

Dépense d'énergie quotidienne et cycle de l'eau chez les oiseaux de rivage à Alert, sur l'île d'Ellesmere (T. N.-O.)

R.I.G. Morrison,^a N.C. Davidson^b et Theunis Piersma^c

Résumé

Les oiseaux de rivage se sont acclimatés à leur mode de vie exigeant sur le plan énergétique grâce à des adaptations métaboliques au niveau des organes qui se traduisent par un métabolisme basal (MB) élevé. Le MB peut varier au cours de l'année. Par exemple, il augmente au cours de la période énergivore associée à l'augmentation de la masse corporelle qui précède la migration. L'évaluation des coûts énergétiques de l'existence durant la période de la reproduction présente un intérêt particulier en ce qui touche les oiseaux qui vivent dans un environnement extrême, comme celui de l'extrême Arctique canadien. Peu d'études ont été menées pour mesurer directement le métabolisme sur le terrain. Ce document présente les résultats préliminaires d'études de ce genre menées à Alert, sur la côte nord de l'île d'Ellesmere, qui portaient sur deux oiseaux de rivage effectuant de longues migrations : le Tournepieuvre à collier (*Arenaria interpres*) et le Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*). Les études menées en 1990 et en 1994 montrent que ces oiseaux ont un métabolisme élevé, ce qui indique une forte demande d'énergie. Cependant, les rythmes métaboliques mesurés sont comparables ou inférieurs à ceux qu'on a enregistrés dans d'autres parties de l'Arctique canadien et de l'Arctique sibérien ou dans certaines aires d'hivernage d'Europe où migrent ces espèces.

Introduction

Les oiseaux de rivage qui nichent sur le littoral nord de l'île d'Ellesmere fréquentent certaines des terres les plus septentrionales du monde. Ils doivent dépenser une énergie considérable pour atteindre ces régions et y vivre puisque le nord de l'île d'Ellesmere est non seulement éloignée de leurs quartiers d'hiver (Morrison 1975, 1977; Godfrey, 1986), mais elle possède le climat estival le plus froid de l'Arctique canadien (Environnement Canada, 1982). De plus, les plantes et les invertébrés y sont rares en comparaison des endroits situés plus au sud (Danks, 1981;

Rennie, 1986), ce qui laisse supposer que les habitats de reproduction et les sources de nourriture sont probablement rares. Il est donc très intéressant de déterminer comment les oiseaux peuvent survivre et se reproduire de façon adéquate dans des conditions qui exigent un apport énergétique considérable.

Le métabolisme des oiseaux de rivage semble s'être adapté aux exigences énergétiques de leur mode de vie car, contrairement à ce que l'on croyait initialement, leur MB est plus élevé par rapport à leur masse corporelle (Aschoff et Pohl, 1970), ce qui permet aux oiseaux d'augmenter leur capacité de métaboliser l'énergie durant les périodes de pointe (Kersten et Piersma, 1987). Toutefois, on dispose de peu de données sur les lieux de reproduction de l'Arctique permettant d'évaluer le rendement énergétique des oiseaux en cette période de l'année. L'établissement de la courbe d'activités indique que la dépense d'énergie quotidienne (DEQ) des oiseaux de rivage peut dépasser de 3,7 à 5,5 fois leur MB prévu en Alaska et à Alert (Ashkenazie et Safriel, 1979; Davidson et Morrison, 1992). Les quelques études empiriques effectuées jusqu'à présent portaient sur le Tournepieuvre à collier (*Arenaria interpres*), le Bécasseau violet (*Calidris maritima*) et le Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*) respectivement dans l'Arctique canadien, sur le Spitzberg et dans l'Arctique sibérien. Ces études montrent que la DEQ est de 3,5 à 4 fois plus élevée que le MB prévu (Pierce, 1989; Drent et Piersma, 1990; Piersma et Morrison, 1994; Lindstrom et Piersma, 1995). Le coût énergétique imposé au Tournepieuvre à collier qui niche à l'île Rowley, dans l'Arctique canadien, est en moyenne de 1,8 W, ce qui laisse environ 2,7 W pour les activités de maintien (métabolisme basal et thermorégulation), en supposant un niveau maximum soutenu de dépense d'énergie, ou plafond métabolique, d'environ 4,5 W (Drent et Daan, 1980). Ce niveau de coûts de maintien a été dépassé environ 15 % du temps sur une période de 33 ans, de 1958 à 1990, et plus de 30 % du temps durant sept de ces années, ce qui indique que les conditions étaient régulièrement très exigeantes au point de vue énergétique pour les tournepieuvres dans le bassin Foxe (Piersma et Morrison, 1994). Des modèles taxidermiques chauffés ont montré que les niveaux des coûts de maintien des Bécasseaux maubèches au début de la saison de reproduction à Alert étaient comparables (Piersma et collab., 1991).

Ce Cahier de biologie présente les résultats des premières mesures empiriques de la DEQ des oiseaux de rivage effectuées durant la saison de nidification à Alert d'après la technique de l'eau à double marquage (EDM). Il présente également les résultats de mesures du cycle de l'eau.

^a Service canadien de la faune, Centre national de la recherche faunique, Environnement Canada, 100, boul. Gamelin, Hull (Québec) Canada K1A 0H3.

^b International Wader Study Group, a/s Joint Nature Conservation Committee, Monkstone House, City Road, Peterborough PE1 1JY, R.-U. Netherlands Institute for Sea Research, Postbus 59, 1790 AB Den Burg, Texel, Pays-Bas, et Zoological Laboratory, University of Groningen, P.O. Box 14, 9750 AA Haren. Pays-Bas.

