

# SOMMAIRE

|                                                                                                                                |           |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| LISTE DES FIGURES.....                                                                                                         | 3         |
| LISTE DES PHOTOGRAPHIES.....                                                                                                   | 4         |
| LISTE DES TABLEAUX.....                                                                                                        | 4         |
| INTRODUCTION.....                                                                                                              | 5         |
| <b>I PRESENTATION DU GENRE RANGIFER.....</b>                                                                                   | <b>7</b>  |
| I.1 Taxonomie.....                                                                                                             | 7         |
| I.2 Répartition géographique .....                                                                                             | 8         |
| I.2.1 Position géographique de la Norvège et du Spitzberg .....                                                                | 8         |
| I.2.2 Répartition des rennes .....                                                                                             | 10        |
| I.3 Présentation des deux espèces de rennes vivant en Norvège : le renne des toundras norvégien et le renne du Spitzberg ..... | 12        |
| I.3.1 Renne des toundras norvégien ( <i>Rangifer tarandus tarandus</i> ) .....                                                 | 12        |
| I.3.2 Renne du Spitzberg ( <i>Rangifer tarandus platyrhynchus</i> ) .....                                                      | 13        |
| <b>II ADAPTATION DES RENNES AU CLIMAT .....</b>                                                                                | <b>17</b> |
| II.1 Climat en Norvège .....                                                                                                   | 17        |
| II.1.1 Norvège continentale.....                                                                                               | 17        |
| II.1.2 Spitzberg.....                                                                                                          | 18        |
| II.2 Thermorégulation .....                                                                                                    | 18        |
| II.2.1 Prévention des pertes caloriques .....                                                                                  | 19        |
| II.2.2 Production de chaleur par le métabolisme lipidique .....                                                                | 33        |
| <b>III PHOTOPERIODE ET RYTHMES BIOLOGIQUES .....</b>                                                                           | <b>37</b> |
| III.1 Traduction physiologique de la photopériode.....                                                                         | 37        |
| III.2 Photopériode et zone arctique .....                                                                                      | 42        |
| III.3 Influence sur le comportement.....                                                                                       | 42        |
| III.4 Influence sur la reproduction.....                                                                                       | 43        |
| III.4.1 Chez le mâle .....                                                                                                     | 44        |
| III.4.2 Chez la femelle.....                                                                                                   | 44        |
| III.5 Influence sur la ramure.....                                                                                             | 45        |
| III.5.1 Cycle annuel .....                                                                                                     | 46        |
| III.5.2 Déterminisme hormonal .....                                                                                            | 47        |
| III.5.3 Rôle des bois .....                                                                                                    | 49        |
| <b>IV ALIMENTATION .....</b>                                                                                                   | <b>52</b> |
| IV.1 Régime alimentaire .....                                                                                                  | 52        |
| IV.1.1 Composition de la toundra .....                                                                                         | 52        |
| IV.1.2 Composition de la ration .....                                                                                          | 54        |
| IV.1.3 Recherche de nourriture .....                                                                                           | 55        |
| IV.1.4 Appétit.....                                                                                                            | 56        |
| IV.2 Stratégies digestives .....                                                                                               | 56        |
| IV.2.1 Anatomie de l'appareil digestif.....                                                                                    | 56        |
| IV.2.2 Flore microbienne .....                                                                                                 | 60        |
| CONCLUSION.....                                                                                                                | 65        |
| BIBLIOGRAPHIE.....                                                                                                             | 67        |



# LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : Situation géographique de la Norvège (d'après 7)  
Figure 2 : Archipel du Svalbard (39)  
Figure 3 : Distribution circumpolaire des rennes (d'après 71)  
Figure 4 : Distribution des rennes en Europe de l'Ouest (d'après 58)  
Figure 5 : Différences morphologiques entre le renne de Norvège et le renne du Spitzberg (d'après 20)  
Figure 6 : Révolution annuelle de la Terre (d'après 74)  
Figure 7 : Comparaison de la durée du jour à différentes latitudes (d'après 74)  
Figure 8 : Déperdition de chaleur par conduction  
Figure 9 : Déperdition de chaleur par convection  
Figure 10 : Déperdition de chaleur par radiation  
Figure 11 : Déperdition de chaleur par évaporation  
Figure 12 : Importances relatives des différentes pertes de chaleur chez le renne en fonction de la saison et de l'exercice (d'après 17)  
Figure 13 : Températures des différentes parties du corps du renne (d'après 51)  
Figure 14 : Principe du contre-courant (d'après 26)  
Figure 15 : Système de contre-courant au niveau des pieds (51)  
Figure 16 : Représentation schématique des veines superficielles du nez et de leurs connexions avec les sinus caverneux (25)  
Figure 17 : Vascularisation artérielle et veineuse du nez du renne (d'après 27)  
Figure 18 : Circulation sanguine nasale lors de la conservation de chaleur (d'après 27)  
Figure 19 : Circulation sanguine nasale lors de la dissipation de chaleur (d'après 27)  
Figure 20 : Localisations anatomiques du tissu adipeux chez le renne nouveau-né (de 0 à 2 jours) (60)  
Figure 21 : Mécanismes de production de chaleur par les adipocytes bruns (d'après 73)  
Figure 22 : Représentation schématique de l'encéphale illustrant les axes circadien et circannuel d'après un modèle d'animal vivant dans une zone à jours longs (d'après 74)  
Figure 23 : Concentration sérique en mélatonine lors a) de la diminution de la luminosité en automne et b) de l'augmentation de la luminosité au printemps (d'après 15)  
Figure 24 : Activité comparée des rennes de Norvège et des rennes du Spitzberg au cours de l'année (d'après VAN OORT, communication personnelle)  
Figure 25 : Anatomie des bois (d'après 40)  
Figure 26 : Cycle annuel des bois chez le renne de Norvège (d'après 37)  
Figure 27 : Symétrie des bois en fonction de la charge parasitaire (d'après 18)  
Figure 28 : Classification des ruminants selon HOFMANN (d'après 23)

## LISTE DES PHOTOGRAPHIES

- Photo 1 : Renne des toundras norvégien (71)  
Photo 2 : Renne du Spitzberg (68)  
Photo 3 : Fourrures du renne du Spitzberg (haut) et du renne de Norvège (bas) en hiver. (d'après 70)  
Photo 4 : Museau de renne  
Photos 5 et 6 : Rennes pendant la mue (10, 53)  
Photos 7 et 8 : Pieds de renne (56, 78)  
Photo 9 : Chute du velours chez un renne (69)  
Photo 10 : Renne aux bois symétriques (29)  
Photo 11 : Renne avec un andouiller d'œil (68)  
Photos 12 et 13 : La toundra en été (19, 51)  
Photos 14 et 15 : Aspect ventral du crâne montrant le palais dur (45)  
Photo 16 : Tube digestif du renne (42)

## LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1 : Taxonomie des rennes (50)  
Tableau 2 : Production et pertes de chaleur par évaporation, radiation et convection en fonction de l'activité, de la saison et de la température ambiante (d'après 17)  
Tableau 3 : Principaux végétaux composant la ration du renne de Norvège (d'après 30, 41, 44, 75)  
Tableau 4 : Principaux végétaux composant la ration du renne du Spitzberg (d'après 24, 41, 44, 47, 61)  
Tableau 5 : Longueur du corps et des intestins chez le renne du Spitzberg et le renne de Norvège en hiver (d'après 61)  
Tableau 6 : Variations saisonnières du poids de l'omasum et de sa surface d'absorption chez les rennes de Norvège et du Spitzberg (d'après 45)  
Tableau 7 : Production d'énergie par la chambre de fermentation distale en pourcentage de la production totale chez les rennes de Norvège et du Spitzberg (d'après 61)  
Tableau 8 : Substrats majeurs des bactéries isolées dans le rumen du renne (d'après 44)  
Tableau 9 : Nombre moyen de bactéries dans le jus de rumen (d'après 44, 61)

# INTRODUCTION

Le renne est le ruminant le plus septentrional du monde. Il est présent sur tous les continents de l'hémisphère Nord autour du cercle polaire Arctique. Il appartient à la famille des Cervidés, au genre *Rangifer*, espèce *tarandus*.

Depuis le Paléolithique Supérieur, le renne est traqué par les hommes qui en ont fait un gibier de choix. Sur le continent américain, les rennes (également appelés caribous) sont restés à l'état sauvage, alors qu'en Europe du Nord, ils ont été domestiqués à partir du Moyen Âge. Ils sont toujours élevés par les peuples des régions du Nord comme les Sâmes (ou Lapons) en Laponie. Le renne est le seul "bétail" à non seulement survivre, mais aussi prospérer dans des latitudes aussi élevées, et représentait jusqu'à il y a une dizaine d'années, presque le seul moyen de subsistance de ces populations.

Tous les rennes vivant en Norvège n'ont cependant pas été domestiqués et seule une sous-espèce *Rangifer tarandus tarandus* est élevée par les Sâmes. Il existe une autre sous-espèce *Rangifer tarandus platyrhynchus* qui vit sur l'archipel du Svalbard dans le nord de la Norvège et est restée à l'état sauvage.

L'adaptation du genre *Rangifer* au milieu polaire lui a permis de tirer parti d'une zone très peu exploitée par les autres espèces animales. Le nord de la Norvège est en effet soumis à un climat polaire : très froid en hiver et frais en été. La luminosité aussi est très différente selon les saisons, passant d'un jour permanent en été à une absence totale de lumière en hiver. Ceci a enfin bien entendu des conséquences non seulement sur la physiologie des animaux polaires, mais aussi sur celle des plantes qui n'ont pas le même développement que dans nos régions tempérées.

Nous allons étudier les moyens mis en œuvre par les deux sous espèces présentes en Norvège pour faire face à ces conditions de vie polaire : le climat, la lumière et les ressources alimentaires.



# **I PRESENTATION DU GENRE RANGIFER**

## **I.1 Taxonomie**

Les rennes appartiennent au genre *Rangifer*. La classification de ce genre a soulevé plusieurs hypothèses dont les principales sont celles de JACOBI (1931) et de BANFIELD (1961) (16, 36).

### **Classification de JACOBI**

JACOBI, cité par LE BESNERAIS-LEMAIRE (36), a été le premier à étudier la classification des rennes. Il a défini deux types différents en se basant sur la forme de la ramure (tableau 1) :

- le type *cylindricornis* : les bois sont grands, élancés et surtout de section ronde. Les rennes de toundra et les rennes de montagne sont rattachés à ce type.
- le type *compressicornis* : les bois sont plus ramassés et de section aplatie. Il est représenté essentiellement par le renne de forêt.

Ces deux types vivent en Amérique et en Europe, mais ne définissent pas des espèces différentes. JACOBI a surtout fait intervenir la courbure de la perche, c'est à dire la partie la plus importante des bois, pour définir deux espèces :

- *Rangifer tarandus* : il vit en Europe, et la perche présente une portion droite juste après l'andouiller.
- *Rangifer arcticus* : il vit en Amérique du Nord et la perche présente une courbure régulière à rayon constant.

L'hypothèse de JACOBI, cité par LE BESNERAIS-LEMAIRE (36), s'appuie sur la théorie de la dérive des continents de A. WEGENER parue en 1915 dans son ouvrage "La Genèse des continents et des océans". D'après WEGENER, cité par LE BESNERAIS-LEMAIRE (36), Europe et Amérique ne formaient qu'un seul continent à la faveur des glaciations du début de l'ère quaternaire. Sachant cela, JACOBI considère que le type *Rangifer arcticus* se serait scindé en deux groupes : une population européenne et une population américaine.

Or la population européenne de *Rangifer arcticus* aurait disparu, laissant la place à une nouvelle espèce : *Rangifer tarandus*. Cette disparition serait contemporaine de la fonte de l'Inlandsis à la fin de la glaciation de Würm, il y a environ 30 000 ans. Cette théorie débouche sur une distinction géographique stricte entre le type *tarandus* (Eurasie) et *arcticus* (Amérique). En réalité, d'après les gisements géologiques exploités, *R. tarandus* se serait entièrement substitué à *R. arcticus*. *R. tarandus* se serait répandu ensuite en Eurasie et en Amérique (36).

### **Classification de BANFIELD**

BANFIELD, cité par LE BESNERAIS-LEMAIRE (36), a gardé les critères *cylindricornis* et *compressicornis* mais y a ajouté une notion dynamique prenant en compte

l'évolution des rennes. La variabilité de la morphologie semble correspondre à une adaptation rapide à un habitat même géographiquement limité ayant donné lieu à l'apparition de nombreuses sous-espèces de *Rangifer tarandus* évoluant rapidement, pour certaines d'entre elles, vers une spécification à part entière. BANFIELD retient quatre sous-espèces de *R. tarandus*, aujourd'hui éteintes, étant les ancêtres des sous-espèces actuelles (36) :

- *R. t. guettardi*, type Etampes : ancêtre de *R. t. tarandus* et de *R. t. platyrhynchus*.
- *R. t. constantini* (Sibérie) : ancêtre de *R. t. fennicus*.
- *R. t. frichii* (Nouveau Mexique) : ancêtre de *R. t. caribou*.
- *R. t. muscatensis* (Iowa) : ancêtre de *R. t. groenlandicus*.

La classification actuelle est basée sur la classification de BANFIELD (tableau 1).

Tableau 1 : Taxonomie des rennes (50)

| Classe des Mammifères ; Super-Ordre des Ongulés ; Ordre des Artiodactyles ; Sous-Ordre des Ruminants ; Famille des Cervidés ; Genre Rangifer ; Espèce <i>tarandus</i> |                                                       |                                                         |                                              |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|----------------------------------------------|
|                                                                                                                                                                       | <u>Nom latin</u>                                      | <u>Nom commun</u>                                       | <u>Localisation</u>                          |
| Type<br><i>compressicornis</i>                                                                                                                                        | <i>Rangifer t. caribou</i><br>(Gmelin 1788)           | Caribou des forêts<br>américaines                       | Canada et sud-est Alaska                     |
|                                                                                                                                                                       | <i>Rangifer t. dawsoni</i><br>(Thompson Seton 1900)   | Caribou des îles de la<br>Reine Charlotte               | Iles de la Reine<br>Charlotte, <i>éteint</i> |
|                                                                                                                                                                       | <i>Rangifer t. fennicus</i><br>(Lonnberg 1909)        | Renne des forêts<br>eurasiennes                         | Russie                                       |
| Type<br><i>cylindricornis</i>                                                                                                                                         | <i>Rangifer t. eogroenlandicus</i><br>(Degerbol 1957) | Caribou de l'est du<br>Groenland                        | Est du Groenland, <i>éteint</i>              |
|                                                                                                                                                                       | <i>Rangifer t. granti</i><br>(J.A. Allen 1902)        | Caribou de Grant                                        | Alaska                                       |
|                                                                                                                                                                       | <i>Rangifer t. groenlandicus</i><br>(Borowski 1780)   | Caribou des toundras<br>américaines                     | Groenland, Canada                            |
|                                                                                                                                                                       | <i>Rangifer t. pearyi</i><br>(J.A. Allen 1902)        | Caribou Peary                                           | Iles de l'archipel<br>canadien               |
|                                                                                                                                                                       | <i>Rangifer t. platyrhynchus</i><br>(Vrolik 1829)     | Renne du Spitzberg                                      | Spitzberg                                    |
|                                                                                                                                                                       | <i>Rangifer t. tarandus</i><br>(Linnaeus 1758)        | Renne des toundras<br>eurasiennes ou renne<br>norvégien | Norvège, Russie                              |

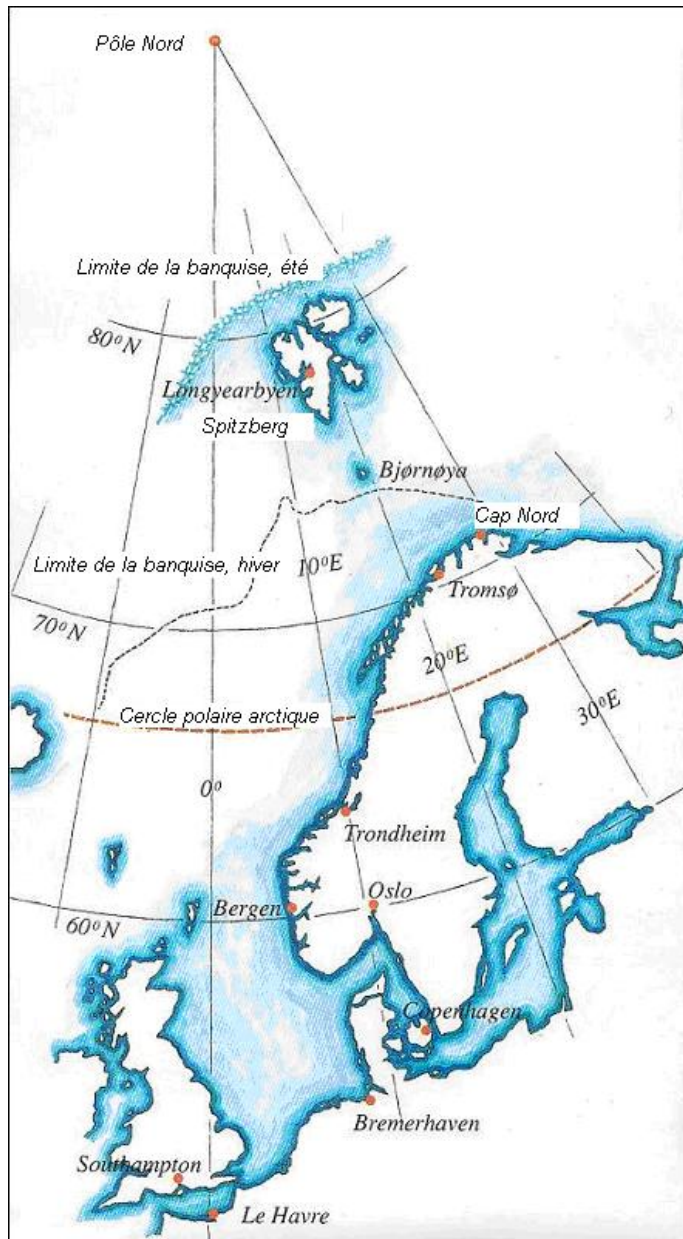
*En gris clair, les deux rennes sujets de notre étude.*

## **I.2 Répartition géographique**

### **I.2.1 Position géographique de la Norvège et du Spitzberg**

Le royaume de Norvège (de Nordhrvegr, ou « chemin du Nord ») est un pays d'Europe du Nord situé à l'ouest de la péninsule scandinave (figure 1). Il possède à l'est des frontières communes avec la Suède, la Finlande et la Russie. Il est divisé en 19 provinces administratives. La Norvège compte 4 600 000 habitants.

Figure 1 : Situation géographique de la Norvège (d'après 7)



Le Spitzberg est une île de l'archipel du Svalbard située par 80°de latitude nord dans l'Océan Arctique (76°N – 80°N) (figure 2) (24).

Le Svalbard appartient à la Norvège depuis 1920 après la signature du traité de Paris qui y interdit toute activité militaire mais y autorise les activités industrielles, commerciales, minières et maritimes. Il s'étend de 74°N à 81°N et est situé à 657 km du point le plus au nord



de la Norvège continentale (le Cap Nord), à mi-chemin entre elle et le pôle Nord. Il est composé d'une île principale, le Spitzberg, de cinq îles secondaires et de centaines d'îlots. Les précipitations sont de 150 à 1 000 mm/an. Environ 2800 personnes y vivent (24).

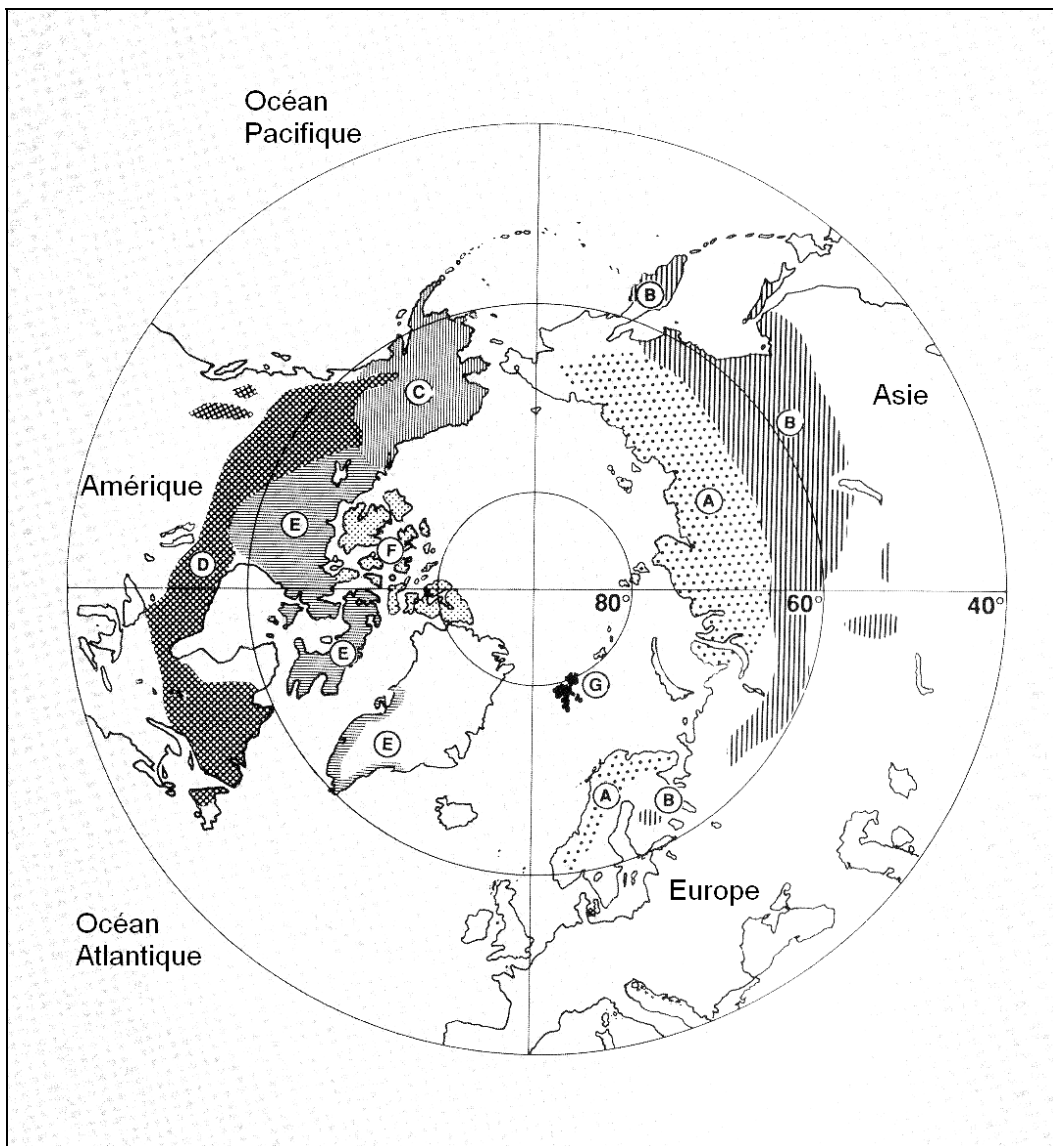
Figure 2 : Archipel du Svalbard (39)



### I.2.2 Répartition des rennes

Des découvertes de fossiles ont montré que les rennes se sont développés en Amérique du Nord pendant une glaciation dans la première partie de l'ère Quaternaire. Ils ont eu une place importante dans la faune du Pléistocène en Europe (120 000 à 18 000 ans avant Jésus Christ). Les rennes ont eu ensuite une expansion rapide vers le sud puis sont remontés vers le nord en suivant le retrait des glaces. Les rennes sont retrouvés quasi excessivement autour du cercle polaire arctique (figure 3) à l'exception d'une colonie de rennes d'origine norvégienne qui ont été importés dans les îles de Géorgie du Sud (hémisphère Sud) (61).

Figure 3 : Distribution circumpolaire des rennes (d'après 71)



A : Renne des toundras eurasiennes ou renne norvégien  
 C : Caribou de Grant D : Caribou des forêts américaines  
 F : Caribou Peary G : Renne du Spitzberg

B : Renne des forêts eurasiennes  
 E : Caribou des toundras américaines

En Europe, un grand nombre de rennes ont été domestiqués principalement par les Sâmes, mais il reste quelques hardes de rennes à l'état sauvage en particulier dans le sud de la Norvège et en Finlande (figure 4). En Islande, les rennes ne sont plus élevés et sont retournés à l'état sauvage.

