (1984)	vaches tarées non-gestantes	469 kJ EM.kg $P^{-0,75} \cdot j^{-1}$	140 j			0,96	
		745 kJ EM.kg $P^{-0,75} \cdot j^{-1}$	140 j			1,07	
		<i>ad libitum</i>	140 j			1,11	
Doreau et al (1985)	vaches laitières – tarées, non-gestantes en lactation	7,0 kg MSI/j	150 j	2,92	3,21		
		11,8 kg MSI/j	150 j	2,26	2,77		
		13,5 kg MSI/j	150 j	2,16	2,72		
		15,0 kg MSI/j	150 j	2,68	3,21		
Jenkins et al (1986)	vaches à viande, tarées, non-gestantes	entretien	84 j			0,94	9,16
		<i>ad libitum</i>	84 j			1,04	11,64
Robelin et al (1990)***	vaches tarées, non gestantes Holstein	6 kg MSI/j	21 j	2,92	3,23	1,73	8,07
		suivi de 12,7 kg MSI/j	153 j	2,43	2,76	1,55	6,95
	Limousin	6 kg MSI/j	21 j	2,26	2,10	1,24	5,89
		suivi de 9,7 kg MSI/j	123 j	1,81	2,03	1,08	4,97
	Charolais	6 kg MSI/j	21 j	2,34	2,54	1,29	6,36
		suivi de 14,7 kg MSI/j	133 j	2,25	2,66	1,04	6,14
		MSI/j					

* GMQ : gain de poids vif moyen quotidien; EM : énergie métabolisable; MSI : matière sèche ingérée; ** les poids du foie et du tube digestif sont rapportés au poids de carcasse; *** les quantités d'aliment distribuées durant la période expérimentale correspondent à 90% de la capacité d'ingestion de chaque race.

diquent que les variations de débit sanguin sont les principaux facteurs de contrôle de l'intensité métabolique (Coulson, 1986).

Diverses expériences ont montré que la sous-alimentation entraînait une baisse du volume plasmatique total (Lederman et

Rosso, 1989) et du débit cardiaque total (Ahokas *et al*, 1983; Sakanashi *et al*, 1987). Ce dernier est réduit proportionnellement à la perte de poids vif de l'animal et peut s'accompagner d'une certaine redistribution, sous contrôle hormonal, du débit sanguin à travers les différents tissus (Ahokas *et al*, 1983; Ma et Foster, 1986; Sakanashi *et al*, 1987). Par exemple chez le rat, 5 j de jeûne modifient les proportions du débit sanguin total irrigant le foie (de 2,0 à 3,3%), le tractus digestif (de 17,7 à 15,9%) et la peau (de 11,5 à 6,8%) (Ma et Foster, 1986). Chez les ruminants, la majorité des données disponibles sur les variations de débit sanguin avec le niveau alimentaire concernent l'irrigation du tube digestif et du foie, plutôt que l'irrigation

musculaire. Malheureusement, elles ne sont pas exprimées par unité de poids des tissus considérés alors qu'elles sont sans doute très liées aux variations de poids de ceux-ci.

Ainsi, au niveau splanchnique, plusieurs auteurs ont montré que le débit sanguin porte (DSP) variait avec le niveau alimentaire des animaux (ex : Lomax et Baird, 1983). Cette relation positive serait (tableau VI) soit linéaire (Huntington, 1984; Wiegart *et al*, 1986), soit curvilinéaire (Webster *et al*, 1975). Un regroupement de données bibliographiques, obtenues sur ovins et bovins et exprimées par kg de poids métabolique, a permis de confirmer ces relations et surtout d'établir des rela-

Tableau VI. Relations entre les débits sanguins porte (P) et sus-hépatique (SH) et le niveau d'alimentation chez les ruminants.

Référence	Relation *	r	Sources
Webster <i>et al</i> (1975)	$P = 1,326 + 0,554 e^{0,0978 EM}$ (l/min) (MJ/j)	-	données propres (n = 43)
Huntington (1984)	$P = 5,867 + 0,09667 EM$ (l/min) (MJ/j)	0,75	données propres (n = 59)
Wiegart <i>et al</i> (1986)	$P = 33,514 + 1,1297 ED$ (l/min) (MJ/j)	0,87	données propres et bibliographiques (n = 24)
Cet article	$P = 81,392 + 0,0666 EM$ (ml.min ⁻¹ .kg P ^{-0,75}) (kJ.j ⁻¹ .kg P ^{-0,75})	0,71	données bibliographiques ** (n = 34)
Cet article	$SH = 91,883 + 0,0815 EM$ (ml.min ⁻¹ .kg P ^{-0,75}) (kJ.j ⁻¹ .kg P ^{-0,75})	0,96	données bibliographiques *** (n = 16)