Zone d'étude et méthodologie

Les études se sont déroulées dans la région d'Alert (82°30'N, 62°20'O), sur la côte nord-est de l'île d'Ellesmere, dans les Territoires du Nord-Ouest, au Canada. Le terrain est en grande partie dénudé et l'on y trouve surtout des roches gélives, du gravier, de l'argile nue et une couverture végétale très basse. Les quelques plaques de végétation se trouvent dans les zones recouvertes de mousse ou marécageuses, là où l'eau s'accumule ou persiste (Bruggeman et Calder, 1953). Même dans ces cas, la couverture végétale est très souvent clairsemée. Le climat estival est plus froid que dans d'autres secteurs de l'île d'Ellesmere et une grande partie de l'Arctique canadien. Les températures moyennes de juin, juillet et août sur 30 ans sont respectivement -1,0°C, de 3,6°C et de 0,9°C (tableau 1; Environnement Canada, 1982). Les régions côtières du nord-est de l'île d'Ellesmere sont influencées par le froid produit par la glace de mer permanente. Le froid est particulièrement intense le long de la côte nord (England et collab., 1981). À l'est d'Alert, en direction de la rivière Sheridan, le terrain s'élève en pente douce jusqu'à un plateau de 150 à 200 mètres d'élévation; à l'ouest, un littoral escarpé borde les baies Colan et Black et le terrain est plus montagneux. On trouve des ravins abrupts, des étangs et des cours d'eau dans toute la région.

Peu d'oiseaux nichent aux environs d'Alert. Des véhicules tout-terrain ont été utilisés pour localiser et atteindre les endroits où nichent les oiseaux de rivage. Les expériences ont été conduites à proximité d'Alert et dans un rayon d'environ 10 km. En 1990, des Bécasseaux maubèches ont été capturés, juste après leur arrivée, à l'aide d'un filet à canon sur des pentes sèches dépourvues de neige près de l'émissaire d'évacuation des égouts, à Alert. En 1994, des Tournepierrres à collier et des Bécasseaux maubèches ont été capturés pendant les périodes d'incubation et d'élevage des jeunes. On localisait les nids en suivant les oiseaux territoriaux qui y retournaient. Des pièges constitués de bandes en alliage de métaux et en plastique de couleur et équipés dans certains cas d'émetteurs radio, ont servi à capturer les tournepierrres (Kenward, 1987). Les émetteurs (modèle BD-2G, Holohill Systems Ltd. Carp [Ontario]; poids : 1,5 g) ont été fixés (avec de la colle Superglue) à la partie inférieure arrière des pièges par les méthodes décrites par Warnock et Warnock (1993). On a déterminé le sexe des oiseaux à partir du plumage et les mensurations à l'aide de règles (les ailes, au millimètre près) et de pieds à coulisse (le bec, au dixième de millimètre près). Les oiseaux et les oeufs ont été pesés (au dixième de gramme près) sur des balances Pesola. Même si la faible densité des Bécasseaux maubèches et la difficulté reconnue de trouver leurs nids rendaient presque impossible la capture régulière de Bécasseaux maubèches sur les nids de la région d'Alert, on a pu capturer des Bécasseaux maubèches et des Tournepierrres à collier qui prenaient soin de leurs oisillons âgés de moins d'une semaine en plaçant ceux-ci dans des pièges dotés de grands panneaux coulissants. On a pu ainsi capturer les adultes lorsqu'ils pénétraient dans les pièges pour couvrir leurs petits. Les oisillons plus âgés n'étaient pas couvés

Tableau 1

Comparaison des conditions climatiques moyennes à Alert (île d'Ellesmere) et à Hall Beach (bassin Foxe), entre 1951 et 1980 (d'après Environnement Canada, 1982)

Mois	Station	Température (°C ± É-T)	Vitesse (km/h) et direction du vent	Rayonnement global (MJ/m ²)
Juin	Alert	-1,0 ± 1,3	10,5 (N-E)	24,57 ± 1,86
	Hall Beach	0,0 ± 2,0	18,7 (N-O)	23,87 ± 1,40
Juillet	Alert	3,6 ± 1,4	12,2 (N-E)	18,78 ± 1,76
	Hall Beach	5,4 ± 1,4	16,9 (N)	18,95 ± 2,09
Août	Alert	0,9 ± 1,2	10,5 (N-E)	10,66 ± 1,66
	Hall Beach	4,6 ± 1,1	18,9 (N)	13,11 ± 1,21

régulièrement par les adultes. Cette méthode n'a donc pas pu servir à la capture des adultes dans ce cas.

Technique de l'eau à double marquage (EDM)

Après la capture, les tournepierrres à collier adultes sélectionnés pour les mesures à l'EDM ont été bagués, pesés et mesurés. Des échantillons de sang ont été prélevés pour la mesure des concentrations naturelles d'isotopes stables. Une petite ponction a ensuite été faite soit dans la veine brachiale d'une aile ou dans une veine d'une patte, puis une petite quantité de sang prélevée (environ 25 µL) a été versée dans un tube capillaire de 50 µL. Ensuite, on a immédiatement scellé le tube en faisant fondre les ouvertures. Environ six tubes capillaires de sang ont été recueillis durant l'échantillonnage. En 1990, des Bécasseaux maubèches capturés juste après leur arrivée ont reçu une injection sous-cutanée de 2,4 mL d'eau à double marquage composée à 67 % en poids de H₂¹⁸O (pourcentage atomique = 90,10) et à 33 % de ²H₂O (eau lourde) (pourcentage atomique = 99,84) dans un sérum physiologique (0,9 % de NaCl). En 1994, les oiseaux ont reçu, dans la région ventrale, une injection sous-cutanée de 0,75 à 0,95 mL d'eau à double marquage (dose basée sur la masse corporelle de l'oiseau = 0,2 mL plus 0,1 mL par tranche de 20 g de masse corporelle) composée à 67 % de H₂¹⁸O (pourcentage atomique = 90,94) et à 33 % de ²H₂O (pourcentage atomique = 99,9). Avant l'injection, les chercheurs ont réchauffé le plus possible le mélange d'isotopes à la température de leur corps afin de réduire le stress chez l'oiseau. On a ensuite placé l'oiseau dans un endroit sombre et aéré (un sac de tissu dans une boîte, afin de réduire son activité et de le calmer) pendant environ deux heures (moyenne = 117 minutes, plage = 98-138 minutes, tous les oiseaux de 1990 et de 1994, n = 11) afin de permettre à l'eau à double marquage d'atteindre l'équilibre dans tout le corps. Un autre ensemble («initial») d'échantillons de sang a été prélevé, après quoi l'oiseau a été pesé et relâché. Il semble que les oiseaux nicheurs aient repris l'incubation quelques heures après (si leur partenaire ne l'avait pas déjà fait), et les oiseaux qui prenaient soin des jeunes les ont rejoints immédiatement. Dans un cas, un

