

Revue de littérature

Alimentation du Sanglier (*Sus scrofa*)



Pour l'Association des Producteurs de Sangliers du Québec

Par Juan Pablo Soucy, agr.

© 2008

Résumé

Revue de littérature sur l'alimentation du sanglier *Sus scrofa*. Le contexte québécois de l'élevage du sanglier est particulier et se situe à mi-chemin entre la production porcine moderne et l'élevage d'animaux pour la chasse. Afin de bien cibler les besoins propres à ces animaux, cette revue regroupe des travaux sur le comportement alimentaire à l'état sauvage, les résultats de travaux de recherche sur le sanglier dans différents modes de production et les similitudes et divergences avec le porc *Sus scrofa domestica*. La dernière portion présente des rations types selon les informations colligées.

Il apparaît clair qu'au niveau des besoins en nutriments, le sanglier s'apparente beaucoup au porc lorsque l'on ajuste les besoins à la productivité et au poids métabolique propre à cet élevage. C'est principalement au niveau du comportement alimentaire et de l'alimentation en fin de croissance que les données divergent le plus puisque le sanglier est abattu à un stade de maturité plus avancé. De plus, le stress et les restrictions alimentaires semblent influencer de manière plus importante la productivité chez le sanglier que chez le porc.

1 Introduction

L'élevage du sanglier (*Sus scrofa*) au Québec est une production en croissance. Il est un très proche parent du porc domestique (*Sus domesticus*). Comme la littérature est beaucoup plus abondante sur ce dernier, les concepts d'élevage et d'alimentation sont souvent transposés directement d'une espèce à l'autre.

Il faut aussi prendre en compte que l'élevage du sanglier au Québec est principalement produit dans des enclos d'élevages et destiné à la production de viande de consommation. Les animaux élevés aux fins des fermes cynégétiques arrivent en second lieu. Ce point est une caractéristique de la production québécoise. Les critères de gain musculaire, d'épaisseur de gras et de vitesse de croissance ont donc préséance sur les traits liés à la production de trophées de chasse. Les études réalisées dans des contextes où la production d'animaux se fait avec des objectifs différents doivent donc être nuancées pour correspondre aux réalités de la production d'animaux à viande.

L'élevage du sanglier pour la production de viande, tel que pratiqué au Québec, est une production particulière. La littérature spécifique à ce type de production est donc fort peu abondante et aurait tout avantage à être développée dans le futur.

Il est toutefois possible d'utiliser les informations disponibles sur le sanglier sauvage, sur les porcs féraux, sur les élevages de sanglier pour la chasse tel que grandement pratiqué en Europe, ainsi que sur la production porcine où la littérature est beaucoup plus abondante. Tout en gardant à l'esprit les spécificités de la production locale, une grande quantité d'informations sera puisée dans ces domaines connexes. Le présent document a ainsi pour but de présenter les références utilisées pour l'alimentation du sanglier au Québec et de faire une revue actuelle des recherches approfondissant le sujet.

Dans un monde idéal, les animaux recevraient chaque jour une ration différente balancée pour répondre précisément à leurs besoins afin de maximiser la production. Dans la réalité, nous regrouperons les animaux en groupes de besoins nutritionnels. Le choix des éléments d'un programme alimentaire dépend grandement du producteur, de ses installations, de sa régie actuelle, de ses performances, de la disponibilité des ingrédients à proximité ainsi que de ses objectifs de production.

La dernière portion de ce document présente un programme alimentaire type basé sur une, deux et trois rations. Les formulations ont été basées sur la littérature actuellement disponible ainsi que sur les données de production moyenne type. Les ingrédients les plus communément utilisés ont été employés. De même, les divisions par groupes les plus usuels ont été faites. Un programme alimentaire sur mesure peut aussi être effectué par vos conseillers pour répondre aux besoins spécifiques de votre entreprise et utiliser les aliments disponibles dans votre région.

2 Terminologie

Les termes utilisés dans ce document se doivent avant tout d'être bien définis en regard du contexte actuel de production. On entend par marcassin, les animaux allant de la naissance jusqu'au sevrage. Le terme marcassin lourd regroupe les animaux du sevrage (environ 7 kg selon la régie) jusqu'à 10 kg. Le

terme bête rousse est utilisé pour les animaux de 10 kg jusqu’au moment de 30 kg. Le terme sanglier en finition inclut les animaux de la fin du stade de bête rousse jusqu’au moment de l’abattage. Le terme futur reproducteur regroupe les animaux destinés à devenir des géniteurs dans le troupeau à partir de la fin du stade de bête rousse soit 35 kg pour les mâles et 40 kg pour les femelles jusqu’à leur introduction dans le troupeau comme reproducteur.

