

N° d'ordre: 11-2006

Année 2006

THÈSE

Présentée

Devant l'UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD — LYON I

Pour l'obtention

Du DIPLÔME DE DOCTORAT

(Arrêté du 25 avril 2002)

Spécialité Écophysiologie

Présentée et soutenue publiquement le 27 janvier 2006

Par

Stéphane OSTROWSKI

**AJUSTEMENTS ÉCOPHYSIOLOGIQUES
DES ANTILOPES AUX CONTRAINTES
DU MILIEU DÉSERTIQUE**

Directeur de thèse : M. Hervé BARRÉ

JURY	M. Jean-Marc PÉQUIGNOT	Président
	Mme. Helga SAUERWEIN	Rapporteur
	M. Joseph B. WILLIAMS	Rapporteur

THÈSE

Présentée

Devant l'UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD — LYON I

Pour l'obtention

Du DIPLÔME DE DOCTORAT

(Arrêté du 25 avril 2002)

Spécialité Écophysiologie

Présentée et soutenue publiquement le 27 janvier 2006

Par

Stéphane OSTROWSKI

**AJUSTEMENTS ÉCOPHYSIOLOGIQUES
DES ANTILOPES AUX CONTRAINTES
DU MILIEU DÉSERTIQUE**

Directeur de thèse : M. Hervé BARRÉ

JURY	M. Jean-Marc PÉQUIGNOT	Président
	Mme. Helga SAUERWEIN	Rapporteur
	M. Joseph B. WILLIAMS	Rapporteur

UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD – LYON I

Président de l'Université	M. le Professeur D. DEBOUZIE
Vice-Président du Conseil Scientifique	M. le Professeur J.F. MORNEX
Vice-Président du Conseil d'Administration	M. le Professeur R. GARRONE
Vice-Présidente du Conseil des Études et de la Vie Universitaire	M. le Professeur G. ANNAT
Secrétaire Général	M. J.P. BONHOTAT

SECTEUR SANTÉ

Composantes

UFR de Médecine Lyon R.T.H. Laënnec	Directeur: M. le Professeur D. VITAL-DURAND
UFR de Médecine Lyon Grange-Blanche	Directeur: M. le Professeur X. MARTIN
UFR de Médecine Lyon-Nord	Directeur: M. le Professeur F. MAUGUIERE
UFR de Médecine Lyon-Sud	Directeur: M. le Professeur F.N. GILLY
UFR d'Odontologie	Directeur: M. O. ROBIN
Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques	Directeur: M. le Professeur F. LOCHER
Institut Techniques de Réadaptation	Directeur: M. le Professeur L. COLLET
Département de Formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine	Directeur: M. le Professeur P. FARGE
Département de Production et Réalisation Assistance Conseil en Technologie pour l'Éducation	Directrice: Mme. le Professeur M. HEYDE

SECTEUR SCIENCES

Composantes

UFR de Physique	Directeur: M. le Professeur A. HOAREAU
UFR de Biologie	Directeur: M. le Professeur H. PINON
UFR de Mécanique	Directeur: M. le Professeur H. BEN HADID
UFR de Génie Électrique et des Procédés	Directeur: M. le Professeur A. BRIGUET
UFR Sciences de la Terre	Directeur: M. le Professeur P. HANTZPERGUE
UFR de Mathématiques	Directeur: M. le Professeur M. CHAMARIE
UFR d'Informatique	Directeur: M. le Professeur M. EGEA
UFR de Chimie Biochimie	Directeur: M. le Professeur J.P. SCHARFF
UFR STAPS	Directeur: M. le Professeur R. MASSARELLI
Observatoire de Lyon	Directeur: M. le Professeur R. BACON
Institut des Sciences et des Techniques de l'Ingénieur de Lyon	Directeur: M. le Professeur J. LIETO
IUT A	Directeur: M. le Professeur M. C. COULET
IUT B	Directeur: M. le Professeur R. LAMARTINE
Institut de Science Financière et d'Assurances	Directeur: M. le Professeur J.C. AUGROS

REMERCIEMENTS

Je remercie ceux qui ont encadré et évalué ce travail de recherche:

Le Professeur Jean-Marc Péquignot a accepté avec enthousiasme d'endosser le magistère de président du jury de thèse.

Le Professeur Hervé Barré m'a fait confiance presque les yeux fermés tout au long du fil de mes recherches, qui s'est étiré il est vrai à plus de 4000 km de son laboratoire. Cette périlleuse mais indéfectible confiance m'a été inestimable.

Professor Helga Sauerwein from University of Bonn, Germany, has accepted to evaluate my thesis work, a task she achieved with a meticulous care. I thank her for the genuine interest she expressed in scrutinizing my work.

Professor Joseph B. Williams from Ohio State University, USA, has accepted to scrutinize this work. More than a reviewer Joe has been the one who triggered my interest in science, the creative and rigorous mentor I needed, and a cheerful friend.

I express my thanks and appreciation to the National Commission for Wildlife Conservation and Development, Riyadh, Saudi Arabia, for encouragement and support during my research efforts. Wildlife research programs at the National Wildlife Research Center, Taif, Saudi Arabia, have been made possible through the initiative of His Royal Highness Prince Saud al Faisal and under the guidance of professor Adulaziz H. Abuzinada. I thank Jacques Renaud, Patrick Paillat, Jean-Yves Cardona and Abdulrahman Khoja for the logistical support they provided to me throughout the study. Yolanda Van Heezik and Phil Seddon put me in contact with Joe Williams, and reviewed some of my earlier publications, I thank them for that. Eric Bedin and Pascal Mésochina are close friends and have also been invaluable collaborators; my scientific investigations would have never been successfully achieved without their help and contributions. Khairi Ismail was an enthusiastic field worker and spent hundreds of hours locating and observing Arabian oryx in their harsh environment, he is an essential contributor to the work. Saud Anagaryah took care of captive animals and endorsed some of my responsibilities at the NWRC while I had to wander in the desert. The ranger staff of Mahazat as-Sayd provided invaluable help in locating animals and warm hospitality. Finally I thank the 'Mammal team' at the NWRC, especially Marc Ancrenaz and Alain Delhomme, two collaborators and friends of early days who shared enthusiastically a common dedication to the conservation of the Arabian oryx, and insufflated in me the stamina I needed to

embark myself into this long research experience. Nazeer Mohamed was a discrete but essential member of this team and took always a genuine and meticulous care of laboratory equipments and facilities. Abdul Wadud, Niazgul, Yargul, Aseer, Raziman, Lal Bashah, Wazeer and many other animal keepers took a rigorous care of captive animals and contributed through careful handlings to the comfort of experimented animals.

I also thank Iyad Nader, Saeed Mubarak and Osama Mohamed, staff members of the King Khaled Wildlife Research Center who provided me with captive gazelles and were very cooperative in sharing with us their knowledge of Arabian sand gazelle husbandry and biology.

During the several months I spent at the Ohio State University in the laboratory of Joe Williams, I have greatly appreciated the help and welcome of Cathy Drake. I have also enjoyed discussions and interactions with students at Joe's lab group, and would especially like to thank those who came in Saudi Arabia. A special thank goes to Agus Muñoz-Garcia, an insightful PhD candidate from Catalonia, who helped me in phylogenetic independent contrast analysis.

In the US, in Saudi Arabia and even in Europe I also greatly appreciated the interaction and enjoyed the company of Irene Tieleman from Groningen. Her persistency in studying the ecophysiology of minute (not minor) vertebrates that I knew more as table delicacies than evolutionary organismal models has been a source of admiration.

Funding for the project was received from the National Wildlife Research Center of Taif, Saudi Arabia, and from research grants allocated by the Columbus Zoo in Ohio, USA, the National Geographic Society and the National Science Foundation (J. B. Williams).

Je remercie encore:

Ma famille, pour tout et plus encore

Celle sans qui tout ceci ne serait pas et celle qui nous fait trois...

It is in them

And not in the stars

That fate

Is decided

Zbigniew Herbert, Rovigo, 1992

Du fait de leur rareté et de difficultés méthodologiques, les antilopes des milieux désertiques n'ont jamais été étudiées dans leur environnement naturel, et les mécanismes physiologiques qui permettent leur survie dans ces milieux extrêmes restent largement inexplorés. Nous avons étudié à l'aide de méthodes isotopiques, calorimétriques et d'implants thermométriques, 1) les besoins saisonniers en énergie et en eau de l'oryx d'Arabie dans son milieu naturel, 2) les ajustements physiologiques de l'oryx et de la gazelle des sables à une restriction énergétique et hydrique prolongée et 3) les mécanismes de thermorégulation qu'ils emploient dans le désert. Nous avons ainsi montré qu'oryx et gazelles réduisent leurs besoins énergétiques et hydriques pendant les périodes de disette estivale. Pour cela ils réduisent leur l'activité, leur masse corporelle, leur métabolisme basal par le biais d'une plasticité structurale de certains organes tel le foie chez la gazelle, et leurs pertes hydriques, en particuliers celles liées à l'évaporation. Par ailleurs pendant la journée ils utilisent activement l'hétérothermie, un mécanisme de stockage calorique qui leurs permet d'endurer des températures extrêmes tout en réduisant leurs pertes hydriques d'évaporation. Nous concluons cette série d'investigations en montrant comment l'apport des données d'écophysiologie à une modélisation démographique de la population d'oryx réintroduite à Mahazat as-Sayd, Arabie Saoudite, bénéficie directement à leur conservation.

SOMMAIRE

Remerciements	5
Résumé	9
	13
PARTIE I: INTRODUCTION	
Introduction générale	15
Mise en place de la recherche	23
PARTIE II: BESOINS ÉNERGÉTIQUES ET HYDRIQUES DE L'ORYX D'ARABIE	73
Article 1. Seasonal variation in energy expenditure, water flux, and food consumption of Arabian oryx	75
Article 2. Water influx and food consumption of free-living oryxes in the Arabian desert in summer	101
PARTIE III: MÉCANISMES D'AJUSTEMENTS ÉNERGÉTIQUES ET HYDRIQUES DE L'ORYX D'ARABIE ET DE LA GAZELLE DES SABLES	117
Article 3. Physiological acclimation of a desert antelope, Arabian oryx (<i>Oryx leucoryx</i>), to long-term food and water restriction	119
Article 4. Physiological adjustments of sand gazelles to a boom or burst economy: standard fasting metabolic rate, total evaporative water loss and changes in the sizes of organs during food and water restriction	145
PARTIE IV: THERMORÉGULATION DE L'ORYX D'ARABIE ET DE LA GAZELLE DES SABLES DANS LEUR MILIEU	167
Article 5. Heterothermy and water economy of free-living Arabian oryx	169
Article 6. Heterothermy of free-living Arabian sand gazelles in a desert environment	189
PARTIE V: UTILISATION DES DONNÉES D'ÉCOPHYSIOLOGIE POUR LA CONSERVATION DE L'ORYX D'ARABIE	213
Article 7. In search of the optimal management strategy for Arabian oryx	215
PARTIE VI: SYNTHÈSE ET DISCUSSION	243
Synthèse	245
Discussion	253
Publications	265
Bibliographie	267
Table des matières	291

PARTIE I

Introduction

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Vie dans le désert

Formés durant l'Oligocène, le Sahara et le désert d'Arabie font partie des plus anciens déserts du monde (Oberlander 1994). Aujourd'hui classés comme arides ou hyper arides (Meigs 1953), ils se caractérisent par des précipitations annuelles inférieures à 250 mm, une hygrométrie généralement inférieure à 40% durant la saison chaude, des vents fréquents qui accroissent la dessiccation et recouvrent la maigre végétation du sable qu'ils charrient, et des températures ambiantes très élevées, dépassant fréquemment 45°C à l'ombre durant l'été (Noy-Meir 1973). Au vu de conditions climatiques aussi rigoureuses, on imaginerait ces régions vides et hostiles. Elles ne sont pourtant pas abiotiques. Espèces végétales et animales y déploient des prodiges pour survivre. Si les végétaux se sont véritablement adaptés à ces différentes contraintes climatiques par une transformation profonde de leurs structures anatomiques, la plupart des animaux se sont adaptés aux conditions désertiques essentiellement grâce à des ajustements physiologiques et comportementaux. Les vertébrés de petite taille (reptiles, rongeurs) s'abritent ainsi pendant la journée, dans la relative quiétude climatique d'un refuge souterrain et limitent de la sorte leurs pertes hydriques d'évaporation. Il est surprenant par ailleurs de voir que des espèces de grande taille, qui ne peuvent avoir recours à de tels comportements d'évitement, aient pu et puissent encore survivre dans ces déserts arides (Walsberg 2000), et plus encore qu'elles soient toutes ou presque des artiodactyles, donc des herbivores stricts¹. L'herbivorie est en effet un régime alimentaire notoirement consommateur en eau (Nagy et Peterson 1988) alors que la productivité des ressources végétales dans les milieux désertiques est fortement corrélée à des précipitations faibles et irrégulières.

Ongulés des milieux désertiques

On sait que les artiodactyles ont radié durant le Miocène, occupant les niches écologiques rendues vacantes par l'aridité croissante (Hassanin et Douzery 1999). Il semblerait que seul un petit nombre ait survécu aux périodes successives de sécheresse et d'humidité qui ont affecté les régions arides actuelles, et notamment aux intenses bouleversements environnementaux survenus au cours des dernières dizaines de milliers d'années. En outre, depuis la fin du XIX^e siècle, les espèces survivantes ont souffert d'une pression humaine croissante — chasse principalement, mais aussi diminution de l'habitat disponible et compétition avec les herbivores domestiques — et ont vu leurs effectifs diminuer rapidement (Mallon et Kingswood 2001). En 1999, lorsque nous avons commencé nos recherches d'écophysiologie, seules quelques

¹ L'autruche à cou rouge *Struthio camelus camelus* considérée par certain comme une espèce seulement en partie herbivore serait cependant une exception à cette règle.

espèces d'ongulés sauvages subsistaient encore dans les parties les plus arides (recevant moins de 100 mm de précipitations par an) du Sahara et du désert d'Arabie. Toutes étaient inscrites sur la liste UICN des espèces menacées et classées dans une des catégories suivantes, par ordre croissant de risque: Préoccupation mineure (LR), Quasi menacé (NT), Vulnérable (VU), En danger (EN) et En danger critique d'extinction (CR). Il s'agissait dans le Sahara de l'oryx algazelle (*Oryx dammah*; 110–160 kg; CR), l'addax (*Addax nasomaculatus*; 80–110 kg; EN), la gazelle dama (*Gazella dama*; 20–35 kg; EN), la gazelle leptocère (*Gazella leptoceros*; 20–30 kg; EN), la gazelle dorcas (*Gazella dorcas*; 15–20 kg; LR/NT), la gazelle de Cuvier (*Gazella cuvieri*; 15–35 kg; EN) et la gazelle à front roux en saison humide (*Gazella rufifrons*; 15–20 kg, VU). Dans le désert d'Arabie, on trouvait l'oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*; 80–120 kg, EN), la gazelle des sables arabe (*Gazella subgutturosa marica*; 15–24 kg; VU), et la gazelle des montagnes (*Gazella gazella*; 15–20 kg, LR) (Baillie et Groombridge 1996; Mallon et Kingswood 2001). Depuis 1999, la situation de toutes ces espèces a continué de se dégrader et elles sont maintenant toutes classées dans une des catégories concernant les espèces menacées d'extinction (VU, EN, et CR). L'oryx algazelle semble même être éteint dans son milieu, et un sort similaire menace l'addax à très court terme (Mallon et Kingswood 2001). L'oryx d'Arabie, quant à lui, n'existe encore à l'état sauvage que grâce à des programmes de réintroduction d'individus nés en captivité (Ostrowski et al. 1998).

Écophysiologie des ongulés des milieux désertiques

Des espèces sauvages rarement étudiées

Les espèces des milieux arides ou hyperarides fascinent depuis longtemps les biologistes, et en particulier les écophysiologistes, qui cherchent à élucider la nature des mécanismes physiologiques responsables de leur survie dans ces milieux extrêmes. Pourtant, à notre connaissance, seules la gazelle dorcas et la gazelle de montagne parmi les ongulés désertiques ont fait l'objet d'études d'écophysiologie, études menées par ailleurs sur des individus captifs (Ghobrial 1970, 1974, 1976; Al-Toum et Al-Johany 2000). Ce paradoxe s'explique par deux faits majeurs: 1/ Du fait de la rareté de ces différentes espèces, il est rare de pouvoir les étudier, et les maigres subsides alloués à leur intention sont en général légitimement consacrés à leur préservation et non à la recherche fondamentale. De fait, les deux seules gazelles à avoir fait l'objet de recherche en physiologie sont classées comme vulnérables par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (Mallon et Kingswood 2001), ce qui les situe parmi les moins menacées de cette liste. 2/ Réaliser des études d'écophysiologie chez des ongulés de milieux désertiques comporte des difficultés spécifiques à ces climats

extrêmes, liées aux contraintes physiques imposées aux équipements employés, au coût élevé de telles études, et à l'absence fréquente d'un relais logistique et technico-scientifique dans les pays hôtes.

Des données abondantes sur les espèces domestiques, notamment le dromadaire

On comprend mieux pourquoi les pionniers de la physiologie comparée en milieu aride se sont en premier lieu intéressés aux ongulés domestiques plutôt qu'à leurs congénères sauvages, et notamment au dromadaire (*Camelus dromedarius*) (voir les synthèses effectuées par Yagil 1985, Wilson 1989 et Grenot 1992). L'animal domestique le plus précieux dans les régions désertiques du nord de l'Afrique et du Moyen-Orient est considéré comme l'archétype de l'ongulé désertique et un modèle d'adaptation au désert. Facile à se procurer et à manipuler, il a été étudié par les physiologistes Knut et Bodil Schmidt-Nielsen et leurs collègues dès les années 1950 (Schmidt-Nielsen et al. 1956; 1957) et leurs travaux de référence sur ses adaptations physiologiques au milieu désertique — adaptations jugées hors du commun pendant longtemps faute de pouvoir les comparer avec celles des espèces sauvages — sont encore abondamment cités dans les manuels d'enseignement comme représentatifs de celles des ongulés désertiques (Schmidt-Nielsen 1997; Willmer et al. 2000; Randall et al. 2001). Il est clair aujourd'hui que c'est davantage l'abondance des publications le concernant que sa représentativité vis-à-vis des espèces de milieux arides qui a valu au dromadaire ce piédestal scientifique (Yagil 1985). Cette espèce, domestiquée il y a environ 4000 ans (Uerpmann 1987), ne semble en effet plus capable aujourd'hui de survivre en milieu désertique sans intervention humaine, contrairement aux artiodactyles sauvages. Il peut certes rester jusqu'à six semaines sans boire pendant les périodes les moins chaudes de l'année (Cole 1975; Schmidt-Nielsen 1997), mais doit être abreuvé au moins tous les quatre jours pendant la saison sèche sous peine de mourir de déshydratation (Gauthier-Pilters 1958; Macfarlane et al. 1963; Schmidt-Nielsen 1964; Cole 1975). On ignore en fait si le dromadaire possède encore — ou a jamais possédé — les gènes et leurs moyens d'expression qui lui permettraient de survivre dans le désert sans boire. Mais il est clair que l'étude des ongulés désertiques domestiques, aux traits évolutifs potentiellement remaniés par l'homme, ne saurait se substituer à l'étude des espèces sauvages.

Etudes de laboratoire sur des ongulés sauvages des milieux semi-arides

C'est à cette dernière que se sont attelés, dès la fin des années 1960, un certain nombre de scientifiques. Ils ont étudié les adaptations physiologiques de différentes espèces d'ongulés sauvages des habitats semi-arides du nord du Kenya, utilisant des

sujets expérimentaux acclimatés depuis leur plus jeune âge à la captivité afin de limiter les effets du stress lié au confinement et aux manipulations expérimentales (Taylor 1969, 1970a, 1970b; Maloiy 1970, 1973a; Finch 1972a, 1972b). Ils ont utilisé pour leurs travaux des chambres environnementales leur permettant de contrôler la photopériode et la température ambiante. En soumettant les animaux à un stress hydrique couplé à des températures diurnes élevées (40°C pendant 12 heures d'affilée), ils se sont ainsi efforcés de reproduire expérimentalement les conditions environnementales des milieux arides. Ces recherches ont permis des avancées spectaculaires dans la connaissance des mécanismes d'ajustements physiologiques propres aux ongulés de ces milieux. Cependant, et malgré leur intérêt indiscutable en physiologie comparée, deux éléments ont restreint l'extrapolation des résultats obtenus aux antilopes sauvages des milieux arides et hyperarides. D'une part, les espèces étudiées, étaient originaires de milieux semi-arides et pouvaient donc posséder des capacités d'ajustement physiologique significativement différentes des espèces des milieux désertiques. D'autre part, l'amplitude de la réponse physiologique d'un animal dans son milieu est modulée par des ajustements comportementaux et pourrait être sensiblement différente de celle enregistrée lors d'expériences de laboratoire.

Etudes de la thermorégulation d'ongulés de milieux semi-arides dans leur environnement

Des chercheurs ont donc pris en compte ces limitations des premières expérimentations et ont étudié la thermorégulation en milieu naturel du gnou noir (*Connochaetes gnou*, Jessen et al. 1994), du springbok (*Antidorcas marsupialis*, Mitchell et al. 1997; Fuller et al. 2005), de l'élan du Cap (*Taurotragus oryx*, Fuller et al. 1999), de l'impala (*Aepyceros melampus*, Mitchell et al. 2002) et du gemsbok (*Oryx gazella*, Maloney et al. 2002), des espèces d'antilopes des milieux semi-arides dont certaines peuvent apparemment survivre une partie de l'année sans boire (Smithers 1983; Estes 1991). Ces études ont été rendues possibles par des avancées technologiques, en particulier la mise au point d'appareils de mesure de la température miniaturisés et implantables qui ont permis d'étudier la thermorégulation de ces vertébrés dans leur milieu naturel, et ceci de façon relativement peu invasive. Leurs résultats divergent notablement de ceux obtenus précédemment en laboratoire et montrent que toute extrapolation des données collectées sur les espèces de milieux semi-arides étudiées en captivité doit être faite avec précaution.

Une chance unique de collecter pour la première fois des données d'écophysiologie sur des ongulés désertiques sauvages dans leur milieu

Ces avancées technologiques sont malheureusement arrivées trop tard pour un certain nombre d'espèces d'ongulés désertiques devenues trop rares pour pouvoir être étudiées comme l'addax ou déjà éteintes dans leur milieu comme l'oryx algazelle. Nous réalisons d'autant mieux la chance que nous avons eue d'avoir pu étudier pour la première fois l'écophysiologie de deux espèces d'ongulés de milieu hyperaride dans leur environnement naturel, l'oryx d'Arabie et la gazelle des sables.

Dans cette introduction, nous présenterons successivement ces deux espèces, le site d'étude, les problématiques abordées dans cette thèse et les méthodes employées pour y répondre.

MISE EN PLACE DE LA RECHERCHE

Espèces étudiées

L'oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*)

Introduction

L'oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*) est un animal charismatique dont la beauté et le courage ont inspiré les plus grands poètes arabes. Il occupait autrefois la plupart des habitats désertiques de la péninsule arabique. Malheureusement, sa beauté ne lui a pas conféré l'immortalité et il a été pourchassé jusqu'à ses derniers refuges dans l'immense désert du sud de la péninsule arabique, le Rub' al-Khali («quartier vide»): le dernier oryx sauvage a probablement été tué au début des années 1970 dans le sud du «désert des déserts», l'espèce disparaissant avant qu'on ait pu l'étudier. Au-delà du débat socioculturel et éthique de l'impact de l'homme sur son environnement, la destruction de ce grand herbivore qui avait colonisé avec succès un milieu extrême, constitua une perte inestimable pour tous ceux qui cherchaient à comprendre comment l'évolution façonne les organismes et leurs mécanismes d'ajustement au milieu. Heureusement, la capture de quelques-uns des derniers oryx sauvages en 1962, ainsi que des dons d'animaux provenant de collections privées, permirent d'établir un programme intensif d'élevage de l'espèce en captivité aux États-Unis. Moins de dix ans après leur extinction dans leur milieu, le retour de l'oryx d'Arabie vers la terre de ses origines était rendu possible. Le premier projet de réintroduction a été initié dans le sultanat d'Oman en 1982, faisant de l'antilope rescapée la première espèce animale à être réintroduite avec succès dans son milieu après son extinction, et le fleuron de la conservation des espèces menacées. En Arabie Saoudite, la restauration de l'oryx d'Arabie constitue depuis 1986 un objectif majeur de la Commission Nationale pour la Conservation et le Développement de la Faune et de la Flore Sauvages (NCWCD). La création d'aires protégées dans la zone de distribution originelle des oryx, ainsi que la mise en place d'un programme de reproduction de l'espèce en captivité au Centre National de Recherche sur la Faune et la Flore Sauvages (NWRC, voir Site d'étude) ont permis de réintroduire l'oryx dans le royaume: une première réintroduction a été conduite à partir de 1990 dans la réserve clôturée de Mahazat as-Sayd, puis à partir de 1995 dans la réserve ouverte d'Uruq Bani Ma'arid, dans l'ouest du Rub' al-Khali. Après l'échec du projet omanais à la fin des années 1990, les oryx d'Uruq Bani Ma'arid sont devenus la seule population viable d'oryx libres au monde.

Systématique

L'oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*; du grec *leokos*, blanc, et *oryx*, antilope: antilope blanche) appartient à la famille des Bovidae, à la sous-famille des Antilopinae, et au clade des Hippotragini (Hassanin et Douzery 1999) (Tableau 1).

Tableau 1. Classification systématique de l'oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*).

Phylum	Chordata (chordés)
Classe	Mammalia (mammifères)
Ordre	Artiodactyla (artiodactyles)
Sous-ordre	Ruminantia (ruminants)
Famille	Bovidae (bovidés)
Sous-famille	Antilopinae
Clade	Hippotragini
Genre	<i>Oryx</i> Blainville, 1816
Espèce	<i>leucoryx</i> (Pallas, 1777) – Synonymes: <i>asiatica</i> , <i>beatrix</i> , <i>latipes</i> , <i>pallasii</i>
Nom scientifique	<i>Oryx leucoryx</i> (Pallas, 1777)
Noms communs	Oryx d'Arabie, oryx arabe, oryx blanc (aussi utilisé pour l'oryx algazelle)

Il est le seul représentant du genre *Oryx* en Asie, genre qui comprend en outre: l'oryx algazelle (*Oryx dammah*), l'oryx gazelle ou gemsbok (*O. gazella gazella*), l'oryx beisa (*O. g. beisa*) et l'oryx à oreilles frangées (*O. g. callotis*) (Figure 1).

Morphologie

L'oryx d'Arabie est le plus petit représentant du genre *Oryx* (Figure 1) mais néanmoins le plus grand bovidé sauvage contemporain de la péninsule arabe. L'espèce présente un très faible dimorphisme sexuel, bien qu'elle soit polygyne (Pérez-Barberia et al. 2002). Les mâles et les femelles ont des silhouettes pratiquement identiques. Les mâles adultes ont un cou légèrement plus large que les femelles et pèsent en moyenne 90–120 kg contre 80–100 kg pour ces dernières (Mésochina et Ostrowski, données non publiées). Les animaux des deux sexes portent des cornes, longues (60–70 cm en moyenne) et effilées, droites ou légèrement recourbées vers l'arrière (Harrison et Bates 1991). Les cornes des femelles sont en général plus étroites à leur base que celles des mâles.

L'oryx adulte arbore un pelage blanc, hautement réfléchissant, avec des marques caractéristiques, brunes ou noires, sur la face, à la base des cornes, sur la poitrine, l'avant des membres, le bout de la queue et parfois les flancs. Il présente une silhouette musculeuse, compacte et cylindrique, avec un large volume abdominal et des membres espacés. Les onglons, en forme de pelle, sont plus larges et plus arrondis que ceux des autres oryx.

Les nouveau-nés sont couleur chamois, éclaircissant progressivement pour devenir blancs vers trois mois, tandis que les marques foncées apparaissent.

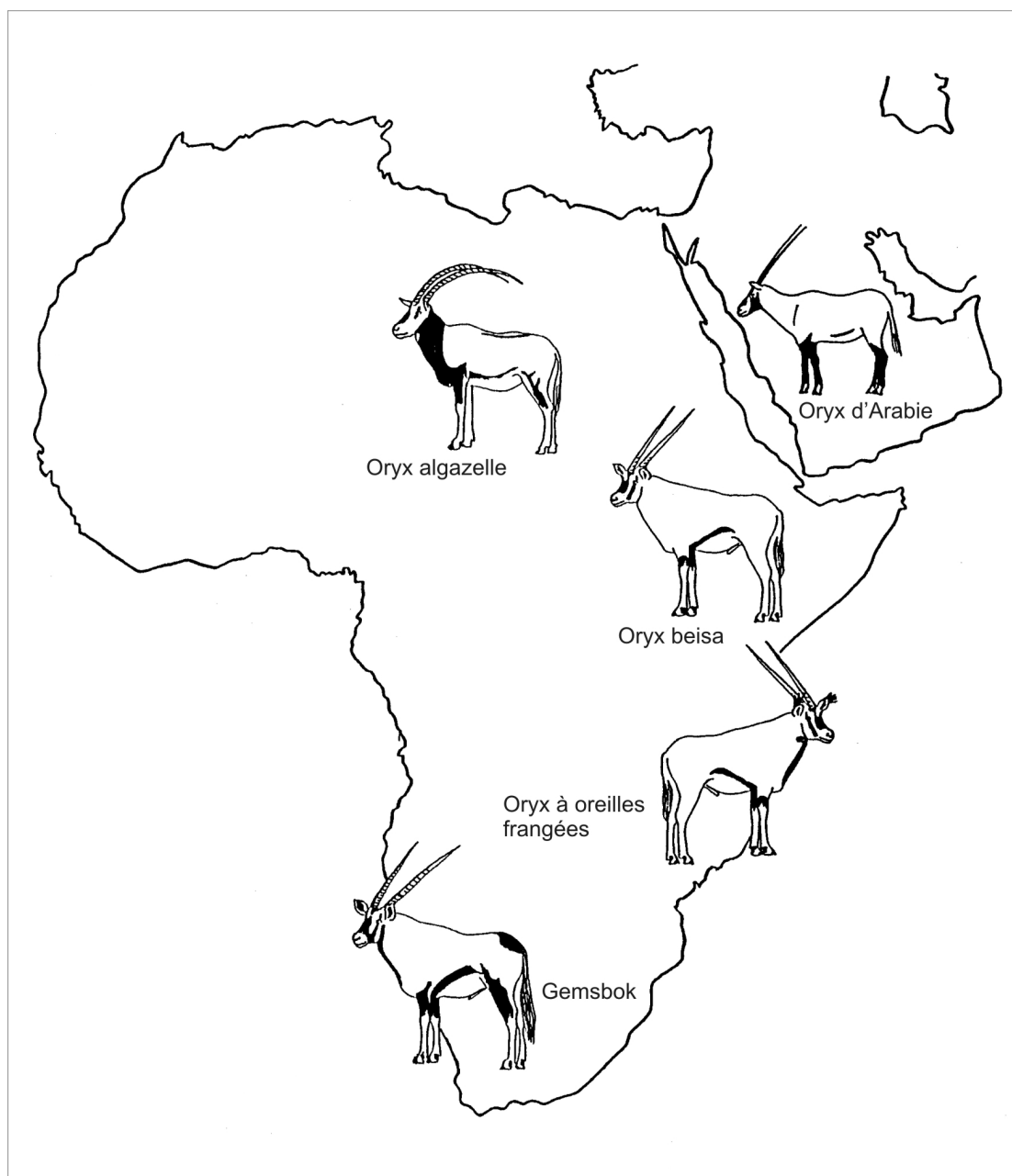


Figure 1. Carte de distribution des antilopes du genre *Oryx* (d'après un dessin original d'Anne Asmodé).

Biologie

Exploitation du milieu — L'oryx d'Arabie est l'un des rares ruminants à survivre de façon permanente dans un désert. Espèce nomade en recherche constante de bons pâturages, il accroît son territoire tout au long de son existence (Tear et al. 1997). Dans la réserve d'Uruq Bani Ma'arid, deux ans après le premier relâché, la taille moyenne des territoires diurnes dépassait 1700 km² au printemps (Strauss 2002) mais se réduisait à moins de 300 km² en été, les oryx passant la majeure partie de la journée inactifs à l'ombre, dans les zones arborées de la réserve (Seddon et Ismail 2002). En dehors de la saison chaude, les oryx s'affranchissent en partie du besoin d'ombre et

deviennent plus opportunistes (Seddon et Ismail 2002); ils peuvent alors parcourir de longues distances pour atteindre des zones de bon pâturage (Corp et al. 1998).

Alimentation — Lorsque l'oryx d'Arabie disparaît à l'état sauvage au début des années 1970, on connaît mal sa biologie en général et son alimentation en particulier. On sait cependant qu'il est un herbivore mixte, majoritairement paisseur sur des graminées et des herbes, mais consommant parfois les feuilles de végétaux ligneux, en particulier celles des acacias (*Acacia* spp.) (Stewart 1963). En Oman, Tear (1992) a montré qu'après une pluie, les oryx consommaient principalement des graminées éphémères ou pérennes du genre *Stipagrostis* dont le contenu en eau, en protéine brute et la digestibilité diminuaient de façon exponentielle après une pluie (Spalton 1999). Les choix alimentaires des oryx semblent très flexibles, et dépendent en particulier des conditions climatiques, de la disponibilité des plantes et de l'utilisation de l'habitat. Ils ajustent leurs préférences alimentaires à la richesse en eau des plantes (eau préformée) et à leur teneur en protéines (Spalton 1999). Les oryx seraient capables de survivre tout l'été sans boire, en exploitant une ressource alimentaire pauvre en protéine (< 5% de la matière sèche) et en eau préformée (< 25% de la matière sèche) (Stanley Price 1989).

Reproduction — L'oryx d'Arabie est une espèce à la reproduction opportuniste (Ostrowski et al. 2005). Celle-ci semble déclenchée par les variations des températures ambiantes et les précipitations, et par conséquent par la disponibilité alimentaire (Spalton 1999). Des veaux sont produits toute l'année mais un pic de naissance a été constaté pendant l'hiver (Strauss 2002). Au NWRC, les femelles deviennent sexuellement matures entre 13 et 18 mois, en fonction notamment de la présence d'un mâle adulte qui stimule la puberté (Blanvillain et al. 1997). La durée moyenne du cycle ovarien est d'environ 24 jours (Sempéré et al. 1996), et la mère donne naissance à un unique veau après une gestation moyenne d'environ 260 jours (Vié 1996). Des résultats similaires ont été enregistrés sur les animaux sauvages à Uruq Bani Ma'arid (Strauss 2002). Les mâles atteignent leur maturité sexuelle entre 7 et 12 mois (Ancrenaz et al. 1998).

Comportement — Le comportement de l'oryx d'Arabie dans son milieu est encore assez mal connu (Tear et al. 1997). L'espèce a été décrite comme polygyne (Stanley Price 1989). De fait, on l'observe principalement en troupes mixtes, hiérarchiquement structurées, comprenant souvent des immatures. A Uruq Bani Ma'arid, la taille moyenne des troupes varie entre 2,5 individus en hiver et 4,3 en été. Le plus grand troupeau observé à ce jour se composait de 28 individus (Eric Bedin, données non

publiées). A Mahazat as-Sayd, des rassemblements encore plus grands mais généralement éphémères, rassemblant plus de 50 individus ont été observés (Stéphane Ostrowski, données non publiées). Comme pour tous les artiodactyles, les conflits hiérarchiques impliquent les mâles principalement pour l'accès aux partenaires sexuelles tandis qu'ils surviennent entre femelles pour l'accès à la nourriture. Chez l'oryx d'Arabie, le mâle dominant semble saillir toutes les femelles du groupe. Il assure la cohésion du troupeau tandis que la femelle dominante le guide et ouvre la route, attentive à tout danger potentiel.

L'oryx d'Arabie est capable de parcourir de longues distances pour atteindre les zones qui ont reçu de récentes pluies (Corp et al. 1998). De cette façon, il profite de la biomasse et de la qualité optimale d'une végétation en croissance. La nutrition représente l'activité la plus fréquente tout au long de l'année (Petit et al. 1989) mais les oryx y consacrent un budget-temps moindre l'été que l'hiver, car ils passent l'essentiel de la journée immobiles à l'ombre (Stanley Price 1989; Seddon et Ismail 2002; Strauss 2002). Ce comportement leur permet de réduire leurs pertes d'eau d'évaporation. De plus, l'oryx d'Arabie accroît ses pertes caloriques de conduction en creusant des petites dépressions à l'ombre, dans lesquelles il se couche, bénéficiant ainsi d'un contact avec un sable plus frais. Au cours de l'été, on constate une augmentation du temps passé à s'alimenter avant le lever et après le coucher du soleil. Cet ajustement permet aux oryx d'économiser à la fois de l'énergie et de l'eau, tout en augmentant les quantités d'eau ingérées, l'herbe sèche pouvant absorber dans certaines circonstances l'humidité de l'air nocturne frais.

Histoire et conservation

Créée au début du XX^e siècle, la biologie de la conservation est une science relativement récente et multidisciplinaire développée en réponse aux changements rapides que connaissait les milieux naturels de la planète sous la pression humaine et du nombre croissant d'espèces menacées. L'oryx d'Arabie est devenu l'étendard de cette discipline au début des années 1980 en faisant l'objet d'un des premiers programmes de réintroduction d'une espèce animale et le premier à concerner une espèce éteinte dans son milieu (Stanley Price 1989). Cette espèce endémique de la péninsule arabe a de plus une grande importance culturelle dans le monde arabe. De tout temps, l'oryx a été un gibier de prédilection pour les Bédouins d'Arabie. Sa viande, réputée d'une grande délicatesse, était une source importante de protéines et était supposée donner à celui qui la consommait les qualités attribuées à l'espèce: force, courage et endurance. La peau donnait un cuir de qualité tandis que les cornes étaient aussi utilisées comme piquets d'ancrage pour les tentes (Lipscombe Vincett 1982). Les poètes arabes ont par ailleurs immortalisé sa robe immaculée, ses yeux

maquillés de noir et son courage indomptable dans quelques-uns des plus beaux poèmes antéislamiques.

La chasse à l'oryx traditionnelle demandait beaucoup d'efforts et de patience. À dos de dromadaire, plus rarement de cheval, les Bédouins, armés d'une carabine, devaient suivre les antilopes à la trace pendant des jours entiers, et rentraient très souvent bredouilles (Philby 1933). Malheureusement, la production industrielle d'armes semi-automatiques et de véhicules tout terrain, dans la première moitié du XX^e siècle, transforme cette chasse traditionnelle à l'impact modéré en une chasse moderne infiniment plus meurtrière. L'oryx d'Arabie qui occupait au XIX^e siècle la plupart des déserts de la péninsule arabique et de la Mésopotamie (Harrison et Bates 1991) voit son territoire diminuer rapidement. En 1930, il ne subsiste plus que dans le désert du Nafud dans le nord de la péninsule, et le Rub' al-Khali dans le sud (Carruthers 1935; Figure 2), la population du Nafud disparaissant à son tour dans les années 1940–1950. Ce déclin dramatique semble longtemps passer inaperçu. En 1960, l'écologiste américain Lee Talbot, qui réalise une enquête sur des espèces eurasiennes en voie de disparition, tire enfin la sonnette d'alarme. Il estime à moins de 200 le nombre d'animaux survivant en Arabie (Talbot 1960). Il recommande donc qu'un programme de conservation de l'espèce en captivité soit mis en place d'urgence afin de sauver l'espèce d'une extinction annoncée. Alerté par le rapport de Talbot et ceux tout aussi alarmistes de son conseiller dans la région faisant état de grandes parties de chasse à l'oryx organisées par des dignitaires du Qatar, la Société de Préservation de la Faune et de la Flore (Fauna & Flora Preservation Society) de Londres décide d'organiser au printemps 1962 une opération de la dernière chance afin de capturer quelques-uns des derniers oryx sauvages en vue de les reproduire en captivité (Grimwood 1962). Baptisée 'Opération Oryx', elle permettra de capturer et d'envoyer aux États-Unis deux mâles et une femelle (Grimwood 1988; Shepherd 1965) qui constitueront les premiers fondateurs du futur élevage. Sauvetage in extremis. On pense en effet que l'oryx d'Arabie s'est éteint dans son milieu au début des années 1970 (Henderson 1974). Des dons de collections privées permirent par la suite d'augmenter la diversité génétique du troupeau de fondateurs, baptisé « Troupeau Mondial » et basé au zoo de Phoenix, en Arizona. Ce troupeau s'agrandit rapidement et régulièrement les années suivantes, grâce à une reproduction soigneusement contrôlée (Homan 1988). Entre 1963 et 1977, le nombre d'oryx captifs augmente de 17,2 % par an en moyenne (Stanley Price 1989) et le retour de descendants de ces fondateurs dans la péninsule arabique est rendu possible, avec un premier envoi d'oryx à Shaumari, en Jordanie en 1978, suivi d'un autre en Oman en 1980. Le premier programme de réintroduction à proprement parlé est lancé en 1982 en Oman, dans le Jiddat al-Harassis, dans le sud du Rub' al-Khali. Ce projet connaîtra un succès initial spectaculaire et le site de

réintroduction de l'oryx en Oman sera classé par l'UNESCO au patrimoine mondial de l'humanité. Malheureusement, à partir de 1996, les oryx du projet omanais font l'objet d'un braconnage intensif; les oryx survivants seront rattrapés et placés en enclos, et le projet sera déclaré non viable (Spalton et al. 1999).

Un deuxième projet de réintroduction de l'oryx d'Arabie a heureusement été mis en place en Arabie Saoudite (voir Site d'étude). La restauration de l'oryx est en effet un programme majeur de la National Commission for Wildlife Conservation and Development (NCWCD) créée en 1986. Une première réintroduction est conduite dans la réserve clôturée de Mahazat as-Sayd (voir Site d'étude) à partir de 1990 alors que la deuxième population libre d'oryx au monde est établie dans la réserve ouverte d'Uruq Bani Ma'arid située dans l'ouest du Rub' al-Khali (Figure 2) à partir de 1995 (Ancrenaz et Flamand 1995; Ostrowski et al. 1998). Les deux projets de réintroductions saoudiens utilisent essentiellement des animaux issus d'un programme de reproduction en captivité, localisé au National Wildlife Research Center (NWRC) (voir Site d'étude). Dès 1998, alors que la population de Mahazat as-Sayd comptait déjà 300–350 individus, il nous parut important de convaincre la NCWCD de l'importance d'en connaître un peu plus sur l'écologie et la physiologie de l'espèce, afin en particulier de pouvoir optimiser la gestion de cette population ainsi que de celle réintroduite à Uruq Bani Ma'arid. Ce fut pour nous l'opportunité inespérée de pouvoir étudier, à travers les animaux d'élevage du NWRC et ceux nés en liberté sur les sites de réintroduction, l'une des dernières espèces d'ongulés désertiques dont les effectifs sont encore suffisants pour permettre la recherche fondamentale. L'oryx d'Arabie est de plus un sujet d'étude particulièrement fascinant. Doué semble-t-il d'une exceptionnelle résilience en milieu désertique, il semble capable de survivre sans boire pendant toute la saison chaude, lorsque les très hautes températures ambiantes contraignent la grande majorité des animaux terrestres, vertébrés et invertébrés, à se réfugier sous terre pendant la journée ou à fuir le milieu (Louw et Seely 1982; Stanley Price 1989).

La gazelle des sables (*Gazella subgutturosa*)

Introduction

La gazelle des sables (*Gazella subgutturosa*), aussi appelée gazelle à goitre ou gazelle rim, a une aire de distribution historique s'étendant de la Palestine à l'Ouest jusqu'au désert de Gobi au nord et de la Chine à l'Est (Roberts 1977). La sous-espèce d'Arabie *Gazella s. marica* est la plus grande des gazelles arabes. Elle se rencontre sur un vaste territoire, depuis les plateaux de lave ('*harrat*') du nord de la péninsule jusqu'au désert du Rub' al-Khali au sud, préférant les dunes et les corridors de gravier. Naguère très

abondante, elle est aujourd'hui en déclin sur l'ensemble de son territoire, avec une population globale totalisant probablement moins de 10 000 individus (Anon. 2003). En Arabie Saoudite, des gazelles des sables nées en captivité au Centre de Recherche sur la Faune et la Flore Sauvages du Roi Khalid (King Khalid Wildlife Research Centre ou KKWRC) ont été relâchées dans la réserve clôturée de Mahazat as-Sayd entre 1991 et 1994, et dans la réserve ouverte d'Uruq Bani Ma'arid, dans l'ouest du Rub' al-Khali, en 1995 et 1996.

Systématique

La gazelle des sables est une espèce d'antilope de relativement petite taille, appartenant à la famille des Bovidae, à la sous-famille des Antilopinae et au clade des Antilopini (Rebholz et Harley 1999) (Tableau 2). Des études récentes menées par la Société Zoologique de Londres et le KKWRC ont montré que la sous-espèce arabe (*Gazella s. marica*) était moins proche génétiquement de l'autre sous-espèce de gazelle des sables (*G. s. subgutturosa*), que de deux espèces d'Afrique du Nord, la gazelle leptocère (*G. leptoceros*) et la gazelle de Cuvier (*G. cuvieri*). Ces données suggèrent que les deux sous-espèces de *G. subgutturosa* ont évolué comme des taxons séparés et peuvent être, par certains aspects, considérées comme des espèces différentes, bien qu'elles puissent s'hybrider (Hammond 1997).

Morphologie

Comme chez l'oryx d'Arabie, le dimorphisme sexuel de taille est assez peu marqué chez la gazelle des sables arabe, bien que là encore, l'espèce soit polygyne (Perez-Barberia et al. 2002). Le mâle adulte pèse environ 17–24 kg et la femelle 15–18 kg (Groves 1997). Comparée aux formes rencontrées en Iran, en Asie Centrale et en Mongolie, la sous-espèce arabe est de plus petite taille, de couleur plus pâle, et les femelles ont toujours des cornes. Elle présente une silhouette assez trapue, avec un pseudo goitre chez le mâle, qui devient proéminent durant la saison de reproduction. Les adultes arborent un pelage beige clair / sable sur le corps et blanc sur le ventre et les membres. Le mâle possède des cornes bien développées en forme de lyre d'environ 20–30 cm de longueur, avec des anneaux bien définis. Les femelles portent aussi des cornes, plus fines et droites, et généralement plus courtes que celles des mâles (Harrison et Bates 1991).

Biologie

L'espèce atteint sa maturité sexuelle vers 12 mois, la femelle est poly oestrienne saisonnière, les gestations sont unitaires ou gémeillaires, et durent en moyenne 150 jours (Pereladova et al. 1998; Sempéré et al. 2001).

Tableau 2. Classification de la gazelle des sables (*Gazella subgutturosa*).

Phylum	Chordata (chordés)
Classe	Mammalia (mammifères)
Ordre	Artiodactyla (artiodactyles)
Sous-ordre	Ruminantia (ruminants)
Famille	Bovidae (bovidés)
Sous-famille	Antilopinae
Clade	Antilopini
Genre	<i>Gazella</i> Blainville, 1816
Espèce	<i>subgutturosa</i> (Güldenstaedt, 1780)
Sous-espèce	<i>marica</i> (Thomas, 1897)
Nom scientifique	<i>Gazella subgutturosa</i> (Güldenstaedt, 1780) <i>Gazella subgutturosa marica</i> (Thomas, 1897)
Noms communs	Gazelle des sables, gazelle à goitre, gazelle rim Gazelle des sables arabe

Histoire et conservation

Cette espèce occupait historiquement une très vaste aire de distribution s'étendant depuis la Palestine à l'ouest jusqu'au désert de Gobi au nord et de la Chine à l'est (Roberts 1977).

En Arabie Saoudite, la gazelle des sables est aujourd'hui confinée, au nord, aux plaines volcaniques limitrophes du reg jordanien, et au sud, à la frange orientale du désert du Rub' al-Khali. L'aire de distribution de cette espèce a considérablement diminué au cours des cinquante dernières années, le déclin débutant au lendemain de la seconde guerre mondiale avec la construction de routes et l'apparition des véhicules tout-terrain (Thouless et al. 1991).

Sous l'égide de la NCWCD, un programme de réintroduction de cette espèce a débuté en 1990 dans la réserve de Mahazat as-Sayd, un site faisant partie de l'aire historique de distribution de la gazelle des sables en Arabie Saoudite (Vesey-Fitzgerald 1952) (voir Site d'études). Un deuxième programme de réintroduction de la gazelle des sables a été initié à Uruq Bani Ma'arid en 1995; durant deux années consécutives, 204 gazelles des sables provenant du KKWRC ont été relâchées dans cette réserve. Cette population est aujourd'hui également bien établie.

Comme l'oryx d'Arabie, la gazelle des sables semble douée d'une résistance remarquable aux privations hydriques. Elle serait notamment capable de survivre indéfiniment en milieu désertique sans boire (Kingdon 1991).

Site d'étude

Le National Wildlife Research Center (NWRC)

Introduction

La Commission Nationale pour la Conservation et le Développement de la Faune et de la Flore Sauvages (National Commission for Wildlife Conservation and Development ou NCWCD) a été établie par décret royal en 1986, avec pour missions principales de développer et mettre en œuvre des plans de préservation de la faune et de la flore locales, ainsi que de proposer et d'établir des aires naturelles protégées dans le royaume d'Arabie Saoudite.

Afin de sensibiliser rapidement l'opinion publique saoudienne à la conservation de la nature, la NCWCD s'est d'abord consacrée à l'élevage en captivité et la réintroduction d'espèces animales à haut profil médiatique, telles que l'oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*) et l'outarde houbara (*Chlamydotis macqueenii*), qui est la proie favorite des fauconniers du Moyen-Orient. Deux centres d'élevage et de recherche ont été établis afin de concrétiser cette stratégie nationale de restauration d'espèces menacées: le Centre de Recherche sur la Faune et la Flore Sauvage (National Wildlife Research Center ou NWRC) en 1986, et le Centre de Recherche sur la Faune et la Flore Sauvages du Roi Khalid (King Khalid Wildlife Research Centre ou KKWRC) un an plus tard. Le NWRC, où les expériences de laboratoire de cette thèse ont été menées, est ainsi en charge des programmes d'élevage et de réintroduction de l'oryx et de l'outarde, tandis que le KKWRC se concentre sur la gazelle des sables et la gazelle de montagne.

Caractéristiques administratives

Le NWRC a été établi en avril 1986 pour être une des pièces maîtresses des projets de conservation de la NCWCD. Le plus important centre de recherche sur la nature d'Arabie Saoudite, il est centré sur 21°30' N – 40°40' E et se situe à environ 30 km au sud-est de la ville de Taif (Figure 2) (Tsagarakis et Seddon 2002).

D'une surface totale de 650 ha ceinte d'une clôture électrique, il comprend des enclos de reproduction d'une surface individuelle de 0,5 à 100 ha, dont la plupart sont réservés à l'élevage des oryx, ainsi que des structures dédiées à la recherche. Il est lui-même entouré depuis 1993 d'une extension clôturée qui fait office de tampon sanitaire et étend la surface du centre à environ 35 km². Les missions principales du NWRC sont de restaurer les populations d'espèces locales menacées, principalement l'oryx d'Arabie et l'outarde houbara et, grâce à des programmes d'élevage en captivité et de réintroduction dans des aires protégées, de surveiller et d'étudier les populations sauvages et réintroduites.

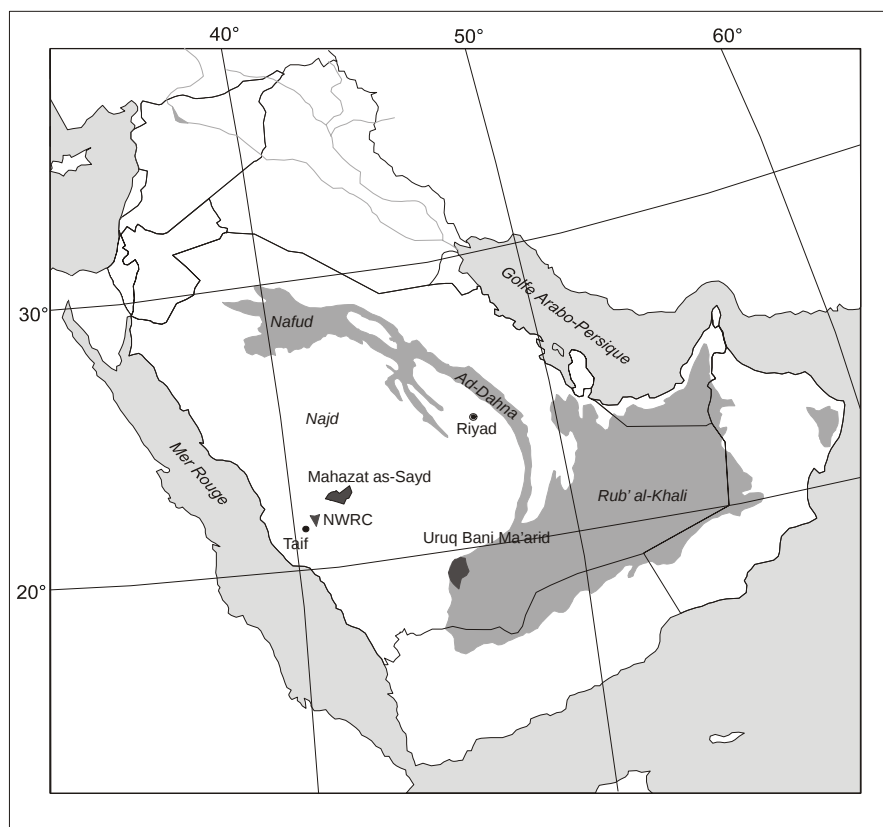


Figure 2. Carte de l'Arabie Saoudite et localisation du NWRC et des réserves de Mahazat as-Sayd et d'Uruq Bani Ma'arid, où l'oryx d'Arabie et la gazelle des sables ont été réintroduits.

Géographie

Le NWRC est situé à une altitude de 1400 m au dessus du niveau de la mer, sur le versant oriental de la chaîne montagneuse de l'Asir/Sarawat, qui culmine à plus de 3700 m d'altitude au Yémen, 800 km plus au sud. D'un point de vue climatique, le site est caractérisé par des étés chauds et des hivers relativement doux. Le niveau d'aridité est moins élevé qu'à Mahazat as-Sayd du fait de l'altitude. La température ambiante moyenne est de 22,9°C et les précipitations annuelles, reçues essentiellement au printemps et à la fin de l'été, avoisinent 200 mm (Fisher et al. 1998). Le NWRC est considéré comme un milieu aride (Figure 4), mais l'impact de ce climat sur les ongulés captifs est restreint du fait d'un apport quotidien en eau et en nourriture.

Élevage de l'oryx d'Arabie au NWRC

La reproduction en captivité de l'oryx d'Arabie en vue de sa réintroduction a commencé en avril 1986, lorsque 57 animaux ont été transférés du KKWRC au NWRC (Asmodé et Khoja 1988; Greth et Schwede 1993a, 1993b). Peu après leur arrivée, des cas cliniques de tuberculose bovine se sont révélés et ont forcé les gestionnaires à mettre en place un traitement antibiotique poussé du troupeau (Greth

et al. 1994). De surcroît, une génération « tampon » d'oryx a été produite afin d'empêcher la réintroduction d'oryx tuberculeux. Les veaux produits par le troupeau de fondateurs (génération A) sont systématiquement retirés à leur mère immédiatement après la mise bas, et élevés au biberon. Ceci permet de réduire le risque de transmission horizontale des agents infectieux. Ces individus (génération B) sont régulièrement testés pour la tuberculose ainsi qu'une variété d'autres agents pathogènes. A l'âge adulte ils intègrent le noyau de reproducteurs uniquement si tous les tests de dépistage de la tuberculose sont négatifs. Ce groupe d'individus engendre la troisième génération d'oryx (génération C), saine et élevée par la mère. Plus de 90% des oryx de la génération C produits sont réintroduits dans leur milieu d'origine.

Les oryx captifs, au nombre de 200 en décembre 2004 (Stéphane Ostrowski, données non publiées), reçoivent du foin d'herbe et de l'eau ad libitum. Environ 100 tonnes de foin de Ray-grass leur sont distribuées annuellement. En fonction de leurs besoins nutritionnels (femelle gestante, veau en croissance, individu âgé), certains oryx sont complémentés avec du foin de luzerne et/ou des granulés d'une teneur en protéine de 14%. La gestion de la reproduction du troupeau est capitale et a pour objectif le maintien de sa diversité génétique initiale et la limitation de la consanguinité des individus. La stratégie mise en place consiste à équilibrer la représentation des fondateurs putatifs dans chacune des générations captives. Elle nous a permis de constituer une population captive d'oryx reconnue comme la plus polymorphique au monde, sans récent «goulot d'étranglement» lié à la gestion de l'élevage (Ostrowski et al. 1998; Marshall et al. 1999). Ce résultat s'explique par la présence dans ce troupeau captif de l'ensemble des lignées génétiques existantes sur la planète ("Troupeau Mondial" et lignées originaires d'Arabie Saoudite, du Qatar et d'Abu Dhabi) (Marshall 1998). De plus, l'assurance de la bonne santé des animaux, au travers de la prophylaxie, de la sérosurveillance (en particulier de la tuberculose bovine et de la brucellose), et des tests annuels, garantit que le troupeau du NWRC est en excellente santé (Greth et al. 1994; Ostrowski et al. 1998; Ostrowski et al. 2002; Frölich et al. 2005). Aujourd'hui, le programme de reproduction en captivité des oryx du NWRC produit de façon optimale des animaux pour permettre des réintroductions à grande échelle dans toute la péninsule arabe.

La réserve naturelle de Mahazat as-Sayd

Introduction

Une des premières missions de la NCWCD depuis sa création en 1986 a été d'établir et de gérer un réseau d'aires protégées dans le Royaume, afin de protéger et restaurer la faune et la flore locales. En 1998, 14 réserves avaient ainsi été créées officiellement (Tsagarakis et Seddon 2002). Avec une surface de plus de 2244 km² — presque la

surface du département du Rhône —, Mahazat as-Sayd (centrée en 28°15' N – 41°40' E) a été la troisième zone à être protégée dans le Royaume et la seule à avoir été clôturée afin de servir de “laboratoire d'expérimentation” aux protocoles de réintroduction d'animaux élevés en captivité dans les centres de reproduction. Elle est la deuxième plus grande réserve clôturée du monde après le Parc National du Kruger en Afrique du Sud. Protégée du surpâturage qui affecte l'ensemble de la région, la végétation locale a pu se régénérer de façon spectaculaire. Deux espèces d'ongulés ont été réintroduites avec succès dans la réserve par la NCWCD: l'oryx d'Arabie et la gazelle des sables.

Caractéristiques administratives

Mahazat as-Sayd a été officiellement déclarée Réserve Naturelle Spéciale en 1988 (Child et Grainger 1990). Cela signifie qu'il s'agit d'un site d'un très haut intérêt biologique et d'une aire de conservation prioritaire. Toute activité humaine y est prohibée et la zone est réservée aux biologistes. En 1989, la réserve a été ceinte d'une clôture de 2,10 m de haut excluant les troupeaux d'animaux domestiques ce qui a permis une amélioration rapide et notable de ce parcours jusque-là surpâturé (Gillet et Le Houérou 1991).

Géographie

La réserve se situe à l'ouest du Najd, la plate-forme continentale qui occupe le centre de la péninsule arabique et qui décline progressivement en altitude en rejoignant le Golfe Persique. L'altitude de la réserve est comprise entre 900 et 1100 m. L'habitat est caractérisé par des plaines ondulantes de sable et de gravier (95% de la surface), au relief marqué sporadiquement par des émergences basaltiques d'origine précambrienne (Tsarakis et Seddon 2002). Ces plaines sont entrecoupées de zones de drainage des eaux de pluie appelées wadis (cours d'eau non permanents) qui sont à sec la plus grande partie de l'année et qui traversent la réserve du sud vers le nord. Ces wadis convergent parfois en des zones de stagnation et d'évaporation hydrique appelées sebkah. En dehors de ces zones de sebkah qui peuvent retenir les eaux de pluie pendant un certain temps, la réserve n'offre pas de point d'eau permanent. D'un point de vue climatique, Mahazat as-Sayd est caractérisée par des étés chauds et des hivers relativement doux. Recevant des précipitations faibles (en moyenne 96 ± 41 mm par an; $n=14$ ans) et très irrégulières ($CV>50\%$), la zone est considérée comme hyperaride (Wilson 1989) (Figures 3 et 4). Les moyennes des températures ambiantes maximales et minimales sont respectivement de 42,2°C et 26,6°C en juin, le mois le plus chaud, et de 23,8°C et 11,5°C, en janvier, le mois le plus froid (NWRC, données non publiées).

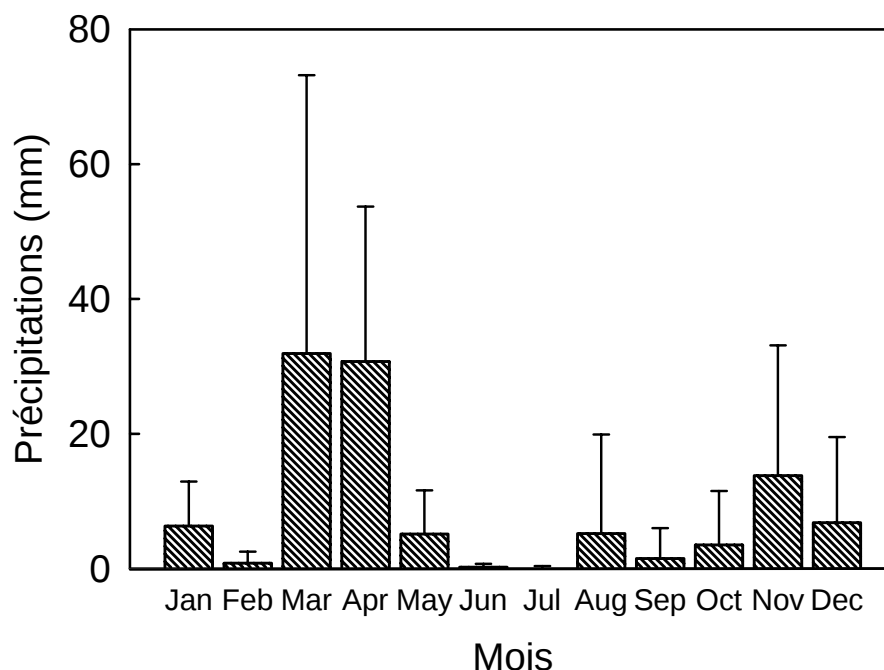


Figure 3. Distribution mensuelle des précipitations enregistrées sur la réserve de Mahazat as-Sayd en Arabie Saoudite entre 1992–2002.

Nous avons enregistré une température ambiante maximale à l'ombre de 47,7°C en juillet 1998. Les données climatiques proviennent d'une station météorologique installée au centre de la réserve et d'une grille de pluviomètres distribués dans toute la réserve.

La réserve de Mahazat as-Sayd est située dans la zone phytochorique saharo-sindienne (Fisher et al. 1998). Grâce à la pose d'une clôture autour de la réserve, le nombre d'espèces botaniques répertoriées est passé de 56 en 1989 à 174 en l'an 2000 (Collenette et Tsagarakis 2000). La couverture végétale, bien que discontinue, est devenue plus extensive, avec une forte représentation d'arbustes et d'arbres du genre *Acacia* — genre le plus commun des déserts saharo-sindiens. Des graminées pérennes, typiquement *Panicum turgidum*, *Lasiurus scindicus* et *Octochloa compressa*, sont abondantes dans les parties sablonneuses de la réserve tandis que les *Stipagrostis* sont bien représentés dans les zones rocheuses. Au sein de ces associations de graminées, on trouve en nombre variable des espèces végétales pérennes, comme *Haloxylon salicornicum*, dont les plants buissonnants dominent sur les sols alcalins. Les graminées constituent l'essentiel du régime alimentaire de l'oryx d'Arabie et une proportion significative de celui de la gazelle des sables. *Maerua crassifolia*, un arbre de la famille des Capparaceae, se rencontre sporadiquement, en général dans les wadis. Il élève sa frondaison très dense jusqu'à 6–8 mètres de hauteur, offrant des zones d'ombre très recherchées en été par les oryx et les gazelles.

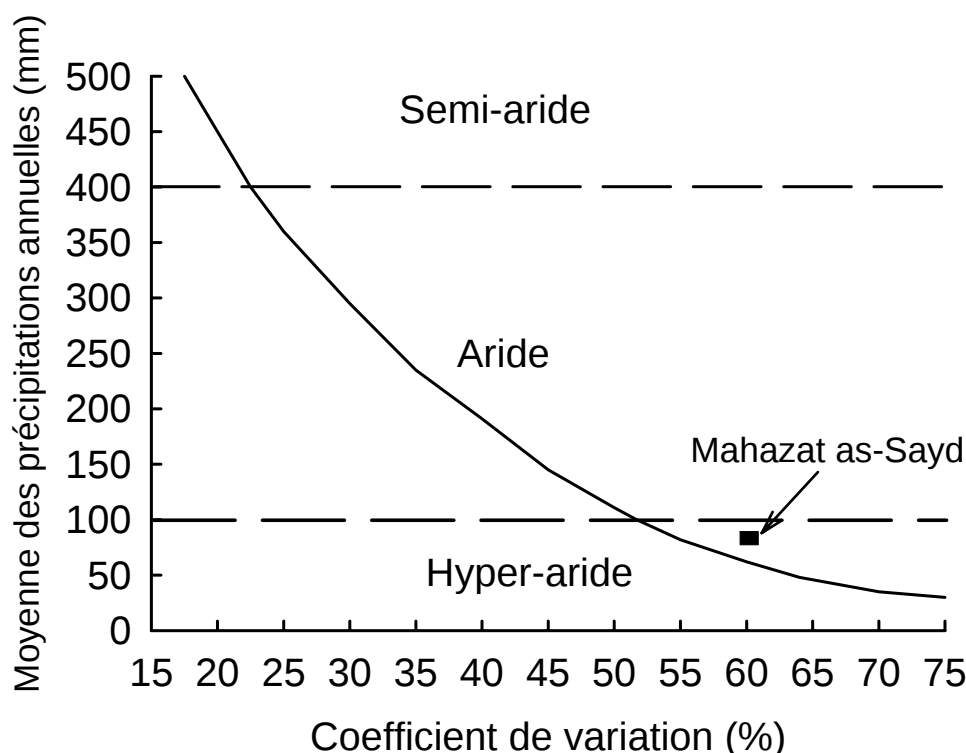


Figure 4. Classification de l'aridité du milieu en fonction de la moyenne des précipitations annuelles et de leur coefficient de variation. La situation de Mahazat as-Sayd est indiquée (d'après Le Houérou 1989).

Réintroduction de l'oryx d'Arabie et de la gazelle des sables à Mahazat as-Sayd

Mahazat as-Sayd a été le premier site de réintroduction de l'oryx en Arabie Saoudite. Entre 1990 et 1993, 38 individus originaires de collections privées nationales ou étrangères et 34 oryx produits au NWRC ont été amenés dans la réserve, maintenus dans un enclos de pré-relâcher de 200 ha pendant une période d'acclimatation, puis finalement réintroduits dans la zone protégée.

La constitution génétique de la population a été optimisée par la sélection d'un troupeau de fondateurs incluant des lignées génétiques variées. La majorité des individus réintroduits se sont acclimatés avec succès à leur nouvel environnement et à l'arrêt de l'approvisionnement en eau et en nourriture. Les oryx en difficulté n'ont pas été secourus afin de reconstituer rapidement une population parfaitement adaptée à son environnement. Entre 1990 et 1992, une équipe de gardes, sous la direction du responsable de la réserve, a suivi et localisé quotidiennement les animaux réintroduits. Avec l'accroissement de la population, l'augmentation du nombre de groupes, et leur dispersion, il est toutefois devenu de plus en plus difficile de localiser quotidiennement l'ensemble des oryx. De ce fait, depuis mai 1995, des suivis annuels par échantillonnage le long de transects ont été effectués dans la réserve. Entre 1990 et 1997, la population d'oryx a régulièrement augmenté pour atteindre environ 400 individus. Du

fait de deux années de sécheresse, la population a stagné aux environs de 350–400 animaux en 1998 et 1999. Puis, suite à de bonnes précipitations en 2001 et 2002, les ressources alimentaires ont augmenté, permettant à la population de récupérer. En 2003, on estimait la population d'oryx de Mahazat as-Sayd à environ 700-800 individus (Mésochina et al. 2003).

La gazelle des sables a elle aussi été réintroduite à Mahazat as-Sayd. Un premier groupe de 24 individus, provenant d'un troupeau reproduit en captivité au KKWRC, a été relâché en février 1990. Sans aucun apport artificiel en eau ni en nourriture, la population initiale, renforcée entre 1990 et 1994 par des relâchés ultérieurs d'animaux nés en captivité, comptait environ 300 individus en 1994 (Haque et Smith 1996), et plus de 2000 spécimens en 2003 (Mohammed et al. 2003).

Problématiques abordées dans cette thèse

Quels sont les besoins énergétiques et hydriques de l'oryx d'Arabie dans son milieu naturel et correspondent-ils aux prédictions allométriques?

Quelques espèces d'ongulés des milieux semi-arides comme le springbok (*Antidorcas marsupialis*) ont été étudiées à l'aide de techniques de marquage isotopique (Nagy et Knight 1994) et certaines observations suggèrent que d'autres espèces des mêmes milieux comme le dik-dik (*Rynchotragus kirki*, Hoppe 1977), l'élan du Cap (*Taurotragus oryx*) et l'oryx beisa (*Oryx gazella beisa*) (Lewis 1977; Taylor et Lyman 1967), survivent plusieurs semaines dans leur environnement naturel sans boire. En revanche, les besoins hydriques et énergétiques des mammifères des milieux arides ont rarement été mesurés in situ. On trouve dans la littérature seulement quelques études concernant des petits mammifères sauvages (rongeurs et petits carnivores; Degen 1997), des ongulés domestiques comme le dromadaire (Macfarlane et al. 1963) et des ongulés non domestiques maintenus en semi-liberté comme l'oryx à oreilles frangées (*Oryx gazella callotis*) ou l'élan du Cap (King et al. 1975; 1978) mais aucune, à notre connaissance, concernant des espèces d'ongulés sauvages en milieu desertique.

Ayant l'opportunité de pouvoir étudier pour la première fois l'une des rares espèces d'ongulés sauvages désertiques, l'oryx d'Arabie, nous avons donc décidé de commencer notre travail de recherche en nous intéressant aux besoins énergétiques et hydriques in situ de cette espèce, grâce à la méthode à l'eau doublement marquée (Article 1) et à l'utilisation d'eau tritiée (Article 2). Nous avons ainsi étudié les besoins en énergie et en eau des oryx dans leur milieu en été (Articles 1 & 2) et au printemps (Article 1). Nous avons ensuite comparé les résultats obtenus avec ceux prédits par les équations allométriques existantes reliant les besoins hydriques et énergétiques quotidiens des mammifères à leur masse (Nagy et Peterson 1988)

(Articles 1 & 2). Selon ces équations, les mammifères de grande taille des milieux arides devraient consommer par unité de masse plus d'eau et d'énergie que ceux des milieux tempérés de même taille (Nagy et Peterson 1988). Par exemple, un mammifère de 100 kg aurait des besoins énergétiques en milieu aride supérieurs de 206% à ceux qu'il aurait en milieu tempéré. Intuitivement, on imagine qu'au contraire, du fait de l'extrême aridité du milieu, ces besoins devraient être, de fait, plus faibles que ceux des espèces d'ongulés des milieux tempérés. L'oryx d'Arabie constituait donc un modèle idéal pour tester la justesse de ces prédictions allométriques pour les espèces de grande taille, car il est, avec l'oryx algazelle et l'addax, l'une des trois espèces de mammifère les plus grandes des déserts du Sahara et du Moyen-Orient, et le seul à être encore accessible à la recherche fondamentale.

Quels sont les mécanismes d'ajustement physiologique responsables des fluctuations saisonnières des besoins énergétiques et hydriques des ongulés désertiques?

Les résultats de nos mesures des besoins quotidiens en énergie et en eau des oryx d'Arabie dans leur milieu naturel ont montré d'importantes fluctuations saisonnières. En été, après 4–5 mois de carence calorique et hydrique, ces besoins sont en effet inférieurs de 50% pour l'énergie et de plus de 60% pour l'eau à ceux mesurés au printemps, la masse corporelle des animaux ne diminuant dans le même temps que de 8,5% (Article 1).

La plupart des espèces animales sont capables de réduire leurs besoins énergétiques quand l'apport alimentaire se réduit. Ce phénomène est en général concomitant à une réduction de la masse corporelle de l'individu, elle-même due à une réduction de la masse de ses tissus entraînant une baisse de leur consommation en oxygène. Dans le cas de l'oryx d'Arabie, la réduction métabolique mesurée était disproportionnée par rapport à celle de la masse corporelle totale. Trois hypothèses pouvaient alors être envisagées. 1/ Certains organes, gros consommateurs d'oxygène chez les ruminants, tels le tractus digestif, le foie ou le cœur, subiraient, en période de carence calorique, une réduction disproportionnée de leur masse par rapport à celle de la masse corporelle totale de l'individu (Ferrell et Koong 1986). 2/ C'est le métabolisme tissulaire lui-même et non la quantité de tissu qui pourrait être réduit en période de carence (Burrin et al. 1990). 3/ Les deux mécanismes pourraient agir concomitamment.

Nous avons postulé que l'ajustement énergétique saisonnier observé chez l'oryx d'Arabie était un mécanisme adaptatif caractéristique des espèces d'ongulés désertiques et qu'il était gouverné par la disponibilité des ressources alimentaires et hydriques du milieu. Nous avons donc essayé de répliquer en captivité chez l'oryx

d'Arabie (Article 3) et la gazelle des sables (Article 4), un processus de restriction énergétique et hydrique semblable à celui qu'ils subissent dans leur milieu naturel entre le printemps et la fin de l'été, afin de mesurer l'amplitude des ajustements énergétiques liés à ces restrictions. Nous voulions par ailleurs vérifier si, dans ce contexte, la réduction du métabolisme était relativement plus importante que celle de la masse corporelle, et si ce phénomène pouvait être en partie expliqué par une réduction disproportionnée de la masse de certains tissus gros consommateur d'oxygène. Nous avons donc testé cette hypothèse chez la gazelle des sables — les oryx d'Arabie étant trop rares pour pouvoir être sacrifiés en fin d'expérimentation — en comparant la taille de ses organes après une période prolongée de restriction calorique et hydrique et après un régime hydrique et alimentaire *ad libitum* (Article 4).

En ce qui concerne les fluctuations saisonnières des besoins hydriques chez l'oryx d'Arabie, nous pensions qu'elles pourraient être en grande partie expliquées par une modulation des pertes hydriques d'évaporation. Ces pertes d'évaporation semblent en effet constituer la principale source de perte d'eau chez les ongulés des milieux arides normalement hydratés, surpassant celles des urines et des fèces (Wilson 1989). Or il est vraisemblable que la sélection naturelle agisse chez ces espèces dans le sens d'une réduction des pertes d'évaporation. Ceci nous a été confirmé par des mesures préliminaires effectuées chez l'oryx d'Arabie. Il était donc vraisemblable que les pertes hydriques d'évaporation chez les ongulés désertiques puissent fluctuer considérablement suivant les apports hydriques, en réponse notamment à la réduction attendue de la consommation d'oxygène. Concomitamment aux mesures énergétiques, nous avons donc mesuré les pertes hydriques d'évaporation chez l'oryx d'Arabie (Article 3) et la gazelle des sables (Article 4), après une restriction prolongée en eau et en nourriture, et les avons comparées à celles enregistrées chez des animaux approvisionnés en eau et en nourriture *ad libitum*.

Les ongulés désertiques utilisent-ils l'hétérothermie dans leur milieu naturel?

L'amplitude des variations de température interne au cours d'une journée est relativement faible chez la plupart des endothermes, de l'ordre de $\pm 2^{\circ}\text{C}$. Certains laissent cependant leur température corporelle fluctuer au-delà de cette limite. Quand cette fluctuation s'effectue dans le sens d'une réduction de la température corporelle, elle s'apparente à de l'hibernation ou de la torpeur, et permet à l'animal d'économiser de l'énergie lorsque les ressources alimentaires diminuent. Quand elle s'effectue dans le sens d'une augmentation de la température corporelle, elle traduit un phénomène de stockage de la chaleur, permettant de différer ou de limiter les pertes hydriques

d'évaporation qui auraient été nécessaires au maintien d'une température corporelle constante (Schmidt-Nielsen 1997; Jessen 2001). Ce dernier mécanisme est appelé hétérothermie (Mitchell et al. 2002). Les ongulés des milieux arides qui doivent subir, au moins pendant les mois les plus chauds, une carence chronique en eau, et des températures ambiantes élevées fréquemment supérieures à leur température corporelle moyenne, constituent des sujets privilégiés pour l'étude de l'hétérothermie. Des fluctuations journalières de température corporelle évocatrices de l'hétérothermie ont été documentées chez plusieurs espèces d'ongulés domestiques ou sauvages des milieux arides ou semi-arides: notamment le dromadaire, la gazelle de Grant (*Gazella granti*), la gazelle de Thomson (*Gazella thomsonii*), l'oryx beisa et l'élan du Cap (Schmidt-Nielsen et al. 1957; Taylor et Lyman 1967; Taylor 1969, 1970a). Ces études assez anciennes ont cependant été menées en captivité dans des circonstances ne permettant pas aux animaux de recourir à des mécanismes comportementaux de thermorégulation. L'usage de l'hétérothermie in situ chez ces espèces est donc resté longtemps une spéculation. Des études plus récentes se sont depuis penchées sur l'usage éventuel de l'hétérothermie chez plusieurs espèces des milieux semi-arides: le springbok, l'élan du Cap et le gemsbok (*Oryx gazella gazella*) (Mitchell et al. 1997; Fuller et al. 1999; Maloney et al. 2002; Fuller et al. 2005). Elles ne l'ont pas mise en évidence chez ces espèces et ont conclu à un artefact de laboratoire pour les études précédentes (Mitchell et al. 2002; Fuller et al. 2004).

Pour nous, il est clair cependant que les conditions d'expérimentation de ces dernières études (eau fournie ad libitum, températures ambiantes modérées) ne se prêtaient pas, en tout état de cause, à l'apparition de l'hétérothermie (voir Discussion) et ne permettaient donc pas de conclure quant à l'utilisation ou non de l'hétérothermie chez ces espèces dans les conditions réelles de milieu.

Nous avons donc décidé d'étudier la régulation de la température chez l'oryx d'Arabie (Article 5) et la gazelle des sables (Article 6) dans leur milieu naturel, et dans un contexte de température ambiante élevée propice au déclenchement d'une réponse hétérothermique.

Comment l'écophysiologie peut-elle contribuer à la conservation des ongulés désertiques?

Un aspect important de l'étude des dynamiques démographiques des populations consiste à élucider les facteurs et mécanismes déterminant la taille optimale d'une population par rapport aux ressources disponibles dans son milieu (May 1999). À cet effet, les biométriciens des populations font fréquemment appel à des modèles mathématiques prédictifs qui leur permettent d'estimer les fluctuations futures de la population étudiée (Harrison 1995; Hastings 1997). Les paramètres inclus dans ces

modèles sont essentiels et déterminent souvent la pertinence des prédictions. Dans le cas des espèces désertiques, les prédictions sont souvent décevantes du fait de la difficulté à évaluer quantitativement les ressources alimentaires disponibles liées à l'hétérogénéité spatiale et temporelle des pluies, et de la méconnaissance des besoins énergétiques et hydriques in situ des espèces étudiées. Nous avons essayé dans cet ultime travail d'associer les données de physiologies collectées durant nos investigations à celles concernant la disponibilité des ressources alimentaires, afin de déterminer les meilleures stratégies de gestion à moyen et long terme de la population d'oryx d'Arabie de la réserve de Mahazat as-Sayd. Par ailleurs, les principes mathématiques et les paramètres utilisés dans ce modèle pourront être appliqués à d'autres populations d'ongulés sauvages des milieux désertiques et contribuer, peut-être, à leur préservation.

Méthodes employées pour cette thèse

Pour répondre aux problématiques choisies pour cette thèse, nous avons utilisé plusieurs méthodes d'expérimentation que nous allons présenter: l'utilisation de solutions isotopiques (eau doublement marquée et eau tritiée) pour mesurer les besoins énergétiques et hydriques des ongulés désertiques (oryx d'Arabie et gazelle des sables) dans leur milieu, l'utilisation d'implants thermométriques pour étudier leur thermorégulation in situ, et la calorimétrie indirecte en circuit ouvert pour mesurer leur métabolisme de repos et leurs pertes d'eau d'évaporation en laboratoire. L'écophysiologie étant une discipline hybride visant à allier les connaissances de la physiologie à celles de l'écologie, les méthodes de physiologie employées sont décrites de manière générale afin d'éclairer les 'moins physiologistes des écologistes'. Après un rappel historique sur la découverte et la mise au point de ces méthodes d'expérimentation, nous décrirons ci-dessous leur principe, leurs principaux avantages et inconvénients, ainsi que les protocoles utilisés pour nos recherches.