Figure 4 : Distribution des rennes en Europe de l'Ouest ( d'après 58)



### **I.3 Présentation des deux espèces de rennes vivant en Norvège : le renne des toundras norvégien et le renne du Spitzberg**

#### **I.3.1 Renne des toundras norvégien (*Rangifer tarandus tarandus*)**

Il y a environ 255 000 rennes en Norvège continentale appartenant à la sous-espèce *Rangifer tarandus tarandus* dont 220 000 sont semi-domestiques et élevés par les Sâmes essentiellement au nord du pays. (9)

Les rennes, qu'ils soient domestiques ou sauvages, migrent à la fin de l'hiver et de l'été. Ils peuvent migrer sur quelques centaines de kilomètres. En avril et en mai, les rennes se dirigent vers les côtes et s'établissent sur des péninsules. Certains nagent ou sont transportés par ferry sur des îles où ils passent l'été. En septembre, ils se rassemblent et regagnent l'intérieur du pays où ils passent l'hiver (72).

Les rennes semi-domestiques vivent principalement dans la zone arctique. Le centre le plus important de l'élevage des rennes en Norvège est Kautokeino, la capitale du Finnmark, à

la limite entre la Norvège et la Finlande. Une grande partie des rennes semi-domestiques est également distribuée plus à l'ouest dans le Trøms, près des côtes, essentiellement en été.

Les rennes sauvages de Norvège vivent dans les montagnes du sud du pays. Ils sont divisés en environ trente groupes ayant chacun un territoire de mise-bas propre auquel ils retournent chaque printemps après la migration hivernale.

Le renne de Norvège est plus foncé que le renne du Spitzberg. Son pelage est composé de zones brunes et blanches bien délimitées. Il possède comme une cape de pelage blanc qui recouvre les épaules, une bande foncée le long des flancs, de longs fanons sous le cou et le poitrail et le ventre blancs. Le blanc peut s'étendre sur le haut des membres antérieurs. La cape blanche a tendance à s'étendre progressivement le long des flancs (photo 1, figure 5). En hiver, le pelage devient plus pâle. Le poids varie beaucoup au cours de l'année. En moyenne, les mâles pèsent environ 100 kg en été (au moment où leurs réserves sont maximales), certains individus peuvent cependant atteindre des poids de 150 kg. Les femelles sont plus petites et pèsent environ 75 kg en été (20).

Photo 1 : Renne des toundras norvégien (71)

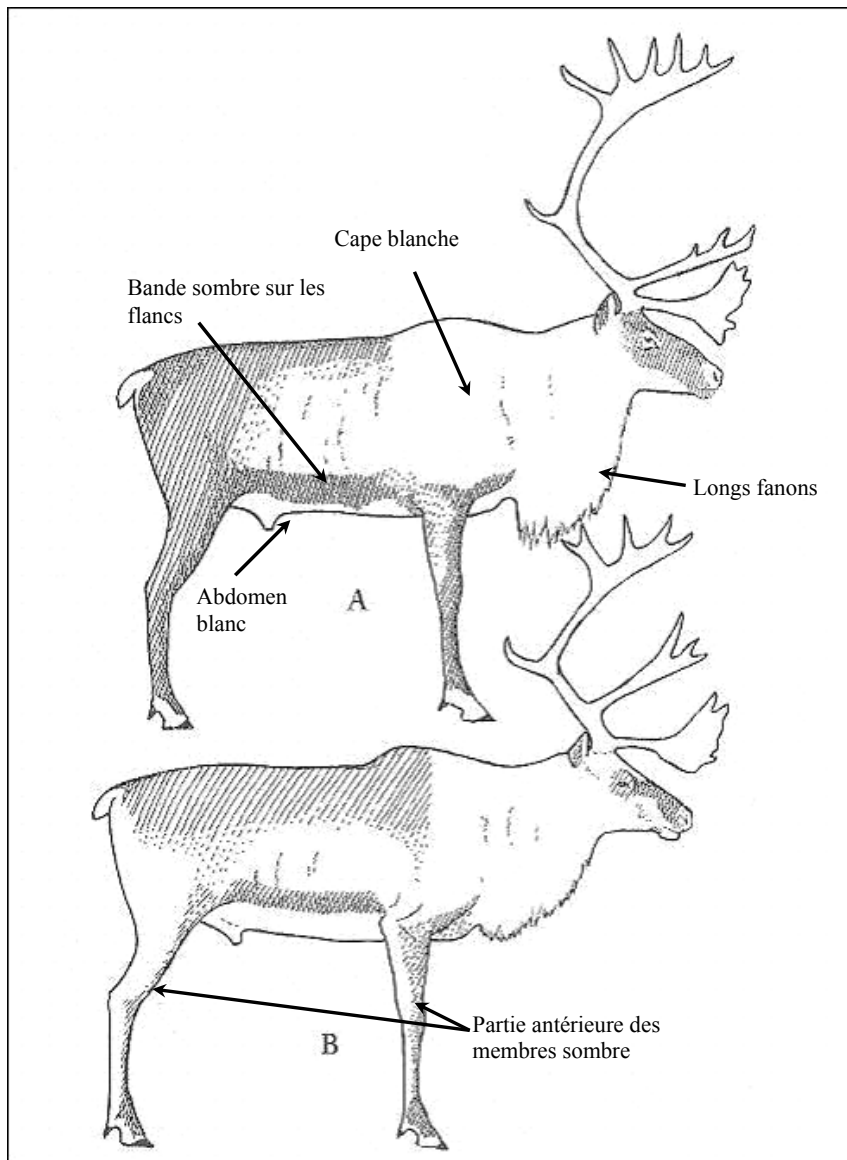


### I.3.2 Renne du Spitzberg (*Rangifer tarandus platyrhynchus*)

Les rennes du Spitzberg ne se trouvent que dans l'archipel du Svalbard. Ils sont principalement dans le Nordenskiöldland (4 000 rennes) et sur Edgeøya et Barentsøya (2 500 rennes). On en trouve également dans la zone de Bellsund, dans la partie nord-ouest du Spitzberg, sur Nordaustlandet, sur Brøggerhalvøya et sur Svenskøya (figure 4). Les rennes du Spitzberg sont protégés depuis 1925 (47).

Les rennes du Spitzberg passent l'hiver sur les flancs des montagnes et dans d'autres zones comme les plateaux montagneux où la couche de neige est fine et la végétation dessous est facile à atteindre. En été, ils vont dans des zones où la toundra est plus luxuriante (47).

Figure 5 : Différences morphologiques entre le renne de Norvège et le renne du Spitzberg  
(d'après 20)

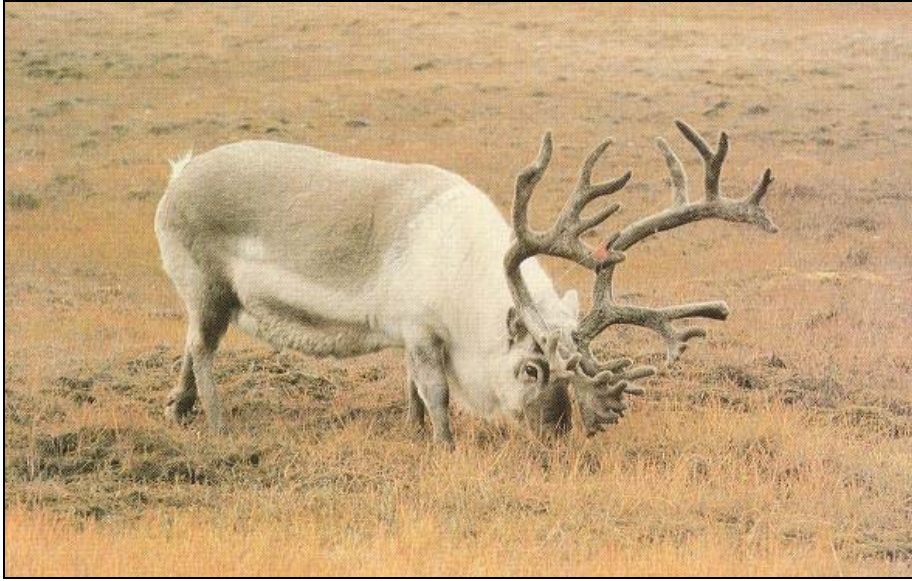


*A : Renne norvégien*

*B : Renne du Spitzberg.*

Le renne du Spitzberg est plus petit que le renne norvégien et de couleur plus claire. Sa tête est courte et ronde. La robe est brune sur le dos et claire sur le ventre, avec une bande plus claire sur le ventre en été. En hiver, la robe pâlit et devient gris clair, presque blanche. La fourrure épaisse donne l'impression que même les animaux soumis au jeûne en hiver sont gras et contribue à leur donner une apparence courte sur patte. Le pelage possède une tache secondaire sur la croupe mais conserve des poils sombres sur la partie antérieure des membres (photo 2, figure 5). Les mâles pèsent environ 90 kg en été et les femelles 60 kg (20, 47).

Photo 2 : Renne du Spitzberg (68)



Chacune de ces espèces a développé des solutions d'adaptation spécifiques à son habitat, le milieu arctique, qui est caractérisé par un climat froid, des saisons très marquées et une végétation particulière : la toundra.



## II ADAPTATION DES RENNES AU CLIMAT

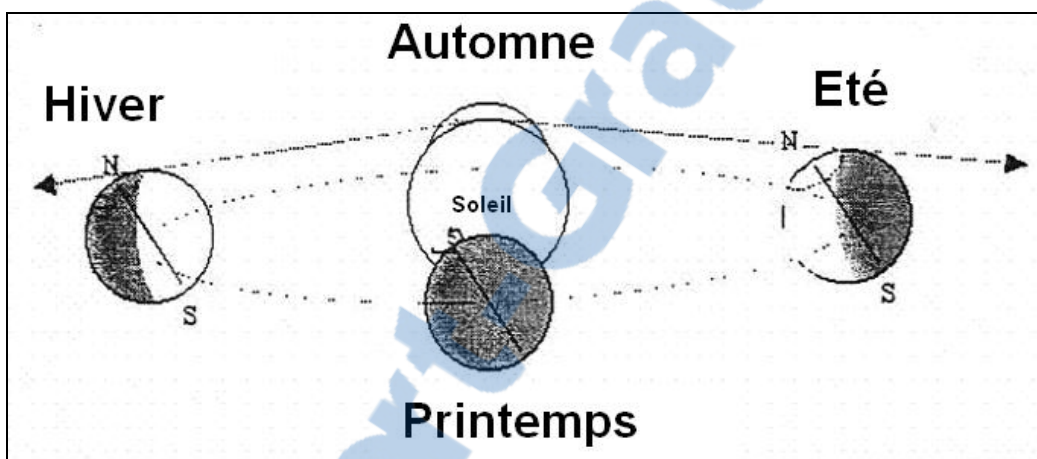
### II.1 Climat en Norvège

#### II.1.1 Norvège continentale

Le nord de la Norvège est un milieu arctique caractérisé principalement par son climat de type polaire. Les régions polaires sont délimitées soit par le cercle polaire arctique ( $66^{\circ}3'$  de latitude nord), soit par une limite climatique : la moyenne de température du mois le plus chaud est  $10^{\circ}\text{C}$  et il n'y a pratiquement pas de jours sans gel. Cette zone est caractérisée également par une végétation de type toundra. C'est une formation de végétation discontinue, rase, composée de graminées, de lichens et de quelques arbres nains (75).

Au-delà du cercle polaire, on observe les premiers jour et nuit de 24 heures (figure 6). Plus on va vers le nord, plus les nuits polaires (nuits qui durent 24 heures en hiver) et les journées sans nuit sont nombreuses comme le montre la figure 7 (74).

Figure 6 : Révolution annuelle de la Terre (d'après 74)

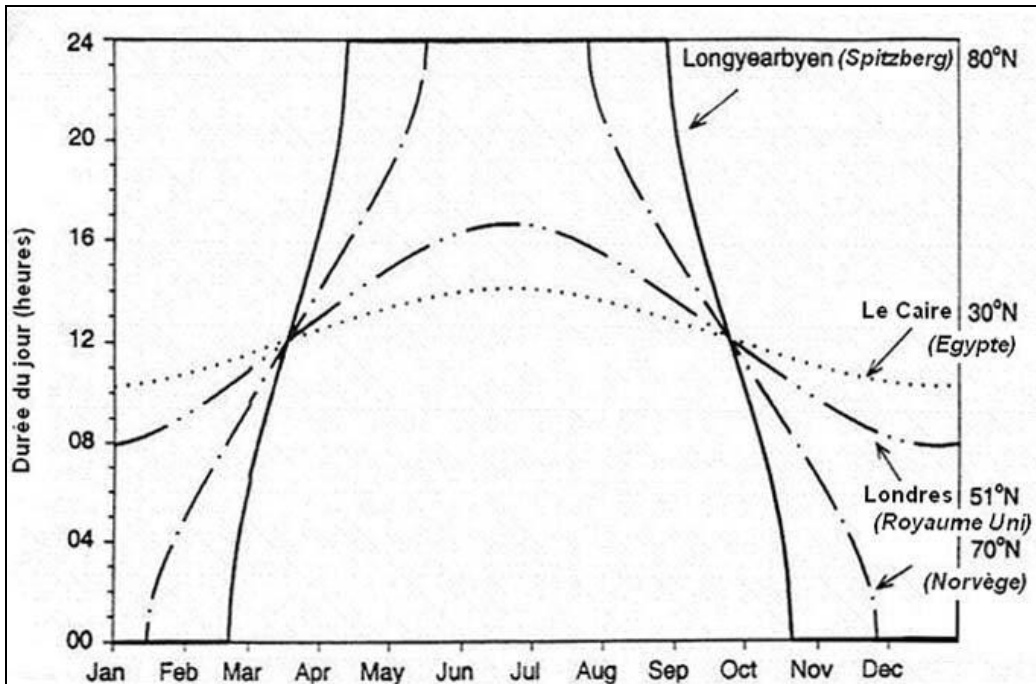


La figure montre la révolution de la Terre autour de son axe et la présence du jour et de la nuit qui en résulte au niveau des pôles. Les saisons sont le résultat de l'inclinaison de l'axe de la Terre qui fait que certaines parties du globe font plus ou moins face au soleil. Les saisons indiquées sont celle de l'hémisphère Nord. Les flèches montrent que le soleil n'éclaire pas le nord du cercle polaire en hiver et est visible en permanence en été.

A  $80^{\circ}\text{N}$ , il existe de longues périodes de jour ou de nuit continus. De plus, le changement de la durée du jour au printemps et en automne se fait beaucoup plus rapidement aux latitudes les plus élevées.

Le sud de la Norvège a un climat beaucoup plus tempéré et humide, de type océanique. Les températures sont un peu plus élevées le long des côtes grâce au Gulf Stream qui les baigne.

Figure 7 : Comparaison de la durée du jour à différentes latitudes (d'après 74)



### II.1.2 Spitzberg

La température moyenne en juillet est de 6°C à Longyearbyen et 4,5°C à Ny-Ålesund. L'amplitude thermique maximale s'étend de -46,3°C à 15,9°C. Les températures sont relativement élevées pour cette latitude en raison du Gulf Stream qui baigne la côte ouest (24, 47).

L'est du Svalbard est plus enneigé. La neige commence à fondre en premier à l'ouest du Spitzberg au cours du mois de juin. Elle recommence à tomber dès septembre. La période sans neige est plus courte à l'est de l'île (47).

Au sud du Svalbard, la nuit polaire dure 84 jours et au nord, elle dure 128 jours. Le soleil est visible en permanence pendant 99 jours au sud et 141 jours au nord (47).

## II.2 Thermorégulation

Les rennes qui vivent à des latitudes très élevées sont soumis à de grandes variations de température entre l'été et l'hiver. Ils doivent ainsi pouvoir survivre à la fois dans un milieu très froid en hiver (jusqu'à -40°C) et assez doux en été (15°C).

Dans un environnement froid, le renne peut, pour maintenir une température corporelle élevée, réduire la quantité de chaleur perdue et/ou augmenter la production de chaleur (75).

En hiver, le renne possède une fourrure d'une excellente valeur isolante qui apporte une barrière efficace contre une perte de chaleur excessive. Le renne restreint également la perte

de chaleur par des mécanismes physiologiques ; il diminue les pertes d'origine respiratoire par des systèmes d'échange de chaleur au niveau nasal et les pertes au niveau des membres sont limitées par l'utilisation de systèmes d'échanges à contre courant. Enfin, des réponses comportementales comme le fait de se recroqueviller ou de rechercher les zones au microclimat plus avantageux (par exemple les zones abritées du vent) peuvent également réduire la perte de chaleur dans un environnement froid.

Cependant le renne peut être soumis à des situations dans lesquelles il doit au contraire augmenter la dissipation de la chaleur produite par l'organisme comme lors de l'exercice. Cette dissipation se fait :

- en réduisant l'isolation physique. La mue permet de faire varier la valeur isolante de la fourrure en fonction de la saison et donc de modifier les températures critiques inférieure et supérieure.
- en augmentant la surface de déperdition calorique par des moyens de régulation comportementaux de la température.

Les rennes choisissent également des lieux de pâture frais et vont le plus haut possible dans les montagnes pendant les jours d'été les plus chauds. Ils restent en particulier sur les pics ou les glaciers (59).

### II.2.1 Prévention des pertes caloriques

Le métabolisme basal est la quantité minimale d'énergie consommée par un animal éveillé, à jeun et au repos dans la zone de neutralité thermique, c'est-à-dire la zone de températures ambiantes pour lesquelles les dépenses énergétiques de thermorégulation sont minimales. En deçà et au delà des limites de cette zone, le métabolisme augmente. La température inférieure limite de la zone de thermoneutralité et la température supérieure limite sont appelées températures critiques inférieure et supérieure respectivement (75).

Dans les régions polaires, les animaux sont presque constamment soumis à des températures en deçà de la température critique inférieure, en particulier en hiver lorsque le froid est associé à une absence totale de radiations solaires, du vent et des précipitations importantes. Les animaux homéothermes polaires réussissent néanmoins à maintenir des températures corporelles similaires à celles d'homéothermes de régions tempérées ou chaudes. Le métabolisme basal des Mammifères terrestres ne dépend que de la taille et non des conditions externes de température. Ceci indique que la stratégie principale pour maintenir une température constante en hiver est plutôt une restriction de la perte de chaleur et moins une production accrue (qui nécessiterait soit un métabolisme basal plus élevé à taille identique chez les animaux polaires, soit une augmentation permanente de la production de chaleur qui est relativement coûteuse pour l'organisme) (17, 75).

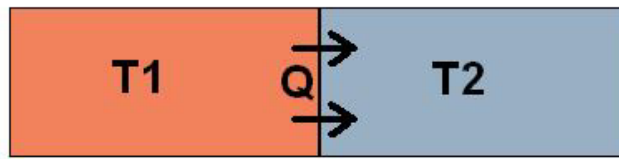
#### II.2.1.1 Modalités de la déperdition calorique

Les pertes caloriques peuvent avoir plusieurs origines (75).

▪ La déperdition par conduction : il s'agit de l'échauffement des molécules du milieu ambiant par leur contact direct avec la surface du corps chaud ou avec d'autres molécules déjà réchauffées à son contact (figure 8). La déperdition est d'autant plus élevée que la différence de température est grande. L'air est un mauvais conducteur de chaleur, mais les pertes sont

cependant non négligeables dans les régions polaires lors du contact prolongé de l'animal avec ce milieu froid. Le pelage du renne est un relativement bon isolant grâce à la grande quantité d'air enfermée entre les poils.

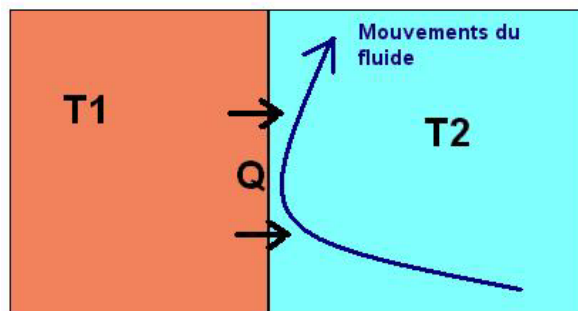
Figure 8 : Déperdition de chaleur par conduction



$T1$  : température du milieu 1 ;  $T2$  : température du milieu 2 ;  $T1 > T2$  ;  $Q$  : transfert de chaleur

- La déperdition par convection : le transfert de chaleur est accéléré par le phénomène de convection, c'est-à-dire par le remplacement de l'air réchauffé au contact du corps par de l'air froid (figure 9). Le vent et les déplacements de l'animal augmentent ce phénomène. Le débit de la déperdition calorique par convection est d'autant plus grand que la différence de température entre l'air et le corps est grande. L'interposition d'une couche isolante comme la fourrure entre la peau et l'air froid réduit voire supprime la déperdition calorique par convection.

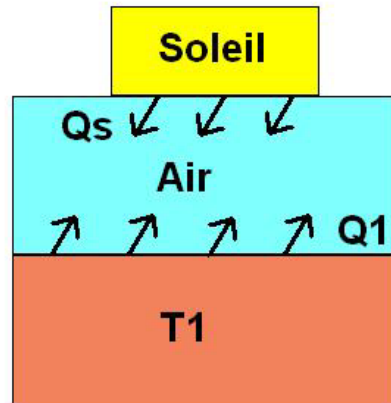
Figure 9 : Déperdition de chaleur par convection



$T1$  : température du solide 1 ;  $T2$  : température du fluide 2 ;  $T1 > T2$  ;  $Q$  : transfert de chaleur ;  
flèche bleue : mouvements du fluide le long du solide

- La déperdition par radiation : le corps émet une radiation électromagnétique proche du rayonnement infra-rouge qui, lorsqu'elle rencontre un obstacle, produit de la chaleur. Cette déperdition par rayonnement peut être compensée par la réception d'un rayonnement de même type et cela même si la température de l'air ambiant est basse et très inférieure à celle du corps chaud (rayonnement solaire par exemple) (figure 10). Cette déperdition peut être positive ou négative. La déperdition de chaleur par rayonnement peut être diminuée par un isolement comme la fourrure.

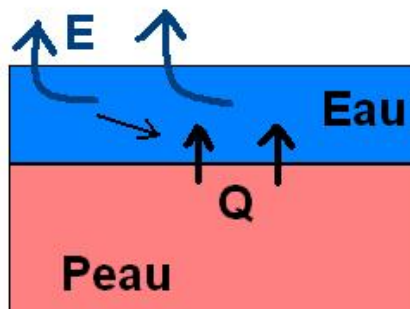
Figure 10 : Déperdition de chaleur par radiation



*T1 : température du solide 1 ; Qs : transfert de chaleur du soleil ; Q1 : transfert de chaleur du solide 1*

▪ La déperdition par évaporation d'eau : une partie des surfaces de l'organisme qui sont en contact avec l'air ambiant est recouverte d'une couche liquidienne dont l'eau est le constituant principal (figure 11). C'est le cas de la muqueuse des voies respiratoires et de l'oropharynx ainsi que de la surface cutanée. L'air ambiant n'est généralement pas saturé en vapeur d'eau, il en résulte donc une évaporation au niveau des surfaces qui sont en contact direct avec lui. Cette évaporation dépend principalement du degré hygrométrique de l'air. L'évaporation de l'eau est endothermique, c'est à dire qu'elle nécessite une grande quantité de chaleur qui est prise alentour. Cela conduit à un refroidissement du lieu de vaporisation et donc un refroidissement du sang qui circule dans les tissus sous-jacents. La fourrure limite l'évaporation de l'eau cutanée. Lorsque l'air expiré par les animaux est saturé en vapeur d'eau, il se produit une évaporation considérable qui peut être incluse dans les pertes totales de chaleur pour l'animal.

Figure 11 : Déperdition de chaleur par évaporation



*E : évaporation de l'eau en surface ; Q : transfert de chaleur*

FOLKOW et MERCER (17) ont étudié la production de chaleur et l'importance relative de ces différents modes de perte de chaleur en fonction de la saison (c'est-à-dire de l'isolation apportée par la fourrure), de la température extérieure et de l'activité physique (tableau 2, figure 12). Ils ont étudié cette perte sur des rennes norvégiens.

La chaleur produite par le corps du renne en été est toujours supérieure à celle produite en hiver, quelle que soit son activité (tableau 2). Le transfert de chaleur par conduction a été négligé dans l'expérience car la zone de contact direct entre les sabots et le sol ne représente qu'environ 3% de la surface corporelle totale et, de plus, le gradient de température entre le sol et les sabots, lors de l'expérience, était faible. Les transferts de chaleur par conduction ont aussi lieu entre la surface du corps et l'air ambiant. Cependant cette énergie réchauffe uniquement l'air proche du corps et celui contenu entre les poils. La perte de chaleur qui se fait donc entre le corps et l'air ambiant est plutôt attribuée par convention à des pertes par convection qu'à des pertes par conduction.