tournepièrre qui avait reçu une injection a été remis dans le nid-piège, où il a continué à incuber ses oeufs durant la mise en équilibre. À un intervalle d'environ une journée, des tentatives ont été faites pour capturer de nouveau les oiseaux qui avaient reçu une injection, soit dans le nid, soit lorsqu'ils prenaient soin de leurs petits. Deux oiseaux ont été capturés deux fois après la première injection. En 1990, on a repris un Bécasseau maubèche qui avait reçu une injection, près de l'émissaire d'évacuation des égouts, afin de recueillir un dernier échantillon sanguin pour la période suivant l'arrivée.

Les échantillons sanguins ont été conservés au réfrigérateur jusqu'à ce qu'ils soient envoyés pour analyse, dans les six mois suivants, au laboratoire de physique des isotopes de l'Université de Groningue, aux Pays-Bas. Le logiciel D20NEW fourni par le laboratoire a servi à faire le calcul du cycle de l'eau et des dépenses d'énergie. Le pourcentage d'eau dans le corps a été calculé par extrapolation rétroactive de l'enrichissement de $H_2^{18}O$ au-dessus de la concentration naturelle après la mise en équilibre, sans extrapolation au point d'injection. Les valeurs naturelles antérieures ont été mesurées et ont servi pour chaque oiseau lorsque cela était possible : les valeurs moyennes (Tournepièrre à collier : pourcentage atomique de 0,1967 pour le $H_2^{18}O$ et pourcentage atomique de 0,01274 pour le 2H_2O , $n = 3$; Bécasseau maubèche : respectivement 0,1991 et 0,01364, $n = 9$) ont été utilisées lorsque la mesure n'était pas disponible pour l'oiseau en question. Les valeurs du cycle de l'eau ont été calculées comme la moyenne des flux entrants et des flux sortants. On a calculé la dépense d'énergie quotidienne à partir du taux estimé de production de CO_2 , basé sur l'équation 35 de Lifson et McClintock (1966), en se servant d'une valeur RQ de 0,72 et d'un équivalent énergétique de 27,1 kJ/L de CO_2 , tel que recommandé par Gessman et Nagy (1988). Cette estimation de la DEQ est considérée comme robuste et n'est pas sensible aux faibles écarts du RQ et des valeurs d'équivalent énergétique (Gessman et Nagy, 1988). On l'a donc utilisée pour déterminer la condition et les activités des oiseaux durant la période des mesures.

Estimation du métabolisme de maintien

Le métabolisme de maintien («coûts thermostatiques»; voir Piersma et collab., 1991) se définit comme la dépense d'énergie nette requise pour conserver une température corporelle de base d'environ 41°C, abstraction faite des coûts de synthèse et d'activité. Dans ce cas-ci, c'est la somme du MB et du coût de thermorégulation associé au maintien de la température du corps au-dessous de la température critique inférieure. Le métabolisme de maintien a été estimé de deux façons : a) d'après des équations élaborées par Wiersma et Piersma (1994) et Piersma et Morrison (1994) respectivement pour les Bécasseaux maubèches et les Tournepièrres à collier, en fonction d'études où l'on se servait de modèles taxidermiques chauffés; b) d'après des équations élaborées selon les grands principes de la biophysique énoncés par Cartar et Morrison (1997). Les deux méthodes utilisent trois variables météorologiques standard : la température, la

vitesse du vent et le rayonnement solaire global, qui sont mesurées à la station météorologique d'Environnement Canada à Alert.

Résultats

Les estimations de la DEQ et du cycle de l'eau ont été effectuées chez trois Tournepièrres à collier (deux femelles et un mâle). Les deux femelles ont été capturées deux fois après la première injection. Les estimations de la DEQ ont été obtenues pour cinq périodes de mesure distinctes chez cette espèce (tableau 2). La DEQ globale moyenne pour les trois tournepièrres était de $3,89 \pm 0,63$ W ($n = 3$), ou de $3,75 \pm 0,64$ W ($n = 5$) lorsque les cinq périodes de mesure sont considérées séparément. La DEQ estimée était moindre chez les deux femelles (moyenne de $3,55 \pm 0,35$ W, $n = 2$) que chez le mâle (4,55 W). L'estimation du métabolisme de maintien des trois tournepièrres (au cours des cinq périodes de mesure), d'après la formule de Piersma et Morrison (1994) et à partir des données d'observations horaires effectuées à la station météorologique d'Alert, était en moyenne de $1,92 \pm 0,08$ W ou de 51 % de la DEQ globale. Le Bécasseau maubèche capturé juste après son arrivée en juin 1990 présentait une dépense d'énergie quotidienne estimée de 2,84 W (tableau 3). Au cours de la période comprise entre le lâcher et la recapture, la formule de Wiersma et Piersma (1994) (appelée *behind hillock*) a permis d'estimer le métabolisme de maintien à $2,309 \pm 0,514$ W (81 % de la DEQ). Cette estimation reposait sur les données d'observations météorologiques synoptiques effectuées à la station d'Alert. La DEQ du bécasseau qui prenait soin de ses petits au début de juillet 1994 était de 2,98 W (tableau 3) et son métabolisme de maintien estimé était de 1,39 W (47 % de la DEQ).