* EM, ED : énergie digestible, métabolisable; ** Heitman *et al* (1986); Huntington *et al* (1980, 1981, 1983); Huntington (1984); Huntington et Prior (1983); Prior *et al* (1981); ainsi que les références données en note ***; *** Bergman et Wolff (1971); Burrin *et al* (1989); Eisemann et Nienaber (1989); Heitman et Bergman (1981); Wiegart *et al* (1986).

tions similaires pour le débit sanguin en veines sus-hépatiques. Malgré le nombre limité de résultats disponibles sur ruminants, il semblerait que les débits sanguins sus-hépatiques augmentent avec le niveau alimentaire et que cet effet résulte essentiellement de l'élévation des débits portes et d'une moindre mesure de celle des débits de l'artère hépatique (tableau VI). D'après les relations données au tableau VI, les débits des veines porte et sus-hépatique et de l'artère hépatique passent de 112, 129 et 17 à 143, 167 et 24 ml.min⁻¹.kg P^{-0,75} lorsque le niveau alimentaire passe de 1 à 2 fois celui de l'entretien. Ces variations de débit hépatique seraient, selon une étude, directement liées aux modifications de poids du foie (Burrin *et al*, 1989).

La majorité des études sur les mécanismes de régulation des débits sanguins splanchniques en fonction des quantités ingérées ont porté sur des effets à court terme, en particulier celui du repas. Au niveau du tube digestif, l'augmentation postprandiale des débits sanguins est un phénomène connu, résultant d'une accélération du rythme et du débit cardiaques, de modifications des résistances vasculaires (Chou, 1983; Barnes *et al*, 1986), d'une augmentation présumée du nombre de capillaires irrigués dans cette région (densité capillaire dépendant de la résistance des vaisseaux précapillaires, Shepherd, 1982; Granger *et al*, 1983) et d'une redistribution des volumes sanguins entre régions anatomiques aux dépens des membres et des tissus adipeux (Edelstone et Holzman, 1981; Chou, 1983; Barnes *et al*, 1986). Une hypothèse avancée par Shepherd (1982) suggère que le flux sanguin à travers ces tissus est régulé par leur activité métabolique. L'apport d'oxygène serait ainsi maintenu adéquat pour couvrir les besoins énergétiques nécessaires à la motilité intestinale (Chou et Gallavan, 1982), la sécrétion (Kaufman,

1982) et l'absorption des nutriments (Mailman, 1982). Ces mêmes auteurs soulignent cependant qu'il ne semble pas exister de relation de cause à effet simple entre ces différents facteurs.

Contrairement aux autres organes digestifs, le foie ne contrôle pas son débit sanguin en fonction de ses besoins métaboliques propres mais en fonction des besoins du reste de l'organisme (Lautt, 1983). La vascularisation hépatique ne contrôle pas le débit porte, qui dépend du tube digestif, mais régule le flux sanguin de l'artère hépatique de manière à maintenir constant le débit hépatique total. Ce mécanisme de réponse tampon de l'artère hépatique ne serait présent qu'à court terme (2 h au maximum) (Lautt, 1983).

Au niveau musculaire, le débit sanguin varie aussi avec le niveau alimentaire (Bird *et al*, 1981; Pethick *et al*, 1981; Early *et al*, 1984, 1987; Gregory et Christopherson, 1986; Eisemann et Nienaber, 1990) mais les données sont en nombre insuffisant pour établir une relation précise. Par contre, ces variations sont faibles par rapport à celles liées à l'activité physique. Ainsi, le débit sanguin en aorte postérieure a été majoré de 65% lorsque le niveau alimentaire est passé de 0 à 2,2 fois le niveau d'entretien (Eisemann et Nienaber, 1990) alors qu'il peut être jusqu'à quintuplé par l'activité physique (Jarret *et al*, 1976; Bird *et al*, 1981; Pethick *et al*, 1987).

À long terme, la vascularisation des tissus est modifiée en fonction de leur activité métabolique (Guyton, 1976). Cependant l'ensemble de ces résultats ne permet pas d'établir de relations quantitatives entre le niveau alimentaire, le poids de l'animal et des différents tissus, le volume sanguin, le débit cardiaque et le débit sanguin dans les différents tissus. Ces relations seraient utiles car la mesure du débit sanguin est délicate et présente un certain nombre de problèmes techniques qui peuvent être en

grande partie responsables de la variabilité notée dans les mesures des dépenses énergétiques de tissus corporels particuliers.

Variations de l'activité métabolique

Les variations de poids des tissus et de débits sanguins avec le niveau alimentaire laissent supposer des modifications dans l'utilisation des nutriments par les tissus (telles que l'intensité des transports cellulaires et celles de la synthèse et de la dégradation protéique) et donc de l'activité métabolique de ceux-ci. Cette activité est appréciée par la consommation en oxygène du tissu exprimée par unité de poids et par unité de temps. La quasi-totalité de ces données a été obtenue *in vitro* après prélèvements de tissus par biopsies ou à l'abattage.