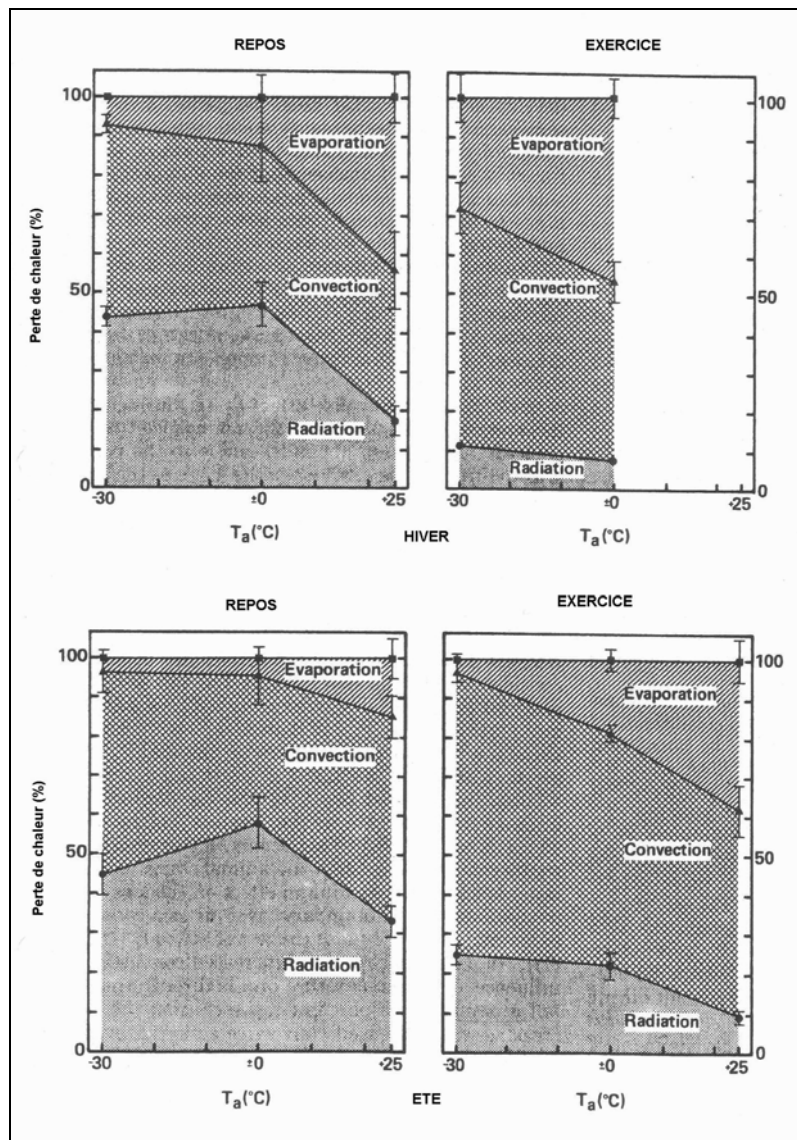
**Tableau 2 : Production et pertes de chaleur par évaporation, radiation et convection en fonction de l'activité, de la saison et de la température ambiante (d'après 17)**

|                                  | Repos                     |                |               | Exercice       |                |                |
|----------------------------------|---------------------------|----------------|---------------|----------------|----------------|----------------|
|                                  | Température ambiante (°C) |                |               |                |                |                |
|                                  | -30                       | 0              | 25            | -30            | 0              | 25             |
|                                  | Hiver                     |                |               |                |                |                |
| Production de chaleur<br>en W/m² | 87,46 ± 3,56              | 66,84 ± 6,12   | 72,62 ± 13,92 | 326,43 ± 20,40 | 341,76 ± 20,49 |                |
| Evaporation<br>en W/m²           | 6,44 ± 0,68               | 7,82 ± 3,14    | 32,44 ± 2,59  | 89,72 ± 15,84  | 154,29 ± 15,49 |                |
| Radiation<br>en W/m²             | 38,05 ± 1,09              | 30,17 ± 1,42   | 12,13 ± 1,51  | 34,85 ± 1,60   | 23,89 ± 1,82   |                |
| Convection<br>en W/m²            | 42,94 ± 4,78              | 37,37 ± 8,55   | 29,64 ± 14,06 | 195,43 ± 32,28 | 152,14 ± 24,03 |                |
|                                  | Eté                       |                |               |                |                |                |
| Production de chaleur<br>en W/m² | 219,24 ± 18,70            | 123,71 ± 12,42 | 98,66 ± 9,62  | 401,56 ± 33,10 | 387,42 ± 30,86 | 430,04 ± 41,93 |
| Evaporation<br>en W/m²           | 7,60 ± 0,89               | 5,84 ± 1,25    | 15,72 ± 4,57  | 14,05 ± 3,06   | 69,40 ± 15,35  | 152,18 ± 18,85 |
| Radiation<br>en W/m²             | 97,03 ± 9,82              | 69,45 ± 3,75   | 33,70 ± 4,04  | 98,01 ± 9,52   | 82,46 ± 7,17   | 36,02 ± 3,32   |
| Convection<br>en W/m²            | 114,61 ± 19,54            | 46,60 ± 14,90  | 52,89 ± 9,49  | 289,50 ± 30,70 | 226,62 ± 22,21 | 214,63 ± 63,17 |

*Les valeurs sont des moyennes ± SD réalisés sur 6 expériences.*

La perte par évaporation est uniquement comptée au niveau du tractus respiratoire et la part qui pourrait provenir de la peau n'est pas déterminée. Cependant, lors des expériences en hiver aucune trace de transpiration n'a été notée sur la fourrure du renne ce qui laisse supposer que cette voie est très faible en cette saison. De plus une transpiration importante en hiver pourrait, du fait des températures extérieures souvent négatives, provoquer un gel de l'eau dans la fourrure et diminuer l'isolation qu'elle apporte. Par contre en été, l'évaporation cutanée pourrait être importante, en particulier lors d'exercice physique ou de températures extérieures importantes.

Figure 12 : Importance relative des différentes pertes de chaleur chez le renne en fonction de la saison et de l'exercice (d'après 17)



En abscisse la température, en ordonnée la perte de chaleur.  $T_a$  : température ambiante

Pour faire face aux différentes situations de stress thermique, le renne avec sa fourrure d'été utilise des moyens de thermorégulation différents de ceux qu'il utilise avec sa fourrure d'hiver à des températures identiques. Une température de  $-30^{\circ}\text{C}$  en été représente pour le renne une situation de stress thermique froid sévère alors qu'en hiver elle n'est que modérée.

En été et en hiver, chez l'animal au repos, les pertes de chaleur suivent à peu près le même schéma. La chaleur est principalement perdue par convection et radiation quand la température extérieure est basse (92,6 % et 96,5 % de la perte totale de chaleur à  $-30^{\circ}\text{C}$  en hiver et en été respectivement et 87,7 % et 95,2 % à  $0^{\circ}\text{C}$ ). Quelle que soit la température

ambiante, la perte de chaleur par radiation est deux à trois fois plus élevée en été qu'en hiver. La perte par évaporation est moindre quelle que soit la température extérieure. Aux deux températures les plus froides ( $-30^{\circ}\text{C}$  et  $0^{\circ}\text{C}$ ), elle est proche en hiver et en été. Elle augmente beaucoup à  $25^{\circ}\text{C}$  surtout en hiver où elle est près de trois fois supérieure comparé à l'été (44,6 % et 15,4 % de la perte totale de chaleur en hiver et en été respectivement).

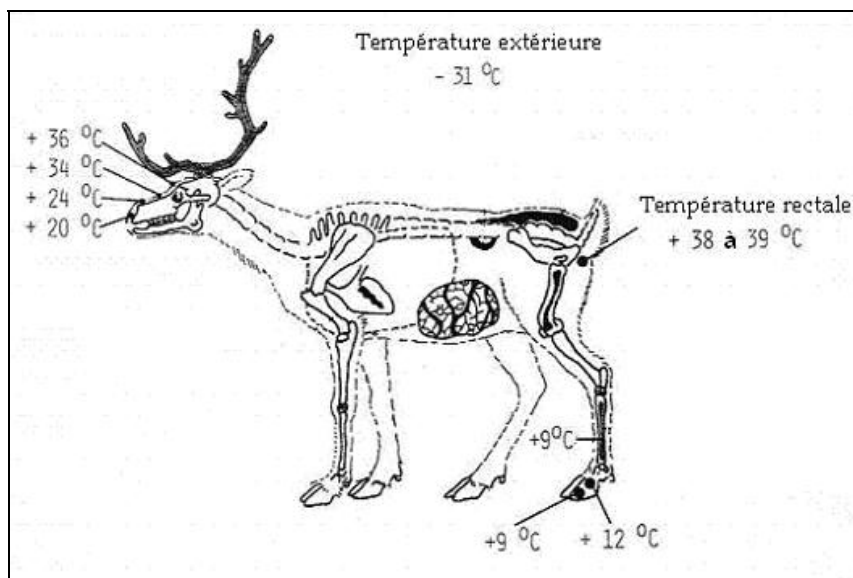
Avec leur fourrure d'hiver, les rennes ont refusé de bouger quand la température ambiante était trop élevée ( $25^{\circ}\text{C}$ ), d'où la partie blanche sur le tableau 2 et la figure 12. Lors de l'exercice, les pertes de chaleur par évaporation et par convection augmentent beaucoup, surtout en hiver, quelle que soit la température extérieure. La perte par radiation varie peu en valeur absolue entre le repos et l'exercice. Lorsque l'animal court, les mouvements des membres augmentent la perte par convection par un effet de balancier.

On peut conclure que chez les rennes de Norvège, 87 à 97 % de la perte de chaleur a lieu par le biais de transferts de chaleur par radiation et par convection quand l'animal est soumis à une température basse. A des températures ambiantes élevées, en particulier quand le renne est actif, l'évaporation est responsable de 25 à 50 % de la perte de chaleur. Au niveau des membres, il y a également une perte importante de chaleur par convection, surtout pendant l'exercice.

#### II.2.1.2 Propriétés de la fourrure

Les surfaces de déperdition calorique sont les surfaces directement en contact avec le milieu extérieur froid (figure 13). Ce sont les voies aériennes (voies respiratoires), la peau non recouverte de pelage et les pieds en contact avec le sol. Au niveau de ces surfaces, le sang se refroidit. A ces endroits, la température peut atteindre des valeurs inférieures de presque  $30^{\circ}\text{C}$  à la température rectale. Le sang dans les veines pulmonaires peut avoir une température inférieure d' $1^{\circ}\text{C}$  à celle du sang du cœur droit si l'animal respire dans un milieu froid. Afin de prévenir d'importantes pertes caloriques, ces surfaces peuvent être isolées par de la fourrure comme sur le nez (6, 75).

Figure 13 : Températures des différentes parties du corps du renne (d'après 51)



Le pouvoir isolant d'une fourrure dépend de la quantité d'air emprisonné entre les poils et de la résistance du pelage vis-à-vis des mouvements de convection de l'air dans la fourrure. Chez les Cervidés, l'isolation dépend de l'air contenu dans les espaces médullaires des longs poils creux et épais et de la couche d'air retenue dans les poils laineux formant une couche protectrice courte et dense. La structure physique de la fourrure (longueur, diamètre et densité des poils) détermine son efficacité en tant qu'isolant (17, 59, 75).

Le pelage du renne est très isolant. Il est le Cervidé qui a la plus grande densité de poils par cm<sup>2</sup>. Son pelage est composé de poils de garde et de poils laineux. Les poils laineux sont fins, très flexibles, généralement courts et ondulés. Ils sont dépourvus de moelle et la cuticule est faite d'écailles retroussées permettant l'accrochage des brins les uns aux autres. Ce feutrage assure une excellente isolation thermique. La densité des poils laineux chez le renne est de 2000 poils par cm<sup>2</sup> et leur diamètre est de 0,025 mm. Les poils de garde sont de gros poils longs et raides à cuticule lisse. Leur densité est de 60 poils par cm<sup>2</sup> et leur diamètre de 0,25 mm. Un renne de 65 kg peut avoir une fourrure épaisse d'au moins 32 mm sur le dos, 27 mm sur l'abdomen et 12 mm sur les antérieurs (17, 59, 75).

Pour augmenter l'évaporation au niveau de son pelage en été, le renne le lèche ce qui diminue la quantité d'air emprisonné. L'évaporation augmente également lorsque l'animal est en mouvement par augmentation de la convection (17, 59, 75).

La fourrure du renne du Spitzberg est beaucoup plus épaisse que celle du renne de Norvège (photo 3). Elle est 2 fois plus isolante que celle des autres rennes (12).

Photo 3 : Fourrures du renne du Spitzberg (haut) et du renne de Norvège (bas) en hiver  
(d'après 70)



A chaque poil sont annexés une glande sébacée et un petit muscle lisse arrecteur. La sécrétion de la glande sébacée lubrifie et imperméabilise la surface du poil. La contraction du muscle arrecteur fait saillir le poil et facilite l'excrétion du sébum. Le pelage reste donc sec ce

qui permet à l'animal de ne pas souffrir de la pluie ou de la neige. Quand il est couché, la neige ne fond pas sous lui, de même que le gel ne s'accumule pas sur le pelage. Celui-ci reste également assez isolant quand les rennes traversent de grandes étendues d'eau, notamment lors de leurs migrations (28, 59, 75).

De plus, le renne est le seul Cervidé à avoir le museau recouvert de poils (photo 4). Ils protègent du froid cette zone habituellement très sensible et diminuent la perte de chaleur. Cela permet aussi au renne de mettre son nez dans la neige pour creuser et chercher de la nourriture. Les naseaux sont plus larges que ceux d'autres Cervidés, ce qui pourrait être corrélé selon FLEROV (1952) à l'inhalation constante d'air très froid (d'après 59).

Photo 4 : Museau de renne



#### II.2.1.3 Rôle des mues dans la thermorégulation

Le renne peut supporter des températures très basses en hiver, sans modifier son métabolisme, grâce à l'isolation de sa fourrure. La mue automnale permet l'acquisition d'un pelage hivernal dont la capacité isolante réduit la conductance thermique par rapport à la période estivale. Cette réduction est de 50 à 70% chez les grands herbivores arctiques. En été, les températures élevées nécessitent une adaptation de ce pouvoir isolant, ce qui est assuré par la mue. La valeur isolante de la fourrure change tellement entre l'été et l'hiver que la température critique inférieure passe de 5°C en été à -30°C en hiver. En été, la fourrure est plus éparse, contient moins de poils laineux et permet une bonne dissipation de la chaleur. La peau est fine et les glandes sudoripares et sébacées sont développées. En hiver, l'activité glandulaire diminue fortement. C'est pourquoi le pelage du renne apparaît comme sec. (4, 17, 28, 59, 75)

La mue printanière débute en mai ou en juin et se termine au début du mois d'août. Le sexe n'intervient pas sur le début de la mue. Elle est par contre révélatrice de l'état de santé de l'animal. Les rennes en bon état général, bien nourris, muent avant les plus âgés et les plus faibles. Les jeunes d'un an perdent leur pelage de faon en juin et juillet. La mue commence plus tôt au printemps si l'hiver a été doux et quand il fait chaud, elle s'achève plus tard en été. S'il fait froid, les animaux vont dans les forêts de bouleaux où ils peuvent en se frottant perdre leur pelage d'hiver plus facilement. Il part par lambeaux et commence par tomber autour des

yeux puis sur le cou et le dos. Le pelage des membres et de l'abdomen mue en dernier. La robe est alors constituée de zones à poils courts et foncés (pelage d'été) entourées des restes du pelage long et clair d'hiver (photos 5 et 6). Le pelage des adultes ne finit de pousser qu'en automne. C'est à ce moment qu'il a sa couleur définitive (59).

Photos 5 et 6 : Rennes pendant la mue (10, 53)



Les mues sont influencées par de nombreux facteurs alimentaires et environnementaux : cycle nycthéral, température, vitesse du vent, humidité. Ces facteurs n'agissent pas directement sur le cycle folliculaire ; celui-ci a un rythme propre qui peut être modifié par des facteurs systémiques, en particulier des hormones. Le cycle des mues est ajusté en fonction des conditions environnementales par le biais du système endocrine, sous l'influence du système nerveux central, en particulier de l'hypothalamus. L'ensemble du système endocrine, qui comprend l'hypophyse, la thyroïde, les surrénales et les gonades, est plus actif à certaines saisons. L'augmentation de l'activité de la thyroïde au printemps entraîne le début de la mue et la croissance des poils épais et les glucocorticoïdes augmentent la chute des poils ce qui a pour résultat global un pelage d'été moins fourni avec des poils plus épais. En automne,

l'effet inverse se produit. L'hypophyse agit sur la couleur du pelage. Au printemps, elle stimule la production de la tyrosinase, enzyme responsable de la synthèse de la mélanine (28).

#### II.2.1.4 Echange de chaleur par les pieds

La seule partie du corps du renne à ne pas être recouverte de fourrure est les pieds. Ils sont très larges et ont donc une grande surface de contact avec le sol (photos 7 et 8). Cela permet notamment aux animaux d'être plus stables sur le sol glacé mais aussi de creuser facilement la neige pour trouver de la nourriture.

Photos 7 et 8 : Pieds de renne (2, 56)



Cependant, en hiver, les rennes passent de longues heures debout dans la neige et risquent ainsi de perdre beaucoup de chaleur par leurs membres qui présentent une relativement grande surface exposée au froid. Cette perte de chaleur est diminuée par le maintien à basse température des extrémités et le maintien d'un gradient de température le long des membres. Les pieds sont ainsi à une température de 9°C quand il fait -30°C dans l'air ambiant (figure

13). Ce refroidissement nécessite certains arrangements de la circulation périphérique. Pour maintenir un apport de sang suffisant aux tissus, il faut un flux sanguin assez élevé, tout en évitant les pertes de chaleur. Un système de contre-courant artério-veineux permet des échanges de chaleur entre les artères et les veines qui sont parallèles le long des membres. Le sang qui arrive par les artères se refroidit au contact des veines qui ramènent du sang plus froid. Le gradient de température entre le corps et l'air froid ambiant est donc limité et cela évite des déperditions caloriques. En contrepartie, le sang veineux qui retourne au cœur est réchauffé, ce qui évite de refroidir le reste de l'organisme (figure 14 et 15) (21).

Figure 14 : Principe du contre-courant (d'après 26)

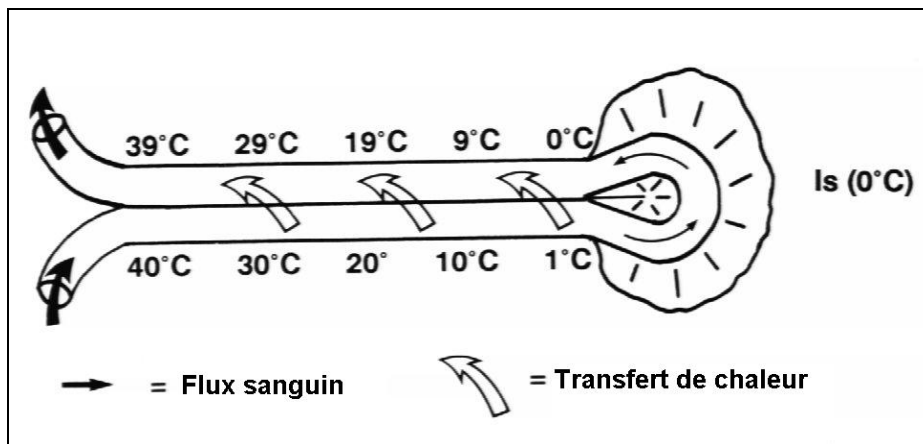
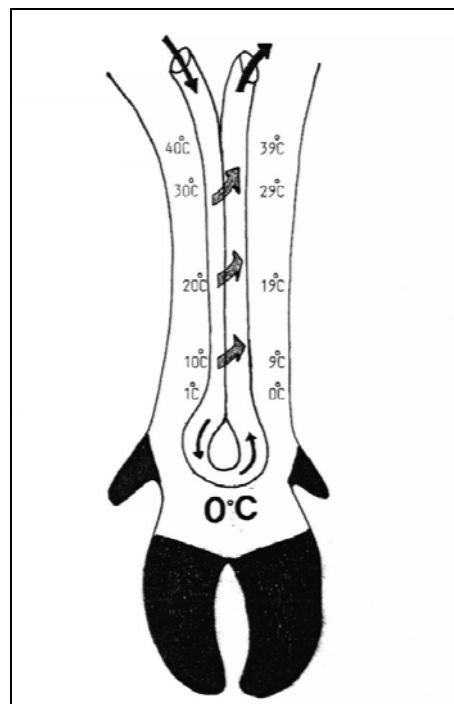


Figure 15 : Système de contre-courant au niveau des pieds (51)



#### II.2.1.5 Echange de chaleur par le nez

Les pieds ne sont pas les seuls responsables des pertes de chaleur chez le renne. La muqueuse des voies respiratoires est en contact direct avec l'air très froid en hiver. Il est donc indispensable de prévenir les pertes de chaleur à ce niveau également. Les rennes sont aussi capables d'ajuster la température et le volume de l'air expiré. Les fréquences cardiaque et respiratoire augmentent en été et peuvent être respectivement multipliées par 2 et 10 par rapport aux fréquences hivernales. (17, 59).

Le renne possède un système élaboré d'échanges de chaleur au niveau du nez qui lui permet d'expirer de l'air à une température de 6°C lors de températures ambiantes très basses (-45°C), alors que la température rectale est maintenue à des valeurs de l'ordre de 38°C. Le gradient de température le long des fosses nasales augmente avec la diminution de la température extérieure. La température à l'extrémité rostrale des cornets nasaux est proche de la température ambiante (4, 5, 27).

Ce mode de conservation de la chaleur est basé sur le refroidissement de l'air expiré et ainsi une condensation de l'eau le long du gradient de température de la muqueuse nasale. Lors de l'inspiration, l'air froid qui entre dans les voies nasales refroidit la muqueuse. Lors de l'expiration, l'air quitte les poumons à une température proche de la température corporelle et saturé de vapeur d'eau. Au contact de la muqueuse froide, il dégage de la chaleur et la vapeur d'eau est condensée (4).

La chaleur ainsi récupérée compense 70% en été et 65% en hiver de la chaleur perdue lors de l'inspiration d'air froid. En hiver, la chaleur perdue par la respiration à la température critique inférieure (-30°C) représente 7% de la production métabolique de chaleur. Sans ce système d'échanges, il faudrait une augmentation du métabolisme de 14% en hiver à une température de -30°C pour maintenir la température corporelle. De plus, si on remplaçait l'eau ainsi économisée par de la neige (principale source d'eau des rennes en hiver), il faudrait une augmentation supplémentaire de 3% du métabolisme pour compenser le refroidissement ainsi occasionné (4).

Les échanges de chaleur au niveau nasal sont régulés précisément en fonction des changements saisonniers importants d'isolation due à la fourrure pour atteindre un équilibre thermique sur une grande plage de températures ambiantes et d'activité. En hiver, la perte de chaleur au niveau nasal doit être restreinte au maximum afin d'économiser de l'énergie, alors qu'en été, elle sert d'importante voie de dissipation de la chaleur quand les rennes sont poursuivis par les loups ou les touristes (4).

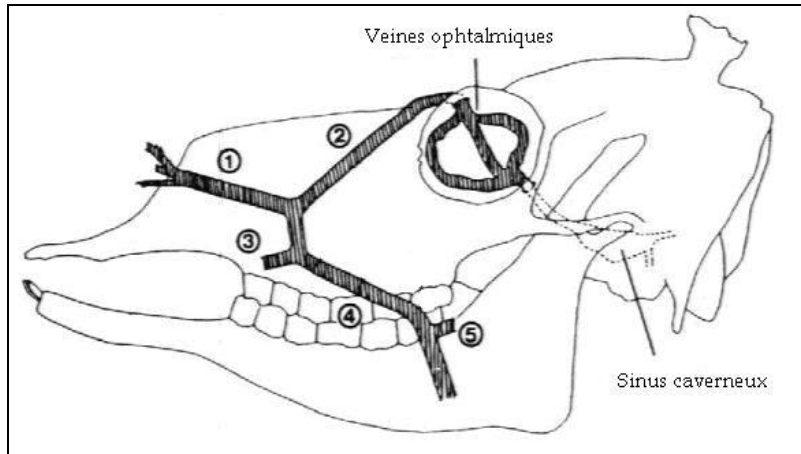
La régulation des échanges de chaleur au niveau nasal est sous contrôle hypothalamique. Elle se fait via des ajustements vasomoteurs au niveau de la muqueuse nasale. Ces ajustements dépendent à la fois de la température de l'organisme et de la température de l'encéphale, ce dernier étant prioritaire (48).