La teneur moyenne en eau des trois tournepièrres était de $63,6 \pm 1,6$ % et celle des huit bécasseaux capturés en 1990 et en 1994, de $66,6 \pm 7,2$ %. Celle des huit bécasseaux capturés après leur arrivée en 1990 était de $68,4 \pm 5,4$ % en moyenne et elle était en corrélation négative avec la masse initiale à la capture (fig. 1; teneur en eau du corps en % = $104,611; 0,255 * \text{masse initiale}$, $n = 7$, $R^2 = 0,89$, $p < 0,01$). Si l'on tient compte du bécasseau capturé lorsqu'il prenait soin de ses petits en juillet 1994, la corrélation n'était pas significative. Les trois tournepièrres capturés pendant l'incubation montraient également une corrélation négative entre la teneur en eau du corps (moyenne de $63,6 \pm 1,6$ %) et la masse, mais celle-ci n'était pas significative (probablement à cause de la petite quantité d'échantillons et du faible écart entre les valeurs).

Le flux d'eau moyen chez les tournepièrres capturés durant l'incubation et au début de la période des soins aux petits était en corrélation positive avec le changement de la masse durant la période des mesures (fig. 2; flux d'eau moyen = $67,25 \pm 3,20 * \text{changement de masse quotidienne}$, $n = 5$, $R^2 = 0,79$, $p < 0,05$). Dans tous les cas, les flux entrants étaient moindres que les flux sortants, même si la différence en moyenne n'était pas statistiquement significative (flux entrant moyen de $40,32 \pm 25,71$ g/jour, flux sortant moyen de $45,20 \pm 22,00$ g/jour, $n = 5$, $t = 2,58$,

Tableau 2

Résultats de mesures à l'EDM effectuées chez des Tournepierres à collier capturés à Alert, dans l'île d'Ellesmere, 1994

N ^{oa}	Expérience	Sexe ^b	Masse initiale (g)	Recapture		Intervalle entre captures (j)	Changement moyen entre captures (g)	Taux de change- ment de la masse (g/j)	Teneur en eau du corps (%)	Flux d'eau entrant (g/j)	Flux d'eau sortant (g/j)	Flux d'eau moyen (g/j)	DEQ	
				Date	Heure								kJ/j	W
1f1	94R02	f	107,5	3/7/94	17:00	0,87	-13	14,94	65,1	16,2	25,9	21,1	279,9	3,240
2f2	94R02	f	94,5	4/7/94	13:47	1,46	-2	1,37	65,1	53,3	54,2	53,7	288,9	3,344
3f1	94R03	m	119,5	4/7/94	20:50	0,91	-3	3,30	64,0	73,8	75,9	74,8	393,5	4,554
4f1	94R05	f	121,5	5/7/94	22:04	0,96	-14	14,58	62,0	13,0	22,1	17,5	374,1	4,330
5f2	94R05	f	107,5	6/7/94	21:00	1,00	-4	4,00	62,0	45,4	47,9	46,6	284,2	3,289
	Moyenne		110,1			1,04	-7,2	7,64	63,6	40,3	45,2	42,8	324,1	3,751
	É.-T.		10,9			0,24	5,8	5,34	1,6	25,7	22,0	23,8	55,0	0,636

Note : Tous les oiseaux étaient des adultes.

^a f1 = premier échantillon de sang; f2 = second échantillon de sang « final ».^b f = femelle; m = mâle.**Tableau 3**

Résultats de mesures à l'EDM effectuées chez des Bécasseaux maubèches capturés à Alert, dans l'île d'Ellesmere

N ^{oa}	Expérience	Sexe ^b	Masse initiale (g)	Recapture		Intervalle entre captures (j)	Changement moyen entre captures (g)	Taux de change- ment de la masse (g/j)	Teneur en eau du corps (%)	Flux d'eau entrant (g/j)	Flux d'eau sortant (g/j)	Flux d'eau moyen (g/j)	DEQ	
				Date	Heure								kJ/day	W
11	90R01	i	127	3/6/90	1:25				74,6					
21	90R02	i	134	3/6/90	1:31				67,9					
31	90R03	i	167	3/6/90	1:38				61,2					
41	90R04	i	144	3/6/90	1:43				66,3					
5f1	90R05	f	171	3/6/90	1:48	3,84	-22	5,73	62,8	42,8	46,6	44,7	245,5	2,841
61	90R06	i	119	6/6/90	1:38				75,0					
71	90R07	i	130	6/6/90	1:45				71,2					
8f1	94R06	m	132	7/7/94	0:43	0,98	-9	9,18	54,0	17,4	22,5	19,9	257,2	2,977
	Moyenne		140,5			2,41	15,5	7,46	66,6	30,1	34,5	32,3	251,4	2,909
	É.-T.		18,9			2,02	9,2	2,44	7,2	18,0	17,0	17,5	8,3	0,10

Note : Tous les oiseaux étaient des adultes.

^a i = échantillon de sang « initial »; f1 = échantillon de sang « final ».^b i = inconnu; f = femelle; m = mâle.