Les mâles reproducteurs consistent en l’ensemble des mâles actifs dans le troupeau, qu’ils soient à la reproduction ou en entretien.

Quant aux femelles, on les divise en 3 groupes, soit les primipares en gestation, c’est-à-dire les femelles qui en sont à leur première portée, du stade de la saillie jusqu’à la mise bas. Ensuite, les femelles en gestation qui englobent les autres laies du stade de saillie jusqu’à la mise bas. Finalement, les femelles en lactation qui regroupent l’ensemble des femelles de la mise bas jusqu’au sevrage. Ces termes sont rassemblés dans le tableau 1.

TABLE 1 – Terminologie des stades du sanglier utilisée

Nom du groupe	Début	Fin
Marcassins	Naissance	Sevrage (≈ 7 kg)
Marcassins lourds	Sevrage	10 kg
Bête rousse	10 kg	28 kg à 35 kg
Sanglier en finition	28 kg	Abattage
Futur Reproducteur	35 kg	Utilisation comme reproducteur
Mâles reproducteurs	Ensemble des mâles du troupeau	
Femelles primipares	Première saillie	Mise-Bas
Femelles en gestation	Sevrage	Mise-Bas
Femelle en lactation	Mise-Bas	Sevrage

3 Comportement alimentaire

Pour fournir une alimentation adéquate aux animaux, il faut connaître leurs besoins. De nombreux travaux ont permis de connaître les habitudes

alimentaires des sangliers à l'état sauvage par observation de leur comportement et par l'étude du contenu stomacal ou fécal.

À l'état sauvage, les sangliers ajustent leur alimentation selon les saisons et la disponibilité des différents aliments. Ils sont considérés comme des omnivores opportunistes (Schley et Roper, 2003). Ils consommeront de 86 à 96 % de végétaux. Ceux-ci sont divisés en quatre catégories : les noix et glands, les racines, les plantes vertes et les plantes céréalières.

Le reste de l'alimentation (4 à 14 %) sera composé d'insectes, de vers de terre, d'oiseaux et de petits rongeurs. Même si elle est plus petite, cette proportion de nourriture à base animale est pratiquement toujours présente chez le sanglier à l'état sauvage. Leurs aliments favoris sont sans contredit les glands et noix. En fait, un des facteurs les plus déterminants dans la consommation totale de ces animaux est la présence d'un aliment comme ceux-ci, à haute teneur en énergie. Dans la nature, les années où il y a abondance de glands et noix, les animaux augmentent leur consommation totale quotidienne d'aliments de toutes les catégories. Ils sont aussi friands de racines telles les pommes de terre. En conditions d'élevage, selon celles retrouvées au Québec, les céréales supplémentaires prendront la place de ces aliments. Les sangliers préfèrent, dans l'ordre, le maïs, l'avoine, le blé et l'orge (Henry et Conley, 1972; Marion, 1982; Genov, 1984; Baber et Coblenz, 1987; Fillion, 1991; Groot Bruinderink et Hazebroek, 1996; Gustafsson et al., 1999; van Wieren, 2000; Bucci et Casanova, 2006; Schley et Roper, 2003; Herrero et al., 2006; Pinna et al., 2007; Skewes et al., 2007; Hodgkinson et al., 2008).

À l'état sauvage, le reste de l'alimentation végétale varie beaucoup selon les saisons. La proportion en fourrage varie de 9 à 52 %. Les sangliers, comme les porcs, peuvent toutefois survivre sur une ration 100 % fourragère. Par rapport au porc domestique, le sanglier a la même capacité à digérer l'énergie dans le maïs et l'avoine. Il est cependant plus efficace d'utiliser les aliments à haute teneur en fibres. Des travaux récents tendent toutefois à démontrer qu'en ce qui concerne la luzerne, le porc serait avantagé (Baber et Coblenz, 1987; Groot Bruinderink et Hazebroek, 1996; Gustafsson et al., 1999; van Wieren, 2000; Schley et Roper, 2003; Herrero et al., 2006; Pinna et al., 2007; Hodgkinson et al., 2008).