Chez les ruminants, la consommation d'oxygène de l'épithélium du tube digestif s'élève en moyenne à 4,6 (3,5-5,4) nmol $O_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$ tissu sec au niveau du rumen (Kelly *et al*, 1989; Burrin *et al*, 1990). Elle est de 8,2 (2,1-16,8) nmol $O_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$ tissu sec au niveau de l'intestin grêle (McBride et Milligan, 1982, 1984, 1985; Rompala et Hoagland, 1987; Rompala *et al*, 1987, 1988; McBride *et al*, 1989; Burrin *et al*, 1990) et de 6,8 nmol $O_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$ tissu sec au niveau du colon (Rompala *et al*, 1988). Aucune étude réalisée jusqu'à présent n'a mis en évidence d'effet significatif du niveau alimentaire sur l'activité métabolique de l'épithélium du tube digestif, bien qu'une tendance apparaisse parfois à l'augmentation de cette activité avec le niveau alimentaire (tableau VII). Il a, par contre, été noté une élévation de la consommation en O_2 de l'épithélium ruminal 7 h après le repas (Kelly *et al*, 1989).

Au niveau du foie, la consommation en O_2 , mesurée *in vitro*, est plus faible que

celle obtenue au niveau du tube digestif. Elle est de l'ordre de 3,3 (1,7-5,6) nmol $O_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$ tissu sec (tableau VII). La majorité des expérimentations n'ont, à nouveau, pas mis en évidence de variations significatives de l'activité métabolique du foie avec le niveau alimentaire (tableau VII) sauf celle de Ferrell et Koong (1985).

En ce qui concerne les muscles, il n'y a pas eu de mesures de leurs variations de consommation en oxygène en fonction du niveau alimentaire, publiées sur ruminants.

Ces études, qui sont pratiquement les seules disponibles sur ruminants à ce jour, présentent une forte variabilité, notamment entre équipes de recherche, et posent un problème d'interprétation liée à la méthodologie employée. En effet, les consommations moyennes d' O_2 du foie de 3,3 nmol $O_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$ tissu sec ont été obtenues en utilisant des milieux d'incubation de type Krebs-Henseleit-Hepes alors que, sur rats, des valeurs de 15-16 nmol ont été mesurées par Burrin *et al* (1988) avec des milieux contenant des acides aminés et de l'insuline. Ces dernières sont tout à fait similaires aux consommations en O_2 calculées à partir de résultats *in vivo* sur agneaux (Burrin *et al*, 1989; 1990), en supposant une teneur en matière sèche des tissus hépatiques de l'ordre de 0,30. D'autres facteurs tels que la teneur en oxygène du milieu d'incubation (McBride et Milligan, 1985), la préparation du tissu isolé (Umbréit *et al*, 1964) et l'apport de nutriments et d'hormones, influe sur sa consommation d' O_2 (Lipinski, 1989; Schneider *et al*, 1990). Ces limites méthodologiques peuvent en partie expliquer le fait que les variations mesurées d'activité métabolique des tissus sont faibles, alors que de nombreuses données mettent en évidence une augmentation marquée dans l'intensité des composantes métaboliques des dépenses énergétiques, telles que le *turnover* protéique, les transports actifs et les cycles de substrats avec le niveau alimentaire (Summers *et al*, 1988).

Tableau VII. Effet du niveau alimentaire sur la consommation en oxygène (nmol O₂. min⁻¹.mg⁻¹ tissu sec) du foie, du rumen et de l'intestin grêle *in vitro*.

Référence	Animal	Niveau alimentaire *	Consommation en O ₂		
			Foie**	Rumen	Intestin grêle
McBride et Milligan (1982)	moutons	entretien			7,3
		<i>ad libitum</i>			6,9
McBride et Milligan (1985)	moutons	48 h à jeun			5,2
		entretien			5,6
		2 x entretien			6,1
Ferrell et Koong (1985)	agneaux	- initial	4,7		
		- GMQ = 0 kg (6 sem)	4,6		
		puis GMQ = 0,4 kg (6 sem)	5,2		
		puis GMQ = 0 kg (6 sem)	3,1		
		- GMQ = 0,4 kg (6 sem)	4,4		
		puis GMQ = 0 kg (6 sem)	4,0		
Rompala et Hoagland (1987)	moutons	40% <i>ad libitum</i>			15,7
		<i>ad libitum</i>			14,7
Kelly <i>et al</i> (1989)	bouillons	0 h après le repas			5,0
		3 h après le repas			4,3
		7 h après le repas			5,4
Burrin <i>et al</i> (1990)	agneaux	1 087 kJ EM.kg PVV ^{-0,75}	2,0	3,6	
		494 kJ EM.kg PVV ^{-0,75}	2,6	4,4	2,2
		1 097 kJ EM.kg PVV ^{-0,75}	1,8	3,5	
		1 309 kJ EM.kg PVV ^{-0,75}	2,7	3,8	2,1

* GMQ : gain de poids vif moyen quotidien; EM : énergie métabolisable; PVV : poids vif vide; ** En supposant une teneur en matière sèche des tissus hépatiques égale à 0,27 (résultats non publiés).