Figure 1

Rapport entre la teneur en eau du corps et la masse initiale des Bécasseaux maubèches à Alert au cours de la période suivant leur arrivée en juin 1990. La figure montre la ligne de régression linéaire et les intervalles de confiance de 95 %. Teneur en eau du corps (%) = $104,611 - 0,255 * \text{masse initiale}$

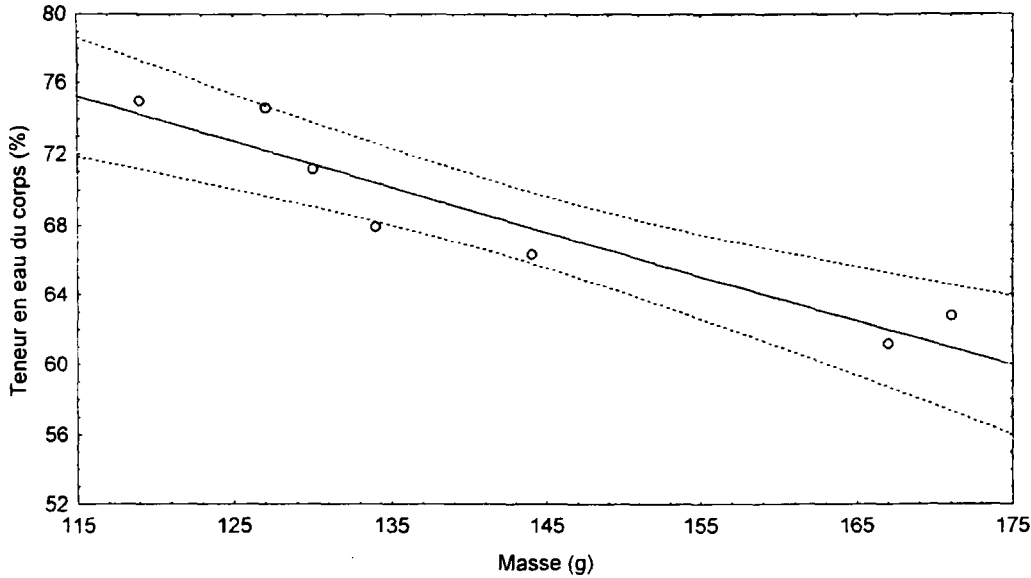
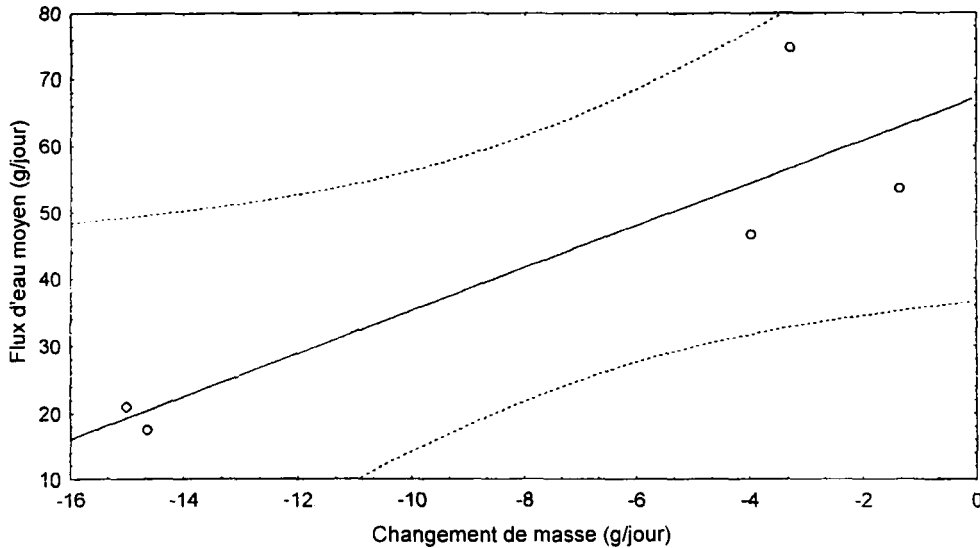


Figure 2

Rapport entre le flux d'eau moyen quotidien et le changement de masse quotidienne des Tournepierrées à collier au cours des expériences à l'aide de l'EDM, à Alert en juillet 1994. La figure montre la ligne de régression linéaire et les intervalles de confiance de 95 %. Flux d'eau moyen = $67,25 + 3,20 * \text{changement de masse quotidienne}$.



$p = 0,06$). La perte moyenne de masse chez les oiseaux capturés ($7,64 \pm 5,34$ g/jour) était un peu plus importante que la différence entre les flux d'eau entrants et les flux sortants.

Discussion

Comparaison avec des estimations effectuées chez des oiseaux d'autres régions

Les quelques estimations empiriques de la DEQ (obtenues par la technique de l'EDM) effectuées aux lieux de reproduction de l'Arctique montrent que la production d'énergie quotidienne des oiseaux de rivage est élevée (Pierce, 1989; Drent et Piersma, 1990; Piersma et Morrison,

1994; Lindstrom et Piersma, 1995) en rapport avec leur «mode de vie exigeant sur le plan énergétique» (Kersten et Piersma, 1987). La DEQ des tournepierres mesurée à Alert est généralement un peu plus faible que celle des tournepierres du bassin Foxe, situé à quelque 1 600 km au sud (dans l'ensemble, $3,89 \pm 0,63$ W par rapport à $4,21 \pm 0,72$ W; Piersma et Morrison, 1994). Dans chacun des cas, la DEQ estimée (respectivement de 3,55 et de 3,86 W pour Alert et l'île Rowley) est plus faible chez les femelles que chez les mâles (4,55 W et 5,07 W). Les estimations propres au tournepierres mâle à Alert, en particulier, traduisent des besoins énergétiques élevés : la DEQ des tournepierres serait d'environ 0,99 W (Kersten et Piersma, 1987), c'est-à-dire que la dépense d'énergie atteint ou dépasse le plafond métabolique implicite d'environ 4,5 fois le MB postulé par Drent et Daan (1980). Pendant la période des mesures, le temps n'était pas particulièrement froid et les coûts thermostatiques estimés, ou métabolisme de maintien, représentaient environ la moitié (51 % pour le tournepierres, 47 % pour le bécasseau) de la dépense d'énergie mesurée par la méthode de l'EDM. Les coûts thermostatiques considérés comme une partie de la DEQ étaient donc similaires, ou légèrement inférieurs, à ceux qui avaient été constatés chez les tournepierres couvant leurs oeufs sur l'île Rowley, dans le bassin Foxe (56 %; Piersma et Morrison, 1994).