#### Vascularisation nasale

La portion respiratoire de la muqueuse nasale du renne est irriguée par l'artère sphéno-palatine (figures 16 et 17). Ses branches, après être entrées dans la muqueuse, se divisent en un réseau d'artérioles qui s'anastomosent et se dirigent longitudinalement le long des cornets nasaux. Ce réseau est parallèle à un réseau veineux avec lequel il communique par des capillaires et des anastomoses artério-veineuses. L'épaisseur de la paroi des veines diminue en direction de l'extrémité antérieure du réseau. Le sang qui vient de ce réseau veineux peut être collecté à la fois à l'extrémité antérieure par la veine nasale dorsale et à l'extrémité postérieure

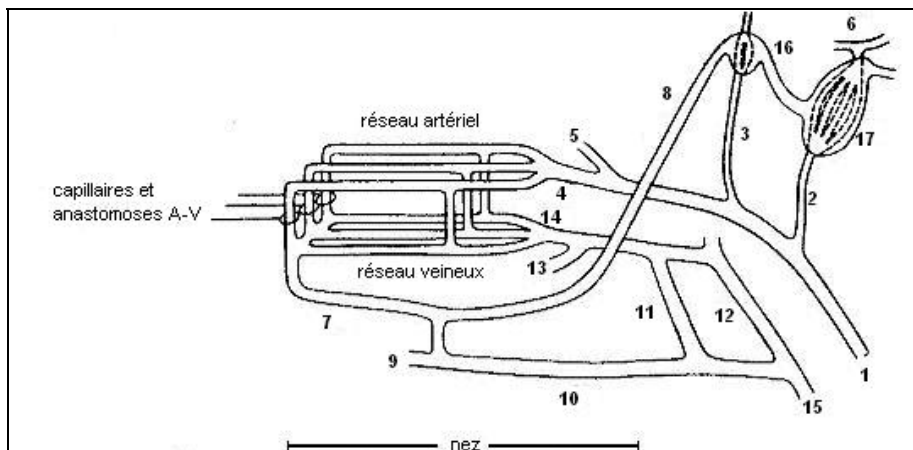
par le groupe des veines sphéno-palatines. La veine nasale dorsale communique également avec la veine faciale et avec d'autres veines en contact avec le réseau orbitaire et avec un réseau de l'artère carotide. La partie rostrale du nez est irriguée par l'artère infra-orbitaire et ce tissu est drainé par la veine labiale maxillaire (25).

Figure 16 : Représentation schématique des veines superficielles du nez et de leurs connections avec les sinus caverneux (25)



- |                         |                             |                             |
|-------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. Veine nasale dorsale | 2. Veine angulaire de l'œil | 3. Veine labiale maxillaire |
| 4. Veine faciale        | 5. Veine faciale profonde   |                             |

Figure 17 : Vascularisation artérielle et veineuse du nez du renne (d'après 27)

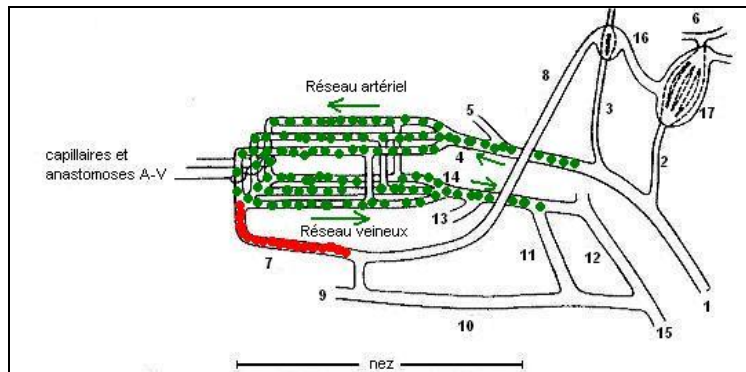


- |                                                                                          |                                                    |
|------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------|
| 1. artère carotide commune                                                               | 2. approvisionnement artériel au plexus carotidien |
| 3. approvisionnement artériel au réseau oculaire                                         |                                                    |
| 4. artère sphéno-palatine avec ses branches                                              | 5. artère infra-orbitaire                          |
| 6. cercle artériel de Willis                                                             | 7. veine nasale dorsale                            |
| 8. veine angulaire de l'œil                                                              | 9. veine labiale maxillaire                        |
| 10. veine faciale                                                                        | 11. veine faciale profonde                         |
| 12. veine maxillaire                                                                     | 13. veine infra-orbitaire                          |
| 14. groupe des veines sphéno-palatines                                                   | 15. veine jugulaire externe                        |
| 16. plexus veineux ophtalmique avec le réseau oculaire (lignes pointillées) <sup>2</sup> |                                                    |
| 17. sinus caverneux avec le plexus carotidien (lignes pointillées)                       |                                                    |

### Circulation du sang dans le nez

Lors de la conservation de chaleur, le sang circule dans un sens dans le réseau artériel et repart en sens inverse dans le réseau veineux qui le longe. Ce contre courant maintient le gradient de température le long de la muqueuse nasale. L'apport artériel est faible et la veine nasale dorsale ainsi que les vaisseaux de l'extrémité antérieure du réseau veineux sont contractés. Le sang veineux est principalement drainé par les veines sphéno-palatines à une température proche de celle du sang artériel (figure 18) (27).

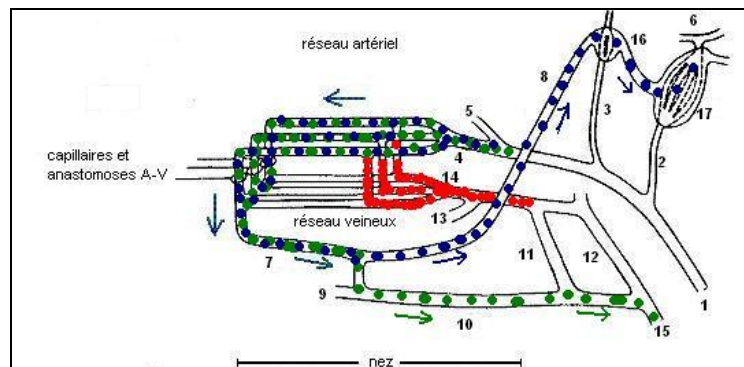
Figure 18 : Circulation sanguine nasale lors de la conservation de chaleur (d'après 27)



(Les numéros correspondent à la légende de la figure 17) En vert : trajet du sang. En rouge : vaisseaux contractés.

Lors de la dissipation de chaleur, le volume et la fréquence respiratoires augmentent beaucoup. En parallèle, le flux artériel dans la muqueuse nasale augmente. Les anastomoses artério-veineuses sont dilatées. Le sang se dirige vers l'extrémité antérieure du nez dans les deux réseaux et est drainé par la veine nasale dorsale. Les veines sphéno-palatines sont contractées. De cette manière, la dissipation de chaleur par les voies respiratoires est optimisée et l'effluent veineux frais peut être dirigé soit via la veine faciale jusqu'à la veine jugulaire externe pour rafraîchir tout le corps, soit via la veine de l'angle de l'œil vers le plexus ophtalmique et le sinus caverneux pour le rafraîchissement sélectif du sang artériel à destination de l'encéphale (figure 19) (27).

Figure 19 : Circulation sanguine nasale lors de la dissipation de chaleur (d'après 27)



(Les numéros correspondent à la légende de la figure 17) En vert : trajet du sang qui refroidit l'organisme, en bleu, trajet du sang qui refroidit l'encéphale. En rouge : vaisseaux contractés.

### Régulation de la circulation sanguine dans le nez

Les changements dans la distribution du sang veineux résultent de changements dans le tonus vasomoteur dans la veine faciale et/ou dans les veines de l'extrémité rostrale du réseau veineux (27).

La distribution du sang frais provenant du nez entre les veines faciales pour le rafraîchissement de l'organisme et angulaire de l'œil pour le rafraîchissement de l'encéphale est déterminée par une action sympathique efférente contrôlée par le centre thermorégulateur du système nerveux central sur la base des informations thermiques reçues de l'encéphale et du tronc. La paroi de la veine faciale est composée de fibres musculaires lisses circulaires et longitudinales et contient des récepteurs  $\beta$ -adrénergiques et celle de la veine angulaire de l'œil contient des récepteurs  $\alpha$ -adrénergiques. La stimulation sympathique a donc pour effet de faire contracter la veine angulaire de l'œil et dilater la veine faciale ce qui conduit au refroidissement de l'organisme. Si la stimulation sympathique diminue, la veine angulaire de l'œil se dilate et la veine faciale se contracte, le sang frais se dirige donc majoritairement vers l'encéphale pour le rafraîchir (25, 27).

La régulation thermique fine chez le renne dépend de la température ambiante, de la fréquence et du volume respiratoire, des changements saisonniers de l'isolation de la fourrure et de la production de chaleur d'origine métabolique.

### II.2.2 Production de chaleur par le métabolisme lipidique

Le métabolisme basal des Mammifères terrestres, tropicaux et arctiques, est fondamentalement déterminé en fonction de la taille et ne dépend pas des conditions externes de température auxquelles est naturellement soumis l'animal. Les variations du métabolisme ne sont pas très utilisées pour la production de chaleur (57, 75).

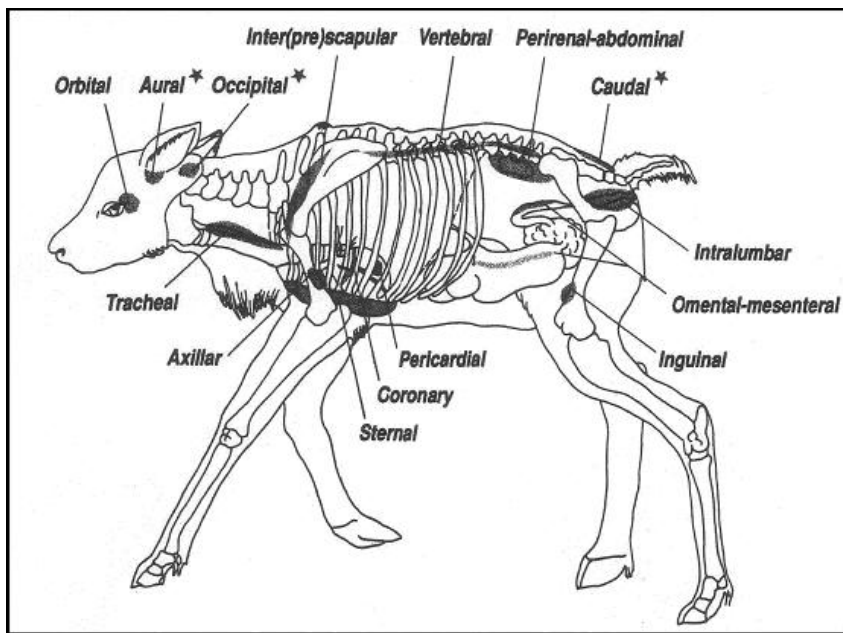
Le principal moyen de production de chaleur chez le renne est la thermogenèse sans frisson. C'est une régulation chimique de la production de chaleur sans mouvement musculaire. Le tissu adipeux brun est le principal effecteur de la thermogenèse sans frisson, c'est le seul tissu dont la fonction principale est la production de chaleur. C'est un moyen important de régulation de la production de chaleur principalement chez les jeunes rennes (33).

Le tissu adipeux brun est plus abondant chez les nouveau-nés que chez les adultes ; toutefois, sa quantité peut augmenter lorsque l'animal s'adapte au froid. Elle représente 2% du poids du fœtus et 1% du poids du nouveau-né. Chez les jeunes de 1 mois, la proportion est de 0,2 à 0,4% chez les animaux de taille "normale" et de 1,4 à 1,6% chez les individus les plus grands.

### Répartition du tissu adipeux brun

Ce tissu est réparti le long des vaisseaux sanguins majeurs et dans les cavités principales ainsi qu'à proximité des organes essentiels. Les dépôts, délimités ou diffus, se situent entre les épaules, sous les aisselles au contact des veines brachiale et sous-claviaire, dans le cou, le long des veines jugulaires et des carotides, le long des aortes thoracique et abdominale, dans la région rénale, au contact des glandes surrénales, des veines cave et rénale et autour du cœur. Chez le renne nouveau-né, le dépôt le plus important se situe dans la cavité abdominale, autour des reins (figure 21) (75).

Figure 20 : Localisations anatomiques du tissu adipeux chez le renne nouveau-né (de 0 à 2 jours) (60)



*Tous les sites sont du tissu adipeux brun sauf ceux marqués d'une étoile qui sont du tissu adipeux blanc.*

#### Structure du tissu adipeux brun (76)

Le tissu adipeux brun a une couleur plus foncée que le tissu adipeux blanc en raison de la grande richesse de ses cellules en cytochromes. La couleur fonce avec l'âge.

Les adipocytes bruns sont plus petits que les blancs. Leur aspect est plus granuleux et leur cytoplasme contient de nombreuses gouttelettes lipidiques. Ils sont également très riches en mitochondries.

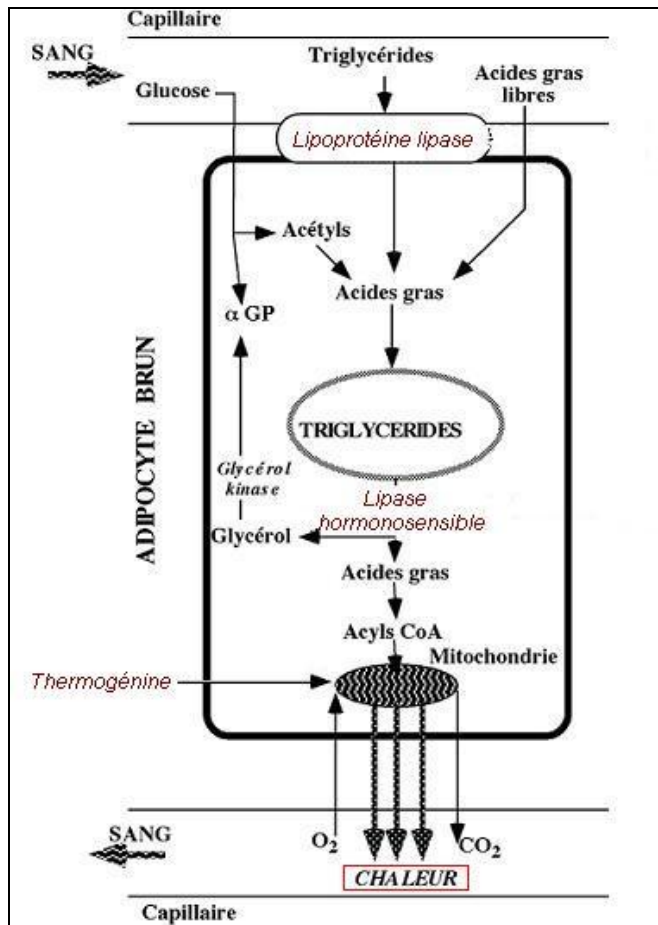
Le tissu adipeux brun est irrigué par un réseau de capillaires très dense. Il est innervé par le système nerveux sympathique.

#### Rôle du tissu adipeux brun (73, 75)

Il a principalement un rôle dans la thermogénèse. La production de chaleur a lieu dans les adipocytes et résulte de l'oxydation des acides gras, libérés par l'hydrolyse des triglycérides de réserve des adipocytes. Cette réaction est catalysée par une hormone, la lipase hormonosensible (figure 21). Ces triglycérides proviennent de :

- l'hydrolyse des triglycérides circulants par la lipoprotéine lipase permettant l'entrée d'acides gras dans les adipocytes
- l'entrée dans les cellules des acides gras libres circulants
- la synthèse à partir du glucose par les adipocytes bruns.

Figure 21 : Mécanismes de production de chaleur par les adipocytes bruns (d'après 73)



Les adipocytes bruns possèdent une protéine de découplage, la thermogénine, qui se trouve dans les membranes mitochondriales. Cette protéine se comporte comme un transporteur ionique, elle abolit le gradient de protons créé par la respiration mitochondriale et s'oppose ainsi à la synthèse d'ATP (Adénosine Tri-Phosphate). La capacité de synthèse d'ATP par le tissu adipeux brun est donc faible, alors que sa capacité d'oxydation est très développée. Il en résulte une très forte production de chaleur.

#### Régulation de la thermogénèse sans frisson (73, 75)

Le développement du tissu adipeux brun est sous dépendance sympathique. Il est également favorisé par les hormones thyroïdiennes dont la production augmente lors d'exposition au froid. Ces hormones augmentent également la teneur en lipides du tissu adipeux brun et la formation de la thermogénine des adipocytes bruns, qui est également la cible des catécholamines. Enfin les hormones thyroïdiennes potentialisent les actions lipolytiques et glycogénolytiques des catécholamines.

L'action des catécholamines correspond à une activation du système sympathique qui a lieu lors de l'exposition au froid. L'adrénaline agit sur les mécanismes de lutte contre le froid

comme l'ouverture des shunts artério-veineux et la piloérection et provoque une réaction d'éveil. Elle a plutôt une action dans les situations d'urgence. La noradrénaline déclenche la thermogenèse sans frisson dans le tissu adipeux brun. L'organisme devient de plus en plus sensible à son intervention avec l'adaptation au froid. Elle stimule également l'activité de la lipase hormonosensible. Enfin elle stimule la sécrétion de glucagon.

Le glucagon est sécrété en réponse à la stimulation par le froid et provoque une augmentation de la thermogenèse en particulier dans le tissu adipeux brun. Par contre son mécanisme d'action dans les adipocytes est mal connu. Il pourrait activer la lipase hormonosensible et la thermogénine.

D'autres molécules sont également mises en jeu. L'histamine stimule le flux sanguin dans le tissu adipeux brun, ce qui augmente la quantité d'oxygène disponible et favorise le transport de la chaleur. L'insuline stimule l'entrée du glucose dans l'adipocyte et l'activité de la lipoprotéine lipase.

Les rennes de Norvège et du Spitzberg ont donc des stratégies de défense contre le froid relativement similaires, même si la fourrure, première barrière contre le froid, est plus isolante chez le renne du Spitzberg qui vit sous un climat plus rude que son homologue norvégien. A cette protection mécanique se rajoutent des systèmes de contre courant qui permettent une régulation fine de la température corporelle en plus d'une diminution des pertes caloriques au niveau des extrémités. Enfin, le tissu adipeux brun permet la production de chaleur en particulier chez les jeunes animaux. Outre la température, la physiologie de ces animaux est également grandement influencée par la lumière.

### **III PHOTOPERIODE ET RYTHMES BIOLOGIQUES**

Les changements saisonniers de lumière ont une influence importante sur la physiologie saisonnière intrinsèque des rennes, entre autres sur leur appétit et leur reproduction : l'appétit et la croissance sont plus grands en été quand la durée du jour est plus importante (44).

Le cycle solaire crée une structure temporelle de conditions auxquelles les animaux et les végétaux se sont adaptés par des réponses connues sous le nom de rythmes biologiques. Chez les rennes, de tels rythmes ont été mis en évidence à la fois dans leur comportement et dans des phénomènes physiologiques comme le rythme journalier d'activité et les cycles saisonniers d'appétit et de croissance, d'engraissement, de mue, de croissance des bois et de reproduction. Les rythmes biologiques permettent aux animaux de se préparer à des changements prévisibles de l'environnement. Leur régulation se fait par une interaction entre les horloges endogènes et les preuves exogènes du temps parmi lesquelles le cycle nyctéméral (alternance jour-nuit sur 24 heures) est la plus importante et assure que des fonctions particulières sont réalisées pendant le moment voulu de la journée ou la saison appropriée. Ces rythmes biologiques sont une propriété fondamentale de tous les organismes (64, 74).

#### **III.1 Traduction physiologique de la photopériode**

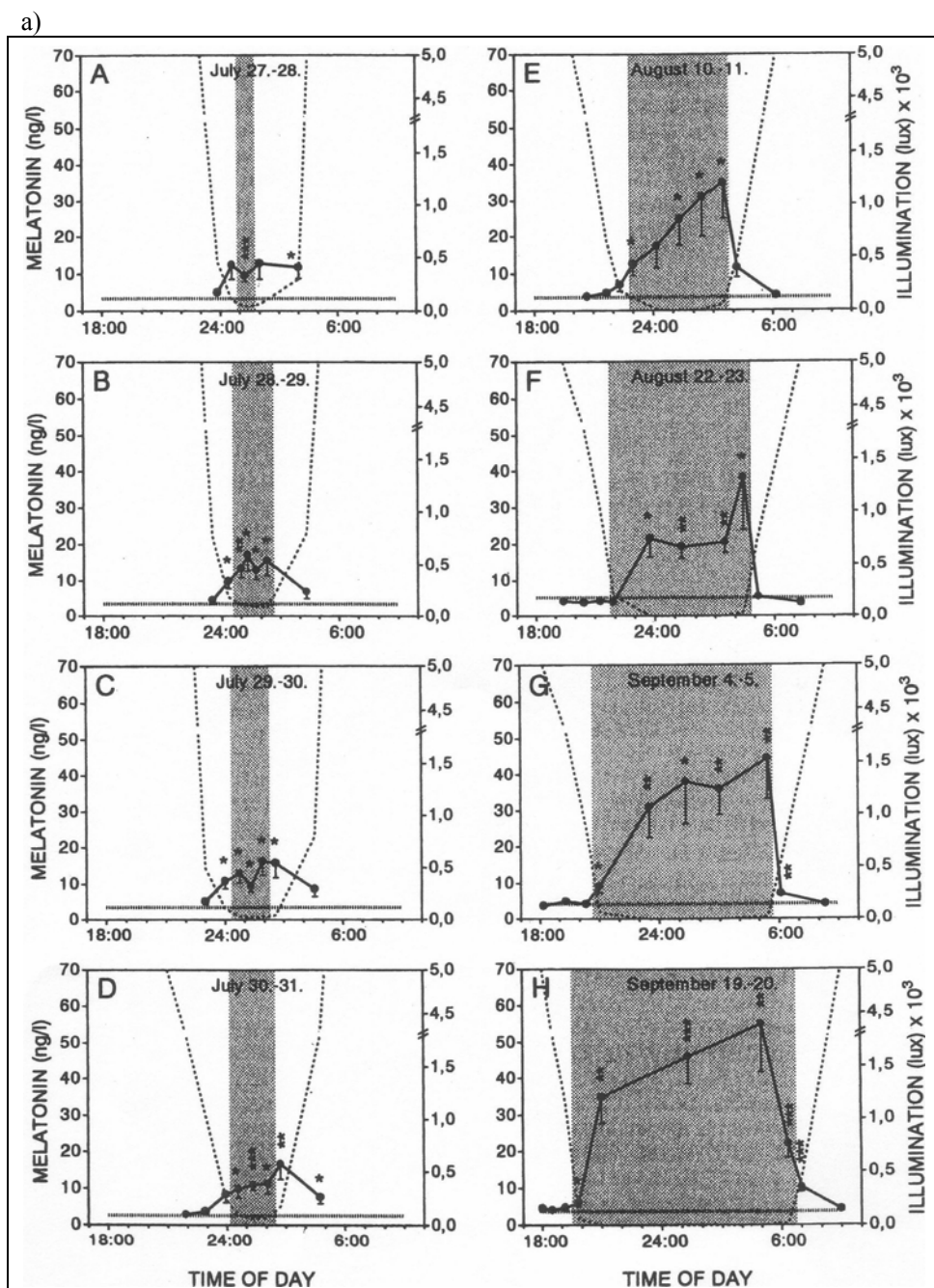
L'horloge biologique qui génère le rythme circadien (rythme qui s'étend sur 24 heures) est située dans les noyaux suprachiasmatiques (NSC), dans l'hypothalamus. Ces noyaux sont constitués de neurones dont l'activité oscille spontanément à une fréquence proche de 24 heures. La fréquence d'oscillation est la moyenne des activités de chaque cellule. Les NSC ne sont pas la seule horloge biologique. Il existe de nombreux oscillateurs dans l'organisme qui seuls ou associés entre eux sont impliqués dans la régulation de rythmes physiologiques et comportementaux. Certains sont entraînés par le rythme nyctéméral, d'autres par diverses stimulations. Les NSC sont considérés comme l'horloge biologique principale (74).

Les informations photopériodiques sont transmises aux NSC par le biais de photorécepteurs superficiels. Chez les Mammifères, ces photorécepteurs sont situés dans la rétine et sont indépendants de la vision de l'animal. Les informations intégrées par les NSC sont ensuite transmises à l'organisme par la fluctuation journalière de la mélatonine plasmatique. Cette hormone est sécrétée par l'épiphyse de façon rythmique et nocturne. Ainsi, elle permet de différencier le jour (faible sécrétion) de la nuit (sécrétion importante) et l'hiver pendant lequel le pic nocturne de sécrétion dure longtemps, de l'été pendant lequel il est court (figure 22 et 23) (14, 64, 74).