Utilisation de solutions isotopiques

Historique

La découverte des isotopes au début du XX^e siècle devait transformer radicalement non seulement la physique et la chimie, mais aussi de nombreux domaines de la biologie. Comme on le découvrit, les éléments chimiques peuvent exister sous plusieurs formes, les isotopes, qui, ne différant que par leur nombre de neutrons, sont très proches physiquement et chimiquement. Les isotopes lourds de l'oxygène et de l'hydrogène semblaient ainsi des traceurs idéaux pour étudier le comportement de l'eau (H₂O) et de l'oxygène (O₂) dans un organisme. Cependant, la difficulté à se

procurer ces isotopes, leur coût prohibitif, ainsi que l'absence initiale d'un équipement permettant de mesurer précisément leur abondance, constituèrent longtemps un frein à leur utilisation en biologie (Speakman 1998). Ce n'est qu'à la fin des années 1940 — grâce notamment aux retombées indirectes des études sur le comportement et l'enrichissement des isotopes générées par la mise au point de l'arme atomique à la fin de la Deuxième Guerre Mondiale —, que Nathan Lifson et son équipe de l'université du Minnesota purent mener à bien plusieurs expériences sur des souris de laboratoire injectées avec de l'eau marquée sur l'oxygène ou forcées à respirer de l'air enrichi en oxygène-18 (^{18}O), un isotope lourd de la forme commune légère de l'oxygène, l'oxygène-16 (^{16}O) (Lifson et al. 1949). Ces expériences démontrèrent que l'oxygène dans l'eau corporelle était en complète équilibration isotopique avec l'oxygène contenu dans le dioxyde de carbone (CO_2) expiré et que l'isotope lourd d'oxygène introduit dans l'organisme était éliminé dans les fluides corporels et le CO_2 . Il fallut cependant six ans à la même équipe pour développer cette théorie (voir plus loin) et la transformer en méthode d'étude du métabolisme utilisable en pratique. Leur publication de référence sur la méthode à l'eau doublement marquée (Lifson et al. 1955) présentait ainsi la possibilité d'utiliser en association dans des molécules d'eau l'oxygène-18 et le deutérium (^2H ou $^*\text{H}$), deux isotopes lourds stables, pour mesurer la production de CO_2 et le flux hydrique chez des souris de laboratoire. Les résultats obtenus avec cette nouvelle méthode ne différaient des résultats obtenus par calorimétrie indirecte, la méthode de référence, que de 2–3% en moyenne. Il était clair désormais que cette méthode pouvait être utilisée chez d'autres espèces animales et présentait de nombreux avantages par rapport à la respirométrie standard (voir plus loin). En 1964, elle fut utilisée pour la première fois pour étudier le métabolisme d'un animal dans son milieu naturel, le pigeon biset (*Columba livia*). Dans les années qui suivirent, elle fut employée sporadiquement et principalement sur des espèces de petite taille: oiseaux, reptiles et petits mammifères, du fait du coût prohibitif des solutions d'isotopes (Mullen 1973 cité par Speakman 1998). En 1973, il était estimé qu'il en coûterait 50 000 dollars pour utiliser la méthode chez un homme de 70 kg. Pour comparaison, la voiture la plus chère sur le marché cette année-là était la Rolls-Royce Phantom IV qui coûtait la coquette somme de 30 000 dollars ! Heureusement, le coût de production de l'oxygène-18 diminua dans les années 1970 et les progrès de la spectrométrie de masse à la même époque permirent de réduire les niveaux d'enrichissement requis pour les solutions d'isotopes. Les premières mesures chez l'homme furent effectuées au début des années 1980 (Schoeller et van Santen 1982) et l'usage de cette méthode se répandit enfin (Speakman 1997), chez l'homme d'abord où elle devint la méthode de référence pour l'étude du métabolisme énergétique, puis chez de nombreuses espèces animales. Du fait cependant d'un coût

toujours relativement élevé, elle est encore rarement employée chez les espèces animales de plus de 4 kg. L'oryx d'Arabie, d'un poids adulte oscillant entre 80 et 120 kg, est à ce jour l'une des espèces animales les plus lourdes jamais mesurées à l'aide de cette méthode. Récemment cependant, la méthode a été utilisée chez deux morses (*Odobenus rosmarus*) pesant respectivement 1250 kg et 1370 kg (Acquarone 2004).

Pour étudier concomitamment les dépenses énergétiques et hydriques de l'oryx d'Arabie dans son milieu, nous avons utilisé de l'eau doublement marquée (Article 1). Pour étudier les seules dépenses hydriques, nous avons utilisé de l'eau marquée au tritium (Article 2). Nous détaillerons ci-dessous la méthode à l'eau doublement marquée, qui englobe dans son principe la méthode à l'eau tritiée.

Principe de la méthode à l'eau doublement marquée

L'eau doublement marquée est une molécule d'eau (H_2O) composée d'isotopes lourds d'oxygène (oxygène-18 le plus souvent ou depuis peu oxygène-17) et d'hydrogène (deutérium ou tritium — 3H , isotope lourd radioactif de l'hydrogène). Lorsque de l'eau doublement marquée est administrée à un sujet (par injection ou ingestion), les deux isotopes lourds diffusent dans l'eau corporelle (plasma, eau interstitielle et cellulaire) et s'y équilibrent. L'équilibration isotopique de l'oxygène dans l'eau corporelle avec l'oxygène contenu dans le CO_2 expiré se fait par des réactions d'échanges d'isotopes catalysées par une anhydrase carbonique. Elle est quasi immédiate. L'isotope lourd d'oxygène va ensuite disparaître progressivement de l'organisme, suivant le rythme de recyclage des molécules auxquelles il s'est lié, et selon deux mécanismes concomitants: l'élimination au sens strict et la dilution. Les pertes d'eau — sous forme par exemple d'urine ou d'évaporation — et la production de CO_2 respiratoire vont contribuer à éliminer l'isotope d'oxygène de l'organisme. L'eau consommée durant l'expérimentation et celle produite au cours des oxydations métaboliques contribueront quant à elles à diluer le pool d'eau corporelle et par là même, la concentration de l'isotope. Deux éléments déterminent la vitesse de disparition de l'isotope lourd d'oxygène dans l'organisme. D'une part, la vitesse à laquelle ces mécanismes physiologiques d'élimination et de dilution s'opèrent, et d'autre part, le volume d'eau corporelle marqué. À rythmes d'élimination/dilution comparables, un grand volume d'eau se renouvelle plus lentement qu'un petit volume. Cette relation se traduit mathématiquement par l'équation: $r_O = k_O \times N_O$ où r_O est le flux total d'éléments marqués par l'isotope lourd d'oxygène au travers de l'organisme, exprimé en moles par unité de temps, k_O est la pente de la relation linéaire qui relie le logarithme de l'enrichissement isotopique au temps, et N_O le volume d'eau corporelle en moles (Lifson et McClintock 1966; Speakman 1997). Si le volume d'isotope introduit dans l'organisme est connu, alors le principe de dilution permet d'estimer

N_O . Doser la concentration d'isotope d'oxygène dans un organisme au fil du temps permet ainsi d'évaluer la vitesse de recyclage de l'oxygène dans cet organisme, ce qui revient en fait à connaître la production de CO_2 respiratoire et le flux hydrique. L'isotope lourd d'oxygène employé seul n'autorise donc qu'un bilan global (CO_2 produit + flux d'eau). Afin de permettre l'évaluation différentielle des deux éléments de ce bilan, on doit étudier le devenir de l'isotope d'hydrogène. Contrairement à l'isotope lourd d'oxygène qui se combine à la fois à des molécules d'eau et de CO_2 , l'isotope lourd d'hydrogène ne se combine qu'à des molécules d'eau. L'oxygène est donc plus rapidement éliminé que l'hydrogène et cette différence de vitesse d'élimination correspond à la production de CO_2 (Figure 5). Ce paramètre peut être utilisé pour calculer la dépense énergétique totale d'un sujet. La méthode permet aussi d'estimer le flux hydrique (eau consommée et eau métabolique) dans l'organisme en étudiant uniquement le devenir de l'isotope lourd d'hydrogène.

Protocoles expérimentaux

La méthode à l'eau doublement marquée (EDM) peut être utilisée suivant deux protocoles expérimentaux différents détaillés ci-dessous. La distribution des isotopes étant homogène, toute source d'eau corporelle peut faire l'objet d'un prélèvement pour leur dosage. Généralement, on utilise un échantillon de sang chez les animaux et d'urine chez l'homme. Le protocole le plus simple, que nous avons utilisé chez l'oryx d'Arabie, consiste à «marquer» le sujet étudié par administration d'une quantité connue d'EDM (par injection ou ingestion) et à prélever par la suite deux échantillons d'eau corporelle. Le premier prélèvement, ou prélèvement initial, est effectué une fois les marqueurs diffusés et équilibrés dans l'eau corporelle (plasma, eau interstitielle et cellulaire) du sujet étudié. Cette équilibration isotopique est atteinte au bout de 30 min–1 h chez des animaux pesants moins de 100 grammes, de 3–4 heures chez un animal de 30 kg, et d'environ 6 h chez un homme ou un animal de 70–100 kg (Speakman 1997). Il est recommandé d'évaluer le délai moyen d'équilibration chez toute nouvelle espèce étudiée avant de procéder à l'expérimentation proprement dite. Ainsi, nous avons mesuré que le tritium s'équilibrait dans l'eau corporelle de l'oryx d'Arabie (six individus mesurés, de poids moyen 90 kg) en 6–8 heures. Ce délai relativement long pourrait s'expliquer par la présence chez l'oryx d'un rumen volumineux qui ralentirait la diffusion et l'équilibration des marqueurs dans l'organisme. La voie d'administration des marqueurs n'influence pratiquement pas leur délai d'équilibration dans l'organisme. Celui-ci semble dépendre essentiellement de la vitesse de diffusion des isotopes lourds depuis le volume plasmatique vers l'eau interstitielle et intracellulaire et seulement de façon marginale de celle entre le lieu d'administration et le volume plasmatique (Speakman et al. 2001b).

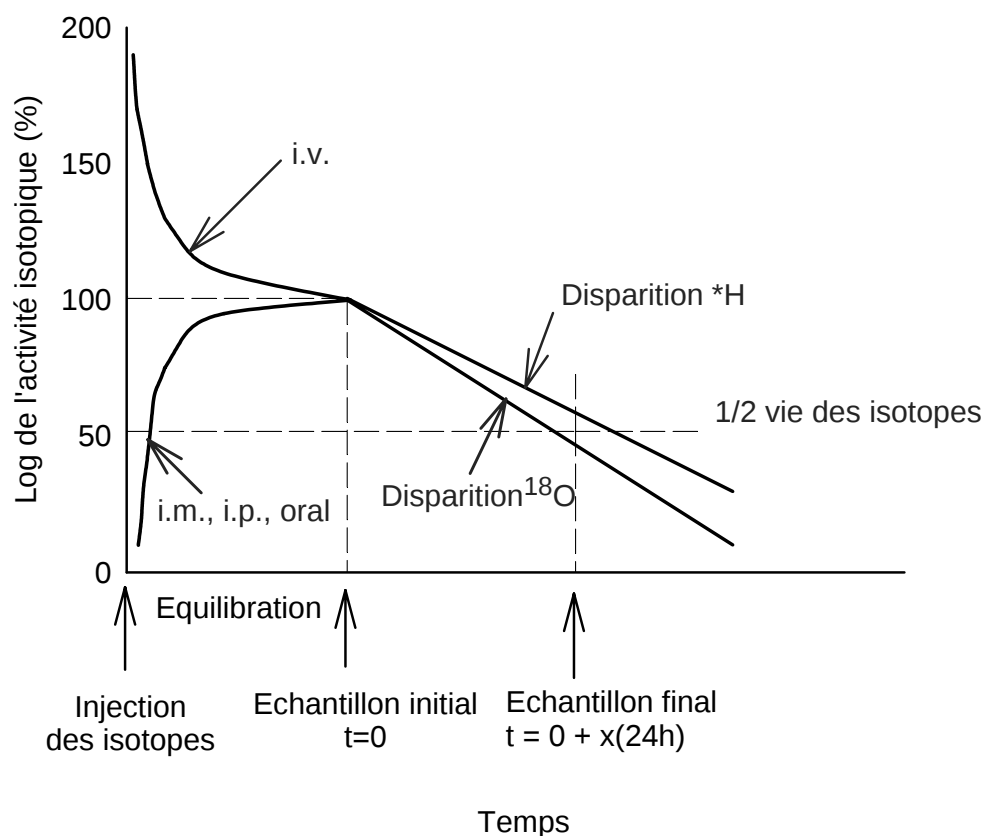


Figure 5. Protocole d'administration et d'échantillonnage durant l'utilisation d'eau doublement marquée ($^2\text{H}_2^{18}\text{O}$) pour l'estimation du taux de production de CO_2 et du flux hydrique.

Une fois le prélèvement initial réalisé, le sujet est laissé libre de ses mouvements avant d'être prélevé de nouveau (prélèvement final). L'intervalle entre les deux prélèvements dépend de la taille de l'individu (c.à.d du volume d'eau corporelle) et de son rythme d'activité. Il est de 24 h pour la plupart des petits vertébrés (< 100 g), de plusieurs jours à plusieurs semaines pour les espèces plus grandes (28 jours pour l'homme par exemple) (Schoeller et al. 1986).

La dernière étape du protocole consiste à évaluer la concentration naturelle (avant administration de l'EDM) des isotopes chez les sujets testés. Les isotopes existent en effet dans la nature et les organismes et il importe de déterminer cette concentration «de fond». Chez les espèces de grande taille, on peut effectuer un prélèvement supplémentaire sur les individus inclus dans l'étude avant l'administration des marqueurs. Chez les espèces de petite taille, on préférera en revanche limiter le nombre de prélèvements sur les sujets utilisés dans l'expérience et effectuer ce dosage sur des individus vivant dans le même milieu qui ne seront pas marqués par la suite.

Ce premier protocole d'utilisation de la méthode à l'EDM est appelé 'protocole à deux prélèvements' (Schoeller et al. 1986) — bien que, pour les individus de grande taille, il en nécessite trois au sens strict.

Le second protocole dit ‘à prélèvements multiples’ est plus complexe. Il consiste à effectuer une série de prélèvements d’un fluide corporel durant toute la période d’élimination des isotopes lourds. On estime alors le taux de disparition des marqueurs selon les courbes successives d’élimination. Cette méthode, qui requiert de nombreuses manipulations et des prélèvements fréquents, a surtout été employée à ce jour chez l’homme pour des études sur la nutrition (voir par exemple Prentice et al. 1985). Elle reste inadaptée aux études d’écophysiologie sur des animaux dans leur milieu. En effet, les recaptures successives ne sont généralement pas souhaitables et peuvent être difficiles à réaliser. Elle pourrait cependant trouver un domaine d’application en écophysiologie par le dosage des marqueurs dans les fèces, qui, chez de nombreuses espèces animales, peuvent être collectées sans recapture.

Hypothèses méthodologiques

La méthode à l’EDM que nous venons de décrire est basée sur plusieurs hypothèses simplificatrices — la plupart évoquées dans l’article de référence de Lifson et son équipe (Lifson et al 1955) — qui peuvent générer des erreurs plus ou moins importantes. Elles ont fait l’objet de discussions et de réévaluations fréquentes à mesure que l’usage de cette méthode se généralisait et différentes corrections ont été proposées. Speakman (1997) les présente en détail dans son ouvrage de synthèse sur l’EDM et nous renvoyons le lecteur à ce travail pour plus d’informations. Nous détaillerons ici les cinq hypothèses de départ les plus importantes, leur validité et leurs éventuels facteurs de correction:

La première hypothèse est que les flux hydriques et respiratoires restent constants chez l’individu étudié durant la durée de l’expérimentation. Une telle situation est bien sûr purement théorique, mais Speakman et Racey (1986) ont montré par une modélisation mathématique que l’erreur engendrée était négligeable lorsqu’on utilisait le protocole à deux prélèvements. Curieusement, l’erreur était plus grande en utilisant le protocole à prélèvements multiples, un cas statistique rare de moins grande précision avec un plus grand nombre d’échantillons.

La seconde hypothèse postule que les isotopes lourds se comportent exactement comme leur forme commune légère et que toute substance éliminée de l’organisme contient une proportion d’isotopes lourds similaire à celle qui reste dans l’organisme. Or l’inégalité de masse des isotopes entraîne l’existence de différences dans certaines de leurs propriétés physico-chimiques, qui sont elles-mêmes à l’origine de différences de comportement et de répartition des différents isotopes au cours de réactions chimiques. Les changements de phase, par exemple, ont lieu préférentiellement avec les molécules contenant l’isotope le plus léger. On observe ainsi ce type de fractionnement isotopique lors des changements de phase de l’eau: l’eau évaporée

contient moins d'isotopes lourds d'hydrogène et d'oxygène que l'eau liquide dont elle provient. Comme les taux de fractionnement isotopique *in vitro* sont connus, les équations qui permettent d'évaluer la production de CO₂ peuvent être ajustées en tenant compte de ce phénomène. Cependant, les paramètres requis pour effectuer ces corrections ne sont pas tous connus et plusieurs équations avec des ajustements différents sont disponibles. Les plus utilisées sont l'équation 35 de Lifson et McClintock (1966), l'équation 2 de Nagy (1980), et l'équation 7.17 de Speakman (1997). Des études de validation récentes suggèrent que la dernière équation donnerait les résultats les plus exacts (Visser et al. 2000).

La troisième hypothèse est que les isotopes lourds d'hydrogène et d'oxygène administrés ne se combinent qu'à des molécules d'eau et de dioxyde de carbone dans l'organisme. En fait, ils peuvent se combiner à d'autres molécules, ce qui peut entraîner deux types d'erreur: 1) s'ils se combinent à des molécules éliminées de l'organisme autres que l'eau et le dioxyde de carbone, le taux d'élimination des isotopes lourds de ces deux dernières molécules sera surévalué; 2) s'ils se combinent à des molécules persistant dans l'organisme, ils vont accroître de manière artificielle l'espace apparent de leur dilution. L'hydrogène est ainsi impliqué dans les deux types de réactions: les isotopes d'hydrogène s'échangent de manière réversible avec les atomes d'hydrogène des groupements d'acides aminés les plus exposés de protéines (Matthews et Gilker 1995). Ils peuvent également s'incorporer de manière irréversible à des molécules de lipides au cours de la lipogenèse (Guo et al. 2000). Du fait des réactions réversibles d'échanges d'atomes d'hydrogène, le volume d'eau corporelle estimé à partir des dilutions de l'isotope lourd de l'hydrogène est en moyenne 3–4% supérieur au volume évalué par la dilution de l'isotope lourd d'oxygène (Coward et al. 1994; Racett et al. 1994). Il y a deux manières d'approcher ce problème, la première consiste à modifier les équations de façon à ce que les taux de renouvellement de l'oxygène et de l'hydrogène puissent s'exprimer en fonction de leurs propres espaces de dilution (modèle 'à deux espaces de dilution' ou 'two pool model'). La seconde manière consiste à ignorer ce problème d'estimation d'espace de dilution et à considérer que l'espace de dilution de l'isotope lourd d'oxygène correspond au volume d'eau corporelle (modèle 'à espace de dilution unique' ou 'single pool model'). L'utilisation de l'un ou l'autre de ces modèles dépend de la quantité d'isotopes lourds d'hydrogène liés de manière irréversible à d'autres molécules que celles d'eau et de dioxyde de carbone (Speakman 1987), un taux de 'fuite' qui diminue avec la taille de l'espèce étudiée. Il ressort donc que pour les animaux de petite taille (< 4 kg), le modèle 'à espace de dilution unique' serait le plus efficace alors que celui 'à deux espaces de dilution' conviendrait mieux aux espèces de grande taille (> 4 kg) (Speakman et al. 2001a). En conclusion, les risques d'erreurs liés à cette troisième hypothèse peuvent

être minimisés en utilisant les équations appropriées.

La quatrième hypothèse est que les isotopes éliminés ne réintègrent pas l'organisme, et que de grandes quantités de CO₂ ne soient pas inhalées, ce qui entraînerait une surestimation de la production de CO₂. Il est rare que les isotopes éliminés puissent réintégrer l'organisme et ce biais peut être ignoré dans l'immense majorité des cas. En revanche, certaines circonstances peuvent entraîner l'inhalation de concentrations anormalement élevées de CO₂, notamment le fait de vivre dans des espaces confinés comme c'est le cas pour les espèces vivant dans des terriers. En forçant des rats kangourou (*Dipodomys* sp.) à inhaler en continu des teneurs élevées en CO₂ au cours d'une expérience de validation d'EDM, Nagy (1980) a calculé qu'il surestimait la production de CO₂ de 80%. Cette surestimation est dû au fait que le CO₂ inspiré s'échange avec les molécules d'eau avant d'être ré-expiré et contribue ainsi à surestimer la production de CO₂. D'autres études seront nécessaires afin d'évaluer les ajustements requis quand ce type d'espèce est étudié.

Enfin la cinquième et dernière hypothèse est que le niveau d'enrichissement en isotope du milieu ne varie pas au cours de la période d'expérimentation. Cette hypothèse n'est pas citée dans les papiers de référence de Lifson et al. (1955) ni de Lifson et McClintock (1966). En effet, l'eau doublement marquée n'a été employée pendant longtemps que sur des animaux de petite taille ce qui permettait l'utilisation de solutions hautement enrichies en isotopes lourds pour un coût raisonnable. La variabilité du bruit de fond isotopique du milieu était alors négligeable au vu des niveaux élevés d'enrichissement employés. La nécessité économique d'utiliser des solutions isotopiques de plus faibles enrichissements chez les espèces de plus grande taille a cependant accru les risques d'erreurs liés à une mauvaise connaissance de l'enrichissement isotopique du milieu. Une mesure préliminaire de la concentration normale en isotopes lourds chez ces individus est alors essentielle.

Validation de la méthode (précision et exactitude)

La validation d'une méthode consiste à évaluer l'exactitude des résultats qu'elle génère en les comparant à ceux d'une méthode de référence. Dans le cas de l'utilisation de l'EDM comme méthode d'estimation de l'énergie consommée par un individu, cette méthode de référence est la mesure directe des échanges gazeux par respirométrie ou calorimétrie indirecte. De telles expériences de validations ont été menées sur une variété d'espèces de différentes tailles, depuis le bourdon terrestre *Bombus terrestris* (Wolf et al. 1996) d'un poids moyen de 300 mg jusqu'à l'homme d'environ 80 kg. Pour une revue de ces expériences de validation, le lecteur se référera à l'ouvrage de Speakman (1997). Récemment des expériences de validation ont été effectuées sur des animaux en croissance (Visser et Schekkerman 1999; Visser et al.

2000). En plus d'évaluer l'exactitude de la méthode EDM, ces expériences de validation permettent de sélectionner les modèles et équations les plus appropriés à l'espèce étudiée. Dans la quasi-totalité des expériences de validation rapportées à ce jour, la différence moyenne entre les estimations de consommation énergétique mesurées à l'aide de l'EDM et celles mesurées par la calorimétrie indirecte était inférieure à 10%: environ 3,1% chez les mammifères, 2,4% chez les oiseaux et 0,5% chez les reptiles (Speakman 1997).

Des divergences individuelles, d'étiologie mal connue, sont également observées. Speakman (1995) a montré au cours d'une étude de validation de la méthode à l'EDM sur des chauves-souris (Speakman et Racey 1988) que ce type d'erreur ne s'expliquait pas uniquement par une variabilité de la précision analytique. Cela soulève une question épineuse: si les résultats individuels d'une méthode dévient de ceux établis selon la méthode de référence d'une valeur supérieure à celle de la précision analytique, est-ce dû à une particularité individuelle du sujet testé ou à l'effet d'une déviance aléatoire avec le temps? Il serait important de répondre à cette question, car s'il s'avère que certains individus possèdent des caractéristiques physiologiques particulières susceptibles d'expliquer ce type de déviance, la compréhension de ces caractéristiques permettrait de corriger les résultats de manière individuelle et autoriserait un usage de la méthode à l'échelle de l'individu. Ce défaut d'exactitude de la méthode à l'EDM pose également un problème d'ordre statistique. Toute comparaison de résultats obtenus dans différentes études utilisant cette méthode devient en effet problématique, car les valeurs d'écart à la moyenne de l'échantillon étudié peuvent se révéler fausses, si elles ont été calculées à partir de mesures présumées exactes sans qu'elles le soient.

Principaux avantages et inconvénients de l'utilisation la méthode à l'eau doublement marquée

Avantages

1/ Elle permet une estimation directe de la production de CO_2 par un organisme et ceci indépendamment de la connaissance du mode d'utilisation de l'énergie. 2/ Elle permet, contrairement à la calorimétrie indirecte, d'étudier des animaux sauvages dans leur milieu naturel. 3/ Elle est relativement aisée à mettre en oeuvre sur le terrain, ne requérant que deux captures par animal. 4/ Elle est relativement peu stressante et peu invasive pour les animaux étudiés, et pourrait l'être encore moins avec le dosage des isotopes dans les fèces (possible pour de nombreuses espèces) ce qui permettrait de ne les capturer qu'une fois. 5/ Elle peut être utilisée sur des animaux de tailles très variables, et notamment des espèces de très petite taille (par exemple des bourdons terrestres; Wolf et al. 1996).

Inconvénients

1/ Elle souffre d'un défaut de précision individuelle pour des raisons encore mal connues. Cela restreint l'utilisation de cette technique à l'étude des besoins hydriques et énergétiques de groupes d'animaux (Speakman 1998). 2/ Elle offre une estimation directe de la production de dioxyde de carbone, mais seulement une estimation indirecte de la consommation d'oxygène par le biais du quotient respiratoire. L'utilisation d'un quotient respiratoire erroné peut annihiler le bénéfice de la méthode. 3/ Elle reste d'un coût élevé, ce qui restreint en général son utilisation à des espèces de petite taille. Pour mémoire, le coût des isotopes pour étudier un oryx d'Arabie de 90 kg était d'environ 800 euros en 2001, auquel il fallait ajouter le coût des analyses spectrométriques (trois échantillons par animal), soit environ 150 euros par animal. 4/ Elle nécessite de recapter l'animal pour le prélèvement final dans un délai déterminé. Cette entreprise peut s'avérer délicate du fait de la méfiance de l'animal 'marqué' consécutive au stress de la première capture. 5/ Enfin, dans la mesure où la méthode est basée sur le déclin relatif de la concentration d'isotope d'oxygène par rapport à celle d'hydrogène, l'erreur méthodologique s'accroît quand le ratio CO_2 produit/ H_2O produit diminue. En pratique cela rend la méthode inutilisable chez les organismes aquatiques ectothermes, et d'utilisation douteuse chez les organismes aquatiques endothermes (Costa et al. 1989).

Protocoles utilisés pour l'étude des besoins énergétiques et hydriques journaliers de l'oryx d'Arabie dans son milieu

Mesure du flux hydrique à l'aide de l'eau marquée au tritium ($^3\text{H}_2\text{O}$)

Pour mesurer les flux hydriques chez l'oryx d'Arabie dans son milieu, nous avons utilisé une solution d'eau marquée au tritium (^3H), un isotope lourd radioactif de l'hydrogène (Article 2).

Si on considère que les isotopes lourds d'hydrogène sont uniquement éliminés dans l'eau, le flux total de l'eau de l'organisme ($r_{\text{H}_2\text{O}}$ exprimé en $\text{mol H}_2\text{O jour}^{-1}$) peut se calculer selon l'équation suivante (équation 1): $r_{\text{H}_2\text{O}} = k_{\text{H}}N$ (Lifson and McClintock 1966), où N est le nombre de moles d'eau corporelle et k_{H} la pente de la relation linéaire qui relie le logarithme de l'enrichissement isotopique au temps. Cette constante est calculée par la formule $k_{\text{H}} = (\ln H_i - \ln H_f)/t$, où H_i and H_f sont respectivement les concentrations initiales et finales de l'isotope lourd d'hydrogène dans l'eau corporelle (exprimées en cpm), et t le temps écoulé entre la mesure finale et initiale, exprimé en jours. Pour les animaux dont la masse a varié entre le prélèvement initial et le prélèvement final (c'était le cas pour les oryx en été), nous avons utilisé la formule $N = (N_{\text{initiale}} + N_{\text{finale}})/2$ (Nagy et Costa 1980). Afin de tenir compte de la fixation potentielle du tritium à des molécules de méthane (CH_4) ou à des matières

organiques fécales (par exemple la cellulose), et du phénomène de fractionnement isotopique, nous proposons une équation originale (équation 2) susceptible d'être utilisée pour tous les ruminants (Ostrowski et al. 2002):

$$r_{H_2O} = \frac{(k_H N) - (r_{CH_4} + r_H)}{(f_1 X) + (1 - X)}$$

où r_{CH_4} est l'équivalent en moles d'eau de la quantité de méthane produite par unité de temps, r_H est l'équivalent en moles d'eau de la quantité de fèces produite par unité de temps, f_1 est le facteur de fractionnement isotopique (3H_2O vapeur/ 3H_2O liquide) égal à 0,953 (Nagy et Costa 1980), et X la proportion du volume d'eau corporelle susceptible de subir un processus de fractionnement isotopique, estimée à 0,25 (Speakman 1997). Cette équation originale apporte dans le cas de l'oryx d'Arabie une correction de l'ordre de -3,5% par rapport aux résultats fournis par l'équation 1.

Mesure du flux hydrique à l'aide d'eau marquée au deutérium (2H_2O)

Pour mesurer le flux hydrique chez l'oryx d'Arabie dans son milieu, nous avons aussi utilisé de l'eau marquée au deutérium, un isotope lourd stable de l'hydrogène (méthode à l'eau doublement marquée) (Article 1).

Les équations précédentes s'appliquent aussi au calcul du flux hydrique estimé à l'aide du deutérium. Seul f_1 le facteur de fractionnement (2H_2O vapeur/ 2H_2O liquide) dans l'équation 2 diffère, estimé ici à 0,930 (Lifson et McClintock 1966; Nagy et Costa 1980).

Mesure du taux de production du CO_2 à l'aide d'eau marquée à l'oxygène-18 (^{18}O)

Pour étudier les besoins énergétiques de l'oryx d'Arabie dans son milieu, nous avons utilisé de l'eau marquée à l'oxygène-18, un isotope lourd stable de l'oxygène (méthode à l'eau doublement marquée) (Article 1).

Pour mesurer le taux de production du CO_2 (r_{CO_2} , exprimé en mol CO_2 jour⁻¹) nous avons utilisé l'équation suivante (équation 3):

$$r_{CO_2} = \frac{k_O N - [(r_{H_2O} \times X \times f_2) + (1 - X)r_{H_2O}]}{2f_3}$$

où N est le nombre de moles d'eau corporelle, k_O le taux de recyclage de l'oxygène-18, r_{H_2O} est le taux de renouvellement de l'eau dans l'organisme calculé selon l'équation 2, f_2 est le facteur de fractionnement isotopique ($H_2^{18}O$ vapeur / $H_2^{18}O$ liquide), égal à 0,990 (Lifson et McClintock 1966), f_3 est le facteur de fractionnement isotopique

($C^{18}O_2$ vapeur / $C^{18}O_2$ liquide), égal à 1,039 (Lifson et McClintock 1966), et X est la proportion du volume d'eau corporelle susceptible de subir un processus de fractionnement isotopique, estimée à 0,25 (Speakman 1997).

L'équation (3) se simplifie en: $r_{CO_2} = 0,481(k_O N - 0,9975r_{H_2O})$.

Pour convertir la production de CO_2 en consommation d'énergie, nous avons utilisé un facteur de conversion équivalent à $21,0 \text{ kJ l}^{-1} CO_2$ (Nagy et Knight 1994).

Les mesures des enrichissements isotopiques dans les échantillons de plasma ont été réalisées à l'aide d'un spectromètre de masse par le Dr Henk Visser, au Centre de Recherche sur les Isotopes de l'université de Gröningen, Pays-Bas (Center for Isotope Research, Nijenborg 4, 9747 AG Gröningen, The Netherlands).

Utilisation d'implants thermométriques

Historique de l'étude de la thermorégulation des ongulés

La première étude scientifique publiée sur la thermorégulation d'un ongulé des milieux arides fut menée sur le dromadaire par Knut Schmidt-Nielsen et son équipe à la fin des années 1950 (Schmidt-Nielsen et al. 1957). Ils utilisèrent pour cette étude un simple thermomètre à mercure en verre inséré de manière intermittente dans le rectum de l'animal. Dix ans plus tard, Taylor et Lyman (1967) publièrent une étude comparative de la thermorégulation de l'élan du Cap, une espèce sauvage des milieux semi-arides, et de celle du bœuf de race hereford (*Bos taurus*), une espèce domestique des milieux tempérés, étude réalisée sur des animaux confinés dans de petits enclos. Ils utilisèrent pour leurs mesures des thermistors et des thermocouples rectaux reliés à des thermomètres électroniques.

Cette méthode constitua une avancée considérable, car elle permit de mesurer les variations de température rectale en continu. Pratiquement à la même période, d'autres scientifiques tentèrent de mesurer la température corporelle d'antilopes africaines maintenues en semi-liberté dans des enclos par le biais d'une nouvelle méthode; la radiotélémétrie (Bligh et Harthoorn 1965). Ils couplèrent un thermistor à un émetteur produisant un signal radiophonique dont la fréquence était corrélée à la température mesurée par le thermistor. Les émetteurs radio utilisés (450 g) étaient suspendus au cou des animaux mesurés. Les thermistors auxquels ils étaient connectés étaient insérés dans 'une plaie profonde'. De l'avis même des auteurs, la technique se révéla peu fructueuse, sans doute parce que les thermistors n'étaient pas insérés de manière à permettre une mesure correcte de la température corporelle, et que l'échantillon d'animaux étudiés était trop petit. Cette première tentative pour mesurer la température corporelle d'un ongulé non restreint dans ses mouvements devait être suivie d'autres tentatives plus heureuses dans les années qui suivirent. Les techniques de radiotélémétrie s'améliorèrent en effet considérablement et l'étude de la

thermorégulation des animaux dans leur milieu naturel par le biais d'émetteurs radio implantés se répandit (Sargeant et al. 1994; Zervanos et Salsbury 2003). Cependant, elle ne fut jusqu'à nos travaux jamais utilisée chez un ongulé des milieux désertiques dans son environnement naturel.

Concomitamment au développement des techniques de mesures radiotéléométriques, des systèmes miniaturisés de mesures ambulatoires furent développés. Leur utilisation permet de mesurer, en continu et sur des périodes s'étendant sur plusieurs mois, la température corporelle de nombreuses espèces animales, et parmi les ongulés, celle du gnou noir (*Connochaetes gnou*; Jessen et al. 1994), de l'élan du Cap (Fuller et al. 1999), du springbok (Mitchell et al. 1997, Fuller et al. 2005) et du gemsbok (Maloney et al. 2002).

Nous avons utilisé la technique radiotéléométrique chez l'oryx d'Arabie (Article 5) et un système ambulatoire miniaturisé chez la gazelle des sables (Article 6) pour mesurer leur température abdominale pendant plusieurs mois d'affiler.

Systèmes thermométriques

Système radiotéléométrique

Un thermistor est couplé à un émetteur radio miniaturisé qui émet un signal dont la fréquence varie suivant l'information électronique fournie par le thermistor. Ce système, conditionné dans une gaine rigide et étanche, puis recouvert d'une enveloppe biologiquement inerte (le plus souvent constituée d'Elvax®, un mélange de cire et de polymères), est prêt à être implanté. L'implant est alors stérilisé, par exemple par trempage dans une solution de gluconate de chlorhexidine à 5% suivi d'un rinçage à l'eau distillée stérile, puis inséré chirurgicalement au lieu souhaité de la mesure de température. Une fois en place, le système émet en permanence un signal radio dont la fréquence est calculée par un processeur digital (précision 1×10^{-3} milliseconde) couplé à un récepteur radio. L'information est acquise en temps réel et nécessite une lecture extemporanée ou un stockage *ex situ*.

Système ambulatoire miniaturisé

Deux configurations existent. Dans la première, le thermistor est dissocié du thermomètre électronique et du système de stockage des données. Ceux-ci sont alors généralement réunis dans un étui qui est attaché à l'animal, par exemple par un harnais ou un collier autour du cou. Dans cette configuration, seul le thermistor est inséré au lieu souhaité de mesure, l'artère carotide par exemple. Dans la seconde configuration, les trois éléments du système sont regroupés dans une même enveloppe, qui, une fois conditionnée, forme une structure miniaturisée qui pourra être implantée chirurgicalement au lieu anatomique souhaité de la mesure.

Tableau 3. Rapport de calibration thermométrique des implants miniaturisés ambulatoires utilisés chez la gazelle des sables avant implantation chirurgicale.

T (°C) Référence ¹	Implant 1		Implant 2		Implant 3		Implant 4		Implant 5		Implant 6	
	T (°C)	Erreur (°C)	T (°C)	Erreur (°C)	T (°C)	Erreur (°C)	T (°C)	Erreur (°C)	T (°C)	Erreur (°C)	T (°C)	Erreur (°C)
34,7	34,8	+0,1	34,8	+0,1	34,8	+0,1	34,8	+0,1	34,8	+0,1	34,8	+0,1
36,3	36,4	+0,1	36,4	+0,1	36,4	+0,1	36,4	+0,1	36,3	+0,1	36,3	+0,1
37,5	37,6	+0,1	37,6	+0,1	37,6	+0,1	37,6	+0,1	37,5	+0,1	37,5	+0,1
38,8	38,9	+0,1	38,9	+0,1	38,9	+0,1	38,9	+0,1	38,8	+0,0	38,8	+0,0
40,3	40,4	+0,1	40,4	+0,1	40,4	+0,1	40,4	+0,1	40,4	+0,1	40,4	+0,1
41,6	41,7	+0,1	41,6	+0,0	41,7	+0,1	41,6	+0,0	41,6	+0,0	41,6	+0,0
43,8	43,9	+0,1	43,9	+0,1	43,9	+0,1	43,9	+0,1	43,9	+0,1	43,9	+0,1
¹ Mesurée dans un bain d'eau à température contrôlée par un thermomètre à mercure de référence.												

Dans les deux configurations, les mesures sont stockées in situ et en temps réel dans une mémoire non volatile. Il est donc nécessaire de recapter l'individu mesuré pour pouvoir récupérer, chirurgicalement dans le cas de la seconde configuration, le système de stockage des données, et ainsi pouvoir accéder aux mesures enregistrées. La fréquence de mesure souhaitée est programmée via un ordinateur en fonction de l'étendue de mesure requise et de la capacité de la pile. N'ayant pas à alimenter d'émetteur radio, la pile électrique nécessaire au fonctionnement du système peut être réduite, ce qui permet la miniaturisation des implants.

Calibration des deux systèmes

Les deux systèmes précédemment décrits (radiotéléométriques et ambulatoires miniaturisés) doivent être calibrés avant leur implantation et, si possible, après leur retrait chirurgical. Les calibrations sont réalisées dans un bain d'eau à température stabilisée par thermostat et contrôlée par un thermomètre de référence. L'implant est étalonné sur une échelle de mesure de la température qui recouvre celle attendue pendant l'expérimentation (par exemple 34–46°C pour l'oryx) (Tableau 3). Les implants ambulatoires miniaturisés offrent une précision de 0,1 à 0,04°C et une excellente linéarité de calibration. Les implants radiotéléométriques en revanche ont une précision de seulement 0,1°C du fait d'un défaut de linéarité dans la calibration lié au système téléométrique. Cette précision est cependant suffisante pour étudier la thermorégulation des ongulés dans leur milieu, car la température mesurée peut varier

de plus de $0,1^{\circ}\text{C}$ en fonction du lieu exact de l'implantation du système (différentes locations dans la cavité abdominale pour l'oryx) (Stéphane Ostrowski, données non publiées).

La première calibration s'effectue avant l'implantation, sur le système prêt à l'emploi dans son enveloppe d'utilisation. Une recalibration est par ailleurs conseillée après le retrait chirurgical de l'implant. Il est en effet fréquent qu'une dérive de mesure apparaisse après un certain temps (semaines ou mois) de fonctionnement du système. Nous avons ainsi mesuré, pour les implants miniaturisés que nous avons utilisés chez la gazelle des sables, une dérive par rapport aux températures de référence qui s'échelonnait entre $-0,2^{\circ}\text{C}$ et $+ 0,1^{\circ}\text{C}$, après 9–10 mois de fonctionnement. Ce phénomène de dérive est présumé linéaire au cours du temps et les mesures enregistrées peuvent ainsi faire l'objet si nécessaire d'une correction elle-même linéaire. La recalibration est effectuée de manière systématique pour les implants miniaturisés, que l'on doit récupérer afin d'accéder aux données enregistrées. Ce n'est pas le cas pour les implants radiotélémetriques qui fournissent des mesures immédiatement disponibles aux chercheurs et peuvent être laissés en place à l'issue de l'expérimentation afin d'éviter la recapture, parfois difficile, et toujours traumatisante des individus étudiés. Cette procédure, moins invasive il est vrai pour les animaux, laisse néanmoins planer le doute sur la validité des mesures présentées. Nous recommandons donc de récupérer si possible l'implant radiotélémetrique d'au moins un des animaux du groupe expérimental afin de conforter l'exactitude des données présentées. Dans notre étude sur la thermorégulation de l'oryx d'Arabie, nous avons ainsi récupéré deux des six implants radiotélémetriques installés, qui, une fois recalibrés, ont montré respectivement une dérive de $-0,1^{\circ}\text{C}$ et de $-0,2^{\circ}\text{C}$ après plus de 12 mois de fonctionnement, des écarts mineurs confortant la qualité des mesures.

Mise en place des implants

L'implantation des systèmes thermométriques se fait au lieu souhaité de la mesure de la température corporelle. Quand elle nécessite une chirurgie, les précautions d'asepsie d'usage sont à respecter afin d'éviter notamment le rejet de l'implant et l'apparition éventuelle d'un syndrome fébrile chronique qui pourrait biaiser les mesures enregistrées. Les systèmes ambulatoires miniaturisés sont conditionnés dans une enveloppe en résine époxy imperméable à l'eau. Il appartient cependant à l'utilisateur de recouvrir cette enveloppe d'un matériau biologiquement neutre. Les implants thermométriques miniaturisés sont souvent des systèmes de mesure de la température ambiante détournés de leur usage initial et ajustés aux conditions particulières de mesure de température corporelle. L'éthique d'utilisation de ces systèmes doit donc également tenir compte de cette particularité.

Avantages et inconvénients des différents systèmes

Avantages

1/ Ils permettent une mesure individuelle et continue de la température corporelle, pendant plusieurs mois, chez des spécimens non restreints évoluant dans leur milieu naturel. 2/ Ils sont d'un coût relativement faible. Un implant radiotéléométrique coûte de 250 à 350 euros suivant le modèle et le fabricant, et un implant miniaturisé coûte environ 100 euros. 3/ Les implants radiotéléométriques permettent de connaître la température corporelle du sujet suivi en temps réel.

Inconvénients

1/ Ils nécessitent une anesthésie et une chirurgie pour l'implantation des systèmes thermométriques, ce qui occasionne un stress indiscutable à l'animal et peut entraîner des problèmes postopératoires, liés par exemple à un défaut d'asepsie ou à une réaction de rejet de l'implant. 2/ Ils demandent une seconde intervention chirurgicale pour le retrait de l'implant miniaturisé (obligatoire) ou radiotéléométrique (recommandée). 3/ Ils restent difficilement applicables aux très petites espèces du fait de la taille des implants. Il est vraisemblable que les progrès constants en matière de miniaturisation vont faire reculer cette limitation dans un avenir proche. 4/ Ils nécessitent une recalibration de contrôle des implants après leur retrait. 5/ Le signal des implants radiotéléométriques, de faible portée, n'est en général plus capté par le récepteur radio au-delà de 1000 m, voire de 250 m dans certaines circonstances, ce qui peut rendre l'acquisition de données particulièrement problématique chez des individus difficiles à approcher.

Protocoles utilisés pour l'étude de la thermorégulation de l'oryx d'Arabie et de la gazelle des sables dans leur milieu

Pour étudier la thermorégulation de l'oryx d'Arabie dans son milieu, nous avons utilisé des implants radiotéléométriques prêts à l'emploi (modèle IMP/400 avec thermistor S4, Telonics, Mesa, Arizona, USA) (Article 5). Ces implants ont une forme cylindrique de 3,3 cm de diamètre par 9,7 cm de longueur et pèsent 85–90 g. Ils sont recouverts d'une enveloppe en paraffine dure. Après avoir stérilisé les implants par trempage dans une solution de gluconate de chlorhexidine à 5% suivi d'un rinçage dans de l'eau distillée stérile, nous avons inséré chirurgicalement ces implants dans l'abdomen des oryx. La voie d'abord chirurgicale est une laparotomie latérale haute effectuée du côté droit, sur animal anesthésié. La peau est incisée verticalement sur 8–10 cm, 5–10 cm caudalement à la dernière côte. Les trois plans musculaires abdominaux sont ensuite disséqués avec précaution et le péritoine est incisé sur une longueur équivalente à 1,5–2 fois le diamètre de l'implant. L'implant est suturé à un

feuillet de l'omentum afin de faciliter sa localisation au moment de son retrait à la fin de l'expérimentation. En fin d'opération, le péritoine, les plans musculaires et la peau sont suturés successivement. L'intervention, qui s'effectue suivant les précautions d'asepsie d'usage, dure de 15 à 20 minutes. Préalablement à leur implantation et après leur retrait, les implants sont calibrés. Les calibrations sont réalisées dans un bain d'eau à température stabilisée par thermostat et contrôlée par un thermomètre à mercure de précision certifié par un organisme compétent (National Institute of Science and Technology, USA).

Pour notre étude de la thermorégulation de la gazelle des sables dans son milieu, nous avons utilisé des implants ambulatoires miniaturisés (modèle StowAway XTI, Onset Computer Corporation, Pocasset, Massachusetts, USA) (Article 6). Ces implants ont une forme cylindrique de 3,3 cm de diamètre par 2,5 cm de longueur et pèsent 20–25 g. Ils sont livrés conditionnés dans une coque étanche en époxy. Afin d'éviter une réaction de rejet, nous les avons engainés dans une matière biologiquement inerte associant une paraffine dure et de la résine Elvax® (éthyle vinyl acétate, DuPont, USA). Les implants ont été calibrés, stérilisés et implantés chirurgicalement comme décrit précédemment chez l'oryx. Du fait de la petite taille des gazelles, les implants ne sont cependant pas 'arrimés' à un feuillet de l'omentum, mais laissés flottant dans la cavité abdominale. L'intervention chirurgicale, pratiquée selon les précautions d'asepsie usuelles, dure de 10 à 15 minutes.

Calorimétrie indirecte en circuit ouvert

Mesure du métabolisme de base

Introduction

Pour notre étude des métabolismes énergétique et hydrique de l'oryx d'Arabie et de la gazelle des sables en laboratoire (Articles 3 & 4), nous avons utilisé la méthode de la calorimétrie indirecte en circuit ouvert (Gessaman 1987). La calorimétrie indirecte est depuis plus de deux siècles la méthode de référence pour mesurer la dépense énergétique d'un organisme. Le métabolisme énergétique y est calculé indirectement à partir de la mesure des échanges gazeux respiratoires.

La mesure du métabolisme basal, qui tente d'appréhender la dépense énergétique de l'organisme au repos, est certainement l'une des investigations les plus fréquemment menées en physiologie comparative. Mesurée par calorimétrie indirecte, elle correspond à la quantité d'oxygène consommée par un organisme pendant une durée de temps connue et selon des conditions expérimentales standardisées. Le métabolisme basal a été mesuré chez un grand nombre de vertébrés. Chez les seuls mammifères, plusieurs études ont été publiées ces 20 dernières années comparant le métabolisme basal de 200 à 400 espèces différentes, suivant les habitats qu'elles

utilisent, la phylogénie qui les relie, leur régime alimentaire ou encore leur distribution zoogéographique (Hayssen et Lacy 1985; McNab 1986; Elgar et Harvey 1987; McNab 1988; Heusner 1991; Lovegrove 2000).

Critères de standardisation

Le métabolisme basal se mesure selon des critères de standardisation précis, définis pour permettre la comparaison interspécifique. Le sujet mesuré doit ainsi: 1/ être sain, mature sexuellement, et mesuré en dehors d'une période de reproduction; 2/ avoir fini sa croissance; 3/ être inactif, mais éveillé, de préférence pendant sa phase de repos naturelle; 4/ être maintenu à une température ambiante de thermoneutralité et dans un environnement confiné et peint en noir afin d'éviter toute réflexion de chaleur radiée (Porter 1969); 5/ avoir assimilé tout aliment précédemment ingéré.

Délai d'équilibration de l'atmosphère de la chambre métabolique

Ce délai dépend du volume de la chambre métabolique, du débit d'air insufflé, et du calme des animaux mesurés. Du fait du grand volume des chambres métaboliques utilisées pour l'oryx et la gazelle, et de la nervosité fréquente des sujets mesurés (liée notamment à leur confinement et à l'exiguïté relative des chambres), l'équilibration de l'atmosphère dans les chambres était rarement atteinte avant 3 heures pour les oryx, et 4–5 heures pour les gazelles notoirement plus mobiles durant les mesures.

Problèmes liés à la rumination

La mesure du métabolisme basal selon les critères de standardisation précédemment énumérés peut s'avérer difficile à réaliser chez les ruminants. En effet, ils hébergent dans leur rumen une flore microbienne cellulolytique symbiote qui participe indirectement au métabolisme de l'animal et peut entraîner une surestimation de la consommation d'oxygène des animaux étudiés. Il est donc recommandé de faire jeûner les ruminants avant de commencer les mesures, afin de limiter l'activité de leur flore ruminale ainsi que la consommation en oxygène liée à la fonction de digestion. L'erreur pourrait sinon être significative. Nous avons ainsi mesuré que la consommation en oxygène de l'oryx avoisinait, après environ 50 heures de jeûne, une asymptote minimale située 15–20% en dessous de la consommation initiale mesurée. D'autres études menées chez les ruminants domestiques corroborent ces résultats (Marston 1948; Watkins 1983; Hudson et Christopherson 1985); au cours d'une diète alimentaire, le métabolisme des ruminants décline brutalement avant d'atteindre une asymptote minimale (Watkins 1983). La durée du jeûne nécessaire pour atteindre cette limite inférieure idéale dépend de la taille de l'animal, de son anatomie digestive et de son régime alimentaire avant l'expérimentation. Elle ne doit cependant pas être

prolongée trop longtemps, car elle pourrait d'une part influencer le métabolisme (Blaxter 1989) et d'autre part induire un inconfort et rendre l'animal agité pendant la mesure. Une précaution additionnelle, que nous avons appliquée aux oryx et aux gazelles avant de les mesurer, a consisté à leur fournir une ration alimentaire de composition stable et en quantité suffisante pour subvenir à leurs besoins de maintenance, pendant au moins les trois semaines précédant la mesure (Blaxter 1967). Certains conseillent un délai encore supérieur chez les ruminants domestiques (Turner et Taylor 1983) mais cette précaution est rarement mise en place chez les ruminants non domestiques (Hudson et Christopherson 1985). Chez les premiers, la consommation d'oxygène est stabilisée après 72 h de jeûne, un délai difficile à appliquer aux espèces sauvages, en général plus stressées par le jeûne et moins tolérantes que les espèces domestiques vis-à-vis du confinement nécessaire aux mesures. Pour la plupart des ruminants non domestiques, la consommation minimale d'oxygène est atteinte après environ 48 h de jeûne (Silver et al. 1969; Wesley et al. 1973; Renecker et Hudson 1986; Robbins 1993).

En tout état de cause, du fait de ces incertitudes quant à la contribution de la flore ruminale dans la consommation en oxygène de l'animal mesuré, il est recommandé de substituer au terme de métabolisme basal celui de métabolisme de diète ('fasting metabolic rate' ou 'standard fasting metabolic rate' en anglais) ou encore celui déjà moins correct de métabolisme de repos ('resting metabolic rate').

Mesure des pertes hydriques d'évaporation

Outre la mesure de l'oxygène consommé, la calorimétrie en circuit ouvert permet également la mesure des pertes hydriques d'évaporation. Chez les mammifères, ces pertes proviennent d'une part de la respiration et d'autre part de la sudation. Elles constituent chez la plupart des ruminants la principale source de perte en eau, excédant les pertes d'eau urinaire et fécale (Wilson 1989). À ce titre, il est vraisemblable que la pression de sélection ait favorisé les mécanismes de réduction de ces pertes d'évaporation chez les espèces de milieux désertiques. À notre connaissance, nos travaux sur les pertes hydriques d'évaporation de l'oryx d'Arabie et de la gazelle des sables, ont été les premiers à s'intéresser à ce paramètre chez un ongulé désertique sauvage².

Il est intéressant de noter que la majorité des données publiées à ce jour ont été obtenues indirectement au cours d'expériences de bilans hydriques. Les pertes d'évaporation étaient estimées en soustrayant les pertes d'eau urinaires et fécales de l'eau consommée et produite (eau métabolique).

² Nous n'incluons pas les nombreux travaux concernant les pertes d'évaporation chez le dromadaire (e.g. Schmidt-Nielsen et al 1981) car il s'agit d'une espèce domestique (voir plus haut).

Protocoles utilisés pour l'étude des métabolismes énergétique et hydrique de l'oryx d'Arabie et de la gazelle des sables en laboratoire

Chambre métabolique

Deux chambres métaboliques ont été construites pour la mesure en laboratoire du métabolisme énergétique et hydrique de l'oryx d'Arabie et de la gazelle des sables. La chambre pour les oryx mesurait 142 cm × 180 cm × 45 cm. Constituée de cinq plaques d'acier soudées, de 1,5 à 3 mm d'épaisseur, galvanisées et peintes en noir, elle pouvait être hermétiquement fermée par boulonnage d'une porte en acier galvanisé de 142 cm × 45 cm, et de 3 mm d'épaisseur, entourée d'un joint en caoutchouc étanchéifié au silicone. Une fois la porte boulonnée, la chambre devenait parfaitement étanche à l'air. Avant chaque mesure l'étanchéité du joint était par ailleurs systématiquement vérifiée avec de l'eau savonneuse. La chambre était placée durant les mesures dans un habitacle en bois à l'intérieur duquel la température était contrôlée par un système de climatisation/chauffage. La température ambiante de mesure était de $30 \pm 1^\circ\text{C}$, une température dans la zone de thermoneutralité de la plupart des ruminants tropicaux (Parker and Robbins 1985). La chambre était suffisamment spacieuse pour permettre aux animaux mesurés de se coucher s'ils le désiraient et d'effectuer quelques mouvements latéraux, mais pas de se retourner. Son plancher, constitué d'une grille en acier, permettait aux selles et à l'urine produites de tomber dans un bain d'huile de paraffine sous-jacent, évitant ainsi que l'eau contenue dans ces excréments ne s'évapore dans l'atmosphère de la chambre métabolique. Avant toute utilisation de la chambre, nous vérifiions son étanchéité en insufflant de l'air, vanne de sortie fermée, jusqu'à une pression de 1 bar. Avant toute série de mesures, nous mesurions également le délai de renouvellement du volume d'air de la chambre en saturant son atmosphère par de l'argon (gaz inerte) et en mesurant le délai de retour à la normale de la concentration d'oxygène de l'air insufflé aux débits expérimentaux (Bartholomew et al. 1981). Le temps de renouvellement total de l'air de la chambre était de 66–72 minutes.

Pour notre étude du métabolisme basal de la gazelle, nous avons utilisé la même méthode et le même système opératoire que pour l'oryx d'Arabie (instruments de mesure, stockage des données, équations, etc.). La seule différence notable concernait la chambre métabolique utilisée pour les mesures. Elle était en effet plus petite que celle destinée aux oryx et mesurait 90 cm × 89,5 cm × 35 cm. La paroi amovible servant de porte était constituée d'une plaque de plexiglas de 90 cm × 35 cm et de 8 mm d'épaisseur. La chambre métabolique pour les gazelles était en outre insérée dans une autre chambre métallique étanche. L'espace entre les deux chambres était rempli d'eau dont on pouvait contrôler la température ($\pm 0,1^\circ\text{C}$) grâce à un circulateur d'eau à thermostat (RTE-140, Neslab, Portsmouth, New Hampshire, USA) (Figure 6).

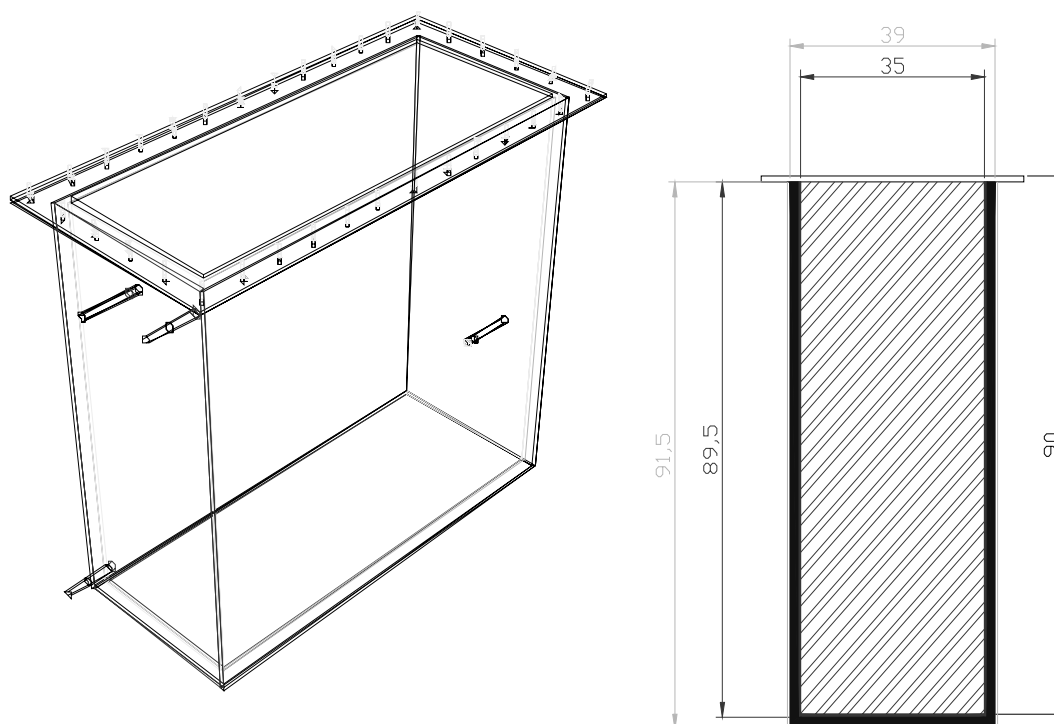


Figure 6. Vues tridimensionnelles (à gauche) et en coupe perpendiculaire (à droite) de la chambre métabolique utilisée pour les mesures de respirométrie chez la gazelle des sables. L'espace de couleur noire dans la vue en coupe représente le volume d'eau circulant autour de la chambre.

La température ambiante de mesure était de $30 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ pour les gazelles, une température dans la zone de thermoneutralité de la plupart des ruminants tropicaux (Parker and Robbins 1985). Le temps de renouvellement total de l'air dans la chambre était de 34–37 minutes aux débits expérimentaux.

Circulation d'air et filtres

Nous avons utilisé le même circuit ouvert pour mesurer la consommation en oxygène et les pertes hydriques d'évaporation des oryx et des gazelles. Pour chaque espèce les deux mesures ont eu lieu concomitamment dans la chambre métabolique.

Pour la mesure de la consommation d'oxygène, l'air ambiant était comprimé puis insufflé à travers deux colonnes de filtrage montées en série et contenant chacune 50 livres (environ 22,7 kg) de dessicant commercial (Du-Calc DRIERITE, CaSO_4 , cal. #4, W.A. Hammond, Xenia, Ohio, USA). Le débit de l'air déshydraté était ensuite ajusté par un contrôleur de flux (voir 'instruments de mesure') avant que l'air soit insufflé dans la chambre métabolique. Une dérivation était par ailleurs tirée en amont du débitmètre et constituait la source d'air de référence, équivalente à l'air entrant dans la chambre. Des échantillons d'air sortant, ainsi que d'air de la dérivation, étaient alors aspirés par une pompe vers un filtre à trois couches (silicagel / ascarite /

silicagel) afin d'en ôter l'eau et le dioxyde de carbone, puis dirigés vers un analyseur d'oxygène (Modèle S3A-II, Applied Electrochemistry, Pittsburgh, Pennsylvanie, USA) qui calculait alors le différentiel entre la teneur en oxygène de l'air sortant et celle de l'air entrant. Les canalisations reliant les différents éléments du circuit étaient en Teflon®, afin d'éviter tout risque de condensation. Les filtres étaient renouvelés avant chaque nouvelle mesure. Le schéma du circuit utilisé est présenté dans la Figure 7.

Pour la mesure des pertes hydriques d'évaporation, le circuit d'air est celui décrit précédemment pour la mesure de la consommation d'oxygène, à la différence qu'un échantillon d'air sortant de la chambre métabolique est dérouté grâce à une pompe aspirante (Modèle #107CAB18B, Thomas Sheboygan, Wisconsin, USA,) et à travers une tubulure en Teflon®, vers un hygromètre à condensation (Figure 7). Le degré d'hygrométrie de l'air sortant est mesuré en continu, celui de l'air rentrant dans la chambre, après déshydratation par passage dans les deux filtres successifs contenant de la drierite, est contrôlé au début et à la fin de la mesure. La moyenne de ces deux dernières mesures est utilisée comme facteur correctif dans le calcul final des pertes d'évaporation. Cette correction varie en général de -0,05% à -0,3%.

Instruments de mesure

Mesure du débit d'air

Pour contrôler le débit d'air entrant dans la chambre métabolique, nous avons utilisé un transmetteur de débit massique (Model FC-2925V, 0-400 l/min, Tylan, San Diego, Californie, USA), connecté à un débitmètre électronique (Model RO-28, Tylan). Le transmetteur a été recalibré avant et après utilisation (octobre 1999 et janvier 2004) par la société Flow Dynamics, Inc. (Scottsdale, Arizona, USA) en se référant à des standards certifiés par le National Institute of Standards and Technology (NIST), USA. Pour les mesures respirométriques, nous avons utilisé un débit de 120 l d'air/minute pour l'oryx d'Arabie et de 40 l d'air/minute pour la gazelle des sables. Le rapport de calibration de janvier 2004 révèle, à ce débit, des erreurs de mesure de -0,24% pour l'oryx et de -0,44% pour la gazelle (Tableau 4).

Mesure du taux d'oxygène de l'air

Contrairement à la plupart des autres gaz, l'oxygène est paramagnétique. Cette propriété est utilisée dans l'analyseur d'oxygène modèle S3A-II comme principe de mesure. L'analyseur mesure la susceptibilité paramagnétique de la teneur en oxygène dans le gaz au moyen d'une cellule de mesure magnéto-dynamique, c.à.d qu'il enregistre la pression que les molécules d'oxygène exercent sur un haltère suspendu dans un champ magnétique afin de la mettre en rotation.

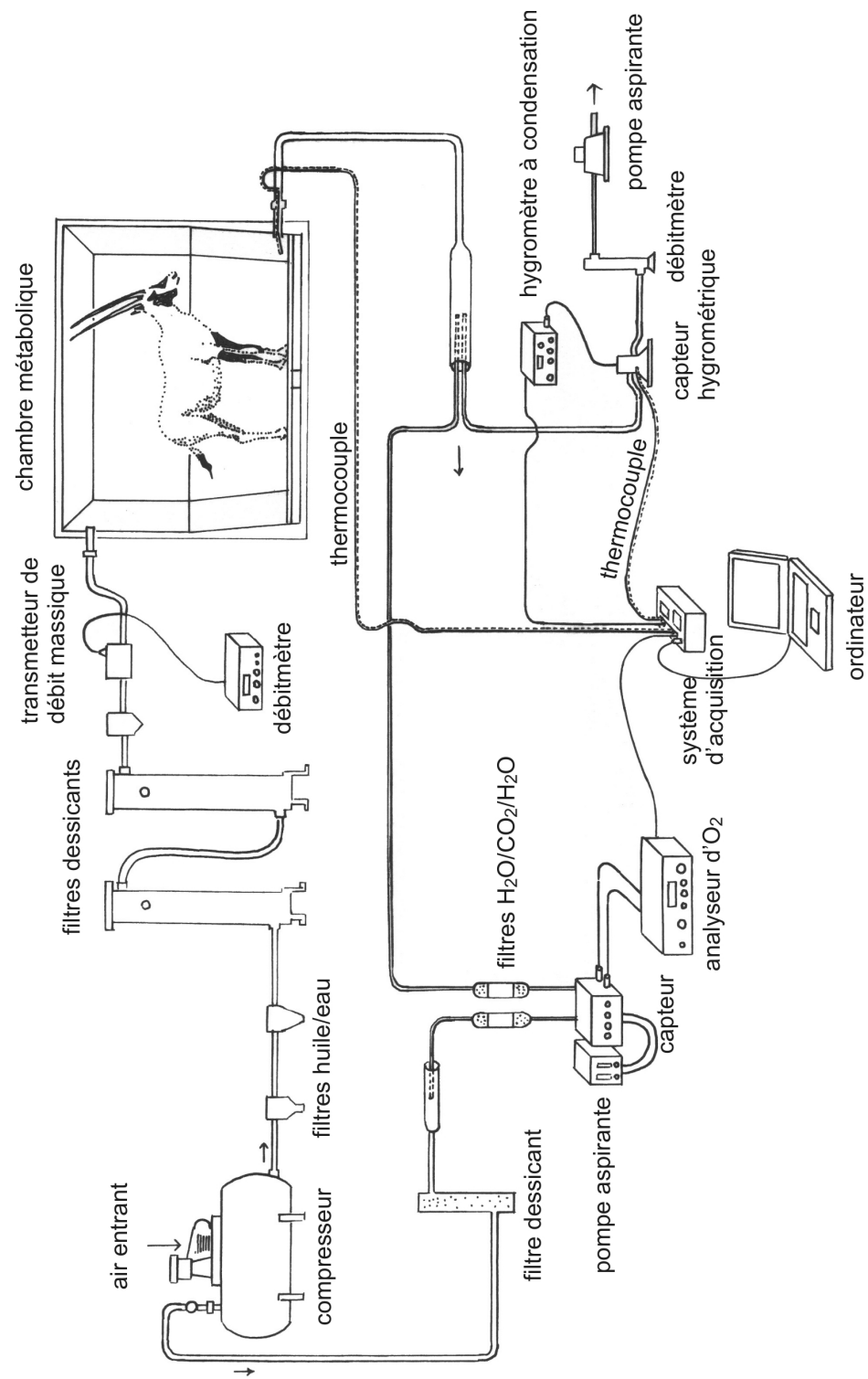


Figure 7. Schéma du circuit de calorimétrie indirecte utilisé en laboratoire pour mesurer la consommation en oxygène et les pertes hydriques d'évaporation de l'oryx d'Arabie et de la gazelle des sables (d'après un dessin original de Jozef Ostrowski).

Tableau 4. Rapport de calibration du transmetteur de débit massique utilisé pour mesurer la consommation en oxygène et les pertes hydriques d'évaporation chez la gazelle des sables et l'oryx d'Arabie.

Point de calibrage	Voltage enregistré (Vdc)	Débit de référence (litre d'air CNTP / minute)	Erreur de débit (%)	Date
1	1,5145	119,70	-0,351	22/10/99
2	0,4783	36,62	-0,410	22/10/99
3	1,4660	118,24	-0,241	15/01/04
4	0,4917	41,089	-0,437	15/01/04

Mesure de la température de l'air dans la chambre métabolique et dans l'hygromètre à condensation

Ces deux mesures ont été effectuées à l'aide de thermocouples en alliage de cuivre/constantan, insérés l'un dans la chambre métabolique, et l'autre dans la chambre de mesure de l'hygromètre, le plus près possible du miroir de condensation. Ces deux thermocouples étaient reliés à des thermomètres électroniques (Modèle TRC-III, Omega Engineering, Inc., Stamford, Connecticut, USA) calibrés par le fabricant en mars 2000 à la mise en service et recalibrés à cinq températures différentes en avril 2004. Lorsque la mesure était enregistrée directement sur le système d'acquisition de données («data logger»), le voltage correspondant à la température lui était alors transmis par l'intermédiaire des thermocouples, et la température lue était calculée en fonction de la température de référence mesurée par un thermistor inclus dans le système d'acquisition.

Mesure des pertes hydriques d'évaporation

Nous avons utilisé, pour mesurer les pertes hydriques d'évaporation, un hygromètre à condensation (modèle M4, General Eastern, Wilmington, Massachusetts, USA). Cet instrument mesure la température de rosée (température de condensation de la vapeur d'eau contenue dans l'atmosphère), permettant ainsi le calcul de l'humidité absolue de l'air. Pour atteindre cette température de rosée, il suffit de refroidir progressivement une surface plane et lisse jusqu'à ce qu'un film d'eau se condense. La température de surface est alors proche de la température de rosée. L'hygromètre à condensation comporte un petit miroir refroidi. Il est éclairé par une diode électroluminescente et lorsqu'il n'est pas recouvert de buée, le faisceau de lumière incidente est réfléchi vers le boîtier de l'hygromètre. Lorsque de la buée apparaît, le miroir diffuse la lumière qui impressionne alors un détecteur (phototransistor). Ce détecteur est relié au circuit de régulation de la température et commande alors le

réchauffement du miroir. La rosée disparaît et entraîne de nouveau la commande de refroidissement, et le cycle se reproduit. Grâce à un système de régulation approprié, il est possible de maintenir un dépôt constant de condensation sur le miroir et il suffit alors d'enregistrer sa température à l'aide d'un micro capteur thermique, délivrant un signal électrique. Classiquement, l'hygromètre à condensation fonctionne pour une gamme de températures de -80°C à $+100^{\circ}\text{C}$, avec une incertitude de l'ordre de $\pm 0,2^{\circ}\text{C}$.

Stockage des mesures

Les voltages correspondants au taux d'oxygène consommé ($\Delta\text{O}_2 = [\text{O}_2]_{\text{entrant}} - [\text{O}_2]_{\text{sortant}}$), à la température de formation du point de rosée de l'air sortant, à la température de l'air entrant dans la cellule de mesure de l'hygromètre à condensation, et à la température ambiante dans la chambre métabolique, étaient enregistrées toutes les minutes à l'aide d'un système d'acquisition de données (modèle 21X; Campbell Scientific, Logan,

Utah, USA), lui-même connecté à un ordinateur portable (Figure 7). Les mesures étaient ainsi visualisées en temps réel, ce qui permettait de s'assurer avant la mesure finale que les valeurs des mesures étaient stabilisées. Seules les 15 à 20 minutes de données finales étaient alors utilisées et ramenées à des moyennes, avant d'être incluses dans les calculs de consommation d'oxygène et de pertes hydriques d'évaporation.

Équations et calculs

Nous avons mesuré la consommation en oxygène des oryx et des gazelles à partir des équations 2 et 4 de Hill (1972):

$$\dot{V}_{\text{O}_2} = \dot{V}'_I \frac{F'_{\text{IO}_2} - F'_{\text{EO}_2}}{1 - F'_{\text{EO}_2}} \quad (\text{Équation 2 de Hill}),$$

où $\dot{V}_{\text{O}_2}$ est la consommation en oxygène du sujet, exprimée en volume d'oxygène par unité de temps (dans les conditions normales de température et de pression ou CNTP c.à.d $T = 273,15 \text{ K}$ ou 0°C et $P = 1 \text{ atm}$ ou 1013 mbar), $\dot{V}'_I$ est le volume d'air sec et sans CO_2 entrant dans la chambre métabolique par unité de temps, corrigé aux CNTP, F'_{IO_2} est le taux d'oxygène entrant dans la chambre métabolique par volume d'air sec et CO_2 , F'_{EO_2} est le taux d'oxygène sortant de la chambre métabolique par volume d'air sec et sans CO_2 . L'équation 2 s'applique aux mesures de consommation en oxygène en circuit ouvert, quand l'air entrant et sortant de la chambre métabolique ne contient ni eau évaporée ni CO_2 .

L'équation 4 quant à elle s'applique aux mesures de consommation en oxygène en circuit ouvert, quand l'air entrant ne contient pas d'eau mais contient du CO_2 , et quand l'air sortant ne contient ni eau ni CO_2 :

$$\dot{V}_{\text{O}_2} = (1 - F_{\text{ICo}_2}) \dot{V}_I \frac{F'_{\text{Io}_2} - F'_{\text{EO}_2}}{1 - F'_{\text{EO}_2}} \quad (\text{Équation 4 de Hill}),$$

où $\dot{V}_I$ est le volume d'air sec entrant dans la chambre métabolique par unité de temps, et F_{ICo_2} est le taux de CO_2 dans l'air sec entrant. C'est cette équation que nous avons employée avec le système mis en place, puisque le CO_2 n'était pas éliminé de l'air entrant dans la chambre métabolique. La correction apportée à l'équation 2 de Hill (1972) exprimée en pourcentage d'erreur est donc de $100 \times F_{\text{ICo}_2} / (1 - F_{\text{ICo}_2})$. Or $F_{\text{ICo}_2} = 0,0003$ (Hitchcock 1966), ce qui se traduit donc par une correction de 0,03%. Il serait donc tolérable d'utiliser l'équation 2 de Hill (1972) en lieu et place de l'équation 4.

Nous avons converti la consommation en oxygène en quantité de chaleur produite en utilisant la relation 20,08 J produit / ml d'oxygène consommé (Schmidt-Nielsen 1997).

Afin de pouvoir mesurer les pertes totales d'évaporation, nous avons d'abord calculé la pression de saturation en vapeur d'eau au point de rosée (e_s). Nous avons utilisé pour cela une équation établie empiriquement par le fabricant de l'hygromètre à condensation: $e_s = (1,0007 + 0,00000346 \times P_{\text{atm}}) \times 6,1121 \times \exp[17,502 \times dp / (240,97 + dp)]$, où dp est la température au point de rosée ($^{\circ}\text{C}$). Dans cette équation e_s est dépendante de la pression atmosphérique au moment de la mesure. Bien que le facteur correctif soit minime, nous avons corrigé toutes nos mesures selon la pression atmosphérique moyenne le jour de la mesure. Cette formule ne permet cependant pas de corriger la valeur d' e_s aux conditions normales de température et de pression (CNTP).

Pour mesurer les pertes totales d'évaporation (PTE, en g H_2O jour $^{-1}$), nous avons utilisé l'équation suivante:

$$\text{PTE} = \left[(\dot{V}_e p_{\text{out}} - \dot{V}_i p_{\text{in}}) \right] \times 1,44 \times 10^{-3}$$

où p_{in} et p_{out} sont les humidités absolues (g H_2O m $^{-3}$) aux CNTP de l'air entrant et sortant, respectivement, $\dot{V}_i$ est le débit (ml min $^{-1}$) de l'air entrant dans la chambre métabolique mesuré par le débitmètre électronique, et $\dot{V}_e$ est le débit de l'air sortant. Nous avons donc calculé l'humidité absolue de l'air (p en g m $^{-3}$) aux CNTP suivant la formule:

$$\rho = 216,7 e_s / (T_{dph} + 273,15) \times [(P_0 (T_{dph} + 273,15))] / [P_{atm} (T_0 + 273,15)]$$

où e_s est la pression de saturation en vapeur d'eau (mbar) pour une température de point de rosée donnée, T_{dph} est la température (°C) de l'air entrant dans l'hygromètre à condensation, P_0 est la pression standard (1013 mbar), P_{atm} est la pression atmosphérique (mbar), et T_0 est la température standard (0°C).

Nous avons calculé $\dot{V}_e$ d'après l'équation: $\dot{V}_e = \dot{V}_i - [\dot{V}_{O_2}(1 - RQ)] + \dot{V}_{H_2O}$,

Dans cette équation, $\dot{V}_i$ et $\dot{V}_{O_2}$ sont connus, RQ est le quotient respiratoire, égal à 0,71 (King et Farner 1961; Robbins 1993), et $\dot{V}_{H_2O}$ est le taux de perte en eau (ml $H_2O \text{ min}^{-1}$) calculé d'après la formule: $\dot{V}_{H_2O} = \rho(\dot{V}_i + \dot{V}_{CO_2} - \dot{V}_{O_2}) / (1 - \rho)$, où $\dot{V}_{CO_2}$ est le taux de production de CO_2 (ml $CO_2 \text{ min}^{-1}$; Williams et Tieleman 2000). Cette dernière équation provient du fait que $\rho = \dot{V}_{H_2O} / (\dot{V}_i + \dot{V}_{CO_2} - \dot{V}_{O_2} + \dot{V}_{H_2O})$.

Plan de la thèse

Après cette première partie d'introduction présentant les problématiques abordées dans cette thèse ainsi que les matériels et méthodes utilisées, nous montrerons comment nous avons essayé de répondre aux questions posées à travers sept articles (quatre publiés, deux sous presse, et un en cours de révision). Chaque article est introduit par une présentation en français des problématiques abordées, des matériels et méthodes utilisés, et des principaux résultats obtenus.

Ainsi, nous décrirons dans la Partie 2 (Articles 1 & 2) les besoins énergétiques et hydriques saisonniers de l'oryx d'Arabie dans son milieu naturel, étudiés grâce à l'utilisation de solutions isotopiques. Nous regarderons aussi si cette espèce se conforme aux prédictions allométriques.

Dans la Partie 3 (Articles 3 & 4), nous nous pencherons sur les mécanismes expliquant la flexibilité des besoins énergétiques et hydriques de l'oryx d'Arabie et de la gazelle des sables en fonction des ressources en eau et en nourriture disponibles dans le milieu. Pour cette dernière, nous étudierons également l'amplitude des ajustements anatomiques de ses différents organes à une restriction prolongée en eau et en énergie.

Dans la Partie 4 (Articles 5 & 6), nous nous intéresserons à un mécanisme adaptatif de thermorégulation, l'hétérothermie. Nous décrirons pour la première fois son utilisation chez deux espèces d'ongulés désertiques, l'oryx d'Arabie et la gazelle des sables, dans leur milieu naturel et nous évaluerons son intérêt adaptatif en terme d'économie d'eau.

Dans la Partie 5 (Article 7), nous conclurons cette série d'investigations en montrant comment les données d'écophysiologie peuvent être d'un bénéfice direct à la conservation des ongulés désertiques en nous basant sur l'oryx d'Arabie, une espèce menacée de disparition.

Enfin, la Partie 6 sera consacrée à la discussion et à la synthèse des points importants de notre contribution à la connaissance de l'écophysiologie des ongulés désertiques.

PARTIE II

Besoins énergétiques et hydriques de l'oryx d'Arabie dans son milieu

ARTICLE 1

Seasonal variation in energy expenditure, water flux, and food consumption of Arabian oryx (*Oryx leucoryx*)

Joseph B. Williams, Stéphane Ostrowski, Eric Bedin & Khairi Ismail

The Journal of Experimental Biology, 204(13): 2301–2311. 2001.

Résumé en français

Problématique

L'oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*) est une antilope de grande taille (80–120 kg) qui vit dans des milieux hyperarides où les précipitations annuelles cumulées n'excèdent que rarement 100 mm et où les températures ambiantes dépassent fréquemment 45°C à l'ombre l'été. En l'absence de points d'eau permanents dans son milieu, il doit couvrir, comme tous les herbivores désertiques, la totalité de ses besoins hydriques journaliers avec l'eau préformée contenue dans les plantes qu'il consomme et avec celle produite par son propre métabolisme oxydatif. Or la quantité d'eau préformée disponible dans les plantes est extrêmement variable et dépend de précipitations faibles et irrégulières. Avant de s'intéresser aux mécanismes physiologiques qui permettent à l'oryx d'Arabie de survivre dans un milieu si inhospitalier, il nous a donc semblé important de mesurer ses besoins énergétiques et hydriques in situ.

Ces besoins ont été évalués au printemps, alors que les plantes consommées par les oryx étaient riches en eau préformée du fait de pluies récentes, et à la fin de l'été, après plusieurs mois de sécheresse, quand ces mêmes plantes s'étaient considérablement déshydratées. Cet article ('Variations saisonnières des besoins énergétiques et hydriques de l'oryx d'Arabie') documente, pour la première fois, les besoins énergétiques et hydriques d'un ongulé désertique dans son milieu naturel, mesurés grâce à la méthode à l'eau doublement marquée (voir Introduction) et les compare à ceux prédits pour les mammifères de milieux arides de grande taille par les équations allométriques en usage.

Parallèlement à ces travaux menés in situ, nous avons également mesuré en laboratoire le métabolisme de repos et les pertes hydriques d'évaporation d'oryx captifs durant l'été. L'objectif de cette étude était de comparer les valeurs de ces deux paramètres avec celles mesurées chez les autres espèces d'artiodactyles, et d'évaluer leurs contributions respectives aux dépenses énergétiques et hydriques mesurées chez l'oryx en milieu naturel.

Matériel et méthodes

L'étude in situ a été réalisée sur des oryx dans leur habitat naturel, dans la réserve clôturée de Mahazat as-Sayd, dans l'ouest du Najd (voir Introduction). Six oryx ont été mesurés durant l'été 1998, et six autres au printemps 1999. Nous avons utilisé pour nos mesures la méthode à l'eau doublement marquée et le 'protocole à deux prélèvements' (voir Introduction). Pour la capture des oryx en été, nous avons mis à profit leur utilisation préférentielle des zones arborées de la réserve. En effet, durant la saison chaude, les oryx se nourrissent la nuit et restent à l'ombre dans la journée. Nous attendions ainsi qu'ils reviennent dans les zones d'ombre de la réserve (zones

arborées essentiellement), pour les anesthésier, en général tôt le matin, à l'aide d'un fusil hypodermique. Les animaux recevaient une injection intramusculaire combinant 4,9 mg/ml d'étorphine et 50 mg/ml de xylazine, une association médicamenteuse qui permet d'obtenir une narcose en moins de 10 minutes. Sitôt immobilisés, ils étaient transportés vers un petit enclos ombragé (3 m × 3 m) où ils étaient pesés ($\pm 0,05$ kg). Nous effectuions une prise de sang afin d'évaluer l'enrichissement isotopique 'de fond' du milieu naturel. Puis nous injectons aux oryx, par voie intraveineuse lente (c. 10 min), 1,75 ml kg⁻¹ d'une solution d'eau doublement marquée contenant 99% de deutérium et 10% d'oxygène-18. Les concentrations initiales en isotopes dans l'eau corporelle avoisinaient 185 $\pm$ 14,5 ppm au-dessus du niveau d'enrichissement du milieu pour le deutérium et 245 $\pm$ 22,7 ppm pour l'oxygène-18. Les animaux étaient ensuite réveillés par l'injection intraveineuse d'une solution médicamenteuse antagoniste de l'anesthésique: diprénorphine 12 mg/ml et atipamézole 5 mg/ml. Ils recevaient en outre une injection intramusculaire de diazépam (2 mg/ml) afin de les maintenir tranquilles pendant leur captivité. Ils restaient en effet captifs dans le petit enclos pendant toute la journée, soit environ 9–12 heures, c.à.d le temps nécessaire à l'équilibration des isotopes dans tous les compartiments hydriques de leur organisme. Dans la soirée, une seconde prise de sang était effectuée (la prise de sang initiale du protocole) et les oryx étaient alors relâchés sur le lieu de leur capture, après avoir été munis de colliers radiotéléométriques. Ils étaient ensuite recapturés suivant la même procédure 6 à 11 jours plus tard, pesés, et prélevés à nouveau (prise de sang finale du protocole) avant d'être relâchés. Les captures d'oryx en mars-avril 1999 furent plus opportunistes, les oryx ne fréquentant pas les zones d'ombrage en dehors de la saison chaude.

Durant l'été 2000, nous avons également mesuré en laboratoire, par calorimétrie indirecte en circuit ouvert, le métabolisme de repos et les pertes hydriques d'évaporation de six oryx. Nous avons utilisé pour ce faire la chambre métabolique décrite dans l'introduction. Préalablement aux mesures, les oryx ont été soumis à une diète alimentaire de 50 h (voir Introduction).

Résultats et discussion

Étude in situ

Les dépenses énergétiques journalières des six oryx mesurés au printemps (poids moyen 89,0 kg) étaient de 22081 kJ j⁻¹, tandis qu'elles étaient de 11076 kJ j⁻¹ pour les six oryx mesurés en été (poids moyen 81,5 kg). Ces valeurs correspondent respectivement à 90,4% et 48,6% des valeurs prédites par les équations allométriques existantes reliant les besoins énergétiques quotidiens d'un mammifère à sa masse corporelle (Nagy et al. 1999).