Toutefois, si l'on veut relier la dépense d'énergie au MB, il est nécessaire de connaître le MB pendant la période étudiée. Le MB des oiseaux de rivage peut varier considérablement au cours d'une année (Piersma, 1994; Piersma et collab., 1995, 1996; Weber et Piersma, 1996), et il atteint des niveaux élevés au printemps qui précède la migration vers l'aire de nidification du Nord et au cours de la migration. Des modifications de la composition corporelle plutôt que de l'activité métabolique de certains tissus seraient à l'origine des changements observés dans le MB (Piersma et collab., 1996; Weber et Piersma, 1996). En plus d'accumuler d'abondantes réserves de graisses (métaboliquement inactives), qui serviront de carburant pour les longs vols migratoires, les oiseaux de rivage augmentent leur masse musculaire et la masse des organes nécessaires à la mobilisation de l'énergie, en particulier le coeur et le foie; simultanément, ils diminuent la masse de certains organes comme le gésier et le tube digestif, dont ils ne se serviront pas pendant le vol (Piersma, 1994; T. Piersma, G.A. Gudmundsson et K. Lillenthal, données inédites). Lorsqu'ils arrivent à Alert, les bécasseaux ont tendance à perdre l'excès de graisse accumulé tout en conservant les protéines (femelles) et en reconstituant la masse du gésier et du tube digestif (données inédites). On ne sait pas encore de quelle façon ces adaptations physiologiques, ainsi que celles associées à l'effort de reproduction, influent sur le MB aux lieux de reproduction. C'est pourquoi on ne peut être certain de la validité des mesures de la DEQ en tant que produit du MB. D'autres études sur la composition corporelle et l'élaboration de méthodes non destructives d'évaluation de la composition corporelle sont nécessaires, tout comme le sont les mesures empiriques du MB pendant la période de reproduction.

Deux des tournepierres capturés pour les expériences à l'aide de l'EDM, des femelles, ont perdu une partie importante de leur masse entre la capture initiale et la capture suivante, soit environ une journée plus tard (respectivement 13 et 14 g). Les deux oiseaux ont été capturés à nouveau après un intervalle d'environ une journée, et leur masse avait beaucoup moins diminué au cours de cette deuxième période (respectivement de 2 et de 4 g). Pour la première femelle, les estimations de la DEQ pour les deux périodes ont été relativement similaires (3,24 et 3,34 W), bien que la moyenne du flux d'eau ait été considérablement moindre au cours de la première période qu'au cours de la deuxième (21,1 par rapport à 53,7 g/jour). Cette femelle a passé la première période qui a suivi l'injection à se reposer et à se nourrir, alors que le mâle couvait, et elle a été recapturée chacun des jours qui ont suivi alors qu'elle couvait. La deuxième femelle a été capturée une première fois sur le nid, alors qu'elle était occupée à incuber les oeufs couverts de taches en forme d'étoile qui étaient en train d'éclore lors de la première recapture le jour suivant; elle a été recapturée une journée plus tard alors qu'elle s'occupait d'un petit. On a pu mesurer chez cette femelle un flux d'eau semblable, qui était bas (17,5 g/jour) le premier jour et plus élevé le deuxième jour (46,6 g/jour). Ensuite, on a obtenu des estimations consécutives de 4,33 W au cours de la phase d'éclosion et de 3,29 W le premier jour où elle s'occupait de ses petits. Le flux d'eau moyen était étroitement lié au taux de changement de la masse quotidienne. Les faibles flux d'eau mesurés à la première recapture laissaient croire que les femelles se nourrissaient peu au cours de cette période.

Les estimations de la DEQ des bécasseaux sont les premières qui parviennent de l'Arctique canadien. Elles semblent indiquer un besoin énergétique élevé, mais non exceptionnellement élevé, à Alert. Ces estimations (2,84 W pour une femelle qui venait d'arriver et dont les oeufs étaient en formation en 1990, 2,98 W pour un mâle qui s'occupait des oisillons en 1994) équivalent à environ trois fois le MB, dont la valeur est estimée à environ 1 W (Kersten et Piersma, 1987; Wiersma et Piersma, 1994). Ces niveaux sont considérablement plus bas que ceux qui ont été obtenus pour les bécasseaux qui incubaient (de la sous-espèce *C. c. canutus*) dans l'Arctique sibérien : à cet endroit, la moyenne des DEQ était de 4,6 W, les données indiquant un effet important des conditions météorologiques et laissant supposer que les oiseaux à la recherche de nourriture dépensent plus d'énergie que ceux qui incubent les oeufs (Lindstrom et Piersma, 1995), comme il fallait s'y attendre si la recherche de nourriture suppose l'occupation de micro-habitats plus exposés. Les deux mesures de la DEQ des bécasseaux à Alert sont aussi inférieures aux estimations des taux métaboliques sur le terrain chez les bécasseaux hivernant dans la mer des Wadden aux Pays-Bas (Piersma et collab., 1996).

Les estimations de la DEQ chez les tournepierres à Alert étaient en moyenne de $3,75 \pm 0,64$ W, en comparaison de $4,21 \pm 0,72$ W chez les huit tournepierres capturés sur l'île Rowley, dans le bassin Foxe (Piersma et Morrison, 1994); à tous ces endroits, la masse corporelle moyenne des oiseaux était similaire ($110,1 \pm 10,9$ g à Alert et $109,0 \pm 6,2$ g à l'île