ELORANTA *et al.* (14) ont étudié l'apparition et la disparition de la sécrétion de mélatonine chez le renne en fonction de la durée du jour. La sécrétion est supprimée à une luminosité de 1000 lux ou plus. La sensibilité de l'épiphyse semble cependant varier en fonction du spectre lumineux et des radiations selon les saisons. La sécrétion rythmique de mélatonine commence progressivement dès la fin du jour polaire (27 juillet, graphique aA figure 22). L'activation de cette sécrétion dépend uniquement de la lumière ambiante et dès qu'elle est suffisante, le taux de mélanine augmente. Il semble que la longueur du jour soit secondaire par rapport à la luminosité elle-même comme on peut le voir sur le graphique aG où la sécrétion de mélatonine est fortement augmentée par rapport aux nuits plus claires

(graphiques aF et aH). La durée du pic de mélatonine est proportionnelle à la durée de la

Figure 22 : Concentration sérique en mélatonine lors a) de la diminution de la luminosité en automne et b) de l'augmentation de la luminosité au printemps (d'après 14)

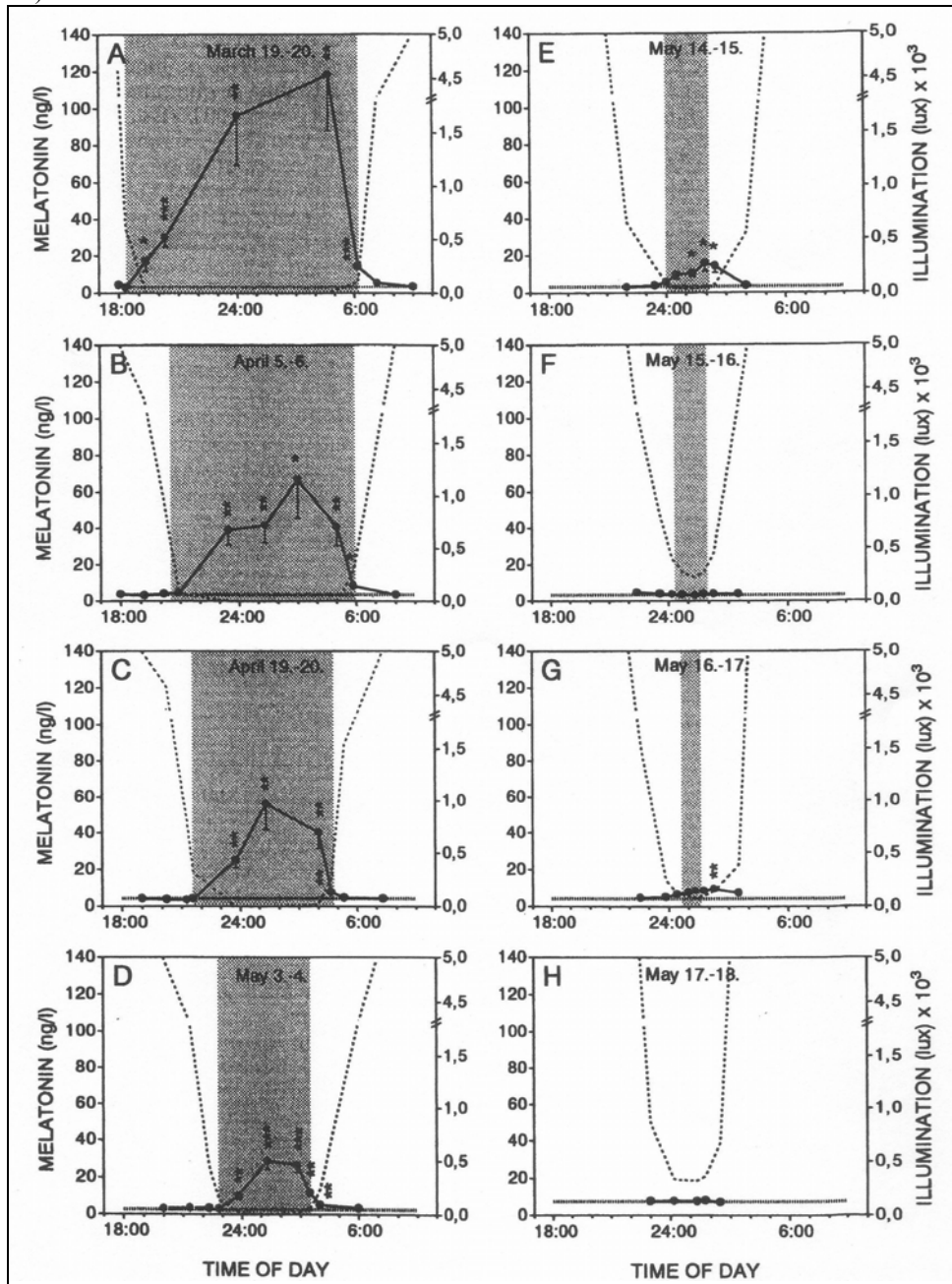


Les zones grisées représentent la période de nuit et les lignes pointillées l'intensité lumineuse (en lux). La ligne horizontale représente le niveau basal de mélatonine mesuré à midi. La ligne noire est la quantité de mélatonine en fonction de l'heure. Les \* indiquent le risque d'erreur P : \*  $P < 0,05$ , \*\*  $P < 0,01$ , \*\*\*  $P < 0,001$ .

Remarque : la nuit du 4 au 5 septembre (a)G) était nuageuse et donc plus sombre que les autres.



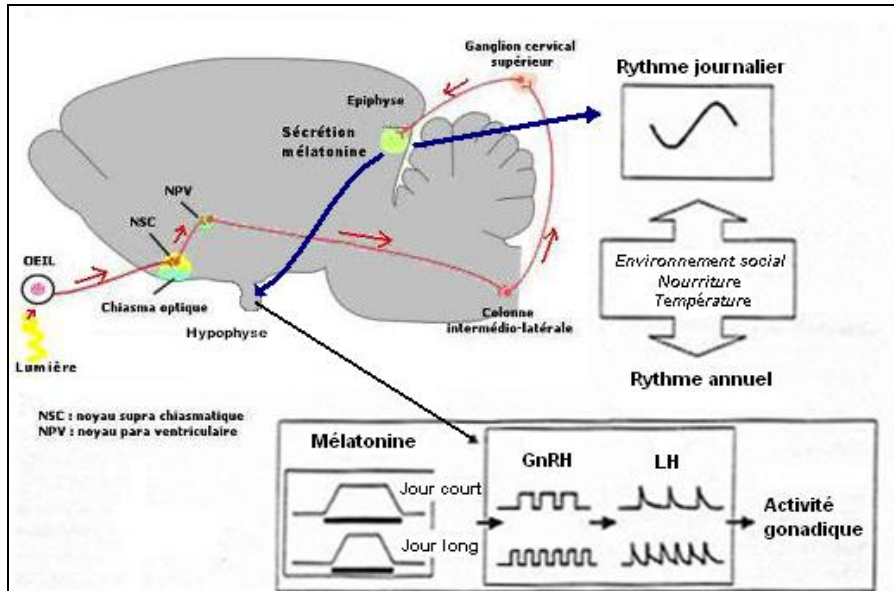
b)



Les zones grisées représentent la période de nuit et les lignes pointillées l'intensité lumineuse (en lux). La ligne horizontale représente le niveau basal de mélatonine mesuré à midi. La ligne noire est la quantité de mélatonine en fonction de l'heure. Les \* indiquent le risque d'erreur P : \* P < 0,05, \*\* P < 0,01, \*\*\* P < 0,001.

période sombre. L'amplitude augmente avec l'obscurité et les concentrations de mélatonine sont plus élevées après minuit. La disparition de la sécrétion rythmique de mélatonine en automne est exactement le phénomène inverse de ce qui se passe au printemps.

Figure 23 : Représentation schématique de l'encéphale illustrant les axes circadien et circannuel d'après un modèle d'animal vivant dans une zone à jours longs (d'après 74)



Les informations lumineuses sont collectées par les photorécepteurs dans la rétine puis transmises via le chiasma optique aux noyaux suprachiasmatiques. Ensuite les informations sont transmises aux noyaux para ventriculaires, puis à la colonne intermédiaire-latérale et aux ganglions cervicaux supérieurs et enfin elles arrivent dans l'épiphyse qui sécrète la mélatonine. La lumière agit à la fois pour entraîner la phase du rythme journalier endogène des NSC et pour supprimer la sécrétion de mélatonine par l'épiphyse. Les deux flèches bleues montrent le chemin le long duquel les informations photopériodiques, traduites en rythme de sécrétion de mélatonine, influencent les rythmes journalier et annuel des fonctions physiologiques et du comportement. La durée de la sécrétion de mélatonine agit, par exemple, via l'hypophyse pour moduler la sécrétion pulsatile de GnRH, régulant ainsi l'activité de l'axe reproducteur. Les rythmes journalier et annuel sont également modulés par des informations environnementales non lumineuses.

NSC : Noyaux suprachiasmatiques, GCS : ganglion cervical supérieur.

La sécrétion de mélatonine répond en fait au rythme propre des NSC et non directement à la luminosité extérieure. La lumière inhibe la régulation de la sécrétion de mélatonine en inhibant la stimulation de l'épiphyse par les NSC. Le lien entre les NSC et l'épiphyse n'est pas interrompu en été quand il n'y a pas d'obscurité. En effet, des rennes mis dans une pièce sombre en plein milieu de l'été se mettent immédiatement à sécréter de la mélatonine (74).

La mélatonine agit comme un transmetteur neuro-endocrine entre le cycle jour-nuit et le corps. Elle agit entre autres sur la sécrétion des hormones sexuelles (figure 23) (64, 74).

Cependant, c'est l'horloge biologique qui établit le rythme saisonnier de base. Par exemple, des rennes maintenus en captivité au zoo de Londres continuent à se reproduire au même moment que lorsqu'ils sont en Norvège, malgré le changement de caractéristiques de la photopériode (74).

### **III.2 Photopériode et zone arctique**

Les régions arctiques situées au-delà du cercle polaire dans lesquelles vivent les rennes sont soumises à des variations considérables de la photopériode. Ils sont de plus exposés à des conditions de lumière dans lesquelles le cycle jour-nuit est pratiquement absent ou très réduit pendant de longues périodes tous les ans. Cela arrive pendant l'hiver quand le soleil reste en permanence en dessous de la ligne d'horizon et pendant l'été quand il ne disparaît jamais. La durée de ces périodes de nuit polaire (obscurité permanente en hiver) et de jour polaire (lumière permanente en été) augmente quand on se rapproche du pôle. Par exemple à Tromsø (70° N), le jour et la nuit polaires durent respectivement 69 et 51 jours alors qu'ils durent 189 et 176 jours au Pôle Nord (90°N) et seulement 24 heures au niveau du cercle polaire (66° 33' N) (64, 7, 75).

Les régions supra arctiques sont donc dépourvues d'informations photopériodiques une grande partie de l'année. Ces conditions sont un véritable challenge pour les rythmes biologiques parce qu'en général la lumière en continu anéantit le rythme de la mélatonine et l'obscurité permanente désynchronise les horloges biologiques. Cependant, les animaux qui vivent à ces latitudes présentent des rythmes annuels totalement prédictibles en ce qui concerne le métabolisme, la croissance et le comportement. Cette observation suggère que la régulation des phénomènes cycliques pourrait être différente dans les régions arctiques par comparaison aux régions tempérées. (64, 74)

### **III.3 Influence sur le comportement**

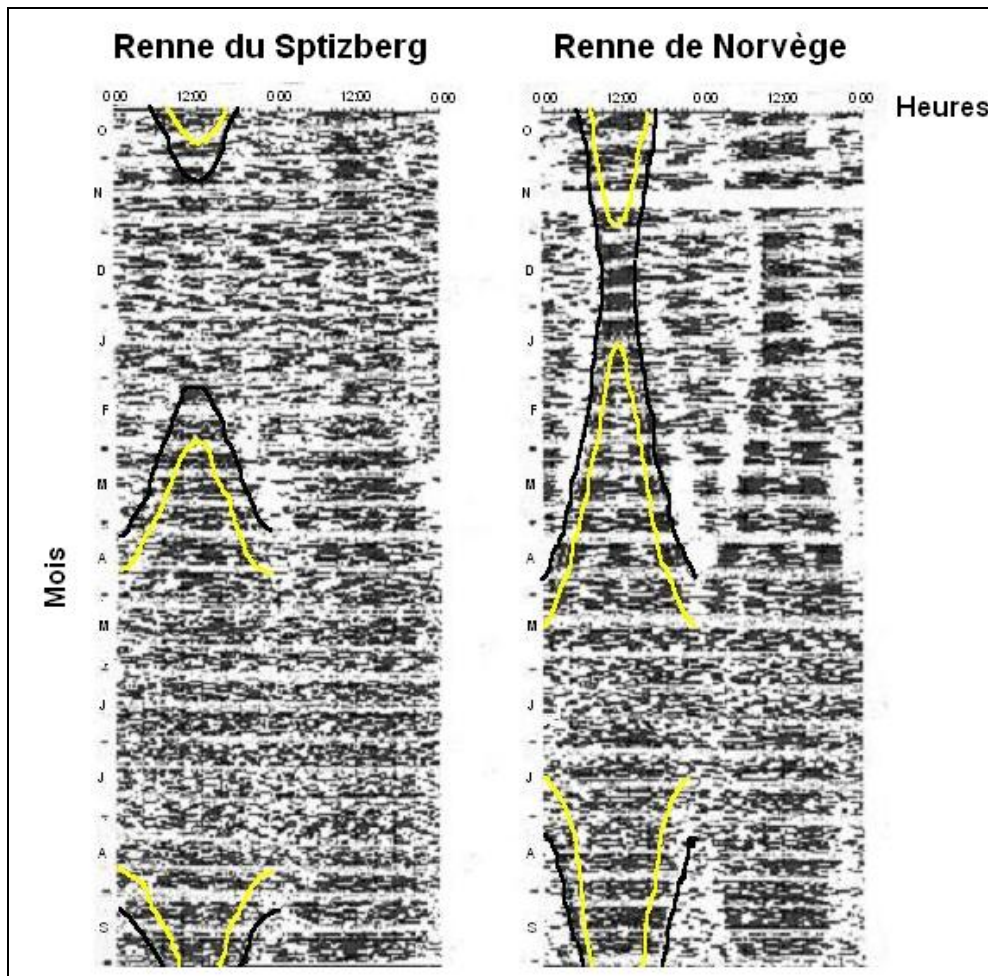
VAN OORT *et al.* (74) ont étudié l'activité pendant le jour et la nuit polaires de deux populations de rennes : le renne de Norvège et le renne du Spitzberg (figure 24).

La période d'activité moyenne des rennes du Spitzberg est répartie tout au long de la journée en été et en hiver quand il n'y a plus d'alternance jour nuit. Ils ont donc un très faible rythme circadien à ces périodes. Ceci est dû soit à des pacemakers endogènes faibles, soit à une sensibilité faible aux discrets changements des conditions lumineuses. La luminosité continue en été fait totalement cesser la production rythmique de mélatonine et l'horloge interne n'est plus synchronisée en hiver à cause de l'absence de lumière permanente. Les rennes retrouvent très vite un rythme circadien lors de la réapparition d'une alternance jour-nuit au printemps et en automne. L'exposition permanente à la lumière sensibilise l'horloge interne à la diminution progressive de l'intensité lumineuse qui a lieu aux environs de minuit et ainsi induit des cycles de production de mélatonine et informe les rennes de l'arrivée de l'automne bien avant une réelle diminution de la durée des jours (64, 74).

L'activité des rennes de Norvège en été se distribue de manière homogène sur les 24 heures de lumière, ils peuvent être actifs autant à midi qu'à minuit. Leur rythme circadien est donc faible à cette période. Cependant en hiver, ils restent synchronisés avec les 24 heures de la journée. Leur principale période d'activité se situe vers le milieu de la journée (midi) et l'heure de début de leur activité est tôt le matin, et reste très prévisible tout au long de l'hiver. Les rennes de Norvège sont donc capables de répondre à de très faibles variations de luminosité au cours de la journée. Soit ils intègrent les faibles informations lumineuses disponibles en hiver, soit leur horloge biologique est supprimée et l'activité est régulée à la place par les variations de l'intensité lumineuse. La différence principale entre ces deux hypothèses est le niveau d'activité du noyau suprachiasmatique et la signification fonctionnelle de l'horloge en hiver (74).

Les rennes semblent s'être adaptés aux conditions lumineuses des hautes latitudes par une réduction générale de la force et de l'activité de leur horloge interne (64, 74).

Figure 24 : Activité comparée des rennes de Norvège et des rennes du Spitzberg au cours de l'année (d'après VAN OORT, communication personnelle)



*La ligne jaune représente la durée du jour en fonction du mois. La ligne noire représente les limites moyennes de la période d'activité journalière des rennes. On voit qu'en hiver, il n'y a pas de lumière. Les rennes du Spitzberg sont alors actifs quel que soit le moment et il n'y a pas de période définie de repos, alors que les rennes de Norvège sont actifs principalement autour de midi. En été, quand il fait jour en permanence, les deux espèces de rennes présentent des périodes d'activité identiques de 24 heures.*

### **III.4 Influence sur la reproduction**

Sous les climats polaires, la pression de sélection est importante pour maintenir une courte période de mise-bas (76). Il est en effet vital que les petits naissent à une période optimale pour leur développement. Les petits nés précocement ou tardivement risquent de ne pas supporter le froid à leur naissance ou de ne pas avoir le temps de se développer suffisamment pour supporter l'hiver suivant.

Les rennes vivent dans des étendues souvent très découvertes et peuvent donc facilement être repérés par des prédateurs. Les femelles mettent bas presque toutes en même temps et au même endroit, ce qui permet de faciliter la surveillance des petits et la fuite ou la défense contre les prédateurs. Cette stratégie de "saturation calving" nécessite une synchronisation des chaleurs et du rut et le choix d'un lieu de mise-bas approprié, c'est-à-dire riche en fourrage de bonne qualité et permettant la fuite si nécessaire (20).

Comme nous l'avons vu (figure 23), la photopériode agit sur les gonades par l'intermédiaire de la mélatonine sécrétée par l'épiphyse. L'organisme est donc synchronisé avec l'environnement, assurant ainsi une saison de mise bas idéale.

### III.4.1 Chez le mâle

La période du rut, caractérisée par la spermatogenèse, dure deux mois, de mi-septembre à mi-novembre. Le rut a lieu régulièrement même en l'absence de femelles. Contrairement à d'autres Ongulés, les rennes mâles n'utilisent pas leur brame pendant cette période. Les étalons renâclent en signe d'agression. Les poils du museau se hérissent et les muscles de l'encolure se contractent. Le pénis est physiologiquement proéminent sans être en érection. La taille des testicules est augmentée. Une odeur particulière de musc caractérise les étalons. La prise alimentaire est fortement réduite voire nulle et les mâles perdent beaucoup de poids. Ce jeûne débute lorsque la concentration de testostérone est presque au maximum et les animaux recommencent à manger à la fin du rut quand elle est redevenue basale (49, 76).

Le volume testiculaire varie énormément en fonction de la saison. Ceci est associé à une augmentation des valeurs plasmatiques en testostérone et de l'action stimulante de celle-ci sur les structures testiculaires. La concentration plasmatique de testostérone est très basse pendant la majeure partie de l'année (inférieure à 1 ng/ml). Vers la mi-juillet, elle commence à augmenter et montre une élévation importante à partir de début août pour atteindre des valeurs de 30 à 60 ng/ml vers mi-septembre. Cette concentration chute ensuite rapidement jusqu'à atteindre les valeurs basales entre mi-octobre et début novembre et reste basse jusqu'à l'été suivant (13, 76).

L'accouplement a lieu majoritairement au lever du jour et à la tombée de la nuit et très rarement la nuit. Seul le mâle dominant peut saillir les femelles. Le sex-ratio dans une harde de rennes est de 1:15, soit un mâle pour 15 femelles (15).

### III.4.2 Chez la femelle

Chez les femelles Ongulés, le cycle œstral dépend directement du comportement de provocation des mâles (3).

#### III.4.2.1 Cycles

Le renne est une espèce à polyœstrus saisonniers. Un cycle dure environ 20 jours avec une grande variation individuelle. Les cycles œstraux débutent fin septembre et se succèdent jusqu'en février. La période de reproduction potentielle est donc beaucoup plus longue que celle du rut et les manifestations réelles de chaleur n'apparaissent cependant que deux à trois semaines en septembre - octobre, soit un cycle (9, 13, 49, 55).

Le déclenchement des cycles œstraux dépend d'élévations temporaires de la progestéronémie. On observe de courtes périodes de 4 à 9 jours en début de période reproductrice pendant lesquelles l'ovaire sécrète de petites quantités de progestérone, mais ces

sécrétions ne sont pas suivies de pics de LH et d'ovulations. La première phase ovulatoire qui suit ces périodes est plus longue et la concentration de progestérone moyenne est plus élevée que pendant les phases suivantes. Le principal facteur lutéolytique chez le renne est une prostaglandine ( $\text{PGF}_{2\alpha}$ ). Les fluctuations hormonales sont semblables à celles des autres ruminants femelles (55).

#### III.4.2.2 Gestation

La gestation dure environ de 225 à 235 jours soit environ 7,5 mois. La concentration de progestérone subit de grandes variations pendant la gestation à la fois chez le même animal et entre animaux. Il y a en général une augmentation pendant les 1 à 3 premiers mois de gestation, puis la concentration se stabilise ou diminue un peu. Juste avant la mise-bas, la concentration augmente à nouveau. La progestérone au début de la gestation est sécrétée par le corps jaune, puis par les ovaires et le placenta en fin de gestation (9, 54).

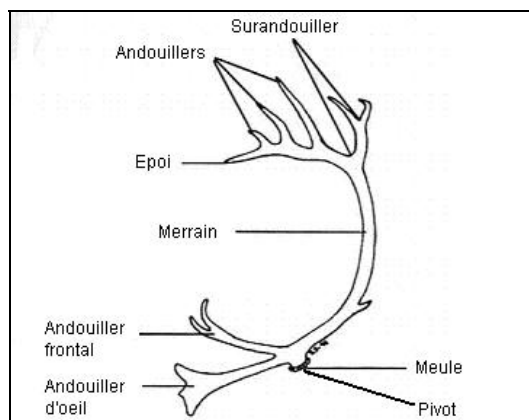
La mise-bas a lieu au printemps. Le fait que certaines femelles soient encore en chaleur en février peut expliquer les gestations tardives observées parfois lors de l'abattage des rennes en août (55).

### III.5 Influence sur la ramure

Les rennes sont les seuls Cervidés dont les deux sexes portent des bois. Même les animaux stérilisés en ont.

Les bois croissent à partir des pivots qui sont des excroissances osseuses permanentes au niveau de l'os frontal. La ramure peut être divisée en plusieurs parties : la meule est la jonction entre le pivot et le bois, le merrain est la branche principale des bois, les andouillers ou cors sont des ramifications le long du merrain (figure 25). Les bois sont constitués d'un tissu osseux recouvert de velours qui est constitué d'un épiderme et d'un derme possédant entre autres des glandes sébacées, des poils, des vaisseaux sanguins et des nerfs. Le velours est séparé du tissu osseux par un tissu apparenté à un périoste. La vascularisation des bois se fait par les vaisseaux du velours et par une vascularisation interne au travers du pivot. L'innervation provient principalement du nerf trijumeau. Le tissu osseux qui compose les bois est formé d'os spongieux au centre et d'os compact en périphérie (11).

Figure 25 : Anatomie des bois (d'après 40)

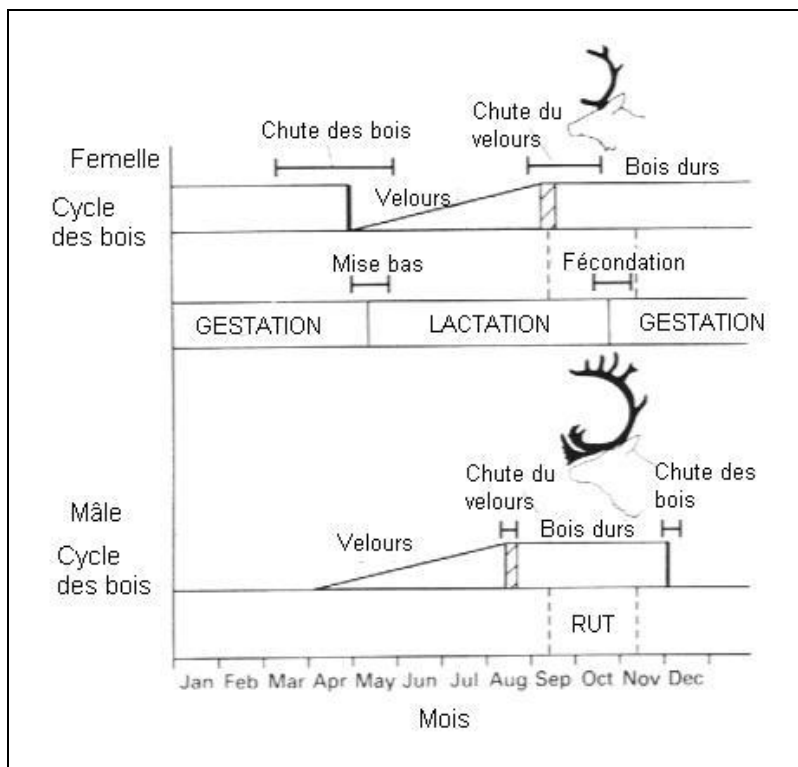


Les bois pèsent environ de 7 à 10 kg et mesurent jusqu'à 120 cm chez les adultes. Les animaux les plus lourds ont les bois les plus grands et les plus lourds. Les mâles les plus lourds (qui peuvent peser jusqu'à 150 kg) peuvent porter des bois de 12 kg. La taille des bois dépend de la quantité de nourriture disponible car leur fabrication coûte beaucoup en minéraux. Chez les rennes, le contenu en calcium et la densité du squelette diminuent pendant la croissance des bois. Les minéraux contenus dans les bois sont donc disponibles en quantité limitée (40).