CONCLUSIONS

L'adaptation du métabolisme énergétique à la sous-alimentation résulte de 2 mécanismes simultanés. D'une part, les dépenses énergétiques de l'animal à jeun (exprimées par unité de poids) baissent avec le niveau alimentaire, permettant une économie de 13–20%. D'autre part, les be-

soins énergétiques d'animaux maintenus à un niveau alimentaire bas, semblent diminuer de manière importante avec le temps (34–50% en 6 mois).

Des études ont été réalisées pour déterminer si cette baisse des dépenses énergétiques d'entretien pouvait être attribuée à certains tissus corporels particuliers. Le tube digestif et le foie ont fait l'objet de la

majorité de ces études car ils représentent une part importante des dépenses énergétiques totales (19 et 20%, respectivement) malgré leur faible poids relatif. La réponse des 2 autres tissus, les muscles et la peau, qui contribuent aussi fortement aux dépenses (16 et 18%) a été moins étudiée. Des corrélations significatives ont été obtenues sur animaux en croissance entre les variations des dépenses énergétiques en fonction du niveau alimentaire et le poids des tissus digestifs, imputant à ces derniers l'origine des économies d'énergie, mesurées sur l'animal entier. Ces relations sont moins systématiques sur animaux adultes. D'autre part, les mesures réalisées *in vivo* ne confirment pas cette hypothèse de manière aussi tranchée. En effet, les dépenses énergétiques du tube digestif, du foie et du muscle diminuent avec le niveau alimentaire, alors que leur contribution aux dépenses de l'animal entier ne semblent pas être fortement modifiées. La réduction des dépenses énergétiques de sites anatomiques particuliers mesurée *in vivo* est liée à des variations de débit sanguin plutôt qu'à des modifications mesurables d'activité métabolique de ces tissus.

Cet état des connaissances sur la quantification de l'adaptation des dépenses énergétiques d'entretien à la sous-alimentation montre qu'un certain nombre de données doivent encore être obtenues avant de pouvoir être intégrées dans un ensemble utilisable à des fins pratiques pour l'alimentation des vaches allaitantes.

RÉFÉRENCES

- Agabriel J, Giraud JM (1988) Contenu ruminal de la vache charolaise. Influence d'une brusque variation du niveau alimentaire. *Reprod Nutr Dev* 28, 107-108
- Agabriel J, Petit M (1987) Recommandations alimentaires pour les vaches allaitantes. *Bull Tech CRZV Theix, INRA* 70, 153-166
- Agricultural Research Council (1965) *The Nutrient Requirements of Ruminant Livestock*. No 2 Ruminants. Agric Res Council, Londres
- Agricultural Research Council (1980) *The Nutrient Requirements of Ruminant Livestock*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Slough
- Ahokas PA, Anderson GD, Lipshitz J (1983) Effect of dietary restriction, during the last week only or throughout gestation, on cardiac output and uteroplacental blood flow in pregnant rats. *J Nutr* 113, 1766-1776
- Barnes RJ, Comline RS, Dobson A (1986) The control of splanchnic blood flow. In: *Control of digestion and metabolism in ruminants* (Milligan LP, Grovum WL, Dobson A, eds) Prentice Hall, Englewood Cliffs NJ, 41-59
- Beaton GH (1985) The significance of adaptation in the definition of nutrient requirements and for nutrition policy. In: *Nutritional adaptation in man* (Blaxter K, Waterlow JC, eds) John Libbey, Londres, 219-232
- Bell AW, Thompson GE (1979) Free fatty acid oxidation in bovine muscle *in vivo*: effects of cold exposure and feeding. *Am J Physiol* 237, E309-E315
- Bergman EN, Wolff JE (1971) Metabolism of volatile fatty acids by liver and portal drained viscera in sheep. *Am J Physiol* 221, 586-592
- Bird AR, Chandler KD, Bell AW (1981) Effects of exercise and plane of nutrition on nutrient utilization by the hind limb of the sheep. *Austr J Biol Sci* 34, 541-550
- Burrin DG, Britton RA, Ferrell CL (1988) Visceral organ size and hepatocyte metabolic activity in fed and fasted rats. *J Nutr* 118, 1547-1552
- Burrin DG, Ferrell CL, Britton RA, Bauer M (1990) Level of nutrition and visceral organ size and metabolic activity in sheep. *Br J Nutr* 64, 439-448
- Burrin DG, Ferrell CL, Eisemann JH, Britton RA, Nienaber JA (1989) Effect of level of nutrition on splanchnic blood flow and oxygen consumption in sheep. *Br J Nutr* 62, 23-34
- Canas R, Romero JJ, Baldwin RL (1982) Maintenance energy requirements during lactation in rats. *J Nutr* 112, 1876-1880
- Chérel Y, Le Maho Y (1985) Five months of fasting in king penguin chicks: body mass loss and fuel metabolism. *Am J Physiol* 249, R387-R392