Le flux hydrique étaient de 3438 ml H₂O j⁻¹ au printemps, et de 1310 ml H₂O j⁻¹ l'été, des valeurs 43,6% et 76,9% inférieures à celles prédites par les équations allométriques (Nagy et Peterson 1988). Nous n'avons pas trouvé d'éléments étayant la théorie selon laquelle les besoins hydriques seraient plus élevés chez les ongulés désertiques de grande taille que chez leurs congénères des milieux tempérés (Nagy et Peterson 1988). L'amplitude de ces variations saisonnières est en tout cas remarquable. Elle traduit l'existence d'importants mécanismes d'ajustements physiologiques et comportementaux. Au printemps, les oryx sont très actifs; ils accroissent en général leur masse corporelle et s'engagent dans des activités de reproduction. Par ailleurs, les températures ambiantes relativement basses augmentent les dépenses énergétiques de thermorégulation. L'été en revanche, les oryx réduisent au maximum leur activité diurne: ils restent immobiles à l'ombre des arbres pendant presque toute la journée et ne s'alimentent que de la tombée de la nuit au petit matin (voir Article 1). Ils réduisent également leur masse corporelle. En se basant sur une production de 0,028 ml d'eau métabolique par kJ d'énergie utilisée, nous avons calculé qu'un oryx produit en moyenne 310,1 ml d'eau métabolique par jour durant l'été, ce qui constitue presque un quart de leurs besoins hydriques journaliers. Les 999,8 ml d'eau restants proviennent exclusivement des plantes consommées.

Nous avons mesuré la teneur moyenne en eau préformée des principaux végétaux consommés par l'oryx dans la réserve de Mahazat as-Sayd. Elle était de 40,0% l'été et de 46,2% au printemps. Les oryx consomment donc quotidiennement 2742 g de matière végétale fraîche (1742 g de matière végétale sèche) durant l'été, et 6102 g de végétaux frais (3283 g de matière végétale sèche) au printemps. Enfin si l'on considère que les oryx consomment une nourriture riche en eau pendant seulement 5 mois de l'année, et une nourriture pauvre en eau pendant les 7 mois restants, on obtient une ingestion annuelle de 858 kg de matière sèche végétale. Ces estimations seront utilisées par la suite pour évaluer la capacité d'accueil du milieu et proposer une stratégie de gestion cohérente de la population d'oryx de Mahazat as-Sayd (voir Article 7).

Étude en laboratoire

Les 12 oryx captifs du NWRC mesurés en laboratoire (poids moyen 84,1 kg) avaient un métabolisme de repos de 8980 kJ j⁻¹, une valeur inférieure de 16,7% aux prédictions allométriques existantes pour les artiodactyles (Hayssen et Lacy 1985).

Peu satisfaits par les équations allométriques existantes et notamment celle de Lovegrove (2000), nous avons utilisé les données disponibles dans la littérature pour 15 espèces d'artiodactyles mesurées selon un standard proche du notre, afin de produire une nouvelle équation allométrique reliant la masse et le métabolisme de

repos pour cet ordre de mammifère: $\log V_{O_2} = -0,153 + 0,758 \log M$ ($n = 15$; $r^2 = 0,97$, $F = 419,7$, $P < 0,001$) où V_{O_2} est la consommation d'oxygène exprimée en $l\ h^{-1}$ et M est la masse de l'animal exprimée en kg. Le métabolisme de repos des oryx n'était inférieur que de 9,1% à la valeur prédite par cette nouvelle équation, ce qui suggérerait que l'oryx n'ait pas un métabolisme de repos significativement inférieur à celui des artiodactyles des milieux tempérés, contrairement à un postulat communément admis (Bennett 1988).

Les dépenses énergétiques liées au métabolisme de repos constituent normalement 25 à 45% des dépenses énergétiques journalières. Or chez l'oryx d'Arabie, elles représentaient 39,8% des dépenses énergétiques journalières mesurées in situ au printemps, et 78,3% de ces dépenses en été, une valeur très en delà des proportions communément admises. Ce pourrait être dû aux conditions expérimentales: les oryx que nous avons mesurés en laboratoire durant l'été avaient en effet un accès à la nourriture et à l'eau ad libitum, un contexte rarement rencontré en cette saison par cette espèce dans son milieu naturel. L'étude de la plasticité du métabolisme de repos de l'oryx d'Arabie en fonction de la disponibilité alimentaire a fait l'objet d'un travail ultérieur (voir Article 3). Une explication serait que le métabolisme de repos s'ajuste en fonction des conditions de nutrition rencontrées par l'animal.

Pour finir, les mesures de pertes hydriques d'évaporation étaient de $870,0\ ml\ j^{-1}$, un résultat inférieur de 63,9% à celui prédit par les équations allométriques (Nagy et Peterson 1988). Cette valeur est remarquablement basse, même comparée à celles mesurées chez d'autres espèces des milieux arides comme le dromadaire (*Camelus dromedarius*). Cependant, les mécanismes expliquant de si faibles pertes d'évaporation chez l'oryx ne sont pas encore élucidés.

Abstract

We report on the energy expenditure and water flux, measured in the laboratory and in the field, of the Arabian oryx *Oryx leucoryx*, the largest desert ruminant for which measurements of the field metabolic rate of free-living individuals have been made using doubly labeled water. Prior to extirpation of this species in the wild in 1972, conservationists sequestered a number of individuals for captive breeding; in 1989, oryx were reintroduced in Saudi Arabia into Mahazat as-Sayd (2244 km²). Apart from small pools of water available after rains, oryx do not have free-standing water available for drinking and therefore rely on grasses that they eat for preformed water intake as well as their energy needs. We tested whether oryx have a reduced fasting metabolic rate and total evaporative water loss (TEWL) in the laboratory, as do some other arid-adapted mammals, and whether oryx have high field metabolic rates (FMRs) and water influx rates (WIRs), as predicted by allometric equations for large arid-zone mammals. We measured FMR and WIR during the hot summer, when plant moisture content was low and ambient temperatures were high, and after winter rains, when the water content of grasses was high. For captive oryx that weighed 84.1 kg, fasting metabolic rate averaged 8 980 kJ day⁻¹, 16.7% lower than predictions for Artiodactyla. Our own re-analysis of minimal metabolic rates among Artiodactyla yielded the equation: $\log V_{O_2} = -0.153 + 0.758 \log M$, where V_{O_2} is the rate of oxygen uptake in l h⁻¹ and M is body mass in kg. Fasting metabolic rate of oryx was only 9.1% lower than predicted, suggesting that they do not have an unusually low metabolic rate. TEWL averaged 870.0 ml day⁻¹, 63.9% lower than predicted, a remarkably low value even compared with the camel, but the mechanisms that contribute to such low rates of water loss remain unresolved. For free-living oryx, FMR was 11076 kJ day⁻¹ for animals with a mean body mass of 81.5 kg during summer, whereas it was 22081 kJ day⁻¹ for oryx in spring with a mean body mass of 89.0 kg, values that were 48.6% and 90.4% of allometric predictions, respectively. During summer, WIR averaged 1310 ml H₂O day⁻¹, whereas in spring it was 3438 ml H₂O day⁻¹. Compared with allometric predictions, WIR was 76.9% lower than expected in summer and 43.6% lower in spring. We found no evidence to support the view that the WIR of large desert ungulates is higher than that of their mesic counterparts. On the basis of the WIR of the oryx averaged over the year and the water contents of plants in their diet, we estimated that an oryx consumes 858 kg of dry matter per year.

Introduction

Deserts are water-controlled ecosystems characterized by high ambient temperature (T_a), intense solar radiation, desiccating winds and low annual rainfall and primary

production (Noy-Meir, 1973). Understanding of the influence of rainfall on deserts is complicated by the fact that precipitation is highly stochastic, with long periods of drought punctuated by pulses of rain; in some areas, all water input to the system occurs in 1–3 storm events during the year. Because primary production closely parallels rainfall, it can be argued that rates of energy flow through desert ecosystems are controlled by available water (Noy-Meir, 1973). If the rate of food consumption of desert herbivores is mediated by water in plants (Macfarlane and Howard, 1972), then secondary as well as primary energy flows are coupled to, and often dominated by, availability of water in desert ecosystems.

Animals that occupy arid climes face the challenge of meeting their daily energy and water requirements in an environment that, on average, provides little of either. Desert-dwelling rodents have ostensibly evolved mechanisms that result in a diminution in basal metabolic rate (BMR), reducing overall energy demand which facilitates survival in a desert environment (MacMillen, 1983; Bennett, 1988; Tracy and Walsberg, 2000). These rodents achieve water balance by reducing evaporative water loss (MacMillen and Lee, 1967; Tracy and Walsberg, 2000), eliminating nitrogenous wastes with minimal water (Schmidt-Nielsen and O'Dell, 1961), remaining within a subterranean burrow during the day to reduce solar heat load and foraging at night when environmental conditions are more favorable (Schmidt-Nielsen, 1990; Walsberg, 1999).

A number of species of large ruminants have also evolved the capacity to live in arid ecosystems, a counter-intuitive phenomenon when one considers that their size prohibits them from burrowing, that herbivory is typically associated with high rates of water turnover (Nagy and Petersen, 1988; Berteaux and Thomas, 1999) and that, during episodes of drought, grasses provide relatively small amounts of preformed water (Spalton et al., 1999; Ostrowski et al., unpublished results). Little is known about the physiological mechanisms employed by desert ungulates that enable them to survive in such demanding environments. In general, members of the Artiodactyla have high minimum fasting metabolic rates compared with most other mammalian orders, but it is not known whether constituents of this coterie that live in deserts conform to this expectation (Hayssen and Lacy, 1985; Lovegrove, 2000). Calculations from equations for field metabolic rate (FMR) of free-living desert mammals indicate that a 100 kg ungulate would have an FMR approximately 206% higher than estimates for similar-sized eutherians from mesic regions (Nagy et al., 1999). However, because the largest mammal in the data set for desert mammals was the springbok (*Antidorcas marsupialis*), which weighed 43.3 kg, predictions are based on extrapolation beyond available data, a practice that should be performed only with caution (Zar, 1996). For water influx rates (WIR) of free-living mammals, the

equations proffered by Nagy and Peterson (Nagy and Peterson, 1988) yield the counterintuitive prediction that large desert mammals will have a higher WIR than similar sized non-desert mammals. Recently Ostrowski et al. (S. Ostrowski, J. B. Williams, E. Bedin and K. Ismail, manuscript submitted³) tested this idea on Arabian oryx *Oryx leucoryx* during the summer and found that their water influx rate was 2222.8 ml H₂O day⁻¹, only 32% of the predicted value for a herbivorous eutherian mammal (Nagy and Peterson, 1988).

The Arabian oryx, an 80–100 kg desert antelope that once ranged throughout most of the Arabian Peninsula, was extirpated from the wild by 1972 (Henderson, 1974; Stanley Price, 1989). Prior to this time, conservationists captured a number of animals and reared them for reintroduction to native habitats (Grimwood, 1962; Stanley Price, 1989; Gorman, 1999). Since their release in 1989 into Mahazat as-Sayd, a protected area 160 km northeast of Taif, Saudi Arabia, the oryx population has increased significantly (Ostrowski et al., 1998; Treydte et al., 2001). Once near the cusp of extinction, oryx in Mahazat provide an opportunity to explore functional adaptations possessed by this large desert herbivore that allow it to live in such an austere environment without access to drinking water.

Recently Treydte (Treydte, 2000) developed a computer model that explored the risk of extinction of oryx in Mahazat as-Sayd when one of four management strategies was applied to 100 virtual oryx populations over 100 years. Using data-driven assumptions for birth rate and survival, their analyses indicated that the management scheme that provided a low probability of extinction and a relatively stable population size consisted of removing all oryx above 70% of the carrying capacity in Mahazat as-Sayd each year. These authors pointed out that assessment of annual carrying capacity assumed, among other things, knowledge of food consumption of oryx. As a first step in approximating dry matter intake of wild oryx, Ostrowski et al. (S. Ostrowski, J. B. Williams, E. Bedin and K. Ismail, manuscript submitted) used data for their water influx rate (WIR) during summer and for water contained in plants in the oryx diet to calculate that the dry matter intake (kg) of oryx ranged from 2.5 to 3.5% body mass day⁻¹. However, food consumption of oryx may vary considerably between dry periods when plants provide less water and after rains when water levels in plants are at a maximum (Macfarlane and Howard, 1972).

In this study, we measured minimum fasting metabolic rate and total evaporative water loss (TEWL) for Arabian oryx in the laboratory, data available for only a few large desert ungulates, and compared our results with allometric predictions testing the hypothesis that oryx have reduced metabolic rates and TEWL. We then

³ Publié depuis sous la référence: Ostrowski S, Williams JB, Bedin E & Ismail K. 2002. Water influx and food consumption of free-living oryxes (*Oryx leucoryx*) in the Arabian desert in summer. *Journal of Mammalogy* 83(3): 665–673.

quantified FMR and WIR of free-living oryx, the largest desert ungulate for which these measurements have been made, using the doubly labeled water method, during the hot summer when plant moisture content was low and T_a values were high, the latter forcing oryx to forage mainly at night, and just after winter rains when plant moisture content was relatively high and T_a values were moderate, and oryx foraged primarily during the day. These data allowed us to test the hypothesis that FMR and WIR of desert ungulates are elevated after rains when food is abundant. We used our data to calculate the annual food consumption of oryx, an important input parameter in population models for management of this endangered species.

Materials and methods

Study area

Mahazat as-Sayd consists of a 2244 km² tract of flat, open desert in west central Saudi Arabia (28°15'N, 41°40'E). After designation as a protected area in 1988, Mahazat was surrounded by a chain-link fence that excluded all domestic livestock. There are no permanent sources of drinking water for oryx in the reserve.

The climate of this region is characterized by hot summers and mild winters. Weather records for Mahazat for the last decade show that in June, the hottest month, daily maximum and minimum temperatures averaged 41.5 and 24.5°C, respectively, whereas in January, these values were 23.4 and 10.6°C (NWRC Annual Report, 1999). Annual precipitation in 1998, all of which fell between January and April, averaged 63.0 mm, whereas in 1999 rain fell twice in January and twice in March, totalling 47.4 mm.

The vegetation of Mahazat is dominated by perennial grasses, including *Panicum turgidum*, *Lasiurus scindicus*, *Stipagrostis* sp., and *Ochthochloa compressa*, and by small acacia trees (*Acacia* sp.) (Mandaville, 1990). Sporadically distributed among wadis, *Maerua crassifolia* trees are an important source of shade for oryx in summer.

Measurement of minimum fasting metabolic rate and TEWL in the laboratory

Measurement of basal metabolic rate (BMR), the minimum metabolic rate of postabsorptive animals at rest at temperatures within their thermal neutral zone and in their normal rest phase of the diurnal cycle (King, 1974; Blaxter, 1989), may be difficult to achieve in ruminants. As a result, most investigators measure minimum fasting metabolic rate as an approximation of BMR (Weiner, 1977; Blaxter, 1989). We determined minimal rates of oxygen consumption and of evaporative water loss during May 2000 for oryx that were postabsorptive (supplied with water but no food

for 50 h prior to measurement), during the day (08:00–18:00 h), using standard flow-through respirometry and hygrometry methods (Gessaman, 1987; Williams, 1999; Williams and Tieleman, 2000). We selected 50 h as the fasting interval because domestic sheep (Robbins, 1993), white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*; Silver et al., 1969), moose (*Alces alces*; Renecker and Hudson, 1986), and pronghorn antelope (*Antilocarpa americana*; Wesley et al., 1973) reached minimum metabolic rates after 48 h without food, because oryx lost more than 12% of their body mass when deprived of food for this period and further mass loss could have influenced metabolic rates (Blaxter, 1989) and because, in preliminary trials, oryx that were fasted 72 h were considerably more restless when placed in our chamber.

Constructed of angle-iron and sheets of galvanized steel, our metabolic chamber (142 cm × 180 cm × 45 cm) was equipped with a steel-mesh floor on which oryx stood over a layer of mineral oil into which urine and feces fell, excluding both as a source of evaporative water during measurements. A small computer fan affixed to the ceiling of the chamber ensured mixing of gases during measurements. One end of the chamber served as an entrance which, when fitted with a rubber gasket, replaced and bolted to the chamber, rendered our system air tight. Prior to each measurement, we checked for air leaks around the lid using a solution of soap and water. The temperature within the chamber was controlled at $30 \pm 1^\circ\text{C}$ by placing it in a small thermostatically controlled enclosure. While measuring metabolic rate and TEWL, T_a within the chamber was monitored continuously with a 28-gauge thermocouple.

During experiments, air under positive pressure from a compressor coursed through two large (100 cm × 21 cm) drying columns containing anhydrous CaSO_4 (Drierite), through a Tylan mass-flow controller set at 120 l min^{-1} (model 2925V; $0\text{--}400 \text{ l min}^{-1}$; calibrated against a primary standard traceable to the NIST in October 1999 by Flow Dynamics Inc., Arizona, USA), then into the chamber. Exiting air was sampled by pumps which routed air to a General Eastern dewpoint hygrometer (model M4) and to columns of Drierite and Ascarite before entering an Applied Electrochemistry oxygen analyzer (S3A–II) to determine the fractional concentration of oxygen in dry, CO_2 -free air. Each oryx remained in the chamber for at least 3 h prior to measurements, and then, after it had remained calm for an additional hour, we recorded data for 20 min and calculated averages. We recorded the oxygen concentration, the dewpoint of exiting air, the temperature of the dewpoint hygrometer and T_a within the chamber each minute using a Campbell Scientific data logger (model 21X).

Calculations of oxygen consumption were performed using equation 2 of Hill (Hill, 1972), and oxygen consumption was converted to heat production using the relationship $20.08 \text{ J ml}^{-1} \text{ O}_2$ (Schmidt-Nielsen, 1990).

Total evaporative water loss (TEWL; g day⁻¹) was calculated using the equation:

$$\text{TEWL} = [(V_e \rho_{\text{out}} - V_i \rho_{\text{in}})] \times 1.44 \times 10^{-3}, (1)$$

where ρ_{in} and ρ_{out} are the absolute humidity (g H₂O m⁻³) of inlet air and outlet air, respectively, V_i is the flow rate (ml min⁻¹) of air entering the chamber, as given by the mass-flow controller, and V_e is the flow rate of exiting air. Absolute humidity (ρ ; g H₂O m⁻³) was determined using the equation:

$$\rho = 216.7 e_s / T_{\text{dp}} + 273.15, (2)$$

where e_s is the saturation vapor pressure at a given dew point and T_{dp} is the temperature of the dew-point hygrometer (List, 1951). We calculated V_e as follows:

$$V_e = V_i - [V_{\text{O}_2}(1 - \text{RQ})] + V_{\text{H}_2\text{O}}. (3)$$

In this equation, V_i (ml min⁻¹), the flow rate into the chamber, and V_{O_2} (ml min⁻¹), the rate of oxygen consumption, are known, the respiratory quotient, RQ, is assumed to equal 0.71 (King and Farner, 1961; Robbins, 1993), and the rate of water loss, $V_{\text{H}_2\text{O}}$ (ml min⁻¹) is calculated as:

$$V_{\text{H}_2\text{O}} = \rho(V_i + V_{\text{CO}_2} - V_{\text{O}_2})(1 - \rho), (4)$$

where V_{CO_2} is the rate of CO₂ production (ml min⁻¹; Williams and Tieleman, 2000).

Capture of oryx for field studies

To capture of oryx during the summer of 1998, we took advantage of the fact that oryx forage at night and lie in the shade during the day. We waited for them to return to shade in the early morning, and then darted them with anesthetic (Ostrowski, J. B. Williams, E. Bedin and K. Ismail, manuscript submitted). After immobilization of an oryx, we weighed it, took a background blood sample, injected it with doubly labeled water (DLW), then reversed the anesthetic. Infused into the jugular vein, the injectate (1.75 ml kg⁻¹ body mass) contained 99% deuterium (²H) and 10% oxygen-18 (¹⁸O). Initial concentrations of ²H in the body water averaged 185.1 ± 14.5 p.p.m. excess, whereas initial concentrations of ¹⁸O averaged 245 ± 22.7 p.p.m. excess. Final concentrations of ²H and ¹⁸O averaged 128 ± 40 and 140 ± 48 p.p.m. excess, respectively. As evening approached, we took an initial blood sample, attached a radio collar and released the animal at the site of capture.

Our spring measurements during March–April 1999 were more difficult to obtain because oryx do not rest beneath shade trees at this time of year and are less approachable when foraging. Members of some herds allowed us to approach while feeding during the day; we opportunistically darted animals when they were within range, a procedure that biased our sample towards males because males tend to position themselves on the periphery of the herd. After successful immobilization, we then followed our previous methods for the use of DLW.

Equilibration of isotopes

In studies on ruminants, the time allowed for equilibration of isotopes has varied from 1 h in springbok (*Antidorcas marsupialis*; 40–45 kg; Nagy and Knight, 1994) and 5–8 h in black-tailed deer (*Odocoileus hemionus*; 45.4 kg; Nagy et al., 1990) to 6–8 h in the camel (*Camel dromedarius*; approximately 450 kg; Siebert and MacFarlane, 1971). Ostrowski et al. determined that isotopes equilibrate completely in the body water pool, including the rumen, of oryx after 6 h (S. Ostrowski, J. B. Williams, E. Bedin and K. Ismail, manuscript submitted). In the present study, we allowed 9–15 h for isotopes to equilibrate before taking an initial blood sample (Table 1).

Calculation of water influx

Assuming hydrogen isotopes exit the animal only in water molecules, water influx ($\text{mol H}_2\text{O day}^{-1}$) can be calculated as $r_{\text{H}_2\text{O}} = k_{\text{H}}N$, where N is moles of body water, and k_{H} is the fractional isotope turnover per unit time (Lifson and McClintock, 1966; Nagy, 1975; Nagy and Costa, 1980). The fractional turnover of a hydrogen isotope in the body water pool is calculated as $k_{\text{H}} = (\ln H_i - \ln H_f)/t$, where $\ln H_i$ and $\ln H_f$ are the natural logarithms of the initial and final concentrations of a hydrogen isotope in the body water, respectively, and t is time in days. Versions of this equation have been applied to calculate water influx for mammals, including ruminants (King et al., 1975; King et al., 1978; Nagy and Costa, 1980; Nagy and Knight, 1994).

However, for ruminants, the use of the above equation can lead to an overestimate of water influx, because of loss of hydrogen isotopes by avenues other than in water (Midwood et al., 1989; Midwood et al., 1994), and an overestimate of water flux translates into an overestimate of energy expenditure. Methane production, for example, forms an additional route of isotope loss, because hydrogen from water in body fluids are incorporated into methane during methanogenesis (Czerkawski and Breckenridge, 1974).

Table I. Data for doubly labeled water study on oryx.

Animal identity	Sex ^a	Mean body mass (kg)	Equilibration time (h)	Interval ^b (days)	Rate of change in body (% day ⁻¹)	Rate of water influx (ml day ⁻¹)	Rate of CO ₂ production (l day ⁻¹)
Summer measurements, 1998							
125	M	101.8	11.4	7.56	-1.3	1319	607
167	F	81.5	13.2	5.52	-1.7	1010	490
109	F	87.4	10.9	10.5	-1.2	1263	439
Zah	F	73.1	10.4	9	-2.2	626	787
69	M	83.2	13	7.45	-0.4	3425	448
128	M	67.5	9.4	9.38	-2.7	216	395
Mean		81.5	11.4	8.2	-1.6	1310	527
s.d.		11.7	1.5	11.4	0.8	1019	113
Spring measurements, 1999							
136	M	105.4	8.9	9.58	0.01	3787	934
125	M	105	12.7	11.35	-0.5	5169	1157
44	F	59.9	8.4	10.88	-1	2572	764
45	M	82.2	15.1	11.09	-1.3	2824	1246
91	M	91.5	12.7	11.05	-1.4	2573	1096
116	M	90	8.6	10.58	0.3	3699	1111
Mean		89	11.1	10.8	-0.6	3438	1051
s.d.		16.9	2.8	0.6	0.8	1006	135

^aF, female; M, male. ^bTime in days between initial and final blood sample.

In addition, labeled hydrogen in organic molecules that are exported from the body, such as in feces, will lead to an overestimate of water flux. We have derived the following equation for water influx of oryx:

$$r_{\text{H}_2\text{O}} = \frac{(k_{\text{HN}}) - (r_{\text{CH}_4} + r_{\text{H}})}{(f_1 X) + (1 - X)} \quad (5)$$

where r_{CH_4} is the equivalent moles of water attributable to methane production per day, r_{H} is the equivalent moles of hydrogen isotope lost in dry feces, f_1 is a

fractionation factor ($^2\text{H}_2\text{O}$ vapor/ $^2\text{H}_2\text{O}$ liquid), assumed to equal 0.93 (Lifson and McClintock, 1966; Nagy and Costa, 1980), and X is an estimate of the proportion of the total water loss subject to fractionation, assumed to be 0.25 (Speakman, 1997).

From experiments *in vitro*, Czerkawski and Breckenridge (Czerkawski and Breckenridge, 1974) established that 50% of the hydrogen atoms of methane, produced during methanogenesis, are derived from body water, with the remainder coming from organic molecules. Hence, hydrogen loss as methane inflates k_{H} , and because two hydrogen atoms from body water are lost per methane molecule, the production of 1 mole of methane results in an overestimate of water flux by 1 mole. We have estimated the moles of methane produced by oryx (C ; mol day $^{-1}$) from the equation, $C = 0.56 + 0.00123F$ (where dry food intake F is in g day $^{-1}$), generated from data for cattle eating hay (Kriss, 1930). In captivity, the amount of dry food eaten by oryx can be approximated by $F = -400 + 20.0M$ (where M is body mass in kg) (S. Ostrowski, J. B. Williams, E. Bedin and K. Ismail, manuscript submitted). On the basis of estimates of dry food intake, we calculated that an 80 kg oryx would produce methane at a rate of 2.04 mol day $^{-1}$; Midwood measured a rate of methane production of 1.2 mol day $^{-1}$ in sheep (60 kg) (Midwood et al., 1989).

Ruminants consume a diet high in fiber content, which results in the production of substantial fecal mass (Robbins, 1993). Isotopes of hydrogen can exchange with the hydrogen atoms of cellulose or other organic molecules in feces, leading to an overestimate of water influx. For sheep, Midwood et al. (Midwood et al., 1993) found a loss of deuterium from feces equivalent to 7.2 mmol H_2O g $^{-1}$ dry feces. To estimate dry matter fecal production, we confined four oryx that ranged in body mass from 82.3 to 101.1 kg, individually in pens (3 m $\times$ 4 m) with concrete floors. We provided them with dry hay and water for 3–5 days prior to measurements until they reached a constant body mass. Thereafter, we measured hay consumption and fecal production for three consecutive days. Feces were dried in an oven at 70°C to constant mass. Because dry matter fecal production was unrelated to body mass in these experiments ($F = 4.99$, $P = 0.16$, $N = 4$), we used an average value for production of dry feces of 435.3 ± 18.9 g day $^{-1}$ (mean $\pm$ s.d., $N = 12$ measurements). This yielded a value for r_{H} of 3.13 mol day $^{-1}$. For lambs weighing 35 kg, Midwood et al. (Midwood et al., 1993) measured a dry matter fecal production of 262 g day $^{-1}$. Our measurements of water flux accounting for methane production and for loss of hydrogen in dry feces were $5.0 \pm 1.2\%$ lower than uncorrected values.

Our estimate of water influx depends on the moles of body water (N), a value sometimes estimated from the dilution space of hydrogen isotopes in studies on ruminants (King et al., 1978; Nagy and Knight, 1994). However, estimates of total body water using isotopes of hydrogen in ruminants can be 6–15% higher than

estimates based on H_2^{18}O dilution space (Fancy et al., 1986). Calculations of percentage body water in oryx using ^{18}O dilution space yielded a mean value of $66.5 \pm 5.0\%$ (mean $\pm$ s.d., $N = 12$). We used this value as an estimate of body water composition in our calculations of water flux and of energy expenditure because we were unsure about the exact amount of DLW injected into several individuals.

Calculation of rates of CO_2 production

In a validation study, Midwood et al. (Midwood et al., 1994) compared CO_2 production of four sheep over a period of 10 days with estimates provided by the DLW method and found a mean error of $+3.6\%$ when they accounted for isotope loss in methane and in fecal solids. If these authors had ignored corrections for isotope loss in methane and in feces, they would have underestimated CO_2 production by approximately 12%.

To estimate the rate of CO_2 production ($\text{mol CO}_2 \text{ day}^{-1}$), we used the equation:

$$r_{\text{CO}_2} = \frac{k_o N - [(r_{\text{H}_2\text{O}} \times X \times f_2) + (1 - X)r_{\text{H}_2\text{O}}]}{2f_3} \quad (6)$$

where k_o is the fractional turnover of ^{18}O , f_2 , the fractionation of H_2^{18}O vapor relative to H_2^{18}O liquid, is 0.99, and f_3 , the fractionation of C^{18}O_2 gas relative to H_2^{18}O liquid, is 1.039 (Lifson and McClintock 1966). Our equation simplifies to $r_{\text{CO}_2} = 0.481(k_o N - 0.9975r_{\text{H}_2\text{O}})$, where $r_{\text{H}_2\text{O}}$ is water flux corrected for methane production and for loss of hydrogen atoms in fecal solids (S. Ostrowski, J. B. Williams, E. Bedin and K. Ismail, manuscript submitted). To convert CO_2 production to energy expenditure, we used $21.0 \text{ kJ l}^{-1} \text{ CO}_2$ (Nagy and Knight, 1994). Isotope concentrations were measured in triplicate at the Center for Isotopic Research at the University of Groningen, the Netherlands.

Estimation of plant water content

For determinations of water content for plants, we harvested shoots and stems (50–100 g wet mass) of the three most common grasses in the oryx diet (Spalton, 1999; Ostrowski, unpublished results), *Panicum turgidum*, *Lasiurus scindicus*, *Stipagrostis* sp., three samples each from three areas known to be utilized by oryx for grazing for a total of nine samples for each plant per month. During the summer of 1998, we sampled plants at night between 02:00 and 05:00 h when water content was potentially at its highest (Taylor, 1968) and when oryx were foraging, but in the spring of 1999 we sampled plants during the day because oryx foraged mostly during daylight at this time.

For *Stipagrostis* sp., we sampled inflorescences because oryx select these structures when available (Tear et al., 1997). For the other plants, we hand-gathered the greenest stems and leaves obtainable, a strategy that we assume mimics foraging by oryx (Edlefsen et al., 1960). Plants were placed in air-tight bags, weighed on site using a portable scale (± 0.01 g), and then transported to our laboratory, where they were frozen at -20°C . Samples were subsequently dried at 70°C to constant mass and reweighed.

Statistical analyses

Values are presented as means ± 1 s.d. Means were compared using *t*-tests, with $P = 0.05$ as the minimum level of significance. Plant moisture content was compared between seasons by two-way analysis of variance (ANOVA) after percentages had been arcsine-transformed (Zar, 1996).

Results

Laboratory measurements

Among females with a mean body mass of 89.2 ± 8.9 kg ($N = 6$), minimal fasting rate of oxygen consumption averaged 19.0 ± 1.5 l h⁻¹, or 9160 ± 732 kJ day⁻¹ (Table 2).

Males, which weighed 79.0 ± 7.8 kg ($N = 6$), had a rate of oxygen consumption of 18.0 ± 1.2 l h⁻¹, which was equivalent to 8674 ± 565 kJ day⁻¹. The sexes did not differ significantly in body mass ($t = 2.1$, $P > 0.06$) or in rate of oxygen consumption ($t = 1.3$, $P > 0.2$). Combining data for sexes, oryx with a body mass of 84.1 kg had a minimal fasting rate of heat production of 8980 kJ day⁻¹.

TEWL was 898 ± 126 g day⁻¹ for females, whereas for males, it averaged 829 ± 262 g day⁻¹, values that were statistically indistinguishable ($t = 0.6$, $P > 0.5$). For males and females together, TEWL was 870 ± 181 g day⁻¹. Body temperature, taken immediately after measurement of metabolic rate, averaged $38.6 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$.

Field measurements

Body masses of oryx during summer of 1998 averaged 81.5 ± 11.7 kg ($N = 6$), whereas during spring of 1999 body mass averaged 89.0 ± 16.9 kg ($N = 6$), values which do not differ significantly ($t = 0.6$, $P > 0.5$; Table 1). Body mass did not change appreciably during measurements for either year (Table 1).

During the summer, free-ranging oryx expended 11076 ± 3070 kJ day⁻¹, whereas during spring of 1999 they expended energy at a rate nearly double to that of summer, 22081 ± 3646 kJ day⁻¹, values that differed significantly ($t = 5.7$, $P < 0.0001$) (Fig. 1A).

Table 2. Fasting metabolic rate and total evaporative water loss of Arabian oryx.

Animal identity	Sex	Body mass (kg)	Rate of consumption (l h ⁻¹)	Energy intake (kJ day ⁻¹)	TEWL (g H ₂ O day ⁻¹)	T _b (°C)
92	F	84.3	18.3	8854	807	39.1
80	F	95.8	21	10124	1089	38.9
156	F	103	20.9	10072	838	39.3
110	F	79	17.93	8645	766	38.8
158	F	89.8	17.89	8622	870	39
90	F	83.4	17.93	8641	1014	39.5
Mean (female)	F	89.2	19	9160	898	39.1
s.d.		8.9	1.5	732	126	0.3
325	M	77.4	17.38	8374	913	38.7
295	M	78.1	19.93	9606	1035	38.1
331	M	82.2	18.44	8886	—	37.5
401	M	66	18.41	8874	922	—
381	M	80.8	16.76	8077	446	38.2
403	M	89.7	17.07	8227	—	38
Mean (male)	M	79	18	8674	829	38.1
s.d.		7.8	1.2	565	261	0.4
Mean (male and female)		84.1	18.6	8980	870	38.6
s.d.		9.6	1.4	668	181	0.6

TEWL, total evaporative water loss; T_b body temperature; F, female; M, male.

Water influx during the hot summer averaged 1310 ± 1019 ml day⁻¹, whereas in spring, it was 3438 ± 1006 ml day⁻¹, rates that differed significantly (Fig. 1B; $t = 3.5$, $P < 0.007$). Water influx rate (WIR; ml day⁻¹) for spring and summer combined was correlated with energy expenditure (FMR; kJ day⁻¹): $WIR = -115.4 + 0.15 \text{ FMR}$ ($F = 7.6$, $P < 0.02$, $N = 12$).

Using a two-way ANOVA with unequal replication, plant water content varied significantly between seasons ($F = 182.5$, $P < 0.001$), with overall water content being lower during the summer of 1998, and was significantly different among species ($F = 44.8$, $P < 0.001$) with *Stipagrostis* sp. having less water than the other two species in both years (Table 3). The percentage water in *Panicum turgidum* and in *Lasiurus scindicus* did not differ significantly in 1998 or in 1999.

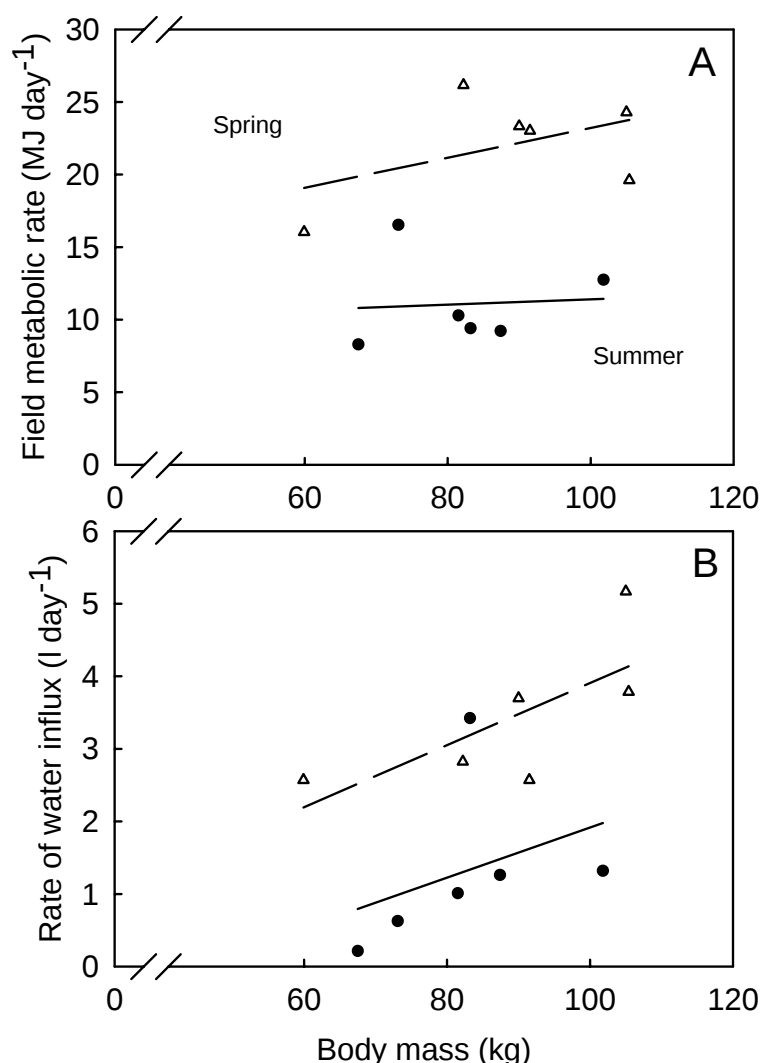


Fig. 1. (A) Field metabolic rate and water influx rate (B) of oryx in Mahazat as-Sayd during the summer of 1998 (filled circles) and during the spring of 1999 (open triangles). Lines were drawn using Linear Regression.

Discussion

Among some desert mammals, BMR was found to be reduced compared with values from more mesic species, with the result that putative arid-adapted species are thought to reduce their energy demand, conserve water and produce less heat that must be dissipated in a warm environment (MacMillen, 1983; Bennett, 1988; Williams et al., 1997). Oryx have a lower minimal fasting metabolic rate than many other Artiodactyla when compared with predictions of the equation provided by Hayssen and Lacy (Hayssen and Lacy, 1985), which yields a metabolic rate of 22.2 l O₂ h⁻¹ for an 84.1 kg oryx; measured values for oryx are approximately 16.7% lower than predicted.

Table 3. Water content of plants in the diet of Arabian oryx.

	1998 ^a				1999 ^b			
	Jun	July	August	Mean	February	March	April	Mean
<i>Stipagrostis</i> sp.	4.6 ± 2.5	12.7 ± 10.5	4.4 ± 0.4	7.2	38.6 ± 8.1	45.7 ± 4.9	34.5 ± 8.5	39.6
<i>Panicum turgidum</i>	45.4 ± 3.4	44.5 ± 5.3	41.4 ± 5.5	43.8	47.1 ± 4.9	51.9 ± 5.5	49.5 ± 4.4	49.5
<i>Lasiurus scindicus</i>	35.7 ± 5.3	30.4 ± 5.6	27.0 ± 14.5	31	40.5 ± 8.2	55.6 ± 9.5	52.5 ± 5.9	49.5

Values are means ± s.d. (N = 9).

^aPlants collected at night when oryx were feeding during the summer.

^bPlants collected during the day when oryx were feeding in spring.

The most recent analysis of the basal metabolic rate of mammals is that of Lovegrove (Lovegrove, 2000), who compiled so-called basal metabolic rates (BMRs) for 487 species. Because we disagreed with his approach of grouping animals by zoogeographic region as a meaningful unit of comparison, with his definition of a desert mammal (those for which 95% of the distribution occurred within the 500 mm rainfall isohyet) and with his definition of 'basal metabolic rate', which included animals measured at rest, regardless of their status of alimentation, we did not think it meaningful to compare metabolic rates of the oryx with Lovegrove's (Lovegrove, 2000) allometric equation for mammals from the Palearctic. Instead, we compiled data from original literature for minimum resting metabolic rate for 15 species (Table 4), two of which were desert species, the camel and oryx, and calculated the equation: $\log V_{O_2} = -0.153 + 0.758 \log M$ (where V_{O_2} is in $l\ h^{-1}$ and M is in kg) (Fig. 2; $N = 15$, $r^2 = 0.97$, $F = 419.7$, $P < 0.0001$). In our data set, we differentiated between species that were fasted before measurements and those that were not for future researchers who may want to use them (Table 4); it is well known that fasted ruminants have significantly lower metabolic rates than when they have recently fed (Renecker and Hudson, 1986; Blaxter, 1989). In addition, we did not have a phylogeny for these species and therefore did not explore the usage of statistical methods to correct for historical bias. Comparison between fasted and unfasted species showed no difference between slopes, as indicated by the insignificant interaction term in an analysis of covariance (ANCOVA; $F = 0.43$, $P > 0.5$); when we assumed a common slope, we found that elevations were insignificantly different ($F = 1.4$, $P > 0.2$). Hence, at this stage, we report an equation for all data combined. Despite these limitations in the data, oryx had a fasting metabolic rate only 9.1% lower than predicted by this equation, which suggests that they do not have an unusually low fasting metabolic rate.

Table 4. Fasting and resting metabolic rates of Artiodactyla.

Species	Body mass (kg)	Rate of oxygen consumption (l h ⁻¹)	Source
Mouse deer ^a (<i>Tragulus javanicus</i>)	1.613	0.869	Whittow et al., 1977
Dik-dik ^a (<i>Madoqua kirkii</i>)	3.97	2.06	Maskrey and Hoppe, 1979
Blue duiker ^b (<i>Cephalophus monticola</i>)	4.2	1.81	Haim and Skinner, 1991
Steenbok ^b (<i>Raphicerus campestris</i>)	9.6	3.7	Haim and Skinner, 1991
Roe deer ^b (<i>Capreolus capreolus</i>)	19	7.85	Weiner, 1977
Mountain goat ^a (<i>Oreamnos americanus</i>)	32	8.32	Krog and Monson, 1954
Pronghorn antelope ^b (<i>Antilocarpa americana</i>)	37.8	10.19	Wesley et al., 1973
Bighorn sheep ^b (<i>Ovis canadensis</i>)	65	22.1	Chappel and Hudson, 1978
White-tailed deer ^b (<i>Odocoileus virginianus</i>)	65.9	24.62	Silver et al., 1969
Oryx ^b (<i>Oryx leucoryx</i>)	84.1	18.5	This study
Wildebeest ^b (<i>Connochaetes taurinus</i>)	90	24.18	Rogerson, 1968; Lovegrove, 2000
Waterbuck ^a (<i>Kobus ellipsiprymnus</i>)	100	26.67	Taylor et al., 1969
Eland ^a (<i>Taurotragus oryx</i>)	150	35.88	Taylor and Lyman, 1967
Moose ^b (<i>Alces alces</i>)	325	50.66	Renecker and Hudson, 1986
Camel ^a (<i>Camelus dromedarius</i>)	407	40.38	Schmidt-Nielsen et al., 1967
^a Animals not fasted before trials.			
^b Animals fasted before measurements, usually 48 h; steenbok and blue duiker fasted overnight.			

However, we note that oryx at the National Wildlife Research Center do not experience the high T_a values of Mahazat as-Sayd, have food and water provided *ad libitum* and do not travel the same distances in search of food as do oryx in Mahazat as-Sayd. Fasting metabolic rates of oryx in the field may differ from what we have measured on captive animals.

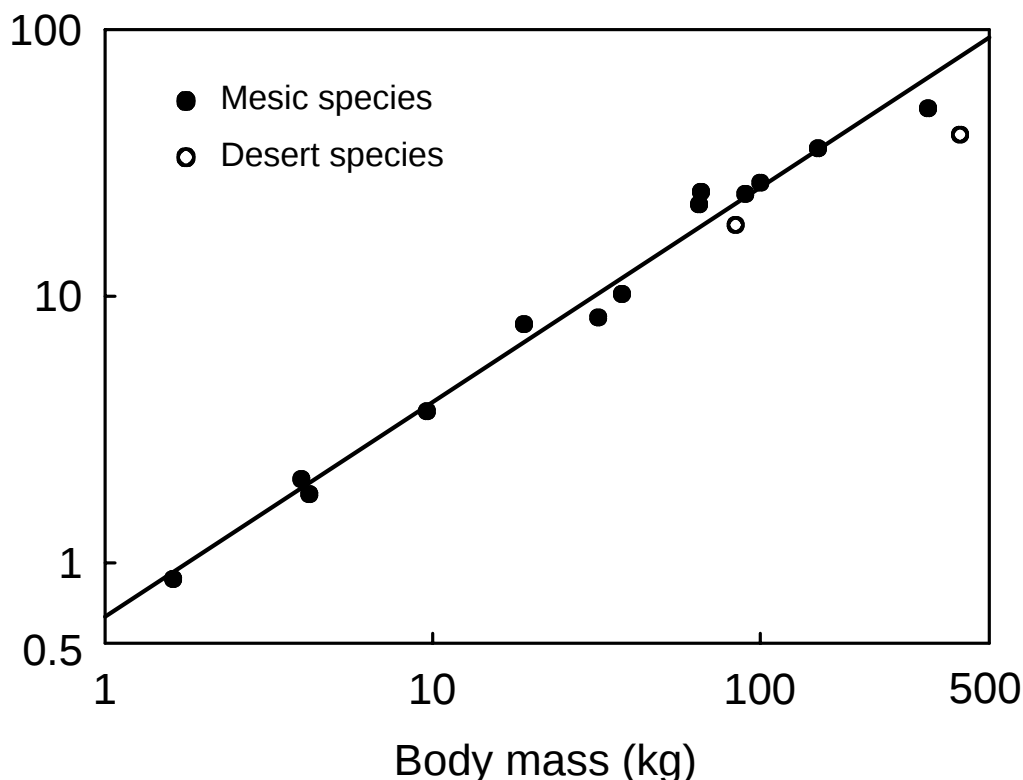


Fig. 2. Minimum rate of oxygen consumption of Artiodactyla. Data are presented in Table 4. Open circles represent the oryx (84.1 kg) and the camel (407 kg). See text for further details.

Evaporative water loss might be expected to be a physiological variable under strong selection among desert dwelling-mammals because, in most species, TEWL, the primary avenue of water loss, exceeds fecal and urinary water loss combined (Schmidt-Nielsen, 1979; Wilson, 1989; Tracy and Walsberg, 2000). In mammals ranging in size from bats (15.8 g) to elephants (3630 kg), Chew's (Chew, 1965) equation predicts a TEWL of 2408.3 g H₂O day⁻¹ for an 84.1 kg oryx, whereas our measured value for oryx was 870.0 g H₂O day⁻¹, only 36.1% of the predicted value.

The near-legendary capability of the domestic camel (*Camelus dromedarius*) to survive in desert conditions was investigated over four decades ago (Schmidt-Nielsen, et al. 1956; Schmidt-Nielsen et al., 1957; Schmidt-Nielsen, 1979). Unfortunately, TEWL was not directly measured; instead, it was approximated from studies on water balance (Schmidt-Nielsen et al., 1957). For a single, hydrated, 260 kg camel during winter, when T_a values were below 15°C, TEWL was estimated as 2262 ml H₂O day⁻¹. Mass-adjusting TEWL, we calculated values of 22.9 and 22.4 ml H₂O/day×M^{0.826}, respectively, for the camel and oryx, where the exponent 0.826 is the slope of the allometric equation for TEWL for mammals (Chew, 1965). We emphasize that

measurements on the camel were made outdoors during winter at ambient temperature below 15°C, whereas those on the oryx were made in a chamber with a relative humidity of less than 30% and at an ambient temperature of 30°C. Because evaporative water loss of large mammals is often considerably higher at 30°C than at 15°C (Chew; 1965), the mass-adjusted TEWL for oryx could be lower than for the camel given an identical water vapor pressure gradient.

Because BMR makes up 25–45% of the daily energy expenditure of a mammal, one might expect a positive relationship between BMR and FMR (Kleiber, 1961; Nagy, 1987; Ricklefs et al., 1996). However, for the marmot (*Marmota flaviventris*), a relatively low BMR did not translate into a reduced FMR (Salsbury and Armitage, 1994). The evolutionary and ecological significance of a diminution in BMR is still an unresolved issue, despite attempts to place variation in BMR within an ecological framework (McNab, 1986; Bennett, 1988; Lovegrove, 2000).

We report FMRs for the Arabian oryx, the largest desert ruminant so far measured using the DLW method, during two distinct periods, June–September, when grasses were parched and T_a values high, and March–April, when grasses were green. The difference in FMR between the two periods represents the largest disparity in FMR so far reported for a eutherian mammal; FMR in summer was 11076 kJ day⁻¹ for oryx weighing 81.5 kg, and nearly doubled after rains to 22081 kJ day⁻¹ for oryx weighing 89.0 kg. The allometric equations of Nagy et al. (Nagy et al., 1999) predict FMRs of 22787 kJ day⁻¹ for an 81.5 kg oryx (summer) and 24 417 kJ day⁻¹ for an 89.0 kg animal (spring). Our measurements of FMR were 48.6% of these predicted levels during summer and 90.4% after rains. Thus, it appears that oryx markedly reduce their energy expenditure during summer, probably by adjusting their behavior and physiology. At this time, they forage only at night when T_a values are moderate, lie completely inactive beneath shade trees during the daylight hours, conducting away body heat to reduce dependence on evaporative cooling to maintain body temperature, and range over smaller areas at night to forage (Ostrowski et al. unpublished results). In the spring, after rains when grasses were green and plentiful, oryx had higher energy expenditure, an augmentation that may have resulted from increased costs of thermoregulation, because of cooler T_a values, and from increased activity costs, because they were moving greater distances to forage and because they were foraging for longer periods. In addition, as food intake increases, their minimum metabolic rate may increase, as it does for some desert birds and temperate-zone mammals (Rogowitz, 1990; Williams and Tieleman, 2000), but we have no data on oryx to support such a view. Assuming that fasting metabolic rate remains unchanged over the year, it accounted for 78.3% of FMR during summer but for only 39.3% of FMR during spring after rain.

Among similar-sized mammals, WIR can vary by an order of magnitude depending on taxon, season, and diet (Nagy and Peterson, 1988). In general, herbivorous mammals have a high WIR, as much as three times that of terrestrial carnivores, because of the relatively high water content and low digestibility of a plant diet. On the basis of 28 measurements on seven species, Nagy and Peterson (Nagy and Peterson, 1988) reported an allometric equation for herbivorous eutherian mammals that predicts WIRs of $5680 \text{ ml H}_2\text{O day}^{-1}$ for a 81.5 kg oryx in summer and $6092 \text{ ml H}_2\text{O day}^{-1}$ for a 89.0 kg oryx in spring. Values for WIR in this study were 23.1% of expectation for oryx in summer and 56.4% for oryx in spring, when water content of plants was high. Prompted by the counterintuitive prediction that large desert mammals have a higher WIR than similar-sized non-desert mammals, based on the equations of Nagy and Peterson (Nagy and Peterson, 1988), we (S. Ostrowski, J. B. Williams, E. Bedin and K. Ismail, manuscript submitted) re-evaluated the relationship between body mass and water flux (WIR; $\text{l H}_2\text{O day}^{-1}$) among large ungulates in hot environments; $\text{WIR} = -0.885 + 0.922 \cdot \log M$ (where M is body mass in kg ; $N = 10$). Using the slope of this equation, these authors calculated a mass-adjusted WIR of $99.3 \text{ ml H}_2\text{O/day} \times M^{0.922}$ for the camel and $30.5 \text{ ml H}_2\text{O/day} \times M^{0.922}$ for oryx in summer. Making the same correction for data from the present study gave a mass-adjusted WIR of $22.7 \text{ ml H}_2\text{O/day} \times M^{0.922}$ during summer, and $54.8 \text{ ml H}_2\text{O/day} \times M^{0.922}$ during spring. Oryx have a remarkably low WIR even during periods when grasses contain ample water, suggesting that this species has evolved mechanisms that reduce water expenditures. With a predator-free environment and after several years of rainfall, the oryx population in Mahazat-as Sayd has grown to almost 400 since the initial re-introduction in 1989 (Ostrowski et al., 1998; Treydte, 2000). Concern over the likelihood of population declines during years of drought led to discussions about the most appropriate management strategy to reduce catastrophic mortality events and to minimize the probability of extinction. In computer simulations of population trajectories over the next 100 years, a management protocol that provided a reasonable probability of long-term persistence of oryx was to maintain the population at 70% of the carrying capacity (Treydte, 2000; Treydte et al., 2001). To implement such a plan, one needs information about, among other things, the food requirements of oryx. Dry matter food intake can be ascertained from knowledge of the plant water content and the diet and from the water influx of oryx (S. Ostrowski, J. B. Williams, E. Bedin and K. Ismail, manuscript submitted). During the summer, oryx consume a diet of 81.7% *P. turgidum*, 6.1% *L. scindicus*, 3.3% *Stipagrostis* sp. and 8.9% other plants such as the leaves of *Acacia* sp. (S. Ostrowski, J. B. Williams, E. Bedin and K. Ismail, manuscript submitted). Assuming 0.028 ml of oxidative water is produced from 1 kJ of energy expended (Schmidt-Nielsen, 1990), then during the summer oryx obtained

310.1 ml of metabolic water daily, 23.7% of their total water intake. The remainder, 999.8 ml, must come from the plants that they eat. Assuming mean values for water content (Table 3), and a water content of other plants of 40%, we estimated that oryx ate 2742 g of wet matter per day during summer, or 1742 g of dry matter. Because we did not know the proportions of various plants in their diet in spring, we assumed that plants were eaten in equal proportions and that all plants contained 46.2% water, the average for the three common grasses in Mahazat as-Sayd (Table 3). We calculated that oryx consumed 6102 g wet matter per day during spring, or 3283 g dry matter. Assuming that oryx expend energy at the higher rate for 5 months of the year and at the lower rate for the rest of the year, then each adult consumes approximately 858 kg of dry matter per year.

Acknowledgements

We wish to express our appreciation to the National Commission for Wildlife Conservation and Development (NCWCD), Riyadh, Saudi Arabia, for encouragement and support during our research efforts. Wildlife research programs at the National Wildlife Research Center (NWRC) have been made possible through the initiative of His Royal Highness Prince Saud Al Faisal and under the guidance of Dr. Abdulaziz H. Abuzinada. We thank A. Khoja and P. Paillat for logistical support throughout the study. We thank H. Visser for his prompt attention to analyses of isotopes. The ranger staff of Mahazat as-Sayd provided warm hospitality and invaluable aid in locating animals. Funding for this project was received from the NWRC, and from the Columbus Zoo, Ohio, USA. Experiments were approved by the animal ethics committee, NCWCD, Riyadh. I. Tieleman and P. Seddon made constructive comments on a previous version of the manuscript.

ARTICLE 2

Water influx and food consumption of free-living oryxes (*Oryx leucoryx*) in the Arabian desert in summer

Stéphane Ostrowski, Joseph B. Williams, Eric Bedin & Khairi Ismail

Journal of Mammalogy, 83(3): 665–673, 2002.

Résumé en français

Problématique

L'oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*) est une antilope de grande taille (80–120 kg) qui vit dans les déserts hyperarides de la péninsule arabique. Du fait de sa grande taille, il ne peut pas se soustraire aux températures estivales élevées en se réfugiant par exemple dans des terriers durant la période la plus chaude de la journée, comme le font les espèces endothermes de petite taille. De plus, son régime alimentaire, l'herbivorie, est un mode de nutrition réputé dispenseux en eau.

Pour ces deux raisons, il nous est apparu pertinent d'étudier comment les oryx, qui pendant l'été ne bénéficient d'aucun apport d'eau de boisson et sont fréquemment exposés à des températures ambiantes supérieures à 45°C, satisfont leurs besoins hydriques et peuvent habiter de façon permanente un milieu qui leur est, de prime abord, très hostile. Nous avons émis et testé l'hypothèse selon laquelle l'oryx d'Arabie aurait des besoins en eau inférieurs à ceux des autres espèces d'ongulés de grande taille vivant dans des milieux arides. Pour finir, nous avons utilisé nos données sur les besoins en eau des oryx et la teneur en eau des plantes consommées par cette espèce pour estimer leur consommation en végétaux.

Matériel et méthodes

Nous avons mesuré à l'aide d'une solution isotopique (eau tritiée $^3\text{H}_2\text{O}$) les besoins en eau, l'été, de six oryx d'Arabie non restreints dans leur milieu naturel, dans la réserve clôturée de Mahazat as-Sayd dans l'ouest du Najd (voir Introduction). La technique d'approche et d'anesthésie des animaux est la même que celle décrite dans l'Article 1. Au lever du soleil, alors qu'ils ont rejoint les zones d'ombre de la réserve, les animaux reçoivent une injection intramusculaire de 4 mCi ^3H administrée à l'aide d'un fusil hypodermique. Ils rejoignent les zones ombragées dans les 20 min suivant le tir et y restent jusqu'au soir. Ils sont alors anesthésiés, pesés et deux prélèvements (prise de sang et collecte de fèces dans le rectum) sont effectués, environ 9–11 h après l'injection de l'isotope. Les oryx sont alors équipés de colliers radioémetteurs, reçoivent une injection d'antagoniste à l'anesthésique et sont relâchés. Après 3–4 jours, les oryx injectés, sont repérés grâce à leur collier émetteur et observés jusqu'à ce qu'ils défèquent. Les fèces sont alors collectées, nettoyées des débris éventuels, placées dans des récipients en verre hermétiques et gardées au frais, jusqu'à ce qu'ils puissent être congelés, environ 3 h plus tard. Un prélèvement final (sang et fèces) est effectué vers le 7–8 jour suivant le protocole initial.

Résultats et discussion

Les équations utilisées ont été détaillées dans l'Introduction. Les oryx étudiés ont utilisé journalièrement 2294 ml d'eau, provenant pour 85,6% de l'eau préformée contenue dans les plantes ingérées et pour 14,2% de l'eau métabolique issue des réactions d'oxydation de leur métabolisme cellulaire. Afin de pouvoir comparer les besoins en eau de l'oryx à ceux des autres espèces d'ongulés des milieux arides, nous avons compilé dans la littérature les données de flux hydrique chez ces espèces. Puis nous avons construit une courbe allométrique reliant leur masse corporelle (kg) aux flux hydriques ($\text{l H}_2\text{O jour}^{-1}$) mesurés. Nous avons obtenu l'équation suivante, qui relie la masse corporelle au flux hydrique chez les artiodactyles: $\log(\text{flux hydrique}) = -0,885 + 0,992 \times \log(\text{masse})$, ($r^2 = 0,77$; $F = 26,8$; $P < 0,001$; $n = 10$). Rapporté à une unité de masse normalisée, le flux hydrique de l'oryx d'Arabie est remarquablement bas: $31,5 \text{ ml kg}^{-0,922} \text{ j}^{-1}$, ce qui représente seulement 32% des besoins hydriques journaliers du dromadaire (*Camelus dromedarius*) ($99,3 \text{ ml kg}^{-0,922} \text{ j}^{-1}$), espèce qui est pourtant considérée comme un exemple de frugalité en matière de consommation d'eau. Une telle parcimonie des besoins journaliers en eau suggère un très haut degré de spécialisation et donc d'adaptation de l'oryx à son milieu et/ou une grande capacité d'ajustement physiologique. Les mécanismes qui permettent à l'oryx d'Arabie de survivre avec si peu d'eau font l'objet d'autres publications dans ce travail de thèse (Articles 3 et 5). Au cours de la présente étude, nous avons également estimé la consommation journalière en matière sèche des oryx, durant l'été, à partir des besoins mesurés en eau, de la teneur moyenne en eau des fourrages ingérés et de la contribution respective des différents fourrages au régime alimentaire. Trois espèces de graminées contribuent à l'essentiel du régime alimentaire de l'oryx durant l'été: *Panicum turgidum* (34–40% d'eau par kg de matière fraîche), *Lasiurus scindicus* (25–35% d'eau par kg de matière fraîche), et *Stipagrostis* spp. (5–10% d'eau par kg de matière fraîche). Nous avons déterminé que les oryx devaient consommer 5,4 kg de fourrage frais par jour, soit 3,2 kg de fourrage sec. Pour subvenir à leurs besoins hydriques estivaux, nous pensons que les oryx accroissent la quantité de matière sèche consommée, car la teneur en eau des végétaux disponibles à cette époque de l'année diminue de 20 à 60%.

Les données collectées durant cette étude fournissent une appréciation du haut niveau de spécialisation de l'oryx d'Arabie dans son milieu et repoussent encore plus loin l'horizon connu des performances physiologiques des ongulés des milieux arides, bien au-delà de ce qui avait déjà été décrit — et considéré comme remarquable — chez une espèce domestique comme le dromadaire.

Abstract

We measured water-influx rate during the hot summer in free-ranging adult Arabian oryxes (*Oryx leucoryx*) in Mahazat as-Sayd, a 2,244-km² protected area in west-central Saudi Arabia. Oryxes obtained 2,294 ml/day of water in their food and from oxidative water, the latter amounting to 14.2% of total water influx. For ungulates living in hot environments, we constructed an allometric curve: $\log(\text{water-influx rate [liters/day]}) = -0.885 + 0.922 \cdot \log(\text{body mass [kg]})$, ($r^2 = 0.77$, $F = 26.8$, $P < 0.001$, $n = 10$). The Arabian oryx had the lowest mass-specific water influx rate ($31.5 \text{ ml} \cdot \text{kg}^{-0.922} \cdot \text{day}^{-1}$), only 32% that of the camel ($99.3 \text{ ml} \cdot \text{kg}^{-0.922} \cdot \text{day}^{-1}$), emphasizing the degree of evolutionary specialization in oryx. Between June and September, oryxes grazed primarily on 3 grasses, *Panicum turgidum*, *Lasiurus scindicus* and *Stipagrostis*. *P. turgidum*, taken in largest quantity, had the highest moisture content, 35–45% per g of wet matter. Dry matter intake averaged about 3.1 kg during the summer months; plant intake varied inversely with moisture content.

Introduction

Desert environments are characterized by high ambient temperature, intense solar radiation, dessicating winds, scant rainfall, and low primary productivity. Because animals that occupy desert regions face constant dessication, they must tightly regulate efflux of water to maintain positive water balance (Macfarlane 1968; Schmidt-Nielsen 1990). Many small desert rodents achieve positive water balance without drinking, by reducing evaporative water loss (MacMillen and Lee 1967; Tracy and Walsberg 2000), by eliminating nitrogenous wastes with minimal water (Schmidt-Nielsen and O'Dell 1961), and by remaining within a subterranean burrow during the day and foraging at night (Schmidt-Nielsen 1990).

A number of species of large ruminants live in semiarid and arid ecosystems, a surprising phenomenon when one considers that their size prohibits them from burrowing, that herbivory is typically associated with high rates of water turnover (Nagy and Peterson 1988), and that during dry periods grasses in deserts provide only small amounts of preformed water (Spalton 1999). A few wild ruminants reside permanently in arid and hyperarid deserts, the latter having the lowest ratio of precipitation relative to evaporative losses on earth (Meigs 1953). Of the 10 species of wild ruminants that occupy hot deserts, 9 are threatened (Baillie and Groombridge 1996); the addax (*Addax nasomaculatus*) and scimitar-horned oryx (*Oryx dammah*) are nearly extinct (Newby 1980, 1984). Understanding the physiology of these large ungulates is a critical step in efforts to conserve them. The Arabian oryx (*Oryx leucoryx*), a desert antelope that once ranged throughout most of the Arabian

Peninsula, was extirpated from the wild by 1972 (Henderson 1974). Before this time, conservationists captured a small number of animals and housed them in zoos (Grimwood 1962), with the intent of reintroducing captive-reared individuals into native habitats, as was indeed done in Oman in 1982 (Stanley Price 1989). In 1989, Arabian oryxes were reintroduced into Mahazat as-Sayd, a protected area in Saudi Arabia 160 km north-east of Taif. Captive-reared animals acclimatized quickly to wild conditions without supplemental food and water; the population has increased significantly over the last decade (Ostrowski et al. 1998; Treydte et al. 2001). The oryx population in Mahazat as-Sayd provides an opportunity to investigate functional adaptations of this endangered species to its desert environment.

Circumstantial evidence, mostly from captive individuals, has led some authors to propose that a number of ruminants can live without drinking water. The list includes the dik-dik (*Rhynchotragus kirki*—Hoppe 1977), Cape eland (*Taurotragus oryx*), fringed-eared oryx (*Oryx beisa callotis*—Lewis 1977; Taylor 1969), and Grant's gazelle (*Gazella granti*—Taylor 1968a). However, apart from the fringe-eared oryx, all these species occupy semiarid habitats, and would likely succumb to dehydration if challenged with arid or hyperarid conditions during the hot summer. Even the legendary camel (*Camelus dromedarius*), capable of surviving without drinking up to 6 weeks during cooler periods (Cole 1975; Schmidt-Nielsen 1990), must drink every 4 days during summer months (Cole 1975; Gauthier-Pilters 1958; Macfarlane et al. 1963; Schmidt-Nielsen 1964). Few studies have determined water intake of large ruminants under free-living conditions (Macfarlane et al. 1963; Nagy and Knight 1994). Measurements of water flux of the Arabian oryx are particularly interesting because this species survives in the Arabian desert, including the Rub al-Khali, one of the driest regions in the world (Meigs 1953), without access to drinking water. Stanley Price (1989) suggests that wild oryxes in Oman can maintain water balance as long as their diet contains at least 35% water when ambient air temperature is $< 31^{\circ}\text{C}$.

We test the hypothesis that Arabian oryxes have lower water-influx rates than do other large herbivores living in hot environments. Finally, we employ our data on water-influx rate and information on water content in the plants that oryxes eat to estimate food consumption.

Materials and Methods

Our study area, Mahazat as-Sayd, consisted of a 2,244 km² tract of flat, steppe desert in west-central Saudi Arabia (28°15'N, 41°40' E). After being designated as a protected nature reserve in 1988, Mahazat as-Sayd was surrounded by a fence to exclude domestic livestock. Other than temporary pools after infrequent rain, Mahazat as-

Sayd provides no drinking water for oryxes. The climate of this region is characterized by hot summers and mild winters. In June, the hottest month, daily maximum and minimum temperatures averaged 41.5 and 24.5°C, respectively, whereas in January, these values were 23.4 and 10.6°C (S. Ostrowski, in litt.). Annual rainfall averaged 129.6 mm in 1996 and 84.3 mm in 1997.

The vegetation of Mahazat as-Sayd is dominated by perennial grasses, including *Panicum turgidum*, *Lasiurus scindicus*, *Stipagrostis*, and *Ochthochloa compressa* (Mandaville 1990). Small acacia (*Acacia tortillis*) and *Maerua crassifolia* trees, sporadically distributed along *wadis* (washes), are an important source of shade for oryxes in summer. Only 21% of the area is covered by plants (Treydte et al. 2001).

Determinations of water flux using isotopes of hydrogen depend upon an initial and final sample of body fluid, both of which should be in isotopic equilibrium with all compartments of the body-water pool (Lifson and McClintock 1966; Nagy and Costa 1980). In theory, any fluid can be sampled for determining water-influx rate (Nagy and Costa 1980). Because 1 of our goals was to estimate water-influx rate non invasively midway through the experimental period by sampling water in feces, we compared the concentrations of tritium (^3H) in blood and fecal water, after equilibration and when we took final samples.

Ambiguity exists about the time required for isotopes to equilibrate in the body water of herbivorous mammals. Estimates range from 1 h in the springbok (*Antidorcas marsupialis*—Nagy and Knight 1994) to 6–8 h in the camel (Siebert and Macfarlane 1971). Previously we showed that tritium equilibrated in the body-water pool after 6–8 h in oryx when isotopes were administered intravenously (S. Ostrowski, in litt.). We allowed 9–11 h for isotopes to equilibrate in the present study.

Measurement of water flux in the field. — We attempted to minimize capture-stress by using the fact that during the day in summer oryxes lie in shade and forage only in the late evening and at night. Using our vehicle as a blind, we positioned ourselves near known shade trees around sunrise. When oryxes returned from foraging to lie in the shade, we injected them ($n = 6$) with 4 mCi ^3H using a CO_2 -powered dart gun (GUT-50, Telinject, Römerberg, Germany). After being darted, each animal returned to its shade tree within 20 min and remained there until the evening, allowing sufficient time for ^3H to equilibrate in body fluids. In the late afternoon, we injected the animal with a mixture of etorphine (mean dose = $2.5 \text{ mg} \pm 0.2 \text{ SE}$; M99, 4.9 mg/ml, C-Vet, Leyland, United Kingdom) and xylazine (dose = 25 mg; Rompun, 50 mg/ml, Bayer, Leverkusen, Germany), a drug combination that induced anesthesia within 10 min (Machado et al. 1983). When the oryx was anesthetized, we weighed it to $\pm 0.5 \text{ kg}$ with a Salter scale (Salter Brecknell, Minneapolis, Minnesota) attached to a tripod,

obtained a blood sample from the jugular vein, collected fecal pellets from the rectum, and attached a radiocollar (MOD-400, Telonics, Mesa, Arizona) around its neck. The anesthetic was then reversed with 6 mg diprenorphine (M50-50, 12 mg/ml, C-Vet) and 7.5 mg atipamezole (Antisedan, 5 mg/ml, Orion, Espoo, Finland), and animals were released.

We tracked oryxes by locating their radio signals every 2 days. Midway during the overall interval (3–4 days), we located each individual, and after we observed them to defecate, collected their feces (1–4 min after defecation). After brushing away any adhering soil from feces, we stored feces in airtight glass vials in a cool box until we could place them in a freezer about 3 h later.

For final samples, on average 7.7 day after the initial sample, we located each oryx at sunrise, followed it to its shade tree, again injected the same anesthetic with a dart gun, sampled blood and feces as before, reweighed it, reversed the anesthesia, and then released it.

Water was distilled from all samples using rapid vacuum sublimation (Vaughan and Boling 1961). In brief, samples were placed in a 50-ml flask, sealed, frozen in liquid nitrogen, and then placed under vacuum. A glass finger attached to the flask was then placed in liquid nitrogen. Water within the sample quickly sublimated into the finger where it remained frozen. Samples were distilled overnight to assure complete dryness, thereby eliminating errors associated with fractionation during drying.

The ^3H content of water distilled from samples was measured in triplicate on a Beckman 5800 liquid scintillation counter (Beckman Instruments, Fullerton, California) using the method of Williams (1987). After placing 50 μl of distilled water in Beckman Ready-SafeTM scintillation cocktail (Beckman Instruments), we counted ^3H until a sigma error of $< 1\%$ was reached.

Assuming ^3H exits the animal only in water, water-influx rate (moles/day) can be calculated as $r_{\text{H}_2\text{O}} = k_{\text{H}} \times N$, where N is the moles of body water, and k_{H} is the fractional isotope turnover per unit time (Lifson and McClintock 1966; Nagy 1975; Speakman 1997). The fractional turnover of a hydrogen isotope in the body-water pool is calculated as $k_{\text{H}} = (\ln [H_i] - \ln [H_f])/t$, where $\ln (H_i)$ and $\ln (H_f)$ are natural logs of the initial and final specific activities of ^3H (cpm) in body water, respectively, and t is time in days. This equation has been used in a number of studies to calculate water influx for ruminants (Nagy and Knight 1994; Siebert and Macfarlane 1971; Speakman 1997). We have assumed that total body water of oryxes constitutes 0.66 of body mass, the value found by Williams et al. (2001) for oryxes using deuterium dilution space. For animals that changed body mass during the interval, we assumed a linear change in total body water, and calculated N as $(N_1 + N_2)/2$ (Nagy and Costa 1980). The efficacy of hydrogen isotopes in monitoring water flux has been well

documented; estimates are usually within $\pm 10\%$ of mean value (Nagy and Costa 1980).

Loss of hydrogen isotopes by avenues other than in water may lead to errors in the estimate of water influx when using the above-mentioned equation (Lifson and McClintock 1966; Nagy and Costa 1980). Methane production in ruminants forms an additional route of isotope loss, as do labeled hydrogens occupying positions in molecules other than water that are exported from the body, such as in feces and in milk. We report values for water influx using the standard equation of Lifson and McClintock (1966), and values for which we attempt to correct for isotope loss via methane production and feces, and for fractionation. We derived the following equation for water influx of oryxes:

$$r_{\text{H}_2\text{O}} = \frac{(k_{\text{HN}}) - (r_{\text{CH}_4} + r_{\text{H}})}{(f_1 X) + (1 - X)}$$

where r_{CH_4} is the equivalent moles of water attributable to methane production per day, r_{H} is the equivalent moles of hydrogen isotope lost in dry feces, f_1 is a fractionation factor (^3H vapor/ ^3H liquid), here assumed to equal 0.953 (Nagy and Costa 1980), and X is an estimate of the part of total water loss subject to fractionation, here assumed to be 0.25 (Midwood et al. 1994; Speakman 1997).

Hydrogen loss from methane inflates k_{H} and, as a result, water-influx rate (Midwood et al. 1989). Because 2 hydrogens from body water are lost when 1 mole of methane is produced (Czerkawski and Breckenridge 1974), a 1:1 relationship exists between the overestimate of moles of water lost and moles of methane produced. We have estimated moles of methane produced by oryxes as: CH_4 (moles/day) = $0.56 + 0.00123 \cdot (\text{mass of dry food [g]/day})$ on the basis from data from cattle eating grasses (Kriss 1930). In captivity, an 80-kg oryx eats about 1,200 g/day of dry food, and a 110-kg oryx, about 1,800 g/day (S. Ostrowski, in litt.). We have calculated dry matter intake of free-living oryxes on the basis of these data.

Ruminants consume a diet high in fiber, which results in the production of substantial fecal mass. Isotopes of hydrogen can exchange with hydrogens of cellulose or other organic molecules in feces, leading to a small overestimate of water influx. Midwood et al. (1994) found a loss of deuterium in feces of sheep equivalent to 7.2 millimoles $\text{H}_2\text{O/g}$ dry feces. To estimate dry matter fecal production, we fed 4 captive oryxes hay (6–8% moisture, 10–13% crude protein, 23–25% crude fiber) and provided them with water. Each animal was weighed daily (± 200 g). Fecal pellets were collected for 3 consecutive days after body mass stabilized ($\pm 1\%$), which required 6–7 days. Feces were dried at 70°C to constant mass and weighed using a Sartorius P310 scale

(Sartorius, Göttingen, Germany) to an accuracy of 0.01 g. We found a dry matter fecal production of 435.3 ± 18.9 g/day ($n = 4$ animals, 12 measurements), with an estimate of 3.13 moles/day for loss of isotope in dry feces (r_H). Among the oryxes that we measured, fecal production was not related to body mass ($F = 4.99$, $d.f. = 1, 3$, $P = 0.16$).

During summer, oryxes in Mahazat as-Sayd feed mainly on *Stipagrostis*, *P. turgidum* and *L. scindicus* (H. Gillet, in litt.). To ascertain water content of plants in the oryx diet, we harvested shoots and stems (50–100 g wet mass) of each species from 3 areas known to be grazed by oryxes. We collected 9 plants of each species at night during June, August, and September, 1998 and 1999, between 0200 h and 0500 h, when water content was potentially the highest (Taylor 1968b). For *Stipagrostis* we sampled inflorescences because oryx eat these structures when available (Tear et al. 1997). For the other 2 species, we hand-gathered the greenest stems and leaves, a strategy that we assume mimics foraging by oryx (Edlefsen et al. 1960). Plants were weighed at the site using a Sartorius P310 scale (Sartorius) to an accuracy of 0.01g, placed in airtight plastic bags, and then transported to our laboratory where they were frozen at -20°C . Samples were subsequently dried at 70°C to constant mass and reweighed.

We measured water content of plants during summers of 1998 and 1999 but measured water flux of oryxes during summers of 1996 and 1997. Because phenology and water composition of grasses are strongly associated with rainfall (Illius 1997), and because patterns of precipitation in Mahazat as-Sayd were similar in spring (March–May) of 1996 and 1998 (50.3 and 66.0 mm, respectively) and in 1997 and 1999 (18.8 and 15.6 mm, respectively), we assumed that plant water contents were similar in the summers of 1996 and 1998, and 1997 and 1999. No rain fell in our study area during summer of any of the 4 years.

To compare water-influx rate among ungulates, we constructed an allometric equation based on 9 desert ruminant species living in hot arid environments. Because only 1 other study has been completed on water-influx rate of a free-living ungulate, the springbok (Nagy and Knight 1994), we included values for water influx for wild species farmed in natural environments or confined to outdoor pens. Where several estimates for water influx were available for the same species, we selected the 1 study that most closely paralleled our protocol.

Means are reported ± 1 SD. We assumed statistical significance at $P < 0.05$. Before testing for differences in percentages, we performed an arcsine transformation of data. To test for differences in moisture content among plant species, we used a model I three-way analysis of variance with species, year, and months as fixed factors (Zar 1984).

Table 1. Water-influx rate, body mass and study conditions for 6 wild Arabian oryxes in Mahazat as-Sayd, Saudi Arabia, during summer.

Animal	Sex	Month	Mean ambient temperature (°C)	Interval (days)	Mean body mass (kg)	Change in body mass (%/day)	Water influx ^a (ml/day)	Water influx ^b (ml/day)
1	F	June	35.0	8.0	118.0	-0.20	2479.6	2387.8
2	M	August	32.9	8.0	101.7	-0.18	2616.5	2533.5
3	F	August	33.7	8.0	103.2	-1.10	1238.0	1143.3
4	M	September	32.2	7.9	96.9	-0.26	1717.3	1628.9
5	F	September	32.1	8.1	104	0.00	3850.9	3776.4
6	M	September	32.2	6.0	81.2	-2.40	268.5	269.7
X			33.1	7.7	100.8	-0.68	2027.5	1956.6
SD			1.1	0.8	11.9	0.91	1225.4	1220.2

^a Calculated according to Lifson and McClintock (1966).

^b Calculated according to Williams et al. (2001) with correction for methane production, isotope loss in feces, and fractionation.

Results

To use feces as a source of body water, the isotopic concentration of this material must reflect that of body-water pool. When comparing ³H concentrations of final blood samples of wild oryxes with concentrations in water from feces removed from the rectum at the time of drawing of blood, we found no significant differences ($t = 0.19$, $P > 0.8$, $n = 6$).

Water influx in oryx during summer varied between 269.7 and 3,776 ml H₂O/day and averaged $1,956.6 \pm 1,220$ ml H₂O/day for our 6 animals (Table 1). Because 1 oryx showed signs of capture stress and apparently did not eat much during the 6-day measurement interval (as evidenced by a total water intake of only 269.7 ml H₂O/day), we recalculated a mean water intake based on the other 5 animals. For this group with a mean body mass of 104.8 kg, water intake was $2,294 \pm 1,004$ ml H₂O/day. Another oryx, a lactating female with a calf 7–10 days old, had a higher water influx than other oryxes. Females nursing calves may have higher water requirements (Maltz and Shkolnik 1984).

During summer, *P. turgidum* consistently had the highest moisture content, around 40% by weight of wet matter for both years, whereas *Stipagrostis* had the lowest values (Table 2). *L. scindicus* contained on average 30.2% water in 1998 and 30.3% in 1999. Water content differed among species ($F = 515.7$, $d.f. = 2$, $P < 0.001$).

Table 2. Moisture content expressed as percentage of wet mass of 3 important grasses in diet of Arabian oryxes in Mahazat as-Sayd, Saudi Arabia, during summer.

		<i>Panicum turgidum</i>		<i>Lasiurus scindicus</i>		<i>Stipagrostis</i> ^a	
		X	SD	X	SD	X	SD
June	1998	45.4	3.3	35.7	2.7	10.2	8.9
	1999	39.7	2.7	32.8	9.0	4.6	2.5
August	1998	41.4	5.5	26.9	14.5	6.6	3.7
	1999	38.2	3.6	23.9	2.2	4.4	0.4
September	1998	35.4	6.7	27.9	3.9	3.1	0.9
	1999	36.9	1.1	36.9	3.2	4.3	1.0

^a *Stipagrostis foexiana*, *S. plumosa*, and *S. ciliata*

The only significant interaction was for species times year ($F = 6.8$, $d.f. = 2$, $P < 0.002$) indicating that water content varied among species between years (Table 2).

Discussion

Among similar-sized mammals, water flux can vary by as much as 1 order of magnitude depending on taxon, season, and diet (Nagy and Peterson 1988). Compared with carnivores, herbivorous mammals have higher rates of water intake because of the relatively high water content and low digestibility of their diet. Nagy and Peterson (1988) reported an allometric equation for herbivorous eutherian mammals, based on 28 measurements of 7 species, that predicts a water-influx rate of 6,937 ml H₂O/day for a 104.8-kg oryx, 202% higher than what we measured. Nagy and Peterson's (1988) allometric equation for desert eutherians, derived from multiple measurements on 24 species, with the largest being the collared peccary (*Dicotyles tajacu*, 19.8 kg), predicts a water-influx rate of 8,942 ml H₂O/day for the Arabian oryx. Because oryxes are much larger than peccaries, extrapolation beyond the data should be viewed with caution (Zar 1984). Compared with herbivorous eutherians or with desert eutherians, oryxes appear to have low water-influx rate, a finding consistent with the hypothesis that oryxes have evolved mechanisms that result in a frugal water economy.

We noticed from equations of Nagy and Peterson (1988) that large desert mammals have a higher water flux than similar-sized non-desert mammals.

Table 3. Water-influx rates expressed as milliliters per day, as milliliters per day normalized to mass^{-0.922} for large herbivorous mammals of arid and semiarid environments (this study), and as milliliters per day normalized to mass^{0.795} for herbivorous eutherian mammals (Nagy and Peterson 1988).

Species	n	Mass (kg)	Water influx rate			Source
			(ml H ₂ O /day)	(ml H ₂ O kg ^{-0.922} day ⁻¹)	(ml H ₂ O kg ^{-0.795} day ⁻¹)	
Camelus dromedarius, Somali camel ^a	4	520	31,720	99.3	219.8	Maloiy (1973)
Bos taurus, Boran cattle ^a	6	417	31,692	121.6	261.8	Maloiy (1973)
Taurotragus oryx, Cape eland ^b	5	211	11,540	83	163.8	King et al. (1978)
Connochaetes taurinus, wildebeest ^c	1	175	9,275	79.3	152.8	Maloiy (1973)
Oryx beisa callotis, fringe-eared oryx ^c	1	136	3,944	42.5	79.4	Maloiy (1973)
Oryx leucoryx, Arabian oryx ^d	5	104.8	2,294	31.5	56.8	This study
Alcelaphus buscelaphus, hartebeest ^c	2	88	4,576	73.7	130.2	Maloiy (1973)
Capra hircus, Somali goat ^a	4	40	3,840	128	204.5	Maloiy (1973)
Antidorcas marsupialis, springbok ^d	6	36.8	1,600	57.5	91.0	Nagy and Knight (1994)
Ovis aries, Ogaden sheep ^a	12	31	3,317	139.8	216.3	Maloiy (1973)

^bOutdoor pen with food and water supplied.
^cSemi-free living on natural equatorial desert with no drinking water available.
^aSemi-free living in equatorial desert with drinking water available.
^dFree-living without access to drinking water.