### III.5.1 Cycle annuel

Les bois sont caducs; ils tombent chaque année et de nouveaux se développent tous les ans à peu près à la même époque (figure 26).

Figure 26 : Cycle annuel des bois chez le renne de Norvège (d'après 37)



Les premiers bourgeons apparaissent vers mars-avril, parfois en mai. Chez les mâles, cela coïncide avec le début de la régénération de l'épithélium testiculaire germinal. Les bois atteignent leur plein développement en été (37).

La chute du velours a lieu entre le 10 août et le 10 septembre. Tout le velours est éliminé en quelques heures. Les rennes frottent leurs bois contre les arbres et les buissons. Le velours est très irrigué et les bois sont alors partiellement couverts de sang. Ils se minéralisent et deviennent ensuite blancs (photo 9). Les bois sont donc nus pendant la période du rut. Les

étalons qui sont alors relativement nerveux et agressifs s'en servent comme armes dans la lutte pour les femelles (37).

Photo 9 : Chute du velours chez un renne (69)



Après le rut, en général vers novembre, les bois des mâles tombent. On rencontre cependant de très grandes variations individuelles ; parfois les bois persistent tout l'hiver et tombent au printemps. Chez les femelles, les bois tombent soit au début de l'hiver si elles ne sont pas gestantes, soit persistent jusqu'à la mise bas au printemps. Les rennes âgés perdent leurs bois plus tôt que les jeunes et que les sujets sous-alimentés. Avec l'âge, le cycle de développement des bois a lieu plus tôt, en particulier la période de la chute du velours et celle des bois (49).

Chez les faons, les premiers bois se développent pendant leur premier été et tombent en hiver. Ce sont des bois très simples, ne comportant qu'un merrain de chaque côté, ils sont rarement ramifiés. Ils se développent longtemps avant la maturité sexuelle. Par la suite, des bois de plus en plus longs et ramifiés se développent chaque année. Ceux des mâles sont généralement plus grands et complexes que ceux des femelles. Les variations individuelles sont très grandes (49).

### III.5.2 Déterminisme hormonal

Comme nous l'avons déjà signalé, les rennes sont les seuls Cervidés chez lesquels les deux sexes portent des bois. Chez les autres chez lesquels seuls les mâles en portent, la ramure est sous dépendance des hormones sexuelles mâles. Nous allons étudier si le déterminisme est le même chez les rennes et quelles sont les hormones responsables du développement des bois chez les femelles.

### III.5.2.1 Mâles

Le déterminisme hormonal de la ramure chez le renne mâle est similaire à celui des autres Cervidés.

La structure des bois des rennes mâles entiers et stérilisés est différente ce qui montre que les hormones sexuelles mâles ont un rôle dans le développement de la ramure. Chez les mâles castrés, la disparition du velours est retardée par rapport aux mâles entiers et souvent incomplète (20, 37, 49).

BUBENIK *et al.* (8) ont étudié la relation entre le cycle de la ramure chez les mâles et les femelles et les concentrations de différentes hormones sexuelles.

La testostérone a un rôle important dans la croissance des bois. Les mâles qui ont les plus fortes concentrations en testostérone sont les plus agressifs et ont les plus grands bois. Les récepteurs aux androgènes des bois répondent relativement lentement à des changements rapides du niveau d'androgènes circulants. La chute du velours a lieu au début de l'augmentation de la concentration plasmatique de testostérone et la chute des bois coïncide avec la chute de la testostérone plasmatique qui a lieu vers fin octobre-début novembre.

Chez les mâles stérilisés, les bois repoussent malgré l'absence de testostérone. Il est donc possible qu'une autre hormone influencée par la photopériode soit impliquée dans la stimulation de la pousse des bois (76).

L'œstradiol pourrait être un stéroïde secondaire impliqué dans le développement de la ramure. Les bois en croissance possèdent des récepteurs à l'œstradiol et un blocage expérimental de ces récepteurs interrompt le processus de minéralisation.

### III.5.2.2 Femelles

Chez les femelles stérilisées, on retrouve les mêmes types d'anomalies que chez les mâles castrés comme un retard dans la disparition du velours qui peut être incomplète. Les bois peuvent tomber tôt pendant l'hiver, peu après la disparition du velours. Parfois, on observe aussi le début de la croissance des nouveaux bois sans que les anciens soient encore tombés (37).

L'étude de BUBENIK *et al.* (8) montre que chez la femelle, la prolactine et la testostérone n'ont aucun rôle dans le cycle des bois. La progestérone ne joue pas un rôle crucial chez la femelle. La chute d'œstradiol en fin de gestation peut participer à la chute des bois mais elle n'est probablement pas la seule cause. Chez les femelles non gestantes, aucune diminution d'œstradiol n'a été constatée avant la chute des bois.

LINCOLN & TYLER (38) ont démontré que chez des femelles ovariectomisées et ayant reçu un implant délivrant de l'œstradiol  $17\beta$  en continu, les bois sont plus lourds et plus ramifiés que chez celles n'ayant pas reçu d'implant. Les femelles traitées présentent un développement des bois similaire à celui de femelles entières. Le retrait de l'implant a causé la chute précoce des bois chez quelques femelles mais la plupart les ont perdus en même temps que les femelles entières. L'œstradiol, ou un de ses métabolites, joue un rôle principal dans l'induction et le maintien de la minéralisation des bois chez la femelle, mais il n'est peut être pas le seul facteur.

Chez les femelles stérilisées, les bois pourraient être sous l'influence d'androgènes d'origine surrénalienne. Les surrénales, en l'absence de gonades, pourraient subir une hypertrophie s'accompagnant d'une augmentation de la synthèse d'androgènes (38).

Pour l'instant, il n'existe donc pas de réponse précise quant au déterminisme hormonal des bois chez les rennes femelles.

### III.5.3 Rôle des bois

#### III.5.3.1 Hiérarchie

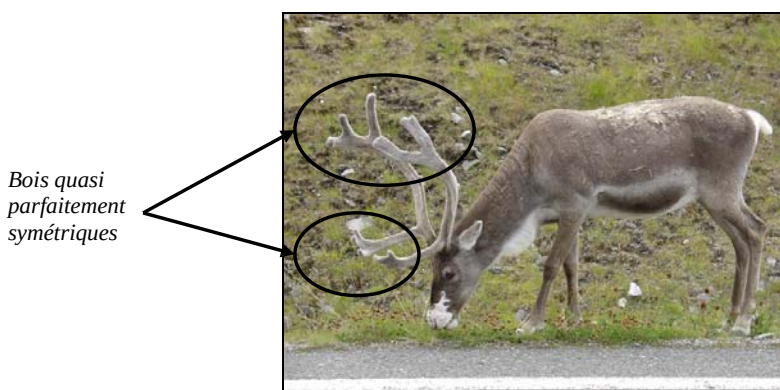
Les bois sont non seulement utilisés comme des armes mais sont aussi importants dans le choix d'un partenaire au moment du rut. La taille et la complexité des bois sont corrélées avec le succès dans les combats et la dominance (34).

Chez les mâles, la perte de la ramure a un rôle important dans la hiérarchie, les mâles sans bois étant relégués en bas de la hiérarchie. Un mâle qui a dominé toutes les femelles lorsqu'il avait ses bois peut être attaqué même par de jeunes femelles quand il ne les a plus. Les sexes vivent généralement séparés, les mâles restant de préférence en périphérie du groupe, sauf pendant la période du rut (22).

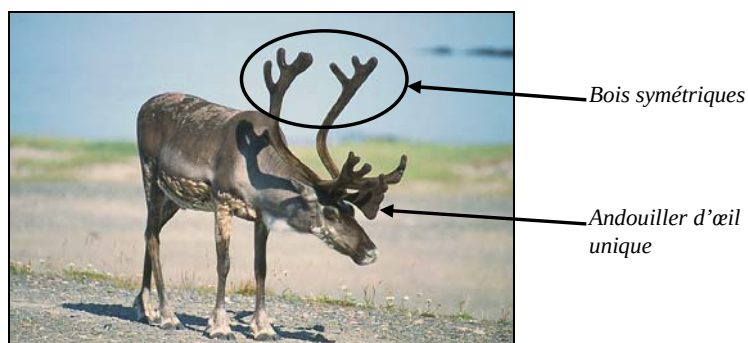
#### III.5.3.2 Choix du partenaire et immunité

Les bois des rennes sont des ornements relativement symétriques (photo 10), excepté la présence parfois d'un andouiller d'œil unique (photo 11).

Photos 10 : Renne aux bois symétriques (29)



Photos 10 : Renne avec un andouiller d'œil (68)

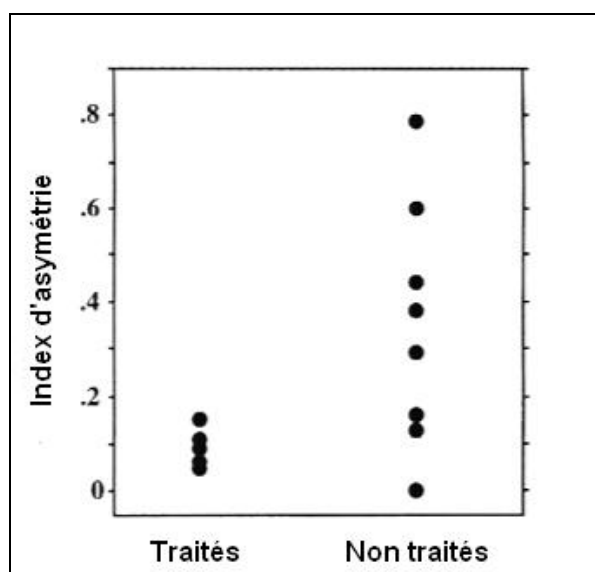


L'expression phénotypique des caractères ornementaux peut dépendre de la qualité de l'individu qui les porte. Le choix du partenaire par ses ornements pourrait conduire à une sélection dirigée sur les ornements et donc une fixation des caractéristiques génétiques de ces derniers. Cependant, si les ornements sont un reflet de caractères héréditaires, une variance génétique additive doit être maintenue. Les organismes infectieux peuvent jouer un rôle important dans le maintien de cette variance car ils se sont développés concomitamment à leur hôte. Ils peuvent donc affecter la capacité des individus à développer leurs ornements (34).

Les ornements symétriques devraient être parfaitement symétriques, étant codés par les mêmes gènes. Cependant, on peut observer des asymétries fluctuantes qui sont définies comme de petites déviations au hasard de la parfaite symétrie bilatérale. Le degré d'asymétrie fluctuante est souvent supérieur dans les caractères ornementaux par rapport aux autres. Ainsi, l'asymétrie des ornements peut être un bon indicateur de la capacité de l'individu à faire face à des facteurs de stress génétiques ou environnementaux (34).

La pression parasitaire est positivement corrélée avec le degré d'asymétrie fluctuante des ornements (figure 27). La présence de nombreux parasites peut augmenter l'asymétrie. La capacité de l'hôte à se défendre contre les parasites dépend de ses capacités immunitaires. Il est très probable que la résistance aux parasites a un support héréditaire chez les Vertébrés. Comme les parasites diminuent la symétrie des ornements, cette symétrie peut être un reflet de la résistance antiparasitaire de l'hôte. Les animaux ayant les ornements les plus symétriques seraient donc plus susceptibles d'être génétiquement plus résistants et donc de transmettre cette résistance à leur descendance (18, 34).

Figure 27 : Symétrie des bois en fonction de la charge parasitaire (d'après 18)



*L'index d'asymétrie est plus faible chez les animaux traités donc moins parasités ce qui signifie que leurs bois sont plus symétriques que ceux des animaux plus parasités.*

LAGESEN et FOLSTAD (34) ont comparé les paramètres immunitaires (numération leucocytaire, gamma-globulines et nombre de nœuds lymphatiques du mésentère abomasal)

de cadavres de rennes destinés à la boucherie avec le nombre de parasites dans l'abomasum de chaque renne et la morphologie des bois. Les paramètres immunitaires sont significativement reliés à l'intensité de l'infestation parasitaire et à l'asymétrie des bois mais pas à leur longueur. La symétrie du merrain dépend du taux d'Immunoglobulines G, de neutrophiles, de basophiles, de lymphocytes et de nœuds lymphatiques et celle du nombre d'andouillers des basophiles et des éosinophiles. Il existe une corrélation positive entre la présence de parasites et l'asymétrie dans la longueur, le volume et le poids des bois mais pas avec l'asymétrie dans le nombre d'andouillers. La réponse immunitaire aux parasites peut donc être signalée par l'asymétrie des bois plutôt que par leur taille.

Ils ont également comparé l'asymétrie des bois (caractère ornemental qui se développe sur quelques mois) avec celle des mâchoires (caractère non ornemental). Ces deux paramètres ne sont pas du tout reliés et l'asymétrie des mâchoires n'est pas corrélée avec l'immunité ou le nombre de parasites. Ainsi, l'asymétrie de caractères ornementaux ne semble pas refléter celle de l'organisme entier mais dépend uniquement des facteurs de stress environnementaux qu'a subis l'animal pendant le développement de ces ornements. Les parasites sont ainsi des facteurs de stress saisonniers qui influencent l'asymétrie des bois, à croissance saisonnière.

Les variations dans l'asymétrie des bois peuvent être expliquées par les fonctions du système immunitaire qui pourraient être importantes dans les interactions hôte-parasite. Le stress dû aux parasites peut avoir une importance majeure dans le développement de bois asymétriques comparé aux autres facteurs de stress environnementaux (18, 34, 40).

Chez les rennes, l'asymétrie fluctuante dans la longueur totale des bois donne des informations sur la charge parasitaire alors que l'asymétrie du merrain et du nombre d'andouillers peut donner des informations sur les fonctions immunitaires importantes dans les interactions hôte-parasite (34).

La lumière influe sur le comportement et la reproduction des rennes. Nous allons maintenant étudier l'alimentation de ces animaux. La composition de la flore au Spitzberg et en Norvège n'est pas identique compte tenu des différences climatiques entre l'archipel et le continent.

## **IV ALIMENTATION**

### **IV.1 Régime alimentaire**

L'une des spécificités du renne est sa capacité à utiliser les lichens pour se nourrir en hiver. Les lichens contiennent des glucides particuliers : la lichenine et l'isolichenine qui sont digestibles pour les rennes (61). Ceux-ci ont besoin de quelques années pour se développer. Or, au Spitzberg, sur une île sur laquelle les rennes ne migrent que très peu entre l'hiver et l'été et où la place disponible est limitée, les lichens n'ont pas le temps de reprendre entre deux saisons de pâture et ont disparu il y a longtemps. Les rennes se sont donc accommodés d'un régime dépourvu de lichen. Les rennes de Norvège et du Spitzberg n'ont donc pas accès au même régime alimentaire, en particulier en hiver.

#### **IV.1.1 Composition de la toundra**

La toundra est la végétation caractéristique de la zone polaire arctique. Le mot vient du finnois "tunturi" qui désigne une étendue plate constituée de quelques bosquets et d'arbres isolés le long des vallées et des points d'eau. Les arbres sont de plus en plus petits en direction du nord puis disparaissent (photos 12 et 13) (75).

Photos 12 et 13 : La toundra en été (19, 51)



## Norvège

La toundra apparaît à la fonte des neiges, lorsque le sol dégèle sur quelques décimètres de profondeur et pour une période assez brève (quelques semaines). La synthèse des protéines végétales ne peut se faire dans des conditions optimales à cause de la courte période lumineuse et du froid. C'est pourquoi on y trouve surtout des arbrisseaux nains (saules, bouleaux, bruyères). Pendant l'été, de nombreuses plantes herbacées poussent là où le sol n'est pas trop pierreux et est alimenté par des débris organiques animaux. Ce sont surtout des plantes à rhizomes ou à bulbes. La toundra est principalement constituée d'espèces vivaces, souvent ligneuses. Dans les creux marécageux poussent des mousses, des lichens, des joncs, du carex. Dans les régions moins humides se développent des rhododendrons, des plantes à baies, des saules, des bouleaux nains. Les mousses constituent le fondement de cette végétation : elles servent d'habitat et de points d'ancrage aux plantes herbacées et aux arbrisseaux et forment un tapis végétal continu. Quand le froid s'intensifie, seuls les lichens et les algues demeurent et les plantes supérieures disparaissent progressivement (75).

## Spitzberg

Environ 60% du Spitzberg sont recouverts de glaciers. Les zones de toundra représentent 7 % de la superficie totale de l'archipel et correspondent à des vallées ou des plateaux dont l'altitude ne dépasse pas 200 m. Cette toundra n'assure une couverture uniforme du sol que dans les secteurs les plus favorables. Ailleurs la végétation est clairsemée et se raréfie à mesure qu'on se dirige vers l'est, pour n'abriter dans les îlots les plus reculés de l'archipel que la saxifrage pourpre, connue en altitude dans les Alpes (61).

La végétation du Spitzberg est composée de 164 espèces de plantes vasculaires qui se développent au niveau du sol et ne dépassent pas 15 cm de haut. Certaines inflorescences n'hésitent pas à se hisser vers le soleil, alors que d'autres restent serrées les unes contre les autres de manière à réduire leur prise au vent et à conserver le rayonnement solaire. Ainsi, lorsque la température de l'air est de  $-12^{\circ}\text{C}$ , il peut faire  $3^{\circ}\text{C}$  sous les feuilles d'un saule nain. Il n'y a pas d'arbres sur l'archipel excepté quelques saules arctiques et à quelques rares endroits, des bouleaux nains (61).

Hormis la contrainte d'un été bref, les plantes à fleur doivent s'adapter à la pauvreté du sol. La colonisation d'un terrain dégagé par le recul d'un glacier nécessite plusieurs décennies. Les espèces sont dites pionnières lorsqu'elles n'ont pas besoin d'une implantation végétale préalable à la leur. Les sels minéraux d'origine marine déposés par les précipitations permettent aux variétés les plus sobres de s'établir sur un sol stérile à condition qu'il soit stable (61).

La saison de croissance des végétaux est courte en Arctique. Elle commence généralement avant la fonte des neiges car les radiations solaires sont suffisantes pour traverser la couche de neige et initier la photosynthèse. Les boutons des fleurs précoces commencent leur développement sous la neige et éclosent aussitôt après le dégel. Les premières fleurs apparaissent ainsi fin juin et s'étiolent en quelques jours. Des espèces tardives attendent le mois d'août pour s'établir, mais globalement aux premiers jours de septembre tout est fané. Les plantes se développent sur une période limitée à deux mois, ou un peu plus dans le meilleur des cas. Malgré des contraintes climatiques particulièrement rudes les végétaux disposent d'un atout : le jour continu (24, 47).

## IV.1.2 Composition de la ration

### IV.1.2.1 Renne de Norvège

La ration du renne de Norvège contient 37 familles de végétaux différentes. Les principales sont des arbustes : bouleaux, saules, des graminées et des carex (tableau 3). En hiver, les rennes mangent des lichens (31,2 % du contenu ruminal), des plantes ligneuses (31,0 %), des bruyères, des arbustes et des mousses (6,7 %). Ils peuvent manger les lichens arboricoles dans les forêts. Au début du printemps, les rennes mangent différentes herbacées et graminées sur les côtes du nord de la Norvège quand la neige recouvre encore la végétation de montagne. En été, ils se nourrissent de graminées, de carex et d'herbacées. La composition de leur ration en fin d'été, quand ils paissent encore la végétation de montagne le long des côtes est très similaire à celle qu'ils ont en hiver dans les pâtures à l'intérieur des terres (30, 41, 44, 61).

Tableau 3 : Principaux végétaux composant la ration du renne de Norvège  
(d'après 30, 41, 44, 75)

| <u>Nom latin</u>                                  | <u>Nom Commun</u> | <u>Nom latin</u>                                    | <u>Nom Commun</u>    |
|---------------------------------------------------|-------------------|-----------------------------------------------------|----------------------|
| <b><u>Lichens</u></b><br>(exclusivement en hiver) |                   | <b><u>Herbacées</u></b><br>(surtout printemps, été) |                      |
| <i>Cladonia spp.</i>                              |                   | <i>Rumex acetosa</i>                                | Oseille des prés     |
| <i>Cetraria nivalis</i>                           |                   | <i>Ranunculus repens</i>                            | Renoncule rampante   |
| <i>Stereocaulon spp.</i>                          |                   | <i>Alchemilla subcrenata</i>                        | Alchémille           |
| <b><u>Arbustes</u></b><br>(toute l'année)         |                   | <b><u>Graminées</u></b><br>(surtout printemps, été) |                      |
| <i>Empetrum spp.</i>                              | Camarine          | <i>Poa pratensis</i>                                | Pâturin des prés     |
| <i>Loiseleuria procumbens</i>                     | Azalée des Alpes  | <i>Deschampsia cespitosa</i>                        | Canche cespiteuse    |
| <i>Vaccinium spp.</i>                             | Airelle           | <i>Festuca rubra</i>                                | Fétuque rouge        |
| <i>Betula pubescens</i>                           | Bouleau pubescent | <i>Agrostis capillaris</i>                          | Agrostide capillaire |
| <i>Salix spp.</i>                                 | Saule             | <i>Phleum alpinum</i>                               | Fléole des alpes     |
|                                                   |                   | <i>Carex spp.</i>                                   | Laïche               |

### IV.1.2.2 Renne du Spitzberg

Sur l'île du Spitzberg, des graminées, des arbustes, des herbacées et des mousses composent le régime alimentaire du renne (tableau 4). Sur l'île de Nordauslandet, le régime est dominé par *Saxifraga oppositifolia*, mais les rennes se nourrissent également de graminées. Dans les zones où les rennes sont installés depuis longtemps, les lichens ont totalement disparu et cependant les rennes survivent pendant l'hiver sans apport de plantes vasculaires. Le régime hivernal est composé de saxifrages (55,0 %), de draves (12,0 %) et de graminées (13,0 %). En été, il est composé de saxifrages (45 %), de graminées (52,5 %) et de saules (15,8 %) (41, 44, 61).

Sur l'île de Nordenskiöld, le régime hivernal est composé principalement de mousses (10 à 54 %) et de graminées (25 à 35,5 %), mais on trouve aussi des saules (4,6 à 16,6 %) et des saxifrages (0 à 48%). En été, le régime est composé de prêles (5,7 à 27,8 %), de graminées (55,1 à 61,2 %) et de saules ( 7,7 à 9,1 %) (61).

Tableau 4 : Principaux végétaux composant la ration du renne du Spitzberg  
(d'après 24, 41, 44, 47, 61)

| <u>Nom latin</u>                           | <u>Nom Commun</u> | <u>Nom latin</u>                                            | <u>Nom Commun</u>             |
|--------------------------------------------|-------------------|-------------------------------------------------------------|-------------------------------|
| <b><u>Graminées</u></b><br>(toute l'année) |                   | <b><u>Herbacées</u></b><br>(toute l'année)                  |                               |
| <i>Poa</i> spp.                            | Pâturin           | <i>Equisetum</i> spp.                                       | Prêle                         |
| <i>Deschampsia</i> spp.                    | Canche            | <i>Saxifraga oppositifolia</i>                              | Saxifrage à feuilles opposées |
| <i>Dupontia</i> spp.                       | Dupontie          | <i>Draba</i> spp.                                           | Drave                         |
| <i>Luzula</i> spp.                         | Luzule            | <b><u>Arbustes</u></b><br>(toute l'année, mais surtout été) |                               |
| <i>Carex</i> spp.                          | Laïche            | <i>Dryas octopetala</i>                                     | Dryade à huit pétales         |
|                                            |                   | <i>Salix polaris</i>                                        | Saule arctique                |

La base du régime alimentaire est la même chez les deux espèces de rennes en été (graminées, herbacées, arbustes). En hiver, les lichens constituent une proportion importante de la ration du renne de Norvège qui doit donc être capable de les digérer ce que peu de ruminants peuvent faire. Les lichens sont par contre totalement absents de la ration hivernale du renne du Spitzberg qui a donc développé une stratégie digestive différente afin de tirer le meilleur parti des faibles ressources que lui offre son habitat.

#### IV.1.3 Recherche de nourriture

En hiver, les rennes doivent creuser la neige pour trouver de la nourriture. Ils peuvent creuser jusqu'à 70 cm de profondeur (30). Les animaux dominants ont tendance à utiliser des trous faits par des animaux dominés. Les faons sont presque totalement dépendants de leur mère pour manger. Ils se nourrissent dans le trou que celle-ci a creusé, alors que partager un trou avec son petit ne coûte pas d'énergie à la mère.. Le partage d'un trou avec sa mère influe sur la perte de poids du faon pendant l'hiver. Le trou est moins souvent pris par un autre faon si la mère est dominante. De plus, les petits dépensent moins d'énergie à creuser s'ils mangent dans le même trou que leur mère. Chez les rennes, le statut de la mère influence en particulier le poids des faons femelles qui ont plus tendance à rester avec leur mère que les mâles. De plus, ces derniers sont généralement plus grands que les femelles et ont donc moins de risques de se faire prendre leur trou par un autre faon (31).

Les rennes de Norvège migrent à la fin de l'hiver et de l'été. La migration automnale est une adaptation aux conditions climatiques. Les hivers sont doux et humides sur la côte mais la neige subit des cycles de fonte et de regel. Une couche de glace très dure se forme donc à la surface du sol. Les rennes ne peuvent alors plus creuser pour rechercher la nourriture enfouie sous la neige. Dans l'intérieur du pays, les températures sont plus basses mais restent stables et le temps est sec. La neige ne subit donc pas ces cycles fonte-regel et reste facile à creuser pour les animaux (72).

Les rennes du Spitzberg sont sédentaires et broutent sur de petites zones d'environ 5 km<sup>2</sup>. Sur les îles, les rennes ne subissent ni les assauts des insectes, ni la pression des prédateurs comme les rennes du continent et la pression des touristes est bien moindre (63, 67).

#### IV.1.4 Appétit

Les rennes dans les zones arctiques et subarctiques doivent faire face à des changements saisonniers dans la disponibilité et la qualité de la nourriture ce qui influence de façon marquée leur équilibre énergétique. En été, ils consomment de grandes quantités de nourriture très riche. L'apport énergétique est supérieur aux besoins et des triglycérides se déposent dans le tissu adipeux. En hiver, ces réserves graisseuses sont mobilisées pour faire face aux conditions nutritionnelles plus austères (35).

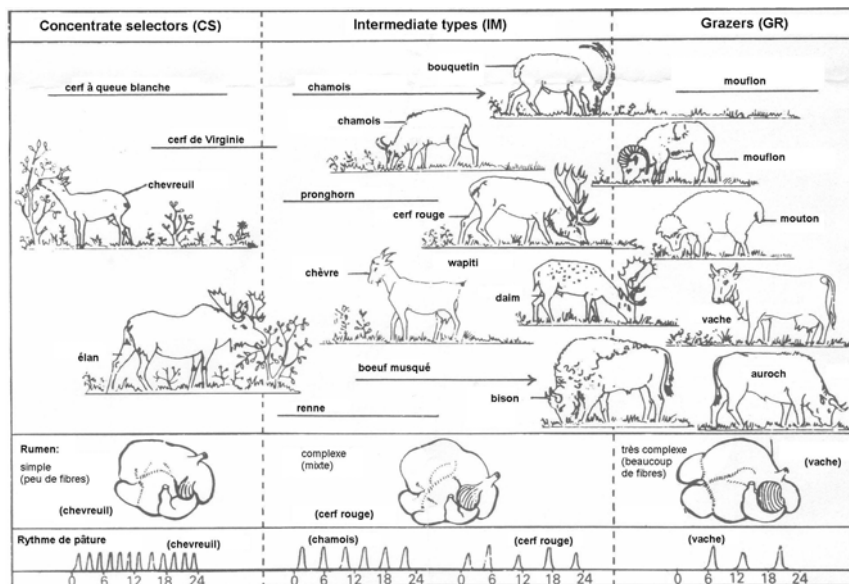
La prise alimentaire des rennes diminue en hiver et atteint un minimum en janvier puis elle augmente jusqu'en août. Les adipocytes atteignent leur taille maximum en octobre et leur taille minimum en mai. La capacité lipogénique d'un adipocyte est le taux d'incorporation de l'acétate dans les lipides de l'adipocyte à la concentration de saturation de l'acétate. La capacité lipogénique des adipocytes est déprimée en hiver. Elle est quasiment nulle en janvier. Elle augmente ensuite et atteint son maximum en août. La lipolyse est stimulée par l'adrénaline. La capacité de lipolyse des adipocytes est haute en automne et au début de l'hiver puis elle diminue rapidement à partir de janvier pour atteindre son minimum en mars. Elle augmente ensuite pendant le printemps et l'été et atteint un maximum en septembre (35).

### IV.2 Stratégies digestives

#### IV.2.1 Anatomie de l'appareil digestif

HOFMANN a classé les ruminants en trois groupes en fonction de l'anatomie du tube digestif : les "grazers" (GR) (mangent des aliments fibreux), les "adaptable intermediate mixed feeders" (IM) et les "concentrate selectors" (CS) (sélectionnent des aliments concentrés en énergie et faibles en fibres) (figure 28). Les rennes sont classés dans les IM. Les IM sont adaptés à des habitats variés, à des conditions climatiques extrêmes et à des changements saisonniers du contenu fibreux des végétaux (23).

Figure 28 : Classification des ruminants selon HOFMANN (d'après 23)

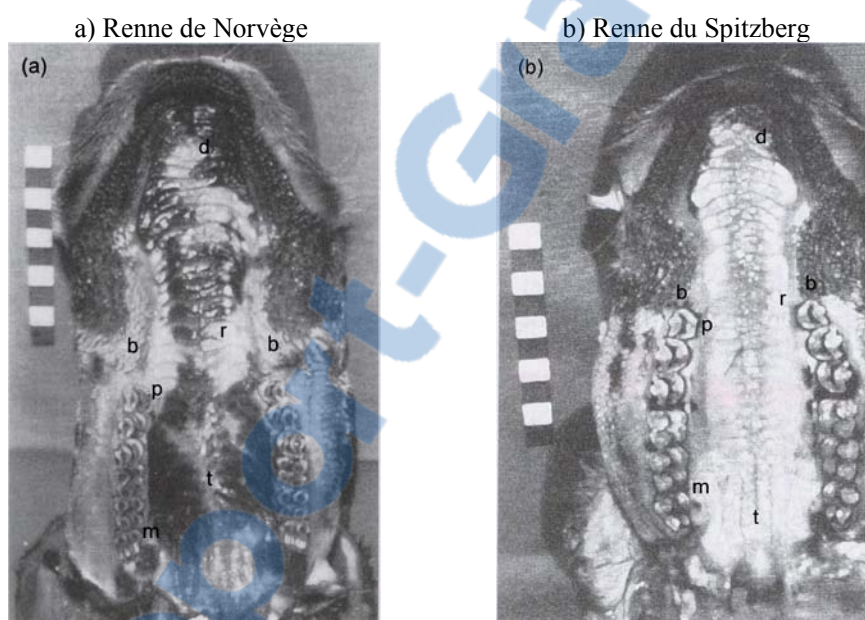


#### IV.2.1.1 Préhension et mastication

Le crâne et les mandibules du renne de Norvège sont significativement plus longs et le museau plus large que ceux du renne du Spitzberg. Le palais est long et étroit, mais plus chez le renne de Norvège. Les incisives sont larges, également plus chez le renne de Norvège (photos 14 et 15) (45).

La structure de la bouche du renne indique que cette espèce a évolué vers un régime sélectif pour utiliser au mieux les plantes de haute qualité qui sont disponibles pendant le court été arctique. Les lèvres larges, les mâchoires pointues et les incisives proéminentes indiquent que le renne se nourrit de façon sélective parmi les graminées, les carex, les herbacées et les arbustes nains qui sont de très petite taille et proches du sol, en général ne dépassant pas 2 cm de haut dans les prairies de la toundra. Le renne du Spitzberg a un museau plus étroit que le renne de Norvège indiquant qu'il est certainement encore plus sélectif. Les muscles masséters qui permettent le mouvement de mastication sont assez peu développés chez le renne du Spitzberg et ne représentent que 0,13 – 0,15 % du poids vif comparés à 0,26 % chez le mouton qui est classé parmi les GR. Les rennes n'ont pas besoin de mâcher autant leur nourriture que les GR, celle-ci étant plus riche et moins fibreuse et ne nécessitant que d'être écrasée pour libérer son contenu (45).

Photos 14 et 15 : Aspect ventral du crâne montrant le palais dur (45)



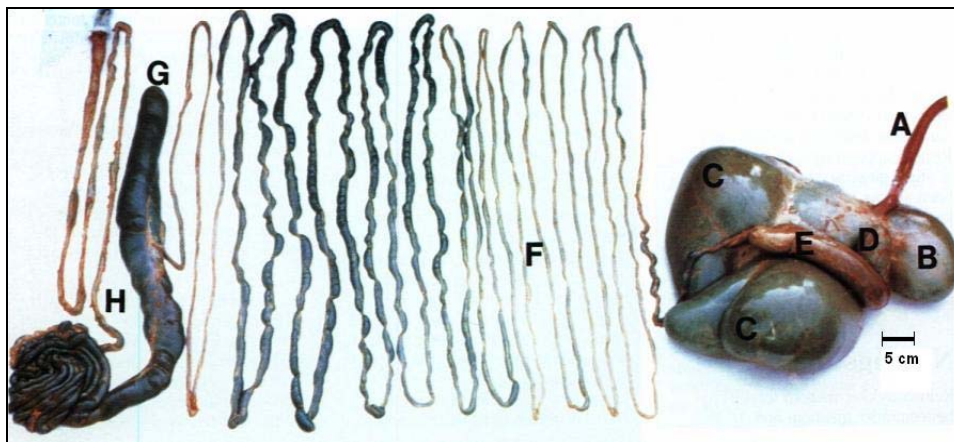
*b : papilles buccales, d : bourrelet gingival, p : prémolaire crâniale, m : molaire crâniale, r : palais dur, t : palais mou. Echelles : intervalles de 1 cm.*

#### IV.2.1.2 Tube digestif

Le renne possède comme tout ruminant un estomac divisé en quatre compartiments : le rumen, le réticulum, l'omasum et l'abomasum (photo 16). La longueur totale des intestins est d'un peu plus de 30 mètres. Le renne possède deux sites où se font les fermentations : la

chambre de fermentation proximale est composée du réticulo-rumen, la chambre distale est composée de l'intestin grêle et du cæcum (61).

Photo 16 : Tube digestif du renne (42)



A : œsophage      B : réticulum      C : rumen      D : omasum  
E : abomasum      F : intestin grêle      G : côlon      H : rectum

Le renne du Spitzberg a tendance à avoir un rumen plus grand que le renne de Norvège en hiver. Le contenu ruminal représente 13,8 % du poids vif en hiver chez les rennes de Norvège femelles et 21 % chez ceux du Spitzberg. De même, l'omasum représente de 0,54 à 0,80 % du poids vif chez le renne du Spitzberg et seulement 0,22 % chez le renne de Norvège. L'intestin du renne du Spitzberg est plus court que celui du renne de Norvège (tableau 5) (61).

Tableau 5 : Longueur du corps et des intestins chez le renne du Spitzberg et le renne de Norvège en hiver (d'après 61)

|                                                 | <b>Renne du Spitzberg</b> | <b>Renne de Norvège</b> |
|-------------------------------------------------|---------------------------|-------------------------|
| <b>Sexe et nombre d'animaux</b>                 | Femelles, n = 4           | Femelles, n = 12        |
| <b>Longueur du corps en cm (LC)</b>             | 148 ± 9**                 | 154 ± 9**               |
| <b>Longueur totale des intestins en cm (TI)</b> | 2425 ± 134*               | 3170 ± 320*             |
| <b>Longueur de l'intestin grêle en cm (IG)</b>  | 1635 ± 111*               | 2180 ± 780*             |
| <b>Longueur du côlon en cm (C)</b>              | 790 ± 66**                | 980 ± 140**             |
| <b>TI/LC</b>                                    | 16,4*                     | 20,6*                   |
| <b>IG en % de TI</b>                            | 67,5                      | 68,8                    |
| <b>C en % de TI</b>                             | 32,5                      | 30,9                    |
| <b>C/IG</b>                                     | 0,48                      | 0,45                    |

moyennes ± SD.

Différences entre les espèces : \* : différence significative,  $p < 0,05$  ; \*\* : différence non significative

La taille de la chambre de fermentation distale augmente quand la proportion d'hémicellulose dans la ration augmente. Ceci permet au renne de s'adapter aux changements saisonniers de disponibilité et de qualité de la nourriture. Cependant, le système digestif a besoin de temps pour s'adapter et les rennes ne peuvent digérer les fibres au-delà d'une certaine limite. La chambre de fermentation distale est beaucoup plus grande chez le renne du Spitzberg que chez le renne de Norvège à la fois en hiver et en été. Le rapport poids humide des ingestas dans la chambre de fermentation distale sur celui des ingestas du rumen est de 1/19 en été et 1/15 en hiver chez le renne de Norvège et de 1/10 et 1/7 en été et en hiver chez le renne du Spitzberg. Ces différences suggèrent que même si les rennes sont classés parmi les IM, le renne du Spitzberg est relativement proche des CS (61).

En hiver, le poids à la fois du contenu de l'omasum et de l'organe lui-même et sa surface d'absorption diminuent chez le renne de Norvège alors qu'il y a peu de différence chez le renne du Spitzberg (tableau 6). L'omasum est un lieu d'absorption des nutriments et de l'eau. Sa surface d'absorption est donc plus intéressante à étudier que son seul poids. L'omasum aurait également un intérêt chez les animaux qui mangent un régime riche en fibres. Enfin, une autre fonction de l'omasum serait d'augmenter le transport des ingestas depuis le réticulum par un phénomène d'aspiration ou de pompe musculaire. La plus grande taille de l'omasum et le plus grand diamètre de l'orifice réticulo-omasal chez le renne du Spitzberg que chez le renne de Norvège en hiver pourraient permettre un passage plus rapide des ingestas depuis le réticulo-rumen. Chez le renne de Norvège, l'omasum est un organe dynamique et adaptable selon la saison (46).

**Tableau 6 : Variations saisonnières du poids de l'omasum et de sa surface d'absorption chez les rennes de Norvège et du Spitzberg (d'après 46)**

|                                                               |                                                      | Renne du Spitzberg |                   | Renne de Norvège  |                   |
|---------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|--------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
|                                                               |                                                      | Septembre          | Avril             | Septembre         | Mars              |
| <b>Sexe et nombre d'animaux</b><br>(femelles non allaitantes) |                                                      | Femelles<br>n = 6  | Femelles<br>n = 4 | Femelles<br>n = 6 | Femelles<br>n = 6 |
| <b>Poids vif (kg)</b>                                         |                                                      | 72,1*              | 46,4*             | 65,9**            | 59,8**            |
| <b>Omasum</b>                                                 | <b>Poids total en g</b>                              | 466,8**            | 477,0**           | 533,7*            | 205,2*            |
|                                                               | <b>Poids de l'organe vide en g</b>                   | 167,5**            | 107,0**           | 225,3*            | 111,9*            |
|                                                               | <b>Poids du contenu en g</b>                         | 314,3**            | 370,0**           | 383,7*            | 117,8*            |
|                                                               | <b>Surface d'absorption totale en cm<sup>2</sup></b> | 2300,5**           | 2022,8**          | 2200,6*           | 1181,0*           |

La variabilité des moyennes n'est pas détaillée dans l'article.

Différences entre les saisons : \* : différence significative,  $p < 0,05$  ; \*\* : différence non significative

La capacité des microorganismes de la chambre de fermentation distale à produire de l'énergie chez le renne du Spitzberg dépend de la qualité de la nourriture et pas de sa quantité. L'énergie produite au niveau de la chambre de fermentation distale représente une part moindre de l'énergie totale chez le renne de Norvège comparé au renne du Spitzberg. Le renne du Spitzberg est davantage capable d'activer la fermentation dans la chambre distale que le renne de Norvège (tableau 7) (61).

Tableau 7 : Production d'énergie par la chambre de fermentation distale en pourcentage de la production totale du tube digestif chez les rennes de Norvège et du Spitzberg (d'après 61)

|                           | Eté   | Hiver |
|---------------------------|-------|-------|
| <b>Renne de Norvège</b>   | 3,1 % | 1,5 % |
| <b>Renne du Spitzberg</b> | 17 %  | 2,7 % |

#### IV.2.2 Flore microbienne

Les rennes sont des ruminants et donc dépendent des populations bactériennes, fongiques et protozoaires de leurs chambres de fermentation pour utiliser les aliments, tout au long de l'année. Les microorganismes du rumen et de la chambre de fermentation distale produisent des acides gras volatils riches en énergie : acides acétique, butyrique et propionique, qui sont absorbés à travers les parois ruminale et intestinale et sont utilisés comme source d'énergie par le renne. Ces acides gras volatils représentent environ 60 à 70 % de l'énergie utilisée par les ruminants (44, 61).

##### IV.2.2.1 Rumen

La population du rumen est principalement composée de bactéries ( $10^{10}$  -  $10^{11}$ /mL) (anaérobies, méthanogènes), de protozoaires ciliés ( $10^4$  -  $10^6$ /mL) (6 espèces) et de champignons. On peut également trouver des protozoaires flagellés, des amibes et des bactériophages. Il y a  $10^4$  à  $10^5$  bactéries méthanogènes par mL en été et  $10^7$ /mL en hiver. Les différents types de bactéries retrouvés dans le rumen sont présentés avec leurs substrats dans le tableau 8 (43, 61).

Tableau 8 : Substrats majeurs des bactéries isolées dans le rumen du renne (d'après 44)

| Bactérie                         | Substrat                                       |
|----------------------------------|------------------------------------------------|
| <i>Butyrivibrio fibrisolvens</i> | pectine, hémicellulose, cellulose, amidon      |
| <i>Selenomonas</i> spp.          | glucides non structuraux, amidon               |
| <i>Lachnospira multiparus</i>    | glucides non structuraux, pectine              |
| <i>Lactobacillus</i> spp.        | glucides non structuraux, amidon               |
| <i>Megasphaera elsdenii</i>      | amidon, lactate, glucides non structuraux      |
| <i>Prevotella ruminicola</i>     | hémicellulose, xylane, pectine, amidon         |
| <i>Ruminobacter amylophilus</i>  | amidon, glucides non structuraux               |
| <i>Fibrobacter succinogenes</i>  | cellulose                                      |
| <i>Ruminococcus albus</i>        | cellulose, xylane                              |
| <i>Ruminococcus flavefaciens</i> | cellulose, xylane                              |
| <i>Streptococcus bovis</i>       | amidon, amylopectine, glucides non structuraux |
| <i>Succinivibrio</i> spp.        | pectine, glucides non structuraux              |
| <i>Eubacterium</i> spp.          | glucides non structuraux, xylane               |

#### Localisation des microorganismes

Les microorganismes se trouvent soit dans le fluide ruminal, soit sont associés aux particules alimentaires ou aux parois du rumen. Les bactéries qui adhèrent à la paroi du rumen

sont différentes de celles qu'on trouve dans le jus ruminal. Les bactéries uréolytiques qui adhèrent à la paroi jouent un rôle important chez les ruminants qui recyclent l'azote comme le renne en fournissant de l'ammoniac aux bactéries du jus qui l'utilisent pour la synthèse de protéines. Chez le renne du Spitzberg, seulement 30% de la surface épithéliale du rumen est recouverte par des bactéries adhérentes en été et 10 % en hiver, comparé à 75 % chez le bétail domestique. Ces bactéries adhérentes sont principalement du genre *Ruminococcus* (44).

### Digestion des lichens

Les bactéries attaquent et digèrent les lichens en passant par la lumière des hyphae fongiques mais pas par la surface. Les bactéries du rumen pénètrent dans les végétaux via la cuticule par les stomates ou les failles causées par la mastication et atteignent les couches cellulaires profondes de l'épiderme, le mésophylle, la gaine périvasculaire et le phloème qu'elles digèrent (1).

La concentration des bactéries du rumen est dix fois supérieure près des particules végétales par rapport au jus ruminal. Les bactéries se fixent aux particules végétales dès leur entrée dans le rumen et y restent aussi longtemps que les parties les moins digestibles (44).

### Variation en fonction du régime et de la saison

La diversité et l'importance de la population du rumen dépend de la composition du régime alimentaire du renne (tableau 9). Elles diminuent si le renne n'est nourri qu'avec un seul type d'aliment.

Tableau 9 : Nombre moyen de bactéries dans le jus de rumen. (d'après 46, 61)

|                                                 | Nombre de bactéries x 10 <sup>8</sup> /mL<br>de jus ruminal |
|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|
| <b>Pâturage d'été (Norvège)</b>                 | 6,4 - 9,9                                                   |
| <b>Pâturage d'hiver (Norvège)</b>               | 5,2 - 35                                                    |
| <b>Après un jeûne de 4 jours (Norvège)</b>      | 0,09 - 0,1                                                  |
| <b>Nourri exclusivement au lichen (Norvège)</b> | 26 -39                                                      |
| <b>Pâturage d'été (Spitzberg)</b>               | 209 ± 126*                                                  |
| <b>Pâturage d'hiver (Spitzberg)</b>             | 36 ± 29*                                                    |

\* moyennes ± SD.

Elles dépendent également de la composition chimique des végétaux qui varie en fonction de la saison. Les quantités de protéines et de glucides non structuraux diminuent pendant l'automne et l'hiver alors que celles des glucides structuraux comme la cellulose et l'hémicellulose augmentent. Les protéines stimulent la croissance bactérienne, en particulier pour les bactéries adhérentes aux particules alimentaires. Les bactéries du fluide ruminal dépendent plus de la quantité de glucides non structuraux. Les rennes ayant une ration relativement faible en glucides non structuraux comparé aux ruminants domestiques, leur population bactérienne dans le fluide est cinq fois inférieure à celle des autres ruminants (1).

Chez le renne du Spitzberg, la population bactérienne en hiver représente 17 à 25 % de celle en été (tableau 8). Cependant, elle reste élevée par rapport à la population microbienne de ruminants domestiques et est probablement influencée par l'augmentation du temps de rétention ruminal des particules fibreuses des végétaux en hiver (44, 61).

Les bactéries du rumen chez le renne de Norvège ont tendance à augmenter entre l'été et l'hiver ce qui peut être dû aux lichens que les rennes mangent en hiver et qui augmentent la disponibilité d'énergie digestible dans le rumen. La quantité est cependant bien inférieure à celle observée chez le renne du Spitzberg (tableau 9) (44).

#### Variation en fonction des quantités ingérées

La quantité d'aliments ingérés joue également un rôle dans la diversité et l'importance de la population bactérienne ruminale. Le jeûne limite la croissance des bactéries et le maintien de la fermentation microbienne est compromis. Un jeûne de 4 jours entraîne une diminution de 99 % de la population bactérienne du fluide ruminal et une plus faible diminution de la population bactérienne attachée aux particules alimentaires dans le rumen, ce qui peut s'expliquer par un temps de rétention des particules plus long que celui du fluide. Après 4 jours de jeûne, le contenu en matière sèche du rumen diminue de 14 à 3 % et le pH augmente de 6,6 à 7,6 (1, 44, 61, 65).

#### Potentiel cellulolytique

La capacité des bactéries à se fixer sur les végétaux et à détruire les parois cellulaires est le premier stade essentiel dans les processus digestifs du rumen (44).

La cellulolyse chez le renne de Norvège est maintenue à un haut niveau en hiver grâce à une croissance bactérienne importante due à l'apport substantiel de lichens très digestibles. Les lichens sont une source importante d'énergie métabolisable et permettent le maintien d'une surface d'absorption ruminale importante en hiver en stimulant la fermentation microbienne grâce aux glucides non structuraux. L'apport de lichens influence aussi probablement le gradient de diffusion de l'urée à travers la paroi ruminale et le recyclage de l'azote qui alimente l'environnement microbien du rumen en ammoniac pendant l'hiver. (43, 44).

Les bactéries cellulolytiques représentent 35 % de la population du rumen du renne du Spitzberg en hiver et 14,6 % en été. Elles contribuent à la dégradation des fibres de la ration même si elles ne sont pas très efficaces. Les bactéries dominantes *Butyrivibrio fibrisolvens* représentent 21,7 % de la population bactérienne en été et 30,3 % en hiver. Parmi ces bactéries, 44 et 60 % respectivement sont cellulolytiques et représentent 9,5 et 18,2 % de la population bactérienne. Ce grand nombre de bactéries cellulolytiques en hiver représente une importante adaptation au régime fibreux, mais à cause d'une disponibilité réduite d'azote non protéique et d'énergie digestible, la dégradation n'est pas aussi efficace que celle dans le rumen du renne de Norvège permise en hiver par les lichens. Le gros rumen, l'importante population de bactéries cellulolytiques chez le renne du Spitzberg et peut être le long temps de rétention ruminal autorisent cependant un plus grand degré de digestion des végétaux fibreux en hiver et représentent une adaptation à un régime hivernal sans lichen (43, 44).

La destruction par les enzymes microbiennes des composants complexes de végétaux dans le rumen résulte en la création de produits de fermentation comme des acides gras volatiles, du CO<sub>2</sub> et du CH<sub>4</sub>. Le taux de production ruminale d'acides gras volatils dépend des qualités fibreuses des végétaux. Le renne de Norvège consomme beaucoup de lichens en

hiver, ce qui lui permet de maintenir une production d'acides gras volatils quasi identique entre l'été et l'hiver. Chez le renne du Spitzberg en hiver, le régime plus fibreux et beaucoup moins énergétique, a pour conséquence une production ruminale d'acides gras volatils très réduite en hiver par rapport à l'été (44, 45, 61).

#### IV.2.2.2 Intestins

La fragmentation des particules de nourriture doit être suffisante pour permettre le fonctionnement de la digestion microbienne et la sortie des particules alimentaires du réticulo-rumen. Les particules doivent avoir une taille comprise entre 1 et 2 mm ce qui peut avoir une influence sur la durée et le nombre de repas quotidiens (66).

Les rennes ont des densités bactériennes très faibles, voire des conditions stériles, au niveau de la muqueuse de la partie proximale du jéjunum et la composition bactérienne sur cette muqueuse est très variable. Il est peu probable que le maintien d'une muqueuse fonctionnelle dans l'intestin grêle nécessite une population bactérienne indigène chez le renne comme c'est le cas chez d'autres Mammifères. La concentration en bactéries dans le jéjunum augmente entre la partie proximale et la partie distale, ce qui peut être dû à une diminution de la motilité le long du jéjunum et ainsi une amélioration des conditions de croissance au fur et à mesure qu'on s'éloigne du pylore (62).

La plupart des bactéries présentes dans le jéjunum sont les mêmes que celles retrouvées dans le jus ruminal. Les bactéries ruminales sont digérées dans l'abomasum par des sécrétions acides, de la pepsine et du lysozyme qui détruit les parois des bactéries et ainsi accélère leur digestion. Certaines bactéries qui sont en très faible quantité dans le jus ruminal, survivent à l'acidité de l'abomasum et sont capables de s'établir dans la muqueuse de l'intestin grêle, ce qui explique qu'on les y retrouve en plus grande quantité (61, 62).

La sécrétion d'acide chlorhydrique dans l'abomasum peut être suffisamment importante pour empêcher presque complètement la survie des bactéries. Un régime riche en protéines favorise cette sécrétion d'acide chlorhydrique. Ainsi les rennes qui se nourrissent principalement de lichens qui sont pauvres en protéines (jusqu'à moins de 4 % de la matière sèche) ont une sécrétion acide plus faible et une population bactérienne jéjunale plus importante que les rennes qui n'en consomment pas ou moins (62).

Les différences qu'on peut observer entre les rennes quant à la concentration bactérienne jéjunale peuvent être également dues à des différences dans le flux des ingestas dans l'intestin grêle qui dépend de l'anatomie du tube digestif et de la composition de la ration. Ce flux varie également en fonction de la région du tube digestif selon la composition chimique et physique de la ration, la consommation d'eau et les sécrétions salivaires et intestinales (62).

Enfin, certains végétaux de la ration pourraient contenir des acides organiques et des huiles qui inhibent la croissance et réduisent le nombre des bactéries dans l'intestin grêle, comme par exemple *Vaccinium vitisidaea* et *Betula nana*. L'acide usnique et quelques autres acides organiques faibles qu'on trouve dans les lichens peuvent être des agents qui inhibent la croissance bactérienne. Une faible densité bactérienne peut avoir des effets positifs sur la digestion et l'absorption des nutriments dans l'intestin (61, 62).

Néanmoins, l'importance de la chambre de fermentation distale où se trouvent donc des bactéries qui dégradent les fibres et la cellulose et produisant des acides gras volatiles est faible pour le renne. Chez le renne de Norvège, cette production est faible et ne représente que 3,1% et 1,5% de la production totale d'acides gras volatiles en été et en hiver respectivement (61).

Le régime des rennes est globalement beaucoup moins varié et surtout moins énergétique à la fois à cause de sa composition et de sa disponibilité que celui du bétail de nos régions. Les rennes sont cependant capables d'en tirer au maximum parti de différentes manières selon la présence ou non de lichens en hiver. Les rennes sont d'ailleurs chassés et élevés depuis longtemps principalement pour leur viande, assurant ainsi la subsistance de nombreux peuples du Nord.



## CONCLUSION

Les rennes de Norvège et du Spitzberg seraient les descendants de *Rangifer tarandus guettardi*. Ils ont évolué chacun de leur côté depuis longtemps, séparés par la mer de Barents. Le climat est sensiblement le même dans les deux localisations, cependant plus froid au Spitzberg. Les stratégies thermorégulatrices de ces deux espèces en été et en hiver sont quasiment identiques, le renne du Spitzberg disposant seulement d'une fourrure plus isolante en hiver. Le fait que le Spitzberg soit une île impose un certain confinement aux rennes qui y vivent ce qui influe beaucoup sur leur comportement et leur alimentation. Ils ne migrent pas et ont dû trouver un moyen de rentabiliser les ressources alimentaires moins énergétiques que les lichens que toutes les autres espèces de rennes mangent en hiver.

Les rennes sont des animaux qui font partie intégrante de la culture des peuples du Nord. Les rennes de Norvège ont été domestiqués il y a environ 300 à 400 ans. Ces rennes sont élevés en semi liberté par les Sâmes qui vivent dans le Nord de la Norvège. Les rennes sont élevés principalement pour la production de viande, la traite a été abandonnée. Les bois et les peaux sont actuellement utilisés surtout dans l'artisanat traditionnel destiné au tourisme. Les éleveurs suivent les animaux dans leurs migrations et les rassemblent en général deux fois par an au printemps et à l'automne pour sélectionner les animaux à abattre. L'élevage du renne est une source de revenus très importante pour les Sâmes de Norvège. Cependant cet élevage est rendu de plus en plus difficile par l'aménagement des zones rurales, la construction de routes et le développement du tourisme.



**Rapport-Gratuit.com**

# BIBLIOGRAPHIE

1. AAGNES TH, BLIX AS, MATHIESEN SD. Food intake, digestibility and rumen fermentation in reindeer fed baled timothy silage in summer and winter. *J. Agric. Sci.*, 1996, **127**, 517-523.
2. ANONYME. Renne ou Caribou. In : *Terra Nova. Monde Animal. Mammifère*. [en ligne], 14 Décembre 2005 [<http://www.dinosoria.com/renne.htm>] (consulté le 2 avril 2007).
3. BASKIN LM. The causes of calf mortality. *Acta Zool. Fennica*, 1983, **175**, 133-134.
4. BLIX AS, JOHNSEN HK. Aspects of nasal heat exchange in resting reindeer. *J. Physiol.* 1983, **340**, 445-454.
5. BLIX AS, JOHNSEN HK, MERCER JB. On nasal heat exchange and the structural basis for its regulation in reindeer. *J. Physiol.* 1983, **343**, 108-109.
6. BLIX AS, JOHNSEN HK, MERCER JB. Central control of thermal balance in Norwegian reindeer. *J. Physiol.* 1983, **343**, 109-110.
7. BRODER LUND E, OZOLS G. *La côte et les fjords de Norvège*. Bergen (Norvège) : European Cruise Service, 2003. Carte distribuée par l'office du tourisme de Norvège.
8. BUBENIK GA, SCHAMS D, WHITE RJ, ROWELL J, BLAKE J, BARTOS L. Seasonal levels of reproductive hormones and their relationship to the antler cycle of male and female reindeer (*Rangifer tarandus*). *Comp. Biochem. Physiol. B*, 1997, **116** (2), 269-277.
9. CONSTANTINESCU-WAPLER-ELIAN D, LEYNAUD D. *Intérêt de l'étude de la progestérone dans le diagnostic de gestation chez le renne (Rangifer tarandus tarandus)*. Thèse Méd. Vét., Lyon, 2003, 71p.
10. COUNE P. Rennes du Spitzberg, femelle et jeune, *Rangifer tarandus platyrhynchus*. In : *Polystyle. Voyages. Spitzberg. Faune*. [en ligne] Eté 2000 [<http://www.orni.to/polystyle/html/voyages/spitzberg/mammiferespitzberg/pages/renne3.htm>], (consulté le 2 avril 2007).
11. CRIGEL MH, BALLIGAND M, HEINEN E. Les bois de cerf : revue de littérature scientifique. *Ann Méd Vét*, 2001, **145**, 25-38.
12. CUYLER C, ØRISTLAND N. Do seasonal changes in Svalbard reindeer fur have relevance for heat transfer? *Rangifer*, 2002, **22** (2), 133-142.
13. DRION PV, HANZEN C, WIRTH D, BECKERS JF, LEBOEUF B, ROPSTAD E, BALLIGAND M, BAUVIR E, GABRIEL A, COLLIN B. Physiologie de la reproduction et endocrinologie chez les cervidés : une revue. *Ann Méd Vét*, 2003, **147**, 291-313.
14. ELORANTA A, TIMISJÄRVI J, NIEMINEN M, LEPPÄLUOTO J, VAKKURI O. Seasonal onset and disappearance of diurnal rhythmicity in melatonin secretion in female reindeer. *Amer. Zool.*, 1995, **35**, 203-214.
15. ESPMARK Y. Rutting behaviour in reindeer (*Rangifer tarandus L.*). *Anim. Behav.*, 1963, **12**, 159-163.
16. FEDRY C. *Le renne (Rangifer tarandus tarandus), animal de rente: particularités physiologiques, pathologie et élevage*. Thèse Méd. Vét., Lyon, 2007, 94 p.

Mis en forme

17. FOLKOW LP, MERCER JB. Partition of heat loss in resting and exercising winter- and summer-insulated reindeer. *Am. J. Physiol.*, 1986, **251**, R32-R40.
18. FOLSTAD I, ARNEBERG P, KARTER AJ. Antlers and parasites. *Oecologia*, 1996, **105**, 556-558.
19. FUELLING O. Reindeer In : KAULE G, HOLZ B. *Lacope. Gallery. Sapmi, Fennoscandia*. [en ligne], Octobre 2002 [[http://144.41.253.33/lacope/gallery/gallery/sapmi/2004\\_06\\_30\\_OFuelling\\_442\\_4286](http://144.41.253.33/lacope/gallery/gallery/sapmi/2004_06_30_OFuelling_442_4286)] (consulté le 2 avril 2007).
20. GEIST V. *Deer of the world*. Shrewsbury (UK) : Swan Hill Press, 1999, 421p.
21. HENSEL H. Adaptation to cold. In : HAFEZ ESE. *Adaptation of Domesticated Animals*. Philadelphia : Lea & Febiger, 1968, 183-193.
22. HIROTANI A. Social organization of reindeer (*Rangifer tarandus*) with special reference to relationship among females. *Can. J. Zool.*, 1990, **68**, 743-749.
23. HOFMANN RR. Anatomy of the gastro-intestinal tract. In: *The ruminant animal – Digestive Physiology and Nutrition*. Prentice Hall, New Jersey: DC Churchill editor, 1988, 2, 14.
24. HUSSENET E. *Spitzberg. Vision d'un baladin des glaces*. Paris (France) : Transboréal, 1997, 128p.
25. JOHNSEN HK, FOKOW LP. Vascular control of brain cooling in reindeer. *Am. J. Physiol.*, 1988, **254** : 5, R730-R735.
26. JOHNSEN HK, MERCER JB. Kuldetoleranse og temperaturregulering hos rein. 1993, *Ottar*, **195**, 32-37.
27. JOHNSEN HK, BLIX AS, JØRGENSEN L, MERCER JB. Vascular basis for regulation of nasal heat exchange in reindeer. *Am. J. Physiol.*, 1985, **249** : 5, R617-R623.
28. JOHNSON E. Seasonal adaptative coat changes in mammals. *Acta Zool. Fennica*, 1984, **171**, 7-12.
29. KINGSMILL G, KINGSMILL K. Russia and Mongolia Overland #6. In: *The Kingsmill's Overland Adventures*. [en ligne], Mise à jour le 16 août 2004 [[http://dreamers1.com/russia/North\\_Cape/European\\_Russia\\_Pictures.htm](http://dreamers1.com/russia/North_Cape/European_Russia_Pictures.htm)] (consulté le 2 avril 2007).
30. KLEIN DR. Range ecology and management – Advances since the Second Reindeer/Caribou Symposium. *Acta Zool. Fennica*, 1983, **175**, 7-10.
31. KOJOLA I. Mother's dominance status and differential investment in reindeer calves. *Anim. Behav.*, 1989, **38**, 177-185.
32. KOJOLA I. Reproductive status and differential response to attacking insects in female reindeer. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 1991, **32**, 91-93.
33. KUROSHIMA A. Brown adipose tissue thermogenesis as physiological strategy for adaptation. *Jpn. J. Physiol.*, 1993, **43** : 2, 117-139.
34. LAGESEN K, FOLSTAD I. Antler asymmetry and immunity in reindeer. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1998, **44**, 135-142.
35. LARSEN TS, NILSSON NÖ, BLIX AS. Seasonal changes in lipogenesis and lipolysis in isolated adipocytes from Svalbard and Norwegian reindeer. *Acta Physiol. Scand.*, 1985, **123**, 97-104.

36. LE BESNERAIS-LEMAIRE A. *Le renne au paléolithique supérieur*. Thèse Méd. Vét., Alfort, 2003, 113 p.
37. LINCOLN GA, TYLER NJC. Role of gonadal hormones in the regulation of the seasonal antler cycle in female reindeer, *Rangifer tarandus*. *J. Reprod. Fertil.*, 1994, **101**, 129-138.
38. LINCOLN GA, TYLER NJC. Role of œstradiol in the regulation of the seasonal antler cycle in female reindeer, *Rangifer tarandus*. *J. Reprod. Fertil.*, 1999, **115**, 167-174.
39. MAKAROV V. Regional : Russian settlements on Svalbard In : Russia.no - *Russian-Norwegian Directory*. [en ligne], 2002 (Modifié en Septembre 2006) [<http://www.russia.no/regional/svalbard/svalbard-map-4.jpg>], (consulté le 2 avril 2007).
40. MARKUSON E, FOLSTAD I. Reindeer antlers : visual indicators of individual quality ? *Oecologia*, 1997, **110**, 501-507.
41. MATHIESEN SD. *Comparative aspects of digestion in reindeer*. PhD thesis, University of Tromsø. 1999. 56p.
42. MATHIESEN SD, AAGNES TH, SØRMO W. Reinens ernæring og fordøyelse. 1993, *Ottar*, **195**, 11-18.
43. MATHIESEN SD, ORPIN CG, BLIX AS. Rumen microbial adaptation to fiber digestion in Svalbard reindeer. *Can. J. Anim. Sci.*, 1984, **64** (suppl.), 261-262.
44. MATHIESEN SD, OLSEN MA, MACKIE RI, ASCFALK A, RINGØ E. Microbial ecology of the gastrointestinal tract in reindeer - changes through season, In : HOLZAPFEL WH, NAUGHTON PJ. *Microbial ecology in growing animals*. v III. Edinburgh : Elsevier, 2001, 75-102.
45. MATHIESEN SD, SØRMO W, HAGA ØE, NORBERG HJ, UTSI THA, TYLER NJC. The oral anatomy of Arctic ruminants : coping with seasonal changes. *J. Zool. Lond.*, 2000, **251**, 119-128.
46. MATHIESEN SD, VADER MA, RÆDERGÅRD VB, SØRMO W, HAGA ØE, TYLER NJC, HOFMANN RR. Functional anatomy of the omasum in High Arctic Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) and Norwegian reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*). *Acta Vet. Scand.*, 2000, **41**, 25-40.
47. MEHLUM F. *Birds and Mammals of Svalbard*. Oslo : The Norwegian Polar Research Institute, 1990, 140p.
48. MERCER JB, JOHNSEN HK, BLIX AS, HOTVEDT R. Central control of expired air temperature and other thermoregulatory effectors in reindeer. *Am. J. Physiol.*, 1985, **248** : 6, R679-R685.
49. MESCHAKS P, NORDKVIST M. On the sexual cycle in the reindeer male. *Acta Vet. Scand.*, 1962, **3**, 151-162.
50. MONFRAY K. *Hypodermose à Oedemagena tarandi (Linnaeus) du renne (Rangifer tarandus (Linnaeus)) – Etude antigénique et sérodiagnostique*. Thèse Méd. Vét., Lyon, 1988, 132p.
51. NIEMINEN M. *Poro: Ruumiinrakenne Ja Elintoiminnat*. Finland : Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, 1994, 169p.
52. OKSANEN L. Reindeer In : KAULE G, HOLZ B. *Lacope. Gallery. Sapmi, Fennoscandia*. [en ligne], Octobre 2002 [<http://144.41.253.33/lacope/gallery/gallery/sapmi/reindeer>] (consulté le 2 avril 2007).

53. REUBER O, REUBER M. Rentier "on the road" nach Elgå - Engerdal / Hedmark. In : *Norwegen – Land der Mitternachtssonne. Fotogalerie. Themen - Photogalerien. Fauna. Rentiere*. [en ligne], 2002 [[http://www.reuber-norwegen.de/Hedmark/HedmarkEngerdal/Info\\_g.jpg](http://www.reuber-norwegen.de/Hedmark/HedmarkEngerdal/Info_g.jpg)] (consulté le 2 avril 2007).
54. ROPSTAD E. Reproduction in female reindeer. *Anim. Reprod. Sci.*, 2000, **60-61**, 561-570.
55. ROPSTAD E, FORSBERG M, SIRE JE, KINDAHL H, NILSEN T, PEDERSEN Ø, EDQVIST L-E. Plasma concentrations of progesterone, oestradiol, LH and 15-ketodihydro-PGF2 $\alpha$  in Norwegian semi-domestic reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) during their first reproductive season. *J. Reprod. Fert.*, 1995, **105**, 307-314.
56. ROYAL SASKATCHEWAN MUSEUM. Run, run away. In : *Interactive Learning Centre. Avoiding being eaten*. [en ligne] [<http://ilc.royalsaskmuseum.ca/ilc4/pages/42a/43e/f43ep2.htm>] (consulté le 2 avril 2007).
57. SCHOLANDER PF, HOCK R, WALTERS V, IRVING L. Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation and basal metabolic rate. 1950, *Bioll. Bull.*, **99** (1), 259-271.
58. SKJENNEBERG S. Reindeer, In : MASON IL. *Evolution of domesticated animals*. New York (USA) : Longman Group Limited, 1984, 128-138.
59. SKJENNEBERG S, SLAGSVOLD L. *Reindeer Husbandry and its Ecological Principles*. Juneau (Alaska) : US Department of the Interior Bureau of Indian Affairs. 1979, 385p.
60. SOPPELA P, SORMUNEN R, SAARELA S, HUTTUNEN P, NIEMINEN M. Localization, cellular morphology and respiratory capacity of "brown" adipose tissue in newborn reindeer. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 1992, **101** (2), 281-293.
61. SØRMO W. *Interactions between the function of the digestive system and the pasture plants in reindeer*. Dr. Scient. Thesis, University of Tromsø. 1998.
62. SØRMO W, AAGNES TH, OLSEN MA, MATHIESEN SD. The bacteriology of the small intestinal mucosa of free-living reindeer. *Rangifer*, 1994, **14** (2), 65-78.
63. STAALAND H. On the quality of Svalbard reindeer pasture in the summer and autumn. *Rangifer*, 1984, **4** (1), 16-23.
64. STOKKAN KA, VAN OORT BEH, TYLER NJC. Biological rhythms in reindeer. *J. Anim. Feed Sci.*, 2004, **13** suppl. 1, 715-716.
65. SUNDSET MA, CANN IKO, MATHIESEN SD, MACKIE RI. Rumen microbial ecology in reindeer – adaptations to a unique diet. *J. Anim. Feed Sci.*, **13** suppl. 1, 2004, 717-720.
66. TRUDELL-MOORE J, WHITE RG. Physical breakdown of food during eating and rumination in reindeer. *Acta Zool. Fennica*, 1983, **175**, 47-49.
67. TYLER NJC. Natural limitation of the abundance of the high arctic Svalbard reindeer. *Rangifer*, 1987, **7** (2), 59-60.
68. TYLER NJC. Fettreserver hos rein. 1993, *Ottar*, **195**, 26-31.
69. TYLER NJC. Gevir. 1993, *Ottar*, **195**, 43-50.
70. TYLER NJC. Svalbardrein. 1993, *Ottar*, **195**, 51-59.
71. TYLER NJC, RØED K. Utbredelse og klassifisering av reinsdyr. 1993, *Ottar*, **195**, 3-10.

72. TYLER NJC, FAUCHALD P, JOHANSEN O, CHRISTIANSEN HR. Seasonal inappetence and weight loss in female reindeer in winter. *Ecol. Bull.*, 1999, **47**, 105-116.
73. UP DE PHYSIOLOGIE. Thermorégulation. In : *Système Nerveux . Thermorégulation . Régulation de la prise alimentaire*, Maisons-Alfort : ENVA, 2004, 1-12.
74. VAN OORT BEH, TYLER NJC, REIERTH E, STOKKAN KA. Biological rhythms in Arctic vertebrates. *Rangifer*, 2000, **20** (2-3), 99-112.
75. VERDEL AS. *Adaptation au froid des vertébrés polaires*. Thèse Méd. Vét., Nantes, 1997, 214p.
76. WHITEHEAD PE, McEWAN EH. Seasonal variation in the plasma testosterone concentration of reindeer and caribou. *Can. J. Zool.*, 1973, **51**, 651-658.

Les références en norvégien et en finnois ont été aimablement traduites par SD Mathiesen et NJC Tyler et font principalement référence à des illustrations.

# **ADAPTATION AU MILIEU DU RENNE (*RANGIFER TARANDUS*) : COMPARAISON DES STRATEGIES DE DEUX ESPECES**

**NOM et Prénom :** ENGEL MARTIN Claire

## **Résumé**

En Norvège vivent deux espèces de rennes, le renne des toundras norvégien (*Rangifer tarandus tarandus*) et le renne du Spitzberg (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). Ces deux espèces vivent sous un climat arctique. Le Spitzberg est un archipel isolé, à la limite de la banquise en hiver, beaucoup plus au nord que la Norvège continentale. Le climat du Spitzberg est plus froid et les saisons sont plus marquées qu'en Norvège. Les rennes se protègent contre le froid de façon quasi identique, grâce en particulier à une fourrure épaisse, plus chez le renne du Spitzberg et à des systèmes d'échanges de chaleur qui permettent une régulation fine de la température corporelle en plus d'une diminution des pertes caloriques au niveau des extrémités. Le tissu adipeux brun, enfin, permet la production de chaleur. Les rythmes de vie qui sont imposés par la nuit polaire en hiver diffèrent chez les deux espèces, le renne du Spitzberg perdant tout rythme circadien. Les autres rythmes biologiques influencés par la lumière et les saisons comme la reproduction et le cycle des bois sont identiques. La toundra est plus pauvre au Spitzberg, en particulier il n'y a plus de lichens. Les deux espèces ont donc un régime alimentaire différent. La flore ruminale est plus importante chez le renne du Spitzberg qui consomme une alimentation plus fibreuse en hiver.

## **Mots clés :**

Thermorégulation – Adaptation physiologique – Photopériode – Reproduction – Alimentation  
Cervidé – Renne – *Rangifer tarandus* – Norvège – Spitzberg – Milieu arctique

## **Jury :**

Président : M. le Professeur

Directeur : Mme le Professeur Hélène COMBRISSE

Assesseur : Mme le Docteur Sylvie CHASTANT

## **Adresse de l'auteur**

Mme Claire ENGEL MARTIN

25 rue du Moulin à vent

77700 MAGNY LE HONGRE

claireengel@hotmail.com

# **ADAPTATION TO THE ENVIRONMENT OF REINDEER (*RANGIFER TARANDUS*) : COMPARAISON OF THE STRATEGIES OF TWO SPECIES**

**SURNAME and Given name :** ENGEL MARTIN Claire

## **Summary**

In Norway live two reindeer species, Norwegian tundra reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) and Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). These two species live in an arctic climate. Svalbard is an isolated archipelago, limit of ice sheet in winter, far more northern than continental Norway. The climate in Svalbard is colder and seasons are more pronounced than in Norway. Reindeer protect themselves against cold by nearly the same ways, particularly thanks to a thick fur, thicker for Svalbard reindeer and to heat exchange means that allow a fine regulation of body temperature in addition to a reduction of heat lost from the extremities. Finally, brown adipose tissue allows heat production. Life rhythms enforced by polar night in winter differ in the two species, Svalbard reindeer losing totally its circadian rhythm. The other biological rhythms influenced by light and seasons as reproduction and antler cycle are the same. Tundra is sparser in Svalbard, especially there is no more lichens. The two species have therefore a different diet. Svalbard reindeer, which eat a more fibrous diet, has a larger ruminal microflora in winter.

## **Keywords :**

Thermoregulation – Physiological adaptation — Photoperiod – Reproduction – Nutrition  
Cervid – Reindeer – *Rangifer tarandus* – Norway – Svalbard – Arctic environment

## **Jury :**

President : Pr.

Director : Pr. Hélène COMBRISON

Assessor : Dr. Sylvie CHASTANT

## **Author's address**

Mrs Claire ENGEL MARTIN

25 rue du Moulin à vent

77700 MAGNY LE HONGRE

claireengel@hotmail.com