3.1 Capacité d'adaptation

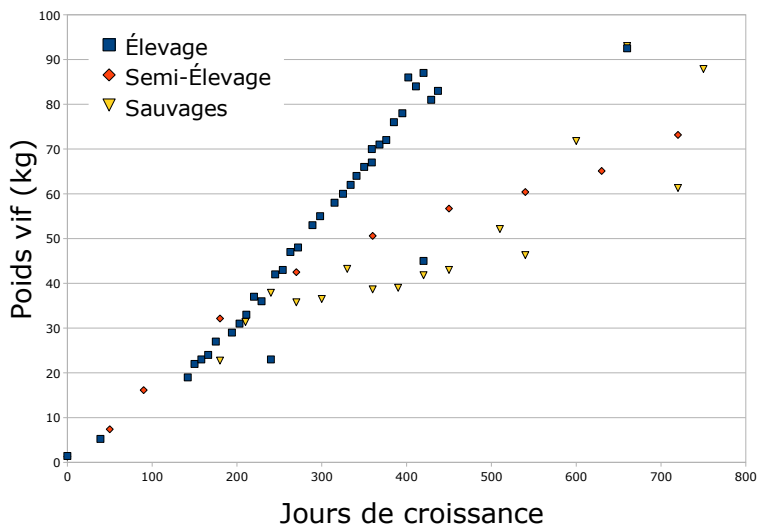
Les sangliers sont des animaux avec une bonne capacité d'adaptation. Ainsi, à l'état sauvage, leur croissance variera grandement selon les saisons. On observe un pic de croissance au printemps et à l'automne (Mauget et al., 1984; Baber et Coblenz, 1987; Pépin et Mauget, 1989; Groot Bruinderink et Hazebroek, 1996; Schley et Roper, 2003). Une bonne alimentation en continu est cependant nécessaire pour un élevage rentable. En effet, l'augmentation de la qualité de l'alimentation augmente la consommation chez les sangliers. Ceci permet d'augmenter le taux de conception chez les femelles et d'éviter les carences chez les animaux en croissance. Si l'animal est restreint en début de croissance (bête rousse), il ne reprendra jamais le retard accumulé et donnera une bête adulte plus petite. Si la restriction survient en fin de croissance, il est fort probable qu'il reprenne son poids en croissance compensatoire la deuxième année (Klein, 1984; Aumaitre et al., 1984; Pépin et Mauget, 1989; Wolkers, Wensing, Bruinderink et Schonewille, 1994; Wolkers, Wensing, Schonewille et van't Klooster, 1994; Groot Bruinderink et Hazebroek, 1996).

Par rapport au porc, le sanglier a une stratégie alimentaire moins « efficace ». Il est plus actif et se déplace davantage et plus souvent pour subvenir à ses besoins alimentaires. Ces caractéristiques sont fort probablement liées à l'évolution des deux animaux. L'un devant parcourir beaucoup de distance pour s'alimenter et l'autre ayant tout intérêt à demeurer calmement près de la source de nourriture. Lorsqu'ils sont en condition d'élevage, les sangliers ont tendance à progressivement augmenter leur consommation alimentaire par rapport à leurs congénères sauvages et à devenir plus calmes. Ce trait de nervosité, qui est propre aux animaux sauvages, serait en partie responsable des performances de croissance des sangliers. Ce sont des animaux chez qui les hauts niveaux de cortisol viendraient empêcher le potentiel anabolisant de l'Insulin-like growth factor 1 (IGF-1), une hormone polypeptidique. En d'autres termes, le stress chez les sangliers viendrait affecter de manière plus importante la croissance que chez le porc (Robert et al., 1987; Weiler et al., 1998; Gustafsson et al., 1999).

3.2 Croissance

Pour ce qui est du rythme de croissance, on remarque de larges différences entre le rythme de croissance des sangliers à l'état sauvage et ceux dans de bonnes conditions d'élevage. La figure 1 présente une compilation de résultats de différents travaux sur la croissance chez le sanglier. Ils sont ici présentés en trois groupes, soit les animaux complètement sauvages, ceux élevés en bas âge et relâchés ou les animaux sauvages supplémentés et finalement, les animaux dans des conditions d'élevage dans différents travaux de recherche. On relève des gains moyens quotidiens (GMQ) de 116 à 390 $\frac{g}{jour}$ selon les travaux.