Hence we reevaluated the relationship between body mass and water flux among large herbivorous mammals in hot environments (Table 3). The allometric equation that describes this relationship is $\log(\text{water-influx rate [liters H}_2\text{O / day]}) = -0.885 + 0.922 \cdot \log(\text{body mass [kg]})$; ($r^2 = 0.77$, $F = 26.8$, $P < 0.001$, $n = 10$). Our data set included both free-living and semi-free-living conditions.

Dividing water-influx rate for each species by body mass^{0.922} is 1 way of standardizing comparisons, where 0.922 is the slope of our allometric curve. When we did this, we found that the oryx had the lowest normalized water-influx rate, 31.5 ml H₂O kg^{-0.922} day⁻¹ (Table 3).

Our data set for water-influx rate included camels that had access to drinking water, which may have influenced the slope of our regression. Thus, we also compared water-influx rate among ungulates by dividing it by mass^{0.795}, where 0.795 is the slope of the allometric equation for water-influx rate for herbivorous eutherian mammals (Nagy and Peterson 1988). Again, we found that Arabian oryx had the lowest mass-adjusted water-influx rate, 30.7% lower than that of the fringe-eared oryx, the species with the 2nd lowest mass-adjusted water-influx rate (Table 3).

With exceptional tolerance to heat and water deprivation, the camel is often regarded as the quintessential desert ungulate (Schmidt-Nielsen 1964; Yagil 1985). We found that mass-corrected water-influx rate for camels varied between 96 and 120.2 ml H₂O kg^{-0.922} day⁻¹, depending on the study (Macfarlane et al. 1963; Maloiy 1973b; Siebert and Macfarlane 1971). With a mass-corrected water-influx rate one-third to one-fourth that of the camel, oryx appear to conserve water more effectively.

In the oryx, low water turnover may be attributable to a combination of behavioral and physiological adjustments. In summer, oryxes spend most of the day lying in the shade, restricting their feeding activities to the cool daylight hours and night (Stanley Price 1989). They often dig shallow depressions beneath shade trees, which presumably facilitates conductance of body heat to the soil surface when they lie down, rather than use evaporative cooling to maintain body temperature.

We estimated food consumption of oryxes in the field from water-influx rate and water content of their diet with the following equation:

$$Q = \frac{W_{\text{tot}} - W_{\text{met}}}{aX_1 + bX_2 + cX_3 + dX_4}$$

where Q = total wet mass of plant material consumed, W_{tot} = water influx (2,294 ml H₂O/day), W_{met} = metabolic water production (ml/day) calculated as 0.028 g H₂O/kJ of energy expended (Schmidt-Nielsen 1990), X_1 , X_2 , X_3 , and X_4 are average water contents (g/kg) in *P. turgidum*, *L. scindicus*, *Stipagrostis* and other plants, respectively (Table 2), and a , b , c , and d are proportions of those plants in the diet. On the basis of a field metabolic rate of 11,467 kJ/day in summer (Williams et al. 2001), W_{met} = 321 ml or 14.4% of total daily water influx rate, a value consistent with finding for the fringe-eared oryx, 16.4% (King et al., 1978). Thus, oryx obtain 1,973 ml H₂O/day in the plants that they eat during summer (2,294 ml H₂O – 321 ml metabolic water), which would require a consumption of 5.4 kg of wet plant material (3.1 kg dry mass).

Acknowledgements

We express our appreciation to the National Commission for Wildlife Conservation and Development, Riyadh, Saudi Arabia, for encouragement and support during our research efforts. Wildlife research programs at the National Wildlife Research Center have been made possible through the initiative of His Royal Highness Prince Saud Al Faisal and under the guidance of A. H. Abuzinada. We thank A. Khoja and P. Paillat for the logistical support throughout the study. The ranger staff of Mahazat as-Sayd provided invaluable help in locating animals and warm hospitality. Funding for this

project was received from the National Wildlife Research Center of Taif, Saudi Arabia, and from the Columbus Zoo, Ohio. Experimental protocols using tritium were approved by the National Commission for Wildlife Conservation and Development, Riyadh.

PARTIE III

Mécanismes d'ajustements énergétiques
et hydriques de l'oryx d'Arabie
et de la gazelle des sables

ARTICLE 3

Physiological acclimation of a desert antelope, Arabian oryx
(*Oryx leucoryx*), to long-term food and water restriction

Stéphane Ostrowski, Joseph B. Williams, Pascal Mésochina & Helga Sauerwein

Sous presse dans Journal of Comparative Physiology B, 176(2).

Résumé en français

Problématique

Les études préliminaires utilisant l'eau doublement marquée ont montré que l'oryx d'Arabie dans son milieu naturel réduisait ses dépenses énergétiques et ses besoins en eau de 50 à 60% entre le printemps et l'été, alors que la sécheresse estivale diminuait progressivement la quantité et la qualité de ses ressources nutritives (Article 1). Les mécanismes à l'origine de ces importantes fluctuations des métabolismes énergétique et hydrique sont méconnus. L'objet de cette étude a donc été de reproduire en laboratoire le processus de diminution progressive des ressources hydriques et nutritives auxquelles les oryx sont confrontés in situ durant l'été, et de mesurer un certain nombre de paramètres physiologiques susceptibles d'expliquer les importantes fluctuations métaboliques mesurées. La présente publication est à notre connaissance la première à étudier chez une espèce d'ongulé désertique les mécanismes d'ajustement physiologique à une restriction prolongée (plusieurs mois) en nourriture et en eau.

Matériel et méthodes

Nous avons soumis 14 oryx de la population captive détenue au National Wildlife Research Center de Taif en Arabie Saoudite (voir Introduction), à deux régimes alimentaires différents. Sept oryx ont reçu de l'eau et de la nourriture ad libitum pendant les cinq mois de l'étude (groupe CTRL), tandis que sept autres ont reçu une quantité d'eau et de nourriture graduellement réduite de 15% toutes les trois semaines durant la même période (groupe EXPT). À la fin de ces cinq mois de restrictions, ils recevaient seulement 30% à 40% des apports initiaux. Au début et à la fin de l'expérimentation, nous avons mesuré, chez les oryx des deux cohortes, la masse corporelle, le métabolisme de repos, les pertes hydriques d'évaporation, et un certain nombre de paramètres biochimiques et hormonaux plasmatiques et urinaires. À la fin de l'expérimentation, nous avons construit un budget hydrique et alimentaire qui nous a permis de comparer les pertes en eau dans les fèces et les urines et les capacités digestives des oryx des deux cohortes.

Pour mesurer le métabolisme basal et les pertes hydriques d'évaporation de l'oryx d'Arabie en laboratoire, nous avons utilisé la méthode de la calorimétrie indirecte en circuit ouvert (voir Introduction). Les deux mesures ont eu lieu concomitamment dans la chambre métabolique.

Résultats et discussion

À l'issue de l'expérimentation, les oryx restreints en eau et en nourriture pendant cinq mois avaient perdu $8,2 \pm 2,6$ % de leur masse initiale, une diminution relativement

modeste en regard de la réduction de plus de 60% de leurs apports nutritifs et hydriques. Cette réduction de masse était cependant comparable à celle que nous avons mesuré en milieu naturel entre le printemps et la fin de l'été chez des oryx non restreints (i.e. environ 8,5%). Par rapport au groupe CTRL, les oryx du groupe EXPT ont réduit leur métabolisme de repos et leurs pertes hydriques d'évaporation de respectivement 16,2% et 25,7%, ceci en tenant compte de la diminution de leur masse corporelle. Les mécanismes responsables de ces diminutions sont encore mal connus. Il est cependant possible que la réduction de masse enregistrée chez les oryx concerne essentiellement certains organes grands consommateurs d'oxygène, comme le foie, à l'instar de ce que nous avons constaté lors d'une expérience similaire menée chez la gazelle des sables (*Gazella subgutturosa*) (Article 4). Nous avons montré par ailleurs que la diminution du métabolisme de repos n'était pas corrélée à une diminution des concentrations plasmatiques d'hormones thyroïdiennes (thyroxine et tri-iodothyronine).

L'efficacité apparente de digestion des aliments, déterminée en mesurant et comparant les teneurs en énergie, protéines brutes, cellulose brute, et fibres, dans l'ingéré et les fèces, était similaire, de l'ordre de 65–70%, chez les deux cohortes étudiées.

La diminution de la concentration plasmatique en leptine ($P = 0,04$) et l'augmentation de celle en acides gras non-esterifiés ($P = 0,006$), après cinq mois de restriction alimentaire et hydrique, montrent que les oryx du groupe EXPT ont utilisé le catabolisme lipidique comme principale source d'énergie et que leurs réserves lipidiques n'étaient pas encore épuisées au terme de l'expérimentation. Cette utilisation prolongée des lipides de réserve ne s'est pas traduite par une augmentation de la concentration plasmatique du β -hydroxybutyrate, un corps cétonique engendré par un manque du précurseur de l'oxaloacétate dans le cycle de Krebs cellulaire. Il semblerait donc que l'oryx, au cours de ces longues restrictions caloriques, soit capable de gérer avec efficacité l'utilisation de ses précurseurs énergétiques, tel que l'oxaloacétate, ou d'utiliser d'autres précurseurs métaboliques dont l'identité reste cependant à définir. Le recours prolongé au catabolisme lipidique n'entraîne pas de signes cliniques ni biochimiques de cétose pathologique et permet probablement de retarder le passage au catabolisme protéique qui se traduit par une utilisation des acides aminés des protéines structurales comme source d'énergie. Nous n'avons en effet noté aucune augmentation significative des concentrations plasmatiques en urée ou en corticostérone, deux indicateurs de l'utilisation des protéines corporelles comme source d'énergie chez les ruminants domestiques.

Les oryx semblent également supporter des restrictions hydriques prolongées tout en maintenant une osmolalité plasmatique constante (autour de 310–315 mOsm). Cette

faculté à conserver un volume plasmatique constant pendant les périodes de restriction hydrique a été notée chez d'autres espèces de milieux arides comme le dromadaire (*Camelus dromedarius*) et semble être un facteur important de survie lors de carence prolongée en eau. Les oryx en restrictions hydrique et calorique réduisaient également leurs pertes hydriques d'évaporation de plus de 60%, concentraient leurs urines jusqu'à 2300–2500 mOsm tout en réduisant leur volume émis par 40%, et produisaient des fèces d'une teneur en eau inférieure à 50%.

Nous avons comparé les pertes hydriques d'évaporation de l'oryx d'Arabie aux valeurs prédites par les équations allométriques établies sur un grand nombre d'espèces de vertébrés d'habitats variés. La prédiction pour un animal du poids d'un oryx était supérieure de presque 80% à celle que nous avons mesurée chez les animaux du groupe CTRL qui avaient un accès illimité à l'eau. Il nous a donc semblé pertinent d'établir une nouvelle relation allométrique basée uniquement sur les pertes d'évaporation mesurées chez des ongulés des milieux arides. Par ailleurs, afin de tenir compte dans la nouvelle équation allométrique de l'existence éventuelle d'un signal phylogénétique, nous avons construit un arbre phylogénétique des 15 espèces d'ongulés incluses dans cette relation allométrique, en utilisant des données récentes de phylogénie moléculaire. Nous proposons donc deux allométries, l'une établie suivant une régression linéaire classique employant la méthode des moindres carrés et ne tenant pas compte d'un éventuel biais phylogénétique, l'autre calculée selon une régression linéaire appliquée aux données corrigées par les contrastes phylogénétiques. Les valeurs mesurées de pertes hydriques d'évaporation chez l'oryx d'Arabie ayant un accès illimité à l'eau ne représentaient que 51,7% à 53,9% des valeurs prédictives pour un ongulé des milieux arides hydraté. Nous avons également comparé les valeurs des pertes hydriques d'évaporation chez les ongulés désertiques restreints en eau. Encore une fois, l'oryx d'Arabie semblait plus performant que les autres ongulés désertiques, avec des valeurs de pertes hydriques d'évaporation ne représentant que 34,6% à 39,3% des prédictions allométriques.

L'ensemble de ces résultats indique que l'oryx utilise une combinaison de mécanismes physiologiques lui permettant de diminuer ses dépenses énergétiques et hydriques durant l'été, quand les ressources alimentaires sont réduites, et donc d'améliorer sa survie.

Abstract

Desert mammals often experience scarcity of drinking water and food for prolonged periods. In this study, the first long-term acclimation experiment in a non-domesticated desert-adapted ungulate, we investigated the mechanisms used by the Arabian oryx *Oryx leucoryx*, to adjust its physiology to progressive food and water restriction over 5 months, an experimental regimen and time course chosen to mimic what it typically experiences between spring and late summer in the desert. At the end of the acclimation period, oryx consumed less than one and half of food and water of animals in the control group and lost $8.2 \pm 2.6\%$ of their initial body mass. Experimental animals reduced their mass-specific resting metabolic rate (RMR) and total evaporative water loss (TEWL) by 16.2 and 25.7%, respectively, and maintained a digestive efficiency of about 70%. We found no support for the idea that reduced RMR in oryx correlated with a decreased thyroid hormone concentration in plasma. At the end of the 5-month acclimation, oryx continued to mobilize fatty acids to fuel metabolism, and did not use protein breakdown as a major source of gluconeogenesis. Oryx in the experimental group reduced their water intake by 70% and maintained constant plasma osmolality. They adjusted their water budget by reducing mass-specific TEWL, increasing urine osmolality and reducing urine volume by 40%, and excreting feces with $< 50\%$ water content. Oryx have an unusually low TEWL compared with other arid-zone ungulates; both hydrated and water-deprived individuals have TEWL values, 51.7 and 39.3%, respectively, of allometric predictions for arid-zone ungulates.

Introduction

Formed at the end of the Oligocene, about 25 million years ago, the deserts of northern Africa and of the Arabian Peninsula are among the most austere of terrestrial environments (Gerson 1982). Classified as arid or hyperarid (Meigs 1953), these deserts have low rainfall, low humidity, high winds with blowing sand, and high ambient temperatures (T_a), often in excess of 45°C during summer. One might regard these regions as unsuitable habitat for large ungulates (> 50 kg) because they cannot escape the extremes of daytime heat as do small mammals and because they require large quantities of vegetation to meet their daily energy and water requirements. Yet, as Old World deserts developed in the Miocene, species of artiodactyls radiated to fill these niches. Currently two species of large wild ungulate can be found in deserts of northern Africa, the addax (*Addax nasomaculatus*) and the scimitar-horned oryx (*Oryx dammah*), and one species in the Arabian Peninsula, the Arabian oryx (*Oryx leucoryx*). All three species are endangered and near extinction in the wild (Mallon and Kingswood 2001).

Early European explorers reported that the Arabian oryx ranged over most of the deserts of the Arabian Peninsula and Mesopotamia (Harrison and Bates 1991), but with the development of motorized vehicles, hunters eradicated the species from the wild in early 1970 s (Henderson 1974). From a genetically diverse collection of captive animals, the National Wildlife Research Center (NWRC), Taif, Saudi Arabia re-introduced Arabian oryx into a 2,244 km² desert reserve called Mahazat as-Sayd in 1990. Now numbering nearly 700 animals, the population is the only self-sustaining herd of Arabian oryx in the World (Ostrowski et al. 1998; Gorman 1999). The free-living herd in Mahazat and the captive herd maintained by the NWRC offer a unique opportunity to study the ecological physiology of a large ungulate that has evolved the capacity to survive long periods in hot deserts without drinking (Williams et al. 2001; Ostrowski et al. 2002, 2003).

Oryx live in deserts that are characterized by long periods of drought, sometimes lasting 4–6 months, and high T_a s, punctuated by brief periods of rain that can fall anytime in winter or spring (Fisher and Membery 1998). After rain, oryx have access to green vegetation, but throughout summer, intense heat steadily depletes the water and nutritional content of vegetation (Spalton 1999). Given this pattern of long periods of increasingly poorer quality food, one might predict that oryx have evolved the capability to adjust their physiology depending on resource abundance. However, whether they alter their physiology, and if they do, the magnitude of these changes, relative to variation in environment, is poorly known.

Free-living Arabian oryx can survive indefinitely without access to drinking water in the desert of Arabia (Williams et al. 2001; Ostrowski et al. 2002). Using doubly labeled water, Williams et al. (2001) reported that oryx decreased their field metabolic rate (FMR) from 22 MJ/d in spring to 11 MJ/d in summer, and their water influx rate (WIR) from 3.4 to 1.3 L/d; decline in FMR was among the largest reported for a eutherian mammal. Protein and water content of vegetation steadily declined throughout summer. We thought that oryx would increase their digestive efficiency in response to food shortage enabling them to obtain more energy from a given quantity of food as do Bedouin goats (*Capra hircus*; Brosh et al. 1986).

Because water is in short supply in deserts, one can envision selective pressures that enhance water conservation. Total evaporative water loss (TEWL), the sum of respiratory and cutaneous water loss, is the primary avenue of water loss in wild desert ungulates, exceeding losses in feces and urine combined (Wilson 1989). Adjustments in TEWL during periods of food and water restriction may have a major effect on water balance of oryx and ultimately their survival.

Monitoring concentrations of organic molecules in the blood and urine can reveal homeostatic mechanisms used by animals to cope with food and water stress (Kaneko

et al. 1997). White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in North America can lose 30% of their mass during severe winters (DelGiudice et al. 1992). As forage quality and quantity progressively deteriorated during harsh winters, plasma protein and sometimes glucose concentration decreased, whereas plasma urea increased. Urinary urea/creatinine ratios increased indicating that deer were mobilizing tissue protein as an energy source (DelGiudice et al. 1987; DelGiudice et al. 1992).

When in negative energy balance, ruminants shift to lipid catabolism to fuel oxidative phosphorylation, resulting in increased formation of ketone bodies such as β -OH butyrate (Chilliard et al. 1998). Triglycerides in adipose cells are broken down to non-esterified fatty acids (NEFA) that are released into the bloodstream and then used in other organs for production of acetyl-coenzyme A (Jungermann and Barth 1996). Changes in hormone concentration in plasma can signal initiation of homeostatic control such as increase in glucocorticoids to promote gluconeogenesis, a decrease in thyroid hormone production to reduce metabolic rate (Heimberg et al. 1985; DelGiudice et al. 1992; Chilliard et al. 1998), and a decrease in leptin production, a hormone of adipocytes that orchestrates a number of neural and hormonal responses to starvation (Ahima et al. 1996; Chilliard et al. 2001).

In this study, the first long-term acclimation experiment in a non-domesticated desert-adapted ungulate, we adopted an integrated approach to investigate the mechanisms used by Arabian oryx to adjust their physiology to progressive food and water restriction over 5 months, an experimental regimen and time course chosen to mimic what they typically experience between spring and late summer in Saudi Arabia. We hypothesized that oryx would decrease their resting metabolic rate (RMR), as governed by decrease in thyroid and leptin hormone concentrations in plasma, in response to restriction of food and water decreased by 15% every 3 weeks, and that digestive efficiency would increase. Further, we predicted that oryx would decrease their TEWL to promote conservation of water. After 5 months of progressive food restriction, we thought that oryx would have depleted their fat reserves forcing them to rely more on structural proteins as an energy source.

Materials and Methods

Animals and experimental design

We conducted this study at the NWRC, Taif, Saudi Arabia (21°17' N, 40°40' E) between April and August 2003. After selecting 14 adult non-pregnant Arabian oryx females, we randomly assigned them either to a control group (CTROL; $n = 7$) or an experimental group (EXPT; $n = 7$). Oryx had similar body masses in both groups (93.6 ± 7.2 kg for CTROL, 92.5 ± 4.0 kg for EXPT, $t = 0.35$, $P = 0.73$) and similar

tarsus length (41.6 ± 1.4 cm and 41.3 ± 0.4 cm for CTROL and EXPT, respectively, $t = 0.52$, $P = 0.61$). During the experiment, oryx were kept individually in 40 m²-outdoor pens with shade available and weighed (± 0.2 kg) every sixth day on a platform scale (Mod. 561 SG, GIM, Beauprout, France).

For 5 months, oryx in CTROL were provided with 2.0 kg/day of hay (Rhodes Grass, 17.2 MJ/kg dry matter and 9–10% crude protein) and 4.5 L/day of H₂O, quantities 10–15% above their average daily requirements (S. Ostrowski unpublished). For the EXPT group, we gradually reduced their food and water by 15% every 3 weeks from CTROL levels down to 0.8 kg/day and 1.2 L/day, about a 60–70% reduction. The final ration of food provided the same metabolizable energy that we had calculated for the consumption of food by free-ranging oryx in summer, and the final allotment of water equaled that which free-living oryx obtained from their food in summer (Williams et al. 2001; Ostrowski et al. 2002). We waited 3.5 week after the final level of food and water was reached before taking measurements.

Metabolism and evaporative water loss

We measured minimum RMR and TEWL for oryx in both groups during the day, their resting phase, at the beginning and end of the acclimation period, using standard flow-through respirometry and hygrometry methods (Williams et al. 2001). Because of residual microbial activity in the rumen after 2 days of fasting, measurements of true basal metabolism may be difficult to achieve in ruminants (Blaxter 1989). Prior to measurements, we deprived oryx of food for 50 h, an appropriate fasting interval to achieve stable values of RMR (Williams et al. 2001).

Experimental apparatuses and equations for calculation of oxygen consumption and evaporative water loss are detailed elsewhere (Williams and Tieleman 2000; Williams et al. 2001). Briefly, we constructed a respirometry chamber ($142 \times 180 \times 45$ cm) with sheets of galvanized steel welded to angle iron. In the chamber oryx stood on a steel-mesh floor, below which we positioned a tray containing a layer of mineral oil into which feces and urine fell, excluding both as a source of evaporative water. The chamber had a door fitted with a rubber gasket which, when bolted shut, rendered the system air-tight. It was thermostatically controlled at $26 \pm 1^\circ\text{C}$, a temperature within the thermoneutral zone of many tropical ungulates (Parker and Robbins 1985); T_a within the chamber was monitored with a 28-gauge thermocouple and a data logger. During measurement of O₂ consumption and TEWL, air under positive pressure from a compressor coursed through two large (100×21 cm) drying columns containing Drierite (W. A. Hammond Drierite Company, Xenia, OH, USA), through a mass-flow controller set at 120 L/min (Model 2925V, Tylan General Inc., San Diego, CA, USA, calibrated against a primary standard traceable to the NIST by Flow Dynamics

Inc., Scottsdale, AZ, USA prior to measurements), then into the chamber. Exiting air was sampled by a pump, which routed air to a dew-point hygrometer (Model M4-DP, General Eastern, Wilmington, MA, USA; calibrated following Muñoz-Garcia and Williams 2005) and then to columns of silica gel, Ascarite, and silica gel (Thomas Scientific, Swedesboro, NJ, USA) before entering the O₂-analyzer (Model S3A-II, Applied Electrochemistry, Pittsburgh, PA, USA). Dry inlet air was assumed to be 20.95% oxygen. Outlet air had a relative humidity that was always below 25%. We allowed oryx to remain inside the chamber for 5–6 h before initiating our recording of fractional oxygen concentration and dew point at 1-min intervals onto a data logger (Model 21X, Campbell Scientific, Logan, UT, USA). When traces of O₂ consumption were stable, we recorded data for at least 15 min and used them for calculations. Oxygen consumption was calculated using Eq. 4 of Hill (1972) and converted to heat production using 20.08 J/ml O₂ (Schmidt-Nielsen 1990). The TEWL (g/day) was calculated from measurements of dew point of incoming and outgoing air using the equations of Williams and Tieleman (2000) and Williams et al. (2001) assuming a respiratory quotient of 0.71 (Robbins 1993). After respirometry measurements, we measured rectal temperature (T_b) of oryx with a thermometer (Omega Engineering, Stanford, CT, USA) and a plastic coated 28-gauge thermocouple.

Parameters in blood and urine

At the beginning and end of the acclimation period, we collected blood from oryx between the hours of 6.00 and 6.30 A.M., prior to feeding them. Blood was drawn from the jugular vein, within 2 min after entering the oryx's pen, into glass tubes containing lithium-heparin and fluoride/oxalate (for glucose determination) (Vacutainer, Becton Dickinson, Franklin Lakes, NJ, USA). Blood was centrifuged for 15 min at 2,500 rpm within 30 min of collection. Half of the plasma was frozen at –70°C for determination of concentrations of hormones, of non-esterified fatty acids (NEFA) (Oliver et al. 1995) and of β -OH butyrate (McMurray et al. 1984). We made measurements of plasma concentration of total proteins, glucose, urea, and creatinine in duplicate within 2 h of collection (Vettest 8008, Idexx Laboratories Ltd, Chalfont St Peter, UK).

Leptin concentrations in plasma were determined with a competitive enzyme immunoassay previously validated in domestic herbivores (Sauerwein et al. 2004). Intra- and inter-assay variability was 6.3 and 13.9%, respectively (Sauerwein et al. 2004). Cortisol and corticosterone were extracted from plasma with diethylether and concentrations determined with an enzyme immunoassay validated for sheep and other herbivores (Palme and Möstl 1997; Dehnhard et al. 2001). Intra- and inter-assay variation was < 13.5% for both hormones. Total thyroxine (T₄) and

triiodothyronine (T_3) were determined using an automated immunoassay method (Immulite, Diagnostic Products Corporation, Los Angeles, CA, USA).

Following blood sampling, we collected urine from the bladder of each oryx by catheterization and analyzed it within 3 h. Osmotic pressures (± 1 mOsm) of the plasma and urine were measured by a freezing-point depression osmometer (Type 13, Roebling, Berlin, Germany). We determined the concentration of urea in urine following Jung et al. (1975) and that of creatinine according to Jaffé (1886).

Construction of a water budget and calculation of food digestibility

At the end of the 5-mo acclimation period, we constructed a water budget for each oryx and measured their digestibility of hay. To quantify water/food intake and output, we housed oryx for three consecutive days in wood cages ($155 \times 153 \times 51$ cm) that had a wire mesh bottom with multiple layers and meshes permitting separation of urine and feces. Urine fell through the layers of wire onto an aluminum pan and was funneled into a glass vessel containing paraffin oil to prevent evaporation. Hay and water were provided in the same quantities that each group was receiving at the end of acclimation period and daily consumption was recorded. We measured total water intake (preformed water in the food + oxidation water + drinking water) and water loss in the feces and urine. We determined moisture content of hay by mass change after drying at 70°C to constant mass. The amount of water drunk was corrected for evaporation. We estimated metabolic water by assuming 0.028 ml of oxidative water produced kJ^{-1} of energy used (digested energy) (Schmidt-Nielsen 1990). We assumed that apparent digested energy approximated metabolized energy, but a sensitivity analysis showed that a 15% error in our estimate of metabolic water production would translate to an error of $< 2\%$ in total water input. Urine and feces were collected daily, weighed to ± 0.1 g and dried at 70°C to constant mass. From these data, we calculated daily fecal water loss based on the total dry mass of feces produced and their water content. Here, we assumed water loss equaled water intake because body mass did not vary significantly between day 1 and 3 ($F_{1,11} < 0.02$, $P > 0.9$). We estimated TEWL by subtracting fecal and urinary water from total water intake.

To measure gross energy intake, neutral-detergent fiber, acid-detergent fiber, and crude cellulose in hay and feces, we dried both, and ground them in a Wiley Mill. Gross energy content was determined in an adiabatic bomb calorimeter (Model C5000, IKA-Werk, Staufen, Germany), using benzoic acid as a standard. Total nitrogen was determined following Kjeldahl extraction procedure, and converted to protein content with a multiplier of 6.25 (Allen 1974). Neutral-detergent fiber was determined by the procedure of Goering and Van Soest (1970) after pre-treatment for

1 h with neutral dodecylsulfate and heat-stable α -amylase (Ankom Technology, Macedon, NY, USA) to remove starch (Van Soest et al. 1991). Acid-detergent fiber was determined after pre-treatment for 1 h with cetyltrimethylammonium bromide in acid media (Goering and Van Soest 1970). Crude cellulose was determined according to Horwitz (1975). All analyses were run in duplicate and average values used in calculations. We estimated apparent digestion and digestibility of energy and nutrients of the food as: amount digested (g/day) = amount ingested (g/day) – amount defecated (g/day), apparent digestibility (%) = $100 \times \text{amount digested} / \text{amount ingested}$ (Sibly 1981). The term “digestibility” is used for fiber because there is no endogenous source of fiber, but “apparent digestibility” is used for dry matter, crude protein, and energy to indicate that no correction was made for endogenous sources.

Statistical analysis

We verified the normality and homoscedasticity of variables with Kolmogorov-Smirnov goodness of fit and Levene's tests, respectively (Zar 1996). Proportions were arcsine square root transformed before performing parametric statistics (Zar 1996). We used ANCOVA to test for difference in RMR and TEWL between groups. We ran post hoc Newman-Keuls multiple range tests to explore statistical differences between groups. To compare parameters between treatments and times we used either repeated measures ANOVAs or two-tailed t-tests after sequential Bonferroni correction in the level of significance (Sokal and Rohlf 1995). Significance was accepted at $P = 0.05$. Means are reported ± 1 SD. In addition, we consistently tested the interaction between covariates and fixed factors although we do not always report the results of insignificant interactions.

Results

Body mass

After 5 months of progressive food and water restriction, oryx in CTRL weighed 95 ± 5.1 kg, an insignificant change from the average mass at the beginning of the experiment ($F_{1,6} = 2.42$, $P = 0.17$). Those in EXPT weighed on average 82.2 ± 3.9 kg, a loss of 7.5 ± 2.6 kg or 8.2 ± 2.6 % of their initial body mass and were significantly lighter than oryx in CTRL ($F_{1,12} = 19.6$, $P = 0.008$).

Minimum resting metabolic rate and body temperature

Before acclimation, RMR averaged 8416 ± 503 kJ/day ($n = 6$) for animals in CTRL, and 8317 ± 355 kJ/day ($n = 7$) in EXPT, values that did not differ significantly ($F_{1,12} = 0.01$, $P > 0.9$) (Fig 1).

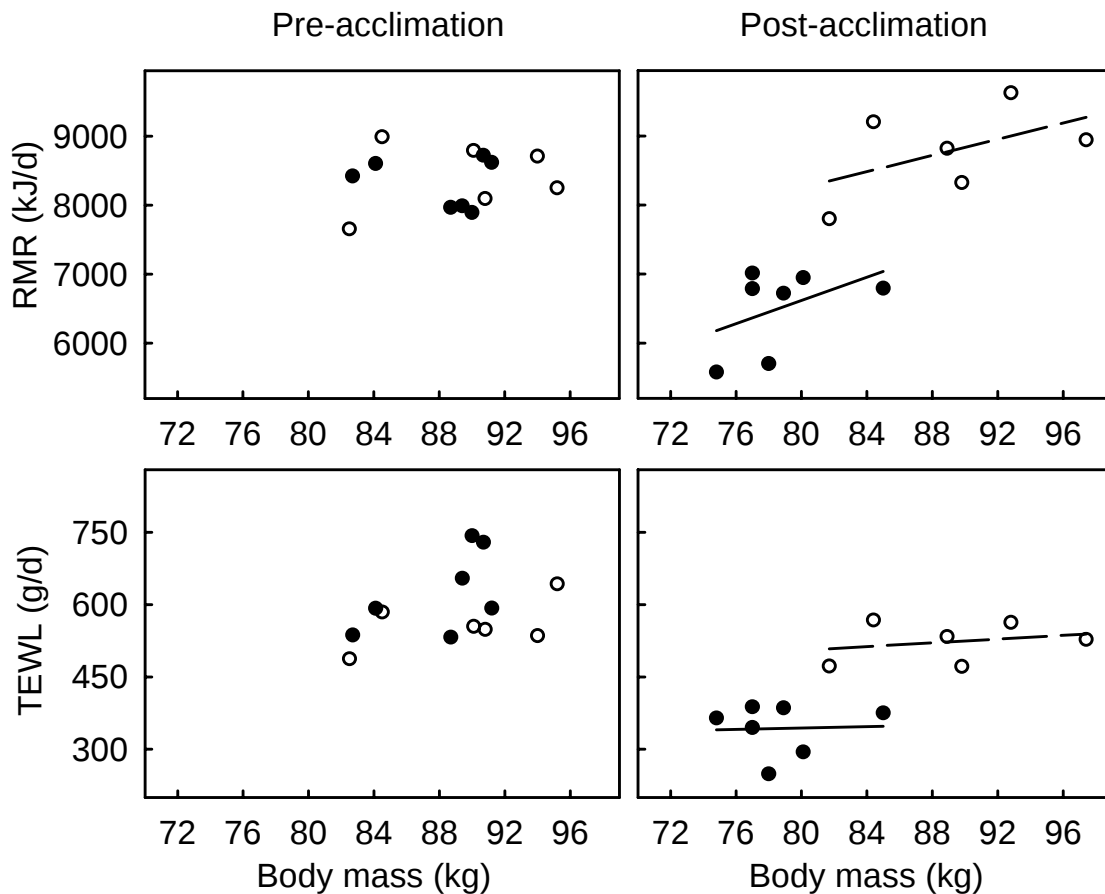


Fig. 1. Minimum resting metabolic rate (*RMR*) and total evaporative water loss (*TEWL*) as a function of body mass for Arabian oryx assigned to food and water restriction (*solid symbols*) or fed and watered ad libitum (*open symbols*), before (pre-acclimation) and after (post-acclimation) acclimation to the two different food and water regimens. *Lines* indicate regressions that were significantly different for groups acclimated to the different regimens.

After acclimation RMR for the control group averaged 8787 ± 646 kJ/day ($n = 6$) and 6506 ± 601 kJ/day ($n = 7$) for those in the experimental group.

We could not measure RMR for one oryx of CTRL because of its restlessness in the metabolic chamber. An analysis of variance using body mass as covariate indicated that, after acclimation, RMR differed significantly between groups ($F_{1,11} = 12.2$, $P = 0.006$) (Fig. 1). Because some of the reduction in RMR for oryx in the EXPT group might be attributable to loss of body mass (Kleiber 1975), we calculated the difference between pre- and post-acclimation body mass as the independent variable and the difference in RMR as the dependent variable for each individual of both groups and tested for an interaction. Finding none ($F_{1,9} = 0.2$, $P > 0.6$), we reran the analysis with the interaction term removed and found no effect of the difference in body mass ($F_{1,10} = 0.002$, $P = 0.96$) but a significant effect of the treatment ($F_{1,10} = 11.5$, $P < 0.007$).

Treatment alone explained 81.7% of the difference in RMR between groups ($F_{1,11} = 54.5$, $P < 0.001$). Corrected for body mass, RMR was 16.2% lower in food- and water-restricted oryx.

Pre-acclimation T_b averaged $38.6 \pm 0.1^\circ\text{C}$ and $38.5 \pm 0.2^\circ\text{C}$ in CTRL and EXPT group, respectively, and did not differ between treatments ($F_{1,12} = 0.33$, $P = 0.57$). Post-acclimation T_b averaged $38.6 \pm 0.2^\circ\text{C}$ and $37.5 \pm 0.4^\circ\text{C}$ in CTRL and EXPT group, respectively, and was $1.0 \pm 0.51^\circ\text{C}$ lower in EXPT ($F_{1,12} = 36.6$, $P < 0.001$). The interaction between treatment and time had a significant effect on T_b ($F_{1,11} = 17.9$, $P < 0.002$), and post hoc analysis showed that T_b of EXPT after acclimation was lower than that of any other group (Newman Keuls, $P < 0.05$).

Total evaporative water loss

Initial rates of TEWL at 26°C did not differ between groups ($P > 0.05$). After acclimation, TEWL of CTRL averaged 522.8 ± 42.3 g $\text{H}_2\text{O}/\text{day}$ ($n = 6$) whereas TEWL of EXPT was 342.2 ± 52.6 g $\text{H}_2\text{O}/\text{day}$ ($n = 7$). Analysis of covariance indicated that TEWL differed significantly between treatments ($F_{1,11} = 18.1$, $P = 0.002$, Fig. 1). We also tested whether treatment alone explained the difference in TEWL. After finding no significant interaction term ($F_{1,9} = 0.9$, $P = 0.3$), we eliminated it and found no effect of the difference in body mass ($F_{1,10} = 0.10$, $P = 0.7$) but a significant effect of treatment ($F_{1,10} = 8.5$, $P < 0.02$) on difference of TEWL as we had done for RMR. Treatment alone explained 71.9% of the difference in TEWL between groups ($F_{1,11} = 31.7$, $P < 0.001$). The TEWL of oryx in EXPT after acclimation decreased by 25.7%.

Blood and urine parameters

Plasma concentrations of total proteins, glucose, creatinine, urea and β -OH butyrate did not differ between treatment groups after acclimation ($F_{1,12} < 4.0$, $P > 0.07$). In addition, plasma osmolality remained unchanged. The interaction of treatment by time showed a significant effect on plasma concentrations of NEFA ($F_{1,12} = 10.7$, $P = 0.006$), with higher concentration in EXPT group after acclimation (Newman Keuls, $P < 0.05$) (Table 1). Thyroid and glucocorticoid hormone concentrations did not differ between groups for either pre- or post-acclimation. The interaction term for treatment and time was also insignificant ($P > 0.05$ in all cases). Plasma concentrations of leptin did not differ between groups prior to acclimation ($F_{1,12} = 0.48$, $P = 0.5$), but the interaction of time by treatment had a significant effect on leptin concentration ($F_{1,12} = 5.17$, $P = 0.04$); the concentration of leptin in plasma was lower in the EXPT group after acclimation (Newman Keuls, $P < 0.05$).

Table 1. Mean $\pm$ SD concentrations of plasma and urine biochemical variables, osmolality, and plasma hormones measured in Arabian oryx assigned to 5 months of progressive food and water restriction (experimental) or fed and watered ad libitum (control) during the same period, before (pre-acclimation) and after (post-acclimation) acclimation to the two different food and water regimens.

	Pre-acclimation		Post-acclimation		ANOVA
	Experimental (n = 7)	Control (n = 7)	Experimental (n = 7)	Control (n = 7)	P ^a
<u>Blood parameters</u>					
Urea (mg/dL)	13.9 (1.2)	15.6 (4.9)	15.1 (2.5)	14.9 (3.6)	0.160
Creatinine (mg/dL)	1.2 (0.2)	1.2 (0.1)	1.3 (0.2)	1.2 (0.1)	0.618
Total protein (g/dL)	7.4 (0.3)	7.35 (0.4)	7.7 (0.4)	7.5 (0.2)	0.436
Glucose (mg/dL)	71.4 (3.1)	70.7 (7.9)	69.6 (8.3)	66.6 (5.3)	0.545
NEFA (mmol/L)	0.14 (0.05)	0.11 (0.06)	0.27 (0.11)	0.11 (0.02)	0.006
β -OH butyrate (mg/dL)	2.1 (0.7)	2.1 (0.2)	2.3 (0.6)	1.9 (0.4)	0.158
<u>Urine parameters</u>					
Urea (mg/dL)	1293.7 (110.0)	1303.6 (231.7)	1780.7 (217.4)	1291.1 (230.5)	< 0.001
Creatinine (mg/dL)	128.0 (16.6)	127.0 (22.5)	199.4 (19.5)	124.4 (31.8)	< 0.001
Urea / Creatinine	10.2 (1.2)	10.3 (1.7)	9.0 (1.4)	10.9 (3.2)	0.275
<u>Blood hormones</u>					
Total T ₄ (nmol/L)	74.71 (6.98)	71.88 (10.88)	59.13 (22.29)	68.30 (14.58)	0.405
Total T ₃ (μ g/L)	0.88 (0.11)	0.87 (0.07)	0.75 (0.22)	0.83 (0.08)	0.135
Corticosterone (ng/mL)	0.80 (0.30)	0.78 (0.28)	0.67 (0.33)	0.61 (0.39)	0.859
Cortisol (ng/mL)	1.03 (0.29)	1.07 (0.23)	1.18 (0.48)	1.02 (0.50)	0.338
Leptin (ng/mL)	4.85 (1.10)	5.26 (1.10)	2.79 (0.95) ^b	5.21 (0.95)	0.040
<u>Osmolality</u>					
Plasma (mOsm)	306.7 (4.1)	306.1 (7.2)	316.1 (5.1)	310.8 (4.1)	0.139
Urine (mOsm)	306.7 (260.2)	436.3 (250.6)	362.7 (96.2) ^b	476.3 (173.6)	< 0.001
<i>n</i> number of Arabian oryx in the sample.					
^a Statistical significance was determined by repeated-measures ANOVA after sequential Bonferroni correction (Sokal and Rohlf 1995). Significant effects are shown in boldface.					

Urine concentrations of urea and creatinine, urea to creatinine ratio, and urine osmolality, did not differ between groups prior to acclimation ($F_{1,13} < 0.02$, $P > 0.9$), but the interaction of treatment by time had a significant effect on these parameters ($F_{1,12} > 20.9$, $P < 0.01$), except for urea to creatinine ratio.

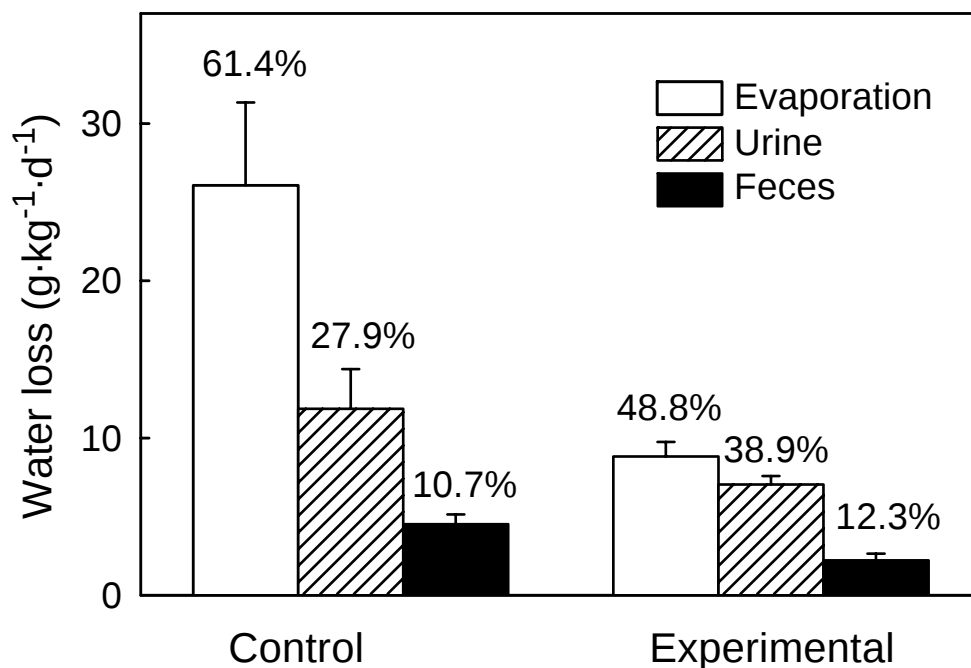


Fig. 2. Relative contribution of mass-adjusted evaporative, urinary and fecal avenues of water expenditure in Arabian oryx fed and watered ad libitum or assigned to food and water restriction.

Post hoc analyses revealed that osmolality and concentrations of urea and creatinine were significantly higher in the urine of EXPT animals after acclimation (Newman Keuls, $P < 0.05$).

Water budget and food digestibility

The total water income of oryx based on 3 days of balance measurements post-acclimation was $3,872 \pm 453$ g/day in the CTRL group, partitioned as $86.6 \pm 3.3\%$ drinking water, $11.2 \pm 2.9\%$ metabolic water, and $2.2 \pm 0.4\%$ pre-formed water. Total water influx in the EXPT group was $1,478 \pm 15$ g/day, $81.1 \pm 0.8\%$ as drinking water, $15.7 \pm 0.9\%$ as metabolic water and as $3.2 \pm 0.1\%$ pre-formed water. TEWL accounted for 61.0% of total water expenditure in the CTRL group, compared with only 48.7% in the EXPT group. Mass-specific TEWL averaged 26.1 ± 5.3 g $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ in CTRL and 8.8 ± 0.9 g $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ in EXPT, values that differed significantly ($F_{1,12} = 97.7$, $P < 0.001$).

Urine water volume averaged $1,084 \pm 241$ g $\text{H}_2\text{O}/\text{day}$ in CTRL group and 577 ± 48 g $\text{H}_2\text{O}/\text{day}$ in EXPT group ($F_{1,12} = 30.2$, $P < 0.001$). Mass-specific fecal water loss was significantly lower in EXPT animals ($F_{1,12} = 24.7$, $P < 0.001$). However, oryx in EXPT had a significantly higher proportion of mass-adjusted urinary water losses to their water output ($F_{1,12} = 13.8$, $P < 0.004$) accounting for $38.9 \pm 3.2\%$ of total loss compared with $27.9 \pm 6.0\%$ in CTRL (Fig. 2).

Table 2. Mean $\pm$ SD digestibility of food constituents in Arabian oryx measured for three consecutive days at the end of 5 months of progressive restriction of food and water (Experimental), or without restriction (Control).

	Experimental (<i>n</i> = 7)	Control (<i>n</i> = 6)	ANOVA <i>P</i> ^a
<u>Dry matter</u>			
Intake (g/day)	738.2 (7.6)	1361.9 (159.7)	< 0.001
Fecal dry matter output (g/day)	248.5 (38.3)	450.2 (50.1)	< 0.001
Apparent digestibility (%)	66.4 (4.8)	66.6 (4.8)	0.321
<u>Energy</u>			
Intake (MJ/day)	12.7 (0.1)	23.4 (2.1)	< 0.001
Fecal energy output (MJ/day)	4.4 (0.7)	7.8 (0.9)	< 0.001
Apparent digestibility (%)	65.3 (5.0)	66.1 (5.2)	0.794
<u>Crude protein</u>			
Intake (g/day)	120.8 (1.3)	222.9 (26.1)	< 0.001
Fecal protein output (g/day)	34.4 (8.4)	53.7 (5.9)	< 0.001
Apparent digestibility (%)	71.6 (6.8)	75.6 (3.7)	0.210
<u>Fibers</u>			
Intake of cellulose (g/day)	235.0 (2.4)	433.5 (50.7)	< 0.001
Fecal cellulose output (g/day)	54.0 (7.6)	93.0 (13.1)	< 0.001
Digestibility of cellulose (%)	77.0 (3.1)	78.3 (3.8)	0.503
Intake of NDF (g/day)	503.7 (5.2)	929.5 (109.1)	< 0.001
Fecal NDF output (g/day)	131.1 (18.8)	231.1 (28.7)	< 0.001
Digestibility of NDF (%)	74.0 (3.5)	74.9 (3.7)	0.743
Intake of ADF (g/day)	258.9 (2.7)	477.8 (56.0)	< 0.001
Fecal ADF output (g/day)	70.9 (9.4)	122.7 (12.7)	< 0.001
Digestibility of ADF (%)	72.6 (3.4)	74.0 (3.9)	0.491
^a Significant differences are shown in boldface			
NDF neutral-detergent fiber, ADF acid-detergent fiber			

Although the percentage of total water loss represented by fecal water was similar between treatments, fecal water losses were higher in the CTRL group averaging 412

± 47 g H₂O/day compared with 181 ± 33 g H₂O/day in EXPT group.

Mass-specific fecal water losses varied significantly between treatments ($F_{1,12} = 63.9$, $P < 0.001$) (Fig. 2). Mean fecal water content was $47.8 \pm 2.3\%$ in CTRL and $42.6 \pm 1.7\%$ in EXPT, values that differed significantly ($F_{1,12} = 20.14$, $P < 0.001$).

Apparent digestibility of dry matter, crude energy, crude proteins and digestibility of crude cellulose, acid-detergent fiber and neutral-digested fiber ranged between 65% and 78% and did not differ between treatments ($F_{1,12} < 1.7$, $P > 0.2$) (Table 2).

Discussion

Previous studies that investigated flexibility of physiological phenotype of wild ungulates to desert conditions were short-term experiments of several days to a few weeks, mostly involving acute water stress and high T_a (Wilson 1989). In these experiments arid-zone ungulates responded to water deprivation by reducing their evaporative water loss. Alterations in metabolic rate were not studied in most cases, but studies on domestic arid-zone ungulates showed that organisms respond to short-term food restriction by lowering their metabolism (Brosh et al. 1986; Choshniak et al. 1995). The ability to extrapolate these findings to natural situations in deserts where both food and water supplies progressively deteriorate over the course of months remains uncertain. We provide the first data for physiological adjustments of a large non-domesticated desert ungulate, the Arabian oryx, to progressive food and water shortages over a long period.

A desert ungulate *par excellence*, Arabian oryx lost $< 10\%$ of their body mass during long-term, progressive, food and water restriction that ended in them receiving less than one-half of what they would normally consume when fed ad libitum. To minimize mass loss, oryx reduced their RMR by 16.2% and maintained a digestive efficiency of about 70%, the latter a relatively high value for an ungulate feeding on medium-quality forage (Brosh et al. 1986). Oryx adjusted their RMR to compensate for dwindling resources thereby delaying reliance on catabolism of structural proteins for energy. Although the mechanisms that reduce RMR are unclear, two could be involved, either in tandem or separately. Visceral organs such as liver, heart and kidney might diminish in size, or tissue-specific oxygen consumption could be reduced (Krebs 1950; Canas et al. 1982). We found no support for the idea that reduced metabolism in oryx is mediated by a decrease in thyroid hormone production (Hulbert 2000), but this may not be surprising as these hormones are also involved in release of NEFA from adipocytes (Heimberg et al. 1985). Visceral organs of ruminants comprise 6–10% of body mass, but account for 40–50% of RMR (Webster 1981). When lambs were food restricted for 3 weeks, the masses of their liver and gut decreased by 10–

33% (Burrin et al. 1990). In a study on the Arabian sand gazelle (*Gazella subgutturosa marica*), a small (20 kg) ungulate that co-exists with oryx, we documented that, during a similar regimen of food restriction, gazelles reduced their mass-specific RMR compared with a control group by approximately 25%. Attendant to this decrease in RMR, we found a reduction in the dry lean mass of liver, heart, and muscle (S. Ostrowski unpublished). These findings lead us to suggest the idea that the decrease in RMR of oryx can, at least partially, be attributed to shrinkage of visceral organs. Changes in RMR during food restriction could also result from differences in tissue-specific metabolism, but this hypothesis received no support when investigated in sheep (Burrin et al. 1990).

Because RMR makes up only 25–45% of the daily energy expenditure of a mammal (Nagy 1987; Ricklefs et al. 1996), one might expect that oryx succeeded to survive a 50% decrease in energy expenditure by adjusting their behaviour besides RMR reduction. In nature during summer, oryx forage only at night when ambient temperature values are moderate, and lie completely inactive beneath shade trees during daylight. Although we have not quantified activity budgets during the present study, it seems that food and water restricted oryx were usually inactive for most of daytime whereas those fed and watered ad libitum were only inactive during 3–4 h of maximal heat load.

The flexibility that we have found in RMR for oryx prompts caution when making broad-scale inter-specific comparisons among desert ungulates. The RMR measured under different planes of nutrition may differ not only because of genetic differences but also because of acclimation. An equation that relates RMR to body mass for 15 species of artiodactyls predicts a metabolic rate of 10,194 kJ/day for an oryx weighing 89.2 kg (Williams et al. 2001). Oryx in our control group had a RMR 13.8% less than the predicted value suggesting that they have only a slightly depressed metabolic rate. However, if we had measured this trait after a period of underfeeding we would have found that metabolic rate was 30% below allometric predictions for artiodactyls.

A decrease of RMR reduces TEWL because, with decreased oxygen requirements, oryx would breathe less frequently resulting in less water lost in respiration. Although the decrease in TEWL may be partly due to decreased ventilation rates, in food- and water-restricted oryx, the amount of evaporative water lost per unit of metabolism was 0.053 ± 0.008 g H₂O/kJ after acclimation, compared with 0.063 ± 0.025 g H₂O/kJ before acclimation. The post-acclimation ratio was significantly lower ($t = 3.70$, $df = 6$, $P = 0.005$), indicating that other mechanisms are likely involved in the reduction of TEWL in oryx.

In mammals ranging in size from bats (15.8 g) to elephants (3,630 kg), measured at 18–29°C, Chew's (1965) equation predicts a TEWL of 2,526 g H₂O/day for an 89.1 kg

oryx, whereas our measurement for hydrated oryx was 522.8 g H₂O/day, only 20.7% of the predicted value, suggesting that Arabian oryx have evolved a remarkably low TEWL.

To further test this idea and to compare TEWL of oryx with other water-deprived ungulates, we collated data for TEWL of 15 species (S1), and generated allometric equations of TEWL for hydrated and water-deprived arid-zone ungulates. We constructed a “best guess” phylogeny for arid-zone ungulates (S2 and 3) and explored the usage of statistical methods for historical bias correction. To test for the necessity of correcting for relatedness of species, we used a test for serial independence (Abouheif 1999). We found that body mass and TEWL in both experimental sets were significantly correlated with phylogeny ($P < 0.01$). We generated independent contrasts and reran our test for serial independence. In all cases we found insignificant results ($P > 0.13$), indicating that this method adequately standardized traits (Abouheif 1999). The equations that resulted from these analyses, one using conventional least squares regression (CLSR) and the other using phylogenetic independent contrasts (PIC), for hydrated and water-deprived arid-zone ungulates, are presented in S4. Hydrated and water-restricted oryx had a TEWL equivalent to 53.9 and 34.6%, respectively, of predicted values based on equations using CLSR whereas they had a TEWL 51.7 and 39.3% of predicted values by PIC equations. These results confirmed that oryx have an unusually low TEWL (Fig. 3).

The adjustments made by oryx to maintain water balance during acclimation to food and water restriction should also reflect in the rate at which they process water. Expressed as the water flux relative to energy metabolism, the water economy index (WEI) could test this assumption (Nagy and Peterson 1988). The WEI of oryx fed and watered ad libitum was approximately 0.165 g H₂O/kJ, within the theoretical expected for a desert herbivore eating leaves of 62% water, and requiring no drinking water (Nagy and Peterson 1988). After acclimation, WEI decreased to 0.116 g H₂O/kJ, close to the value measured in free-ranging oryx exposed to summer drought; 0.118 g H₂O/kJ (Williams et al. 2001), suggesting that oryx employ, in their natural habitat, at least some of the physiological mechanisms for water conservation that we have described in the present study.

During water restriction, oryx increased urine osmotic concentration and reduced urine volume by about 40%. The increased concentrations of urea and creatinine in urine, but not in plasma, and the constant urea to creatinine ratios compared with hydrated oryx suggest that tubular reabsorption of water in the kidney was increased. However, under our experimental protocol, maximum urine osmolality rose to 2,504 mOsm, about 20% less than that reported for the camel (*Camelus dromedarius*) during complete water deprivation (3,100 mOsm; Maloiy 1973).

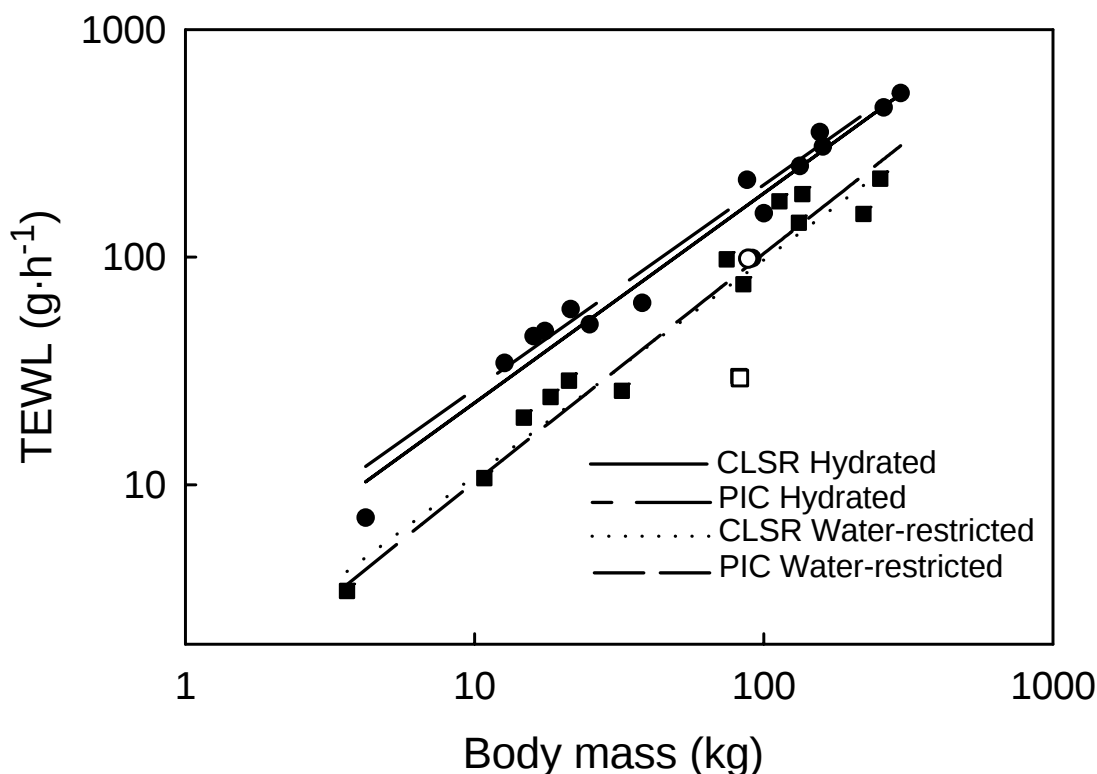


Fig. 3. Logarithmic plot of TEWL for hydrated (*round symbols*) and water-restricted (*square symbols*) arid-zone ungulates. *Unfilled symbols* represent Arabian oryx. Allometric equations obtained by the methods of conventional least squares regression (CLSR; *solid and dotted lines*) and phylogenetically independent contrasts (PIC; *long dash and short dash lines*) are detailed in S4.

Arabian oryx in our control group excreted 862.8 ± 89.7 g feces/day, containing $47.8 \pm 2.3\%$ water, the lowest fecal moisture content reported for a hydrated ungulate species. Fecal water content for mammals generally exceeds 50%, only a few heteromyid rodents (Degen 1997) and the dik-dik antelope (*Rhynchotragus kirkii*) (Maloiy 1973) achieve a fecal water content of $< 50\%$. When restricted in food and water, oryx excreted 433.3 ± 68.3 g feces/day, and further decreased the moisture content of their feces by 5.2%, the latter a reduction that saved 43.6 ± 13.5 g H_2O /day per animal.

When their water intake was reduced by 70% over the course of 5 months, oryx maintained constant plasma osmolality and total proteins concentration. Decrease of leptin plasma concentration in food- and water-restricted oryx indicated, together with increased circulating NEFAs, that levels of body fat were reduced but not yet depleted at the end of the acclimation experiment. In camels, substantial changes in feeding level (17–134% of maintenance energy requirements) did not alter leptin concentrations (Delavaud et al. 2004). Because leptin levels increased in camel after 3 weeks of water deprivation (Chilliard et al. 2005), we attribute the alteration of leptin

levels, we observed in oryx, to the mobilization of fat reserves rather than to water deprivation. The low level of plasma β -OH butyrate, a ketone body formed as a result of insufficient supply of oxaloacetate precursors to Krebs cycle, indicated that oryx could supply C4-carbon precursors in sufficient quantity for maintenance of the Krebs cycle. The absence of increased concentrations of urea and glucocorticoids in plasma, and the constant urea to creatinine ratio in urine suggest that oryx did not use protein breakdown as a major source of gluconeogenesis compared to lipid consumption (DeGiudice et al. 1992).

Understanding the extent and nature of physiological adjustments of large desert ungulates to environmental constraints is important to our comprehension of their ecology, a useful step towards their conservation (Treydte et al. 2001). Our data highlight the importance of physiological mechanisms in the ability to survive drought conditions, and therefore provides elements of prediction concerning the response of these endangered species to global processes such as climate change.

Acknowledgements

We wish to express our appreciation to the National Commission for Wildlife Conservation and Development (NCWCD), Riyadh, Saudi Arabia for support during our research efforts. Wildlife research programs at the National Wildlife Research Center (NWRC) have been made possible through the initiative of HRH Prince Saud Al Faisal and under the guidance of AH Abuzinada. We thank RJ Hudson and RG White for commenting to an earlier version of the manuscript. We thank A. Muñoz-Garcia for help in PIC analyses. Experimental protocols on animals were approved by the NCWCD. Funding for this study was received from NCWCD/NWRC, the National Geographic Society (7348-02) and the National Science Foundation (JBW).

Appendices

SI. Total evaporative water loss (TEWL) measured during water budget experiments in hydrated and water-restricted arid-zone ungulate species.

Species	Hydration state	<i>n</i>	Body mass (kg)	TEWL (g·h ⁻¹)	Source
Dik-dik ^a (<i>Rhynchotragus kirkii</i>)	Hydrated	4	4.2	7.2	Maloiy 1973
	Water-restricted	4	3.6	3.4	Maloiy 1973
Thomson's gazelle ^a (<i>Gazella thomsonii</i>)	Hydrated	3	12.7	34.4	Taylor 1970
	Water-restricted	3	10.7	10.6	Taylor 1970
Dorcas gazelle ^b (<i>Gazella dorcas</i>)	Hydrated	9	16.0	45.0	Ghobrial 1970
	Water-restricted	—	—	—	—
Turkana goat ^a (<i>Capra hircus</i>)	Hydrated	5	17.5	47.4	Maloiy and Taylor 1971
	Water-restricted	5	14.8	19.7	Maloiy and Taylor 1971
Somali sheep ^a (<i>Ovis aries</i>)	Hydrated	5	21.5	59.1	Maloiy and Taylor 1971
	Water-restricted	5	18.3	24.4	Maloiy and Taylor 1971
Grant's gazelle ^a (<i>Gazella granti</i>)	Hydrated	3	25.0	48.7	Taylor 1970
	Water-restricted	3	21.2	28.7	Taylor 1970
Impala ^a (<i>Aepyceros melampus</i>)	Hydrated	2	38.0	62.9	Maloiy and Hopcraft 1971
	Water-restricted	2	32.3	25.9	Maloiy and Hopcraft 1971
Hartebeest ^a (<i>Alcelaphus buscelaphus</i>)	Hydrated	2	87.5	218.7	Maloiy and Hopcraft 1971
	Water-restricted	2	74.4	97.9	Maloiy and Hopcraft 1971
Arabian oryx ^c (<i>Oryx leucoryx</i>)	Hydrated	6	91.3	98.9	This study
	Water-restricted	7	81.8	30.0	This study
Fringe-eared oryx ^a (<i>Oryx beisa callotis</i>)	Hydrated	3	100.0	155.8	Taylor 1970
	Water-restricted	3	85.0	76.1	Taylor 1970
Cape eland ^a (<i>Taurotragus oryx</i>)	Hydrated	3	133.3	251.6	Taylor and Lyman 1967
	Water-restricted	3	113.3	167.7	Taylor and Lyman 1967
Somali donkey ^a (<i>Equus asinus</i>)	Hydrated	4	156.2	354.2	Maloiy 1970
	Water-restricted	4	132.2	141.8	Maloiy 1970
Wildebeest ^a (<i>Connochaetes taurinus</i>)	Hydrated	3	160.0	306.0	Taylor 1970
	Water-restricted	3	136.0	189.3	Taylor 1970
Camel ^d (<i>Camelus dromedarius</i>)	Hydrated	1	260.0	453.9	Schmidt-Nielsen et al.1957
	Water-restricted	1	221.0	151.6	Schmidt-Nielsen et al.1957
Zebu steer ^a (<i>Bos indicus</i>)	Hydrated	4	297.5	525.6	Taylor 1970
	Water-restricted	4	252.8	221.2	Taylor 1970

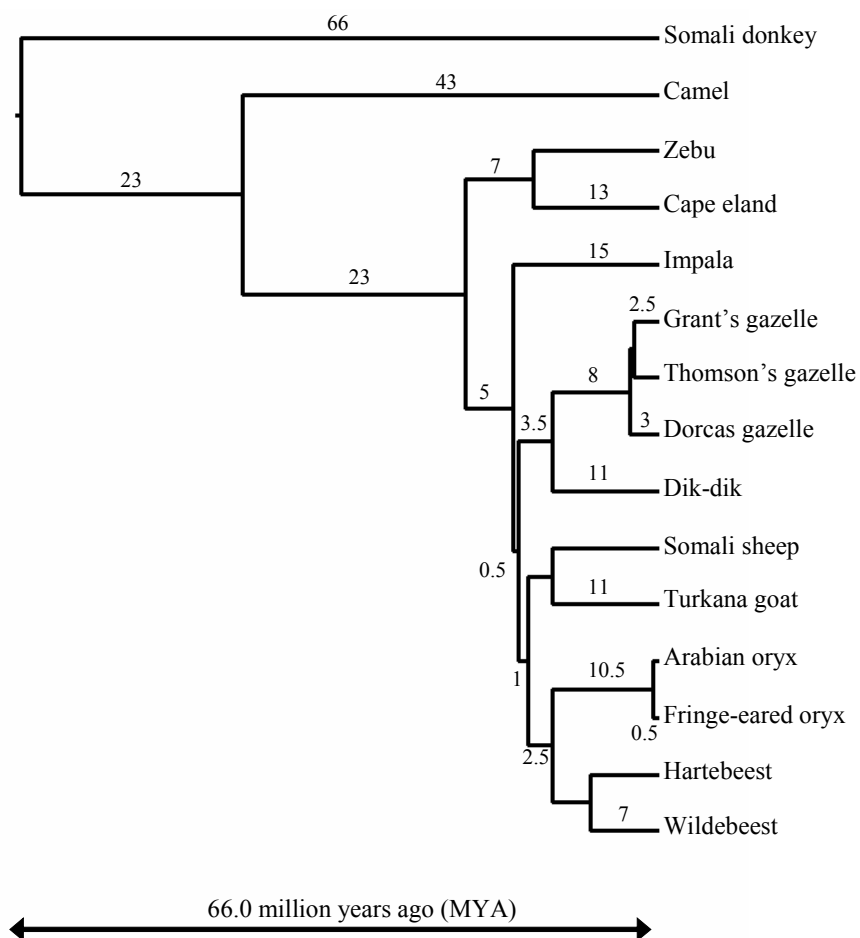
^a Indoor experiment with animals fed and watered ad libitum and then water-restricted to ca. 85% of initial body mass. Both treatments carried out at T_a of 22°C and 40°C at 12-hr intervals.

^b Outdoor experiment with dorcas gazelles fed and watered ad libitum, and maintained at T_a between 25°C and 45°C.

^c Outdoor experiment with Arabian oryx fed and watered ad libitum and then restricted in food and water to ca. 90% of initial body mass. T_a varied between 22°C and 37°C.

^d Outdoor experiment with camels fed and watered ad libitum and then water-deprived. Daily T_a varied between 25°C and 38°C.

S2. Hypothesis of phylogenetic cladogram for 15 species of arid-zone ungulates. Branch lengths expressed in million of years and estimated divergence times were derived from first fossil appearance and molecular clock estimates from a variety of recent publications (see S3).



S3. The manner in which molecular information were used to generate the hypothetical phylogenetic cladogram presented in S2 is discussed below.

The divergence time of 66 Mya between Artiodactyla and Perissodactyla follows the phylogeny of Prothero et al. (1988). The divergence of Camelidae from Ruminantia (44 Mya) is based on fossil records cited by Stanley et al. (1994). Interrelationships within the Bovidae family are based on fossil records cited by Gentry (1992) and on an array of recent molecular studies on this family (Hassanin and Douzery 1999, Matthee and Robinson 1999, Rebholz and Harley 1999, Matthee et al. 2001, Ropiquet and Hassanin 2005). Timings of radiation between Antilopinae and Bovinae subfamilies, Hippotragini and Alcelaphini clades, Antilopini and other Antilopinae clades, and *Bos* and *Taurotragus* genus followed the phylogeny of Hassanin and Douzery (1999). Caprini seem to have shared a common ancestor with Alcelaphini/Hippotragini in the middle-late Miocene (ca. 13.5 Mya), and a major radiation within this clade occurred during the late Miocene (ca. 11 Mya) (Ropiquet and Hassanin 2005). We used the phylogeny of Rehbolz and Harley (1999) to infer radiation times within the Antilopini clade, and Matthee and Robinson (1999) for the divergence time between the wildebeest (*Connochaetes taurinus*) and the hartebeest (*Alcelaphus buselaphus*). The impala (*Aepyceros melampus*) remains a problematic genus. We followed results of Hassanin and Douzery (1999), confirmed by Matthee et al. (2001), who suggested a basal position and a possible emergence from an Antilopinae common ancestor. The divergence time between the Arabian oryx (*Oryx leucoryx*) and the fringe-eared oryx (*Oryx beisa callotis*) was estimated at ca. 0.5 Mya, inferred from the divergence time between the Arabian oryx and the addax (*Addax nasomaculatus*) (i.e. 0.6–2.9 Mya; Hassanin and Douzery 1999).

S4. Comparison among regressions from conventional least squares (CLSR) and phylogenetic independent contrasts (PIC) methods for hydrated and water-deprived ungulates of arid environments.

Condition	<i>n</i>	Regression from CLSR					Regression from PIC				
		<i>a</i> *	<i>b</i> *	<i>r</i> ²	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i> ²	<i>F</i>	<i>P</i>
Hydrated	14	0.428	0.936	0.97	452.6	< 0.000	0.521	0.898	0.93	153.42	< 0.000
Water-deprived	13	0.081	0.971	0.96	293.9	< 0.000	-0.103	1.038	0.95	232.5	< 0.000

*"a" is intercept and "b" is slope of the allometric equation: $\text{Log [TEWL (g·h}^{-1}\text{)]} = a + b \times \text{Log [Body Mass (kg)]}$

ARTICLE 4

Physiological adjustments of sand gazelles (*Gazella subgutturosa*)
to a boom or burst economy: standard fasting metabolic rate,
total evaporative water loss and changes in
the sizes of organs during food and water restriction

Stéphane Ostrowski, Pascal Mésochina & Joseph B. Williams

Sous presse dans *Physiological and Biochemical Zoology*, 79(4).

Résumé en français

Problématique

Plusieurs études se sont penchées sur les mécanismes d'ajustement physiologique des ongulés désertiques sauvages à leur milieu, mais la plupart consistaient en expérimentations de courte durée avec un stress hydrique sévère et/ou l'exposition à de fortes T_a (Wilson 1989; Schmidt-Nielsen 1997). D'autres études sur les ongulés désertiques domestiques comme le dromadaire ont montré qu'ils répondaient à un stress hydrique aigu ou à un jeûne alimentaire de courte durée en diminuant leur métabolisme de base de 20 à 40% (Schmidt-Nielsen et al. 1967; Brosh et al. 1986; Choshniak et al. 1995). Il semble cependant difficile d'extrapoler ces résultats aux ongulés sauvages du désert, où la raréfaction des ressources en eau et nutriments du milieu est un phénomène courant du fait de la rareté et de l'irrégularité des précipitations, mais qui opère de manière progressive et durant des périodes prolongées. Notre précédente étude (Article 3) visait à reproduire en laboratoire ce processus de diminution progressive des ressources auquel les oryx d'Arabie sont confrontés in situ durant l'été, et de mesurer un certain nombre de paramètres physiologiques susceptibles d'expliquer les fluctuations métaboliques mesurées. Dans la présente étude, nous nous sommes intéressés à ces mêmes ajustements physiologiques chez la gazelle des sables (*Gazella subgutturosa*; 15–20 kg) en comparant leur réponse lors de restrictions en eau et en nutriments de longue et de courte durées.

Matériel et méthodes

L'étude a été menée au NWRC (voir Introduction) entre avril et août 2004. Après avoir sélectionné 18 gazelles des sables adultes, nous les avons attribuées au hasard soit à un groupe de contrôle (CTRL), soit à un groupe expérimental (EXPT₁ ou EXPT₂). Pendant les quatre mois qu'a duré l'expérimentation, les gazelles ont été gardées dans des enclos extérieurs de 10 m² et pesées tous les 6 jours à l'aide d'une balance électronique (± 0.1 kg).

La cohorte témoin (CTRL, $n = 6$) a reçu de la nourriture et de l'eau ad libitum pendant quatre mois. Le second groupe (EXPT₁, $n = 6$) a reçu le même régime, mais a été soumis en fin d'expérimentation à une diète alimentaire et hydrique totale pendant 4,5 jours, avant d'être mesuré, ce qui correspond au type d'expérimentations précédemment menées chez les espèces des milieux arides. Enfin, le troisième groupe (EXPT₂, $n = 6$) a reçu une ration d'eau et de nourriture, réduite toutes les deux semaines de 15%, soit une ration diminuée de 60–70% au terme des quatre mois d'expérimentation.

Ce dernier régime s'efforçait de reproduire en laboratoire le processus de diminution progressive des ressources hydriques et nutritives auquel les gazelles sont confrontées in situ durant l'été.

À la fin des quatre mois d'expérimentation, nous avons mesuré le métabolisme de repos et les pertes hydriques d'évaporation des gazelles des trois groupes en utilisant la méthode de la calorimétrie indirecte en chambre métabolique décrite dans l'introduction. Enfin, nous avons euthanasié les gazelles des groupes CTRL et EXPT₂ afin de pouvoir comparer le poids relatif de leurs principaux organes consommateurs d'oxygène.

Résultats et discussion

À l'issue de ces traitements expérimentaux, les gazelles du groupe CTRL avaient un métabolisme de repos de $2524 \pm 194 \text{ kJ j}^{-1}$, tandis que celles des groupes EXPT₁ et EXPT₂ avaient respectivement des métabolismes de $2101 \pm 232 \text{ kJ j}^{-1}$ et $1365 \pm 182 \text{ kJ j}^{-1}$, deux valeurs significativement inférieures à celle du groupe CTRL, et ceci même en tenant compte des pertes de poids enregistrées suite à la diète. Par ailleurs, les gazelles du groupe EXPT₂ avaient un métabolisme significativement inférieur à celles du groupe EXPT₁. Les gazelles progressivement restreintes en eau et en nourriture (EXPT₂) avaient un métabolisme de repos rapporté au kg de poids vif inférieur de 39,2% à celui des gazelles nourries et abreuvées ad libitum. En comparant le métabolisme de repos de la gazelle des sables à celui d'une sélection de 15 artiodactyles incluant des espèces des milieux tempérés et arides (froids et chauds), nous avons déterminé qu'elle avait un métabolisme de repos de 19,4% à 48,7% inférieur à celui des autres espèces.

Les pertes hydriques d'évaporation étaient en moyenne de $151,1 \pm 18,2 \text{ g H}_2\text{O j}^{-1}$ chez le groupe CTRL, de $138,5 \pm 17,53 \text{ g H}_2\text{O j}^{-1}$ chez le groupe EXPT₁ (diminution non significative par rapport à CTRL), et de $98,4 \pm 27,2 \text{ g H}_2\text{O j}^{-1}$ chez les groupes EXPT₂, soit pour ce dernier groupe une diminution à poids corrigé de 27,1% par rapport au groupe témoin. Les pertes hydriques d'évaporation enregistrées dans le groupe témoin étaient par ailleurs extrêmement réduites, représentant seulement 17,1% des prédictions allométriques pour un ongulé de ce poids. Rapportées à une unité de poids normalisée, elles représentaient $13,6 \text{ g H}_2\text{O kg}^{-0.898} \text{ j}^{-1}$, la valeur la plus basse jamais mesurée chez une espèce d'ongulé des milieux arides.

Les poids secs de l'intestin, des reins, de la peau, du muscle *Fibularis tertius*, du coeur et du foie des gazelles du groupe EXPT₂ étaient significativement inférieurs à ceux du groupe CTRL. Cette observation était en accord avec la perte de masse corporelle de $13,1 \pm 2,9\%$ observée chez les gazelles progressivement restreintes en nourriture et en eau pendant 4 mois. Cependant, après avoir extrait les lipides non structuraux qui

n'interviennent pas dans le budget respiratoire de l'organe, nous avons montré à l'aide d'une analyse de variance utilisant la masse corporelle des individus comme covariable que seuls les poids secs du foie, du coeur et du muscle étaient alors significativement plus légers chez les gazelles du groupe EXPT₂. Nous en avons donc conclu que la réduction disproportionnelle de la taille de ces trois organes par rapport à celle de la masse corporelle était responsable, au moins en partie, de la réduction de métabolisme de repos dans le groupe EXPT₂. Une analyse statistique plurifactorielle a aussi révélé que la réduction de la taille du foie pouvait expliquer 70,4% de la diminution du métabolisme dans cette cohorte. Cet organe semble donc jouer un rôle très important dans l'ajustement énergétique de la gazelle des sables. Il est en revanche surprenant de constater que chez cette espèce, ni l'intestin, ni le rumen, organes pourtant grands consommateurs en oxygène chez les ruminants et qui sont connus pour leur grande plasticité intra spécifique, ne semblent associés à la réduction de métabolisme observée lors de jeûne.

Il est également apparu que les gazelles exposées à une restriction chronique en nourriture et en eau utilisaient les lipides non structuraux déposés dans leurs organes comme source d'énergie. Concomitamment, ces mêmes gazelles semblaient stocker des lipides non structuraux au niveau de leur cerveau. La teneur en lipides non structuraux dans cet organe était en effet plus élevée chez les gazelles du groupe EXPT₂ que chez celles du lot témoin. La raison de ce phénomène n'est pas connue, mais il pourrait traduire un mécanisme de stockage d'énergie sélectif et spécifique au cerveau, qui sécuriserait ainsi son approvisionnement énergétique indépendamment de celui d'organes moins vitaux.

Nous n'avons pas euthanasié les gazelles du groupe EXPT₁ car il était peu vraisemblable qu'une réduction significative de la taille des organes ait pu avoir lieu après seulement 4,5 jours de jeûne. Il est possible que la réduction de métabolisme de repos mesurée chez les animaux de cette cohorte provienne de l'arrêt de réactions métaboliques collatérales issues de l'assimilation des nutriments ou encore de la diminution spécifique de certaines réactions métaboliques tissulaires. Il semblerait donc que la réduction de la consommation en oxygène chez les gazelles exposées à une période prolongée de restriction en nourriture et en eau s'explique avant tout par la diminution disproportionnée de la taille de certains organes et notamment du foie. La consommation d'oxygène diminuant, il est probable que la fonction respiratoire baisse d'intensité, réduisant par la même les pertes d'évaporation respiratoires. Cette association est suggérée par l'absence de différence entre les indices d'économie hydrique (ratio des pertes hydriques d'évaporation par le métabolisme de repos) des différents groupes expérimentaux de gazelles.

Abstract

To test the hypothesis that desert ungulates adjust their physiology in response to long-term food and water restriction, we established 3 groups of sand gazelles (*Gazella subgutturosa*), one that was provided food and water ($n = 6$; CTRL) ad libitum for 4 months, one that received ad libitum food and water for the same period, but was deprived of food and water for the last 4.5 days ($n = 6$; EXPT₁), and one that was exposed to 4 months of progressive food and water restriction ($n = 6$; EXPT₂), the latter an experimental regime designed to mimic conditions in a natural desert setting. At the end of the 4 month experiment, we measured standard fasting metabolic rate (SFMR) and total evaporative water loss (TEWL) of all sand gazelles and determined lean dry mass of organs of gazelles in CTRL and EXPT₂. Gazelles in CTRL had a mean SFMR of $2524 \pm 194 \text{ kJ d}^{-1}$, whereas gazelles in EXPT₁ and EXPT₂ had a SFMR of $2101 \pm 232 \text{ kJ d}^{-1}$ and $1365 \pm 182 \text{ kJ d}^{-1}$, respectively, values that differed significantly when we controlled for differences in body mass. Gazelles had a TEWL of $151.1 \pm 18.2 \text{ g H}_2\text{O d}^{-1}$ in CTRL, $138.5 \pm 17.53 \text{ g H}_2\text{O d}^{-1}$ in EXPT₁, and $98.4 \pm 27.2 \text{ g H}_2\text{O d}^{-1}$ in EXPT₂. For the latter group mass-independent TEWL was 27.1% of that of CTRL. We found that normally hydrated sand gazelles had a low mass-adjusted TEWL compared to other arid-zone ungulates, $13.6 \text{ g H}_2\text{O kg}^{-0.898} \text{ d}^{-1}$, only 17.1% of allometric prediction, the lowest ever measured in an arid-zone ungulate. After 4 months of progressive food and water restriction, dry lean mass of liver, heart and muscle of gazelles in EXPT₂ was significantly less than that of these same organs in CTRL group even when we controlled for body mass decrease. Decreases in the dry lean mass of liver explained 70.4% of the variance of SFMR in food- and water-restricted gazelles. As oxygen demands decreased because of reduced organ sizes, gazelles lost less evaporative water, most likely because of a decreased respiratory water loss.

Introduction

The deserts of the Arabian Peninsula are among the most austere of terrestrial environments, with low, unpredictable rainfall, and high ambient temperature (T_a), often in excess of 45°C during summer. There exist few sources of drinking water, so animals must rely on food resources for both their food and water requirements. They experience long periods of drought, sometimes 6–8 months, punctuated by brief rainfall after which plants become green and succulent for a short period. Thereafter vegetation dries in response to heat, making nutrients and water progressively less available until the next pulse of rain (Louw and Seely 1982). Deserts are an unlikely habitat for large- and medium-sized herbivores because they cannot escape the

daytime heat as do small burrowing mammals and because they need large quantities of vegetation to meet their daily energy and water requirements. Yet deserts of Saudi Arabia are home to the Arabian oryx (*Oryx leucoryx*; 80–100 kg), and to three species of medium-sized wild herbivores (10–40 kg); the Nubian ibex (*Capra ibex nubiana*), the mountain gazelle (*Gazella gazella*), and the sand gazelle (*G. subgutturosa*) (Mallon and Kingswood 2001).

Previous studies that investigated flexibility of physiological phenotype of wild ungulates to desert conditions consisted of short-term experiments that lasted several days to a few weeks; most involved acute water stress and/or exposure to high T_a (Wilson 1989; Schmidt-Nielsen 1997). In these experiments responses of arid-zone ungulates to water deprivation were evaluated by measuring water intake and avenues of water loss. Total evaporative water loss was estimated in these studies by subtracting water loss in urine and feces from total water intake. When deprived of water, ungulates typically lost body mass in these experiments and reduced their evaporative water loss by 25% to 55% (Taylor and Lyman 1967; Maloiy 1970; Taylor 1970; Maloiy and Hopcraft 1971). Studies on domestic desert ungulates have indicated that they respond to acute water deprivation or short-term food restriction by lowering their metabolic rate by 20% to 40% (Schmidt-Nielsen et al. 1967; Brosh et al. 1986; Choshniak et al. 1995).