Rowley), bien qu'il s'agisse de sous-espèces différentes (*A. i. interpres* et *A. i. morinella*). Ces observations indiquent que les conditions climatiques à Alert, même si elles sont rigoureuses comparativement à d'autres parties de l'Arctique canadien, ne fatiguent pas les oiseaux au-delà des niveaux observés pendant l'hiver ou sous l'effet de conditions météorologiques plus rigoureuses dans d'autres régions de l'Arctique canadien. En fait, les températures moyennes de juillet sur les îles de l'Arctique canadien vont de moins de 5°C sur la côte septentrionale de l'île d'Ellesmere à environ 8 à 10°C le long de la côte faisant face au continent (Maxwell, 1980). Une analyse des conditions métaboliques saisonnières à Alert (1970-1990) indique que le métabolisme de maintien dépassait de 2,7 fois le MB (limite déduite par Piersma et Morrison, 1994) sur une moyenne de seulement 2,5 % et 3,6 % des jours des mois de juin et juillet respectivement pour les Bécasseaux maubèches et les Tournepierres à collier. En comparaison, cette limite a été dépassée sur une moyenne de 15,3 % des jours de la courte période allant du 21 juin au 20 juillet pour les Tournepierres à collier dans le bassin Foxe (1958-1990; Piersma et Morrison, 1994). Une comparaison des normales climatiques sur une période de 30 ans à Alert et à Hall Beach (bassin Foxe) montre qu'il fait légèrement plus froid à Alert qu'à Hall Beach - températures moyennes inférieures d'environ 1 à 2°C à Alert en juin et juillet - mais qu'il vente beaucoup plus à Hall Beach - vents moyens de 1,4 à 1,8 fois plus forts au cours des mêmes mois. Quant au rayonnement solaire, il diffère peu d'une station à l'autre (tableau 1). L'écart-type de la température moyenne était également légèrement plus élevé à Hall Beach qu'à Alert en juin. Ainsi, même si la température est légèrement plus élevée dans le bassin Foxe qu'à Alert, le temps plus venteux et plus variable est moins prévisible sur le plan du métabolisme et en fait un endroit peut-être plus difficile à supporter qu'Alert pour des oiseaux de rivage de taille moyenne comme le bécasseau ou le tournepierre.

La teneur en eau et le cycle de l'eau mesurés dans le petit échantillon de tournepierres d'Alert étaient beaucoup plus bas que ceux qui ont été mesurés chez les Bécasseaux maubèches sur l'île Rowley, dans le bassin Foxe. Les faibles taux de renouvellement de l'eau peuvent être attribuables au fait que les oiseaux étudiés n'avaient peut-être pas mangé beaucoup au cours de la période des mesures au moyen de l'EDM. Pour ce qui est des bécasseaux, la relation négative existant entre la teneur en eau et la masse pour l'échantillon d'oiseaux capturés immédiatement après leur arrivée, alors qu'ils étaient vraisemblablement tous dans une condition nutritionnelle similaire, reflète probablement la grande quantité de graisse transportée par les oiseaux plus lourds. Cette relation est devenue non significative lorsque les données propres au mâle capturé plus tard dans la saison, au moment où il s'occupait des petits, ont été prises en compte : les modifications de la composition corporelle qui peuvent survenir au cours de la période de nidification peuvent exclure tout rapport simple entre la teneur en eau et la teneur en graisse sur l'ensemble de la période.

Les valeurs estimées de la DEQ chez des mâles, tant des tournepierres que des bécasseaux, obtenues à partir des

petits échantillons disponibles, sont plus élevées que celles des femelles. On a obtenu des résultats semblables pour les tournepierres du bassin Foxe (Piersma et Morrison, 1994). Cela pourrait s'expliquer par le fait que les mâles passent plus de temps dans des milieux exposés et que leurs activités, comme la défense du territoire, exigent une plus grande dépense d'énergie.

Les résultats obtenus à Alert indiquent que ce secteur est plutôt exigeant sur le plan énergétique pour les bécasseaux et les tournepierres, mais qu'il demeure comparable, et parfois même moins exigeant sur le plan énergétique, à d'autres régions de l'Arctique ou à l'aire d'hivernage en Europe. Les estimations des coûts thermostatiques, ou coûts du métabolisme de maintien, chez les oiseaux de rivage de taille moyenne comme les bécasseaux et les tournepierres portent à croire que les conditions climatiques laissent une assez grande marge sur le plan énergétique pour que les oiseaux puissent combler leurs besoins en énergie pendant la période de nidification.

Remerciements

Les travaux ont été organisés, et financés en grande partie, par le Service canadien de la faune. Le Programme coopératif de recherche de l'OTAN et le Fonds mondial pour la nature - Pays-Bas ont aussi financé certaines parties des travaux. Nous tenons à remercier les Forces armées canadiennes de nous avoir accordé la permission de travailler à Alert, plus particulièrement le commandant et le personnel en poste à Alert pour leur aide et leur appui professionnel et inconditionnel dans de nombreux aspects de notre travail. Nous remercions également le personnel du Réseau radio supplémentaire du quartier général d'Ottawa pour son précieux appui logistique. Des remerciements particuliers sont adressés également au directeur et au personnel de l'Étude du plateau continental polaire du ministère de l'Énergie, des Mines et des Ressources (aujourd'hui Ressources naturelles Canada), qui nous ont fourni un soutien exceptionnel dans la mise en place des installations logistiques. Nous sommes redevables au personnel du Service de l'environnement atmosphérique en poste à la station météorologique d'Alert, qui nous a fourni données météorologiques, lieux d'entreposage et soutien logistique pendant les travaux sur le terrain. Henk Visser, de l'Université de Groningue, nous a beaucoup aidé en s'occupant de l'approvisionnement en eau à double marquage et des analyses subséquentes des échantillons. Nous remercions Hugh Boyd, Erica Dunn et Peter Blancher pour leurs commentaires sur le manuscrit. Cette publication porte le numéro 3050 de l'Institut néerlandais de recherche marine des Pays-Bas et le numéro PCSP/EPCP 02196 de l'Étude du plateau continental polaire.

Références

Aschoff, J.; Pohl, H. 1970. Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und des Körpergrösse. *J. Ornithol.* 111: 38-47.