FIGURE 1 – Croissance chez le sanglier



(Compilation des données de Klein (1984); Pépin et Mauget (1989); Groot Bruinderink et Hazebroek (1996); C.P.A.Q. (1997); Casoli et al. (1998); Weiler et al. (1998); Cormier (2002); Vieites et al. (2003); F.É.G.G.Q. (2006))

La faible quantité de données disponibles sur les performances des élevages du Québec laisse croire que la moyenne des élevages aurait une croissance pondérale qui suit approximativement la courbe de régression quadratique de l'équation 1 où α représente l'âge de l'animal en jours et P le poids en

kilogrammes.

$$P = 1,37 + 1,027 \times 10^{-1} \times \alpha + 3,27 \times 10^{-4} \times \alpha^2 - 3,60 \times 10^{-7} \times \alpha^3 \quad (1)$$

Il serait toutefois fort intéressant d'avoir plus de données sur les performances actuelles des animaux d'élevage après près d'une décennie de sélection plus soutenue.

3.3 Besoins alimentaires

En ce qui a trait à la quantité d'aliments consommés, comme nous l'avons mentionné précédemment, elle peut varier grandement selon les saisons et les aliments utilisés. Chez le sanglier adulte, on estime que la consommation volontaire d'aliments à l'état sauvage variera entre 1,42 et 1,96 kg de matière sèche par jour. En terme de besoins en énergie et en protéines, les travaux actuels semblent indiquer qu'au même poids métabolique ($P^{0.75}$) et stade de maturité, les besoins du sangliers seraient très près de ceux du porc. Le $P^{0.75}$ étant le poids vif de l'animal élevé à la puissance 0,75. En conditions d'élevage le sanglier ingérera une quantité supérieure d'aliments par rapport à ses congénères sauvages. (Marion, 1982; Pépin et Mauget, 1989; Leus et Macdonald, 1997; Weiler et al., 1998; van Wieren, 2000; Cormier, 2002; Kapelanskil et al., 2007; Hodgkinson et al., 2008).

Le sanglier est abattu à un stade de maturité beaucoup plus avancé que le porc. Chez le porc, l'abattage a lieu autour de 180 jours selon les schémas de production. Pour une bonne proportion des animaux, cela signifie que l'abattage a lieu quelque peu avant la puberté. L'équivalent chez le sanglier serait de faire la récolte des animaux à un poids environnant les 33 kg. Ainsi, plusieurs des calculs utilisés pour établir les besoins en croissance sont basés sur le porc, donc sur des animaux encore très jeunes par rapport au sanglier. Il est important de tenir compte de ce facteur dans le calcul des ratios.

La digestibilité de la fibre est aussi un aspect controversé. La capacité d'utilisation de la fibre dans l'alimentation des sangliers n'a pas été établie précisément dans nos conditions d'élevage. La digestibilité des fibres (cellulose) est communément calculée comme allant de 3 à 6 % selon les plantes. Il semblerait toutefois possible, dans certaines conditions, d'augmenter l'utilisation des aliments à haute teneur en fibre sans handicaper l'apport énergétique

de la ration et les performances. La maturité plus avancée des sangliers en fin de croissance leur permettrait de profiter de cet aspect dans une plus forte mesure que les porcs (Genov, 1984; Mauget et al., 1984; Teillaud, 1986; Fillion, 1991; Leus et Macdonald, 1997; NRC, 1998; Gustafsson et al., 1999; Andresen et Redbo, 1999; van Wieren, 2000; Andresen, 2000; Cormier, 2002; Schley et Roper, 2003; Vieites et al., 2003; Pinet, 2005; Hodgkinson et al., 2008). Dans un contexte où le prix des céréales augmente, il serait fort intéressant d'obtenir plus d'informations sur le sujet pour augmenter la rentabilité des élevages.

Comme les sangliers sont élevés en bonne proportion à l'extérieur, il faut aussi tenir compte des impacts de la température dans le calcul des rations. De plus, l'apport fourni par les enclos variera grandement selon la couverture du sol et la densité d'élevage. La plupart des rations qui suivent sont toutefois proposées pour répondre aux besoins de l'animal sans utiliser les ressources disponibles dans l'enclos, à l'instar de ce qui se fait pour le porc domestique.

Il est très important que les animaux aient une alimentation qui réponde à leurs besoins. Le fait que ce soient des animaux à l'origine sauvage moins lointaine ne les rend pas immuns aux déficits alimentaires. Les carences en nutriments peuvent grandement handicaper les performances reproductives (surtout le nombre d'embryons), les performances de croissance chez les animaux et la rentabilité de l'entreprise. Les animaux les plus sensibles seront les marcassins lourds et bêtes rousses en début de croissance ainsi que les femelles reproductrices (Aumaitre et al., 1984; Mauget et al., 1984; Teillaud, 1986; Pépin et Mauget, 1989; Wolkers, Wensing, Bruinderink et Schonewille, 1994; Wolkers, Wensing, Schonewille et van't Klooster, 1994; Groot Bruinderink et Hazebroek, 1996; Weiler et al., 1998; NRC, 1998; Pinet, 2005).