The ability to extrapolate these findings to a natural setting where both food and water supplies progressively deteriorate over months remains uncertain. Given a pattern of long periods of increasingly poorer quality food (Spalton 1999), one might predict that wild herbivores have evolved the capability to adjust their physiology depending on resource abundance. However, whether they alter their physiology in a similar way that they do when exposed to acute food and water restriction, and if they do, the magnitude of these changes, relative to variation in environment, is poorly known.

Many herbivorous desert mammals show a reduction of resting metabolic rate when deprived of food (Merkt and Taylor 1994; Choshniak et al. 1995). The physiological mechanisms involved in this process may include: (i) reducing the size of organs such as digestive tract, liver, kidney and heart, some of which are thought to have high mass-specific rates of oxygen consumption (Martin and Fuhrman 1955; Konarzewski and Diamond 1995; Finegan et al. 2001); and/or (ii) reducing the rates of tissue specific oxygen consumption mediated by functions such as protein synthesis, and metabolite and ion transport across cell membranes (Ferraris and Diamond 1989; Rolfe and Brown 1997). Evidence seems to support the existence of the latter mechanism among desert rodents. Several of these species use torpor to reduce metabolic rate when food is restricted (Degen 1997; Bae et al. 2003), a process that

translates to a decrease in body temperature and presumably the slowing of biochemical reactions in tissues. The golden spiny mouse (*Acomys russatus*), “switches” resting metabolic rate to a lower level within a day when food intake is reduced to half the amount required for maintenance, without using torpor. This rapid change may indicate a reduction of the rate of energy-consuming processes, rather than the size of organs (Merkt and Taylor 1994).

Fewer efforts have been dedicated to understanding the plasticity of total evaporative water loss (TEWL), the sum of respiratory and cutaneous water losses, to ungulates exposed to drought conditions. For species that inhabit deserts, phenotypic advantages attributable to a diminution of metabolic rate during periods of food restriction would include reduced TEWL because ventilation frequency and/or tidal volume would be decreased, resulting in reduced respiratory water loss (Willmer et al. 2000).

The rate of food consumption of desert herbivores is thought to be mediated by water in plants (Macfarlane and Howard 1972) and among mammals herbivores typically have high rates of water turn-over (Nagy and Peterson 1988). Recently Ostrowski et al. (in press) have subjected Arabian oryx, a large desert ungulate, to progressive food and water restriction over a 5-month period that ended in them receiving less than one-half of their normal requirements when fed ad libitum. The authors showed that oryx reduced their mass-specific standard fasting metabolic rate (SFMR) and TEWL by 16% and 26%, respectively.

In the present study, we examined the relationships among SFMR, TEWL and the sizes of organs in sand gazelles exposed to a long-term food and water restriction. Sand gazelles (15–20 kg) are capable of surviving prolonged drought in Central Asia and the Arabian Peninsula, including the Rub' al-Khali, one of the driest deserts in the world (Meigs 1953). We hypothesized that a progressive restriction of food and water over a long period of time would result in organ size of gazelles, leading to a reduction in overall resting metabolism and TEWL. In order to place earlier work on ungulates in a more realistic ecological setting, we compared the effects of short-term food and water deprivation with the effects of progressive, long-term, food and water restriction as encountered in free-ranging conditions. During short-term food and water deprivation, SFMR and TEWL may be reduced because of immediate adjustment of tissue metabolism. However when food and water intake decrease during prolonged periods, such as during summer drought, organs involved in anabolism (digestive tract, liver), in oxygen transport to the tissues (heart) and activity (muscles) may shrink resulting in a lower total oxygen consumption and a decreased evaporative water loss.

Materials and methods

Animals and experimental design

We conducted this study at the National Wildlife Research Center (NWRC), Taif, Saudi Arabia (21°17' N, 40°40' E) between April and August 2004. After selecting 18 adult male sand gazelles, we randomly assigned them either to a control group (CTROL; $n = 6$) or to one of two experimental groups (EXPT₁ and EXPT₂; $n = 6$ each). Gazelles in the three groups had similar initial body masses ($F_{2,17} = 1.30$, $P = 0.3$) and similar tarsus length ($F_{2,17} = 0.08$, $P > 0.7$). During the entire experiment gazelles were kept individually in 10 m²-outdoor pens and weighed (± 0.1 kg) every 6th day on an electronic platform scale (Mod. 561 SG, GIM, Beauprout, France).

For 4 months, we provided gazelles in CTROL and EXPT₁ with 600 g d⁻¹ of dry alfalfa (*Medicago sativa*; min. 15% crude protein) and 1.5 L H₂O d⁻¹, quantities 10–15% above their average daily requirements (Ostrowski unpublished). At the end of the 4-month period, we deprived gazelles in EXPT₁ of food and water for 4.5 days and thereafter we measured their SFMR and TEWL. For gazelles in EXPT₂, we reduced food and water intake by 15% every 3 weeks during 4 months, from CTROL levels down to 220 g d⁻¹ of dry alfalfa and 0.55 L H₂O d⁻¹, a 60–70% reduction. For this latter group, we waited 3 weeks after the final level of food and water was reached, before taking measurements of SFMR and TEWL.

Measurement of SFMR and TEWL

We measured minimum SFMR and TEWL for gazelles in all groups during the day, their resting phase, at the beginning and end of the acclimation period, using standard flow-through respirometry and hygrometry methods (Gessaman 1987; Williams et al. 2001). Because of residual microbial activity in the rumen after 2 days of fasting, measurements of true basal metabolism may be difficult to achieve in ruminants (Hudson and Christopherson 1985; Blaxter 1989). Before measuring their SFMR and TEWL, we deprived gazelles in CTROL and EXPT₂ of food for 50 h, an appropriate fasting interval to achieve stable values of SFMR in Arabian oryx (Williams et al. 2001).

Gazelles were placed in a water-jacketed metabolic chamber constructed of welded sheets of galvanized steel (inner chamber: 90 cm × 89.5 cm × 35 cm) that had a Plexiglas door with a rubber gasket, which, when bolted shut, rendered the system airtight. Prior to each measurement, we checked for air leaks around the lid using a solution of soap and water. During measurements, T_a within the chamber was controlled by a Neslab circulating water bath (RTE-140) at $30 \pm 0.5^\circ\text{C}$, a temperature within the thermoneutral zone of many tropical ungulates (Parker and Robbins 1985). Gazelles were placed on a wire-mesh platform over a layer of mineral

oil that trapped feces and urine, excluding both as a source of evaporative water during measurements. During experiments, air under positive pressure from a compressor coursed through two large (100 cm × 21 cm) drying columns containing anhydrous CaSO₄ (Drierite, W. A. Hammond Drierite Company, Xenia, OH, USA), through a mass-flow controller set at 40 L min⁻¹ (model 2925V, Tylan General Inc., San Diego, CA, USA, calibrated against a primary standard traceable to the NIST by Flow Dynamics Inc., Scottsdale, Arizona, USA), then into the chamber. A sample of exiting air was routed to a dew-point hygrometer (model M4-DP, General Eastern, Wilmington, MS, USA) and then to columns of Silica gel, Ascarite, and Silica gel (Thomas Scientific, Swedesboro, NJ, USA) to remove water and CO₂ from the air stream, before entering the O₂-analyzer (model S3A-II, Applied Electrochemistry, Pittsburgh, PA, USA). Our dewpoint hygrometer was calibrated using a dewpoint generator and found to be accurate within < 2%. Dry inlet air was assumed to be 20.95% oxygen (Blaxter 1989). Outlet air had a relative humidity that was always below 25% (Lasiewski et al. 1966). Lying gazelles remained inside the chamber for 4–5 h before we initiated our recordings. After this time, when traces of oxygen consumption were stable, we recorded O₂ concentration, dew point of outlet air, temperature of the dew point hygrometer and T_a within the chamber every min for at least 15 min with a data logger (model 21X, Campbell Scientific, Logan, UT, USA). We calculated rates of oxygen consumption using equation 4 of Hill (1972). We used the relationship 20.08 J ml O₂⁻¹ to convert oxygen consumption to heat production (Schmidt-Nielsen 1997). Evaporative water loss was calculated using: TEWL = [(V_eρ_{out} - V_iρ_{in})] × 1.44 × 10⁻³, where TEWL is in g·d⁻¹, ρ_{in} and ρ_{out} are the absolute humidity (g H₂O m⁻³) of inlet air and outlet air, respectively, V_i is the flow rate (ml min⁻¹) of air entering the chamber and V_e is the flow rate (ml min⁻¹) of exiting air. To incorporate a correction of saturated vapor pressure at the dewpoint to STP, we determined absolute humidity using the equation: ρ (g m⁻³) = (216.7e_s / (T_{dp} + 273.15)) · (P₀ (T_{dp} + 273.15)) / (P_a (T₀ + 273.15)), where e_s is the saturation vapor pressure (mbar) at a given dew point, T_{dp} is the temperature (°C) of the air in the dew point hygrometer, P₀ is standard pressure (1013 mbar), P_a is barometric pressure (mbar), and T₀ is standard temperature (0°C). We calculated V_e = V_i - [V_{O₂}(1 - RQ)] + V_{H₂O} following Williams and Tieleman (2000). In this equation, V_i (ml min⁻¹) and V_{O₂} (ml min⁻¹), the rate of oxygen consumption, are known, the respiratory quotient (RQ) is assumed to equal 0.71 (Robbins, 1993), and the rate of water loss, V_{H₂O} (ml min⁻¹) is calculated as: V_{H₂O} = ρ (V_i + V_{CO₂} - V_{O₂}) / (1 - ρ). The latter equation is derived from the absolute humidity ρ = V_{H₂O} / (V_i + V_{CO₂} - V_{O₂} + V_{H₂O}), the fraction of water in air flowing through the dew point hygrometer. V_{CO₂} is the rate of CO₂ production (ml min⁻¹).

Measurement of skin surface and organ dry lean mass

After respirometry measurements, gazelle in CTROL and EXPT₂ groups were anaesthetized with intramuscular injection of etorphine hydrochloride, a potent opioid agent, and euthanatized by intravenous injection of sodium pentobarbital, a procedure recommended by the American Veterinary Medicine Association (2001). We dissected out their brain, heart, liver, kidneys, rumen, intestine, skin, and one muscle of the pelvic limb (*Fibularis tertius* muscle) on the left side of the body. To estimate the surface area of the skin, we traced its outline on plastic film, cut out its replica, and weighed the resulting piece of plastic. We converted weight to surface area by weighing pieces of plastic film with known area, then multiplying by the total weight. Internal organs, muscle and skin were weighed, then cut into 2-cm² pieces, dried to constant mass for 6 days at 65°C, and weighed on an electronic balance (Sauter model RE 1614) to ± 0.1 g. Dried tissues were then ground twice in an electric grinder, placed in a plastic container, and stored at -70°C for 1–2 weeks pending further analysis.

To extract lipids from tissues we filled pre-dried extraction thimbles with 3 ± 0.1 g of homogenized dry tissue, dried thimbles and contents to constant mass at 65°C and then extracted them in a Soxhlet fat extractor (Behr / Labor-Technik GmbH, Germany). Preliminary tests showed that constant lean dry mass was achieved after 6 hr of extraction using petroleum ether as a nonpolar solvent at 90°C (Dobush et al. 1985). We used an extraction time of 9 hr for all samples. After extraction of lipids, we dried the thimble plus contents to constant mass to determine lean dry mass. Percent fat removed was calculated as: $\text{Fat (\%)} = 100 \times [(\text{dry mass sample} - \text{lean dry mass sample}) / \text{dry mass sample}]$.

Statistical analysis

We verified normality and homoscedasticity of variables with Kolmogorov-Smirnov goodness of fit and Levene's tests, respectively (Zar 1996). Proportions were arcsine square-root transformed before performing parametric statistics (Zar 1996). We used ANCOVA to test for difference in SFMR and TEWL between groups. When comparing 3 groups, we ran post hoc Newman-Keuls multiple range tests to explore for statistical differences. To compare parameters between treatments and times we used either repeated measures ANOVAs or two-tailed *t*-tests after sequential Bonferroni correction in the level of significance (Rice 1989; Sokal and Rohlf 1995). Statistical significance was accepted at $P = 0.05$. Means are reported ± 1 S.D. Also we consistently tested the interaction between covariates and fixed factors although we do not always report the results of insignificant interactions.

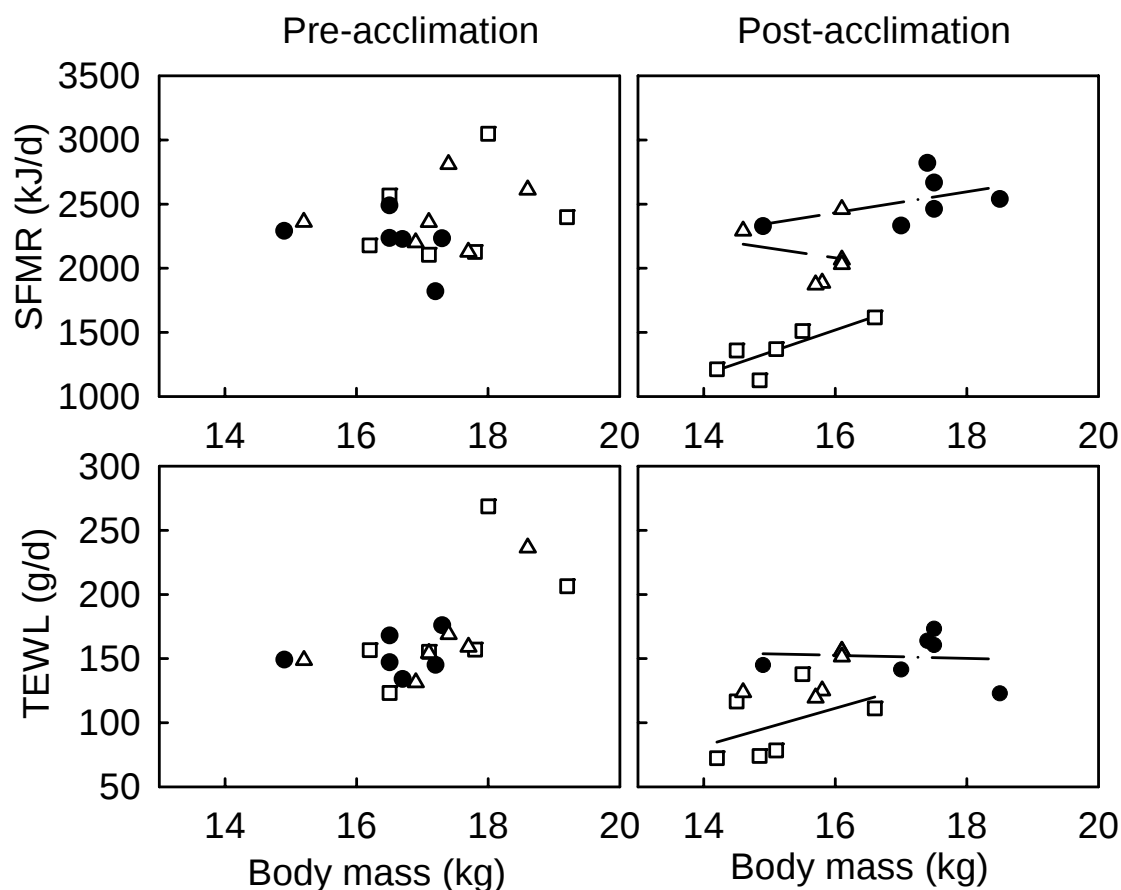


Figure 1. Standard fasting metabolic rate (SFMR) and total evaporative water loss (TEWL) as a function of body mass for *Gazella subgutturosa* assigned to (i) a prolonged food and water restriction (open square symbols), (ii) 4.5 days of fasting after being fed and watered ad libitum (open triangle symbols) or (iii) fed and watered ad libitum (solid circle symbols); before (pre-acclimation) and after (post-acclimation) acclimation to the three different food and water regimens. Lines indicate significant differences between groups acclimated to the different regimens.

Results

Body mass

After 4 months of acclimation, gazelles in CTROL and EXPT₁ weighed 17.1 ± 1.2 kg and 17.0 ± 0.6 kg respectively, an insignificant change from their mean masses at the beginning of the experiment ($F_{1,5} < 4.9$, $P > 0.05$). After 4.5 days of food and water deprivation gazelles in EXPT₁ weighed on average 15.7 ± 0.6 kg, a loss of 1.4 ± 0.6 kg or $8.1 \pm 3.1\%$ of their initial body mass. Gazelles in EXPT₂ weighed on average 15.2 ± 0.9 kg, resulting from the gradual loss of 2.3 ± 0.6 kg or $13.1 \pm 2.9\%$ over the 4-month period of progressive food and water restriction. Repeated ANOVA with treatment and time included as fixed effects and body mass as the dependent variable

showed a significant effect of time $\times$ treatment ($F_{2,15} = 33.9$, $P < 0.0001$). At the end of the experiment, mean body masses of gazelles in EXPT₁, after 4.5 days of starvation, and EXPT₂, after 4 months of progressive food and water restriction, were not significantly different but both were lower than those of gazelles in CTROL (Newman-Keuls, $P < 0.05$).

Standard fasting metabolic rate

Before acclimation, SFMR averaged 110.3 ± 10.9 L O₂ d⁻¹ or 2215 ± 218 kJ d⁻¹ ($n = 6$) for gazelles in CTROL, 120.1 ± 12.8 L O₂ d⁻¹ or 2411 ± 257 kJ d⁻¹ ($n = 6$) for those in EXPT₁, and 119.7 ± 18.1 L O₂ d⁻¹ or 2403 ± 363 kJ d⁻¹ ($n = 6$) for those in EXPT₂, values that did not differ significantly ($F_{2,15} = 0.90$, $P = 0.42$) (Figure 1). After 4 months, SFMR for the CTROL group averaged 125.7 ± 9.6 L O₂ d⁻¹ or 2524 ± 194 kJ d⁻¹, 104.6 ± 11.6 L O₂ d⁻¹ or 2101 ± 232 kJ d⁻¹ for the EXPT₁ group, and 68.0 ± 9.0 L O₂ d⁻¹ or 1365 ± 182 kJ d⁻¹ for the EXPT₂ group. An analysis of covariance indicated that, after treatment SFMR differed significantly between groups ($F_{2,14} = 25.7$, $P < 0.0001$) (Figure 1). Because some of the reduction in SFMR for gazelle in the EXPT₁ and EXPT₂ groups might have been attributable to loss of body mass (Kleiber 1975), we calculated the difference between pre- and post-treatment body mass as the independent variable and the difference in SFMR between initial and final as the dependent variable for each individual of the three groups, and tested for an interaction. Finding none ($F_{2,12} = 0.89$, $P > 0.4$), we reran the analysis with the interaction term removed and found no effect of the difference in body mass ($P > 0.05$) but a significant effect of the treatments ($F_{2,14} = 7.66$, $P < 0.006$). The mass-independent decrease of SFMR was significantly larger in EXPT₂ than in EXPT₁ and both were significantly different from CTROL (Newman-Keuls, $P < 0.05$). Treatments alone explained 79.6% of the difference in SFMR between groups ($F_{2,15} = 34.2$, $P < 0.0001$). Mass-specific SFMR of gazelles in EXPT₂ was 39.2% lower than those in CTROL.

Total evaporative water loss

Initial measurements of TEWL at 30°C did not differ between groups ($F_{2,15} = 0.64$, $P = 0.54$) and averaged 165.8 ± 16.2 g H₂O d⁻¹ ($n = 18$). After 4 months, TEWL of CTROL group averaged 151.1 ± 18.2 g H₂O d⁻¹ whereas TEWL of EXPT₁ averaged 138.5 ± 17.5 g H₂O d⁻¹ and TEWL of EXPT₂ was 98.4 ± 27.2 g H₂O d⁻¹. An analysis of covariance indicated that TEWL differed significantly between treatments ($F_{2,14} = 4.72$, $P < 0.03$, Figure 1).

Table 1. Mean ($\pm$ SD) organ masses of sand gazelles (*Gazella subgutturosa*) fed and watered ad libitum (CTRL) and food- and water-restricted (EXPT2) for 4 months.

	Wet mass (% body mass)‡			Dry mass (g)			Dry lean mass (g)		
	CTRL	EXPT2	P§	CTRL	EXPT2	P	CTRL	EXPT2	P
Brain	0.40 $\pm$ 0.04	0.39 $\pm$ 0.02	0.46	14.65 $\pm$ 1.31	13.75 $\pm$ 0.71	0.17	7.96 $\pm$ 0.65	6.97 $\pm$ 0.34	0.009*
Heart	0.99 $\pm$ 0.03	0.88 $\pm$ 0.07	0.008*	44.03 $\pm$ 3.91	26.60 $\pm$ 3.97	<0.0001*	31.79 $\pm$ 0.93	25.15 $\pm$ 2.99	<0.001*
Intestine	1.31 $\pm$ 0.15	1.47 $\pm$ 0.34	0.33	52.33 $\pm$ 6.49	36.13 $\pm$ 6.59	0.0016*	35.24 $\pm$ 6.72	34.44 $\pm$ 6.42	0.83
Kidneys	0.35 $\pm$ 0.02	0.37 $\pm$ 0.02	0.14	12.9 $\pm$ 1.34	11.30 $\pm$ 0.33	0.016*	11.55 $\pm$ 1.14	10.76 $\pm$ 0.32	0.13
Liver	1.54 $\pm$ 0.11	1.12 $\pm$ 0.07	<0.001*	77.03 $\pm$ 7.38	40.43 $\pm$ 4.10	<0.0001*	70.53 $\pm$ 7.40	38.41 $\pm$ 4.10	<0.0001*
Muscle†	0.12 $\pm$ 0.01	0.10 $\pm$ 0.01	0.009*	5.45 $\pm$ 0.32	4.00 $\pm$ 0.20	<0.0001*	5.04 $\pm$ 0.30	3.87 $\pm$ 0.19	<0.0001*
Rumen	1.67 $\pm$ 0.17	1.78 $\pm$ 0.25	0.41	58.15 $\pm$ 10.47	44.03 $\pm$ 9.35	0.034*	47.96 $\pm$ 7.14	42.56 $\pm$ 9.13	0.28
Skin	6.92 $\pm$ 0.28	7.25 $\pm$ 0.50	0.15	478.90 $\pm$ 24.78	436.95 $\pm$ 18.96	0.009*	439.35 $\pm$ 8.25	422.20 $\pm$ 17.46	0.054

§Significant *P* values after sequential Bonferroni correction are indicated by an asterisk.‡Wet mass is expressed as percentage of total body mass, and was arcsine-square root transformed before performing *t*-tests.†Only includes left *Fibularis tertius* muscle.

We also tested whether treatment alone explained the difference in TEWL as we had done for SFMR. After finding no significant interaction term ($F_{2,12} = 1.21$, $P = 0.33$), we eliminated it and found no effect of the difference in body mass ($F_{1,14} = 0.47$, $P = 0.51$). Mass-independent TEWL was significantly lower for gazelles in EXPT₂ than for those in EXPT₁ and CTRL, but was not significantly different between these two latter groups (Newman-Keuls, $P < 0.05$). Treatment alone explained 61.1% of the differences in TEWL between groups ($F_{2,15} = 14.3$, $P < 0.001$). Corrected for body mass, TEWL of gazelles in EXPT₂ after acclimation was 27.1% and 26.5% lower than in CTRL and EXPT₁, respectively.

Standard fasting metabolic rate and organ masses

The organ masses of gazelles in CTRL differed from those in EXPT₂ (Table 1). The sum of the wet masses of brain, heart, intestine, kidneys, liver, *Fibularis tertius* muscle, rumen and skin was larger for gazelles in CTRL (2277 ± 155 g, $n = 6$) than in EXPT₂ (2029 ± 46 g, $n = 6$, $t = 3.8$, $P = 0.004$). This difference was maintained when we excluded skin from the comparison (*d.f.* = 10, $t = 3.3$, $P = 0.008$). When the size of each organ was expressed as a proportion of total body mass, the liver was significantly smaller in food and water deprived individuals than in those fed and watered ad libitum (Table 1).

Table 2. Mean ($\pm$ SD) lipid content of organs collected on sand gazelles (*Gazella subgutturosa*) fed and watered ad libitum (CTRL) and food- and water-restricted (EXPT₂) for 4 months.

Organ	Lipid content (% dry mass)			P§
	CTRL (<i>n</i> = 6)	EXPT ₂ (<i>n</i> = 6)	Change (%)	
Brain	45.58 $\pm$ 0.63	49.28 $\pm$ 0.51	+3.7	< 0.0001
Heart	27.30 $\pm$ 6.84	5.10 $\pm$ 3.24	−22.2	< 0.0001
Intestine	32.39 $\pm$ 11.27	4.73 $\pm$ 2.27	−27.7	< 0.0001
Kidneys	10.30 $\pm$ 2.31	4.52 $\pm$ 1.35	−5.8	0.0003
Liver	8.48 $\pm$ 1.61	4.87 $\pm$ 1.52	−3.6	0.0024
Muscle†	7.31 $\pm$ 0.81	3.20 $\pm$ 1.13	−4.1	0.0001
Rumen	17.17 $\pm$ 3.00	3.35 $\pm$ 1.41	−13.8	< 0.0001
Skin	8.57 $\pm$ 3.64	3.47 $\pm$ 1.32	−5.1	0.0042

§All *P* values were significant after sequential Bonferroni correction.
†Only includes left *Fibularis tertius* muscle.

We compared the dry masses of each organ between treatment and control groups and found that all of them differed apart of the brain and rumen. However, after extracting fat from these samples the difference was no longer significant for intestine, kidneys, rumen, and skin (Table 1). Except for the brain, the proportion of lipid in organs was significantly higher for gazelles in CTRL than in EXPT₂ (Table 2). We also compared the lean dry masses of each organ between gazelles in CTRL and EXPT₂ using an ANCOVA with body mass as covariate. In this analysis, we found that the lean dry mass of the liver, heart and muscle was significantly smaller for gazelles under long-term food and water restriction ($F_{1,10} > 11.3$, $P < 0.009$). We calculated the relationship between SFMR and body mass, and between the lean dry mass of each organ and body mass for the entire data set (Table 3). The association between SFMR in kJ d^{-1} and body mass (*M*) in grams was given by the equation $\text{SFMR} = -3689.92 + 0.349M$ ($r^2 = 0.61$, $F_{1,11} = 17.9$, $P = 0.002$). The lean dry masses of the brain, heart, liver, kidneys, and muscle were closely associated with body mass but not the intestine, rumen and skin (Table 3). To alleviate the effect of body mass in the relationship between SFMR and lean dry masses of organs, we calculated the residual SFMR of each gazelle (measured SFMR minus predicted SFMR) and the residual of each organ dry lean mass (measured organ mass minus predicted mass). We calculated the correlation of residual SFMR with those of each organ and found that those for the liver, heart and muscle were significant (Table 3; Figure 2).

Table 3. Regressions of standard fasting metabolic rate (SFMR; kJ d^{-1}) and lean dry organ masses (g) versus body mass (g) for 12 sand gazelles (*Gazella subgutturosa*). r_1^2 is the fraction of the variance explained by body mass, P_1 is the significance level of the regression line, r_2 is the coefficient of correlation between residuals of SFMR and of organ mass, and P_2 is the significance level of this correlation.

y	Regression equation	r_1^2	P_1	r_2	P_2
SFMR	$-3689.92 + 0.349 \text{ mass}$	0.61	0.002	–	–
Brain	$1.71 + 0.00035 \text{ mass}$	0.47	0.008	0.11	0.732
Heart	$0.28 + 0.002 \text{ mass}$	0.33	0.029	0.74	0.005
Intestine	$19.87 + 0.00092 \text{ mass}$	0.05	0.503	0.11	0.723
Kidneys	$4.05 + 0.00044 \text{ mass}$	0.45	0.009	0.25	0.424
Liver	$-96.86 + 0.009 \text{ mass}$	0.55	0.003	0.85	< 0.001
Muscle†	$-1.12 + 0.00035 \text{ mass}$	0.57	0.002	0.75	0.004
Rumen	$4.47 + 0.003 \text{ mass}$	0.11	0.151	0.15	0.630
Skin	$369.20 + 0.004 \text{ mass}$	0.03	0.264	0.28	0.380

†Only includes left *Fibularis tertius* muscle.

We therefore conclude that the reduced size of these organs contributed disproportionately to the low SFMR in gazelles that endured food and water restriction. Moreover our data suggest that part of the reduction in organ size is accomplished by reduction in non-polar lipid content (Table 2).

We searched for the best one-parameter model that would predict variation of residual SFMR. We designed a stepwise multiple regression with residual SFMR as dependent variable, treatment as a categorical independent effect, and rumen, intestine, skin dry lean masses, residuals of brain, heart, kidneys, liver, and muscle as continuous independent effects. We found that the effect of residual liver was the most predictive one-parameter model ($F_{1,10} = 27.2$, $P < 0.001$), and explained 70.4% of the variability of residual SFMR.

Total evaporative water loss and skin

After 4 months of progressive food and water restriction, skin surface was $5271 \pm 404 \text{ cm}^2$ for gazelles in CTROL, and $4870 \pm 62 \text{ cm}^2$ in EXPT₂, results that were significantly different ($F_{1,11} = 5.8$, $P = 0.03$). The association between skin surface area (SA; cm^2) and body mass (M) in grams was given by the equation; $SA = 2099.2 + 0.184M$ ($r^2 = 0.55$, $F_{1,11} = 14.7$, $P = 0.003$).

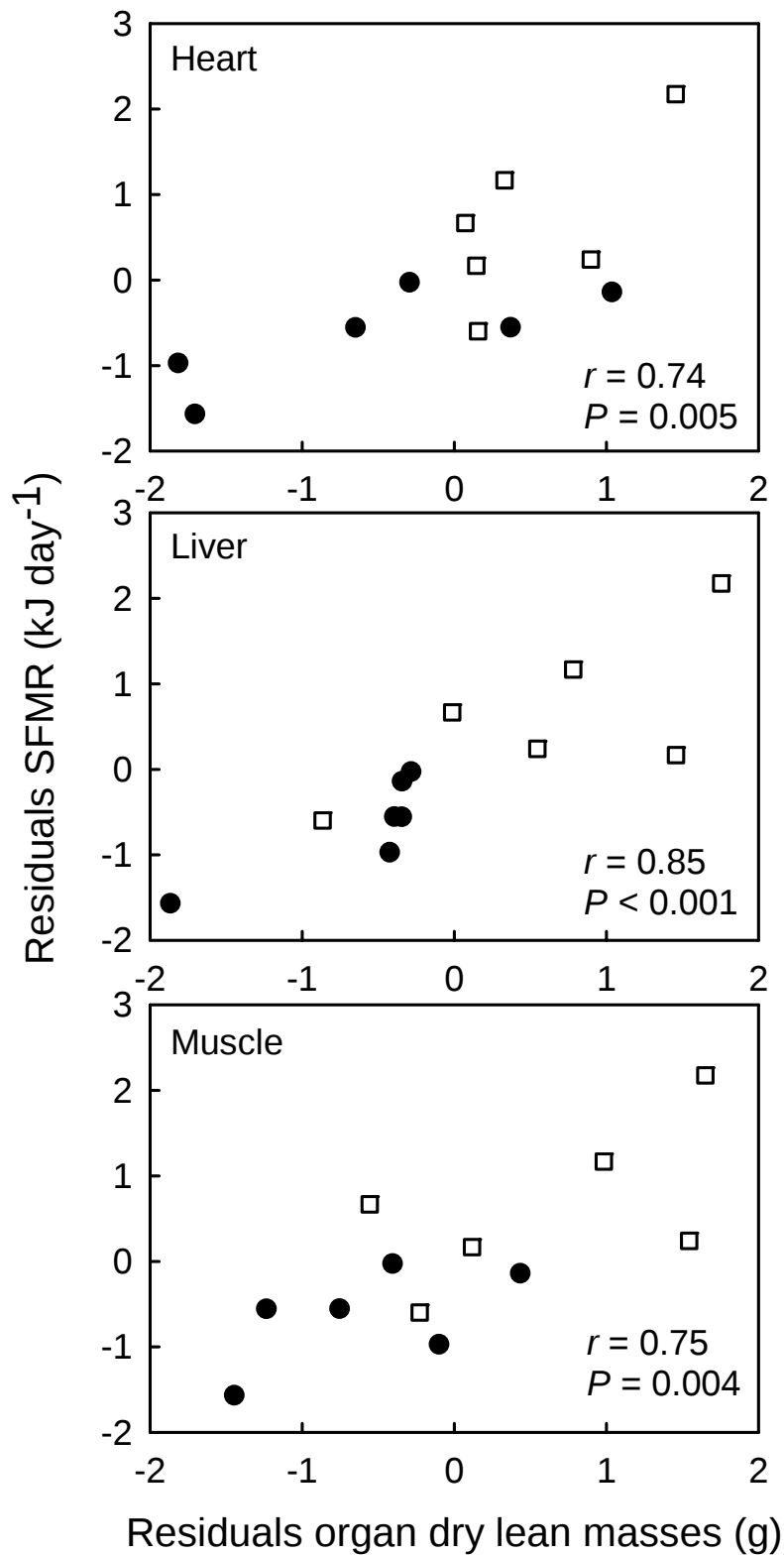


Figure 2. The relationship between residuals of organ dry lean masses to body mass and residuals of standard fasting metabolic rate to body mass in sand gazelles *Gazella subgutturosa*. Open squares represent gazelles fed and watered ad libitum, solid circles represent gazelles acclimated to progressive food and water restriction as encountered in the wild.

Using the same procedure as for SFMR, we searched for the best one-parameter model that would predict variation in TEWL after acclimation. We designed the analysis with TEWL as dependent variable, treatment as a categorical independent effect, and body mass, skin dry lean mass and residuals of skin surface as continuous independent effects. The effect of treatment was the most predictive one-parameter model ($F_{1,10} = 15.5$, $P < 0.003$) of TEWL variation and explained 56.8% of the variability of TEWL.

Discussion

Earlier studies that investigated flexibility of physiological phenotype of ungulates to desert conditions assumed that physiological adjustments operating in free-ranging ungulates could be deduced from short-term water or food restriction (Wilson 1989; Grenot 1992; Schmidt-Nielsen et al. 1997). However, the differences we have found in physiological adjustments of gazelles fasted for 4.5 days compared with those observed in gazelles restricted in food and water for 4 months, prompt caution when extrapolating laboratory findings to natural situations in deserts where food and water supplies are progressively depleted. Although the body mass decrease after treatment was insignificantly different between experimental groups, gazelles that had been restricted in food and water for 4 months had a significantly larger reduction in SFMR and TEWL, than those exposed to a short-term food and water deprivation.

The physiological adjustments to short-term fasting and to prolonged food and water restriction could be different. Much of the 8% body mass loss in gazelles fasted for 4.5 days may have resulted from the late consumption and excretion of digestive tract content or from water loss. The mechanism that contributes to reduction in metabolism is unclear. This rapid change probably indicates a reduction of the rate of energy-consuming processes, rather than the size of organs. In domestic sheep, Webster (1980) estimated that approximately half of the heat production associated with food intake occurred in tissues other than the gastrointestinal tract; the other half included the energy costs of eating, rumination, digestive tract metabolism and heat of fermentation. The decrease of SFMR observed in gazelles starved for a short period could be viewed simply as a reduction of nutrient metabolism. However, white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*; Silver et al. 1969), pronghorn antelope (*Antilocarpa americana*; Wesley et al. 1973), moose (*Alces alces*; Renecker and Hudson 1986) and domestic sheep (*Ovis aries*; Robbins 1993), all ruminant species larger than sand gazelles, seemed to achieve minimum oxygen consumption after 48 h without food, suggesting that a reduction of energy-consuming processes not related to nutrition could also be involved in the reduction of metabolism of gazelles fasted for 4.5 days.

Concomitantly to a reduction of organ sizes, a mechanism of similar nature may also operate in gazelles restricted in food and water for prolonged period.

Our measurements support the idea that sizes of organs are important determinants of the SFMR in sand gazelles when restricted in food and water for a prolonged period of time. In domestic ruminants wet and lean dry masses of liver and gastrointestinal tract appear to increase or decrease in direct proportion to dietary intake (Burrin et al. 1990; Johnson et al. 1990). Both organs have high mass-specific metabolic rates (Krebs 1950). In ruminants oxygen consumption by the liver and gut (< 6% of body mass) accounts for 45 to 50% of the whole-animal heat production at rest and up to 70% of the heat increment above maintenance (Webster 1981; Johnson et al. 1990). With respect to individual organs, we confirmed that liver, as well as heart and muscle lean dry masses contributed significantly to the mass-independent decrease of SFMR in food- and water-restricted gazelles. In the multiple stepwise regression analysis liver alone explained 70.4% of the variance of SFMR, confirming the important role of this organ in energetic adjustments in this species. However we did not expect a lack of correlation between SFMR and rumen or intestine lean dry mass. In ruminants, the gastrointestinal tract is responsible for a disproportionately high fraction of whole-body protein turnover, an energy consuming process (McBride and Kelly 1990). The gut wall constitutes 6% of the protein pool of the body but accounts for 28–46% of whole-body protein synthesis (Reeds 1988). We hypothesize that desert ruminants decrease mitochondrial density in the gastrointestinal tract when food-restricted, contributing also to the decrease in SFMR. Maintaining a relatively large gut size would then be part of a “readiness strategy” in order for the organism to optimize assimilation of food when green vegetation becomes available after rains.

Gazelles presumably used non-polar lipids stored in organs as a source of energy during prolonged food and water restriction. Because we used petroleum ether to extract lipids, a solvent that extracts non-polar lipids (Christie 1982), few structural phospholipids were presumably removed from dry organs. Compared with individuals in CTROL, neutral lipid content of dry organs was 5.1% to 27.7% lower in food- and water-restricted animals depending on the organ, corresponding on average to 65.2 g less organ fat per animal in this cohort. Unexpectedly, fat content of dry brain tissue was 3.7% higher in food- and water-restricted gazelles than in those in CTROL. It could be that gazelles store fats in the brain to secure brain metabolism during prolonged food deprivation.

Williams et al. (2001) produced an allometric equation that related SFMR to body mass of 15 species of artiodactyls; this equation predicts a SFMR of 2907 kJ d⁻¹ for a gazelle weighing 17 kg. Our measurement of 2343 kJ d⁻¹, the average SFMR for the 18 gazelles before acclimation, is 19.4% below allometric predictions for artiodactyls.

After prolonged food and water restriction, SFMR was 48.7% below predictions. Both results suggest that sand gazelles have evolved specializations that reduce standard fasting metabolic rate.

The relationship between SFMR and TEWL provides some indications about the partitioning of evaporative water losses in this species. Gazelles acclimated to prolonged food and water restriction decreased their SFMR by 39.2% and their TEWL by 27.1% compared with those fed and watered ad libitum. One might predict that a decrease of SFMR reduces TEWL. With decreased oxygen requirements, gazelles would reduce respiratory water loss. Robertshaw and Taylor (1969) working on sweat gland activity of African antelopes predicted that a correlation existed between cutaneous water loss (CWL) and size, smaller species dissipating most of their heat through the respiratory tract rather than through CWL. In food- and water-restricted gazelles, the amount of evaporative water lost per unit of metabolism was $0.071 \pm 0.014 \text{ g H}_2\text{O} \cdot \text{kJ}^{-1}$ after acclimation, compared with $0.073 \pm 0.014 \text{ g H}_2\text{O} \cdot \text{kJ}^{-1}$ before acclimation, values that were not significantly different ($P = 0.79$). Similarly the amount of evaporative water lost per unit of metabolism was $0.066 \pm 0.008 \text{ g H}_2\text{O} \cdot \text{kJ}^{-1}$ after 4.5 days of food and water restriction in gazelles in EXPT₁, compared with $0.069 \pm 0.011 \text{ g H}_2\text{O} \cdot \text{kJ}^{-1}$ before restrictions, values that were not significantly different ($P = 0.41$). These results show a positive and direct relationship between reduction of SFMR and TEWL in gazelles when restricted in food and water, and suggest that respiratory water loss is an important component of TEWL.

Evaporative water loss might be expected to be a trait under strong selection among desert-dwelling ungulates, because in these species TEWL is the primary route of water expenditure (Wilson 1989). We have previously evaluated the allometric relation between TEWL and body mass in 15 species of arid-zone ungulates (Ostrowski et al., in press). Dividing TEWL by body mass^{0.898} is one way of standardizing comparisons between species, where 0.898 is the slope of allometric curve for hydrated arid-zone ungulates. We found that gazelles had a low mass adjusted TEWL, $13.6 \text{ g H}_2\text{O kg}^{-0.898} \text{ d}^{-1}$, only 17.1% of allometric predictions, the lowest TEWL ever measured in an ungulate. Grant's gazelle *Gazella granti* and Thomson's gazelle *Gazella thomsonii*, two species that occupy arid savannahs in eastern Africa, had a mass-adjusted TEWL of $64.9 \text{ g H}_2\text{O kg}^{-0.898} \text{ d}^{-1}$ and $84.2 \text{ g H}_2\text{O kg}^{-0.898} \text{ d}^{-1}$ (Taylor 1970), respectively, more than 75% higher than the sand gazelle. Such low TEWL suggests that the sand gazelle has evolved a remarkable capacity to reduce water expenditures and is likely a component of their success in deserts of Saudi Arabia.

Acknowledgments

We wish to express our appreciation to the National Commission for Wildlife Conservation and Development (NCWCD), Riyadh, Saudi Arabia, for encouragement and support during our research efforts. Wildlife research programs at the National Wildlife Research Center (NWRC) have been made possible through the initiative of HRH Prince Saud Al Faisal and under the guidance of Dr A.H. Abuzinada. We specially thank Dr I. Nader, Director of the King Khalid Wildlife Research Center, Thumamah, Saudi Arabia, for providing the sand gazelles, and Mr J.-Y. Cardona for the logistical support he provided throughout the study. Experimental protocols on animals were approved by the NCWCD. Funding for this study was received from NCWCD/NWRC, the National Geographic Society (#7348-02; JBW and SO), and the National Science Foundation (JBW).

PARTIE IV

Thermorégulation de l'oryx d'Arabie et
de la gazelle des sables dans leur milieu

ARTICLE 5

Heterothermy and the water economy of free-living Arabian oryx (*Oryx leucoryx*)

Stéphane Ostrowski, Joseph B. Williams & Khairi Ismael
The Journal of Experimental Biology, 206(9): 1471–1478. 2003.

Résumé en français

Problématique

Parmi les endothermes, un petit nombre d'espèces qui résident dans les habitats les plus arides de la planète laissent fluctuer journalièrement leur température corporelle de plus de 2°C, quand elles sont exposées à des températures ambiantes élevées. Ce mode de thermorégulation s'appelle l'hétérothermie. Plus qu'une amplitude de variation de la température corporelle, elle se définit comme la capacité à emmagasiner de la chaleur pendant la période la plus chaude de la journée quand la température ambiante excède la température corporelle et à la dissiper pendant la nuit quand ce même gradient est inversé. L'augmentation de la température corporelle dans la journée permet de réduire l'écart thermique entre l'organisme et le milieu, et ainsi d'économiser la substantielle quantité d'eau d'évaporation qui aurait été nécessaire au maintien d'une température corporelle constante. Durant la nuit, le gradient thermique s'inverse, la température ambiante chutant en dessous de la température corporelle de l'animal qui peut alors évacuer la chaleur emmagasinée de manière passive. L'hétérothermie a été mise en évidence pour la première fois chez le dromadaire (*Camelus dromedarius*) privé d'eau, puis a été confirmée chez l'élan du Cap (*Taurotragus oryx*), le gemsbok (*Oryx gazella gazella*), et les gazelles de Thomson (*Gazella thomsonii*) et de Grant (*G. granti*). Toutes ces études documentant l'usage de l'hétérothermie chez les ongulés des milieux arides ont cependant été menées en captivité, dans des conditions expérimentales relativement éloignées de celles rencontrées dans la réalité, excluant notamment le recours à des mécanismes comportementaux de thermorégulation. D'autres mesures plus récentes menées en Afrique du Sud et en Namibie sur des espèces des milieux semi-arides comme le gnou (*Connochaetes gnou*), l'élan du Cap, le gemsbok, ou le springbok (*Antidorcas marsupialis*) dans des conditions de semi-liberté plus proches des conditions naturelles ont mis en doute l'usage de l'hétérothermie chez ces espèces. Cependant, ces dernières expériences ont été menées dans des habitats semi-arides où la température ambiante fluctuait fréquemment de plus de 15°C mais où les températures ambiantes maximales n'excédaient jamais la température corporelle moyenne des animaux étudiés. L'usage de l'hétérothermie par les ongulés des milieux arides dans leur habitat naturel reste donc une question ouverte. S'agit-il d'un simple artefact lié à des conditions expérimentales trop éloignées de la réalité, ou d'une réalité physiologique mal appréciée, car étudiée dans un contexte environnemental peu propice à son expression? C'est à cette double question que nous avons tenté de répondre en étudiant la thermorégulation de l'oryx d'Arabie dans son milieu, sans points d'eau permanents, où les précipitations annuelles n'excèdent que rarement 100 mm, et où la température ambiante (T_a) excède communément 39°C en été.

Matériel et méthodes

Nous avons mesuré pendant deux ans la température abdominale de six oryx adultes à l'aide d'implants radiotélémetriques prêts à l'emploi dans la réserve clôturée de Mahazat as-Sayd, dans l'ouest du Najd. Le site d'étude, les implants ainsi que la technique d'implantation, ont été décrits en détail dans l'introduction.

Résultats et discussion

Notre étude a montré que l'oryx d'Arabie faisait varier sa température corporelle (T_b) de $4,1 \pm 1,7^\circ\text{C j}^{-1}$ en été (juin à septembre) et de $1,5 \pm 0,6^\circ\text{C j}^{-1}$ en hiver (novembre à mars). L'écart maximal de T_b mesuré pendant une journée d'été était de $7,5^\circ\text{C}$ (de $34,5^\circ\text{C}$ à $42,0^\circ\text{C}$) contre $2,5^\circ\text{C}$, (de $36,6^\circ\text{C}$ à $39,1^\circ\text{C}$) pendant une journée d'hiver. La température corporelle moyenne des oryx était similaire d'une saison à l'autre, et égale à $38,4 \pm 1,3^\circ\text{C}$. Aussi bien en été qu'en hiver, la température corporelle journalière s'accroissait durant la journée et chutait durant la nuit, suggérant que les oryx stockent de la chaleur durant la journée, économisant ainsi les pertes d'eau d'évaporation nécessaires pour maintenir une température corporelle constante. La température corporelle minimale était plus basse en été ($36,5 \pm 1,16^\circ\text{C}$) qu'en hiver ($37,5 \pm 0,51^\circ\text{C}$), ceci en dépit d'un gradient ($T_a - T_b$) et de radiations solaires moins importants en hiver. Les variations journalières de T_b ($T_{b,\text{max}} - T_{b,\text{min}}$) reflétaient davantage les fluctuations de température ambiante et la charge thermique du milieu qu'un rythme nycthéméral endogène. En été, les oryx utilisent une palette comportementale visant à réduire leur exposition à la chaleur. Ils restent immobiles la plus grande partie de la journée, à l'ombre des arbres, et notamment des *Maerua crassifolia*, l'espèce d'arbre qui offre l'ombre la plus dense dans la réserve. Ils s'y retirent le matin sitôt que T_a est supérieure à T_b , et y séjournent inactifs et couchés jusqu'au coucher du soleil quand $T_b - T_a$ redevient positif. Durant la nuit ils sont très actifs, recherchant les plantes nécessaires à leur survie.

Il est intéressant de remarquer que la température corporelle des oryx était minimale vers 8h30 du matin, soit environ 2h30 après que la température ambiante a été à son minimum et alors que la charge thermique du milieu était déjà en train d'augmenter. Réduire sa température corporelle aussi bas que possible avant le pic de chaleur de la journée permettrait à l'animal d'augmenter sa capacité de stockage thermique. Nous pensons que cette période matinale, où les oryx continuent à abaisser leur température corporelle alors que la température ambiante augmente, est essentielle à la modulation du mécanisme d'hétérothermie, car elle fait probablement appel à des mécanismes de dissipation thermique actifs, alors que le processus de stockage de la chaleur durant le reste de la journée semble être un mécanisme largement passif. En nous basant sur la quantité de chaleur stockée au-delà de la température corporelle

moyenne, nous avons calculé que l'utilisation de l'hétérothermie permettait aux oryx de stocker $672,4 \text{ kJ j}^{-1}$ en été et $258,6 \text{ kJ j}^{-1}$ en hiver. Pour maintenir une température corporelle constante, les oryx devraient dissiper cette chaleur par évaporation d'eau. Cela se traduirait par un besoin supplémentaire en eau pour chaque oryx de 0,28 litres par jour en été et de 0,11 litres par jour en hiver. Nous avons ainsi estimé que, s'ils ne recouraient pas à l'hétérothermie, les oryx devraient augmenter leur apport hydrique journalier de 19% afin de pouvoir maintenir une température corporelle constante, ce qui constituerait certainement un handicap supplémentaire dans ce milieu très aride. Par ailleurs si nous calculons la quantité d'eau économisée, non pas en fonction de l'accroissement de la température corporelle au-dessus de la température moyenne, mais à partir de ses fluctuations journalières, le gain en eau atteindrait 0,538 l par jour et par oryx en été.

Conclusion

Nous avons montré dans cette étude que l'oryx d'Arabie dans son milieu utilisait l'hétérothermie et que cela lui permettait de réduire ses pertes d'eau d'évaporation. C'est la première fois que ce mécanisme adaptatif est mis en évidence chez un ongulé dans son milieu naturel. Intuitivement, on penserait que d'autres espèces des milieux désertiques pourraient avoir recours à ce procédé pour diminuer leurs besoins en eau lorsque celle-ci devient rare. Les études les plus récentes sur la thermorégulation des ongulés de milieux arides et semi-arides d'Afrique australe ne l'ont certes pas mise en évidence, mais on peut spéculer sur les causes de ces résultats négatifs. On notera par exemple que la température ambiante moyenne mesurée en été pendant notre étude dépassait de plus de 12°C celles mesurées durant cette même saison dans les études précitées. Les températures estivales enregistrées y avoisinaient en effet la température ambiante moyenne mesurée en hiver dans notre étude. Par ailleurs, les animaux étudiés en Afrique australe étaient maintenus dans des enclos de moins de 300 ha, où de l'eau leur était fournie ad libitum. De telles conditions expérimentales nous semblent peu propices à l'apparition de l'hétérothermie. Nous postulons que l'hétérothermie est un mécanisme de thermorégulation répandu chez les ongulés des milieux arides, permettant de réduire les pertes hydriques. Il serait amplifié quand le sujet subit un stress hydrique direct, comme c'est le cas en été dans les milieux désertiques lorsque la végétation se raréfie, ou indirect, quand la température ambiante excède la température corporelle et menace l'équilibre hydrique du sujet du fait d'un accroissement des pertes d'évaporation requises pour maintenir une température corporelle constante.

Abstract

To test the idea that large, free-living, desert ungulates use heterothermy to reduce water loss, we measured core body temperature (T_b) of six free-ranging, adult, Arabian oryx (*Oryx leucoryx*) during 2 years in the arid desert of west-central Saudi Arabia. We report the first case of heterothermy in a free-living ruminant in a desert environment: T_b varied by $4.1 \pm 1.7^\circ\text{C day}^{-1}$ during summer (June to September) and by $1.5 \pm 0.6^\circ\text{C day}^{-1}$ during winter (November to March). Over both seasons mean T_b was $38.4 \pm 1.3^\circ\text{C}$. During the day in both summer and winter, T_b increased continually, suggesting that oryx store heat instead of dissipating it by evaporation, whereas at night T_b decreased. The minimum T_b was lower in summer ($36.5 \pm 1.16^\circ\text{C}$) than in winter ($37.5 \pm 0.51^\circ\text{C}$) despite the fact that the temperature gradient between T_b and air temperature (T_a) was larger and solar radiation was lower in winter. Throughout the year, daily variation in T_b appeared to reflect thermal load ($T_{a, \max} - T_{a, \min}$) rather than an endogenous rhythm. Behavioural thermoregulation was used by oryx to cope with thermal stress during summer: animals lay down in shade in the morning shortly before T_a exceeded T_b and remained there until evening when $T_b - T_a$ became positive. The use of heterothermy by oryx resulted in storage of $672.4 \text{ kJ day}^{-1} \text{ animal}^{-1}$ in summer and $258.6 \text{ kJ day}^{-1} \text{ animal}^{-1}$ in winter, if heat storage is based on calculations involving mean T_b . To dissipate this heat by evaporation would require $0.28 \text{ litres H}_2\text{O day}^{-1} \text{ animal}^{-1}$ and $0.11 \text{ litres H}_2\text{O day}^{-1} \text{ animal}^{-1}$ in summer and winter, respectively. Without heat storage in summer, we estimated that oryx would have to increase their water intake by 19%, a requirement that would be difficult to meet in their desert environment. If heat storage was calculated based on the daily change in T_b rather than on heat storage above mean T_b then we estimated that oryx saved $0.538 \text{ litres H}_2\text{O day}^{-1} \text{ animal}^{-1}$ during summer.

Introduction

Many species of endotherms control their core body temperature (T_b) within narrow limits ($\pm 2^\circ\text{C}$) even when subjected to a wide range of environmental temperatures, a process called homeothermy (International Union of Physiological Sciences Thermal Commission 1987). However, some species indigenous to desert environments, reputedly allow their T_b to increase during the hot portion of the day, losing stored heat by non-evaporative means during the night (Schmidt-Nielsen et al., 1957; Taylor, 1969, 1970; Langman and Maloiy, 1989). Heterothermy, fluctuations in T_b exceeding $\pm 2^\circ\text{C}$, is thought to be used by desert animals to minimize water losses in an environment where water balance can be difficult (Willmer et al., 2000; Randall et al., 2002). Although heterothermy and its use by free-living desert animals are

described in textbooks of animal physiology and reviews on thermoregulation (Bartholomew, 1964; Willmer et al., 2000; Jessen, 2000; Randall et al., 2002), data documenting heterothermy in free-living animals is scant to non-existent (Walsberg, 2000). Indeed Walsberg (2000) pointed out that a well-known example of heterothermy, that of variation in T_b in the antelope ground squirrel (*Ammospermophilus leucurus*) (Bartholomew, 1964), a diurnal rodent living in the Sonoran desert, was based on data for T_b observed in squirrels held in the laboratory not data on free-living individuals. Diurnal variation in T_b has been reported in a number of large ruminants, including the dromedary camel (*Camelus dromedarius*), Grant's gazelle (*Gazella granti*), Thomson's gazelle (*Gazella thomsonii*), fringe-eared oryx (*Oryx beisa callotis*), and Cape elands (*Taurotragus oryx*), (Schmidt-Nielsen et al., 1957; Taylor and Lyman, 1967; Taylor, 1969; Taylor, 1970), but these studies were also done on captive animals, so our knowledge about use of heterothermy and its physiological significance among free-living ungulates remains limited (Parker and Robbins, 1985). In these studies fluctuations in T_b were often as much as 4–7°C when captive ungulates were deprived of drinking water but only 1–2°C when hydrated, suggesting that hydration state influences the use of heterothermy. Because measurements of T_b have been made in captivity, where opportunities for behavioural thermoregulation by individuals may be limited, the extent to which, and under what circumstances, heterothermy is used by ungulates in their natural environment remains unclear, despite statements to the contrary (Willmer et al., 2000; Randall et al., 2002). Investigations on free-ranging mule deer (*Odocoileus hemionus*; Sargeant et al., 1994), and black wildebeest (*Connochaetes gnou*; Jessen et al., 1994), both inhabitants of semi-arid areas, and on springbok (*Antidorcas marsupialis*; Mitchell et al. 1997) and Cape eland (Fuller et al. 1999), both occurring in arid habitats, did not find that these species routinely employed heterothermy, despite daily variation in (T_a) of > 15°C in some cases. Because T_b of Cape eland was relatively invariant when they were allowed to seek shade, Fuller et al. (1999) argued that the heterothermy observed by Taylor and Lyman (1967) was “probably an experimental artefact occurring in animals denied access to behavioural thermoregulation”.

The Arabian oryx (*Oryx leucoryx*), a desert antelope (body mass, 80–100 kg) that once ranged throughout most of the Arabian Peninsula, was extirpated from the wild by 1972 (Henderson 1974). In 1990, Arabian oryx were reintroduced into Mahazat as-Sayd, a large protected area 160 km north-east of Taif, Saudi Arabia. Captive-reared animals survived and reproduced without supplemental food and water; the population has increased significantly over the past decade and now numbers more than 450 individuals (Ostrowski 1998; Treydte et al. 2001). Arabian oryx can live without access to drinking water in arid and hyperarid deserts (Williams et al. 2001),

including the Rub al-Khali one of the driest regions in the world (Meigs 1953). Survival of oryx in such harsh areas is noteworthy when one considers its large size, its inability to shelter in burrows and that herbivory is typically associated with high rates of water turnover (Nagy and Peterson 1988). Arabian oryx have one of the lowest mass-specific water-influx rates among ungulates living in hot environments: 76.9% below allometric prediction in summer (Nagy and Peterson 1988; Williams et al 2001; Ostrowski et al. 2002). In the present study, we tested the hypothesis that heterothermy is a mechanism employed by free-ranging Arabian oryx in their natural environment. We found that their mean daily T_b varied by $4.1 \pm 1.7^\circ\text{C}$ during summer, the first documentation of heterothermy in a free-living ungulate, but only by $1.5 \pm 0.6^\circ\text{C}$ during winter. We used data on heterothermy of Arabian oryx during summer and winter to estimate their daily heat storage and concomitant water savings.

Materials and methods

Study area

Designated as a protected area in 1988, our study area, Mahazat as-Sayd, consisted of 2244 km² tract of flat, open steppe desert in west-central Saudi Arabia (28°15' N / 41°40' E). Other than temporary pools after infrequent rain, Mahazat as-Sayd provides no surface water for oryx. Characterized by hot summers and mild winters, the arid climate of this region has an annual average rainfall of 96 ± 41 mm ($N = 11$ years). The mean daily maximum ($T_{a,\text{max}}$) and minimum ($T_{a,\text{min}}$) air temperatures are 42.4°C and 26.6°C respectively, in June, the hottest month, and 23.8°C and 11.5°C , respectively, in January (National Wildlife Research Center, unpublished report). During 1998, 1999, 2000 and 2001, annual rainfall was 79 mm, 34 mm, 45 mm and 136 mm rain, respectively. Weather data were measured continuously at an automatic meteorological recording station situated within the protected area. Solar radiation was measured using a pyranometer (Licor, Lincoln, NB, USA). The sparse vegetation of Mahazat as-Sayd is dominated by perennial grasses including *Panicum turgidum*, *Lasiurus scindicus*, *Stipagrostis* spp. and *Ochthochloa compressa* (Mandaville 1990). Small acacia (*Acacia* spp.) and maeru trees (*Maerua crassifolia*), sporadically distributed along dry wadis (water courses), provide shade for oryx.

Handling of oryx

We darted six wild-born Arabian oryx [*Oryx leucoryx* (Pallas, 1777); three males and three females] with a mixture of 4.9 mg ml⁻¹ etorphine (M99; C-Vet, Leyland, UK; mean dose, 4.2 ± 0.4 mg) and 50 mg ml⁻¹ xylazine (Rompun; Bayer, Leverkusen,

Germany; dose, 25 mg), a combination of drugs that induced anaesthesia within 10 min (Machado et al., 1983). All animals were sexually mature and > 3 years old, judging from wear on their teeth (Ancrenaz and Delhomme, 1997). After oryx were anaesthetized, we weighed them (± 0.5 kg) using a Salter scale attached to a tripod and moved them to a truck. Mean body mass was 92.9 ± 4.26 kg (range, 88.9 – 99.1 kg). Using aseptic procedures, we sutured temperature-sensitive radio-transmitters (model IMP/400 equipped with a S4 thermistor; Telonics, Mesa, AZ, USA), embedded in synthetic resin and coated with paraffin and beeswax (3.3 cm $\times$ 9.7 cm; 85–90 g), into a fold of the omentum. We injected each individual with 1 g of long-acting amoxycillin intramuscularly, attached a second radio-transmitter around its neck, and reversed the anesthetic with 9 mg diprenorphine (M50-50; C-Vet, 12 mg ml⁻¹) and 10 mg atipamezole (Antisedan; Orion, Espoo, Finland; 5mg ml⁻¹). Experimental animals were ambulatory within 2 min following drug reversal and were released, on average 42.2 ± 5.8 min after they were darted. Radio-transmitters affixed to collars were long-range and motion-sensitive (MOD-400/ S11 sensor; Telonics), with a faster pulse rate when animals were active. Our experimental protocol was approved by the National Commission for Wildlife Conservation and Development, Riyadh, Saudi Arabia.

Temperature-sensitive radio-transmitters

We calibrated ($\pm 0.1^\circ\text{C}$) temperature-sensitive radio-transmitters in a temperature-controlled water bath against a mercury thermometer with a certificate traceable to the US National Institute of Standards and Technology. We determined the interpulse interval of these radio-transmitters using a digital data processor (TDP-2; Telonics) connected to a portable multichannel receiver (TR-2; Telonics) over a temperature range of 32–46°C. After log transformation of temperatures and interpulse intervals, we derived least-squares linear regression equations relating interpulse interval to T_b ; all regressions had an r^2 of > 0.995. We surgically removed two radio-transmitters 22 months after implantation to check for deviations in calibration. Between 32°C and 46°C, the change from our initial calibrations of these two transmitters was –0.1 and –0.2°C. We concluded that radio-transmitters provided an accurate measurement of oryx T_b .

Data collection

Beginning 30 days after implanting radio-transmitters, we used a hand-held antenna (range, 600–800 m) to record T_b every 30 min for a total of 828 h during the day and 81 h at night, with measurement periods equally distributed among six oryx. We monitored T_b of oryx from 17 May 1998 to 29 September 2001. Daytime was

considered to be between 06.00 h and 19.00 h, and night-time between 19.30 h and 05.30 h. We also measured T_a ($\pm 0.1^\circ\text{C}$) in the shade at the same intervals with an electronic thermometer (Type T; Omega Engineering, Stamford, CT, USA) and a 38-gauge copper-constantan thermocouple, 30 cm above ground. When oryx were in deep shade, T_a crudely approximates to operative temperature (Bakken, 1976, 1992). To document oryx shading behaviour, we monitored their movements by radiotracking them at long distance from our vehicle using the radio signal from their neck collar. When visible through binoculars, oryx were described every 15 min as resting in shade, standing outside of shade or active (walking, feeding or interacting). During the night, we classified behaviour as active or inactive based on differences in pulse interval of radio-collar signals. At night some oryx were sensitive to our presence, even at long distance. Observations of behaviour were terminated and T_b data eliminated if we suspected that oryx were more active because of our presence. Hence the total night-time observations were fewer than those in daytime.

Calculation of water savings

To calculate water savings as a result of hyperthermia, we assumed that oryx had a uniform body and surface temperature, a reasonable approximation at high T_a s experienced by animals during summer in this study. Skin temperature was probably lower than T_b in winter, but because the heat of vaporization of water is only 0.7% higher at 30°C than 38°C (Kleiber 1975), errors are probably small because of this assumption. We used the following equation: $W = \Delta T_b C_p M_b / H_v$, where W is water saved (in liters) per time interval, ΔT_b is the difference between T_b observed and mean T_b (in $^\circ\text{C}$), C_p is the specific heat of tissue ($3.48 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ deg}^{-1}$; Taylor, 1970; International Union of Physiological Sciences Thermal Commission, 1987), M_b is mean body mass (in kg), and H_v is the heat of vaporization of water ($2404 \text{ kJ liter}^{-1}$ at 38°C ; Kleiber, 1975; Schmidt-Nielsen, 1998).

Because of the complexity of heat exchange of an animal with its environment (Porter and Gates, 1969), we recognize the limitations of our simplifying assumptions involved in estimating water savings. However, given that we computed water savings only when $T_b > T_{b,\text{mean}}$ and given that T_a exceeded $T_{b,\text{mean}}$ in summer only for an average of 4 h per day, our estimates of water savings are conservative.

Data analysis

To test for differences between mean daily T_b and daily variation in T_b , ($T_{b,\text{max}} - T_{b,\text{min}}$), we used a repeated-measures two-way analysis of variance [ANOVA; with season (winter/summer) and time of the day (night/day) as fixed factors and individuals as a random factor (model type III)]. We investigated the relationship between total heat

storage, expressed as $C_p(T_{b,max} - T_{b,min})M_b$, and T_a with linear regression. We tested for differences in T_a between seasons by comparing half-hour means with a Wilcoxon matched pairs signed-rank test.

For each season, the proportion of time spent in shade per 24h-day was calculated for each animal. The effect of climate on behaviour was examined by correlating activity with T_a , $T_{a,max}$, and $T_{a,min}$. All proportions were arcsine transformed prior to analyses (Zar, 1996). To determine if animals were resting in shade when their T_b was decreasing, and if they were active in sun when their T_b was increasing, we used a binomial test (H_0 ; $P = 0.5$). Means ± 1 s.d. are reported. We assumed statistical significance at $P < 0.05$ (Zar, 1996).

Results

Climate

During summer (15 June to 15 September), maximum air temperature ($T_{a,max}$; mean = $43.5 \pm 1.7^\circ\text{C}$) occurred between 15.00 h and 15.30 h, and minimum air temperature ($T_{a,min}$; mean = $29.4 \pm 2.1^\circ\text{C}$) occurred at dawn between 05.00 h and 05.30 h (Fig. 1A), whereas during winter (15 November to 15 March), $T_{a,max}$ (mean = $27.0 \pm 3.5^\circ\text{C}$) occurred between 15.00 h and 15.30 h and $T_{a,min}$ (mean = $13.3 \pm 2.7^\circ\text{C}$) occurred at dawn between 06.30 h and 07.00 h (Fig. 1B). Mean diurnal T_a was higher in summer than in winter ($P < 0.001$). Solar radiation peaked around noon at approximately 1050 W m^{-2} in summer and 850 W m^{-2} in winter.

Body temperature

With data from summer and winter combined, mean body temperature (T_b) was $38.4 \pm 1.3^\circ\text{C}$; it did not vary significantly between seasons or between day and night ($F_{1,59} = 1.1$, $P = 0.30$). However, the daily variation in T_b , ($T_{b,max} - T_{b,min}$), was significantly higher in summer ($4.13 \pm 1.7^\circ\text{C}$; $F_{1,56} = 148.9$, $P < 0.0001$) than in winter ($1.5 \pm 0.6^\circ\text{C}$). During summer, $T_{b,max}$ and $T_{b,min}$ averaged $40.5 \pm 0.66^\circ\text{C}$ and $36.5 \pm 1.16^\circ\text{C}$, respectively, during day and $39.8 \pm 0.20^\circ\text{C}$ and $38.1 \pm 0.36^\circ\text{C}$ during night. $T_{b,min}$ occurred around 08.30 h, which is 3 h later than $T_{a,min}$. $T_{b,max}$ occurred near 18.30 h, shortly before sunset, and decreased during the night (Fig. 2). Mean T_b was $38.3 \pm 0.44^\circ\text{C}$ during day and $38.8 \pm 0.16^\circ\text{C}$ during night. The largest change in T_b during one day was 7.5°C , from 34.5°C to 42.0°C (in July), in a male that weighed 99.1 kg, the heaviest oryx in our cohort. During winter the mean $T_{b,max}$ and $T_{b,min}$ were $39.2 \pm 0.29^\circ\text{C}$ and $37.5 \pm 0.51^\circ\text{C}$, respectively, during day, and $39.2 \pm 0.22^\circ\text{C}$ and $37.9 \pm 0.18^\circ\text{C}$ during night.

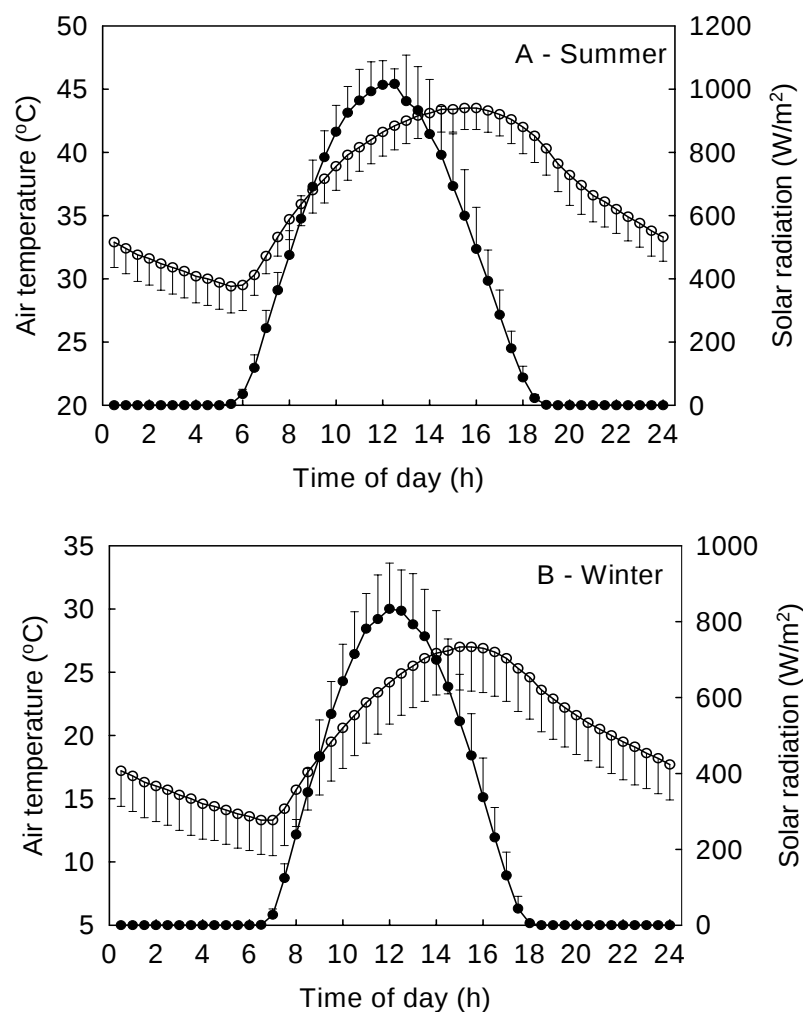


Figure 1. Air temperature (open circles) and solar radiation (filled circles) versus time of day in Mahazat as-Sayd for summer and winter between May 1998 and September 2001. Values are means $\pm$ s.d.

$T_{b,min}$ occurred around 07.00 h, 30–60 min after sunrise. T_b increased until 18.00 h and monotonically decreased during the night (Fig. 2). Mean T_b was $38.3 \pm 0.59^\circ\text{C}$ during the day and $38.5 \pm 0.22^\circ\text{C}$ during the night. The largest change in T_b during one day was 2.5°C , from 36.6°C to 39.1°C in February, in a female that weighed 89.7 kg.

During the summer mean $T_{b,max}$ was significantly higher ($t = 290.4$, d.f. = 57, $P < 0.001$), and mean $T_{b,min}$ significantly lower ($t = 159$, d.f. = 57, $P < 0.001$) than during winter. There was no statistically significant correlation ($P > 0.5$) between mean T_a and T_b in summer or winter. However, there was a significant correlation between the total heat stored and the amplitude of variation in T_a during the day in summer (Fig 3A; $F_{1,24} = 4.9$, $P = 0.03$, $r^2 = 0.17$) and in winter ($F_{1,20} = 22.2$, $P < 0.001$, $r^2 = 0.53$).

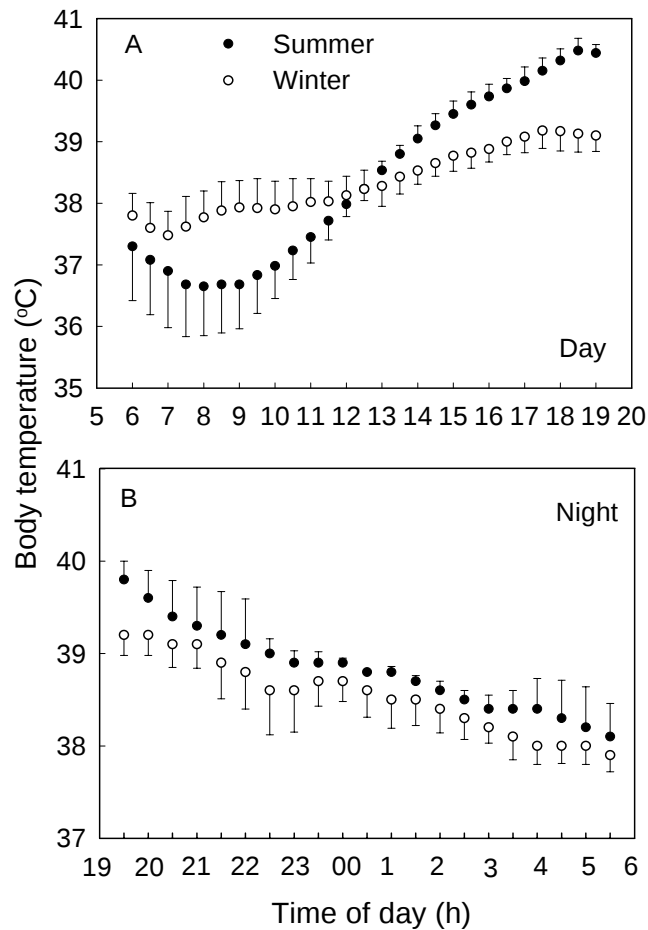


Figure 2. Mean body temperature of six free-ranging Arabian oryx as a function of time of day. Means $\pm$ s.d. for 59 days and 12 nights between May 1998 and September 2001.

There was also a correlation between the total heat stored and $T_{a,max}$ and $T_{a,min}$ during the summer (Fig. 3B,C; $F_{1,24} = 14.4$, $P < 0.001$, $r^2 = 0.37$ and $F_{1,24} = 242.8$, $P < 0.001$, $r^2 = 0.91$, respectively) and between total heat stored and $T_{a,max}$ during the winter (Fig. 3B; $F_{1,20} = 9.0$, $P = 0.007$, $r^2 = 0.32$). There was no correlation between total amount of heat stored and $T_{a,min}$ in winter (Fig. 3C; $F_{1,20} = 0.1$, $P = 0.78$, $r^2 = 0.04$).

Behavioral thermoregulation

To search for correlations between behaviour and changes in T_b , we recorded oryx activity between 06.00 h – 08.30 h, when T_b was typically decreasing, and between 08.30 h and 18.30 h, when T_b was increasing. During summer, between 06.00 h and 08.30 h, animals were more frequently active outside shade than resting under shade (Fig. 4A; $P < 0.001$, $N = 20$). During periods when T_b was increasing, animals were resting under shade more frequently than active outside shade (Fig. 4A; $P < 0.001$, $N = 20$). In winter, there was no relationship between behaviour and T_b (Fig 4B).

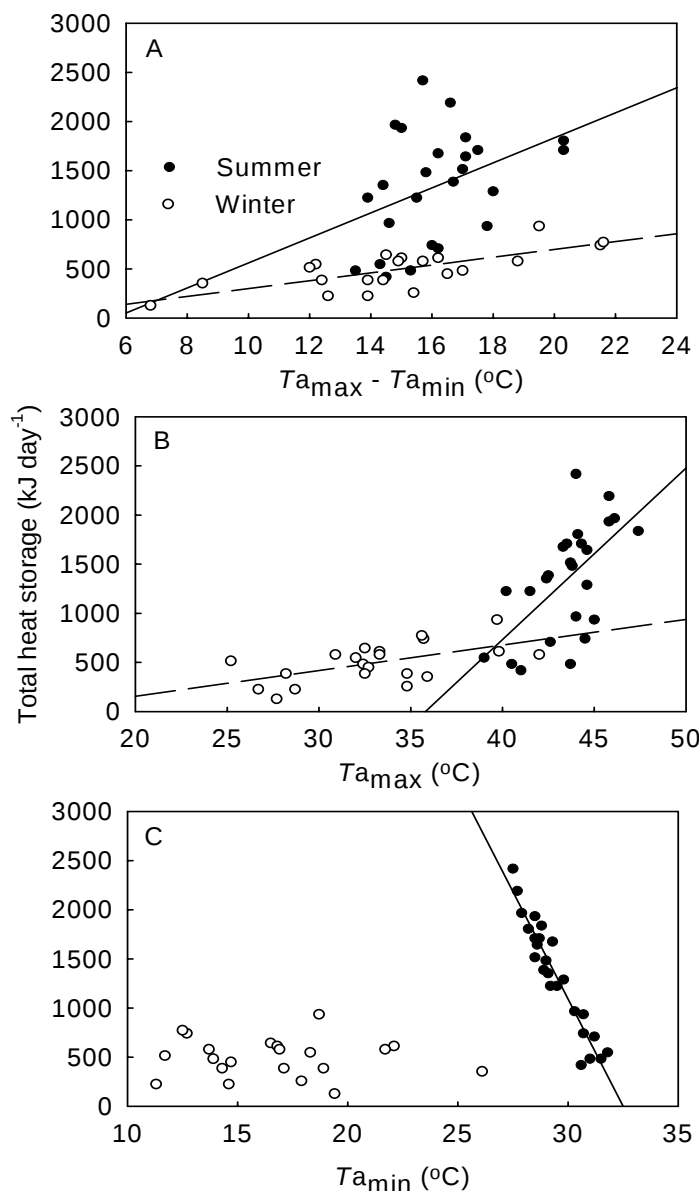


Figure 3. Heat storage of six free-ranging Arabian oryx versus (A) daily variation in air temperature ($T_{a,max} - T_{a,min}$), (B) maximum air temperature ($T_{a,max}$) and (C) minimum air temperature ($T_{a,min}$) during the summer and winter in Mahazat as-Sayd.

Shading pattern

During summer, when diurnal T_a was $> 35^\circ\text{C}$, oryx sought shade as early as 06.30 h, typically under the dense foliage of maeru trees. They stayed in shade, on average, for 9 h 21 min and began foraging around 18.30 h. Time spent in the shade by oryx was positively correlated with mean T_a ($r_s = 0.70$, $P < 0.01$, $N = 20$), $T_{a,max}$ ($r_s = 0.67$, $P < 0.01$, $N = 20$) and $T_{a,min}$ ($r_s = 0.65$, $P < 0.01$, $N = 20$). Shading time was also positively correlated with $T_{b,max}$ ($r_s = 0.77$, $P < 0.01$, $N = 20$). During winter, time spent in the shade was not correlated with any of the variables we measured.

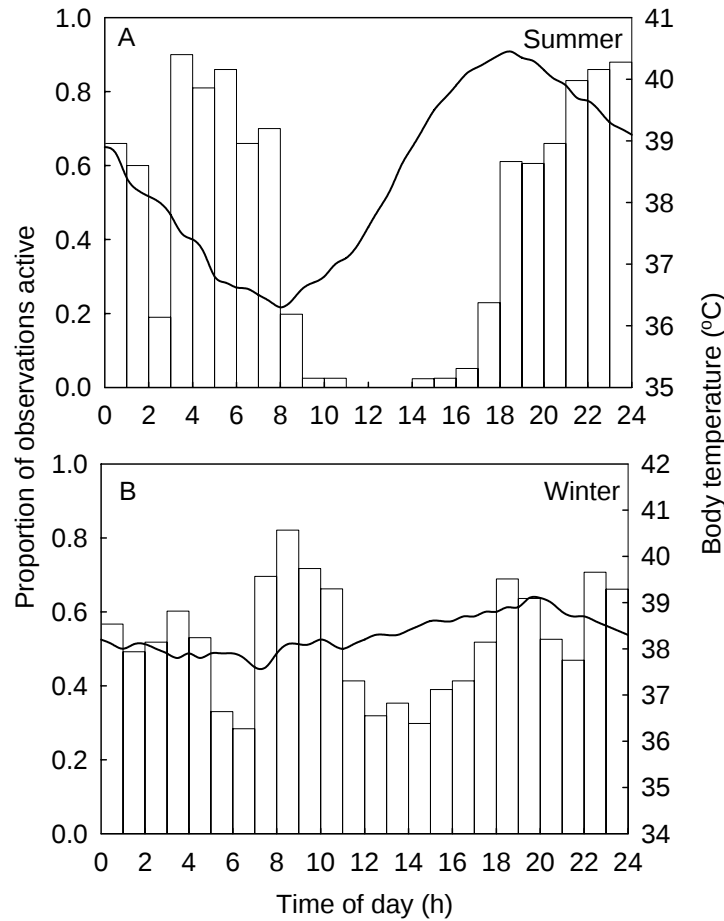


Figure 4. Percentage of time spent active (bars) mean body temperature (line) for Arabian oryx during summer ($N = 14$) and winter ($N = 17$ oryx) in Mahazat as-Sayd. Where there was more than one sample from an individual, a single mean was calculated.

Water savings by heat storage

The gradient between the temperature of the animal's surface and T_a drives heat flux (Gates, 1962), but often the approximation $T_b - T_a$ is used (McNab, 1980; McClure and Porter, 1983; Parker and Robbins, 1985). During summer, $T_b - T_a$ was positive in late afternoon, night and early morning. During the morning, as T_a approached T_b , the outward flow of heat was reduced. Then, between 09.00 h and 17.30 h, $T_b - T_a$ was negative, indicating heat flow to the animals from their environment (Fig. 5). During winter, T_b of animals was always higher than T_a . Heat storage was 112.1 kJ h^{-1} in summer *versus* 36.9 kJ h^{-1} in winter, and the rate of heat gain was also higher in summer ($t_{\text{slope}} = 10.3$, d.f. = 21, $P < 0.001$; $b_{\text{summer}} = 44.9$, $r^2 = 0.98$, $b_{\text{winter}} = 16.3$, $r^2 = 0.84$). Assuming mean $T_b = 38.4^\circ\text{C}$, $T_{b,\text{max}} = 40.48^\circ\text{C}$ and body mass = 92.9 kg, heat storage was $672.4 \text{ kJ day}^{-1}$ in summer and $258.6 \text{ kJ day}^{-1}$ in winter. To dissipate this amount of heat by evaporation would require $0.28 \text{ litres H}_2\text{O day}^{-1}$ in summer and $0.11 \text{ litres H}_2\text{O day}^{-1}$ in winter.