- Ashkenazie, A.; Safriel, U.N. 1979. Time-energy budget of the Semipalmated *Sandpiper Calidris pusilla* at Barrow. *Alaska Ecology* 60: 783–799.
- Bruggeman, P.F.; Calder, J.A. 1953. Botanical investigations in northeast Ellesmere Island, 1951. *Can. Field-Nat.* 67: 157–174.
- Cartar, R.V.; Morrison, R.I.G. 1997. Estimating metabolic costs of homeotherms from weather data and morphology: an example using Calidridine sandpipers. *Can. J. Zool.* 75 (sous presse).
- Danks, H.V. 1981. Arctic arthropods : a review of systematics and ecology with particular reference to the North American Fauna. Société entomologique du Canada, Ottawa. 608 pages.
- Davidson, N.C.; Morrison, R.I.G. 1992. Time budgets of pre-breeding Knots on Ellesmere Island, Canada. *Wader Study Group Bull.* 64 (Suppl.): 137–143.
- Drent, R.H.; Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225–252.
- Drent, R.; Piersma, T. 1990. An exploration of the energetics of leap-frog migration in arctic breeding waders. Pages 399-412 *dans* E. Gwinner (dir.), *Bird migration: physiology and ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin.
- England, J.; Kershaw, L.; Lafarge-England, C.; Bednarski, J.M. 1981. Northern Ellesmere Island: a natural resource inventory. Rapport inédit préparé pour Parcs Canada par le département de géographie de l'Université de l'Alberta, Edmonton. 237 pages.
- Environnement Canada. 1982. Normales climatiques au Canada. Température et précipitations 1951–1980. Le Nord. Service de l'environnement atmosphérique, Yukon et T.N.-O., Downsview (Ontario).
- Gessaman, J.A.; Nagy, K.A. 1988. Energy metabolism: errors in gas-exchange conversion factors. *Physiol. Zool.* 61: 507–513.
- Godfrey, W.E. 1986. *Les oiseaux du Canada*. Édition révisée. Musées nationaux du Canada, Ottawa. 650 pages.
- Kenward, R. 1987. *Wildlife radio tagging: equipment, field techniques and data analysis*. Academic Press, San Diego. 222 pages.
- Kersten, M.; Piersma, T. 1987. High levels of energy expenditure in shorebirds; metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea* 75: 175–187.
- Lifson, N.; McClintock, R. 1966. Theory of use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance. *J. Theor. Biol.* 12: 46–74.
- Lindstrom, A.; Piersma, T. 1995. Energetics of waders in the Russian tundra. Pages 302 à 310 *dans* E. Gronlund et O. Melander (dir.), *Swedish-Russian Tundra Ecology - Expedition 94, Tundra Ecology - 94. A cruise report*. Secrétariat à la recherche polaire de Suède, Stockholm.
- Maxwell, J.B. 1980. *Le climat des îles arctiques et des eaux adjacentes du Canada*. Vol. 1, Service de l'environnement atmosphérique, Environnement Canada, Ottawa. 532 pages.
- Morrison, R.I.G. 1975. Migration and morphometrics of European Knot and Turnstone on Ellesmere Island, Canada. *Bird-Banding* 46: 290–301.
- Morrison, R.I.G. 1977. Migration of arctic waders wintering in Europe. *Polar Rec.* 18 : 475–486.
- Pierce, E. 1989. Breeding biology of the Purple Sandpiper on Spitsbergen. Thèse de doctorat, Université de Bergen, Bergen, Norvège.
- Piersma, T. 1994. Close to the edge: energetic bottlenecks and the evolution of migratory pathways in Knots. Thèse de doctorat, Université de Groningue, Groningue, Pays-Bas. 366 pages.
- Piersma, T.; Morrison, R.I.G. 1994. Energy expenditure and water turnover of incubating Ruddy Turnstones: high costs under high arctic climatic conditions. *Auk* 111 : 366–376.
- Piersma, T.; Drent, R.H.; Wiersma, P. 1991. Temperate versus tropical wintering in the world's northernmost breeder, the Knot: metabolic scope and resource levels restrict subspecific options. *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 20 : 761–772.
- Piersma, T.; Cadee, N.; Daan, S. 1995. Seasonality in basal metabolic rate and thermal conductance in a long-distance migrant shorebird, the knot (*Calidris canutus*). *J. Comp. Physiol. B.* 165: 37–45.
- Piersma, T.; Bruinzeel, L.; Drent, R.; Kersten, M.; Van der Meer, J.; Wiersma, P. 1996. Variability in basal metabolic rate of a long-distance migrant shorebird (Red Knot, *Calidris canutus*) reflects shifts in organ sizes. *Physiol. Zool.* 69: 191–217.
- Rennie, W.F. 1986. Summer air temperatures and number of vascular species in Arctic Canada. *Arctic* 39 : 133–137.

Warnock, N.; Warnock, S. 1993. Attachment of radiotransmitters to sandpipers: review and methods. Wader Study Group Bull. 70: 28-30.

Weber, T.P.; Piersma, T. 1996. Basal metabolic rate and the mass of tissues differing in metabolic scope: migration-related covariation between individual Knots *Calidris canutus*. J. Avian Biol. 27 : 215-224.

Wiersma, P.; Piersma, T. 1994. Effects of micro-habitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of Red Knots. Condor 96 : 257-279.



Plus de 50 p. 100 de papier
recyclé dont 10 p. 100 de
fibres post-consommation.

Pour de plus amples renseignements sur le Service canadien de la faune ou ses autres publications, veuillez écrire au :

Service canadien de la faune
Environnement Canada
Ottawa (Ontario)
K1A 0H3
(819) 997-1095
(819) 997-2756 (télécopieur)
mark.hickson@ec.gc.ca

Publié en vertu de l'autorisation du
ministre de l'Environnement
©Ministre des Travaux publics et Services
gouvernementaux Canada, 1997
N° de catalogue CW69-9/211F
ISBN 0-662-82104-1
ISSN 0069-0023