- Chilliard Y, Rémond B, Agabriel J, Robelin J, Vérité R (1987) Variations du contenu digestif et des réserves corporelles au cours du cycle gestation-lactation. *Bull Tech CRZV Theix, INRA* 70, 117-131
- Chou CC (1983) Contribution of splanchnic circulation to overall cardiovascular and metabolic homeostasis. *Fed Proc* 42, 1656-1657
- Chou CC, Gallavan RH (1982) Blood flow and intestinal motility. *Fed Proc* 41, 2090-2095
- Christopherson RJ, Brockman RP (1989) Effect of feeding and a beta-adrenergic blocking agent on oxygen consumption by the portal-drained viscera, liver and hind quarters of the sheep. In: *Energy metabolism of farm animals* (van der Honing Y, Close WH, eds) Pudoc, Wageningen, 147-150
- Clapperton JL, Blaxter KL (1965) Absence of long term adaptation in the energy metabolism of sheep on constant feed. *Proc Nutr Soc* 24, XXXIII-XXXIV
- Coulson RA (1986) Metabolic rate and the flow theory: a study in chemical engineering. *Comp Biochem Physiol* 84A, 217-229
- Doreau M, Robelin J, Lestrade A (1985) Effects of physiological state and body fatness on digestive tract weight and composition in the dairy cow. *Livest Prod Sci* 12, 379-385
- Early RJ, Thompson JR, Christopherson RJ, Sedgwick GW (1984) Branched-chain alpha keto acid exchange across the portal-drained viscera and hindlimb of fed and fasted steers. *Can J Anim Sci* 64 (suppl) 276-277
- Early RJ, Thompson JR, Christopherson RJ, Sedgwick GW (1987) Blood branched-chain amino acid and alpha keto acid concentrations and net exchange across the portal-drained viscera and hindlimb of fed and fasted ruminants. *Can J Anim Sci* 67, 1011-1020
- Edelstone DI, Holzman IR (1981) Gastrointestinal tract O₂ uptake and regional blood flows during digestion in conscious newborn lambs. *Am J Physiol* 241, G289-G293
- Eisemann JH, Nienaber JA (1989) Tissue and whole body oxygen uptake in fed and fasted steers. *J Anim Sci* 67 (suppl 1), 582
- Eisemann JH, Nienaber JA (1990) Tissue and whole body oxygen uptake in fed and fasted steers. *Br J Nutr* 64, 399-411
- Es AJH van (1972) Maintenance. In: *Handbuch der Tierernahrung. Zweiter band. Leistungen und Ernährung* (Lenkeit W, Breirem K, Cra-semann E, eds), Verlag Paul Parey, Hamburg et Berlin, 1-54
- Farrell DJ, Leng RA, Corbett JL (1972) Undernutrition in grazing sheep. II. Calorimetric measurements on sheep taken from pasture. *Austr J Agric Res* 23, 499-509
- Ferrell CL, Jenkins TG (1984) A note on energy requirements for maintenance of lean and fat Angus, Hereford and Simmental cows. *Anim Prod* 39, 305-309
- Ferrell CL, Koong LJ (1985) Response of body organs of lambs to differing nutritional treatments. In: *Energy metabolism of farm animals* (Moe PE, Tyrrell HF, Reynolds PJ, eds) Rowman & Littlefield, NJ, 26-29
- Ferrell CL, Koong KJ (1986) Influence of plane of nutrition on body composition, organ size and energy utilization of Sprague-Dawley rats. *J Nutr* 116, 2525-2536
- Ferrell CL, Koong LJ, Nienaber JA (1986) Effect of previous nutrition on body composition and maintenance energy costs of growing lambs. *Br J Nutr* 56, 595-605
- Frisch JE, Vercoe JE (1977) Food intake, eating rate, weight gains, metabolic rate and efficiency of food utilization in *Bos Taurus* and *Bos Indicus* crossbred cattle. *Anim Prod* 25, 343-358
- Gill M, France J, Summers M, McBride BW, Milligan LP (1989) Mathematical integration of protein metabolism in growing lambs. *J Nutr* 119, 1269-1286
- Gingins M, Bickel H, Schurch A (1980) Efficiency of energy utilization in undernourished and realimented sheep. *Livest Prod Sci* 7, 465-471
- Goodman MN, Larsen PR, Kaplan MM, Aoki TT, Young VR, Ruderman NB (1980) Starvation in the rat. II. Effect of age and obesity on protein sparing and fuel metabolism. *Am J Physiol* 239, E277-E286
- Graham NMc (1964) Energetic efficiency of fattening sheep. II. Effects of undernutrition. *Austr J Agric Res* 15, 113-126
- Graham NMc (1967) The metabolic rate of fasting sheep in relation to total and lean body weight, and the estimation of maintenance requirements. *Austr J Agric Res* 18, 127-136
- Graham NMc (1969) The influence of body weight (fatness) on the energetic efficiency of adult sheep. *Austr J Agric Res* 20, 375-385