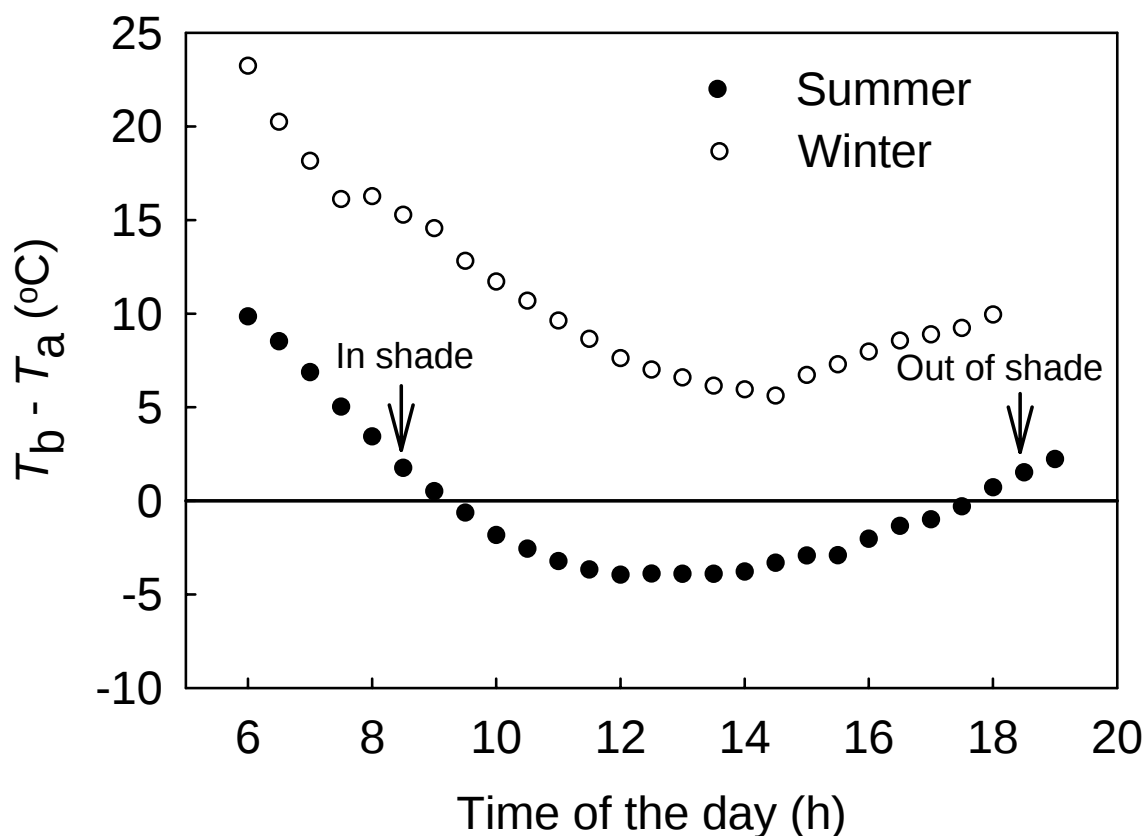


Figure 5. Gradient between body temperature and air temperature ($T_b - T_a$) as a function of time of day in six Arabian oryx during summer and winter in Mahazat as-Sayd.

Discussion

Although several authors have suggested that hyperthermia reduces evaporative water loss in large ungulate species (Schmidt-Nielsen et al., 1957; Taylor, 1969, 1970; Taylor and Lyman, 1969), these observations were made on animals in pens or environmental chambers. We provide the first documentation of a large desert herbivore, the Arabian oryx, using heterothermy under free-living conditions.

In a vanguard study, Schmidt-Nielsen et al. (1957) showed that the camel ($N = 2$; mean body mass = 260 kg), under penned conditions and deprived of drinking water, varied its rectal T_b from 3.5°C to 6.2°C and as much as 2.8°C above mean T_b during summer. If we calculate heat storage for the camel as we have done for oryx, then camels stored approximately 2500 kJ day⁻¹ and potentially saved approximately 1 litre H₂O day⁻¹. With a daily variation in core T_b of 1.5–7.5°C, and a potential water saving of 0.28 litres H₂O day⁻¹ during summer, the Arabian oryx, which is about a third the size of a camel and therefore a larger surface-to-volume ratio, appears to employ heterothermy in the wild as effectively as does the legendary domestic camel.

Although studies on free-ranging Cape eland and springbok failed to find heterothermy (Mitchell et al., 1997; Fuller et al., 1999), these studies were conducted

when climatic conditions were moderate ($T_a < 35^\circ\text{C}$) and over short periods (< 2 months; Fuller et al., 1999). Had we measured T_b of Arabian oryx only during winter, we would have found variation of $< 1.5 \pm 0.6^\circ\text{C day}^{-1}$. During summer, arid-zone antelopes are often exposed to T_a s of $> 40^\circ\text{C}$, a temperature above the mean T_b for bovid ungulates, and do not have access to drinking water. Under such conditions, these species may also use heterothermy to limit evaporative water losses.

The extent to which hydration state influences heterothermy remains uncertain. In captivity, at $T_a > 35^\circ\text{C}$, the variation in rectal T_b increased for camels, Grant's gazelles, Thomson's gazelles and fringe-eared oryx when they were water-deprived compared with when they were hydrated (Schmidt-Nielsen et al., 1957; Taylor, 1970). However, Cape eland, African buffalo (*Syncerus caffer*) and wildebeest did not significantly elevate rectal T_b when water-deprived (Taylor and Lyman, 1967; Taylor, 1970). Because free-living Arabian oryx have a remarkably low rate of water influx during summer, on average $1310 \text{ ml H}_2\text{O day}^{-1}$ (Williams et al. 2001), it could be that they are somewhat dehydrated at this time. In support of this idea, they have higher hematocrit, plasma protein concentration, and plasma osmolality during summer than during winter (S. Ostrowski, unpublished data). Hydration state during summer may influence use of heterothermy by oryx. During summer, oryx stored 112.1 kJ h^{-1} of heat during the day and dissipated this heat by non-evaporative means at night. They defended their T_b by evaporative cooling, primarily panting, only when T_b approached $41.5\text{--}42^\circ\text{C}$ (S. Ostrowski, unpublished data). Between 06.00h and 08.30h, T_b continued to decline despite the fact that T_a and solar radiation were increasing and oryx were active during this period, a pattern that was also observed for the camel (Schmidt-Nielsen et al., 1957), red kangaroo (*Megaleia rufa*; Brown and Dawson, 1977), and Cape eland (Fuller et al., 1999). Allowing T_b to decrease to a lower level would presumably permit oryx to store additional heat during the hot part of the day, as is also suggested by the correlation between $T_{a,\text{min}}$ and total heat storage (Fig. 3C). In winter, oryx also increased their T_b during the day, storing 36.9 kJ h^{-1} . However $T_{b,\text{min}}$ was higher in winter than in summer despite the fact that the gradient between T_b and T_a was larger, suggesting that they limit the decrease in T_b during winter.

During winter, T_b of oryx always exceeded T_a indicating that heat stored in their body was endogenous (Fig. 5). Williams et al. (2001) reported that oryx during spring, with a mean body mass of 89.0 kg , had an average field metabolic rate of 920 kJ h^{-1} . The fact that oryx stored 258.6 kJ during the 12.5 h that T_b was higher than $T_{b,\text{mean}}$ suggests that, during winter days, a modest 2.2% of heat production was stored, assuming that oryx were in energy balance. Our results indicate that, during winter, oryx adjust their thermoregulatory behaviour and attendant water savings to a decrease in T_a .

Our estimates of water savings as a result of heat storage indicate that this is an important mechanism in the water economy of Arabian oryx. Our calculations show that they saved 0.28 litres $\text{H}_2\text{O day}^{-1}$ and 0.11 litres $\text{H}_2\text{O day}^{-1}$ in summer and winter, respectively, when we used mean T_b in our calculations. The mass-corrected water-influx rate of oryx in summer is $22.7 \text{ ml H}_2\text{O day}^{-1} \text{ kg}^{-0.922}$, where 0.922 is the slope of the allometric relationship between water influx (ml day^{-1}) and body mass (kg) among large ungulates in hot environments (Ostrowski et al., 2002). If oryx maintained a constant T_b of 38.4°C , their water-influx rate would have to increase 19% (to $27 \text{ ml H}_2\text{O day}^{-1} \text{ kg}^{-0.922}$) to offset water losses.

Our use of mean T_b in our calculation of water savings assures that our estimate is a conservative one. Given that oryx allowed their T_b to decline to a mean of 36.5°C during summer, one could argue that heat storage was $1293.2 \text{ kJ day}^{-1}$ ($4.0^\circ\text{C} \times 3.48 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ deg.}^{-1} \times 92.9 \text{ kg}$) and that water savings were $0.538 \text{ litres day}^{-1}$. Although Arabian oryx avoid solar radiation during the day in summer, they still depend on heterothermy at this time. Our calculations of water savings as a result of heterothermy coupled with their low daily water-influx rate (Ostrowski et al. 2002), suggest that oryx can not obtain sufficient preformed water during summer to maintain homeothermic T_b without disrupting their hydration state. Contrary to what was suggested for the Cape eland (Fuller et al. 1999), behavioural thermoregulation in the oryx does not result in homeothermy.

An endangered species, the Arabian oryx has been the focus of re-introduction projects throughout the Middle East (Stanley Price, 1989; Ostrowski et al., 1998). Formerly, this species was distributed over much of the Arabian Peninsula, but now the only viable free-living herds occur in the desert of central Saudi Arabia and the western Rub al-Khali or Empty Quarter. Current models of climate change attributable to global warming predict that the Arabian peninsula may experience as much as 5°C increase in mean T_a over this century; night-time mean $T_{a,\text{min}}$ may increase proportionately more than daytime $T_{a,\text{max}}$ values (Mitchell and Hulme, 2000). Our data highlight the importance of minimum night-time T_a to daytime heat storage of oryx and their attendant water conservation. If night-time T_a increases as models predict, this will undoubtedly impact the ability of oryx to live in some areas, a major concern for conservationists.

Acknowledgements

We wish to express our appreciation to the National Commission for Wildlife Conservation and Development (NCWCD), Riyadh, Saudi Arabia for support during our research efforts. Wildlife research programs at the National Wildlife Research

Center (NWRC) have been made possible through the initiative of HRH Prince Saud Al Faisal and under the guidance of Dr A. H. Abuzinada. We thank A. Khoja and P. Paillat for logistical support throughout the study and G. Bakken and W. Porter for commenting on an earlier version of the manuscript. The ranger staff of Mahazat as-Sayd provided warm hospitality and invaluable aid in locating animals. Funding for this study was received from NCWCD/NWRC, the Columbus Zoo, the National Geographic Society and the National Science Foundation (J.B.W.).

ARTICLE 6

Heterothermy of free-living Arabian sand gazelles (*Gazella subgutturosa marica*) in a desert environment

Stéphane Ostrowski & Joseph B. Williams

Soumis à The Journal of Experimental Biology.

Résumé en français

Problématique

Nous avons mis en évidence pour la première fois dans notre article précédent (Article 5) l'utilisation de l'hétérothermie chez un ongulé désertique dans son milieu naturel et la réduction substantielle des pertes hydriques d'évaporation qu'elle permettait. L'été, durant la plus grande partie de la journée, l'oryx d'Arabie laisse sa température corporelle s'élever en emmagasinant la chaleur du milieu ambiant, et économise ainsi la quantité d'eau qu'il aurait dû évaporer pour maintenir une température corporelle constante. La nuit, quand la température du milieu est inférieure à sa température corporelle, il dissipe passivement la chaleur emmagasinée durant la journée. Devant la polémique suscitée par notre article sur l'hétérothermie chez l'oryx d'Arabie (voir Discussion), il nous a paru important de démontrer l'usage de l'hétérothermie chez une autre espèce d'ongulé exploitant les mêmes habitats extrêmes que l'oryx, en l'occurrence la gazelle des sables d'Arabie *Gazella subgutturosa marica*. Cette espèce, moins menacée que l'oryx d'Arabie, a en effet elle aussi été réintroduite dans la réserve de Mahazat as-Sayd où nous avons étudié l'oryx in situ, et partage avec ce dernier son aire historique de distribution.

La gazelle des sables étant de beaucoup plus petite taille que l'oryx d'Arabie (12–22 kg contre 80–120 kg), cela soulevait par ailleurs d'autres interrogations, en particulier sur sa capacité physique à utiliser l'hétérothermie. Selon les prédictions biophysiques, l'hétérothermie, qui repose en grande partie sur le principe d'inertie thermique, serait en effet un mode de thermorégulation réservé aux espèces de grande taille. L'inertie thermique d'un animal est son potentiel de stockage thermique, et il est proportionnel au ratio masse/surface corporelle. Or ce ratio est plus petit chez les espèces de petite taille que chez celles de grande taille. Les petits animaux ont donc une plus faible inertie thermique que les grands; ils se refroidissent et se réchauffent plus rapidement que ces derniers et courent théoriquement un risque d'hyperthermie précoce, potentiellement mortelle, en cas de températures ambiantes élevées. Pour éviter cette hyperthermie, les individus exposés à la chaleur ambiante devraient alors recourir à des processus de thermorégulation employant l'évaporation d'eau, et annihileraient par là même le gain lié à l'hétérothermie. Cette théorie ne tient cependant pas compte des adaptations comportementales auxquelles les ongulés de petite taille peuvent recourir pour limiter leur exposition à la chaleur ambiante. S'ils ne peuvent se réfugier dans des terriers, ils peuvent néanmoins bénéficier de micro habitats plus cléments comme les crevasses dans les rochers, inaccessibles aux espèces de plus grande taille comme l'oryx. Il est donc possible qu'une espèce de petite taille soit, malgré les prédictions biophysiques, capable d'utiliser l'hétérothermie, ce que nous avons recherché dans cette étude.

Matériel et méthodes

Implantation des systèmes thermométriques miniaturisés

Nous avons mesuré pendant 9–10 mois consécutifs, la température abdominale de six gazelles des sables adultes (trois mâles, trois femelles) non restreintes, à l'aide d'implants ambulatoires miniaturisés (modèle StowAway XTI, Onset Computer Corporation, Pocasset, USA), dans la réserve clôturée de Mahazat as-Sayd, dans l'ouest du Najd. Le site d'étude, les implants thermométriques ainsi que la technique d'implantation, ont été décrits en détail dans l'introduction. En octobre 2003, les gazelles ont été attrapées dans des enclos de capture, anesthésiées et implantées avec les systèmes miniaturisés in situ. Elles ont ensuite reçu un antagoniste de l'anesthésique et ont été relâchées dans un enclos de 10 m². Deux jours plus tard, elles ont été équipées d'un collier radioémetteur (modèle MOD305/S; Telonics, Mesa, Arizona, USA) et relâchées dans un enclos de 200 ha pour le suivi postchirurgical. Fin octobre 2003, les six gazelles implantées ont été relâchées dans la réserve. Elles ont été recapturées 9–10 mois plus tard (août–septembre 2004) afin de récupérer les implants.

Restriction hydrique

Afin d'étudier l'effet d'une restriction hydrique sur l'amplitude des variations de la température corporelle des gazelles, nous avons conçu une expérience dans laquelle nous contrôlions leur apport hydrique (eau de boisson et eau préformée contenue dans les végétaux consommés). Nous avons transporté trois mâles et trois femelles du KKWRC (voir Introduction) à Mahazat as-Sayd, où nous les avons anesthésiés et implantés comme décrit précédemment. Les animaux ont été gardés dans des enclos arborés de 1200 m². Des plantes consommées par les gazelles dans la réserve (rameaux, feuillage et fruits d'*Acacia* sp., *Panicum turgidum*, *Lasiurus scindicus*, *Stipagrostis* spp., etc.) ont été cueillies quotidiennement pour les nourrir. Elles contenaient en moyenne 470 à 560 ml H₂O kg⁻¹ de matière humide. Nous avons fourni aux gazelles une ration quotidienne de 350 ml d'eau et de 1 kg de végétaux pendant trois jours, puis nous avons supprimé l'eau de boisson et maintenu la nourriture pendant trois jours. Après cinq jours de reprise de l'abreuvement et de l'alimentation, nous les avons finalement privés d'eau et de nourriture pendant trois jours supplémentaires. Les gazelles ont été pesées avant et après chaque étape. Deux semaines après la fin de l'expérimentation, nous les avons de nouveau anesthésiées pour retirer les implants.

Résultats et discussion

La gazelle des sables utilise l'hétérothermie dans son milieu naturel durant l'été, quand la température ambiante est élevée. A cette époque de l'année (juin–juillet) elle laisse

fluctuer sa température corporelle de $2,6 \pm 0,8^{\circ}\text{C}$, contre $1,7 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$ pendant l'hiver (janvier–février). Ainsi, en été, sa température corporelle augmente progressivement de plus de 2°C pendant la journée, quand la température ambiante excède la température corporelle, puis décline pendant la nuit quand la température ambiante est inférieure à la température corporelle. Les fluctuations de température corporelle enregistrées durant l'été sont corrélées de manière significative aux températures ambiantes, alors qu'une telle relation n'existe pas en hiver. Cela confirme que chez la gazelle des sables les fluctuations journalières de température corporelle s'ajustent au 'stress' thermique ambiant et ne traduisent donc pas un rythme nycthéméral endogène. La gazelle des sables emmagasine quotidiennement 81,4 kJ de chaleur en été et 56,4 kJ en hiver. Dissiper une telle quantité de chaleur l'été reviendrait à évaporer 33,5 ml d'eau par jour. Nous avons également montré que la quantité d'eau apportée à des gazelles captives (eau de boisson et eau préformée contenue dans les aliments) détermine l'amplitude des variations journalières de température corporelle. Ainsi, l'été, les gazelles captives privées d'eau de boisson, mais pas de nourriture naturelle, élèvent leur température corporelle maximale, diminuent leur température corporelle minimale et accroissent aussi l'amplitude des variations journalières de température corporelle de $1,4^{\circ}\text{C}$. Quand ces mêmes gazelles sont privées de toute source d'eau – y compris de l'eau préformée contenue dans l'alimentation – seules les températures maximales et la variation de température corporelle journalières augmentent, mais pas la température journalière minimale. Ce dernier processus semble correspondre à une hyperthermie surajoutée à l'hétérothermie et est liée, comme le suggère une augmentation de l'osmolalité plasmatique chez ces animaux, à une déshydratation des animaux.

Conclusion

Notre étude a montré que des gazelles non restreintes ou captives, ayant comme seule source d'eau celle contenue dans les végétaux qu'elles consomment, faisaient appel à l'hétérothermie en été pour réduire leurs pertes d'eau d'évaporation, et ceci sans élévation de leur osmolalité plasmatique signalant une déshydratation. Après l'oryx d'Arabie, la gazelle des sables nous fournit donc le deuxième exemple documenté d'utilisation de l'hétérothermie par un ongulé désertique, et le premier pour une espèce de petite taille. Cette étude contredit les prédictions biophysiques sur l'hétérothermie et souligne l'importance d'étudier les animaux dans un contexte environnemental où ils peuvent utiliser des mécanismes comportementaux de thermorégulation. La présente étude consolide les résultats des précédents travaux menés chez l'oryx d'Arabie et corroborent l'hypothèse selon laquelle l'hétérothermie est un mécanisme de thermorégulation répandu chez les ongulés des milieux arides.

Abstract

To test whether free-living desert ungulates employ heterothermy to reduce water loss, we measured core body temperature (T_b), using internal data loggers, of six free-living Arabian sand gazelles (*Gazella subgutturosa marica*), a small desert antelope (12 – 20 kg) that lives in the deserts of Saudi Arabia, where air temperature (T_a) often exceeds 40°C. We found that the mean daily T_b varied by $2.6 \pm 0.8^\circ\text{C}$ during summer (June – July) and $1.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$ during winter (January – February). Over both seasons mean T_b was $39.5 \pm 0.2^\circ\text{C}$. During the day, in summer, T_b increased by more than 2°C when $T_a > T_b$ and declined at night when $T_a < T_b$, suggesting that gazelles stored heat during day and dissipated it by non evaporative means during night. The minimum T_b was lower in summer ($38.2 \pm 0.5^\circ\text{C}$) than in winter ($38.6 \pm 0.3^\circ\text{C}$) despite the fact that the gradient between T_b and T_a was larger and solar radiation was lower in winter. Correlation between daily variation of T_b and mean, maximal T_a s were significant in summer, but not in winter. To dissipate the heat stored by evaporation would require 33.5 milliliters $\text{H}_2\text{O day}^{-1}$ in summer and 23.2 milliliters $\text{H}_2\text{O day}^{-1}$ in winter, if heat storage is based on calculations involving mean T_b .

We tested whether the amplitude of daily variations in T_b was influenced by the level of water provided to six captive sand gazelles maintained under controlled conditions in summer. The daily amplitude of T_b was increased by 1.4°C when gazelles were denied drinking water but supplied with pre-formed water in food, and by 1.1°C when they were denied both water and food. Gazelles denied only water appeared to increase the amplitude of heterothermy with an increase in mean maximal T_b and a decrease in mean minimal T_b , whereas when denied both food and water they seemed to superimpose a dehydration-hyperthermia on the existing heterothermy, with increased mean and maximal T_b s but no decrease of minimal T_b . Free-ranging and captive gazelles surviving on pre-formed water in natural food used heterothermy during summer with no elevation of plasma osmolality, indicating that they were not in a stage of dehydration. Sand gazelles provide a clear example of a small desert ungulate employing heterothermy to reduce evaporative water loss.

Introduction

When exposed to high thermal heat loads, many endotherms maintain their body temperature (T_b) within narrow limits ($< \pm 2^\circ\text{C}$), either by behavior, such as using shade or burrows, or by physiological mechanisms, like panting or sweating, these requiring evaporative water loss (Jessen, 2001). Species indigenous to desert environments, without access to drinking water, can ill afford profligate use of evaporative water for cooling, and therefore must minimize reliance on this

mechanism for maintenance of T_b (Wilson, 1989; Degen, 1997; Schmidt-Nielsen, 1997). One mechanism, thought to be important in reducing evaporative water loss among large desert ungulates, is heterothermy, the storage of body heat during the day, under positive thermal load, and dissipation of this heat at night, thereby reducing evaporative water loss in maintenance of normothermic T_b (International Union of Physiological Sciences Thermal commission, 1987; Willmer et al., 2000).

The concept of heterothermy as a water-saving mechanism for desert ungulates was originally espoused by Schmidt-Nielsen et al. (1957), who measured 24-h rhythms of T_b on captive camels (*Camelus dromedarius*) during summer. These authors showed that T_b of camels increased during the day, decreased at night, and that daily variation in T_b was amplified when animals were water-deprived. One camel increased its T_b by 6.2°C from morning to evening, saving nearly a liter of water that otherwise would have been evaporated if T_b had been controlled at normothermic levels (Schmidt-Nielsen et al., 1957; Schroter et al., 1987). Extending these observations to captive Cape eland (*Tragelaphus oryx*), Taylor and colleagues demonstrated that, in environmental chambers set to 40°C during the day, but 22°C at night, eland increased their rectal T_b by 4°C during the day, saving approximately 0.5 L of evaporative water (Taylor and Lyman, 1967; Taylor, 1969).

In an insightful series of articles, Mitchell and colleagues have criticized early studies of heterothermy because test animals were captive and did not have the opportunity to adopt strategies of behavioral thermoregulation (Mitchell et al., 2002; Fuller et al., 2004). From measurements of T_b using miniature data loggers on free-ranging black wildebeest (*Connochaetes gnou*; Jessen et al., 1994), springbok (*Antidorcas marsupialis*; Mitchell et al., 1997; Fuller et al., 2005), eland (Fuller et al., 1999), zebra (*Equus burchelli*; Fuller et al., 2000) impala (*Aepyceros melampus*; Mitchell et al., 2002), and gemsbok (*Oryx gazella*; Maloney et al., 2002), this coterie of authors found that 24-h rhythms of T_b were not related to environmental heat load as indexed by daily variation of air temperature (T_a) and or “globe temperature”, the latter the internal temperature of a copper sphere painted black. These authors concluded that “none of the species displayed features of T_b response to environmental heat loads congruent with ‘adaptive’ heterothermy” (Mitchell et al., 2002). We laud the emphasis placed by these authors on measurements of T_b of free-ranging animals to aid in our understanding of heterothermy in water savings of desert ungulates, and their usage of miniature data loggers to continuously monitor T_b , but think that they have missed the mark in their tests of the heterothermy hypothesis. They have made their measurements of T_b , not on ungulates living in desert areas, but rather on animals inhabiting savannah grassland habitats in South Africa and northern Namibia (Schulze, 1997), where T_a s did not exceed 35°C, and annual rainfall reached as much as 700mm. Animals were

artificially supplied with water, an unnatural situation for a desert ungulate. Whereas it is true that “globe temperature” occasionally exceeded T_b in some of their studies, we have evidence that in full sun, globe temperature can overestimate the operative temperature (T_o), *seusu* Bakken (1992), of a gazelle by more than 5°C (S. Ostrowski, unpublished). These conditions collectively represent a poor test of the heterothermy hypothesis. They concluded “*we believe that the high T_b s displayed in some heat-exposed antelope, and invoked in support of adaptive heterothermy, are experimental artifacts arising from depriving the animals of their natural local climate and of thermoregulatory behaviour. Even more so, we believe that the low morning body temperatures are artifacts resulting from depriving the animals of behavioural thermoregulation at night, including interaction with other animals*”.

In 2003 we reported the first case of heterothermy in free-living Arabian oryx (*Oryx leucoryx*; $N=6$), a species that, as it is the norm for desert ungulates, is often exposed to T_a in excess of mean T_b during summer, lives in areas receiving less than 100 mm rain, and has no access to drinking water (Ostrowski et al., 2003). In this species, during summer, T_b increased from $36.5 \pm 1.2^\circ\text{C}$ around 0830 h in the morning to $40.5 \pm 0.7^\circ\text{C}$ shortly before sunset, and decreased during night. In the early morning hours, T_b continued to decline despite the fact that T_a was increasing, a decrease that presumably permitted the oryx to store additional heat during the hot part of the day. We estimated that the daily variation in T_b allowed oryx to save 280 millilitres H_2O day⁻¹. Fuller et al. (2004) impugned these results pointing out that only 17% of the variation in heat storage in summer could be attributed to daily variation in T_a . These authors incorrectly stated that oryx “*had access to drinking water, but drinking patterns were not recorded*” (Table 1, p. 278). Further, they also suggested that the high T_b recorded before sunset in oryx could be attributed to hyperthermia induced by dehydration, a confusing assertion in light of their belief that oryx had access to drinking water. The decline in T_b that we measured for oryx during the early morning, consistent with heterothermy hypothesis, was explained by Fuller et al (2004) as “*partly reflected an inadequate sampling over that period*”. Despite evidence to the contrary, these authors have maintained their view that heterothermy does not exist in free-ranging antelopes.

Given this disparity in interpretations and views, it becomes necessary to clearly define heterothermy, and to outline what patterns in T_b are consistent with this putative mechanism of water conservation. Heterothermy is variation in T_b , by more than 2°C, in response to environmental heat load that permits a savings of evaporative water loss. We agree with Fuller and colleagues that T_b should be measured on free-living animals, and thus behavioural thermoregulation should be component of our thinking about whether ungulates use heterothermy or not. Under the heterothermy

model, during the day, when operative temperature (T_e) exceeds T_b of animals, heat is transferred from the environment to the animal. Instead of dissipating this heat load by evaporative water loss, thus maintaining normothermic T_b , animals increase T_b above normothermic levels storing heat in their body to reduce evaporative water losses. At night, when T_e is lower than T_b , stored heat is dissipated by non-evaporative means. The model predicts that desert antelopes, when $T_a > T_b$ will display an increasing T_b during daytime, reaching a peak in late afternoon when environmental heat load is maximal, and then T_b will decrease during night. The amplitude of daily T_b variation ought to be positively correlated with amplitude of heat load. Although neither T_a nor “globe temperature” reflect actual thermal load of an ungulate, at least in full sun (S. Ostrowski, unpublished), both parameters have been used to approximate heat load in arid-zone antelopes (Ostrowski et al., 2003; Fuller et al., 2005). Because T_a is a weak index of thermal load, and because T_a may exceed T_b for only a short period of time during the day, it follows that correlations between T_a and T_b will be weak, though significant. Finally, the heterothermy model as envisioned by Schmidt-Nielsen et al. (1957) predicts that the amplitude of changes in T_b will be modulated by the level of hydration; water deprivation ought to increase the amplitude of T_b .

We measured T_b of free living Arabian sand gazelles (*Gazella subgutturosa marica*), a small desert antelope (body mass, 12 – 20 kg) that lives in the deserts of Saudi Arabia. One might think that an ungulate with low body mass, a larger surface area-to-volume ratio and a lower thermal inertia would be less likely to employ heterothermy than a larger ungulate (Fuller et al., 1999; Mitchell et al., 2002; Fuller et al., 2005) but if shown, it would be a clear demonstration that desert ungulates of most any size could employ this mechanism (Mitchell et al., 2002; Fuller et al., 2005). The Arabian sand gazelle occurs naturally in the northern deserts of Saudi Arabia, and in the Rub’ al-Khali, one of the driest regions in the world (Meigs, 1953; Mallon and Kingswood, 2001). Gazelles have no access to drinking water apart from ephemeral pools that occur in the desert landscape after infrequent rains. In 1990, Arabian sand gazelles were reintroduced into Mahazat as-Sayd, a protected area 160 km north-east of Taif, Saudi Arabia (Haque and Smith, 1996). The population now numbers more than 2000 individuals (Mohammed et al., 2003). Sand gazelles have one of the lowest rates of mass-specific total evaporative water loss among artiodactyls so far measured (S. Ostrowski, P. Mésochina, and J. B. Williams, manuscript in press), a finding that suggests that its water-influx rate in natural conditions is low (Nagy and Peterson, 1988).

In this study, we tested the hypothesis that heterothermy is a mechanism employed by free-ranging sand gazelles in their natural environment to reduce evaporative water

losses. We employed implanted data loggers to measure T_b over the course of seven months, spanning both winter and summer. We found that the mean daily T_b in the wild varied by $2.6 \pm 0.8^\circ\text{C}$ during summer, but only by $1.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$ during winter. T_b increased during day by more than 2°C when $T_a > T_b$ and declined when $T_a < T_b$. Correlations between daily variation of T_b and mean, maximal T_a s were significant in summer, but not in winter. Having documented that free-ranging gazelles use heterothermy, we next explored the influence of dehydration on the amplitude of variation in T_b under controlled conditions. Consistent with the heterothermy hypothesis, water deprivation influenced the magnitude of T_b variation when we deprived animals of drinking water and of both drinking water and pre-formed water in natural food.

Materials and methods

Study area

Designated as a protected area in 1988, our study site, Mahazat as-Sayd, an area of 2244 km^2 , approximately the size of the state of Rhode Island, consisted of a tract of flat, open steppe desert in west-central Saudi Arabia ($28^\circ 15' \text{ N}$, $41^\circ 40' \text{ E}$). Mahazat as-Sayd provides no artificial sources of water for gazelles.

Characterized by hot summers and mild winters, this region has an annual average rainfall of $93 \pm 56 \text{ mm}$ ($N=14$ years) with a coefficient of variability $>60\%$. The mean daily maximum ($T_{a,\text{max}}$) and minimum ($T_{a,\text{min}}$) air temperatures were 42.4°C and 26.6°C respectively, in June, the hottest month, and 23.8°C and 11.5°C , respectively, in January (National Wildlife Research Center, unpublished). Between January 1st and July 31, 2004, the period of this study, 91 mm of rain fell in the reserve. Weather data were measured continuously at an automatic meteorological recording station situated within the protected area. Solar radiation was measured using a pyranometer (Licor, Lincoln, NB, USA). In addition, we measured T_a ($\pm 0.1^\circ\text{C}$) in the shade of a maeru tree (*Maerua crassifolia*) at 20 minutes intervals with a Campbell Scientific data logger (model 21X) and a 38-gauge copper-constantan thermocouple, 30 cm above ground, during the entire study. When gazelles were in deep shade, most often under maeru trees, T_a crudely approximates T_c (Bakken, 1976; 1992; S. Ostrowski, unpublished).

The sparse vegetation of Mahazat as-Sayd is dominated by perennial grasses including *Panicum turgidum*, *Lasiurus scindicus*, *Stipagrostis* spp. and *Ochthochloa compressa* (Mandaville, 1990). Small acacia (*Acacia* spp.) and maeru trees, sporadically distributed along dry wadis (dry water courses), provide shade for gazelles.

Procedures

Implantation of data loggers — In October 2003, we captured 6 adult Arabian sand gazelles [*Gazella subgutturosa marica* (Güldenstaedt, 1780)], three males and three females, using a pop-up coral system. Animals were sedated with diazepam 5 mg ml⁻¹ (Valium, Roche, Neuilly-sur-Seine, France; dose 5 mg) and 100 mg ml⁻¹ perphenazine enanthate (Trilifan, Shering-Plough, Levallois, France, dose 20 mg) and relocated to a nearby (5 km) research facility where we anaesthetized them with a mixture of 100 mg ml⁻¹ ketamine (Imalgène; Merial, Lyon, France; mean dose 110.5±15.6 mg) and 100 mg ml⁻¹ xylazine (Rompun; Bayer, Leverkusen, Germany; dose 132.8±9.8 mg), a combination of drugs that induced anaesthesia within 10 min (Mubarak, 1997). Using aseptic procedures, we implanted miniature data loggers (StowAway XTI, Onset Computer Corporation, Pocasset, USA) embedded in synthetic resin and coated with biologically inert wax (Paraffin/Elvax, Mini-Mitter Corporation, Sunriver, OR, USA) into the abdominal cavity of each animal. Average duration of surgery was 14 min as timed by a stopwatch. We treated surgical wounds with povidone iodine antiseptic (Vetedine, Vetoquinol, Lure, France), injected each individual with 15 mg/kg of long-acting amoxycillin (Clamoxyl L.A., Pfizer, Orsay, France) intramuscularly, and reversed the anesthetic with 10 mg atipamezole (Antisedan; Orion, Espoo, Finland; 5mg ml⁻¹). Experimental animals were ambulatory within 25 min following drug reversal and were released into 10-m² individual pens, on average 67.2±12.1 min after they were captured. Two days after implantation of data loggers, gazelles were equipped with radio-transmitters affixed to collars around their necks (model MOD305/S; Telonics, Mesa, AZ, USA) and released into a 200 ha enclosure located inside the reserve, for post-surgery monitoring. At the end of October 2003 we released all 6 gazelles back into the reserve. Nine to 10 months later, between August and early September 2004, we re-darted the gazelles with a mixture of 4.9 mg ml⁻¹ etorphine (M99; C-Vet, Leyland, UK; mean dose 0.45±0.08 mg) and 50 mg ml⁻¹ xylazine (Rompun; Bayer, Leverkusen, Germany; dose 15 mg). We surgically removed data loggers, and released the gazelles at their final capture site.

Food and or water deprivation experiment — To explore the effect of water deprivation on the amplitude of variation in T_b of gazelles, we designed an experiment wherein we controlled their intake of water, drinking water and pre-formed water in natural food. We selected 3 male and 3 female Arabian sand gazelles from the captive herd of the King Khaled Wildlife Research Center (KKWRC), Thumamah, Saudi Arabia (25°20' N, 45°35' E), transported them to Mahazat as-Sayd, and implanted them with miniature data loggers following the same procedures as on free-living

gazelles. Animals were kept in outdoor 1200-m² enclosures that contained natural vegetation for shade, but natural food was collected and provided to them daily along with water (S. Ostrowski, unpublished). Food provided to gazelles consisted of green twigs/stems, leaves, and fruits of *Acacia tortillis*, *Panicum turgidum*, *Lasiurus scindicus*, *Stipagrostis* spp., *Tribulus macropterus*, and *Monsonia nivea*, species commonly eaten by sand gazelles (Roberts, 1977). We sampled natural foods, dried them at 65°C, and found that they contained on average 470 to 560 ml H₂O kg⁻¹ wet mass, depending on species. In our water deprivation experiment, in mid August 2004, we provided gazelles a daily ration of 350 ml drinking water and 1 kg natural food for 3 days, a regime previously determined to be sufficient for them to maintain body mass, then we removed drinking water but provided 1 kg natural food for 3 days, then after a 5 day period of food and water again, we deprived them of both food and drinking water for 3 additional days. We weighed gazelles using an electronic hanging scale (± 0.05 kg) at the beginning and end of each treatment. Two weeks after final measurements, we anaesthetized the gazelles, and removed the data loggers. Our experimental protocols were approved by the National Commission for Wildlife Conservation and Development, Riyadh, Saudi Arabia.

Data loggers for measurements of T_b

We used miniature data loggers custom-modified to have a storage capacity of 32 kb, a measurement range from +34 to +46°C, and a resolution of 0.04°C (Kamerman et al., 2001; Fuller et al., 2005). After wax-coating the data-loggers, we calibrated ($\pm 0.1^\circ\text{C}$) them over a temperature range of 34 – 46°C in a temperature-controlled water bath against a precision mercury thermometer with a certificate traceable to the US National Institute of Standards and Technology. We set the scan interval on loggers at 20 min, allowing more than one year of recordings. After retrieval of data loggers, we re-calibrated them again to check for drift. The change from our initial calibration in loggers used on free-ranging gazelles was -0.2°C , -0.1°C , -0.1°C , -0.1°C , 0.0°C , $+0.1^\circ\text{C}$, respectively. We assumed that the temperature drift was linear over the course of the sampling period and made small corrections in T_b for loggers that displayed drift. There was no drift in loggers over the short period of our deprivation experiments.

Osmolality of plasma

Since hydration state is predicted to influence T_b under the heterothermy model, we measured plasma osmolality of both free-ranging gazelles, at initial and final handling, and in our deprivation trials, at the end of each treatment.

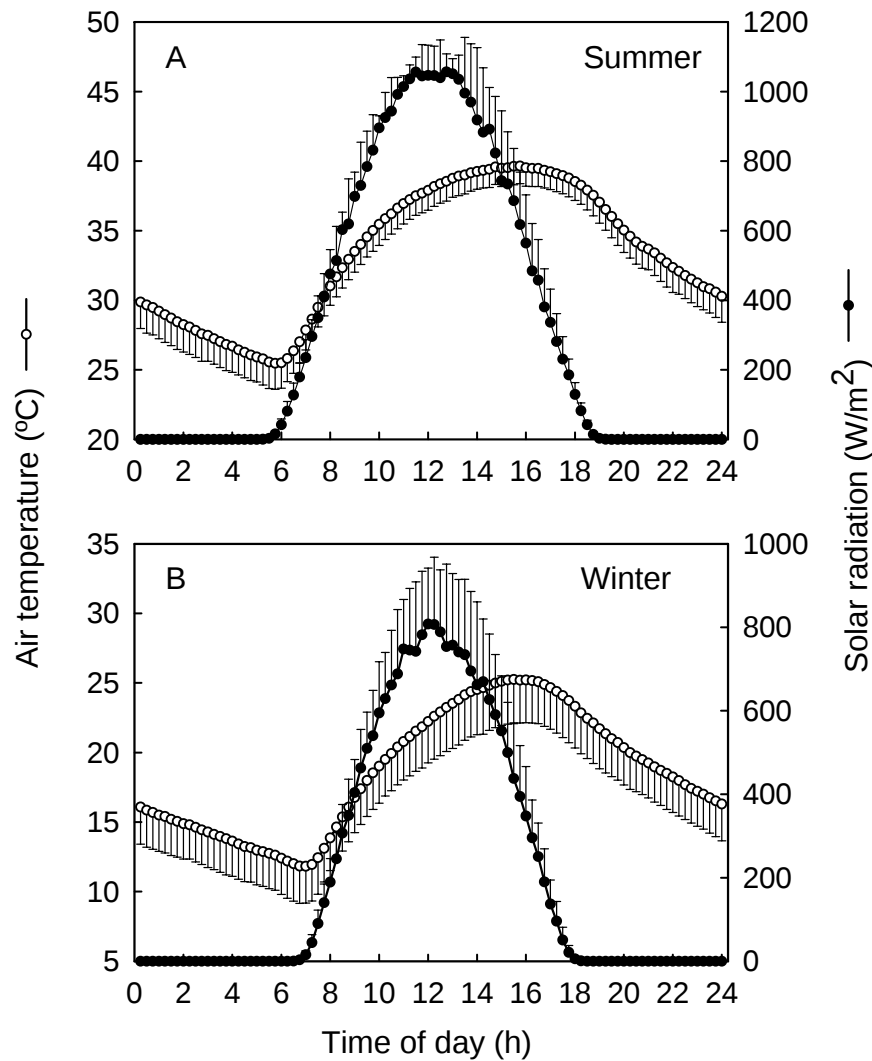


Figure 1. Air temperature (open circles) and solar radiation (filled circles) versus time of day in Mahazat as-Sayd for summer and winter between January 2004 and July 2004. Values are means $\pm$ S.D.

We collected blood from the jugular vein, within two minutes of capture of gazelles, into glass tubes containing lithium-heparin, and then centrifuged it for 15 min at 2,500 rpm. We measured osmolality (± 1 milliosmol) of the plasma in triplicate with a freezing-point depression osmometer (Type 13, Roebling, Berlin, Germany).

Calculation of potential water savings by heterothermy

To calculate the potential water savings of gazelles as a result of using heterothermy, we assumed that their surface temperature equalled their T_b , a reasonable approximation at high T_a s experienced by animals during summer in this study. Skin temperature was probably lower than T_b in winter, but because the heat of vaporization of water is only 0.7% higher at 30°C than 38°C (Kleiber, 1975), errors are likely small because of this assumption. We used the following equation:

$W = \Delta T_b C_p M_b / H_v$, where W is water saved (in millilitres) per time interval, ΔT_b is the difference between T_b observed and mean T_b (in °C), C_p is the specific heat of tissue (3.48 kJ kg⁻¹ deg.⁻¹; Taylor, 1970a; International Union of Physiological Sciences Thermal Commission, 1987), M_b is mean body mass (in kg), and H_v is the heat of vaporization of water (2.404 kJ millilitres⁻¹ at 38°C; Kleiber, 1975; Schmidt-Nielsen, 1998). Because of the complexity of heat exchange of an animal with its environment (Porter and Gates, 1969), we recognize the limitations of our simplifying assumptions involved in estimating water savings. However, given that we computed water savings only when $T_b > T_{b,mean}$ and given that T_a exceeded $T_{b,mean}$ in summer only for an average of 2.3 h per day, our estimates of water savings are conservative.

Data collection

A priori, we purposed to discard T_b measurements on our loggers for the first 2 months following implantation to avoid possible bias related to post-surgical recovery. For free-ranging gazelles ($N=6$), we compiled T_b measurements between 1 January 2004 and 26 July 2004. For the purpose of this paper we used only T_b measurements of the two coldest (January and February) and two hottest (June July) months that were termed 'winter' and 'summer', respectively. Daytime was considered to be between 0630 h and 1815 h in winter and between 0525 h and 1930 h during summer. On 15 March 2004 one implanted free-ranging gazelle died, impaled during what appeared to be a fight with another male. We recovered the undamaged data logger on 18 March.

Data analysis

We verified normality and homoscedasticity of variables with Kolmogorov-Smirnov goodness of fit and Levene's tests, respectively (Zar, 1996). To test for differences between mean daily T_b , maximum daily T_b ($T_{b,max}$), minimum daily T_b ($T_{b,min}$) and daily variation in T_b ($T_{b,max} - T_{b,min}$), we used a two-way analysis of variance [ANOVA; with season (winter/summer) and time of the day (night/day) as fixed effects in our study on free-living gazelles, and level of daily food and water allowance as a fixed effect in our study on captive gazelles. Individuals were included as a random factor in both models (type III)] (Crowder and Hand, 1993). We ran posthoc Newman-Keuls multiple range tests to explore for statistical differences between groups. We investigated the relationship between total heat storage, expressed as $C_p(T_{b,max} - T_{b,min})M_b$, and T_a with linear regression. We tested for differences in T_a between seasons and experimental phases of water restriction experiment by comparing 20-min means with a Wilcoxon matched pairs signed-rank test. Measurements of blood osmolality were compared with a repeated ANOVA. Means ± 1 S.D. are reported. We assumed statistical significance at $P \leq 0.05$ (Zar, 1996).

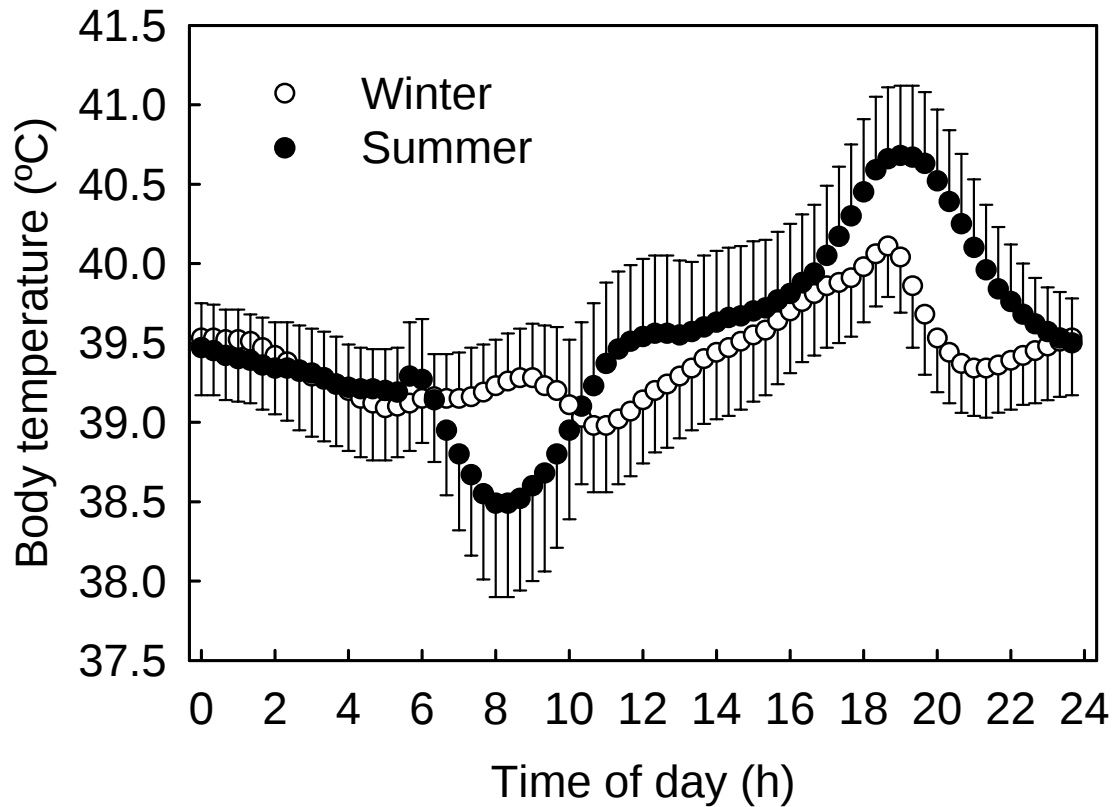


Figure 2. Mean body temperature of six free-ranging Arabian sand gazelles in summer and winter at Mahazat as-Sayd, as a function of time of day. Means $\pm$ s.d. for 60 days and 56 days in winter and summer 2004, respectively.

Results

Climate

Mean daily T_a was $33.3 \pm 1.3^\circ\text{C}$ in summer and $18.7 \pm 2.4^\circ\text{C}$ in winter. During summer, maximum air temperature ($T_{a,\text{max}}$; mean = $40.4 \pm 1.3^\circ\text{C}$) occurred between 1430 h and 1630 h, and minimum air temperature ($T_{a,\text{min}}$; mean = $25.2 \pm 1.8^\circ\text{C}$) occurred at dawn between 0500 h and 0530 h (Fig. 1A), whereas during winter, $T_{a,\text{max}}$ (mean = $25.8 \pm 3.2^\circ\text{C}$) occurred between 1430 h and 1630 h, and $T_{a,\text{min}}$ (mean = $11.5 \pm 2.4^\circ\text{C}$) occurred at dawn (Fig. 1B). Mean diurnal T_a , $T_{a,\text{max}}$, and $T_{a,\text{min}}$ were higher in summer than in winter ($P < 0.001$), whereas the mean amplitude of daily T_a variation was similar in summer ($14.8 \pm 1.5^\circ\text{C}$) and in winter ($14.3 \pm 2.9^\circ\text{C}$) ($P = 0.29$). Solar radiation peaked around noon at approximately 1050 W m^{-2} in summer and 800 W m^{-2} in winter.

During the water deprivation experiment, T_a averaged $33.8 \pm 0.8^\circ\text{C}$, $T_{a,\text{max}}$ $41.1 \pm 0.6^\circ\text{C}$, and $T_{a,\text{min}}$ $25.5 \pm 1.05^\circ\text{C}$. The mean amplitude of daily T_a variation (ΔT_a ; mean = $15.5 \pm 0.7^\circ\text{C}$), mean T_a , $T_{a,\text{max}}$, and $T_{a,\text{min}}$ did not vary significantly between the three treatment periods ($P > 0.25$).

Table 1. Summary data on body masses, plasma osmolality and body temperature in six captive Arabian sand gazelles (*Gazella subgutturosa marica*) exposed to three different food and water treatments in Mahazat as-Sayd, Saudi Arabia.

	Food and water Regimens		
	Treatment 1†	Treatment 2‡	Treatment 3§
Body mass initial (kg)	16.0 ± 1.2 ^a	16.1 ± 1.1 ^a	16.0 ± 1.2 ^a
Body mass final (kg)	16.1 ± 1.1 ^a	15.2 ± 1.2 ^b	14.2 ± 1.1 ^c
Body mass change (%)	+0.1 ± 1.1 ^a	-4.8 ± 1.5 ^b	-11.3 ± 1.0 ^c
Plasma osmolality (mOsm)	319.8 ± 3.4 ^a	318.2 ± 3.0 ^a	325.7 ± 2.1 ^b
Body temperature (°C)			
Mean	39.5 ± 0.2 ^a	39.5 ± 0.3 ^a	39.8 ± 0.2 ^b
Maximum	40.6 ± 0.5 ^a	40.9 ± 0.6 ^b	41.3 ± 0.4 ^c
Minimum	38.3 ± 0.5 ^a	37.2 ± 1.0 ^b	38.1 ± 0.6 ^a
Amplitude	2.3 ± 0.7 ^a	3.7 ± 1.0 ^b	3.3 ± 0.8 ^c
†Provided with natural food and drinking water to maintenance levels for three days.			
‡Provided with natural food but no drinking food for three days.			
§Denied drinking water and natural food for three days.			
^a , ^b , ^c Values with different letters differ significantly ($P < 0.05$)			

Body temperature in free-living gazelles

With data from summer and winter combined, T_b averaged $39.5 \pm 0.2^\circ\text{C}$; there was a significant effect of the interaction between season and period of the day (day/night) on mean T_b ($F_{1,1303}=7.2$, $P=0.008$). A post-hoc range test indicated that T_b summer/night $> T_b$ summer/day $> T_b$ winter/night $> T_b$ winter/day (Newman-Keuls; $P < 0.05$). Combining day and night values, mean T_b during summer ($39.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$) was significantly higher than during winter ($39.4 \pm 0.2^\circ\text{C}$) ($F_{1,1303}=83.8$, $P < 0.001$), but this difference was small. The amplitude in daily variation in T_b ($T_{b,\max} - T_{b,\min}$), was significantly higher in summer ($2.6 \pm 0.8^\circ\text{C}$) than in winter ($1.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$) ($F_{1,629}=19.7$, $P=0.01$).

During summer, $T_{b,\max}$ and $T_{b,\min}$ averaged $40.8 \pm 0.4^\circ\text{C}$ and $38.2 \pm 0.5^\circ\text{C}$, respectively. $T_{b,\min}$ occurred around 0820 h, which is 0245 h later than $T_{a,\min}$. $T_{b,\max}$ occurred near 1900 h, shortly before sunset, and decreased during the night (Fig. 2). Mean T_b was $39.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$ during day and $39.6 \pm 0.2^\circ\text{C}$ during night. The largest change in T_b during one day was 5.5°C , from 36.5°C in the early morning to 42.0°C in the late afternoon in July, in a female. During winter, mean $T_{b,\max}$ and $T_{b,\min}$ averaged $40.3 \pm 0.3^\circ\text{C}$ and $38.6 \pm 0.3^\circ\text{C}$, respectively. $T_{b,\min}$ occurred around 1040 h, nearly 4 h later than $T_{a,\min}$. T_b increased until 1840 h and then decreased abruptly until 2040 h and declined monotonically during the rest of the night and early morning (Fig. 2).

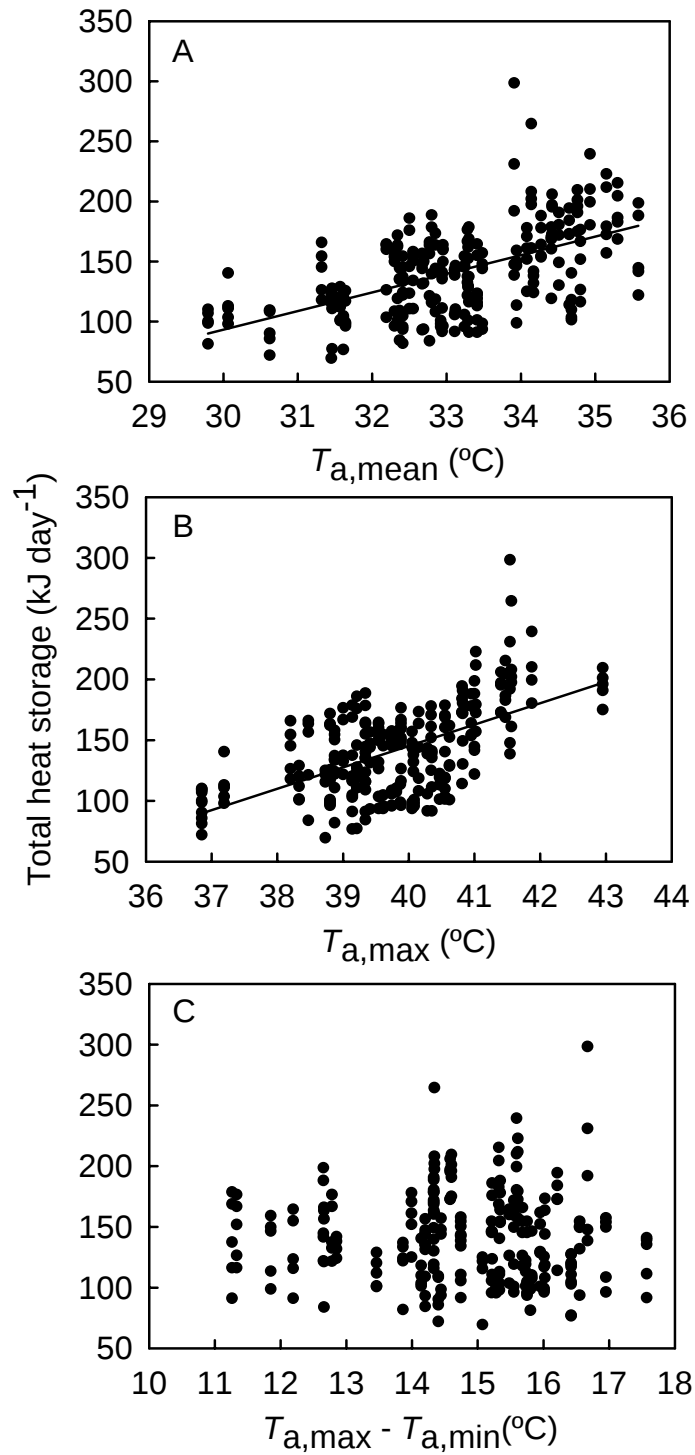


Figure 3. Heat storage of five free-ranging Arabian sand gazelles versus (A) mean air temperature ($T_{a,mean}$), (B) maximum air temperature ($T_{a,max}$) and (C) daily variation in air temperature ($T_{a,max} - T_{a,min}$) during the summer in Mahazat as-Sayd.

Mean T_b was $39.4 \pm 0.21^\circ\text{C}$ during the day, and $39.4 \pm 0.20^\circ\text{C}$ during the night. The largest change in T_b during one day was 2.8°C , from 38.8°C to 41.6°C in February, in a male.

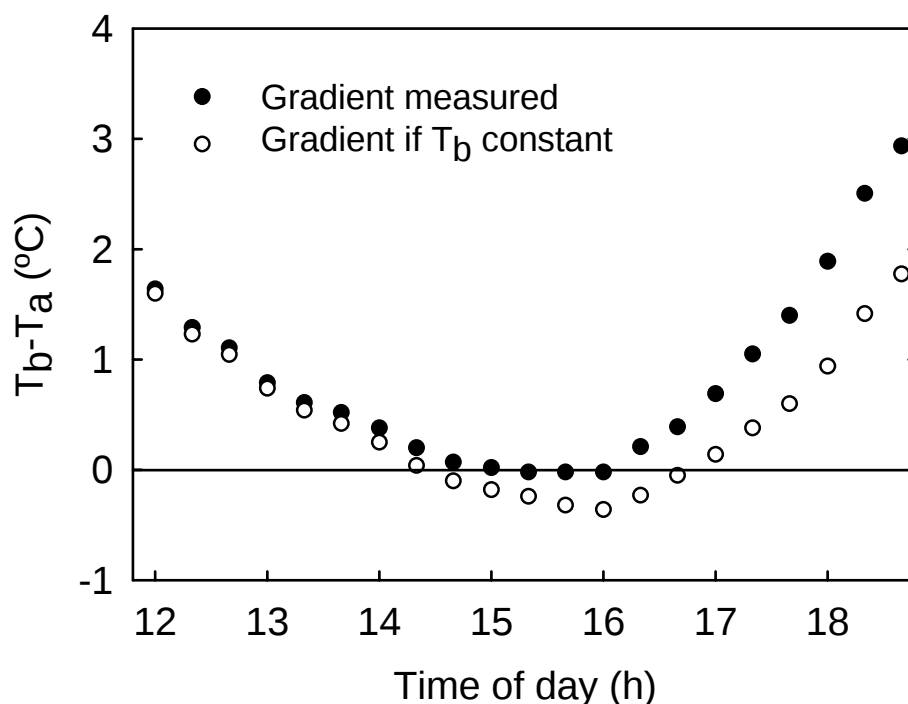


Figure 4. Measured gradient (filled circles) and hypothetical gradient if body temperature remains constant (open circles) between body temperature and air temperature ($T_b - T_a$) as a function of day in five Arabian sand gazelles during summer in Mahazat as-Sayd.

During the summer, mean $T_{b,max}$ was significantly higher ($F_{1,626}=10.8$, $P=0.03$), and mean $T_{b,min}$ significantly lower ($F_{1,626}=21.6$, $P<0.01$) than during winter. There was a statistically significant correlation between mean T_a and T_b in summer ($P<0.001$, $r=0.24$), but not in winter. During summer there was a significant correlation between the total amount of heat stored and mean T_a (Fig. 3A; $F_{1,247}=111.1$, $P<0.001$, $r^2=0.31$), and $T_{a,max}$ (Fig. 3B; $F_{1,247}=127.2$, $P<0.001$, $r^2=0.34$). There was no significant correlation between total amount of heat stored and $T_{a,min}$ in summer, $T_{a,min}$ in winter, $T_{a,max}$ in winter and $(T_{a,max} - T_{a,min})$ in both seasons (Fig. 3C) ($P>0.73$).

Water savings by heat storage

The gradient between the temperature of the animal's surface and T_a drives heat flux (Gates, 1962), but often the approximation $T_b - T_a$ is used (McNab, 1980; McClure and Porter, 1983; Parker and Robbins, 1985). In summer, $T_b - T_a$ was either positive or almost equal to zero. During the morning, as T_a approached T_b , the outward flow of heat was reduced. Then, between 15.00 and 16.00 hr, $T_b - T_a$ was almost equal to zero, attesting that as T_a increased, so did T_b , minimizing the temperature gradient (Fig. 4). During winter, T_b of animals was always higher than T_a . Heat storage was 9.2 kJ h^{-1} in summer versus 7.9 kJ h^{-1} in winter.

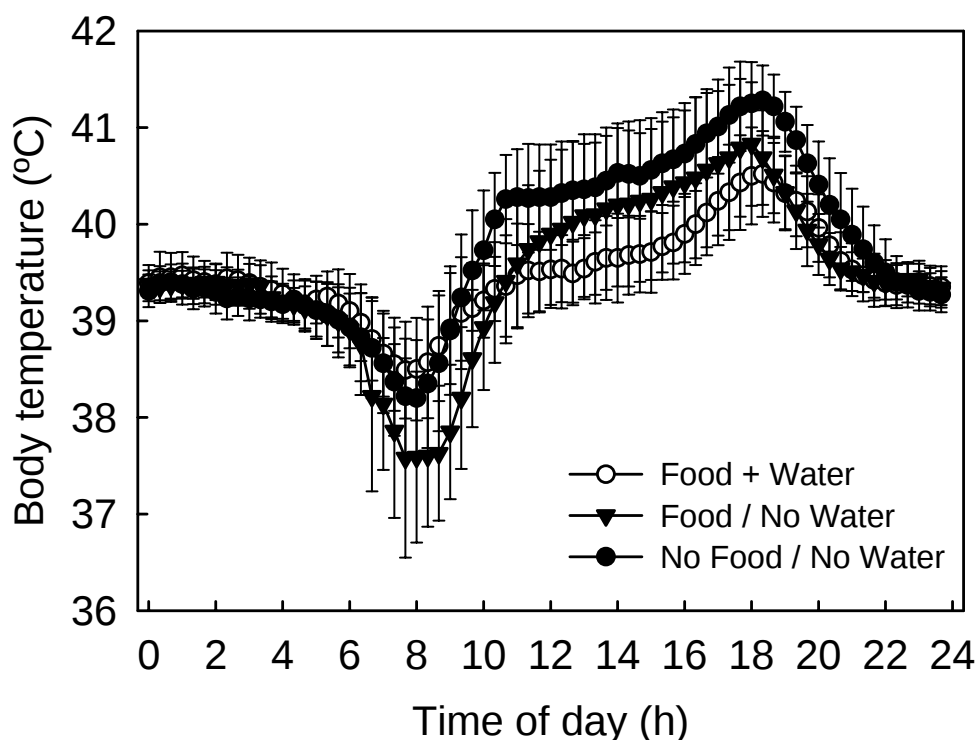


Figure 5. Mean body temperature of six captive Arabian sand gazelles in Mahazat as-Sayd exposed to three different food and water regimens as a function of time of day. Means $\pm$ s.d. for 4 days when food and water were provided ad libitum for 3 days, when water was denied and for 3 days when both food and water were denied in August 2003.

Assuming mean $T_b = 39.5^\circ\text{C}$ and $T_{b,\text{max}} = 40.8^\circ\text{C}$ in summer and mean $T_b = 39.4^\circ\text{C}$, and $T_{b,\text{max}} = 40.3^\circ\text{C}$ in winter and an average body mass (M) of 17.8 kg $[(M_{\text{initial}} + M_{\text{final}})/2]$, heat storage was 80.5 kJ day^{-1} in summer and 55.7 kJ day^{-1} in winter. To dissipate this amount of heat by evaporation would require $33.5 \text{ milliliters H}_2\text{O day}^{-1}$ in summer and $23.2 \text{ milliliters H}_2\text{O day}^{-1}$ in winter.

Body temperature and water-deprivation

Mean T_b calculated over the three days that captive gazelles were provided with drinking water and natural food at maintenance level, the three days they were denied drinking water but provided with food, and the three days they were denied drinking water and natural food, were $39.5 \pm 0.2^\circ\text{C}$, $39.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$, and $39.8 \pm 0.2^\circ\text{C}$, respectively. A mixed-model ANOVA indicated that, mean T_b differed significantly between treatments ($F_{2,52} = 16.0$, $P < 0.001$). Mean T_b was not different when gazelles were provided with water and food or natural food only, but was significantly higher when they were denied both drinking water and natural food (Newman-Keuls, $P < 0.05$) (Table 1). Similar analyses confirmed a significant effect of treatments on $T_{b,\text{max}}$, $T_{b,\text{min}}$,

and ($T_{b,max} - T_{b,min}$) values ($F_{2,52} > 15.8$, $P < 0.001$). $T_{b,max}$ and ($T_{b,max} - T_{b,min}$) differed significantly between each treatment (Newman-Keuls, $P < 0.05$) (Table 1). $T_{b,max}$ was the highest when gazelles were deprived of drinking water and natural food, whereas the amplitude of daily T_b variations was the greatest when gazelles were only supplied with natural food. $T_{b,min}$ in the morning was the lowest when gazelles were given only natural food, but was not significantly different between the two other treatments (Newman-Keuls, $P < 0.05$) (Fig. 5).

Body mass and osmolality

In free-ranging gazelles, plasma osmolality was 319.2 ± 1.9 and 320.2 ± 2.3 mOsm at the beginning and end of the study, respectively, values that did not differ ($P = 0.48$). Hence, we have no evidence that gazelles were water stressed.

Captive gazelles denied only drinking water or both drinking water and natural food decreased their body mass compared when watered and fed at maintenance level, but to a lesser extent when only deprived of drinking water (Table 1). After three days of water and food deprivation gazelles increased significantly the osmolality of their plasma ($F_{2,10} = 8.5$; $P = 0.007$), while plasma osmolality was not affected when gazelles were denied drinking water but were still supplied with natural food (Table 1).

Discussion

We provide an unequivocal example of a small, free-living, desert ungulate utilizing heterothermy when thermal load was high to save evaporative water. During summer, gazelles varied their T_b by $2.6 \pm 0.8^\circ\text{C day}^{-1}$, stored 80.5 kJ day^{-1} of heat in their tissues, and dissipated this heat by non-evaporative means at night, findings consistent with the heterothermy hypothesis. In the early morning hours, T_b of gazelles continued to decline despite the fact that T_a and solar radiation were increasing, a pattern that was also observed for camels (Schmidt-Nielsen et al., 1957), Cape eland (Fuller et al., 1999), and Arabian oryx (Ostrowski et al., 2003). Allowing T_b to decrease to a lower level would presumably permit gazelles to store additional heat during the hot part of the day. Based on earlier findings (Stoll and Hardy, 1952), Schmidt-Nielsen et al. (1957) proffered the idea that this decrease in T_b in the morning was due to vasodilatation of peripheral tissues which brings cool blood from the skin to internal body parts. In winter gazelles also increased T_b during the day, but by only $1.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$. $T_{b,min}$ was higher in winter than in summer despite the fact that the gradient between T_b and T_a was large, suggesting that they limit the decrease in T_b during winter.

We have now two examples of the use of heterothermy during summer by 2 free-living desert ungulates that vary in body mass. In response to high thermal heat load, oryx and gazelles increased their T_b during daytime, reaching similar $T_{b,max}$ values of $40.5 \pm 0.7^\circ\text{C}$ and $40.8 \pm 0.4^\circ\text{C}$, respectively. Both species dissipated heat by non-evaporative means at night, and reached $T_{b,min}$ around 8.30 h, 2 – 3 h after dawn. However while $T_{b,min}$ averaged $38.2 \pm 0.5^\circ\text{C}$ in gazelle, it was $36.5 \pm 1.2^\circ\text{C}$ in oryx, 1.7°C lower. In the oryx the amplitude of T_b increase above mean T_b (38.4°C) was on average 2.1°C whereas it was only 1.3°C in the sand gazelle, suggesting that less water was saved by gazelles. Indeed, while Arabian oryx in summer ($N=6$; mean body mass = 92.9 kg) stored 627.4 kJ day^{-1} and potentially saved 280 mL H_2O day^{-1} (Ostrowski et al., 2003), gazelles potentially saved 33.9 millilitres H_2O day^{-1} . Ideally we would compare water savings based on information about water flux of free-ranging animals, but these data are not available for gazelles. Alternatively, we have used, as a basis for comparison, evaporative water losses of both species measured in the laboratory at $T_a = 30^\circ\text{C}$. When we normalized evaporative water losses to body mass (kg), the water saved by sand gazelles by using heterothermy equaled 1.9 millilitres H_2O kg^{-1} day^{-1} , or 21.6% of total evaporative water loss (8.8 millilitres H_2O kg^{-1} day^{-1}) (Ostrowski et al. manuscript submitted). On the other hand, water saved by Arabian oryx by using heterothermy was estimated at 3.0 millilitres H_2O kg^{-1} day^{-1} , or 29.1% of total evaporative water loss (10.3 millilitres H_2O kg^{-1} day^{-1}), a significantly higher proportion (Williams et al., 2001). We note that T_b measurements on the Arabian oryx were made when T_a s were higher than in the present study. In addition during the year we studied gazelles, more rain fell in Mahazat making preformed water more available to them in food (Noy-Meir, 1973); rainfall was 91 mm during the seven months of this study, whereas it was 73.5 mm year^{-1} during the oryx study period (Ostrowski et al., 2003). We have calculated that raising its water saving efficiency to the oryx level would require the gazelle to increase its average $T_{b,max}$ by 0.6°C , from 40.8°C to 41.4°C , a temperature that is below the maximum T_b value of 42°C recorded during this study and that could have probably been reached in circumstances of higher aridity.

Our use of mean T_b in our calculations likely results in an underestimate of water savings as a result of heterothermy. Since gazelles allowed their T_b to decline to a mean of 38.2°C during summer, one can argue that heat storage was 161 kJ day^{-1} ($2.6^\circ\text{C} \times 3.48$ kJ $\times \text{deg}^{-1} \times 17.8$ kg) and that water saved was 67.7 millilitres day^{-1} .

The idea that heterothermy should be observed only in large desert undulates (Fuller et al., 1999; Mitchell et al., 2002; Fuller et al., 2005) has been found wanting in this study. This supposition is based on the assumption that animals of large body mass, because of lower surface to mass ratio can store heat at proportionally slower rate than

small species with high surface to mass ratio. This could allow large species to passively store heat during day and to reach $T_{b,max}$ when T_e starts declining at the end of the day, whereas small species will presumably store heat much faster and will reach a $T_{b,max}$ before T_e starts decreasing. To avoid hyperthermia, small undulates will have to resort to evaporative cooling much earlier during the day. This scenario ignores two important facts. The heterothermy model is not based solely on the passive process of heat storage, but it includes a mechanism whereby T_b decreases during early morning allowing greater heat storage during the day, and, animals of smaller size can exploit small micro-environments more effectively, thus decreasing exposure to heat load. We have observed that during the heat of the day in summer gazelles retreat deeper into the shade of maerua trees than oryx, and that they use small crevices and rock cavities inaccessible to large oryx, reducing exposure to indirect and direct solar radiation (S. Ostrowski, unpublished).

Using implanted data loggers on springbok (20 – 35 kg) artificially supplied with water, and living in savannah grassland of South Africa, Fuller et al. (2005) showed that this antelope maintained core T_b within narrow limits, $\pm 1.2^\circ\text{C}$. Mean T_a during summer in their study was 20.2°C , a T_a for which we would also predict that animals would not employ heterothermy, as we have shown for sand gazelles during winter, when their T_b varied by only $1.7^\circ\text{C day}^{-1}$. Sand gazelles showed heterothermy in summer when mean T_a s were as much as 13°C higher than in the study of Fuller et al. (2005).

The amplitude of heterothermy in captive sand gazelles was influenced by the quantity of water available to them. When gazelles were denied drinking water but supplied with pre-formed water in food, they increased the amplitude of daily T_b variation in accordance with predictions from the heterothermy model. When gazelles were totally deprived of water, the daily amplitude of T_b variation increased to a lesser extent. The upward shift of T_b in response to water deprivation suggests dehydration-induced hyperthermia superimposed on heterothermy, as indicated by elevated plasma osmolality. During dehydration the higher T_b is caused by a delayed onset and reduction of evaporative water loss (Taylor, 1970a, b; Finch and Robertshaw, 1979; Nijland and Baker, 1992; Jessen et al., 1998).

We found no evidence that heterothermy is used by gazelles only when they are dehydrated. Free-living gazelles apparently maintained a normal state of hydration during our study as judged by their plasma osmolality when they were recaptured. In addition, during the water deprivation experiment, gazelles that received natural food showed a daily T_b variation of 3.7°C ; close to the 4.1°C measured in free-ranging oryx, and had no increase of plasma osmolality.

One aspect of the heterothermy model suggests that dehydration will result in an increase in amplitude of T_b augmenting the savings in evaporative water (Mitchell et al., 2002). The larger daily T_b variation that we measured in gazelles supplied with natural food but denied drinking water corresponds to an estimated surplus heat storage of 78.9 kJ day^{-1} ($1.4^\circ\text{C} \times 3.48 \text{ kJ deg}^{-1} \times 16.2 \text{ kg}$) and a potential water savings of $32.8 \text{ millilitres H}_2\text{O day}^{-1}$.

Sand gazelles provide a clear example of a small desert ungulate employing heterothermy to reduce evaporative water losses during summer. The amplitude of T_b variations in captive gazelles was modulated by the level of water deprivation, but we found no indication that heterothermy was only released in dehydrated animals.

Acknowledgements

We wish to express our appreciation to the National Commission for Wildlife Conservation and Development (NCWCD), Riyadh, Saudi Arabia, for encouragement and support during our research efforts. Wildlife research programs at the National Wildlife Research Center (NWRC) have been made possible through the initiative of HRH Prince Saud Al Faisal and under the guidance of Dr A.H. Abuzinada. We specially thank Dr P. Mésochina who helped us in statistical analyses and Dr I. Nader, Director of the King Khalid Wildlife Research Center, Thumamah, Saudi Arabia, for providing the six captive Arabian sand gazelles. Funding for this study was received from NCWCD/NWRC, the National Geographic Society (#7348-02; JBW and SO), and the National Science Foundation (JBW).

PARTIE V

Utilisation des données de physiologie
pour la conservation de l'oryx d'Arabie

ARTICLE 7

In search of the optimal management strategy for Arabian oryx

Anna C. Treydte, Joseph B. Williams, Eric Bedin, Stéphane Ostrowski,
Phillip J. Seddon, Elizabeth A. Marschall, Thomas A. Waite & Khairy Ismail

Animal Conservation, 4(3): 239–249. 2001.

Résumé en français

Introduction

L'oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*) s'est éteint dans son milieu naturel au début des années 1970 (voir Introduction). En Arabie Saoudite, il a fait l'objet d'un premier programme de réintroduction à Mahazat as-Sayd, une réserve clôturée de 2244 km² située dans l'ouest du Najd, en bordure de l'aire de distribution historique de l'espèce. En mars 1990, un premier groupe de 17 oryx y a été relâché, la population réintroduite prospérant jusqu'à compter 346 spécimens en mai 2000. A ce stade, les décideurs en charge du projet, et notamment la NCWCD basée à Riyad, se sont interrogés sur l'avenir et la survie à long terme de cette population. Sa croissance démographique rapide, conjuguée à l'absence de prédateurs et à l'impossibilité pour les animaux d'émigrer hors de la réserve, faisait en effet peser sur elle une double menace: celle d'une surpopulation tout d'abord, la capacité d'accueil du milieu étant limitée, et celle d'une très forte mortalité en cas de sécheresse, les ressources nutritives disponibles pouvant devenir rapidement insuffisantes, notamment en cas de population proche du maximum de la capacité d'accueil de la réserve. De telles fluctuations démographiques pouvaient-elles menacer la survie de cette population relativement petite? En nous basant sur les données disponibles concernant la dynamique de la population d'oryx pendant les dix premières années du projet de réintroduction à Mahazat, ainsi que sur nos récentes découvertes en physiologie et sur un certain nombre d'hypothèses démographiques, nous avons tenté d'évaluer les risques d'extinction de la population d'oryx de Mahazat, selon différents scénarios de gestion que nous avons insérés dans un modèle informatique itératif.

Matériel et méthodes

Quantifier l'aridité du milieu chaque année

Nous avons utilisé pour cela un index d'aridité: $Q = 100 \times R / (M + m) \times (M - m)$, où R représente la valeur cumulée des précipitations d'une année en mm, et M et m sont les moyennes des températures maximales (°C) respectivement durant le mois le plus chaud et le plus froid de l'année. Nous avons calibré l'index Q suivant les données collectées en 1995, une année à fortes précipitations (i.e. 253 mm; $Q = 1$). Ainsi Q diminue quand le niveau d'aridité augmente.

Capacité d'accueil (K) de la réserve de Mahazat as-Sayd

C'est une donnée difficile à évaluer, car elle est sujette à de fortes variations interannuelles, du fait de l'irrégularité et de la variabilité des précipitations dans les écosystèmes désertiques. À partir des données d'écophysiologie que nous avons collecté chez l'oryx et d'un certain nombre d'approximations, nous avons postulé les

hypothèses suivantes: 1/ Un oryx adulte consomme 1,35 kg /jour de matière sèche, soit 493,7 kg / an de matière sèche. 2/ Un oryx juvénile (12–24 mois) consomme en moyenne 40% de ce que consomme un oryx adulte soit 197,5 kg/an de matière sèche. 3/ L'interprétation des images satellites SPOT de la couverture végétale de la réserve en 1995, suite à de fortes pluies, nous a permis de déterminer qu'à cette époque 47798 hectares étaient recouverts de végétation, soit 21% de la réserve. Cela constituait durant cette année de précipitations élevées 373903 kg de matière sèche disponible. 4/ $K_{\max}$ la capacité d'accueil maximum de la réserve a été estimée en divisant les ressources disponibles durant une année à fortes précipitations (1995) par les besoins annuels d'un oryx. $K_{\max} = 816$ animaux (88% d'adultes et 22% de juvéniles). 5/ $K_{\min}$ la capacité d'accueil minimum de la réserve fut estimée en régressant le taux de croissance de la population $(N_{t+1} - N_t)/N_t$ par N_t , et en considérant la valeur inférieure de l'intervalle de confiance à 95% de cette régression, à un taux de croissance nul. $K_{\min} = 295$ animaux. 6/ K varie avec le niveau d'aridité annuel du milieu Q selon la relation suivante: $K = K_{\min} + Q \times (K_{\max} - K_{\min})$. 7/ Nous avons postulé qu'il existait une probabilité de 1/9 qu'une population d'oryx subisse un niveau d'aridité donnée chaque année.

Démographie

Nous avons postulé que la population adulte était constituée à part égale de mâles et de femelles, et que les animaux juvéniles constituaient 12% de la population totale. Un facteur stochastique, s'appliquant aux taux de natalité (b) et de survie (s) des populations a été inclus au modèle. Nous avons considéré que b et s suivaient une distribution de Loi Normale.

Taux de natalité (b)

Le taux de natalité a été calculé à partir des données collectées sur des oryx identifiés (colliers) et suivis depuis au moins cinq ans, et modélisé suivant deux scénarios: 1/ Existence d'un effet Allee: la natalité est faible en cas de fortes et de faibles densités de reproducteurs — phénomène observé dans la population de Mahazat as-Sayd. Nous l'avons estimé par un modèle quadratique: $(b) = 0,43 + 0,007(N) - 0,00001(N)^2$ ($r^2 = 0,92$). 2/ Existence d'un autre type de dépendance de b selon la densité. Ainsi, b pourrait être constant jusqu'à ce que K soit atteint par la population et déclineraient ensuite jusqu'à 0 au-delà de $2K$; b pourrait aussi rester constant jusqu'à $1,3K$ (i.e. $N > K$ de 30%) puis déclineraient jusqu'à 0 quand $2K$ serait atteint. Nous avons aussi déterminé que b semblait varier selon Q , suivant la relation empirique $(b) = 0,75 + 0,52Q$ avec $b = 0,75$ quand $Q = 0$ (donc, période d'aridité élevée) et ceci à $N < K$.

Taux de survie (s)

Comme le taux de natalité, le taux de survie a été modélisé à partir des données collectées sur des oryx identifiés et suivis depuis au moins cinq ans. Le taux de survie des mâles adultes augmenterait en même temps que la population totale jusqu'à une asymptote équivalente à $s = 0,9$, se stabiliserait tant que K ne serait pas atteint puis déclinerait jusqu'à 0 entre K et $2K$. En cas d'effet retardé de K sur (s), le plateau de survie serait maintenu jusqu'à $1,3K$ et la survie déclinerait seulement alors jusqu'à $2K$. Les animaux juvéniles ont un taux de survie qui décline lentement et graduellement selon la relation: $(s) = 1,0 + 0,0003(N)$ ($r^2 = 0,19$). Ainsi, leur taux de survie déclinerait plus brutalement quand $N > K$ pour atteindre 0 à $2K$. Parallèlement, la survie des juvéniles pourrait être influencée par Q , baissant de 50% quand $Q = 0$. Chez les femelles, (s) semble être influencé par la densité ainsi que par Q . Quand $N < K$, nous avons modélisé s suivant Q . Quand $N > K$, (s), incrémenté d'un facteur équivalent à l'excédent de N au dessus de K , diminuerait linéairement suivant Q et atteindrait 0 à $2K$.

Probabilité d'extinction et de quasi-extinction

La probabilité d'extinction (P_{ex}) est la fréquence à laquelle 100 populations modélisées disparaîtraient au bout de 100 ans. Nous avons estimé les probabilités de quasi-extinction (P_{q-ex}) comme les fréquences auxquelles les 100 populations modélisées seraient réduites respectivement à 100 et 150 animaux au bout de 100 ans. Ces seuils de 100 et 150 animaux ont été déterminés de manière arbitraire comme ceux requérant une action urgente qui permettrait de sauver de la disparition une population réduite à un niveau critique bas. En faisant varier les taux de natalité et de survie selon les hypothèses évoquées précédemment, nous avons développé un modèle informatique qui évalue la probabilité d'extinction (P_{ex}) de la population selon quatre scénarios de gestion: 1— aucune intervention n'est entreprise, 2—un nombre préfixé d'animaux est retiré de la population chaque année, 3—un pourcentage préfixé d'animaux est retiré de la population chaque année, et 4—tous les animaux au-delà d'un certain pourcentage de K sont enlevés chaque année.

Probabilité d'extinction en l'absence d'intervention

Ce scénario prédit qu'en l'absence d'intervention, le risque d'extinction après 100 ans serait le plus élevé, notamment en cas d'effet Allee, variant suivant les hypothèses entre 0,30 et 0,92. Les fluctuations de population quand $N > K$ dépendraient essentiellement de la densité dépendance et de la stochastique. Par ailleurs, le modèle prédit qu'en l'absence d'intervention, l'amplitude des variations interannuelles de la taille de la population serait aussi très élevée.

Résultats

Scénario du retrait d'un nombre préfixé d'individus de la population chaque année

Ce scénario a fourni les projections les plus pessimistes. Nous avons testé l'effet du retrait de 2 à 12 individus des deux sexes sans considération de la taille de la population. P_{ex} était toujours supérieur à 0,37 et les populations ainsi modélisées comptaient toutes moins de 100 individus après 100 ans.

Scénario du retrait d'un pourcentage préfixé d'individus de la population chaque année

Cette stratégie requiert une estimation annuelle de la taille de la population. Nous avons trouvé une valeur minimale pour P_{ex} quand 15% de la population est retirée (mâles et de femelles en nombre égal). Suivant une telle stratégie de gestion, les valeurs de P_{q-ex} restent cependant élevées; de l'ordre de 0,35 au seuil d'une population de 100 animaux et de 0,85 à celui d'une population de 150 animaux. Enfin, l'amplitude des fluctuations interannuelles de la taille de la population était aussi très élevée.