4 Rations alimentaires

NOTE : Cette section a été retirée du document publié puisque certaines recommandations ont évolué de façon significatives depuis la production du document initial. Communiquez avec nous pour plus d'informations.

5 Conclusion

Le sanglier, quoiqu'apparenté au porc, semble donc démontrer certains écarts en ce qui concerne son comportement alimentaire. À la lumière des travaux revus dans ce document, il apparaît clair qu'il serait possible d'améliorer les performances des élevages de sanglier en ayant recours à des rations plus appropriées. Des calculs plus avancés au niveau de l'alimentation au stade de finition viendraient bonifier les rations présentées dans ce document en offrant des formules mieux adaptées.

Des travaux plus approfondis seraient de mise afin d'obtenir des informations plus détaillées sur certains aspects, principalement l'utilisation d'ingrédients plus riches en fibres en fin de croissance, les impacts des différents aliments sur les performances et les rejets des animaux ainsi que des propriétés des carcasses sous différents régimes alimentaires. Il serait ainsi intéressant de comprendre l'ensemble des nuances que subit la croissance du sanglier lorsqu'il diverge fortement du porc de par sa maturité. Cela permettrait d'augmenter de manière substantielle les performances de cet animal unique sous nos conditions d'élevage.

Références

- Andresen, Niels** : 2000, The Forraging Pig - Ressource utilisation, interaction, performance and behaviour of pig in cropping systems, PhD thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden.
- Andresen, Niels and Redbo, Ingrid** : 1999, Forraging behaviour of growing pigs on grassland in relation to stocking rate and feed crude protein level, *Applied Animal Behaviour Science* 62, 183–197.
- Aumaitre, A. and Quere, J.P. and Peiniau, J.** : 1984, Influence du milieu sur la reproduction hivernale et la prolificité de la laie, Symposium international sur le Sanglier, INRA, Les colloques de l'INRA no 22, Toulouse (France).
- Baber, Daniel W. and Coblenz, Bruce E.** : 1987, Diet, nutrition and conception in feral pigs on santa catalina island., *J. Wildl. Manage.* 51(2), 306–317.
- Bucci, Marco And Casanova, Paolo** : 2006, Fruttificazione del castagno e riproduzione del cinghiale in ambiente appenninico, *L'Italia Forestale E Montana* 1.
- Casoli, Carmen and Grandi, Augusto and Duranti, Emilia** : 1998, Studio comparativo della composizione della carcassa e della carne di tre diversi tipi genetici di cinghiale, *Suinicoltura* 4, 177–180.
- Cormier, I.** : 2002, Évaluation en station de trois lignées de sangliers au point de vue productivité, qualité de la viande et comportement, Colloque sur les grands gibiers - 3eme édition - Du Gibier... j'en vends!
- C.P.A.Q.** : 1997, Le Sanglier guide d'élevage, Conseil des productions animales du Québec.
- Fillion, Robert** : 1991, L'alimentation du sanglier, Colloque sur les grands gibiers - 1ere édition - Le gibier domestique, viande de l'avenir, Drumondville.
- F.É.G.G.Q.** : 2006, Système de gestion de la certification Grands gibiers du Québec certifiés, Fédération des éleveurs de grands gibiers du Québec.

- Genov, P.** : 1984, Préférences alimentaires du sanglier vis-à-vis de diverses variétés de pommes de terre, Symposium international sur le Sanglier, INRA, Les colloques de l'INRA no 22, Toulouse (France).
- Groot Bruinderink, G. W. T. A. and Hazebroek, E.** : 1996, Wild boar (*sus scrofa l.*) rooting and forest regeneration on podzolic soils in the netherlands, *Forest Ecology and Management* 88(1-2), 71–80.
- Gustafsson, Maria and Jensen, Per and de Jonge, Francien H. and Schuurman, Teun** : 1999, Domestication effects on foraging strategies in pigs (*sus scrofa*), *Applied Animal Behaviour Science* 62(4), 305–317.
- Henry, Vernon G. and Conley, Richard H.** : 1972, Fall foods of european wild hogs in the southern appalachians, *J. Wildl. Manage.* 36(3), 854–860.
- Herrero, Juan and García-Serrano, Alicia and Couto, Sergio and Ortuño, Vicente and García-González, Ricardo** : 2006, Diet of wild boar *sus scrofa l.* and crop damage in an intensive agroecosystem, *European Journal of Wildlife Research* 52(4), 245–250.
- Hodgkinson, Suzanne M. and Schmidt, Mary and Ulloa, Nelson** : 2008, Comparison of the digestible energy content of maize, oats and alfalfa between the european wild boar (*sus scrofa l.*) and landrace x large white pig (*sus scrofa domesticus*), *Animal Feed Science and Technology* 144(1-2), 167–173.
- Kapelanskil, W. AND Constanza, L. And Bocian, M. AND Siemieniecka, K. And Maiorano, G.** : 2007, Nutritional and physicochemical meat properties of wild boar (*sus scrofa ferus*) x duroc pig slaughtered to different live weights, *Ital. J. Anim. Sci.* 6(Suppl.1).
- Klein, F.** : 1984, Contribution à l'étude de la croissance du sanglier (*sus scrofa*) par capture et recapture, Symposium international sur le Sanglier, INRA, Les colloques de l'INRA no 22, Toulouse (France).
- Leus, Kristin AND Macdonald, Alastair A.** : 1997, From babirusa (*babyrousa babyrussa*) to domestic pig : the nutrition of swine, *Proceedings of the Nutrition Society* 56, 1001–1012.
- Marion, Francis** : 1982, Le sanglier, Gerfaut Club-Princesse.

- Mauget, R. and Campan, R. and Spitz, F. and Dardaillon, M. and Janeau, G. and Pépin, D.** : 1984, Synthèse des connaissances actuelles sur la biologie du sanglier, perspectives de recherche, Symposium international sur le Sanglier, INRA, Les colloques de l'INRA no 22, Toulouse (France).
- NRC** : 1998, Nutrient Requirements of Swine, dixième ed., National Academy of Science.
- Pinet, J.M.** : 2005, L'élevage du sanglier de race pure, Adeprina.
- Pinna, W. and Nieddu, G. and Moniello, G. and Cappai, M. G.** : 2007, Vegetable and animal food sorts found in the gastric content of sardinian wild boar (*sus scrofa meridionalis*), Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition 91(5-6), 252–255.
- Pépin, D. and Mauget, R.** : 1989, The effect of planes of nutrition on growth and attainment of puberty in female wild boars raised in captivity, Animal Reproduction Science 20(1), 71–77.
- Robert, S. and Dancosse, J. and Dallaire, A.** : 1987, Some observations on the role of environment and genetics in behaviour of wild and domestic form of *sus scrofa* (european wild boars and domestic pigs), Applied Animal Behaviour Science 17, 253–262.
- Schley, Laurent and Roper, Timothy J.** : 2003, Diet of wild boar *sus scrofa* in western europe, with particular reference to consumption of agricultural crops, Mammal Review 33(1), 43–56.
- Skewes, O. And Rodríguez, R. AND Jaksic, F.M.** : 2007, Ecología trófica del jabalí europeo (*sus scrofa*) silvestre en chile, Rev. chil. hist. nat. 80(7), 295–307.
- Teillaud, P.** : 1986, Strategies alimentaires et statut social chez le sanglier en captivité, Behavioural Processes 12(4), 327–347.
- van Wieren, S.E.** : 2000, Digestibility and voluntary intake of roughages by wild boar and meishan pigs, Animal Science 71, 149–156.
- Vieites, C.M. And Basso, C.P. And Bartoloni, N.** : 2003, Jabalí europeo (*sus scrofa ferus*) : índices de productividad en un granja experimental en sistema al aire libre, Investigación Veterinaria 5(1), 91–95.

- Weiler, U. and Claus, R. and Schnobelen-Combes, S. and Louveau, I.** : 1998, Influence of age and genotype on endocrine parameters and growth performance : a comparative study in wild boars, meishan and large white boars, *Livestock Production Science* 54(1), 21–31.
- Wolkers, J. and Wensing, T. and Bruinderink, G. W. T. A. Groot and Schonewille, J. Th.** : 1994, The effect of undernutrition on haematological and serum biochemical variables in wild boar (*sus scrofa*), *Comparative Biochemistry and Physiology Part A : Physiology* 108(2-3), 431–437.
- Wolkers, J. and Wensing, Th. and Schonewille, J. Th. and van't Klooster, A. Th.** : 1994, Comparative nutrition papers undernutrition in relation to changed tissue composition in wild boar (*sus scrofa*), *Comparative Biochemistry and Physiology Part A : Physiology* 108(4), 623–628.