- Graham NMc, Searle TW, Griffiths DA (1974) Basal metabolic rate in lambs and young sheep. *Austr J Agric Res* 25, 957-971
- Granger DN, Perry MA, Kviety PR (1983) The microcirculation and fluid transport in digestive organs. *Fed Proc* 42, 1667-1672
- Gregory NG, Christopherson RJ (1986) Effect of fasting on capillary blood flow in sheep. *Res Vet Sci* 40, 357-360
- Guyton AC (1976) *Medical physiology*. WB Saunders Co, Philadelphia
- Harris PM, Garlick PJ, Lobley GE (1989) Interactions between energy and protein metabolism in the whole body and hind limb of sheep in response to intake. In: *Energy metabolism of farm animals* (van der Honing Y, Close WH, eds) Pudoc, Wageningen, 167-170
- Heitman RN, Bergman EN (1981) Glutamate interconversions and glucogenicity in the sheep. *Am J Physiol* 241, E465-E472
- Heitman RN, Sensenig SC, Reynolds CK, Fernandez JM, Dawes DJ (1986) Changes in energy metabolite and regulatory hormone concentrations and net fluxes across splanchnic and peripheral tissues in fed and progressively fasted ewes. *J Nutr* 116, 2516-2524
- Hight GK, Barton RA (1965) The effects of undernutrition and realimentation on the Romney ewe. *J Agric Sci* 64, 413-424
- Hochachka PW, Somero GN (1984) *Biochemical Adaptation*. Princeton Univ Press, Princeton NJ
- Hohenboken WD, Hausser ER, Chapman AB, Cundiff LV (1972) Partitioning lactation TDN consumption in Herefords between maintenance, gain and milk production. *J Anim Sci* 34, 152-160
- Huntington GB (1984) Relationship of portal blood flow to metabolizable energy intake of cattle. *Can J Anim Sci* 64 (suppl 1), 16-17
- Huntington GB, Prior RL (1983) Digestion and absorption of nutrients by beef heifers fed a high concentrate diet. *J Nutr* 113, 2280-2288
- Huntington GB, Prior RL, Britton RA (1980) Glucose and lactate absorption and metabolic interrelationships in lambs switched from low to high concentrate diets. *J Nutr* 110, 1904-1913
- Huntington GB, Prior RL, Britton RA (1981) Glucose and lactate absorption and metabolic interrelationships in steers changed from low to high concentrate diets. *J Nutr* 111, 1164-1172
- Huntington GB, Reynolds CK (1987) Oxygen consumption and metabolite flux of bovine portal-drained viscera and liver. *J Nutr* 117, 1167-1173
- Huntington GB, Reynolds PJ, Tyrrell HF (1983) Net absorption and ruminal concentrations of metabolites in non-pregnant dry Holstein cows before and after intraruminal acetic acid infusion. *J Dairy Sci* 66, 1901-1908
- Huntington GB, Tyrrell HF (1985) Oxygen consumption by portal-drained viscera of cattle: comparison of analytical methods and relationship to whole body oxygen consumption. *J Dairy Sci* 68, 2727-2731
- Huntington GB, Varga GA, Glenn BP, Waldo DR (1988) Net absorption and oxygen consumption by Holstein steers fed alfalfa hay or orchardgrass silage at two equalized intakes. *J Anim Sci* 66, 1292-1302
- Jarrett IG, Filsell OH, Ballard FJ (1976) Utilization of oxidizable substrates by the sheep hind-limb: effects of starvation and exercise. *Metabolism* 25, 523-531
- Jenkins TG, Ferrell CL, Cundiff LV (1986) Relationship of components of the body among mature cows as related to size, lactation potential and possible effects on productivity. *Anim Prod* 43, 245-254
- Johnson CL, Johnson DE, Rumpler WV (1985) Source and level of alimentation effects on visceral organ mass of fat steers. In: *Energy metabolism of farm animals* (Moe PE, Tyrrell HF, Reynolds PJ, eds) Rowman & Littlefield, NJ, 50-53
- Johnson DE (1984) Maintenance requirements for beef cattle: importance and physiological and environmental causes of variation. In: *Beef cow efficiency forum*, East Lansing, MI, 6-14
- Johnson DE, Johnson KA, Baldwin RL (1990) Changes in liver and gastro-intestinal tract energy demands in response to physiological workload in Ruminants. *J Nutr* 120, 649-655
- Kaufman GL, Jr (1982) Blood flow and gastric secretion. *Fed Proc* 41, 2080-2083

- Keenan DM, McManus WR, Freer M (1969) Changes in the body composition and efficiency of mature sheep during loss and regain of live weight. *J Agric Sci (Camb)* 72, 139-147
- Kelly JM, Vaage AS, McBride BW, Milligan LP (1989) Oxygen consumption and the energy costs of Na⁺, K⁺ ATPase in rumen epithelial papillae from Hereford steers. *J Anim Sci* 67 (suppl 1), 560
- Klosterman EW, Sanford LG, Parker CF (1968) Effect of cow size and condition and ration protein content upon maintenance requirements of mature beef cows. *J Anim Sci* 27, 242-246
- Koong LJ, Ferrell CL, Nienaber JA (1982) Effects of plane of nutrition on organ size and fasting heat production in swine and sheep. In: *Energy metabolism of farm animals* (Ekern A, Sundstol F, eds) Agric Univ Norway, Åas, 245-248
- Koong LJ, Ferrell CL, Nienaber JA (1985) Assessment of interrelationships among levels of intake and production, organ size and fasting heat production in growing animals. *J Nutr* 115, 1383-1390
- Koong LJ, Nienaber JA (1985) Changes of fasting heat production and organ size of pigs during prolonged weight maintenance. In: *Energy metabolism in farm animals* (Moe PW, Tyrell HF, Reynolds PJ, eds) Rowman & Littlefield, Totowa New Jersey
- Lautt WW (1983) Relationship between hepatic blood flow and overall metabolism: the hepatic arterial buffer response. *Fed Proc* 42, 1662-1666
- Leche TF (1973) Proportions of carcass and offal components in Jersey and Friesian bulls in relation to plane of nutrition. *Austr J Agric Res* 24, 623-631
- Lederman SA, Resso P (1989) The pattern of plasma volume changes in well nourished and in food or protein restricted pregnant rats. *J Am Coll Nutr* 8, 215-224
- Ledger HP, Sayers AR (1977) The utilization of dietary energy by steers during periods of restricted food intake and subsequent realimentation. I. The effect of time on the maintenance requirements of steers held at constant live weights. *J Agric Sci (Camb)* 88, 11-26
- Lipinski HG (1989) Model calculations of oxygen supply to tissue slice preparations. *Phys Med Biol* 34, 1103-1111
- Lomax MA, Baird GD (1983) Blood flow and nutrient exchange across the liver and gut of the dairy cow. Effects of lactation and fasting. *Br J Nutr* 49, 481-496
- Ma SWY, Foster DO (1986) Starvation-induced changes in metabolic rate, blood flow and regional energy expenditure in rats. *Can J Physiol Pharmacol* 64, 1252-1258
- Mailman D (1982) Blood flow and intestinal absorption. *Fed Proc* 41, 2096-2100
- Marston HR (1948) Energy transactions in the sheep. I. The basal heat production and heat increment. *Austr J Sci Res* 1, 93-129
- McBride BW, Milligan LP (1982) Energy expenditure associated with Na⁺ and K⁺ transport in intestinal epithelium of sheep and cattle. *Can J Anim Sci* 62, 1263
- McBride BW, Milligan LP (1984) The effect of lactation on ouabain-sensitive respiration of the duodenal mucosa of cows. *Can J Anim Sci* 64, 817-824
- McBride BW, Milligan LP (1985) Influence of feed intake and starvation on the magnitude of Na⁺, K⁺-ATPase (EC 3.6.1.3.)-dependent respiration in duodenal mucosa of sheep. *Br J Nutr* 53, 605-614
- McBride BW, Early RJ, Ball RO (1989) Protein synthesis and the energy costs of Na⁺, K⁺ transport in tissues of somatotropin treated steers. In: *Energy metabolism of farm animals* (van der Honing Y, Close WH, eds) Pudoc, Wageningen, 107-110
- McNiven MA (1984) The effect of body fatness on energetic efficiency and fasting heat production in adult sheep. *Br J Nutr* 51, 297-304
- Meyer JH, Clawson WJ (1964) Undernutrition and subsequent realimentation in rats and sheep. *J Anim Sci* 23, 214-224
- O'Donovan PB (1984) Compensatory gain in cattle and sheep. *Nutr Abstr Rev B* 54, 389-410
- Parks JR (1982) *A theory of feeding and growth of animals*. Springer Verlag, Berlin
- Pethick DW, Harman N, Chong JK (1987) Non-esterified long chain fatty acid metabolism in fed sheep at rest and during exercise. *Austr J Biol Sci* 40, 221-234

- Pethick DW, Lindsay DB, Barker PJ, Northrop AJ (1981) Acetate supply and utilization by the tissues of sheep *in vivo*. *Br J Nutr* 46, 97-110
- Petit M (1988) Alimentation des vaches allaitantes. In: *Alimentation des bovins, ovins et caprins* (Jarrige R, ed), INRA, Paris, 159-184
- Petit M, Micol D (1981) Evaluation of energy requirements of beef cows during early lactation. *Livest Prod Sci* 8, 139-153
- Prior RL, Huntington GB, Britton RA (1981) Influence of diet on amino acid absorption in beef cattle and sheep. *J Nutr* 111, 2212-2222
- Reynolds CK, Tyrrell HF (1987) Effect of diet intake level on net visceral tissue metabolism in growing beef heifers. *J Anim Sci* 65 (suppl 1), 477
- Reynolds CK, Tyrrell HF (1989) Effects of forage to concentrate ratio and intake on visceral tissue and whole body energy metabolism of growing beef heifers. In: *Energy metabolism of farm animals* (van der Honing Y, Close WH, eds) Pudoc, Wageningen, 151-154
- Robelin J, Agabriel J, Malterre C, Bonnemaire J (1990) Changes in body composition of mature dry cows of Holstein, Limousin and Charolais breeds during fattening. I. Skeleton, muscles, fatty tissues and offal. *Livest Prod Sci* 25, 199-215
- Robin JP, Frain M, Sardet C, Groscolas R, Le Maho Y (1988) Protein and lipid utilization during long-term fasting in emperor penguins. *Am J Physiol* 254, R61-R68
- Rompala RE, Hoagland TA (1987) Effect of level of alimentation on visceral organ mass and the morphology and Na⁺, K⁺ adenosine-triphosphatase activity of intestinal mucosa in lambs. *J Anim Sci* 65, 1058-1063
- Rompala RE, Hoagland TA, Meister JA (1988) Effect of dietary bulk on organ mass, fasting heat production and metabolism of the small and large intestines in sheep. *J Nutr* 118, 1553-1557
- Rompala RE, Johnson DE, Rumpler WV, Phetteplace HW, Parker CF (1987) Level of alimentation and line of breeding on oxygen uptake by ovine jejunal mucosa. *Am J Physiol* 252, R398-R401
- Russel AJF, Wright IA (1983) Factors affecting maintenance requirements of beef cows. *Anim Prod* 37, 329-334
- Sakanashi TM, Brigham HE, Rasmussen KM (1987) Effect of dietary restriction during lactation on cardiac output, organ blood flow and organ weights of rats. *J Nutr* 117, 1469-1474
- Schneider W, Siems W, Grune T (1990) Balancing of energy consuming processes of rat hepatocytes. *Cell Biochem Funct* 8, 227-232
- Seebeck RM (1967) Developmental growth and body weight loss of cattle. I. Experimental design, body weight growth, and the effects of developmental growth and body weight loss on the dressed carcass and the offal. *Austr J Agric Res* 18, 1015-1031
- Shepherd AP (1982) Metabolic control of intestinal oxygenation and blood flow. *Fed Proc* 41, 2084-2089
- Silanikove N (1987) Effect of imposed reduction of energy intake on resting and fasting heat production in the black bedouin desert goat. *Nutr Rep Int* 35, 725-731
- Summers M, McBride BW, Milligan LP (1988) Components of basal energy expenditure. In: *Aspects of digestive physiology in ruminants* (Dobson A, Dobson MJ, eds) Cornell Univ Press, Ithaca NJ, 257-282
- Thompson WR, Meiske JC, Goodrich RD, Rust JR, Byers FM (1983) Influence of body composition on energy requirements of beef cows during winter. *J Anim Sci* 56, 1241-1252
- Turner HG, Taylor CS (1983) Dynamic factors in models of energy utilization with particular reference to maintenance requirement of cattle. *World Rev Nutr Diet* 42, 135-190
- Umbreit WW, Burris RH, Stauffer JF (1964) *Manometric technics*. Burgess Publ Co, Minneapolis Minnesota
- Varga GA, Tyrrell HF (1989) Effect of prior rate of gain and end weight on energy metabolism, visceral organ mass and body composition of Angus x Hereford steers. In: *Energy metabolism of farm animals* (van der Honing Y, Close WH, eds) Pudoc, Wageningen, 287-290
- Wagner JJ, Lusby KS, Oltjen JW, Rakestraw J, Wettemann RP, Walters LE (1988) Carcass composition in mature Hereford cows: estimation and effect on daily metabolizable energy requirement during winter. *J Anim Sci* 66, 603-612

- Waldo DR, Tyrell HF (1980) The relation of insoluble nitrogen intake to gain, energy retention and nitrogen retention in Hoston steers. *In: Protein metabolism and nutrition* (Oslage HJ, Rohr K, eds), Braunschweig, 572-581
- Waterlow JC (1985) What do we mean by adaptation? *In: Nutritional adaptation in man* (Blaxter K, Waterlow JC, eds) John Libbey, Londres, 1-10
- Webster AJF (1981) The energetic efficiency of metabolism. *Proc Nutr Soc* 40, 121-128
- Webster AJF, Osuji PO, White F, Ingram JF (1975) The influence of food intake on portal blood flow and heat production in the digestive tract of sheep. *Br J Nutr* 34, 125-139
- Wiegart M, Slepatis R, Elliot JM, Smith DF (1986) Glucose absorption and hepatic gluconeogenesis in dairy cows fed diets varying in forage content. *J Nutr* 116, 839-850