Scénario du retrait de tous les animaux au-delà d'un certain pourcentage de K

Cette stratégie est certainement la plus complexe à mettre en œuvre, car elle nécessite d'évaluer chaque année N et K . C'est celle cependant qui offre les probabilités d'extinction et de quasi-extinction les plus faibles. Quelles que soient les hypothèses concernant b et s , P_{ex} resterait nulle si tous les animaux au dessus de $0,5K$ étaient retirés de la population chaque année. Le retrait de tous les animaux au dessus de $0,9K$ ou de K , produirait une valeur de P_{ex} comprise entre 0,05 et 0,22. P_{q-ex} serait minimale (e.g. 0,12 au seuil de 150 animaux) si tous les animaux au dessus de $0,7K$ étaient retirés de la population chaque année. Sous ce dernier scénario, la population moyenne était d'environ 300 oryx avec un écart type inférieur à 60 après 100 ans.

Conclusion

Notre analyse a révélé qu'en dehors de toute intervention, la probabilité d'extinction de la population d'oryx réintroduite à Mahazat as-Sayd à moyen et long terme était très élevée. Enlever annuellement 15% de la population s'avérerait une solution relativement économique et ne requerrait comme seul préalable qu'une estimation annuelle de la population d'oryx. Ce scénario se traduirait par une faible valeur de P_{ex} mais une valeur P_{q-ex} relativement élevée avec, comme corollaire, d'importantes fluctuations de la taille de la population (N). La solution la plus performante consisterait à évaluer annuellement N ainsi que la capacité d'accueil du milieu (K) et à enlever chaque année tous les oryx au dessus de 70% de K . Ce principe de gestion se traduirait par des P_{ex} et P_{q-ex} basses, ainsi que par de faibles fluctuations de N .

Abstract

Extirpated from the wild in 1972 by overhunting, Arabian oryx (*Oryx leucoryx*) were re-introduced in Saudi Arabia in March 1990; 17 oryx were released into Mahazat as-Sayd, a 2,244 km² fenced reserve in west-central Arabia, which lies at the periphery of their historical range. The population has increased to 346 animals. The National Commission for Wildlife Conservation and Development, and those that manage the herd, have recently asked, “What is the optimal management strategy to assure long-term persistence of the species, given the absence of immigration and predation?” Food resources, determinants of rates of mortality and birth, covary with unpredictable rainfall in Mahazat as-Sayd. Using data-driven assumptions, we developed a computer model that evaluated the probability of extinction (P_{ex}) under various management strategies: no intervention, removing a fixed number of animals each year, removing a fixed percentage of animals each year, and removing all individuals above a threshold. In addition, we explored the probability that oryx populations would decline below two thresholds, called the probability of quasi-extinction (P_{q-ex}) under various management schemes. Our analyses suggested that, without intervention, the oryx population had a high P_{ex} . Removing 15% of the current population provided a low P_{ex} , but this method also produced high values for P_{q-ex} and, as a by-product, wide fluctuations in population size (N). Although it required an assessment of both N and carrying capacity (K), the most successful management plan consisted of removing all oryx above 70% of K . Adoption of this plan resulted in low P_{ex} , low P_{q-ex} , and smaller fluctuations in N . Our study may provide a useful model for evaluating management plans for a variety of threatened populations in desert ecosystems.

Introduction

Once found throughout the Arabian Peninsula, the Arabian oryx (*Oryx leucoryx*) was eradicated from the wild in 1972 by over-hunting and poaching (Henderson, 1974). Prior to extirpation, several captive-breeding programmes were initiated with the intent of re-establishing oryx into native habitats (Talbot, 1960; Stanley Price, 1989). The first reintroduction back into the wild occurred in 1982 on the Jiddat al-Harasis, a 25,000 km² reserve in central Oman, now a World Heritage Site (Spalton, Lawrence & Brend, 1999). In 1986, through the efforts of HRH Prince Saud Al Faisal and the staff of the National Wildlife Research Center (NWRC), a captive-breeding program was initiated with the purpose of re-establishing this endangered species in Arabia. In March 1990, a founder population of 17 oryx was released into Mahazat as-Sayd, a 2,244 km² fenced reserve in west-central Saudi Arabia (Ostrowski et al., 1998). With

a few subsequent additions from the captive herd, the population increased significantly, and in May 2000 had reached about 346 individuals (Seddon & Ismail, 2000). This herd represents the largest remaining natural population in the world, and, as a result, proper management is of concern to those interested in the preservation of this species.

Mahazat as-Sayd lies in the Arabian desert, where primary production is low, rainfall is unpredictable and patchily distributed, and ambient air temperatures (T_a) often exceed 45°C (Corp, Spalton & Gorman, 1998). One might not expect a large ungulate (80–100 kg) to occupy such an austere habitat because it is thought that ungulates have high water requirements (Nagy & Peterson, 1988). However, Arabian oryx can survive indefinitely in this area without drinking, as long as they can find grasses and herbs with sufficient moisture content (Tear, Mosley & Ables, 1997; pers. obs.). Rainfall and high T_a s affect grass resources availability to oryx, and, population dynamics of the herd (Thalen, 1979; Bell, 1985). Fluctuations in rainfall and T_a may influence survival rates and birth rates, both of which affect population growth (Gaillard et al., 2000). Because the oryx population has increased significantly over the past decade, questions about future management policies have arisen. Specifically, one would like to know the optimal management strategy that assures long-term persistence of the species given that immigration and predation are absent.

A fundamental goal of population biologists is to elucidate the complex array of mechanisms and their, often non-linear, interactions that limit the number of animals in a given area (Hastings, 1997; May, 1999). In attempting to understand these mechanisms and interactions, researchers have often relied on mathematical models to acquire insights (Connell, 1983; Mangel & Clark, 1988; Harrison, 1995; Hastings, 1997). Although a predictive understanding of long-term changes in population numbers has yet to emerge (May, 1999), many useful ideas have been developed which recently have been applied to problems in conservation biology (Starfield & Bleloch, 1991), especially in the assessment of the risk of extinction to small populations of endangered species (Burgman, Ferson & Akcakaya, 1993; Milner-Gulland, 1997; Bustamante, 1998). The purpose of this study was to evaluate alternative management strategies for the oryx population in Mahazat as-Sayd, to identify an optimal plan that yielded the lowest probability of extinction (P_{ex}), and to identify population parameters that need to be more closely monitored in the future. In addition, we examined the probability that populations would decline below various quasi-extinction thresholds, P_{q-ex} , under different management schemes. A by-product of this latter endeavor should be population stability, which is important because catastrophic mortality events cause alarm, though such occurrences may or may not be associated with high extinction probabilities.

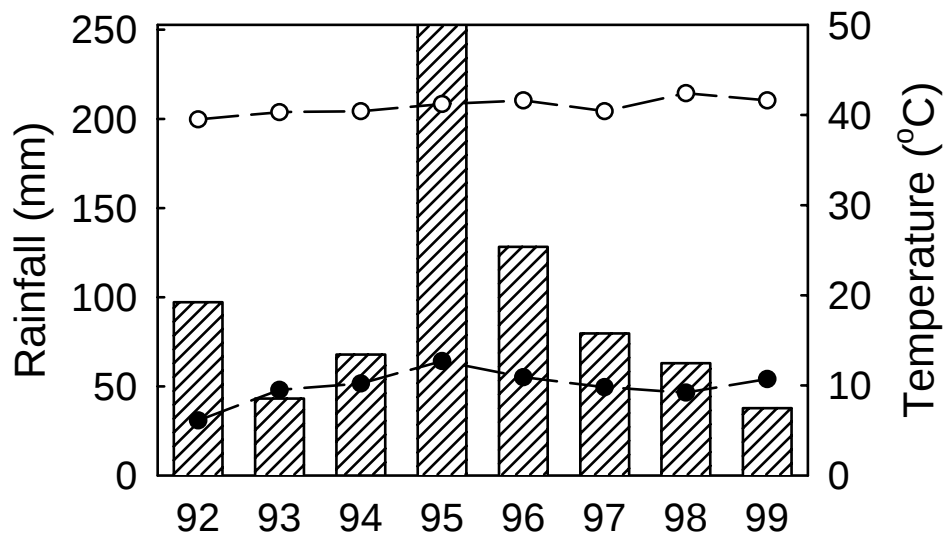


Fig. 1. Rainfall and air temperature in Mahazat as-Sayd from 1992 to 1999. Unfilled circles represent the mean maximum daily temperature; filled circles represent the mean minimum daily temperature. Bars show the annual rainfall in the reserve.

Although our efforts were directed towards a single population of ungulates in Arabia, the results should provide insights into possible management strategies for other populations of endangered herbivores in desert environments, especially those that are predator-free and confined to reserves.

The model and its underlying assumptions

Overview of the model

We developed a model that established 100 virtual oryx populations and followed the trajectory of each population at discrete time steps of 1 year (t), until a terminal time (T) of 100 years (Treydte, 2000). The model applied data-driven functions for birth rate (b), survival (s) and carrying capacity (K) to each population, all within the context of yearly environmental variations and density dependence. At each time step, the model provided a mean population size and variance for the 100 populations. We explored various management strategies such as no intervention, removing a fixed number of oryx each year, removing a fixed percentage of the population each year, and removing all animals above a threshold.

Climate

In desert environments, rainfall, both timing and amount, and T_a affect the available forage for ungulates (Caughley & Gunn, 1993; Ghazanfar, 1997).

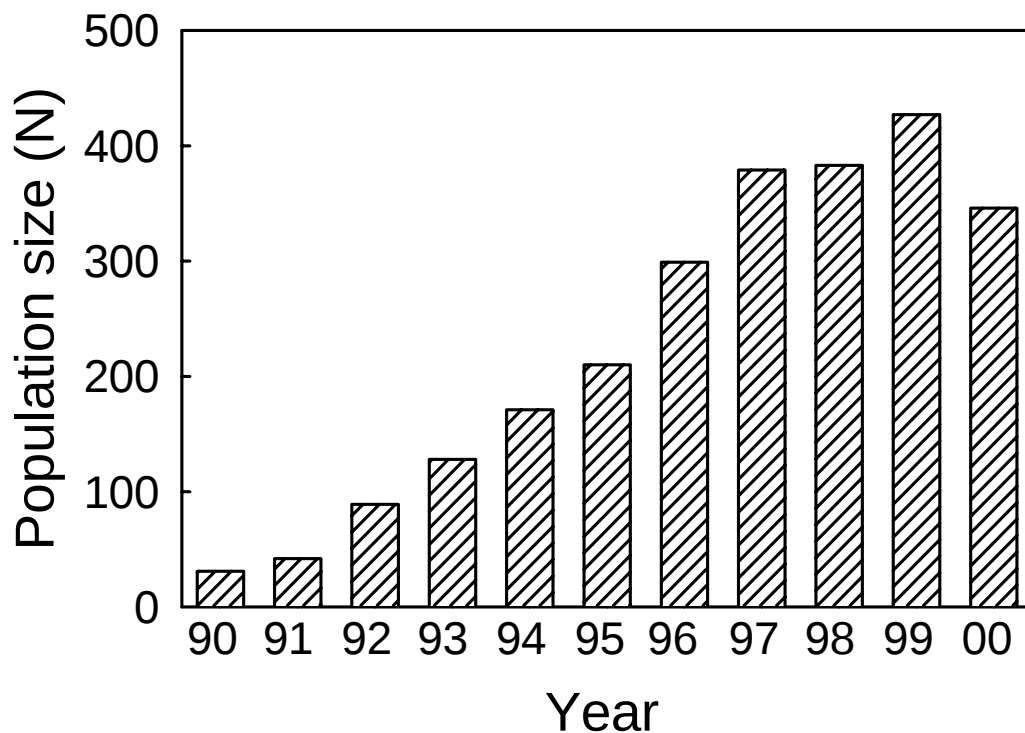


Fig. 2. Population size estimates for the Arabian oryx in Mahazat as-Sayd from 1990 to May 2000.

The climate of Mahazat is characterized by hot summers and unpredictable rainfall. Mean T_a ranged from 17°C in winter to 34°C in summer, but maximum T_a in summer often exceeded 45°C. Rainfall was variable, ranging from 38 mm in 1999 to 253 mm in 1995 (Fig. 1). Mean annual rainfall from 1992 to 1999 was 96 ± 70 mm (SD). Using data on rainfall and T_a over the last decade, we examined the influence of these variables on the growth rate of the oryx population (Treydte, 2000).

Calculation of an aridity index (Q)

We combined measurements of T_a and precipitation to calculate an aridity index (Q) for climatic conditions for each year (Emberger, 1955): $Q = 100 \cdot R / (M + m) \cdot (M - m)$, where R represents total annual rainfall, M the mean maximum T_a of the hottest month, and m the mean minimum T_a of the coldest month of each year. As for other desert regions, Q closely mimicked patterns of rainfall. We scaled values of Q relative to the year of highest rainfall, 1995, when $Q = 1.0$ (16.5/16.5). Q decreased as aridity increased.

Population estimates

We relied on empirical information on the oryx herd in Mahazat as-Sayd to generate relationships between demographic parameters and density, and between these

parameters and environment. This population has been monitored for the last decade, originally by counting all individuals each month and later, as the population increased, by estimating numbers of individuals using the Lincoln-Petersen Index, a method that requires that a subset of the population be marked (Pollock *et al.*, 1990; Lancia *et al.*, 1992). At least 15% of the oryx have been individually marked since the beginning of reintroduction. Births and deaths have been recorded for our marked population each month by rangers who patrol the reserve daily (Magin, Ismail & Seddon, 1995; Ostrowski *et al.*, 1998). Since 1990 the oryx herd has increased from 17 to nearly 400 individuals (Fig. 2). Population growth was rapid until 1997 when it slowed, coincident with several years of poor rainfall. Because the herd is fenced, with no predators, immigration, emigration and predation were not considered.

Carrying capacity

The concept of carrying capacity, K , and its application to various ecosystems, has been the subject of debate for over a decade (Macnab, 1985; Cowling, 2000). In ungulate populations without predators, K is reached when numbers of animals and food supply are in equilibrium, the maximum sustainable population size (Dasmann, 1981; Macnab, 1985). When applying this concept to field situations, problems arise because K cannot be viewed as a fixed value, rather varying from year to year depending on, among other things, timing and amount of rainfall (Gaillard *et al.*, 2000). Several studies suggest that vegetation biomass responds directly to the amount of rainfall in arid ecosystems (Beatley, 1974; Coe, Cumming & Phillipson, 1976; Gulmon, Mooney & Chu, 1983; Bowers, 1987). Below, we outline our approach for estimating K , adjusted annually depending on environmental conditions.

Estimates of dry matter intake

In Mahazat as-Sayd, Arabian oryx feed primarily on *Stipagrostis* ssp., *Panicum turgidum* and *Lasiurus scindicus* during most of the year (Tear *et al.*, 1997; Bedin & Ostrowski, unpublished data). Determined using doubly labelled water (Speakman, 1997), the field metabolic rate of oryx during dry periods is 11076 kJ/day and during periods after rain, 22081 kJ/day. We have assumed that oryx work at the lower level of metabolism for 8 months of the year, and at the higher level for 4 months. Thus they have a weighted average energy expenditure of 14,744 kJ/day over the course of the year. Assuming the metabolizable energy content of their food is 10.9 kJ/g dry matter (Nagy & Knight, 1994), then adults consume 1.35 kg/day dry matter, or 493.7 kg/year. We assumed that juveniles consume 40% of adult intake, 197.5 kg/year. These estimates of dry matter intake are somewhat less than values for domestic steers of similar body mass, but nearly identical to those of sheep that weighed 80 kg (McDowell, 1985).

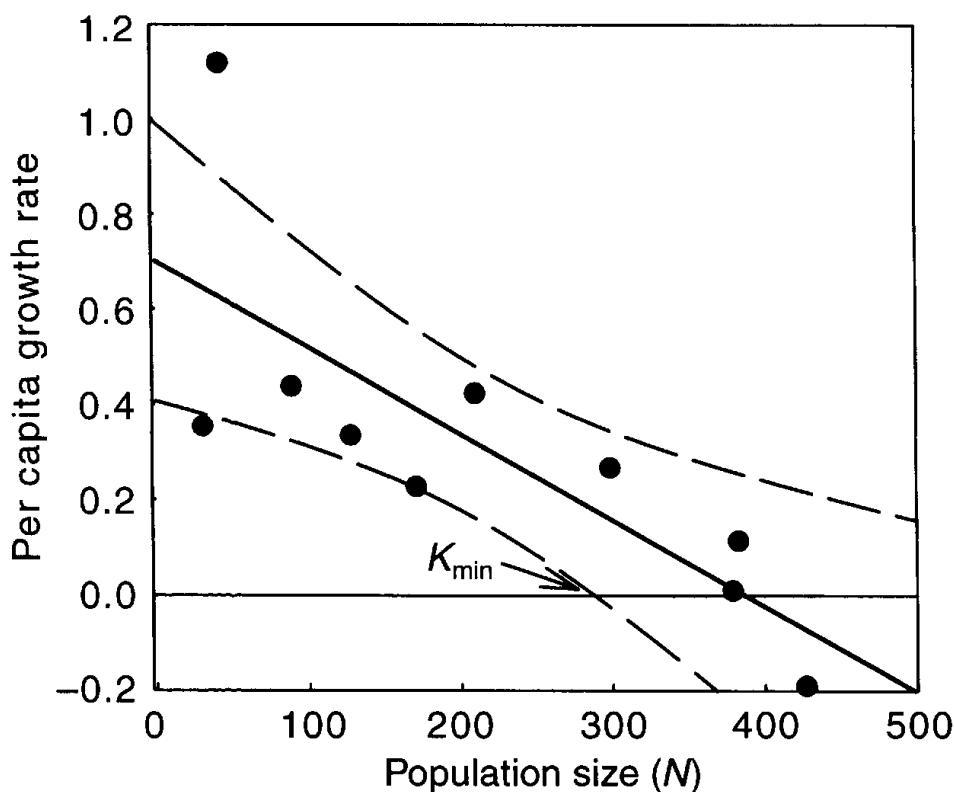


Fig. 3. Per capita growth rate for the oryx population in relation to population size (N). The solid line represents a regression fitted to data points (filled circles) from 1990 to 1999. Dashed lines represent the upper and lower 95% confidence interval. The lower limit of the 95% CI crosses the x-axis at $N = 295$ animals, which we assume was K_{min} .

Estimation of total plant biomass during high-rainfall years

We estimated the maximum total dry matter available to oryx, given peak rainfall, by utilizing a SPOT satellite photo taken of Mahazat as-Sayd in June 1995, the year in which 253 mm of rain fell. This map provided total vegetation cover of the reserve, subdivided into 17 colours, each representing an assemblage of plants that reflected light at unique wavelengths. We determined that 47,798 ha of Mahazat as-Sayd was covered by plants, 21% of the total area (225,000 ha) (Treydte, 2000).

To determine the total biomass available to oryx, we selected a point within each colour on the map, recorded its longitude and latitude, then, in Mahazat as-Sayd, established a 5×5 m quadrat with the south-west corner as the chosen point, using a Global Positioning System. We next harvested all of the *Stipagrostis* spp., *Panicum turgidum* and *Lasiurus scindicus* plants within the quadrat and determined their dry mass (Treydte, 2000). Because we sampled plants in 1999, a year of poor rainfall, because we have not included all the plants eaten by oryx, and because we did not exclude grazers from our plots, we have undoubtedly underestimated total dry matter available in years of high rainfall, perhaps by 50% or more (Treydte, 2000).

Table 1. Combinations of birth rate and survival rate as tested in our model.

Birth rate (b)	Negative density dependence in survival rate (s)
1) Allee effect	a) negatively density dependent above K with $s = 0$ at $N = 2$ b) negatively density dependent above 1.3K with $s = 0$ at $N = 2K$
2) negatively density dependent above K with $b = 0$ at $N = 2K$	a) negatively density dependent above K with $s = 0$ at $N = 2K$ b) negatively density dependent above 1.3K with $s = 0$ at $N = 2K$
3) negatively density dependent above 1.3K with $b = 0$ at $N = 2K$	a) negatively density dependent above K with $s = 0$ at $N = 2K$ b) negatively density dependent above 1.3K with $s = 0$ at $N = 2K$

We arbitrarily increased our estimate of total dry mass by a factor of 1.75 to account for this difference. This provided us with an estimate of 373,903 kg dry matter available during years of high rainfall.

Calculating maximum K

We have no estimate of K during drought years when $Q = 0$. To arrive at an approximation, we regressed per capita growth rate $[(N_{t+1} - N_t)/N_t]$ against N ($r^2 = 0.60$, $F = 11.9$, $P < 0.001$) (Fig. 3). The lower 95% CI intersects the x-axis at 295 animals, which we assumed was K_{min} during years of poorest conditions. The estimated maximum number of oryx that Mahazat as-Sayd can support during a good year (K_{max}), however, could not be derived by this method. To calculate K_{max} , we weighted estimates of food intake by a ratio of 88% adult: 12% juveniles, and then divided the total biomass available by this average estimate to arrive at a value of 816 animals.

Environment and K

We assumed a linear relationship between Q and primary production for each population for each year, and that as primary production increased, so did K (Noy-Meir, 1973; Coe, Cumming & Phillipson, 1976). To derive a relationship between K and Q , we first calculated values for Q for each year, 1992 to 1999. This span of time includes a year with exceptionally high rainfall, 1995, and a year of drought conditions, 1999. For 1995, $Q = 1.0$, whereas the lowest value of Q was 0.14 for 1999. We calculated that $K_{max} = 816$ oryx when $Q = 1$. We assumed that when $Q = 0$, a point representative of the worst environmental conditions for which we had no data, K_{min} would be 295 animals. We used the line connecting these points to model K as a function of Q ; $K = K_{min} + Q (K_{max} - K_{min})$. We assumed a probability of 1/9 that a population experienced a particular value of Q in any given year. Our algorithm randomly selected a value of Q for each population each year, then assigned a value for K that corresponded to these environmental conditions for that population during that time step.

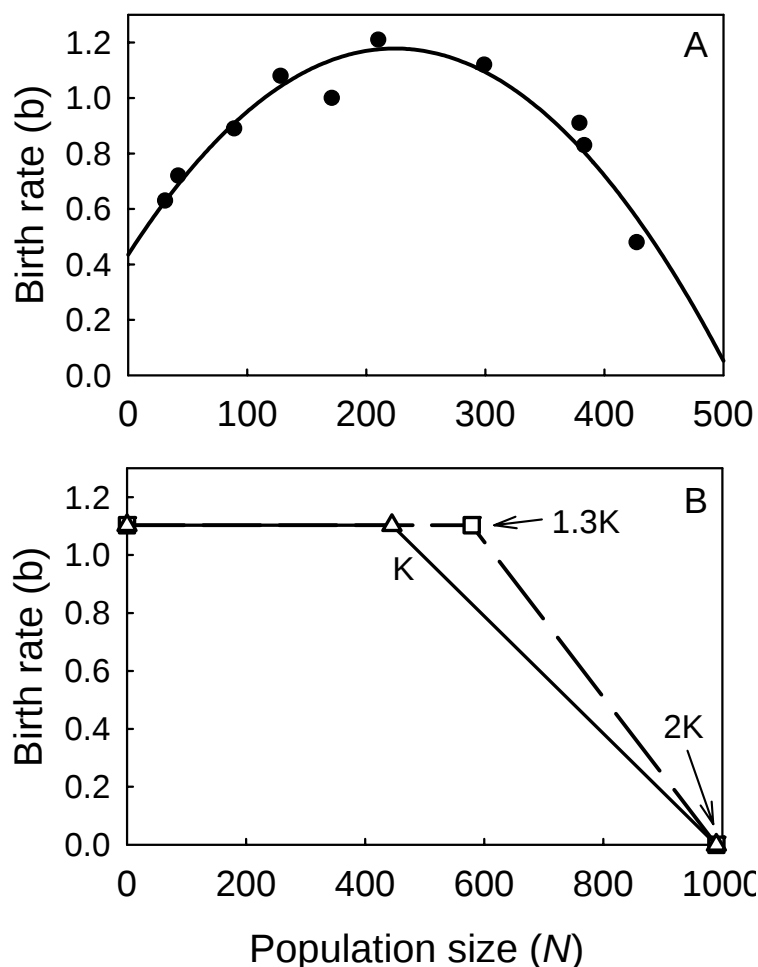


Fig. 4. (a) Birth rate (b) as a function of population size for oryx from 1990 to 1999. Filled circles represent actual data. Fig. 4(b) Birth rate (b) of oryx calculated by taking an average value for the years 1993–1996. Above K , solid line shows a linear decline in b to $b = 0$ at $N = 2K$. Dashed line shows a delayed response in a density dependent decline in b after $1.3K$ is reached. As an example of K the median of our nine possible K -values is given.

Demography

We divided the oryx population into four categories: adult females, adult males, juveniles between 1 and 2 years, and calves aged < 1 year, and assigned birth and survival rates to each age class. We assumed that when juveniles became sexually mature adults, at the age of 2 years, 50% were males and 50% were females. We also assumed that juveniles comprised 12% of each initial population based on average values over the last decade (Ostrowski *et al.*, 1998).

Stochasticity in demographic parameters

In the following sections, we develop mean values and predictive equations for demographic parameters for the oryx herd using data collected over the last decade.

To simulate stochasticity in these parameters, an important consideration when predicting the probability of extinction (P_{ex}) for small populations (Saether *et al.*, 2000), we assumed that b and s were distributed normally with means and SD calculated for the data. Birth and survival rates in each simulation were drawn randomly from these normal distributions at each time step (Starfield & Bleloch, 1991; Press *et al.*, 1992).

Birth rate

Birth rates (b), the number of births during the time period (t) divided by the total number of mature females, were based on births in the marked subsample of females which have numbered from 10 to 49 individuals over the last decade (Seddon, 1999). We used several scenarios of birth rates in our model (Table 1).

Birth rates and the Allee effect

At low population densities b was reduced, at medium densities it increased, and at high densities it declined again (Fig. 4(a)). We fit a quadratic model to the data; birth rate (b) = $0.43 + 0.007(N) - 0.00001(N)^2$ ($r^2 = 0.92$, $F = 38.4$, $P < 0.001$). The low b at small N could represent an Allee effect in which reproduction suffers because individuals have difficulty finding mates or because the normal social structure is disrupted (Allee, 1938; Courchamp, Clutton-Brock & Grenfell, 1999; Stephens & Sutherland, 1999). This finding could also have been the result of some founder effect that would not occur again should the population decline to low levels (Grant, 1998). We explored outcomes with an Allee effect included in our model (Table 1).

Density dependence of birth rates

We also explored extinction risk under the assumption that b was constant up to the calculated K for that population. We calculated an average b value of 1.1 ± 0.09 births per female based on data from 1993 to 1996 (Fig.2), when b was not influenced by effects of high or low density. In our first scenario, b was held constant until the population reached K , then b declined linearly to zero at $2K$ (Fig. 4(b), Table 1). It could also be that b is affected only after K is exceeded by some unknown number of animals. To simulate this scenario, we assume b was constant until N reached a value 30% above K , thereafter declining to zero at $2K$ (Fig. 4(b), Table 1). To guide our selection of an upper value, we assessed a mean of 468 individuals ± 1 SD (149.8) of K for 9 years. Since the SD was about 30% above mean K , we assumed that b declined after $1.3K$. The equation $b = 2b/0.7 - (b/0.7K)N$ yielded values for b between $1.3K$ and $2K$.

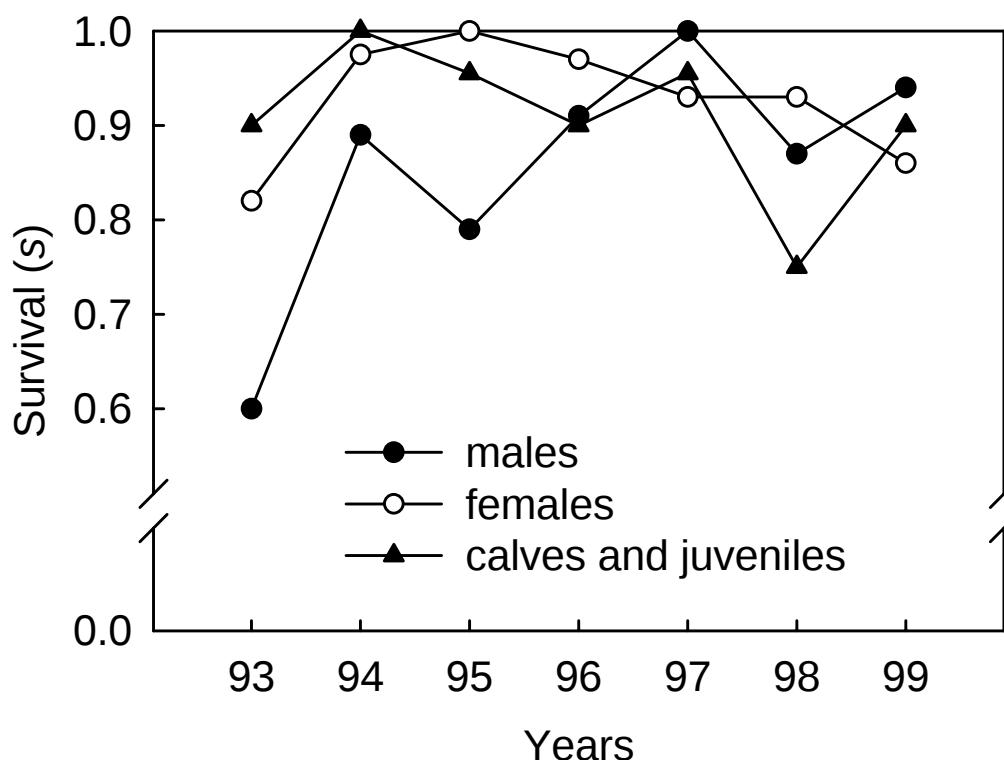


Fig. 5. Survival data for the Arabian oryx population in Mahazat as-Sayd from 1993 to 1999.

Although Mahazat as-Sayd has not experienced a year with no rain, there is evidence from the population in Oman that during years when rainfall does not occur, birth rates of oryx decline (Spalton, Lawrence & Brend, 1999). We assumed that when $Q = 0$, birth rates would be impacted when $N < K$. To derive an estimate of this reduced b , we regressed b against Q : birth rate (b) = $0.75 + 0.52 (Q)$ ($r^2 = 0.41$, $F = 4.1$, $P = 0.09$). We assigned a value to b of 0.75 when $Q = 0$ and when N was $< K$.

Survival rates

Survival rates (s), the proportion of individuals that survive from one time step to the next, were relatively high for adult males and females, and for calves from 1993 to 1999 (Fig. 5). We did not have survival estimates for juveniles, an age class that has infrequently been individually marked. For juveniles, we assumed a value of s equivalent to that of calves.

However, we kept these categories separate in the model for heuristic purposes, and because juvenile mortality is probably different from that of calves (Gaillard, Festa-Bianchet & Yoccoz, 1998; Marshall & Spalton, 2000). In the future, if juvenile survival rates are measured, these parameters can be inserted into the model. We tested the relationship of s versus N for 1993 to 1999 and with data from 1993 excluded because the population was relatively small at this time (Fig. 2).

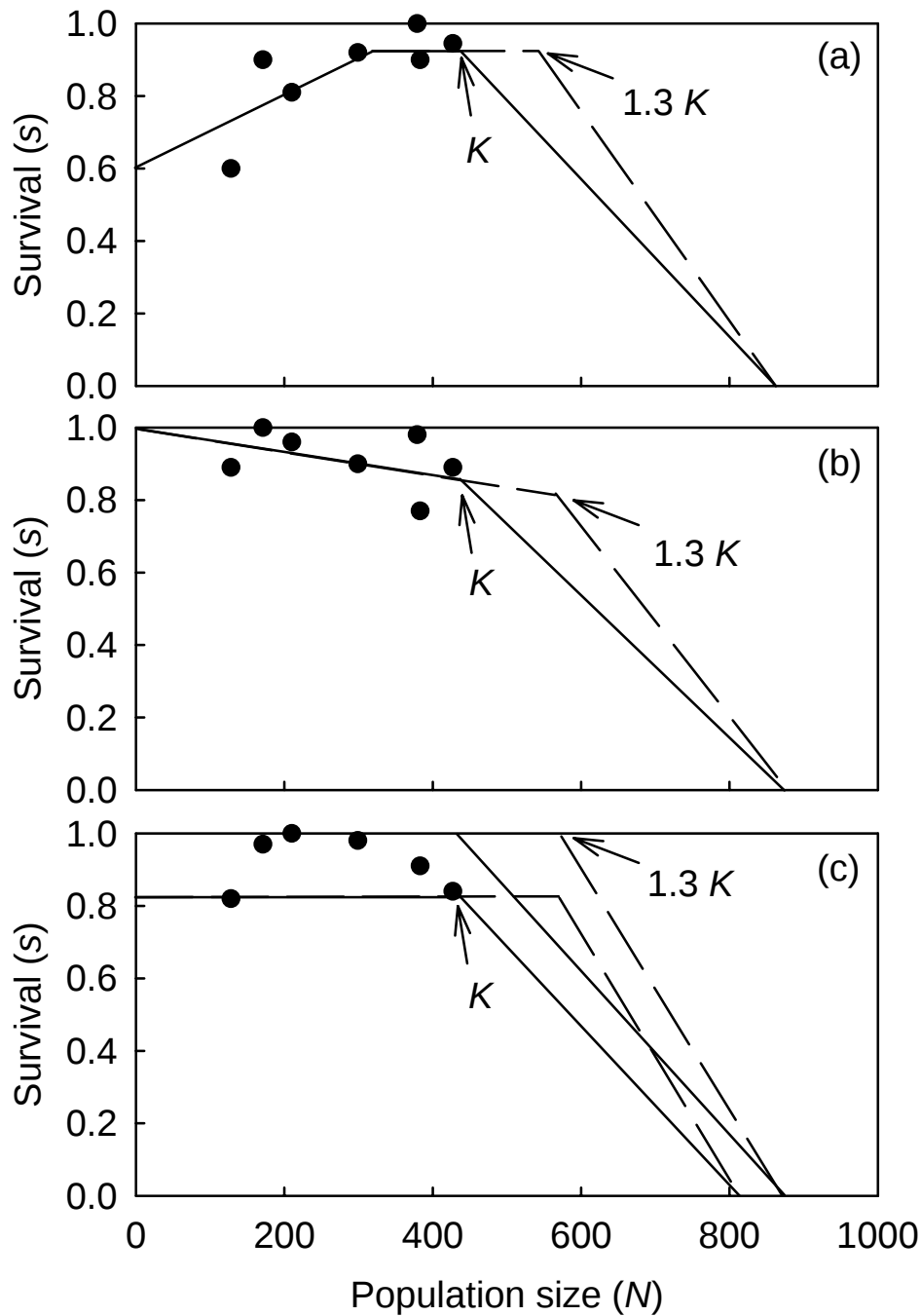


Fig. 6.(a) Male survival (s) versus population size (N) where s was positively density dependent until an asymptote at $s = 0.9$, the average value of s from 1994–1999. After K was reached, solid line shows s declining linearly to $s = 0$ at $N = 2K$. Dashed line represents a delayed decline in s after N exceeded $1.3K$ to $s = 0$ at $N = 2K$. Fig. 6(b) Calf and juvenile survival (s) versus N . Survival declined until $N = K$, then s declined linearly to zero at $N = 2K$ (solid line). Dashed line shows a delayed decline in s after N exceeded $1.3K$ to $s = 0$ at $N = 2K$. Fig. 6(c) Female survival (s) versus N also dependent on the aridity index ($\mathcal{Q}$). A randomly chosen value of $\mathcal{Q}$ predicts s (range within solid lines) newly every year. Population density additionally influences s when $N > K$ with s declining linearly to $s = 0$ at $N = 2K$. Range within dashed line shows a delayed decline in s after N exceeded $1.3K$ to $s = 0$ at $N = 2K$. Black dots show data points from 1993 to 1999 for (a), (b), and (c).

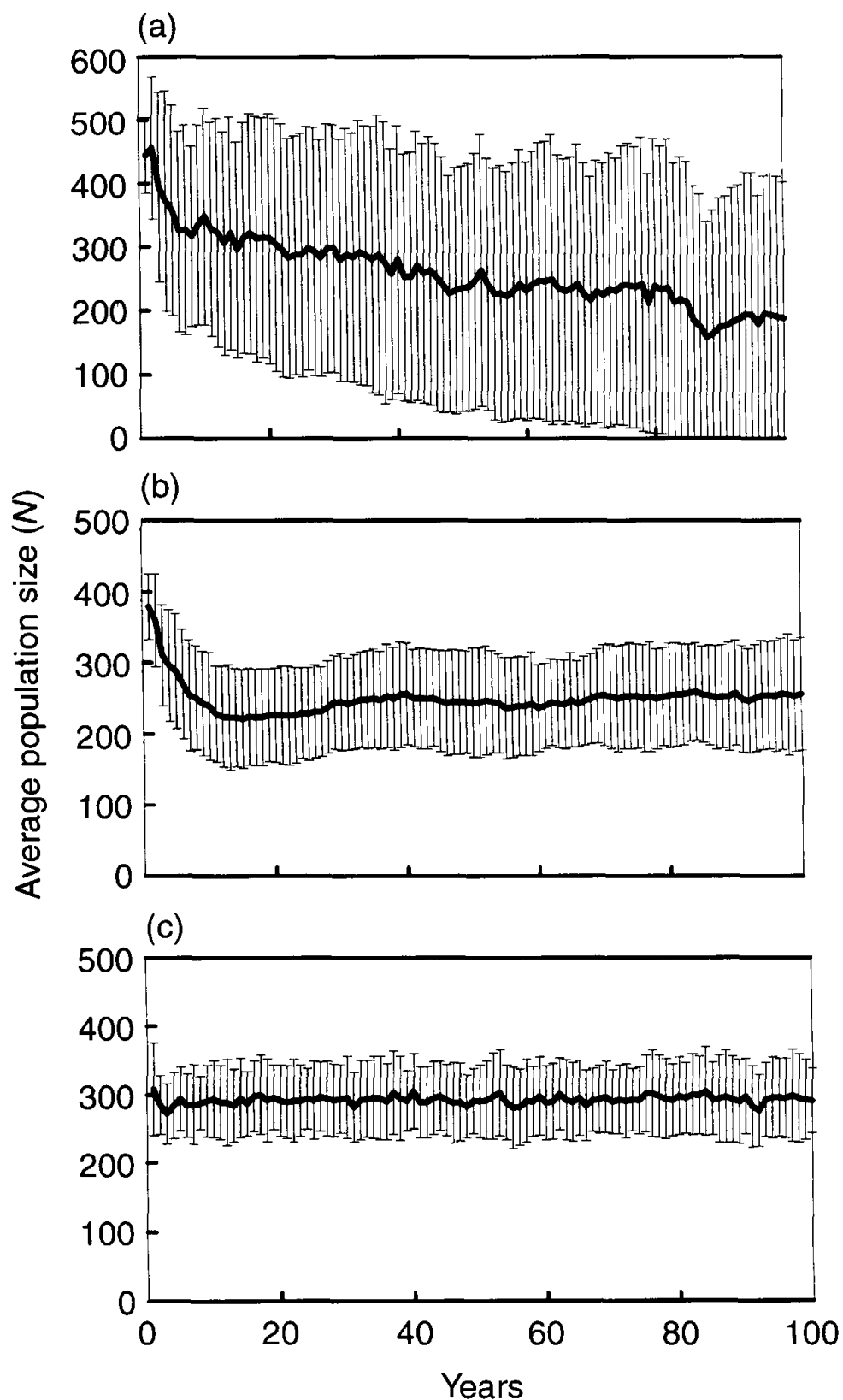


Fig.7 (a) Mean population size ($N \pm 1$ SD) calculated for 100 iterations of N over 100 years with no intervention. Fig. 7(b) Mean population size ($N \pm 1$ SD) when 15% of the population is removed each year. Fig. 7(c) Mean population size ($N \pm 1$ SD) when all animals above $0.7K$ are removed. In all scenarios we assumed that b and s were negatively density dependent above K .

Table 2. Probability of extinction (P_{ex}) for management strategies of no removal, removal of 2–12 oryx, removal of 5–15% of the oryx population each year, and probability of quasi-extinction (P_{q-ex}) for the strategy of removing 15% of the population each year.

Annual removal	Test scenarios*					
	1a	1b	2a	2b	3a	3b
No removal	0.35	0.91	0.61	0.92	0.30	0.55
Remove 2 oryx	0.60	0.88	0.60	0.93	0.37	0.62
Remove 8 oryx	0.60	0.96	0.68	0.93	0.49	0.78
Remove 12 oryx	0.69	0.94	0.63	0.95	0.80	0.90
Remove 5%	0.17	0.67	0.21	0.71	0.07	0.45
Remove 10%	0.01	0.18	0.02	0.30	0.03	0.05
Remove 15%	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.05
Probability of quasi-extinction†						
QET = 100	0.14	0.30	0.44	0.32	0.35	0.52
QET = 150	0.80	0.86	0.99	0.89	0.86	0.90
*Test scenarios given in Table 1						
QET = quasi-extinction threshold when 15% of N removed each year.						

Intuitively, one might expect that survival decreases at high population densities (Clutton-Brock *et al.*, 1992). When we regressed s against N , we found a positive trend for males from 1993 to 1999, survival (s) = $0.61 + 0.0009 (N)$ ($r^2 = 0.59$, $F = 7.2$, $P = 0.04$). Although the mechanism for this relationship remains obscure, it could be that when N is small, males intensify their aggressive behaviour towards other males for access to females, thereby increasing mortality rates (see also Marshall & Spalton, 2000). We assumed that s was described by this equation up to an asymptote of 0.9, the mean survival rate for males with the lowest datum excluded (Fig. 6(a)). Survival remained constant until K was reached, and thereafter declined linearly to zero at $2K$.

Survival of large mammals sometimes remains high even at high population densities, owing to their ability to survive harsh periods by reducing energy expenditure through modification of their behaviour (Saether, 1997). To simulate a delayed effect of exceeding K on s , we assumed that s was constant up to $1.3K$, and thereafter diminished to zero at $2K$ (Table 1, Fig. 6(a)).

Calves and juveniles showed a slight decrease in s with increasing N during 1993 to 1999: survival (s) = $1.0 - 0.0003 (N)$ (Fig. 6b; $r^2 = 0.19$, $F = 1.2$, $P = 0.3$). We assumed that this equation described calf and juvenile survival up to K . We examined two possible relationships of s versus N above K . First, we assumed that s decreased

linearly from K to $2K$. Second, we assigned values to s with our equation until $1.3K$ was reached, then s declined until $s = 0$ at $2K$.

Even though we found no trends between Q and calf or juvenile survival, there is some evidence that during extremely dry years, calf mortality increases (Ostrowski, pers. obs.). We assumed that, when $Q = 0$, calf survival will fall by 50%. For females, our calculations were complicated by the fact that s was influenced both by Q , survival ($s = 0.87 + 0.15 (Q)$ ($r^2 = 0.54$, $F = 5.8$, $P = 0.06$), and by density (Fig.6(c)). A plot of survival versus density from 1994 to 1999 showed a significant negative trend, ($s = 1.07 - 0.0004 (N)$ ($r^2 = 0.69$, $F = 8.9$, $P = 0.04$). For females, we calculated s based on values of Q , if the population was below K . If N was above K , we decreased the value of s as given by our equation by the same proportion that N was above K with s declining linearly to $s = 0$ at $N = 2K$. For example, if $K = 300$ and N was calculated to be 360, 20% above K , then we decremented values of s as determined by Q , by 20%. This is consistent with the notion that females tend to suffer more mortality from environmental exigency because of the added burden of providing nutrition for both fetal young and for calves (Stanley Price, 1989). Our second possibility was that s was constant until N reached $1.3K$, thereafter declining to $2K$ (Table 1, Fig. 6(c)). Values of s were calculated using the same procedure as for values of b when we assumed a delay in density effects on this parameter.

Probability of extinction (P_{ex}) and quasi-extinction (P_{q-ex})

The probability of extinction (P_{ex}) was defined as the frequency with which our 100 initial populations fell to zero within 100 years. However, because small populations have a high P_{ex} , biologists often set thresholds of N as lower boundaries below which more invasive protocols are implemented to preserve the population (Burgman, Ferson & Akcakaya, 1993; Spalton, Lawrence & Brend, 1999). Thus, we evaluated the probabilities of quasi-extinction (P_{q-ex}), the term employed for these lower thresholds, as the frequency that our initial 100 populations fell below 100 and 150 animals. We arbitrarily selected 100 oryx as the lower quasi-extinction threshold (QET), and chose 150 animals as the other QET because it was about half of K_{min} .

Results

Summary of test scenarios

We evaluated four approaches to management of the oryx population: no intervention, removal of a fixed number of individuals each year, removal of a fixed percentage of N each year, and removal of animals above a threshold, using various combinations of assumptions for b and s (Table 1). We refer to these combinations of assumptions by numbers and letters.

Table 3. Probability of extinction (P_{ex}) for strategies of removing all animals above a proportion of carrying capacity (K) when population size (N) exceeded different percentages of K .

	Test scenarios*					
	1a	1b	2a	2b	3a	3b
Remove when						
$N > 0.5K$	0	0	0	0	0	0
$N > 0.7K$	0	0	0	0	0	0
$N > 0.9K$	0.05	0.05	0.1	0.11	0.1	0.1
$N > K$	0.11	0.09	0.2	0.21	0.2	0.22
*Test scenarios given in Table 1.						

For example, for scenario (1a) we explored outcomes when b was described by a quadratic equation (Allee effect), and s was considered negatively density dependent above K with $s = 0$ when $N = 2K$.

Probability of extinction with no intervention

We explored P_{ex} when no animals were removed allowing only density dependence and environmental stochasticity to influence numbers when N exceeds K . Our results suggested that P_{ex} ranged from 0.30, when b was given by our quadratic equation (Allee effect) and s was negatively density dependent above K , to 0.92 when b was constant up to $1.3K$ and s was impacted at densities above $1.3K$ (Table 2). Mean population size steadily declined from about 400 animals down to about 150 animals after 100 years when no animals were removed (Fig. 7(a)). Variation about mean values was large, suggesting that populations often declined rapidly as a result of an overshoot of K , as influenced by Q . Thus, the model predicts that, unless a method of subtracting animals from the population is adopted, the oryx population in Mahazat as-Sayd has a high risk of extinction.

Under the scheme of no intervention, high values for P_{ex} were obtained when we assumed that birth rates showed an Allee effect, indicating its potential importance in the demography of small populations of oryx (Table 2).

In all scenarios that assumed delayed density dependence in s (Table 1), we observed that P_{ex} was consistently higher than when we assumed an immediate decline in s when $N > K$ (Table 2). This suggests that, if negative density dependence in s is delayed, oryx populations are more likely to overshoot K and collapse. Therefore they have a higher risk of extinction than if s begins to decline immediately above K .

Table 4. Probability of quasi-extinction (P_{q-ex}) for management strategies of removing all animals above a threshold, a proportion of the carrying capacity (K), when the population size (N) exceeded this threshold.

	Test scenarios*					
	1a	1b	2a	2b	3a	3b
Remove when $N > 0.5K$						
QET = 100 oryx**	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
QET = 150 oryx	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
Remove when $N > 0.7K$						
QET = 100 oryx	0.04	0.03	0.04	0.03	0.03	0.03
QET = 150 oryx	0.12	0.05	0.12	0.06	0.07	0.04
Remove when $N > 0.9K$						
QET = 100 oryx	0.24	0.23	0.24	0.21	0.16	0.08
QET = 150 oryx	0.57	0.29	0.55	0.29	0.42	0.16
Remove when $N > K$						
QET = 100 oryx	0.58	0.54	0.58	0.51	0.37	0.25
QET = 150 oryx	0.89	0.66	0.88	0.63	0.76	0.42
*Test scenarios given in Table 1.						
**QET = quasi-extinction threshold.						

Removal of a fixed number of animals each year

A simple intervention strategy, because it does not require an assessment of N , would be to remove an equal number of males and females each year. Employment of this plan in our model resulted in P_{ex} being consistently above 0.37, regardless of assumptions for b and s , or of the number of animals removed (2–12; Table 2). Under all assumptions, this strategy resulted in higher P_{ex} than if the population was unmanaged. Variances in N were large, and the mean value for N declined to < 100 animals after 100 years when 12 animals were removed each year (data not shown). Removal of more than 12 animals per year resulted in higher values for P_{ex} . Because this strategy yielded unacceptable levels of P_{ex} , we explored other options.

Removal of a fixed percentage of the current population each year

For this management strategy, which relies on an assessment of N each year, we removed a fixed percentage of each virtual population per year, equal numbers of males and females. We found that removing 15% of the current population provided the lowest P_{ex} values (Table 2). Constant values of b below K and both assumptions about s (Table 1) yielded P_{ex} of zero when we removed 15% of the current N each year.

The finding that removing 15% of N lowered P_{ex} to acceptable levels prompted us to explore the probability that N might fall below two quasi-extinction thresholds, 100 and 150 individuals (Table 2). Under this strategy, P_{q-ex} increased as the lower threshold increased with most populations falling below 150 animals. Even though P_{ex} was small when we removed 15% of the current N , populations tended to show wide fluctuations in numbers and the mean trajectory reached low values (Fig. 7(b)).

Removal of all animals exceeding a percentage of K

Removing all animals above a given percentage of K is probably the most difficult strategy to implement owing to its requirement of assessing both N and K each year, but this was the most successful strategy at minimizing P_{ex} . For all assumptions of b and s , P_{ex} was zero when we removed all animals above $0.5K$ and all animals above $0.7K$ (Table 3). Removing animals above $0.9K$ yielded a P_{ex} that varied between 0.05 and 0.11, whereas removing all animals above K resulted in a P_{ex} that varied from 0.09 to 0.22.

Next we examined how this removal strategy affected the P_{q-ex} for two thresholds, 100 and 150 animals (Table 4). Removing all animals above $0.7K$ proved to be the most successful option at minimizing P_{q-ex} for both thresholds. A P_{q-ex} of 0.12 for QET = 150 animals emphasizes that the oryx population in Mahazat as-Sayd will suffer some periods of decline in N no matter which management plan is adopted, even though the P_{ex} is at or near zero. Removal of oryx when N exceeded $0.9K$ or K yielded large values for P_{q-ex} for all QET, primarily because, at these levels, N often exceeded K , which negatively affected b and s , during the time step before removal took place.

We also explored mean population trajectories under the optimal management plan, removing oryx from the population when $N > 0.7K$ at the end of each time step. For all scenarios, mean population size was relatively stable and the variance small. We plot, as an example, the mean population size when we assumed that b was constant up to K and that s was density dependent above K (conditions 2a, Table 1). Here mean population size was around 300 oryx with SD of < 60 during the 100 years (Fig. 7(c)).

Discussion

Our analyses suggest three salient points that apply not only to oryx in Mahazat as-Sayd, but also may have relevance to other populations of endangered ungulates in desert environments, especially those restricted to reserves. First, a management plan of no intervention, the one adopted for the oryx herd in Mahazat as-Sayd up till now, may yield a high P_{ex} and large fluctuations in N . Among studies on herbivores, researchers disagree about the importance of weather, food limitation, and predators in the process of population regulation (Messier & Crete, 1985; Owen-Smith, 1990; McCullough, 1999). Few studies have been performed on demography of ungulates without predators, but, for reserves in many countries, predators have been reduced in number or completely eliminated. In the absence of predators, ungulates typically reach large N , with environmental stochasticity and density dependence being the main regulatory factors (Owen-Smith, 1990; Saether, 1997). Our model suggests that at high N , P_{ex} is high, given the absence of influences like predation, immigration and emigration which may have played an important role during historical time. Dramatic declines in relatively large populations have been documented for Soay sheep living on an island, a result of overcrowding (Clutton-Brock *et al.*, 1992; Grenfell *et al.*, 1992). Using stochastic models to understand the extinction process, Ripa & Lundberg (2000) argued that populations with high fluctuations in N could collapse when at densities above carrying capacity, or when populations fall to low numbers, both of which would lead to extinction. Our model suggested that oryx face a heightened P_{ex} if N is either small or allowed to exceed K . Because of vagaries in desert environments (Aguiar & Sala, 1999), an equilibrium between N and K as predicted by deterministic models is unlikely (Clark, 1976; Hastings, 1997), especially in a closed population such as oryx in Mahazat as-Sayd, and additional controlling influences will be required (Cowling, 2000).

Second, a management strategy of removing 15% of the current N at the end of each year yielded a low P_{ex} , a marked improvement over no intervention or removal of a fixed number of animals each year. If an assessment of K each year is impractical, because of the lack of personnel or financial resources, then this management plan may be preferred. However, adoption of this strategy may result in a varying N , causing the population size often to fall below 150 oryx. Hence, when implementing this plan, a certain level of mortality, especially during drought years, should be expected. Animals removed from Mahazat as-Sayd could be used as founders for other reintroductions, or added to other managed populations of oryx in an effort to maintain genetic diversity in these small populations (Bustamante, 1998; Vucetich & Waite 2000).

Third, the management strategy that minimized P_{ex} and P_{q-ex} was the removal of all individuals above a threshold of $0.7K$ each year. Even though this strategy is the most labour-intensive, requiring an annual assessment of N and K , our analyses suggest that it provides the most assurance of long-term survival of oryx in Mahazat as-Sayd. This was also found in studies about the maximum sustainable yield in ungulate populations (Saether, Engen & Lande, 1996), where maintenance of populations below K , around 0.5 to $0.75K$ was the most successful (McCullough, 1979; Macnab, 1985).

For some populations of endangered species, an assessment of N may be problematical. If considerable uncertainty exists in estimates of N , an alternative option is to remove only a proportion of the number of animals above the chosen threshold (Lande, Saether & Engen, 1997). For example, under the plan of removing all animals above $0.7K$, one might remove only 50% of the animals above this threshold if population size has probably been overestimated.

The strategy of removing animals above a threshold requires a reasonable estimate of K each year, a difficult if not Sisyphean task. In our model we included stochasticity in K because, in deserts, production is strongly influenced by rainfall which is highly variable (Caughley & Gunn, 1993; Cowling, 2000). We recommend that attempts be made to correlate rainfall with primary production in Mahazat as-Sayd by constructing exclosure plots that are monitored annually, and by monitoring rain gauges throughout the reserve.

Our analyses pointed out some areas where managers of the oryx need to collect more data. In most studies of ungulates, annual survival rate varies between years within the range 0.4 - 0.8 (Owen-Smith, 1990; Saether, 1997). However, for our limited sample of oryx calves and juveniles, we found a relatively high survival rate, even in years of drought. Calf and juvenile mortality is an important factor because these animals consume either directly or indirectly available biomass, and yet are not recruited to the breeding population. Juvenile mortality seems to be significantly increased by high density of animals or by an unfavourable environment (Gaillard *et al.*, 1998). In small populations like oryx, deviations in survival for juveniles could markedly affect the outcome of population viability analyses (Soulé, 1987). We recommend that more juveniles be marked in the oryx herd and their survival closely monitored.

Our data suggested the possibility that an Allee effect in birth rate operated in the oryx population. Since such a phenomenon can be critical for small populations (Dennis, 1989; Stephens & Sutherland, 1999), we recommend paying particular attention to this aspect of the demography of oryx. An Allee effect results in rapid decline in population growth at small population sizes, and, coupled to environmental

and demographic stochasticity, leads to a high P_{ex} (Courchamp, Clutton-Brock & Grenfell, 1999). Furthermore, Marshall & Spalton (2000) have recently suggested that, when N is small, inbreeding depression may reduce survival for juvenile oryx, a phenomenon that we have not considered in our analyses.

An alternative management strategy that could be applied is sex-biased removal of animals. Removing females only could reduce reproductive potential, but it also requires knowledge of the number of females, of average harem size, and about density dependence in b because an Allee effect in b can lead to high values for P_{ex} under this scenario. When we explored the desirability of this strategy, we found removal of 5% of the female population each year yielded similar results to removal of 15% of the entire population (data not shown). Removal of all females above $0.7K$ or $0.5K$ also provided low values for both P_{ex} and P_{q-ex} . Such a management plan could reduce the numbers of animals being removed, for some an important issue (Burgman, Ferson & Akcakaya, 1993).

One might argue that the purpose of management is to minimize mortality and maximize birth rate, and feeding oryx during episodes of food shortage, such as droughts, would accomplish this goal. Additionally, because providing food will presumably reduce mortality, at least over the short term, this approach soothes our emotional discomfort about allowing animals to die; few conservationists enjoy watching animals perish. However, our analyses indicate that large population size does not guarantee a low P_{ex} , especially if variance in N is large (Burgman, Ferson & Akcakaya, 1993; Ripa & Lundberg, 2000). When supplemental food, and perhaps even water, is supplied, values for s and b will remain high, allowing the population to grow when density dependence would normally be controlling numbers. The result is that the oryx population will increase, eventually surpassing K_{max} , when rainfall is at high levels ($Q = 1$). Large population size will undoubtedly have an adverse effect on grasses in the ecosystem through overgrazing (Cowling, 2000). What was invoked as a temporary remedial measure, supplemental feeding during periods of drought, now, because of high N , will probably become a permanent fixture of the management process. If supplemental feeding is stopped when populations are high, our results indicate a high likelihood of a major decline in numbers in the future. In the short term, providing supplemental food to oryx may appear to be a viable solution, but over the long term, such a practice will not achieve population stability.

Population viability analysis (PVA) has become an important tool to predict P_{ex} for endangered species (Soulé, 1987; Boyce, 1992, Morris *et al.* 1999), and has been used in several computer programs such as VORTEX and RAMAS in studies on a variety of species (Bustamante, 1998; Brook *et al.*, 1999). Recently, techniques in adaptive management have been proposed where a feedback loop is established between model

predictions and the observed response of the system. Management plans are annually adjusted on the basis of the fit between predictions and how the population has changed as a result of previous intervention (Walters, 1986; Williams, 1996). We see value in using adaptive management methods for conservation efforts, especially when environmental variation is large, as for example in deserts. Careful monitoring of the oryx population each year as management practices are applied will provide insights into their usefulness, and where appropriate, changes made to improve the outcome. Even though we designed our analyses for application to the oryx population in Mahazat as-Sayd, our approach may also have utility for populations of other ungulates in semi-arid and arid environments. These landscapes are increasing, primarily as a result of global warming (Hughes, 2000), and therefore studies on ungulates that live in these habitats will gain increasing importance in the future (Caughley & Gunn, 1993; Cowling, 2000).

Acknowledgements

We wish to express our appreciation to the National Commission for Wildlife Conservation and Development, Riyadh, and to the National Wildlife Research Center, Taif. In particular, we thank HRH Saud Al Faisal who has promoted wildlife protection in Saudi Arabia. Dr. A. Abuzinada, Mr. A. Khoja and Mr. P. Paillat provided logistical support and encouragement throughout the study. We thank the rangers of Mahazat as-Sayd who provided warm hospitality on all occasions. P. Doherty, B. Kendall, J. Hines, and M. Runge and the staff of the USGS Patuxent Wildlife Research Center kindly provided a stimulating atmosphere for A.C.T. during a portion of the development of the model. Funding for this project was received from the National Wildlife Research Center, Taif, Saudi Arabia, and from the Columbus Zoo, Columbus, OH. Part of this work was submitted by A.C.T. in partial fulfilment of the requirements for a Masters Degree at Ohio State University.

PARTIE VI

Synthèse et discussion

SYNTHÈSE

Conquérir le milieu terrestre

Deux cents millions d'années se sont écoulées depuis que les premiers vertébrés ont quitté les milieux aquatiques pour partir à la conquête des milieux terrestres. Pourtant, de nos jours encore, l'eau constitue toujours la matrice indispensable au déroulement de tous les processus de la vie, et gérer ses pertes hydriques journalières est l'une des exigences principale de la vie terrestre. La colonisation du milieu terrestre s'est traduite par une lutte permanente contre la sécheresse de l'air ambiant et les agressions liées aux rayonnements du soleil. Ainsi, les vertébrés qui ont réussi à évoluer hors du milieu aqueux ont développé une grande diversité d'adaptations fonctionnelles et structurelles visant en particulier à lutter contre la dessiccation et à réduire leurs pertes hydriques. L'épithélium squameux est devenu moins perméable à l'eau, le colon a acquis une fonction essentielle de réabsorption d'eau et les processus de concentrations urinaires se sont établis. Ces adaptations ont permis aux vertébrés des milieux terrestres de conserver une certaine homogénéité structurelle avec ceux des milieux aquatiques.

Les milieux désertiques, une ultime gageure

Les milieux désertiques sont une ultime gageure à la colonisation du milieu terrestre. C'est en effet dans ces milieux que les contraintes liées à la dessiccation sont les plus grandes. La survie des animaux y repose le plus souvent sur une combinaison d'ajustements comportementaux et physiologiques.

Ajustements comportementaux

Les ajustements comportementaux jouent un rôle fondamental en particulier chez les espèces de petite taille. Ainsi, durant la saison chaude dans les milieux désertiques, la majorité de ces espèces réduisent leur exposition à la chaleur ambiante en se réfugiant dans des terriers où la température est plus clémente, où les radiations directes sont inexistantes et les radiations réfléchies réduites. Les espèces de plus grande taille, et notamment les ongulés, ne peuvent faire appel à des stratégies d'évitement aussi efficaces, et sembleraient de prime abord moins bien adaptés à leur milieu.

En fait, ils font eux aussi appel à des mécanismes comportementaux pour limiter leur exposition à la chaleur, ce que nos observations ont confirmé: en été, l'oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*; 80–120 kg) et la gazelle de sables (*Gazella subgutturosa marica*; 12–20 kg) restent durant toute la journée inactifs à l'ombre (Articles 5 & 6). Dans la réserve de Mahazat as-Sayd, ils utilisent plus spécifiquement l'ombre des *Maerua crassifolia*, un arbre de la famille des Capparaceae, dont la frondaison particulièrement dense forme un véritable bouclier aux radiations solaires directes et réfléchies par la couverture

nuageuse, ainsi qu'aux radiations thermiques du ciel. Ce comportement permet à ces deux espèces de survivre dans un milieu où les radiations solaires directes peuvent atteindre 1000 à 1100 W/m² l'été. De plus, les oryx creusent sous les *Maerua crassifolia* de petites dépressions dans lesquelles ils se réfugient, et qui leur permettent de réduire l'exposition aux radiations solaires réfléchies par l'environnement et vraisemblablement d'améliorer la conduction vers le sol d'une partie de leur excédent calorique. Les gazelles utilisent les mêmes types de comportements, mais du fait de leur petite taille, peuvent se réfugier encore plus efficacement dans les dépressions creusées par les oryx sous les *Maerua crassifolia*. Elles peuvent aussi accéder à des micro-habitats tels que des crevasses et autres cavités creusées dans la roche, trop étroites pour être accessibles aux oryx.

Ajustements physiologiques

Mais ces stratégies comportementales ne constituent qu'un aspect de l'adaptation de ces ongulés à leur milieu. L'essentiel de nos recherches a ainsi été consacré aux ajustements physiologiques leur permettant de survivre dans ce milieu hostile, notamment en optimisant les pertes en eau d'évaporation. Nous avons montré que l'oryx et la gazelle utilisent un mode particulier de thermorégulation dans leur milieu naturel: l'hétérothermie (Articles 5 & 6). L'été, ils emmagasinent de la chaleur durant la journée, quand les flux thermiques s'effectuent depuis l'environnement vers leur organisme, et accroissent ainsi leur température corporelle de 4,1°C en moyenne chez l'oryx et de 2,6°C chez la gazelle. Ces fluctuations journalières de température corporelle peuvent même atteindre dans certaines conditions 7,5°C chez l'oryx (de 34,5°C à 42,0°C; Article 5) et 5,6°C chez la gazelle (de 36,5°C à 42,0°C; Article 6). Ce mécanisme de stockage thermique leur permet d'économiser la quantité d'eau qu'ils auraient dû évaporer pour maintenir une homéothermie stricte, respectivement 300 et 35 millilitres d'eau par jour. Le soir, quand le flux thermique s'inverse, oryx et gazelles sortent de l'ombre et partent à la recherche de nourriture, rediffusant de manière passive la chaleur emmagasinée durant la journée. Ce mécanisme de thermorégulation se traduit par une courbe de température corporelle biphasique et corrélée aux fluctuations de la température ambiante. La température corporelle est maximale quand la température de l'environnement thermique atteint elle-même un sommet, en général à la fin de la journée dans les milieux désertiques.

Nous avons montré que d'autres mécanismes physiologiques viennent s'adjoindre à l'hétérothermie dans cette quête d'économie d'eau. L'oryx d'Arabie, soumis en captivité à un régime de restriction hydrique et alimentaire reproduisant l'appauvrissement des ressources du milieu observées en été, excrète des fèces contenant moins de 50% d'eau, concentre ses urines jusqu'à 2500 mOsm, et réduit ses

pertes journalières d'évaporation de 60%, tout en maintenant une osmolalité plasmatique constante (Article 3).

L'oryx d'Arabie et la gazelle des sables, deux champions des milieux désertiques

Des besoins en eau réduits en été grâce à l'hétérothermie

Au total, ces ajustements comportementaux et physiologiques permettent à l'oryx d'Arabie de réduire significativement ses besoins en eau l'été. À l'aide de la méthode à l'eau marquée, nous avons pu mesurer qu'ils passaient de 3438 ml à 1310 d'eau par jour, entre le printemps et l'été (Article 1). Une autre étude utilisant de l'eau tritiée nous a indiqué des besoins en eau de 2294 ml par jour durant l'été (Article 2). Rapporté au kilogramme de masse corporelle ces chiffres correspondraient à 16,1–21,9 ml d'eau par jour durant la saison chaude (Articles 1 & 2). En utilisant les résultats des mesures estivales, nous avons estimé que 14,4 à 23,7% de l'apport hydrique journalier provenaient de l'eau métabolique, c.à.d. de l'eau produite par oxydation métabolique des nutriments. Nous avons calculé que l'oryx consomme de 1,7 à 3,1 kg de matière végétale sèche par jour en été, une quantité importante en regard du temps consacré à la recherche de nourriture durant cette saison. Il est cependant possible que nous ayons surestimé la quantité de matière sèche consommée, si les oryx ne consomment, comme nous le pensons, que les parties les plus riches en eau des plantes (> 40% d'eau) (Articles 1 & 2). Lorsque le milieu reçoit des pluies en hiver, la végétation gagne en abondance et en qualité au printemps. L'oryx consomme alors presque 3,5 litres d'eau par jour (Article 1). À cette époque de l'année, l'activité des ongulés désertiques est moins déterminée par les stratégies d'évitement de la chaleur; les animaux s'émancipent des zones ombragées et se nourrissent aussi bien de jour que de nuit. Les oryx d'Arabie n'ont pas recours à l'hétérothermie (Articles 5) qu'en été (Article 3) et perdent alors davantage d'eau par évaporation (+60%). Leurs besoins hydriques diffèrent donc considérablement suivant la qualité des ressources alimentaires et hydriques disponibles et nous permettent d'envisager une flexibilité d'ajustement importante des mécanismes physiologiques permettant leur survie.

Des flux énergétiques ajustés aux ressources du milieu

Les glucides, les protides et les lipides constituent le combustible de l'organisme. L'énergie contenue dans ces molécules est mobilisée par les cellules vivantes grâce à la respiration. Au cours de la respiration, les molécules organiques sont oxydées totalement et leur énergie est récupérée par les cellules. Les déchets formés sont du dioxyde de carbone et de l'eau. L'oxygène et le carbone sont les deux principaux

atomes constitutifs de ces molécules énergétiques chez les vertébrés. Ils circulent dans l'organisme dans un flux d'eau qui les transporte depuis les poumons et l'appareil digestif, au travers de la trame cellulaire, jusqu'au filtre rénal et aux structures d'évaporation. Les flux énergétiques apparaissent ainsi intimement liés aux flux hydriques. Cette corrélation explique en partie les faibles besoins énergétiques mesurés chez l'oryx d'Arabie dans son milieu naturel. L'été, ceux-ci avoisinent 11000 kJ par jour, tandis qu'au printemps ils avoisinent journalièrement 22000 kJ, une augmentation également corrélée à une augmentation des apports hydriques (Article 1). L'amplitude de ces variations saisonnières est d'autant plus remarquable qu'elle ne se traduit que par une variation du poids moyen des oryx de 8–10% (Articles 1 & 3). Nous avons émis l'hypothèse que les ongulés désertiques étaient capables d'ajuster leur métabolisme aux ressources énergétiques disponibles dans leur milieu, elles-mêmes dépendant directement de précipitations rares et irrégulières. En laboratoire, nous avons pu confirmer cette supposition. Pendant les périodes prolongées de restriction alimentaire, l'oryx utilise ses réserves lipidiques avec parcimonie, comme le suggèrent les fluctuations de certains indices plasmatiques: l'élévation des acides gras non estérifiés, la diminution de la leptine, et l'inertie de certains corps cétoniques. Nous pensons que cette optimisation d'utilisation vise à retarder le recours aux protéines structurales comme source d'énergie (Article 3). Durant ces périodes de carences, les oryx et les gazelles réduisent leur métabolisme de repos de 16–39% et ceci indépendamment de la diminution de leur masse corporelle (Article 3 & 4). Chez la gazelle des sables, cette réduction du métabolisme est due en grande partie à une réduction disproportionnée de la taille de certains organes gros consommateurs d'oxygène, notamment le foie (Article 4). Les ongulés désertiques peuvent ainsi faire appel aussi bien à des mécanismes physiologiques que structuraux pour ajuster leur métabolisme aux ressources alimentaires disponibles. Ce processus s'inscrit dans une stratégie opportuniste de réponse rapide à une amélioration inopinée des ressources du milieu. En résumé, les périodes prolongées de disette qui caractérisent les milieux désertiques se traduisent, d'un point de vue énergétique, par une diminution de l'activité des ongulés, une réduction optimisée de leur masse corporelle de façon à économiser au maximum les réserves lipidiques, et une réduction des besoins primordiaux en oxygène orchestrée par la plasticité structurale de certains organes et en particulier du foie (Articles 1, 3 & 4). Tous ces mécanismes aboutissent à une diminution des besoins quotidiens en oxygène et par voie de conséquence à une diminution des pertes hydriques liées à la respiration. Il faut cependant noter que la diminution du métabolisme énergétique n'explique pas, en particulier chez l'oryx d'Arabie, toute l'amplitude d'ajustement des mécanismes d'économie d'eau (Article 3). En d'autres termes, les oryx soumis à une carence énergétique et hydrique

combinée économisent relativement plus d'eau qu'ils n'économisent d'énergie. Cette disparité suggère que certains mécanismes de contrôle des dépenses hydriques agissent indépendamment des contraintes et bilans énergétiques.

Les données de physiologie au service de la conservation de l'oryx d'Arabie

La connaissance précise des besoins hydriques et énergétiques de l'oryx d'Arabie nous a permis d'évaluer de manière plus réaliste la capacité d'accueil de la réserve de Mahazat as-Sayd. Ces données de physiologie, combinées aux informations sur la végétation fournies par les images satellites et aux données démographiques connues sur la population d'oryx, nous ont permis de proposer une stratégie d'intervention cohérente visant à minimiser le risque d'extinction de cette espèce, à moyen et long terme, dans la réserve (Article 7).

DISCUSSION

Découvertes et performances comparées

« Mai 2003 — Le mois de mai marque chaque année la grande transhumance des bédouins hors du désert du Rub' al-Khali. Chaque camp compte de 60 à 80 dromadaires dont la survie dépend de cette opportune migration. Dans quelques semaines le désert sera trop chaud et les fourrages naturels trop secs pour permettre à ces dromadaires de survivre sans être abreuvés. Les égarés sont d'ores et déjà considérés comme perdus. Au mois de juin les dromadaires ne sont plus, mais le désert abrite encore l'oryx d'Arabie et la gazelle des sables qui endurent sans boire des températures parfois supérieures à 45°C et ne côtoient, à cette époque de l'année, leur lointain cousin Camelidae, qu'à l'état de crayeux squelettes. »

Le travail présenté dans cette thèse nous a fourni l'occasion d'étudier les mécanismes d'adaptation et d'ajustements physiologiques, morphologiques et comportementaux, chez deux espèces d'ongulés des milieux désertiques dans leur habitat naturel. Nous avons pour cela utilisé des méthodes jamais encore employées chez des ruminants sauvages des milieux désertiques qui nous ont permis d'obtenir des résultats au-delà de nos espérances. Nous avons ainsi pu montrer pour la première fois que des grands mammifères des milieux désertiques utilisent l'hétérothermie dans leur milieu naturel. Ils laissent fluctuer leur température corporelle parfois de plus de 6°C l'été sans avoir recours à la torpeur (Articles 5 & 6). L'hétérothermie est déclenchée par l'environnement thermique de l'animal et son amplitude peut ensuite être modulée par la quantité d'eau disponible (Article 6). Ce mode de thermorégulation avait été auparavant documenté chez le dromadaire privé d'eau (Schmidt-Nielsen et al. 1957). On ne sait pas cependant si cette espèce l'utilise dans son milieu naturel, quand il lui est laissé la possibilité de s'abriter du soleil et de s'abreuver au moins tous les 4 jours (Gauthier-Pilters 1958). Il nous a été, à vrai dire, difficile de comparer les valeurs physiologiques que nous avons mesurées chez l'oryx d'Arabie et la gazelle des sables à celles obtenues chez d'autres espèces d'ongulés sauvages du fait, notamment, d'une hétérogénéité méthodologique. Quand c'était possible, nous avons donc établi de nouvelles relations allométriques, en particulier celle reliant la masse corporelle de l'animal à son métabolisme de repos, que nous avons calculée en nous basant sur 15 espèces d'artiodactyles (poids entre 1,6 et 407 kg), mesurées selon une méthodologie proche. Quatorze de ces espèces sont sauvages contre une seule, le dromadaire, domestique. L'équation n'inclut par ailleurs que deux espèces des milieux désertiques: l'oryx d'Arabie et le dromadaire, les autres espèces vivant dans des milieux semi-arides, sub-humides voir tempérés (Article 1). Nous avons de même établi de nouvelles équations allométriques reliant la masse corporelle aux pertes hydriques

d'évaporation, en nous basant sur 15 espèces d'artiodactyles de 3,6 à 297,5 kg, 13 sauvages et 2 domestiques: le zébu et le dromadaire. Seules trois espèces parmi les 15 incluses vivent dans des milieux désertiques: l'oryx d'Arabie, le dromadaire et la gazelle dorcas. Nous avons calculé pour cette cohorte d'espèces quatre relations allométriques qui tiennent compte de l'état d'hydratation des animaux et d'un éventuel signal phylogénétique (Article 3). Enfin, nous avons également établi une nouvelle relation allométrique reliant la masse corporelle aux besoins hydriques journaliers de 10 espèces de ruminants des milieux semi-arides et désertiques pesant de 31 à 520 kg. Quatre de ces espèces, le dromadaire, le bœuf de race Boran, la chèvre de race Somali et le mouton de race Ogaden, sont domestiques (Article 2). Toutes ces relations allométriques ont confirmé les performances hors du commun de l'oryx d'Arabie et de la gazelle des sables, qui repoussent les limites connues de l'adaptation au milieu aride chez les ongulés. L'oryx d'Arabie dans son milieu naturel a durant l'été les plus faibles besoins hydriques journaliers (normalisés au poids allométrique) jamais mesurés chez un artiodactyle (Article 1). La gazelle des sables détient quant à elle un record similaire en ce qui concerne les pertes hydriques d'évaporation (Article 4). Les mesures des besoins hydriques journaliers nous ont également permis d'infirmer les prédictions allométriques antérieures concernant les mammifères de grande taille des milieux arides (Nagy et Peterson, 1988). Contrairement à ce que ces équations laissaient présager, nous avons montré que ces espèces n'ont pas des besoins hydriques supérieurs à ceux des espèces des milieux tempérés d'un poids équivalent. Enfin, nos données permettent également de rectifier l'idée communément établie selon laquelle le dromadaire représenterait l'archétype de l'adaptation au milieu aride pour un ongulé (MacFarlane et al. 1963; Yagil 1985). Sous le nouvel éclairage des mesures effectuées chez l'oryx d'Arabie et la gazelle des sables, les performances de cette espèce apparaissent beaucoup plus modestes. Les besoins hydriques journaliers normalisés du dromadaire sont en effet de $99,3 \text{ ml H}_2\text{O kg}^{-0.922} \text{ jour}^{-1}$ (Maloiy 1973a), soit trois à quatre fois supérieurs à ceux mesurés chez l'oryx d'Arabie: $22,7\text{--}31,5 \text{ ml H}_2\text{O kg}^{-0.922} \text{ jour}^{-1}$ (Articles 1 & 2). Quant à ses pertes hydriques d'évaporation, elles s'élèvent à $73,8 \text{ ml H}_2\text{O kg}^{-0.898} \text{ jour}^{-1}$ (Schmidt-Nielsen et al. 1957), et sont ainsi plus de quatre fois supérieures à celles mesurées chez l'oryx d'Arabie avec $16,2 \text{ ml H}_2\text{O kg}^{-0.898} \text{ jour}^{-1}$ (Articles 1 & 3) et plus de cinq fois supérieures à celles mesurées chez la gazelle des sables avec $13,6 \text{ ml H}_2\text{O kg}^{-0.898} \text{ jour}^{-1}$ (Article 4). De telles différences expliquent en grande partie l'extrême résilience au manque d'eau de l'oryx d'Arabie et de la gazelle des sables, qui survivent sans boire là où le dromadaire périrait. Seuls l'addax et la gazelle leptocère au Sahara semblent pouvoir survivre dans des conditions d'aridité comparables. Les convergences morphologiques de toutes ces espèces sont à ce titre remarquables. L'addax possède une morphologie et une masse

corporelle comparables à celles de l'oryx d'Arabie, avec cependant un pelage un peu plus foncé (Dragesco-Joffé 1993). La gazelle leptocère quant à elle est d'un phénotype et d'un génotype si proche de la gazelle des sables arabe que certains les classent au sein d'une même espèce (Hammond 1997). Il est vraisemblable qu'une telle convergence s'applique également aux performances physiologiques. Malheureusement, ces deux espèces sont aujourd'hui trop rares pour que l'on puisse les étudier (Mallon et Kingswood 2001).

L'hétérothermie confirmée

Juillet 1998 — Il est trois heures de l'après-midi, le ciel est blanc de chaleur et Mahazat as-Sayd est comme écrasée sous une chape de plomb caniculaire. Le thermomètre électronique à l'ombre d'un Maerua indique une température de 47,7°C, presque un record pour la réserve. L'hygrométrie et la température ambiante sont telles qu'on a la désagréable sensation que nos yeux s'assèchent sitôt ouverts. Tapis dans la profondeur de l'ombre d'un Maerua, un oryx ne s'accorde que la tête, le cou et le haut du corps au dessus du niveau du sol, tellement il se tasse dans la petite dépression qu'il s'est creusée. D'une immobilité minérale, le cou légèrement tendu, les yeux et la bouche mi-clos, comme statufié, il ne s'autorise pas même un mouvement d'oreille pour chasser les mouches.

L'utilisation de l'hétérothermie par des ongulés des milieux arides fait depuis quelques années l'objet d'une polémique, générée par une série d'articles sur la thermorégulation chez l'élan du cap (Fuller et al. 1999), le springbok (Mitchell et al. 1997; Fuller et al. 2005) et le gemsbok (Maloney et al. 2002), trois espèces d'antilopes des milieux semi-arides et arides. Ces espèces ne semblent pas utiliser l'hétérothermie dans leur milieu naturel et selon les auteurs ces études (Mitchell et al. 2002), les observations d'hétérothermie décrites dans les années 1950 à 1970 chez le dromadaire (Schmidt-Nielsen et al. 1957), l'élan du Cap, l'oryx beisa, la gazelle de Grant et la gazelle de Thomson (Taylor 1969, 1970a, 1970b), auraient été provoqués artificiellement, les animaux étudiés étant captifs et dans l'incapacité de faire appel à toute forme de thermorégulation comportementale. Les remarques de Mitchell et ses collègues (2002) sur l'importance d'étudier les ongulés désertiques dans leur milieu afin en particulier de leur permettre de mettre en oeuvre des stratégies comportementales pour réguler leur température, nous semblent pertinentes et nous avons pu vérifier in situ chez l'oryx d'Arabie et la gazelle des sables l'existence et l'influence de telles stratégies. Leurs conclusions nous semblent en revanche plus

contestables. Le concept d'hétérothermie se base en effet sur deux prédictions fondatrices: 1– C'est un mécanisme de stockage de chaleur, il devrait donc être déclenché quand la température ambiante est supérieure à celle de l'organisme, 2– C'est un mécanisme d'économie d'eau, il devrait donc être déclenché ou modulé en fonction de l'aridité du milieu. Or les études concernant l'élan du Cap, le springbok et le gemsbok ont été menées dans des habitats semi-arides ou sub humides recevant jusqu'à 700 mm de précipitations annuelles (Fuller et al. 2005), où la température de l'air ambiant ne dépassait jamais celle des organismes étudiés, et où les animaux avaient un accès illimité à l'eau, conditions qui ne nous semblent pas compatibles avec l'apparition de l'hétérothermie. Par contraste, l'oryx d'Arabie et la gazelle des sables sont exposés durant l'été à des températures ambiantes fréquemment supérieures à 40°C et survivent sans boire dans des milieux recevant moins de 100 mm de précipitations annuelles.

La publication en 2003 de notre étude mettant en évidence l'utilisation de l'hétérothermie chez l'oryx d'Arabie dans son milieu (Article 5) n'a semble-t-il pas totalement convaincu Fuller et ses collègues (2004) et a relancé la polémique. Notre étude montrait certes que, durant l'été, l'oryx d'Arabie dans son milieu naturel, laisse fluctuer journallement sa température corporelle de 4,1°C en moyenne, économisant ainsi presque 300 ml d'eau qui aurait dû être évaporée pour maintenir la normothermie. Cependant, d'après eux, notre méthodologie était moins performante que la leur (utilisation de systèmes radiotélémetriques contre systèmes miniaturisés) et l'hétérothermie observée chez l'oryx d'Arabie pouvait être en fait une forme d'hyperthermie liée à une présumée déshydratation.

Nous espérons que la publication prochaine de nos travaux sur la gazelle des sables (Article 6) va apporter un élément décisif dans le débat. En utilisant une méthodologie similaire à celle employée par Fuller et ses collègues et en vérifiant l'état d'hydratation des animaux, nous avons en effet montré que cette espèce, comme l'oryx d'Arabie, utilise l'hétérothermie dans son milieu naturel en été. L'hétérothermie n'est donc pas un biais de laboratoire et constitue bien un mode de thermorégulation utilisé couramment par certaines antilopes dans leur environnement naturel.

Au-delà de la polémique sur l'usage de l'hétérothermie chez les ongulés désertiques dans leur milieu naturel, les données collectées chez la gazelle des sables contredisent également l'hypothèse selon laquelle ce mode de thermorégulation ne concernerait que des ongulés de grande taille (Fuller et al. 1999, Mitchell et al. 2002, Fuller et al. 2005). Les ongulés de petite taille de part leur faible inertie thermique stockent de la chaleur plus rapidement que leurs congénères de grande taille et seraient plus facilement sujets à une hyperthermie, potentiellement léthale. Ce schéma ne tient cependant pas compte des avantages conférés par une petite taille dans les

comportements d'évitement de la chaleur comme accéder à des micro habitats mieux 'isolés' de l'environnement thermique, petites cavités dans la roche, dépressions aux pieds des arbres et autres micro environnements inaccessibles aux espèces de grande taille.

Ainsi combinée à des stratégies comportementales, l'hétérothermie semble pouvoir être utilisée par des ongulés de petite et grande tailles et il est probable qu'à l'instar de l'oryx d'Arabie et de la gazelle des sables, l'élan du Cap, le springbok, et le gemsbok utilisent l'hétérothermie, en association avec des comportements d'évitement, durant la saison chaude dans les parties les plus arides de leur aire de distribution où ils survivent sans boire (Smithers 1983; Estes 1991).

L'écophysiologie au secours de l'oryx

Décembre 2003 — Un rapport interne du National Wildlife Research Center indique que la population d'oryx d'Arabie au Moyen-Orient était estimée à 3500 individus fin 2003, un chiffre satisfaisant au premier abord quand on sait que la population mondiale comptait moins de 50 représentants au début des années 1970. Malheureusement les deux tiers de la population d'oryx du Moyen-Orient sont en fait maintenus en captivité dans des collections nationales et privées. La population sauvage compte tout au plus un millier d'individus répartis dans trois aires protégées, deux situées en Arabie Saoudite et la troisième en Oman. Les deux populations réintroduites dans des réserves non clôturées souffrent aujourd'hui d'une forte pression de braconnage tandis que la troisième, réintroduite dans une réserve clôturée pourrait souffrir de surpopulation dans un avenir relativement proche...

Les connaissances scientifiques récemment acquises sur l'écophysiologie des ongulés des milieux désertiques ne doivent pas faire oublier la grande précarité de leurs dernières populations sauvages, presque toutes menacées d'extinction. Hormis la gazelle dorcas dans certaines régions de son aire de distribution, toutes les espèces d'ongulés sauvages du Sahara et des déserts du Moyen-Orient souffrent d'une forte diminution de leurs effectifs (Mallon et Kingswood 2001). L'oryx algazelle est depuis peu considéré comme éteint dans son milieu naturel et l'addax partagera probablement bientôt cette funeste destinée (Mallon et Kingswood 2001). L'oryx d'Arabie quant à lui a été sauvé de l'extinction totale dans les années 1960 mais ses populations réintroduites restent très fragiles. Une fois ces trois espèces d'ongulés éteintes, la planète ne comptera plus aucun ongulé sauvage de grande taille dans ses milieux désertiques, et les connaissances acquises à leur sujet seront d'un intérêt tout

au plus livresque. Il est donc essentiel que les résultats de la recherche fondamentale puissent autant que possible contribuer à la sauvegarde de ces espèces menacées, un légitime 'retour sur investissement' aux yeux des bailleurs de fonds et du grand public. C'est ce que nous avons essayé de faire pour la population d'oryx de la réserve de Mahazat as-Sayd, en Arabie Saoudite. Les résultats de nos recherches de physiologie nous ont permis de quantifier les besoins énergétiques et hydriques de l'oryx dans son milieu naturel en été et au printemps. Ces données, combinées aux informations sur la végétation fournies par les images satellites et aux données démographiques connues sur la population d'oryx de Mahazat, ont été utilisées pour estimer la capacité d'accueil de la réserve et élaborer une stratégie de gestion de la population d'oryx résidente (Article 7). Cette démarche pluridisciplinaire s'est avérée fructueuse et pourrait être transposée à d'autres projets de conservation en milieux arides.

L'étude de la thermorégulation chez l'oryx d'Arabie nous a également permis de nous pencher sur les capacités de survie de l'oryx d'Arabie dans un contexte de réchauffement climatique. Les récents modèles sur les changements climatiques attribuables au réchauffement planétaire prédisent une augmentation de la température ambiante au Moyen-Orient d'environ 5°C, correspondant en grande partie à une augmentation des températures nocturnes et donc de la température minimale moyenne (Mitchell et Hulme 2000). Une telle augmentation de la température minimale pourrait contrarier la capacité des ongulés du désert à abaisser leur température corporelle la nuit, un exercice dont l'efficacité conditionne la capacité de stockage calorique durant la journée. L'amplitude de l'hétérothermie pourrait s'en trouver réduite et par voie de conséquence l'économie en eau (Ostrowski et al. 2003). Une telle élévation de la température ambiante pourrait donc affecter significativement les capacités de survie de l'oryx d'Arabie et des autres espèces d'ongulés du désert, au moins dans certaines régions de leur aire de distribution, une prédiction susceptible d'influencer les futures stratégies de conservation pour cette espèce.

Les ajustements physiologiques et leur signification évolutive

Janvier 2000 — Comme presque chaque hiver, une fine couche de neige recouvre la ville de New York. Le vent tourbillonne en soulevant un nuage humide de flocons fraîchement tombés. Il est midi, mais le thermomètre à mercure de l'entrée du zoo du Bronx affiche -8°C seulement, une température presque estivale pour l'ours blanc doté d'une épaisse fourrure. Dans un enclos situé au nord du parc, cinq oryx d'Arabie, mimétiques dans leur pelage blanc, s'affairent autour d'une mangeoire

abondamment garnie. Ils endurent alors une température ambiante de presque 40°C inférieure à celle que subissent en cette même saison leurs congénères libres du Rub' al-Khali, un des déserts les plus arides de la planète.

La quête de ressources énergétiques se fait rarement sans effort dans le monde animal. Dans les milieux où ces ressources sont rares, les régions désertiques froides et chaudes par exemple, les chaînes alimentaires sont apparemment simplifiées, et les communautés animales, aux besoins métaboliques restreints, souvent rudimentaires. Par contraste, les milieux bénéficiant d'une productivité primaire élevée et de flux d'énergie 'à haut débit', favoriseraient l'émergence d'espèces hautement spécialisées, agencées en communautés complexes. Un corollaire à cette situation est que les communautés à flux d'énergie élevé favoriseraient les processus de radiation adaptative, tandis que les communautés animales à faible flux énergétique connaîtraient des changements évolutifs plus lents (Willmer et al. 2000).

Ces dernières, du fait des fluctuations des ressources énergétiques dans leur milieu, plus fréquentes et de plus grande amplitude, devraient par ailleurs faire varier leurs réponses physiologiques, biochimiques et morphologiques davantage que les communautés à flux d'énergie élevé. Or ce sont ces différentes réponses qui, en association, façonnent les comportements adaptatifs sur lesquels la sélection naturelle agit.

Au cours de notre travail de recherche sur la physiologie des ongulés des milieux désertiques, nous avons identifié trois facteurs sélectifs majeurs pouvant agir, indépendamment mais concomitamment, sur la flexibilité du phénotype des animaux: les variations de ressources énergétiques, les variations de ressources hydriques, et les fluctuations de l'environnement thermique.

Un bilan énergétique négatif génère des réponses physiologiques et structurales visant à ajuster les besoins de l'organisme à la faible disponibilité de la ressource. De telles réponses sont communes à tous les mammifères, mais leur amplitude est particulièrement remarquable chez l'oryx d'Arabie, qui peut diminuer ses besoins énergétiques de moitié en cas de raréfaction des ressources alimentaires, sans recourir à des mécanismes de torpeur ou d'hibernation. Les carences hydriques déclenchent, elles aussi, des ajustements physiologiques, visant principalement à réduire les pertes en eau d'évaporation. Là encore l'amplitude de la réponse physiologique peut être considérable chez les ongulés désertiques: l'oryx d'Arabie et la gazelle des sables peuvent ainsi diminuer leurs besoins en eau de plus de 70% entre le printemps et l'été. Les ajustements énergétiques et hydriques sont concomitants, mais pas équivalents: l'étude de l'index d'économie hydrique ('water economy index'; Nagy et Peterson 1988) chez des oryx subissant simultanément des stress hydrique et énergétique

indique ainsi que l'économie d'eau est supérieure à ce que la seule réduction métabolique autoriserait (Article 3). Les mécanismes d'économie d'eau procèdent donc, au moins partiellement, d'une réponse indépendante de celle concernant les mécanismes d'ajustements énergétiques. De même, les mécanismes d'ajustement de la température corporelle ne seraient pas directement reliés à une carence énergétique ou hydrique chez les ongulés désertiques, comme nous l'avons montré dans notre étude sur l'hétérothermie chez la gazelle des sables: l'hétérothermie apparaît en effet principalement en réponse à une augmentation de la température ambiante.

Ces trois facteurs sélectifs semblent donc être à l'origine d'une grande flexibilité phénotypique chez les ongulés désertiques. Mais quelle est donc la signification évolutive de cette flexibilité? Et n'est-elle pas en contradiction avec la permanence de traits génotypiques attribués aux espèces des milieux désertiques, comme d'avoir un métabolisme inférieur à ceux des milieux tempérés (Bennett 1988, Garland et Carter 1994)? La réponse à cette dernière question est complexe, du fait des nombreuses incertitudes liées à la mise en évidence de ces traits génotypiques. Ainsi, dans l'exemple mentionné, les métabolismes de base proviennent d'études allométriques compilant et comparant les mesures effectuées sur un grand nombre d'espèces catégorisées selon leur habitat privilégié. Trois incertitudes fragilisent cependant les résultats de ces études. La première concerne le faible nombre d'espèces des milieux désertiques mesurées. Les allométries reliant le métabolisme basal à la masse chez les espèces désertiques, y compris les plus récentes, se basent au mieux sur 15 à 20 points de données, une taille d'échantillon relativement faible en terme statistique. La seconde concerne la catégorisation des espèces. Comment classer avec certitude une espèce comme appartenant à un type de milieu? Une erreur de catégorisation peut modifier la pente d'une relation allométrique, en particulier si elle concerne une espèce d'un poids extrême. D'autre part, la domestication pourrait affecter ou masquer certains traits génotypiques et demander une réévaluation de la catégorisation de certaines espèces domestiques incluses dans ces études. Le dromadaire par exemple doit-il toujours être considéré comme une espèce adaptée aux milieux désertiques, alors qu'il ne semble plus capable de survivre sans eau dans le désert contrairement aux ongulés sauvages comme l'oryx d'Arabie ou la gazelle des sables? Cette capacité à survivre dans le désert est-elle toujours génétiquement déterminée chez cette espèce, mais inexprimée du fait d'une sélection humaine? Certains Bédouins d'Arabie racontent que des dromadaires laissés à l'état semi-sauvage dans le désert engendrent une progéniture capable de survivre sans eau. Ce qui nous amène à la troisième incertitude. La sélection naturelle agit sur le génotype, mais aussi potentiellement sur le phénotype. Il est donc possible que les différences métaboliques observées entre des espèces vivant dans des milieux différents procèdent

plus d'une pression de sélection sur l'expression du phénotype, particulièrement durant la phase de développement de l'organisme, que sur le génotype lui-même. Les différences mesurées quantifieraient donc davantage une divergence phénotypique lors du développement qu'une différence génotypique.

À travers cet exemple illustrant la difficulté à définir des caractéristiques génotypiques, il apparaît clair qu'à l'avenir, seules des mesures effectuées dans un contexte expérimental commun ('common-garden design') permettront de limiter la part de la flexibilité phénotypique dans l'expression des caractères étudiés et ainsi d'arbitrer cette problématique. Il est donc encore trop tôt pour pouvoir statuer sur la part phénotypique et génotypique des ajustements et/ou adaptations observés chez les espèces des milieux désertiques.

PUBLICATIONS

Ostrowski S & Williams JB. Heterothermy of free-living Arabian sand gazelles (*Gazella subgutturosa marica*) in a desert environment. Soumis à *the Journal of Experimental Biology*.

[Article 6]

Ostrowski S, Mésochina P & Williams JB. Sous presse. Physiological adjustments of sand gazelles (*Gazella subgutturosa*) to a boom or burst economy: standard fasting metabolic rate, total evaporative water loss and changes in the sizes of organs during food and water restriction. *Physiological and Biochemical Zoology* 79(4).

[Article 4]

Ostrowski S, Williams JB, Mésochina P & Sauerwein H. Sous presse. Physiological acclimation of a desert antelope, Arabian oryx (*Oryx leucoryx*), to long-term food and water restriction. *Journal of Comparative Physiology B* 176(2).

[Article 3]

Ostrowski S, Williams J & Ismail K. 2003. Heterothermy and water economy of free-living Arabian oryx (*Oryx leucoryx*). *The Journal of Experimental Biology* 206(9): 1471–1478.

[Article 5]

Ostrowski S, Williams JB, Bedin E & Ismail K. 2002. Water influx and food consumption of free-living oryxes (*Oryx leucoryx*) in the Arabian desert in summer. *Journal of Mammalogy* 83(3): 665–673.

[Article 2]

Treydte AC, Williams JB, Bedin E, Ostrowski S, Seddon PJ, Marschall EA, Waite TA & Ismail K. 2001. In search of the optimal management strategy for Arabian oryx. *Animal Conservation* 4(3): 239–249.

[Article 7]

Williams JB, Ostrowski S, Bedin E & Ismail K. 2001. Seasonal variation in energy expenditure, water flux and food consumption of Arabian oryx *Oryx leucoryx*. *The Journal of Experimental Biology* 204(13): 2301–2311.

[Article 1]

BIBLIOGRAPHIE

- Abouheif E. 1999. A method for testing the assumption of phylogenetic independence in comparative data. *Evolutionary Ecology Research* 1(8): 895–909.
- Acquarone M. 2004. Body composition, field metabolic rate and feeding ecology of walrus (*Odobenus rosmarus*) in northeast Greenland. PhD thesis. National Environmental Research Institute, Denmark. 142 pp.
- Aguiar MR & Sala OE. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14(7): 273–277.
- Ahima RS, Prabakaran D, Mantzoros C, Qu D, Lowell B, Maratos-Flier E & Flier JS. 1996. Role of leptin in the neuroendocrine response to fasting. *Nature* 382(6588): 250–252.
- Al-Toum MO & Al-Johany AM. 2000. Water deprivation and its effects on some blood constituents in idmi gazelle, *Gazella gazella*. *Journal of Arid Environments* 45(3): 253–262.
- Allee WC. 1938. The social life of animals. W.W. Norton & Co., New York, USA. 293 pp.
- Allen SE. 1974. Chemical analysis of ecological materials. Blackwell Scientific, Oxford, UK. 565 pp.
- American Veterinary Medicine Association. 2001. 2000 Report of the AVMA panel on euthanasia. *Journal of the American Veterinary Medicine Association* 218: 669–696.
- Ancrenaz M, Blanvillain C, Delhomme A, Greth A & Sempéré A. 1998. Temporal variation of LH and testosterone in Arabian oryx from birth to adulthood. *General and Comparative Endocrinology* 111(3): 283–289.
- Ancrenaz M & Delhomme A. 1997. Teeth eruption as a means of age determination in captive Arabian oryx, *Oryx leucoryx* (Bovidae, Hippotraginae). *Mammalia* 61(1): 135–138.
- Ancrenaz M & Flamand JRB. 1995. Reintroduction of Arabian oryx and sand gazelles in the Rub' al- Khali desert, Saudi Arabia. *Re-introduction News. Newsletter of the IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group* 10: 10.
- Anon. 2003. Conservation Assessment & Management Plan (CAMP) for the Threatened Fauna of Arabia. Final report. Breeding Center for Arabian Wildlife, Sharjah, United Arab Emirates.
- Bae HH, Larkin JE & Zucker I. 2003. Juvenile Siberian hamsters display torpor and modified locomotor activity and body temperature rhythms in response to reduced food availability. *Physiological and Biochemical Zoology* 76(6): 858–867.
- Baillie J & Groombridge B. 1996. 1996 IUCN red list of threatened animals. IUCN, Gland, Switzerland. 368 pp.
- Bakken GS. 1976. A heat transfer analysis of animals: Unifying concepts and the application of metabolism chamber data to field ecology. *Journal of Theoretical Biology* 60(2): 337–384.

- Bakken GS. 1992. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist* 32: 194–216.
- Bartholomew GA. 1964. The roles of physiology and behaviour in the maintenance of homeostasis in the desert environment. In: Hughes GM (ed). Homeostasis and feedback mechanisms. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 7–29.
- Bartholomew GA, Vleck D & Vleck CM. 1981. Instantaneous measurements of oxygen consumption during pre-flight warm-up and post-flight cooling in sphingid and sturnid moths. *The Journal of Experimental Biology* 90: 17–32.
- Beatley JC. 1974. Phenological events and their environmental triggers on Mojave Desert ecosystems. *Ecology* 55(4): 856–863.
- Bell RHV. 1985. Carrying capacity and offtake quotas. In: Bell RHV & McShane-Caluzi E (eds). Conservation and wildlife management in Africa. Proceedings of a workshop held at Kasungu National Park, Malawi. U.S. Peace Corps, Washington, USA, pp. 145–181.
- Bennett AF. 1988. Structural and functional determinants of metabolic rate. *American Zoologist* 28(2): 699–708.
- Berteaux D & Thomas D. 1999. Seasonal and individual variation in field water metabolism of female meadow voles *Microtus pennsylvanicus*. *Physiological and Biochemical Zoology* 72(5): 545–554.
- Blanvillain C, Ancrenaz M, Delhomme A, Greth A & Sempéré AJ. 1997. The presence of the male stimulates puberty in captive female Arabian oryx (*Oryx leucoryx*, Pallas, 1777). *Journal of Arid Environments* 36(2): 359–366.
- Blaxter KL. 1967. The energy metabolism of ruminants. Hutchinson & Co., London, UK. 169 pp.
- Blaxter KL. 1989. Energy metabolism in animals and man. Cambridge University Press, Cambridge, England. 336 pp.
- Bligh J & Harthoorn AM. 1965. Continuous radiotelemetric records of the deep body temperature of some unrestrained African mammals under near-natural conditions. *The Journal of Physiology (London)* 176: 145–162.
- Bowers MA. 1987. Precipitation and the relative abundance of desert winter annuals; a 6-year study in the northern Mojave Desert. *Journal of Arid Environments* 12: 141–149.
- Boyce MS. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 481–508.
- Brook WB, Cannon JR, Lacy RC, Mirande C & Frankham R. 1999. Comparison of the population viability analysis packages GAPPS, INMAT, RAMAS, and VORTEX for the whooping crane (*Grus americana*). *Animal Conservation* 2(1): 23–31.
- Brosh A, Shkolnik A & Choshniak I. 1986. Metabolic effects of infrequent drinking and low-quality feed on Bedouin goats. *Ecology* 67(4): 1086–1090.

- Brown GD & Dawson TJ. 1977. Seasonal variations in the body temperatures of unrestrained kangaroos (Macropodidae: Marsupialia). *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology* 56: 59–67.
- Burgman MA, Ferson S & Akcakaya HR. 1993. Risk assessment in conservation biology. Chapman & Hall, London, UK. 328 pp.
- Burrin DG, Ferrell CL, Britton RA & Bauer M. 1990. Level of nutrition and visceral organ size and metabolic activity in sheep. *British Journal of Nutrition* 64(2): 439–448.
- Bustamante J. 1998. Use of simulation models to plan species reintroductions: the case of the bearded vulture in southern Spain. *Animal Conservation* 1(4): 229–238.
- Canas R, Romero JJ & Baldwin RL. 1982. Maintenance energy requirements during lactation in rats. *Journal of Nutrition* 112(10): 1876–1880.
- Carruthers D. 1935. Arabian adventures to the Great Nafud in search of the Arabian oryx. H. F. and G. Witherby Publishers, London, UK. 200 pp.
- Caughley G & Gunn A. 1993. Dynamics of large herbivores in deserts: kangaroos and caribou. *Oikos* 67: 47–55.
- Chappel RW & Hudson RJ. 1978. Winter bioenergetics of Rocky Mountain bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology* 56(11): 2388–2393.
- Chew RM. 1965. Water metabolism in mammals. In: Mayer WV & van Gelder RG (eds). *Physiological mammalogy. Volume 2. Mammalian reactions to stressful environments*. Academic Press, New York, USA, pp. 43–178.
- Child G & Grainger J. 1990. A plan to protected areas. NCWCD/IUCN, Riyadh/Gland. 335 pp.
- Chilliard Y, Bengoumi M, Delavaud C, Faulconnier Y & Faye B. 2005. Body lipids and adaptation of camel to food and water shortage: new data on adipocyte size and plasma leptin. In: Faye B & Esenov P (eds). *Desertification combat and food safety. The added value of camel producers*. IOS Press, Washington D.C., USA, pp. 135–145.
- Chilliard Y, Bocquier F & Doreau M. 1998. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to undernutrition, and consequences on reproduction. *Reproduction Nutrition Development* 38(2): 131–152.
- Chilliard Y, Bonnet M, Delavaud C, Faulconnier Y, Leroux C, Djiane J & Bocquier F. 2001. Leptin in ruminants. Gene expression in adipose tissue and mammary gland, and regulation of plasma concentration. *Domestic Animal Endocrinology* 21(4): 271–295.
- Choshniak I, Ben-Kohav N, Taylor CR, Robertshaw D, Barnes RJ, Dobson A, Belkin V & Shkolnik A. 1995. Metabolic adaptations for desert survival in the Bedouin goat. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 268: 1101–1110.
- Christie WW. 1982. Lipid analysis: isolation, separation, identification, and structural analysis of lipids. Pergamon Press, Toronto, Canada. 207 pp.

- Clark C. 1976. Mathematical bioeconomics: the optimal management of renewable resources. John Wiley & Sons, New York, New York, USA. 352 pp.
- Clutton-Brock TH, Price OF, Albon SD & Jewell PA. 1992. Early development and population fluctuations in Soay sheep. *The Journal of Animal Ecology* 61(2): 381–396.
- Coe MJ, Cumming DH & Phillipson J. 1976. Biomass and production of large African herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologia* 22: 341–354.
- Cole DP. 1975. Nomads of the nomades. The Al-Murrah bedouin of the Empty Quarter. Aldine Publishing Company, Chicago, USA. 179 pp.
- Collenette S & Tsagarakis C. 2001. Some regional botanical lists from Saudi Arabia. Unpublished Report. National Wildlife Research Center, Taif, Saudi Arabia. 104 pp.
- Connell JH. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition. *The American Naturalist* 122(5): 661–696.
- Corp N, Spalton A & Gorman ML. 1998. The influence of rainfall on range in a female desert ungulate: the Arabian oryx (*Oryx leucoryx*) in the Sultanate of Oman. *Journal of Zoology* 246(4): 369–377.
- Costa DP, Croxall JP & Duck CD. 1989. Foraging energetics of Antarctic fur seals in relation to changes in prey availability. *Ecology* 70: 596–606.
- Courchamp F, Clutton-Brock T & Grenfell B. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution* 14(10): 405–410.
- Coward WA, Ritz P & Cole TJ. 1994. Revision of calculation in the doubly labeled water method for measurement of energy expenditure in humans. *American Journal of Physiology. Endocrinology and Metabolism* 30: E805–E807.
- Cowling RM. 2000. Challenges to the 'new' rangeland science. *Trends in Ecology and Evolution* 15(8): 303–304.
- Crowder MJ & Hand DJ. 1990. Analysis of Repeated Measures. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, Florida. 272 pp.
- Czerkawski JW & Breckenridge G. 1974. Use of tritium compounds in the study of methanogenesis. *Proceedings of the Nutrition Society* 33(3): 76A–77A.
- Dasmann RF. 1981. Wildlife biology. John Wiley & Sons, New York, USA. 212 pp.
- Degen AA. 1997. Ecophysiology of small desert mammals. Adaptations of desert organisms. Springer Verlag, New York, USA. 296 pp.
- Dehnhard M, Clauss M, Lechner-Doll M, Meyer HH & Palme R. 2001. Noninvasive monitoring of adrenocortical activity in roe deer (*Capreolus capreolus*) by measurement of fecal cortisol metabolites. *General and Comparative Endocrinology* 123(1): 111–120.
- Delavaud C, Bengoumi M, Faye B, Tabarani A, Kann G & Chilliard Y. 2004. Plasma leptin measurements in the dromedary camel and its relationships to adiposity and feeding level. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment* 8 (special issue): 45.

- DelGiudice GD, Mech LD, Kunkel KE, Gese EM & Seal US. 1992. Seasonal patterns of weight, hematology, and serum characteristics of free-ranging female white-tailed deer in Minnesota. *Canadian Journal of Zoology* 70: 974–983.
- DelGiudice GD, Mech LD, Seal US & Karns P. D. 1987. Effects of winter fasting and refeeding on white-tailed deer blood profiles. *Journal of Wildlife Management* 51: 865–873.
- Dennis B. 1989. Allee effects: population growth, critical density, and the chance of extinction. *Natural Resource Modeling* 3: 481–538.
- Dobush GR, Ankney CD & Krementz DG. 1985. The effect of apparatus, extraction time and solvent type on lipid extractions of snow geese. *Canadian Journal of Zoology* 63: 1917–1920.
- Dragesco-Joffé A. 1993. La vie sauvage au Sahara. Delachaux et Niestlé, Lausanne, Switzerland. 240 pp.
- Edlefsen JL, Cook CW & Blake JT. 1960. Nutrient content of the diet as determined by hand-plucked and oesophageal fistula samples. *Journal of Animal Science* 19(2): 560–567.
- Elgar MA & Harvey PH. 1987. Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology. *Functional Ecology* 1(1): 25–36.
- Emberger L. 1955. Afrique du nord-ouest. Plant ecology, review of research. UNESCO, Paris, France, pp. 219–249.
- Estes RD. 1991. Behavior guide of African mammals. University of California Press, Berkeley, California, USA. 611 pp.
- Fancy SG, Blanchard JM, Holleman DF, Kokjer KJ & White RG. 1986. Validation of doubly labeled water method using a ruminant. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 251(1): R143–R149.
- Ferraris RP & Diamond JM. 1989. Specific regulation of intestinal nutrient transporters by their dietary substrates. *Annual Review of Physiology* 51: 125–141.
- Ferrell CL & Koong LJ. 1986. Influence of plane of nutrition on body composition, organ size and energy utilization of Sprague-Dawley rats. *Journal of Nutrition* 116: 2525–2535.
- Finch VA. 1972. Energy exchanges with the environment of two East African antelopes, the eland and the hartebeest. *Symposium Zoological Society of London* 31: 315–316.
- Finch VA. 1972. Thermoregulation and heat balance of the East African eland and hartebeest. *American Journal of Physiology* 222(6): 1374–1379.
- Finch VA & Robertshaw D. 1979. Effect of dehydration on thermoregulation in eland and the hartebeest. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 237(3): R192–R196.
- Finegan EJ, Buchanan-Smith JG & McBride BW. 2001. The role of gut tissue in the energy metabolism of growing lambs fed forage or concentrate diets. *British Journal of Nutrition* 86(2): 257–264.

- Fisher M, Ghazanfar SA, Chaudhary SA, Seddon PJ, Robertson EF, Omar S, Abbas JA & Böer B. 1998. Diversity and Conservation. In: Ghazanfar SA & Fisher M (eds). *Vegetation of the Arabian Peninsula*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 265–302.
- Fisher M & Mambery DA. 1998. Climate. In: Ghazanfar SA & Fisher M (eds). *Vegetation of the Arabian Peninsula*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 5–38.
- Frölich K, Hamblin C, Jung S, Ostrowski S, Mwanzia J, Streich WJ, Anderson J, Armstrong RM & Anajariyah S. 2005. Serologic surveillance for selected viral agents in captive and free-ranging populations of Arabian oryx (*Oryx leucoryx*) from Saudi Arabia and the United Arab Emirates. *Journal of Wildlife Diseases* 41(1): 67–79.
- Fuller A, Kamerman P, Maloney SK, Matthee A, Mitchell G & Mitchell D. 2005. A year in the thermal life of a free-ranging herd of springbok *Antidorcas marsupialis*. *The Journal of Experimental Biology* 208(15): 2855–2864.
- Fuller A, Maloney SK, Kamerman PR, Mitchell G & Mitchell D. 2000. Absence of selective brain cooling in free-ranging zebras in their natural habitat. *Experimental Physiology* 85(2): 209–217.
- Fuller A, Maloney SK, Mitchell G & Mitchell D. 2004. The eland and the oryx revisited: body and brain temperatures of free-living animals. *International Congress Series* 1275: 275–282.
- Fuller A, Moss DG, Skinner JD, Jessen PT, Mitchell G & Mitchell D. 1999. Brain, abdominal and arterial blood temperatures of free-ranging eland in their natural habitat. *Pflügers Archiv* 438(5): 671–680.
- Gaillard J-M, Festa-Bianchet M & Yoccoz NG. 1998. Population dynamics of large herbivores: Variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* 13(2): 58–63.
- Gaillard JM, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG, Loison A & Toigo C. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31(1): 367–393.
- Garland TJr & Carter PA. 1994. Evolutionary physiology. *Annual Review of Physiology* 56: 579–621.
- Gates DM. 1962. *Energy exchange in the biosphere*. Harper and Row Publishers, New York, USA. 151 pp.
- Gauthier-Pilters H. 1958. Quelques observations sur l'écologie et l'éthologie du dromadaire dans le Sahara nord-occidental. *Mammalia* 22: 294–316.
- Gentry AW. 1992. The subfamilies and tribes of the family Bovidae. *Mammal Review* 22(1): 1–32.
- Gerson R. 1982. The Middle East: Landforms of a planetary desert through environmental changes. *Striae* 17: 52–78.

- Gessaman JA. 1987. Energetics. In: Giron Pendleton BA, Millsap BA, Cline KW & Bird DM (eds). Raptor management techniques manual. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA, pp. 289–320.
- Ghazanfar SA. 1997. The phenology of desert plants: a 3-year study in a gravel desert wdi in northern Oman. *Journal of Arid Environments* 35(3): 407–417.
- Ghobrial LI. 1970. The water relations of the desert antelope *Dorcas dorcas*. *Physiological Zoology* 43: 249–256.
- Ghobrial LI. 1974. Water relations and requirements of the dorcas gazelle in the Sudan. *Mammalia* 38: 88–107.
- Ghobrial LI. 1976. Observations on the intake of sea water by the dorcas gazelle. *Mammalia* 40: 489–494.
- Gillet H. & Le Houérou HN. 1991. La mise en défens et la régénération des pâturages désertiques à Oryx dans la Réserve de Mahazat Assaïd (Arabie Saoudite). In: Gaston A, Kernick M & Le Houérou HN (eds). IVth International Rangeland Congress, CIRSD-GERDAT, Montpellier, France, pp. 465–466.
- Goering HK & Van Soest PJ. 1970. Forage fiber analysis (apparatus, reagents, procedures, and some applications). USA-ARS Agricultural Handbooks 379. U.S. Government Printing Office, Washington, USA.
- Gorman M. 1999. Oryx go back to the brink. *Nature* 398(6724): 190.
- Grant PR. 1998. Evolution on islands. Oxford University Press, New York, USA. 334 pp.
- Grenfell BT, Price OF, Albon SD & Clutton-Brock TH. 1992. Overcompensation and population cycles in an ungulate. *Nature* 355(6363): 823–826.
- Grenot CJ. 1992. Ecophysiological characteristics of large herbivorous mammals in arid Africa and the Middle East. *Journal of Arid Environments* 23(2): 125–155.
- Greth A, Flamand JRB & Delhomme A. 1994. An outbreak of tuberculosis in a captive herd of Arabian oryx (*Oryx leucoryx*): management. *The Veterinary Record* 134(7): 165–167.
- Grimwood IR. 1962. Operation Oryx. *Oryx* 6(6): 308–334.
- Grimwood IR. 1988. Operation Oryx: the start of it all. In: Dixon A & Jones D (eds). Conservation and biology of desert antelopes. Christopher Helm Ltd, London, pp. 1–8.
- Groves CP. 1997. The taxonomy of Arabian gazelles. In: Habibi K, Abuzinada AH & Nader IA (eds). The Gazelles of Arabia. National Commission for Wildlife Conservation and Development, Riyadh, pp. 24–51.
- Gulmon SL, Mooney HA & Chu CC. 1983. Phenology and resource use in three co-occurring grassland annuals. *Oecologia* 58: 33–42.
- Guo ZK, Cella LK, Baum C, Ravussin E & Schoeller DA. 2000. *De novo* lipogenesis in adipose tissue of lean and obese women: application of deuterated water and isotope ratio mass spectrometry. *International Journal of Obesity* 24: 932–937.

- Haim A & Skinner JD. 1991. A comparative study of metabolic rates and thermoregulation of two African antelopes, the steenbok *Raphicerus campestris* and the blue duiker *Cephalophus monticola*. *Journal of Thermal Biology* 16(3): 145–148.
- Hammond R. 1997. The genetic distinctiveness of *Gazella subgutturosa marica*. Bimonthly Report November & December 1997. Unpublished report. KKWRC, Riyadh, Saudi Arabia. 15 pp.
- Haque MN & Smith T. 1996. Reintroduction of Arabian sand gazelle *Gazella subgutturosa marica* in Saudi Arabia. *Biological Conservation* 76(2): 203–207.
- Harrison DL & Bates PJJ. 1991. The mammals of Arabia. Harrison Zoological Museum Publication, Sevenoaks, Kent, UK. 354 pp.
- Harrison GW. 1995. Comparing predator-prey models to Luckinbill's experiment with *Didinium* and *Paramecium*. *Ecology* 76(2): 357–374.
- Hassanin A & Douzery EJP. 1999. The tribal radiation of the family Bovidae (Artiodactyla) and the evolution of the mitochondrial cytochrome b gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13(2): 227–243.
- Hastings A. 1997. Population biology. Concepts and models. Springer Verlag, New York, USA. 220 pp.
- Hayssen V & Lacy RC. 1985. Basal metabolic rates in mammals: taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology* 81(4): 741–754.
- Heimberg M, Olubadewo JO & Wilcox HG. 1985. Plasma lipoproteins and regulation of hepatic metabolism of fatty acids in altered thyroid states. *Endocrine Reviews* 6(Nov): 590–607.
- Henderson DS. 1974. Were they the last Arabian oryx? *Oryx* 12(3): 347–350.
- Heusner AA. 1991. Size and power in mammals. *The Journal of Experimental Biology* 160(1): 25–54.
- Hill RW. 1972. Determination of oxygen consumption by use of the paramagnetic oxygen analyzer. *Journal of Applied Physiology* 33(2): 261–263.
- Hitchcock FA. 1966. Characteristic and composition of the atmosphere. In: Altman PL & Dittmer DS (eds). *Environmental biology*. Federation of American Societies for Experimental Biology, Bethesda, Maryland, USA, pp. 269–270.
- Homan WG. 1988. The establishment of the World Herd. In: Dixon A & Jones D (eds). *Conservation and biology of desert antelopes*. Christopher Helm Ltd, London, pp. 9–13.
- Hoppe PP. 1977. How to survive heat and aridity: ecophysiology of the dik-dik antelope. *Veterinary Medical Review* 8: 77–86.
- Horwitz W. 1975. Official methods of analyses. Association of Official Analytical Chemists, Washington, Washington D.C., USA. 1094 pp.

- Hudson RH & Christopherson RJ. 1985. Maintenance metabolism. In: Hudson RH & White RG (eds). *Bioenergetics of wild herbivores*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, pp 121–142.
- Hughes L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* 15(2): 56–61.
- Hulbert AJ. 2000. Thyroid hormones and their effects: a new perspective. *Biological Reviews* 75(4): 519–631.
- Illius AW. 1997. Physiological adaptation in savanna ungulates. *Proceedings of the Nutrition Society* 56(3): 1041–1048.
- International Union of Physiological Sciences (IUPS Thermal Commission). 1987. Glossary of terms of thermal physiology. Second edition. *Pflügers Archiv* 410(4–5): 567–587.
- Jaffé M. 1885. Über den Niederschlag, welchen Pikrinsäure in normalem Harn erzeugt und über eine neue Reaktion des Kreatinins. *Zeitschrift für Physiologische Chemie* 10: 391–400.
- Jessen C. 2001. Temperature regulation in humans and other mammals. Springer Verlag, Berlin, Germany. 193 pp.
- Jessen C, Dmi'el R, Choshniak I, Ezra D & Kuhnen G. 1998. Effects of dehydration and rehydration on body temperatures in the black Bedouin goat. *Pflügers Archiv* 436(5): 659–666.
- Jessen C, Laburn HP, Knight MH, Kuhnen G, Koelst K & Mitchell D. 1994. Blood and brain temperature of free-ranging black wildebeest in their natural environment. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 267(6): R1528–R1536.
- Johnson DE, Johnson KA & Baldwin RL. 1990. Changes in liver and gastrointestinal tract energy demands in response to physiological workload in ruminants. *Journal of Nutrition* 120(6): 649–655.
- Jung D, Biggs H, Erikson J & Ledyard PU. 1975. New colorimetric reaction for end-point, continuous-flow, and kinetic measurements of urea. *Clinical Chemistry* 21(8): 1136–1140.
- Jungermann K & Barth CA. 1996. Energy metabolism and nutrition. In: Greger R & Windhorst U (eds). *Comprehensive human physiology: from cellular mechanisms to integration*. Volume 2. Springer Verlag, Berlin, Germany, pp. 1425–1457.
- Kamerman PR, Di Zio LC & Fuller A. 2001. Miniature data loggers for remote measurements of body temperature in medium-sized rodents. *Journal of Thermal Biology* 26(3): 159–163.
- Kaneko JJ, Harvey JW & Bruss ML. 1997. *Clinical biochemistry of domestic animals*. Academic Press, San Diego, California, USA. 932 pp.
- King JM, Kingaby GP, Colvin JG & Heath BR. 1975. Seasonal variations in water turnover by oryx and eland on the Galana Game Ranch Research Project. *East African Wildlife Journal* 13: 287–296.

- King JM, Nyamora PO, Stanley Price MR & Heath BR. 1978. Game domestication for animal production in Kenya: prediction of water intake from tritiated water turnover. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)* 91: 513–522.
- King JR. 1974. Seasonal allocation of time and energy resources in birds. In: Paynter RA (ed). *Avian energetics*. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts, USA, pp. 4–70.
- King JR & Farner DS. 1961. Energy metabolism, thermoregulation and body temperature. In: Marshall AJ (ed). *Biology and comparative physiology of birds*. Volume 2. Academic Press, New York, USA, pp. 215–288.
- Kingdon J. 1991. *Arabian mammals. A natural history*. Academic Press, London, UK. 292 pp.
- Kleiber M. 1961. *The fire of life: an introduction to animal energetics*. John Wiley, New York, USA. 453 pp.
- Kleiber M. 1975. *The fire of life: an introduction to animal energetics*. Krieger Publishing Company, Hutington, New York, USA. 453 pp.
- Kleiber M. 1975. Metabolic turnover rate: a physiological meaning of the metabolic rate per unit body weight. *Journal of Theoretical Biology* 53(1): 199–204.
- Konarzewski M. & Diamond J. 1995. Evolution of basal metabolic rate and organ masses in laboratory mice. *Evolution* 49(6): 1239–1248.
- Krebs HA. 1950. Body size and tissue respiration. *Biochimica et Biophysica Acta* 4(1–3): 249–269.
- Kriss M. 1930. Quantitative relations of dry matter of the food consumed, the heat production, the gaseous outgo, and the insensible loss in body weight of cattle. *Journal of Agricultural Research* 40: 283–295.
- Krog H & Monson M. 1954. Notes on the metabolism of a mountain goat. *American Journal of Physiology* 178(3): 515–516.
- Lancia RA, Nichols JD & Pollock KH. 1992. Estimating the number of animals in wildlife populations. 62(1): 67–118.
- Lande R, Saether BE & Engen S. 1997. Threshold harvesting for sustainability of fluctuating resources. *Ecology* 78(5): 1341–1350.
- Langman VA & Maloiy GMO. 1989. Passive obligatory heterothermy of the giraffe (abstract). *Journal of Physiology (London)* 415: 89P.
- Lasiewski RC, Acosta AL & Bernstein MH. 1966. Evaporative water loss in birds I. Characteristics of the open flow method of determination, and their relation to estimates of thermoregulatory ability. *Comparative Biochemistry and Physiology* 19: 445–457.
- Le Houérou HN (1989) Interannual variability in rainfall and its ecological and managerial consequences on natural vegetation, crops and livestock. In: Di Castri F, Floret C, Rambal S & Roy J (eds) *Time scales and water stress*. Proceedings of the 5th International Conference on Mediterranean Ecosystems (MEDECOS V). International Union of Biological Sciences, Paris, France, pp. 323–346.

- Lewis JG. 1977. Game domestication for animal production in Kenya: activity patterns of eland, oryx, buffalo and zebu cattle. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)* 89: 551–563.
- Lifson N, Gordon GB & McClintock R. 1955. Measurement of total carbon dioxide production by means of $D_2^{18}O$. *Journal of Applied Physiology* 7: 704–710.
- Lifson N, Gordon GB, Visscher MB & Nier AO. 1949. The fate of utilised molecular oxygen and the source of the oxygen of respiratory carbon dioxide, studied with the aid of heavy oxygen. *Journal of Biological Chemistry A* 180: 803–811.
- Lifson N & McClintock R. 1966. Theory of use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance. *Journal of Theoretical Biology* 12(1): 46–74.
- Lipscombe Vincett BA. 1982. Animal life in Saudi Arabia. Garzanti Editore, Roma, Italy. 252 pp.
- List RJ. 1951. Smithsonian meteorological tables. Smithsonian Institution, Washington D.C., USA. 527 pp.
- Louw GN & Seely MK. 1982. Ecology of desert organisms. Longman, London, UK. 194 pp.
- Lovegrove BG. 2000. The zoogeography of mammalian basal metabolic rate. *The American Naturalist* 156(2): 201–219.
- Macfarlane WV. 1968. Adaptation of ruminants to tropics and deserts. In: Hafez ESE (ed). Adaptation of domestic animals. Lea and Febiger, Philadelphia, Pennsylvania, USA, pp. 164–182.
- Macfarlane WV & Howard B. 1972. Comparative water and energy economy of wild and domestic animals. In: Maloiy GMO (ed). Comparative physiology of desert animals. Proceedings of a symposium held at the Zoological Society of London on 15 and 16 July 1971. Academic Press, London, UK, pp. 261–296.
- Macfarlane WV, Morris RJH & Howard B. 1963. Turn-over and distribution of water in desert camels, sheep, cattle and kangaroos. *Nature* 197: 270–271.
- Machado CR, Furley CW & Hood H. 1983. Observation on the use of M99, immobilon and xylazine in the Arabian oryx (*Oryx leucoryx*). *Journal of Zoo Animal Medicine* 14(3): 107–110.
- MacMillen RE. 1983. Adaptive physiology of heteromyid rodents. *Great Basin Naturalist Memoirs* 7: 65–76.
- MacMillen RE & Lee AK. 1967. Australian desert mice: independence of exogenous water. *Science* 158(799): 383–385.
- Macnab J. 1985. Carrying capacity and related slippery shibboleths. *Wildlife Society Bulletin* 13: 403–410.
- Magin C, Ismail K & Seddon PJ. 1995. Mahazat as-Sayd ungulate survey May 1995. Unpublished Report. National Wildlife Research Center, Taif, Saudi Arabia. 11 pp.

- Mallon DP & Kingswood SC. 2001. Antelopes: global survey and regional action plans, part 4: North Africa, the Middle East, and Asia. IUCN/SSC Antelope Specialist Group, Gland, Switzerland. 260 pp.
- Maloiy GMO. 1970. Water economy of the Somali donkey. *American Journal of Physiology* 219(5): 1522–1527.
- Maloiy GMO. 1973a. The water metabolism of a small East African antelope: the dik-dik. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 184(1075): 167–178.
- Maloiy GMO. 1973b. Water metabolism of East African ruminants in arid and semi arid regions. *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie* 90: 219–228.
- Maloiy GMO & Hopcraft D. 1971. Thermoregulation and water relations of two East African antelopes: the hartebeest and impala. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology* 38(3): 525–534.
- Maloiy GMO & Taylor CR. 1971. Water requirements of African goats and haired sheep. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)* 77: 203–208.
- Maloney SK, Fuller A, Mitchell G & Mitchell D. 2002. Brain and arterial blood temperatures of free-ranging oryx (*Oryx gazella*). *Pflügers Archiv* 443(3): 437–445.
- Maltz E & Shkolnik A. 1984. Lactating strategies of desert ruminants: the bedouin goat, ibex and desert gazelle. In: Peaker M, Vernon RG & Knight CH (eds). Physiological strategies in lactation. Proceedings of a symposium held at the Zoological Society of London on 11 and 12 November 1982. Academic Press, London, UK, pp. 193–213.
- Mandaville JP. 1990. Flora of Eastern Saudi Arabia. Kegan Paul International, London, UK. 482 pp.
- Mangel M & Clark CW. 1988. Dynamic modelling in behavioral ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 305 pp.
- Marshall TC. Inbreeding and fitness in wild ungulates. PhD thesis. University of Edinburgh, Scotland. 253 pp.
- Marshall TC & Spalton JA. 2000. Simultaneous inbreeding and outbreeding depression in reintroduced Arabian oryx. *Animal Conservation* 3(3): 241–248.
- Marshall TC, Sunnucks P, Spalton JA, Greth A & Pemberton JM. 1999. Use of genetic data for conservation management: the case of the Arabian oryx. *Animal Conservation* 2(4): 269–278.
- Marston HR. 1948. Energy transactions in sheep. I. The basal heat production and heat increment. *Australian Journal of Science Research B1*: 93.
- Martin AW & Fuhrman FA. 1955. The relationship between summated tissue respiration and metabolic rate in the mouse and the dog. *Physiological Zoology* 28: 18–34.
- Maskrey M & Hoppe PP. 1979. Thermoregulation and oxygen consumption in Kirk's dik-dik (*Madoqua kirkii*) at ambient temperatures of 10–45°C. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology* 62(4): 827–830.

- Matthee CA, Burzlaff JD, Taylor JF & Davis SK. 2001. Mining the mammalian genome for artiodactyl systematics. *Systematic Biology* 50(3): 367–390.
- Matthee CA & Robinson TJ. 1999. Cytochrome b phylogeny of the family Bovidae; resolution within the Alcelaphini, Antilopini, Neotragini, and Tragelaphini. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12(1): 31–46.
- Matthews DE & Gilker CD. 1995. Impact of ^2H and ^{18}O pool size determinations on the calculation of total energy expenditure. *Obesity Research* 3: 21–29.
- May R. 1999. Unanswered questions in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 354: 1951–1959.
- McBride BW & Kelly JM. 1990. Energy cost of absorption and metabolism in the ruminant gastrointestinal tract and liver: a review. *Journal of Animal Science* 68(9): 2997–3010.
- McClure PA & Porter W. 1983. Development of insulation in neonatal cotton rats (*Sigmodon hispidus*). *Physiological Zoology* 56(1): 18–32.
- McCullough DR. 1979. The George Reserve deer herd: population ecology of a K-selected species. University of Michigan Press, Ann Arbor, Michigan, USA.
- McCullough DR. 1999. Density dependence and life history strategies of ungulates. *Journal of Mammalogy* 80(4): 1130–1146.
- McDowell LR. 1985. Nutrition of grazing ruminants in warm climates. Academic Press, Orlando, Florida, USA. 443 pp.
- McMurray CH, Blanchflower WJ & Rice DA. 1984. Automated kinetic method for D-3-hydroxybutyrate in plasma or serum. *Clinical Chemistry* 30(3): 421–425.
- McNab BK. 1980. On estimating thermal conductance in endotherms. *Physiological Zoology* 53: 145–156.
- McNab BK. 1986. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecological Monographs* 56(1): 1–19.
- McNab BK. 1988. Complications inherent in scaling basal rate of metabolism in mammals. *Quarterly Review in Biology* 63: 25–54.
- Meigs P. 1953. World distribution of arid and semi-arid homoclimates. Reviews of research on arid zone hydrology. Arid Zone Programme-1. UNESCO, Paris, France, pp. 203–209.
- Merkt JR & Taylor CR. 1994. “Metabolic switch” for desert survival. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91(25): 12313–12316.
- Mésochina P, Ostrowski S & Ismail K. 2003. Arabian oryx re-introduction into Mahazat as-Sayd protected area – Saudi Arabia: From rehabilitation to population management. *Re-introduction News. Newsletter of the IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group* 23: 29–30
- Messier F & Crete M. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia* 65(4): 503–512.

- Midwood AJ, Haggarty P & McGaw BA. 1993. The doubly labeled water method: errors due to deuterium exchange and sequestration in ruminants. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 264(3): R561–R567.
- Midwood AJ, Haggarty P, McGaw BA, Mollison GS, Milne E & Duncan GJ. 1994. Validation in sheep of the doubly labeled water method for estimating CO₂ production. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 266(1): R169–R179.
- Midwood AJ, Haggarty P, McGaw BA & Robinson JJ. 1989. Methane production in ruminants: its effect on the doubly labeled water method. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 257(6): R1488–R1495.
- Milner-Gulland EJ. 1997. A stochastic dynamic programming model for the management of the saiga antelope. *Ecological Applications* 7(1): 130–142.
- Mitchell D, Maloney SK, Jessen C, Laburn HP, Kamerman PR, Mitchell G & Fuller A. 2002. Adaptive heterothermy and selective brain cooling in arid-zone mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 131(4): 571–585.
- Mitchell D, Maloney SK, Laburn HP, Knight MH, Kuhnen G & Jessen C. 1997. Activity, blood temperature and brain temperature of free-ranging springbok. *Journal of Comparative Physiology B* 167(5): 335–343.
- Mitchell T & Hulme M. 2000. A country by country analysis of past and future warming rates. Tyndall Center Working Paper no. 1. Tyndall Center for Climate Change Research, Norwich, UK. 20 pp.
- Mohammed OB, Wachter TJ, Nader IA & Mubarak SM. 2003. Captive breeding and reintroduction of Arabian mountain and sand gazelles in Saudi Arabia. In: Scullion FT & Bailey TA (eds). Proceedings of the World Association of Wildlife Veterinarians Wildlife Sessions at the 27th World Veterinary Congress, Tunisia, 2002. WAVW, Ballygawley, UK, pp. 11–14.
- Morris W, Doak D, Groom M, Kareiva P, Fieberg J, Gerber L, Murphy P & Thomson D. 1999. A practical handbook for population viability analysis. The Nature Conservancy, University of California, California, USA. 133 pp.
- Mubarak SM. 1997. Chemical immobilisation of gazelles. In: Habibi K, Abuzinada AH & Nader IA (eds). The gazelles of Arabia. National Commission for Wildlife Conservation and Development, Riyadh, Saudi Arabia, pp. 208–218.
- Muñoz-García A & Williams JB. 2005. Cutaneous water loss and lipids of the stratum corneum in house sparrows (*Passer domesticus*) from arid and mesic environments. *The Journal of Experimental Biology* 208(19): 3689–3700.
- Nagy KA. 1975. Water and energy budgets of free-living animals: measurement using isotopically labeled water. In: Hadley NF (ed). Environmental physiology of desert organisms. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, USA, pp. 227–245.
- Nagy KA. 1980. CO₂ production in animals: analysis of potential errors in the doubly labelled water method. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 238: R466–R473.

- Nagy KA. 1987. Field metabolic rate, water flux and food requirements scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs* 57(2): 111–128.
- Nagy KA & Costa DP. 1980. Water flux in animals: analysis of potential errors in the tritiated water methods. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 238(5): R454–R465.
- Nagy KA, Girard IA & Brown TK. 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annual Review of Nutrition* 19(1): 247–277.
- Nagy KA & Knight MH. 1994. Energy, water, and food use by springbok antelope (*Antidorcas marsupialis*) in the Kalahari desert. *Journal of Mammalogy* 75(4): 860–872.
- Nagy KA & Peterson CC. 1988. Scaling of water flux rate in animals. University of California Press, Berkeley, California, USA. 172 pp.
- Nagy KA, Sanson GD & Jacobsen NK. 1990. Comparative field energetics of two marsupials and a ruminant. *Australian Wildlife Research* 17: 591–599.
- Newby J. 1980. Can addax and oryx be saved in the Sahel? *Oryx* 15(3): 262–266.
- Newby J. 1984. Large mammals. In: Cloudsley-Thompson JL (ed). Sahara Desert. Pergamon Press, Oxford, UK, pp. 277–290.
- Nijland MJ & Baker MA. 1992. Effect of hydration state on exercise thermoregulation in goats. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 263(1): 201–205.
- Noy-Meir I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25–41.
- NWRC. 2000. Annual report 1999. Unpublished Report. National Wildlife Research Center, Taif, Saudi Arabia. 361 pp.
- Oberlander TM. 1994. Global deserts: a geomorphic comparison. In: Abrahams AD & Parsons AJ (eds). Geomorphology of desert environments. Chapman & Hall, London, UK, pp. 13–35.
- Oliver MH, Harding JE, Breier BH, Evans PC & Gluckman PD. 1995. The effects of ovine placental lactogen infusion on metabolites, insulin-like growth factors and binding protein in the fetal sheep. *Journal of Endocrinology* 144(2): 333–338.
- Ostrowski S, Anajariyya S, Kamp EM & Bedin E. 2002. Isolation of *Brucella melitensis* from Arabian oryx (*Oryx leucoryx*). *The Veterinary Record* 150(6): 186–188.
- Ostrowski S, Bedin E, Lenain D & Abuzinada AH. 1998. Ten years of Arabian oryx conservation breeding in Saudi Arabia – Achievements and regional perspectives. *Oryx* 32(3): 209–222.
- Ostrowski S, Blanvillain C, Mésochina P, Ismail K & Schwarzenberger F. Sous presse. Monitoring reproductive steroids in feces of Arabian oryx: towards a non-invasive method to predict reproductive status in the wild. *Wildlife Society Bulletin* 33(3).

- Ostrowski S, Mésochina P & Williams JB. Sous presse. Physiological adjustments of sand gazelles (*Gazella subgutturosa*) to a boom or burst economy: standard fasting metabolic rate, total evaporative water loss and changes in the sizes of organs during food and water restriction. *Physiological and Biochemical Zoology* 79(4).
- Ostrowski S, Williams J & Ismail K. 2003. Heterothermy and water economy of free-living Arabian oryx (*Oryx leucoryx*). *The Journal of Experimental Biology* 206(9): 1471–1478.
- Ostrowski S & Williams JB. Heterothermy of free-living Arabian sand gazelles (*Gazella subgutturosa marica*) in a desert environment. Soumis à *The Journal of Experimental Biology*.
- Ostrowski S, Williams JB, Bedin E & Ismail K. 2002. Water influx and food consumption of free-living oryxes (*Oryx leucoryx*) in the Arabian desert in summer. *Journal of Mammalogy* 83(3): 665–673.
- Ostrowski S, Williams JB, Mésochina P & Sauerwein H. Sous presse. Physiological acclimation of a desert antelope, Arabian oryx (*Oryx leucoryx*), to long-term food and water restriction. *Journal of Comparative Physiology B* 176(2).
- Owen-Smith N. 1990. Demography of a large herbivore, the greater kudu *Tragelaphus strepsiceros*, in relation to rainfall. *The Journal of Animal Ecology* 59(3): 893–913.
- Palme R & Möstl E. 1997. Measurements of cortisol metabolites in faeces of sheep as a parameter of cortisol concentration in blood. *Zeitschrift für Säugetierkunde. International Journal of Mammalian Biology* 62(Suppl. 2): 192–197.
- Parker KL & Robbins CT. 1985. Thermoregulation in ungulates. In: Hudson RH & White RG (eds). *Bioenergetics of wild herbivores*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, pp. 201–234.
- Pereladova OB, Bahloul K, Sempéré AJ, Soldatova NV, Schadilov UM & Prisiadznuk VE. 1998. Influence of environmental factors on a population of goitered gazelles (*Gazella subgutturosa subgutturosa* Guldenstaedt, 1780) in semi wild conditions in arid environment: a preliminary study. *Journal of Arid Environments* 39: 577–591.
- Petit T, Poilane A, Poilane JF, Seitre J & Seitre RJ. 1989. Etude préliminaire du répertoire comportemental et de l'activité journalière de l'oryx d'Arabie. *Mammalia* 53(2): 153–163.
- Philby HStJB. 1933. *The Empty Quarter, being a description of the great south desert of Arabia known as Rub-al-Khali*. Constable and Co., London, UK. 433 pp.
- Pollock KH, Nichols JD, Brownie C & Hines JE. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs* 107: 1–97.
- Porter WP. 1969. Thermal radiation in metabolic chambers. *Science* 166: 115–117.
- Porter WP & Gates DM. 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecological Monographs* 39(3): 227–244.
- Prentice AM, Coward WA, Davies HL, Murgatroyd PR, Black AE, Goldberg GR, Ashford J, Sawyer M & Whitehead RG. 1985. Unexpectedly low-levels of energy-expenditure in healthy women. *The Lancet* 1985: 1419–1422.

- Press W, Teukolsky SA, Vetterling WT & Flannery BP. 1992. Numerical recipes in C: the art of scientific computing. Cambridge University Press, New York, New York, USA. 994 pp.
- Prothero DR, Manning EM & Fischer M. 1988. The phylogeny of the ungulates. In: Benton MJ (ed). The phylogeny and classification of the tetrapods, Volume 2. Mammals. Systematics Association Special Volume, 35B. Clarendon Press, Oxford, UK, pp. 201–234.
- Pérez-Barberia FJ, Gordon IJ & Pagel M. 2002. The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution* 56(6): 1276–1285.
- Racett SB, Schoeller DA, Luke AH, Shay K, Hnilicka J & Kushner RF. 1994. Relative dilution spaces of ^2H - and ^{18}O -labeled water in humans. *American Journal of Physiology. Endocrinology and Metabolism* 267: E585–E590.
- Randall D, Burggren W & French K. 2001. Eckert animal physiology. W.H. Freeman Co, New York, New York, USA. 736 pp.
- Rebholz A & Harley E. 1999. Phylogenetic relationships in the bovid subfamily Antilopinae based on mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12(2): 87–94.
- Reeds PJ. 1988. Nitrogen metabolism and protein requirements In: Blaxter K & Macdonald I (eds). Comparative nutrition. John Libbey, London, UK, pp. 55–72.
- Renecker LA & Hudson R. J. 1986. Seasonal energy expenditures and thermoregulatory responses of moose. *Canadian Journal of Zoology* 64(2): 322–327.
- Rice WR. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43(1): 223–225.
- Ricklefs RE, Konarzewski M & Daan S. 1996. The relationship between basal metabolic rate and daily energy expenditure in birds and mammals. *The American Naturalist* 147(6): 1047–1071.
- Ripa J & Lundberg P. 2000. The route to extinction in variable environments. *Oikos* 90(1): 89–96.
- Robbins CT. 1993. Wildlife feeding and nutrition. Academic Press, New York, USA. 352 pp.
- Roberts TJ. 1977. The mammals of Pakistan. Ernest Benn, London, UK. 361 pp.
- Robertshaw D & Taylor CR. 1969. A comparison of sweat gland activity in eight species of east African bovids. *The Journal of Physiology (London)* 203(1): 135–143.
- Rogerson A. 1968. Energy utilization by the eland and the wildebeest. In: Crawford M (ed). Comparative Nutrition of Wild Animals. Proceedings of a Symposium Held at the Zoological Society of London on 10 and 11 November 1966. Academic Press, London, UK, pp. 153–161.
- Rogowitz GL. 1990. Seasonal energetics of the white-tailed jackrabbit (*Lepus townsendii*). *Journal of Mammalogy* 71(3): 277–285.
- Rolfe D & Brown GC. 1997. Cellular energy utilization and molecular origin of standard metabolic rate in mammals. *Physiological Reviews* 77: 731–758.

- Ropiquet A & Hassanin A. 2005. Molecular phylogeny of caprines (Bovidae, Antilopinae): the question of their origin and diversification during the Miocene. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 43(1): 49–60.
- Saether BE. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution* 12(4): 143.
- Saether BE, Engen S & Lande R. 1996. Density dependence and optimal harvesting of fluctuating populations. *Oikos* 76(1): 40–46.
- Saether BE, Engen S, Lande R, Arcese P & Smith J. N. M. 2000. Estimating the time to extinction in an island population of song sparrows. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 267(1443): 621–626.
- Salsbury CM & Armitage KB. 1994. Resting and field metabolic rates of adult male yellow-bellied marmots, *Marmota flaviventris*. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology* 108(4): 579–588.
- Sargeant GA, Eberhardt LE & Peek JM. 1994. Thermoregulation by mule deer (*Odocoileus hemionus*) in arid rangelands of southcentral Washington. *Journal of Mammalogy* 75: 536–544.
- Sauerwein H, Heintges U, Hennies M, Selhorst T & Daxenberger A. 2004. Growth hormone induced alterations of leptin serum concentration in dairy cows as measured by a novel enzyme immunoassay. *Livestock Production Science* 87(2–3): 189–195.
- Schmidt-Nielsen B & O'Dell R. 1961. Structure and concentrating mechanism in the mammalian kidney. *American Journal of Physiology* 200(6): 1119–1124.
- Schmidt-Nielsen B, Schmidt-Nielsen K, Houpt TR & Jarnum SA. 1956. Water balance of the camel. *American Journal of Physiology* 185(3): 185–194.
- Schmidt-Nielsen K. 1964. Desert animals. Physiological problems of heat and water. Oxford University Press, New York, USA. 277 pp.
- Schmidt-Nielsen K. 1979. Desert animals. Physiological problems of heat and water. 2nd Edition. Oxford University Press, New York, USA. 277 pp.
- Schmidt-Nielsen K. 1990. Animal physiology: adaptation and environment. 4th Edition. Cambridge University Press, New York, USA. 602 pp.
- Schmidt-Nielsen K. 1997. Animal physiology: adaptation and environment. 5th Edition. Cambridge University Press, New York, USA. 607 pp.
- Schmidt-Nielsen K, Crawford EC, Newsome AE, Rawson KS & Hammel HT. 1967. Metabolic rate of camels: effect of body temperature and dehydration. *American Journal of Physiology* 212(2): 341–346.
- Schmidt-Nielsen K, Schmidt-Nielsen B, Jarnum SA & Houpt TR. 1957. Body temperature of the camel and its relation to water economy. *American Journal of Physiology* 188(2): 103–122.
- Schoeller DA, Ravussin E, Schutz Y, Acheson KJ, Baertschi P & Jequier E. 1986. Energy expenditure by doubly labeled water: validation in humans and proposed calculations.

- American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 250: R823–R830.
- Schoeller DA & van Santen E. 1982. Measurement of energy expenditure in humans by doubly labelled water. *Journal of Applied Physiology* 53: 955–959.
- Schroter RC, Robertshaw D, Baker MA, Shoemaker V, Holmes R & Schmidt-Nielsen K. 1987. Respiration in heat stressed camels. *Respiratory Physiology* 70: 97–112.
- Schulze RE. 1997. South African atlas of agrohydrology and climatology. Water Research Commission, Pretoria Report TT82/96. Department of Agricultural Engineering, University of Natal, South Africa. 276 pp.
- Seddon PJ. 1999. Mahazat as-Sayd ungulate survey, 17 June 1999. Unpublished Report. National Wildlife Research Center, Taif, Saudi Arabia. 9 pp.
- Seddon PJ & Ismail K. 2002. Influence of ambient temperature on diurnal activity of Arabian oryx: implications for reintroduction site selection. *Oryx* 36(1): 50–55.
- Sempéré AJ, Ancrenaz M, Delhomme A, Greth A & Blanvillain C. 1996. Length of estrous cycle and gestation in the Arabian oryx (*Oryx leucoryx*) and importance of the male presence for induction of postpartum estrus. *General and Comparative Endocrinology* 101(3): 235–241.
- Sempéré AJ, Brown N, Pereladova OB, Bahloul K, Lacroix A & Soldatova N. 2001. Comparative analysis of reproductive cycles in female Persian gazelle (*Gazella subgutturosa subgutturosa*) (Central Asia) and sand gazelle (*Gazella subgutturosa marica*) (Arabian Peninsula). *General and Comparative Endocrinology* 121(1): 57–65.
- Shepherd A. 1965. Flight of the unicorn. Elek Books, London, UK. 208 pp.
- Sibly RM. 1981. Strategies of digestion and defecation. In: Townsend CR & Calow P (eds). *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA, pp. 109–139.
- Siebert BD & Macfarlane WV. 1971. Water turnover and renal function of dromedaries in the desert. *Physiological Zoology* 44: 224–240.
- Silver H, Colovos NF, Holter JB & Hayes HH. 1969. Fasting metabolism of white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 33(3): 490–498.
- Smithers RHN. 1983. The mammals of the southern African subregion. University of Pretoria, Pretoria, South Africa. 736 pp.
- Sokal RR & Rohlf FJ. 1995. Biometry: the principles of statistics in biological research. W. H. Freeman and Co., New York, New York, USA. 818 pp.
- Soulé ME. 1987. Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 189 pp.
- Spalton JA. 1999. The food supply of Arabian oryx (*Oryx leucoryx*) in the desert of Oman. *Journal of Zoology* 248(4): 433–441.

- Spalton JA, Lawrence MW & Brend SA. 1999. Arabian oryx reintroduction in Oman: successes and setbacks. *Oryx* 33(2): 168–175.
- Speakman JR. 1987. Calculation of CO₂ production in doubly-labeled water studies. *Journal of Theoretical Biology* 126: 101–104.
- Speakman JR. 1995. Estimation of precision in the DLW studies using the two-point methodology. *Obesity Research* 3(Suppl. 1): 31–39.
- Speakman JR. 1997. Doubly labeled water. Chapman & Hall, New York, New York, USA. 399 pp.
- Speakman JR. 1998. The history and theory of the doubly labeled water technique. *American Journal of Clinical Nutrition* 68: 932S–938S.
- Speakman JR, Perez-Camargo G, McCappin T, Frankel T, Thomson P & Legrand-Defretin V. 2001. Validation of the doubly-labelled technique in the domestic dog (*Canis familiaris*). *British Journal of Nutrition* 85: 75–87.
- Speakman JR & Racey PA. 1986. Measurements of CO₂ production by the doubly labeled water technique. *Journal of Applied Physiology* 61: 1200–1202.
- Speakman JR & Racey PA. 1988. Validation of the doubly labeled water technique in small insectivorous bats by comparison with indirect calorimetry. *Physiological Zoology* 61: 514–526.
- Speakman JR, Visser GH, Ward S & Krol E. 2001. The isotope dilution method for the evaluation of body composition. In: Speakman JR (ed). *Body composition analysis of animals – A handbook of non-destructive methods*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 56–98.
- Stanley HF, Kadwell M & Wheeler JC. 1994. Molecular evolution of the family Camelidae. A mitochondrial-DNA study. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 256(1345): 1–6.
- Stanley Price MR. 1989. *Animal re-introductions: the Arabian oryx in Oman*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 291 pp.
- Starfield AM & Bleloch AL. 1991. *Building models for conservation and wildlife management*. Macmillan Publishing Company, New York, USA. 253 pp.
- Stephens PA & Sutherland WJ. 1999. Consequences of Allee effects for behavior, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 14(1): 401–405.
- Stewart DRM. 1963. The Arabian oryx (*Oryx leucoryx* Pallas). *East African Wildlife Journal* 1: 103–117.
- Stoll AM & Hardy JD. 1952. A method for measuring radiant temperatures of the environment. *Journal of Applied Physiology* 5(3): 117–124.
- Strauss WM. 2002. Towards the effective management of the Arabian oryx *Oryx leucoryx* in the Kingdom of Saudi Arabia. *Zeitschrift Fur Jagdwissenschaft* 48: 7–16.

- Talbot LM. 1960. A look at threatened species. Fauna Preservation Society, London, UK. 240–247 pp.
- Taylor CR. 1968a. Minimum water requirements of some East African bovids. In: Crawford M (ed). Comparative nutrition of wild animals. Proceedings of a symposium held at the Zoological Society of London on 10 and 11 November 1966. Academic Press, London, UK, pp. 195–206.
- Taylor CR. 1968b. Hygroscopic food: a source of water for desert antelopes? *Nature* 219(150): 181–182.
- Taylor CR. 1969. The eland and the oryx. *Scientific American* 220(1): 88–95.
- Taylor CR. 1970a. Strategies of temperature regulation: effect of evaporation in East African ungulates. *American Journal of Physiology* 219(4): 1131–1135.
- Taylor CR. 1970b. Dehydration and heat: effects on temperature regulation of East African ungulates. *American Journal of Physiology* 219(4): 1136–1139.
- Taylor CR & Lyman CP. 1967. A comparative study of the environmental physiology of an East African antelope, the eland, and the Hereford steer. *Physiological Zoology* 40: 280–295.
- Taylor CR, Spinage CA & Lyman CP. 1969. Water relations of the waterbuck, an East African antelope. *American Journal of Physiology* 217(2): 630–634.
- Tear TH. 1992. Range use patterns and the development of a natural grazing system in reintroduced Arabian oryx (*Oryx leucoryx*) in the sultanate of Oman. MSc thesis. University of Idaho, Moscow. 268 pp.
- Tear TH, Mosley JC & Ables ED. 1997. Landscape-scale foraging decisions by reintroduced Arabian oryx. *Journal of Wildlife Management* 61(4): 1142–1154.
- Thalen DCP. 1979. Ecology and utilization of desert shrub rangelands in Iraq. Kluwer Academic Publishers, La Hague, the Netherlands. 448 pp.
- Thouless CR, Grainger JG, Shobrak M & Habibi K. 1991. Conservation status of gazelles in Saudi Arabia. *Biological Conservation* 58: 85–98.
- Tieleman BI & Williams JB. 2000. The adjustment of avian metabolic rates and water fluxes to desert environments. *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 461–479.
- Tracy RL & Walsberg GE. 2000. Prevalence of cutaneous evaporation in Merriam's kangaroo rat and its adaptive variation at the subspecific level. *The Journal of Experimental Biology* 203(4): 773–781.
- Treydte AC. 2000. In search of the optimal management strategy for Arabian oryx (*Oryx leucoryx*) in Mahazat as-Sayd, Saudi Arabia. MSc thesis. Ohio State University, Columbus, Ohio, USA. 72 pp.
- Treydte AC, Williams JB, Bedin E, Ostrowski S, Seddon PJ, Marschall EA, Waite TA & Ismail K. 2001. In search of the optimal management strategy for Arabian oryx. *Animal Conservation* 4(3): 239–249.

- Tsagarakis CM & Seddon PJ. 2002. Wildlife conservation in Saudi Arabia. The first 15 years of the National Commission for Wildlife Conservation and Development. National Wildlife Research Center, Taif, Saudi Arabia. 251 pp.
- Turner HG & Taylor CS. 1983. Dynamic factors in models of energy utilization with particular references to maintenance requirements of cattle. *World Review of Nutrition and Diet* 42: 135.
- Uerpmann HP. 1987. The ancient distribution of ungulate mammals in the Middle East (Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients: Reihe A (Naturwissenschaften) No. 27). Dr. Ludwig Reichert Verlag, Wiesbaden, Germany. 176 pp.
- Van Soest PJ, Robertson JB & Lewis BA. 1991. Methods for dietary fibers; neutral detergent fiber, and non-starch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74(10): 3583–3597.
- Vaughan BE & Boling EA. 1961. Rapid assay procedures for tritium-labeled water in body fluids. *Journal of Laboratory and Clinical Medicine* 57: 159–164.
- Vesey-Fitzgerald FD. 1952. Wildlife in Saudi Arabia. *Oryx* 1: 232–235.
- Visser GH, Boon PE & Meijer HAJ. 2000. Validation of the doubly labeled water method in Japanese Quail *Coturnix c. japonica* chicks: is there an effect of growth rate? *Journal of Comparative Physiology B* 170: 365–372.
- Visser GH & Schekkerman H. 1999. Validation of the doubly labeled water method in growing precocial birds: the importance of assumptions concerning evaporative water loss. *Physiological and Biochemical Zoology* 72(6): 740–749.
- Vié JC. 1996. Reproductive biology of captive Arabian oryx (*Oryx leucoryx*) in Saudi Arabia. *Zoo Biology* 15(4): 371–381.
- Vucetich JA & Waite TA. 2000. Is one migrant per generation sufficient for the genetic management of fluctuating populations? *Animal Conservation* 3(3): 261–266.
- Walsberg GE. 2000. Small mammals in hot deserts: some generalizations revisited. *Bioscience* 50(2): 109–120.
- Walters CJ. 1986. Adaptive management of renewable resources. Macmillan Publishing Company, New York, USA. 374 pp.
- Watkins WG. 1983. Fasting metabolism of wapiti on two planes of nutrition. In: Hudson RG (ed). Wildlife Productivity and Management Programme. Annual Report. University of Alberta, Edmonton, p. 42.
- Webster AJF. 1980. Energy costs of digestion and metabolism in gut. In: Ruckebush Y & Thivend P (eds). Digestive physiology and metabolism in ruminants. AVI Publishing Company, Westport, Connecticut, USA, pp. 469–484.
- Webster AJF. 1981. The energetic efficiency of metabolism. *Proceedings of the Nutrition Society* 40: 121–128.
- Weiner J. 1977. Energy metabolism of roe deer. *Acta Theriologica* 22(1): 3–24.

- Wesley DE, Knox KL & Nagy JG. 1973. Energy metabolism of pronghorn antelopes. *Journal of Wildlife Management* 37(4): 563–573.
- Whittow GC, Scammell CA, Leong M & Rand D. 1977. Temperature regulation in the smallest ungulate, the lesser mouse deer (*Tagulus javanicus*). *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology* 56(1): 23–26.
- Williams BK. 1996. Adaptive optimization and the harvest of biological populations. *Mathematical Biosciences* 136(1): 1–20.
- Williams JB. 1987. Field metabolism and food consumption of savannah sparrows during the breeding season. *The Auk* 104: 277–289.
- Williams JB. 1999. Heat production and evaporative water loss of dune larks from the Namib desert. *The Condor* 101(2): 432–438.
- Williams JB, Anderson MD & Richardson PRK. 1997. Seasonal differences in field metabolism, water requirements, and foraging behavior of free-living aardwolves. *Ecology* 78(8): 2588–2602.
- Williams JB, Ostrowski S, Bedin E & Ismail K. 2001. Seasonal variation in energy expenditure, water flux and food consumption of Arabian oryx *Oryx leucoryx*. *The Journal of Experimental Biology* 204(13): 2301–2311.
- Williams JB & Tieleman BI. 2000. Flexibility in basal metabolic rate and evaporative water loss among hoopoe larks exposed to different environmental temperatures. *The Journal of Experimental Biology* 203(20): 3153–3159.
- Williams JB & Tieleman BI. 2001. Physiological ecology and behavior of desert birds. In: Nolan VJ & Thompson CF (eds). *Current ornithology*. Volume 16. Kluwer Academics, New York, USA, pp. 299–353.
- Willmer P, Stone G & Johnson I. 2000. *Environmental physiology of animals*. Blackwell Science, Magden, USA. 644 pp.
- Wilson RT. 1989. *Ecophysiology of the Camelidae and desert ruminants*. Springer Verlag, New York, New York, USA. 130 pp.
- Wolf TJ, Ellington CP, Davis S & Feltham MJ. 1996. Validation of the doubly labelled water technique for bumblebees *Bombus terrestris* (L.). *The Journal of Experimental Biology* 199(4): 959–972.
- Yagil R. 1985. *The desert camel. Comparative physiological adaptation*. Karger, Basel, Switzerland. 164 pp.
- Zar JH. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Engelwood Cliffs, New Jersey, USA. 718 pp.
- Zar JH. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA. 662 pp.
- Zervanos SM & Salsbury CM. 2003. Seasonal body temperature fluctuations and energetics strategies in free-ranging Eastern woodchucks (*Marmota monax*). *Journal of Mammalogy* 84: 299–310.

TABLE DES MATIÈRES

Remerciements	5
Résumé	9
Sommaire.....	11
 PARTIE I : INTRODUCTION	 13
Introduction générale	15
Vie dans le désert.....	17
Ongulés des milieux désertiques	17
Écophysiologie des ongulés des milieux désertiques	18
Mise en place de la recherche	23
Espèces étudiées.....	25
Site d'étude	34
Problématiques abordées dans cette thèse	40
Méthodes employées pour cette thèse	44
Plan de la thèse.....	71
 PARTIE II : BESOINS ÉNERGÉTIQUES ET HYDRIQUES DE L'ORYX D'ARABIE DANS SON MILIEU.....	 73
Article 1 : Seasonal variation in energy expenditure, water flux, and food consumption of Arabian oryx (<i>Oryx leucoryx</i>)	75
Résumé en français	77
Abstract	81
Introduction.....	81
Materials and methods	84
Results.....	91
Discussion	93
Acknowledgements	99

Article 2 : Water influx and food consumption of free-living oryxes (<i>Oryx leucoryx</i>) in the Arabian desert in summer	101
Résumé en français	103
Abstract	105
Introduction.....	105
Materials and Methods.....	106
Results.....	111
Discussion	112
Acknowledgements	114
PARTIE III : MÉCANISMES D'AJUSTEMENTS ÉNERGÉTIQUES ET HYDRIQUE DE L'ORYX D'ARABIE ET DE LA GAZELLE DES SABLES	117
Article 3 : Physiological acclimation of a desert antelope, Arabian oryx (<i>Oryx leucoryx</i>), to long-term food and water restriction	119
Résumé en français	121
Abstract	124
Introduction.....	124
Materials and Methods.....	126
Results.....	130
Discussion	136
Acknowledgements	140
Article 4 : Physiological adjustments of sand gazelles (<i>Gazella subgutturosa</i>) to a boom or burst economy: standard fasting metabolic rate, total evaporative water loss and changes in the sizes of organs during food and water restriction.....	145
Résumé en français	147
Abstract	150
Introduction.....	150
Materials and methods	153
Results.....	156
Discussion	162
Acknowledgments	165

PARTIE IV : THERMORÉGULATION DE L'ORYX D'ARABIE ET DE LA GAZELLE DES SABLES DANS LEUR MILIEU	167
---	-----

Article 5 : Heterothermy and the water economy of free-living Arabian oryx (<i>Oryx leucoryx</i>)	169
Résumé en français	171
Abstract	174
Introduction.....	174
Materials and methods	176
Results.....	179
Discussion	184
Acknowledgements	186

Article 6 : Heterothermy of free-living Arabian sand gazelles (<i>Gazella subgutturosa marica</i>) in a desert environment.....	189
Résumé en français	191
Abstract	194
Introduction.....	194
Materials and methods	198
Results.....	203
Discussion	208
Acknowledgements	211

PARTIE V: UTILISATION DES DONNÉES DE PHYSIOLOGIE POUR LA CONSERVATION DE L'ORYX D'ARABIE.....	213
--	-----

Article 7 : In search of the optimal management strategy for Arabian oryx.....	215
Résumé en français	217
Abstract	221
Introduction.....	221
The model and its underlying assumptions.....	223
Results.....	234
Discussion	238
Acknowledgements	241

PARTIE VI : SYNTHÈSE ET DISCUSSION	243
Synthèse.....	245
Conquérir le milieu terrestre	247
Les milieux désertiques, une ultime gageure.....	247
L'oryx d'Arabie et la gazelle des sables, deux champions des milieux désertiques.....	249
Les données de physiologie au service de la conservation de l'oryx d'Arabie	251
Discussion.....	253
Découvertes et performances comparées	255
L'hétérothermie confirmée	257
L'écophysiologie au secours de l'oryx	259
Les ajustements physiologiques et leur signification évolutive.....	260
 Publications	 265
Bibliographie.....	267
Table des matières	291

TITRE

Ajustements écophysologiques des antilopes aux contraintes du milieu désertique

RÉSUMÉ

Du fait de leur rareté et de difficultés méthodologiques, les antilopes des milieux désertiques n'ont jamais été étudiées dans leur environnement naturel, et les mécanismes physiologiques qui permettent leur survie dans ces milieux extrêmes restent largement inexplorés. Nous avons étudié à l'aide de méthodes isotopiques, calorimétriques et d'implants thermométriques, 1) les besoins saisonniers en énergie et en eau de l'oryx d'Arabie dans son milieu naturel, 2) les ajustements physiologiques de l'oryx et de la gazelle des sables à une restriction énergétique et hydrique prolongée et 3) les mécanismes de thermorégulation qu'ils emploient dans le désert. Nous avons ainsi montré qu'oryx et gazelles réduisent leurs besoins énergétiques et hydriques pendant les périodes de disette estivale. Pour cela ils réduisent leur l'activité, leur masse corporelle, leur métabolisme basal par le biais d'une plasticité structurale de certains organes tel le foie chez la gazelle, et leurs pertes hydriques, en particulier celles liées à l'évaporation. En été quand la température ambiante excède la température corporelle oryx et gazelles utilisent activement l'hétérothermie, un mécanisme de stockage calorique qui leur permet d'endurer des chaleurs extrêmes tout en réduisant leurs pertes hydriques d'évaporation. Nous concluons cette série d'investigations en montrant comment l'apport des données d'écophysiologie à une modélisation démographique de la population d'oryx réintroduite à Mahazat as-Sayd, Arabie Saoudite, bénéficie directement à leur conservation.

TITLE

Ecophysiological adjustments of antelopes to desert environments

ABSTRACT

Antelopes that occupy desert regions have never been studied in free-living conditions and the physiological mechanisms responsible of their survival in such harsh environments are largely unexplored. Using isotopic methods, open-circuit respirometry and ambulatory thermometric implants we have studied 1) the seasonal variations in energy expenditures and water flux of free-ranging Arabian oryx, 2) the physiological adjustments of oryx and sand gazelles to a prolonged food and water restriction, and 3) the thermoregulatory mechanisms both species employ in the desert. During summer when forage is restricted and T_a is high, oryx and gazelles markedly decrease their energy and water requirements. To achieve this task they reduce their activity, their body mass, their fasting metabolic rate by reducing the size of internal organs such as the liver in the sand gazelle, and tightly control avenues of water losses in particular those related to evaporative water losses. In summer when T_a exceeds T_b , oryx and gazelles use heterothermy, a mechanism of heat storage that allows them to endure the high summer T_{as} and to save a significant amount of evaporative water. Eventually we used our data to parameterize a computer model designed to manage the oryx population re-introduced into Mahazat as-Sayd, Saudi Arabia; a concrete example of how a fundamental science could directly contribute to conservation.

DISCIPLINE

Écologie et Physiologie

MOTS-CLÉS

Antilope ; Oryx ; Gazelle ; Écophysiologie ; Désert ; Thermorégulation ; Ajustement phénotypique ; Bioénergétique

UMR 5123, Physiologie Intégrative, Cellulaire et Moléculaire. Université Claude Bernard–Lyon I, Bâtiment R. Dubois, 43 Bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex