HAL open science

Quantifier les besoins énergétiques des limicoles.

Alain Ponsero, Patrick Le Mao, Pascal Hacquebart, Mikaël Jaffré, Laurent Godet

To cite this version:

Alain Ponsero, Patrick Le Mao, Pascal Hacquebart, Mikaël Jaffré, Laurent Godet. Quantifier les besoins énergétiques des limicoles.. Forum des Marais Atlantiques. Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zone côtière., Estuarium, pp.311-320, 2012, Paroles des Marais Atlantiques. hal-00667608

HAL Id: hal-00667608

https://hal.science/hal-00667608v1

Submitted on 9 Feb 2012

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

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

Quantifier les besoins énergétiques des limicoles

Alain PONSERO, Patrick LE MAO, Pascal HACQUEBART, Mickaël JAFFRE, Laurent GODET

La plupart des limicoles de l'hémisphère nord nichent dans la toundra circumpolaire et passent la période de non-reproduction sur les escales migratoires et les sites d'hivernage en domaine tempéré à tropical (Piersma & Wiersma, 1996 ; Piersma *et al.*, 1996). Pendant cette longue période internuptiale, si quelques limicoles peuvent exploiter des habitats continentaux humides, la majorité dépend des domaines intertidaux de substrat meuble ou dur, et plus particulièrement des grands sites estuariens. Au sein du compartiment benthique d'un estuaire européen classique, si on exclut les pinnipèdes, on trouve schématiquement trois grands échelons trophiques : les oiseaux et les poissons, le macrozoobenthos et les algues (microalgues et macroalgues). Cette chaîne trophique courte s'explique en grande partie par la grande diversité d'oiseaux s'alimentant en domaine intertidal (Beukema, 1981). Puisque les limicoles comptent parmi les principaux prédateurs du compartiment benthique des systèmes estuariens, l'évaluation de l'énergie qu'ils prélèvent par rapport à la ressource disponible est essentielle dans l'étude des réseaux trophiques intertidaux. Dans ce chapitre, nous proposons une courte revue des méthodes classiquement utilisées pour estimer l'énergie prélevée par une communauté de limicoles en fonction de la ressource et de l'espace benthiques disponibles au sein d'un domaine intertidal donné. Nous détaillerons successivement comment quantifier les besoins énergétiques des limicoles, puis comment quantifier la valeur énergétique du macrobenthos et de sa fraction récoltable par les limicoles, et enfin prendre en compte la superficie intertidale réellement disponible pour les limicoles.

Les besoins énergétiques des oiseaux : définitions

L'hiver est une saison difficile pour la survie des homéothermes comme les oiseaux. La gestion des réserves énergétiques est un paramètre crucial pour leur survie, en particulier lors de l'hivernage, période durant laquelle les ressources alimentaires doivent être suffisantes pour subvenir à leurs besoins énergétiques accrus (Piersma, 1990 ; Degré, 2006). Durant cette phase, l'abondance, la diversité et la composition spécifique des oi-

seaux présents sur la zone intertidale dépendent étroitement de la biomasse en invertébrés benthiques (Moreira, 1997 ; Newton & Brockie, 1998).

Le métabolisme de base (*Basal Metabolic Rate* [BMR]) correspond à la dépense minimale et incompressible d'énergie nécessaire (*figure* 4) pour un individu à jeun dans sa phase de repos circadien, et dans des conditions de thermoneutralité (Aschoff & Pohl, 1970). Quand la température diminue, le métabolisme augmente linéairement (*figure* 4). C'est le processus de thermorégulation. Les besoins du métabolisme de base et les processus de thermorégulation forment les besoins métaboliques (*Standard Metabolic Rate* [SMR]). Les besoins métaboliques d'un individu sont donc directement liés aux conditions environnementales auxquelles il est soumis (température, vent, etc.). On ajoute à cela les besoins métaboliques liés à l'activité physique de l'oiseau (dont l'énergie nécessaire à la recherche alimentaire, au stockage d'énergie pour la migration, etc.). C'est la demande d'énergie quotidienne (*Daily Energy Expenditure* [DEE]), définie pour la première fois par King [1974]), et qui est généralement deux à trois fois supérieure au métabolisme de base pour un oiseau en liberté (Bryant & Tatner, 1991). BMR, SMR et DEE sont exprimés par unité de temps, généralement la journée. Le métabolisme d'un oiseau est fonction de son poids et de la température ambiante et la demande énergétique quotidienne (DEE) d'un oiseau est proportionnelle à son métabolisme.

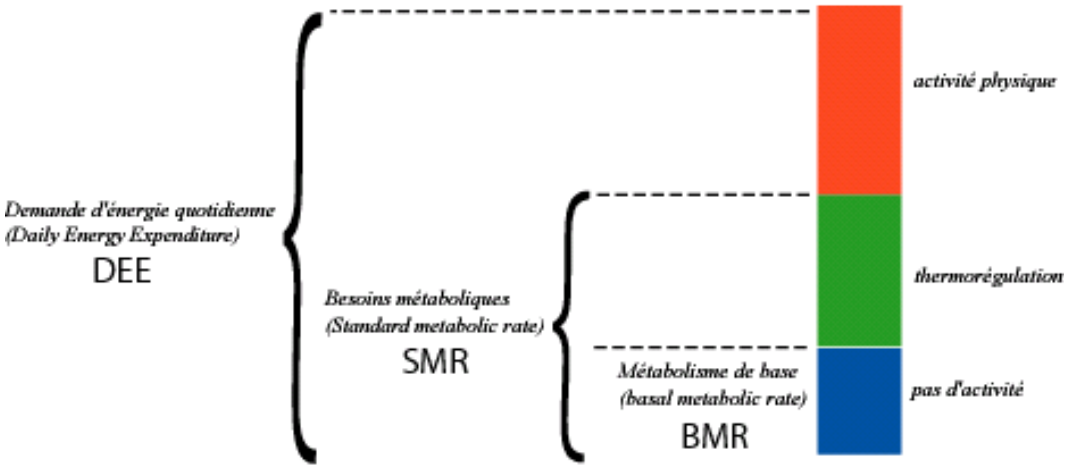

Figure 4 : schématisation des besoins énergétiques d'un oiseau

Les besoins augmentent de manière logarithmique en fonction de la masse corporelle de l'oiseau. Les besoins énergétiques maximaux représentent à peu près cinq fois le métabolisme de base. Les besoins énergétiques « normaux » sont estimés à environ deux à trois fois le métabolisme basal, mais quand les températures passent en dessous d'un niveau critique, un oiseau doit commencer à brûler de l'énergie pour se réchauffer. Ce coût énergétique, lié à la thermorégulation, est indiqué sur la *figure* 5 pour des températures de 0, 10 et 20 C° (d'après Van de Kam *et al.*, 2004).

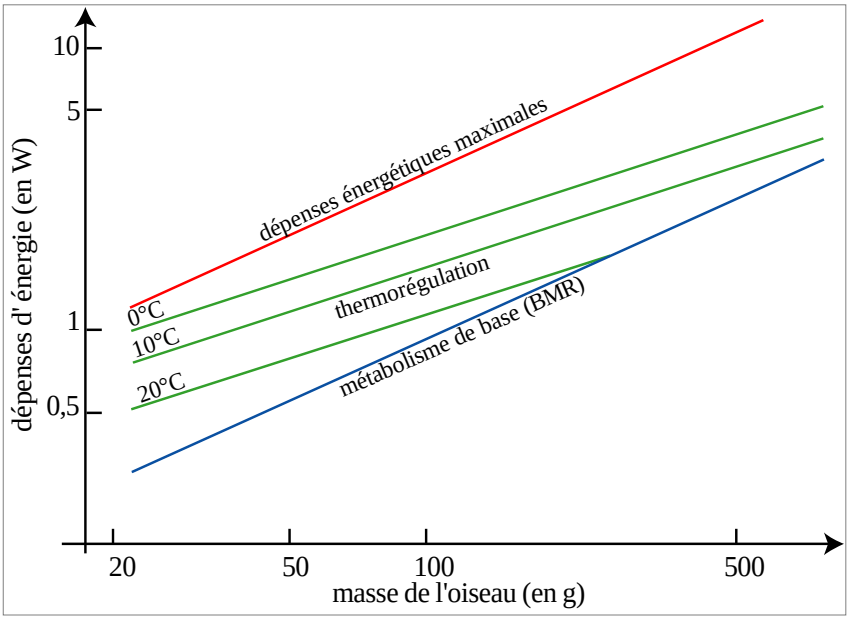

Figure 5 : relation entre les dépenses énergétiques et la masse de l'oiseau

Lors d'une période de froid, un oiseau de faible masse corporelle a un besoin énergétique lié à la thermorégulation proportionnellement plus important qu'un oiseau de plus grande masse. Le métabolisme élevé des oiseaux implique une consommation d'énergie continuelle et donc un besoin de nourriture continu. Ceci est particulièrement vrai pour les limicoles côtiers, qui ont un métabolisme élevé, ce qui est considéré comme une adaptation à la vie dans des milieux ouverts et ventés (Kersten & Piersma, 1987). Les ressources alimentaires doivent ainsi être suffisantes pour subvenir aux besoins énergétiques durant l'hiver, après la migration post-nuptiale ou avant

la migration pré-nuptiale (Piersma, 1990). Les réserves énergétiques jouent donc un rôle central dans la survie.

Estimer les besoins énergétiques des limicoles

Calculer les besoins du métabolisme de base (BMR)

Les premières équations reliant le métabolisme de base avec la masse des oiseaux ont été établies par Lasiewski & Dawson (1967) à partir de mesures de métabolisme d'individus après alimentation, dans un environnement neutre thermiquement (10° C) et aussi proches de l'état de repos que possible :

$$\text{Log}(\text{BMR}) = \log(129{,}0) + 0{,}724 \log(W) \pm 0{,}113 \text{ pour les passereaux}$$

$$\text{Log}(\text{BMR}) = \log(78{,}3) + 0{,}723 \log(W) \pm 0{,}068 \text{ pour les non-passereaux}$$

$$\text{Log}(\text{BMR}) = \log(86{,}4) + 0{,}668 \log(W) \pm 0{,}086 \text{ pour tous les oiseaux}$$

BMR : métabolisme de base exprimé en kCal .jour^{-1} et W : masse de l'oiseau en kg

Un peu plus récemment, d'autres auteurs ont défini des équations plus précises, en particulier pour les limicoles et les anatidés :

pour les limicoles : $\text{BMR} = 5{,}06 \times W^{0{,}729}$ (Kersten & Piersma, 1987)

pour les anatidés : $\text{BMR} = 4{,}80 \times W^{0{,}672}$ (Scheiffarth & Nehls, 1997)

pour les autres espèces : $\text{BMR} = 3{,}56 \times W^{0{,}734}$ (Aschoff & Pohl, 1970)

BMR : métabolisme de base exprimé en Watt et W : masse de l'oiseau en kg

La résolution de ces équations montre que les limicoles présentent, à masse égale, un BMR supérieur à celui des anatidés ou des laridés.

Convertir des unités énergétiques
1 kcal = 4,1868 kJ
1kJ ≈ 0,2388 kcal
1 W = 1J.s soit 86,4 kJ.jour
1kJ.jour ≈ 0,0116 W

Il existe de nombreuses autres méthodes pour estimer le BMR, mais Shaffer *et al.* (2001) ont montré que sur sept méthodes de calcul différentes utilisées sur l'Albatros hurleur (*Diomedea exulans*), seule une équation a donné des résultats significativement différents des autres, ce qui tend à valider ces formules pour estimer le métabolisme basal d'un oiseau et justifier leur application, notamment dans le calcul de la demande énergétique quotidienne (Hacquebart, 2003).

Calculer la dépense d'énergie quotidienne (DEE)

Kersten & Piersma, (1987) ont utilisé cette valeur de métabolisme pour mettre en relation la dépense d'énergie quotidienne (DEE) avec le métabolisme de base (B BMR) pour des oiseaux captifs ou des oiseaux en milieu naturel :

$$\text{DEE} = a \times \text{BMR}$$

avec a = 2 en captivité et a = 3 *in natura*

Pienkowski *et al.* (1984) ont estimé que dans la formule DEE = a x BMR, la valeur de a pouvait varier entre 2 et 5 pour les oiseaux en liberté. En fonction des publications, les auteurs utilisent donc des valeurs différentes de ce paramètre (*tableau* I).

Tableau I : différentes valeurs du paramètre *a* utilisé dans le calcul de la DEE à partir du BMR, rencontrées dans la littérature pour les limicoles

Auteur	***a***
Wolff *et* al., 1975	5
Annezo & Hamon, 1989	5
Meire *et al.*, 1994a	3
Zwarts *et al*., 1996	2.2
Le Dréan-Quénec'hdu & Mahéo, 1997	5
Meziane, 1997	2
Moreira, 1997	2,5
Wolff, 1989	2,3
de Boer & Longamane, 1996	1,8

Des besoins énergétiques individuels aux besoins énergétiques d'une communauté

L'utilisation de ces formules pour estimer l'énergie prélevée par une communauté de limicoles dans son ensemble requiert l'estimation préalable de différents paramètres de cette communauté. En particulier, les abondances

doivent être converties en nombre « d'oiseaux.jours », soit le nombre estimé d'oiseaux sur un site pendant un jour, multiplié par le nombre de jours dans une période donnée (Newton & Brockie, 1998).

Évaluation de la masse des oiseaux

Le calcul des besoins énergétiques de base (BMR) nécessite de connaître les masses des oiseaux. L'idéal est de disposer de données locales, mais, à défaut, on peut reprendre des données de masses corporelles issues de la littérature. Meziane (1997) utilise le poids moyen annuel et Meire *et al.*, (1994a) le poids maigre estimé. La littérature fournit les poids des oiseaux avec une précision variable en fonction des recherches ayant été effectuées sur les espèces considérées.

Il est généralement conseillé d'utiliser des données synthétisées par Cramp & Simmons (1982, 1983), en tenant compte, chaque fois que cela est précisé, des variations mensuelles et du sex-ratio (poids différents entre mâles et femelles chez certaines espèces). À défaut de connaître le sex-ratio des oiseaux présents sur le site, on peut considérer les sex-ratios comme étant équilibrés (sex-ratio = 1), ce qui a son importance au moment de la quantification de la prédation globale.

Taux d'assimilation

Toute la nourriture ingérée n'étant pas assimilée. Pour estimer le taux d'assimilation moyen d'une communauté d'oiseaux, il est nécessaire de pondérer l'équation de la DEE par un coefficient d'assimilation. Plusieurs auteurs ont proposé un taux d'assimilation moyen du macro-benthos de 0,8 (Kersten & Piersma, 1987 ; Cas*tro et al*., 1989 ; Zwarts & Blomert, 1990 ; Scheiffarth & Nehls, 1997).

Bilan des méthodes d'évaluation des besoins énergétiques : vers une standardisation ?

Malgré les apparences, il n'existe pas de consensus sur la méthode à appliquer pour l'estimation de la dépense énergétique quotidienne (DEE) d'une communauté de limicoles. D'une manière générale, les méthodes d'estimation du BMR et de la DEE sont fiables dans le cas de l'étude d'un individu. En revanche, l'estimation de ces paramètres pour une communauté apparaît plus complexe. La faiblesse majeure de ces méthodes semble être le choix du facteur « a » du BMR dans l'estimation de la DEE. Aucune méthode cohérente d'estimation de ce coefficient n'est disponible et les approximations réalisées par les divers auteurs pour l'estimer sont empiriques. Cette

difficulté est liée au fait que la DEE des limicoles est la plus élevée parmi les différents groupes d'oiseaux (Kersten & Piersma, 1987).

Une approche choisie par plusieurs auteurs est d'utiliser le même modèle afin d'établir des comparaisons intersites. Ces éléments sont essentiels pour confronter le fonctionnement de différents sites littoraux, selon des méthodologies similaires, dont la standardisation serait à terme souhaitable. Par exemple, on peut utiliser les équations établies par Scheiffarth & Nehls (1997) qui ont repris et modifié l'approche de Meire *et al.* (1994b) et qui proposent comme estimation de la DEE d'une communauté d'oiseaux :

$$DEE_{com} = N \times a \times BMR \times Q^{-1}$$

DEE_{com} = besoin énergétique sur la période considérée pour une espèce donnée (en kJ)
N = nombre d'oiseaux.jours sur la période considérée pour une espèce donnée
a = paramètre de l'équation. On propose d'utiliser a = 3, la valeur par défaut proposée par Kersten & Piersma, 1987)
BMR = besoin métabolique de base quotidien (en kJ)
Q = efficacité d'assimilation = 0,8

Cette méthode a été utilisée récemment par Scheiffarth & Nehls, (1997) en mer des Wadden, par Sueur *et al.* (2003) en baie de Somme, par Le Mao *et al.* (2006) en baie du Mont-Saint-Michel, et par Ponsero & Le Mao (2011) en baie de Saint-Brieuc.

La nourriture disponible : valeur énergétique du macrobenthos et estimation de la fraction récoltable

L'estimation de la nourriture disponible à l'échelle d'un site passe par plusieurs étapes :

- évaluation des biomasses et des productions d'invertébrés macrobenthiques présents sur le site,
- évaluation de la valeur énergétique de la nourriture disponible,
- évaluation de la part de nourriture disponible par la prise en compte des proies réellement digestes.

Évaluation des biomasses et production d'invertébrés macrobenthiques

L'évaluation des densités de macrobenthos en zone intertidale est une activité classique des benthologues et ne nécessite pas de revenir longuement sur les protocoles mis en œuvre (voir en particulier le chapitre de

cet ouvrage consacré à l'étude des invertébrés des estrans meubles et rocheux).

Si on veut estimer les biomasses benthiques disponibles pour les limicoles au cours de l'hivernage, ces évaluations doivent s'effectuer à l'automne avant l'arrivée des premiers gros stationnements de limicoles hivernants. Ainsi, par exemple, le programme de suivi *Littoral, limicoles et macrofaune benthique* développé par Réserves naturelles de France (RNF), recommande d'effectuer les prélèvements benthiques autour du 15 octobre.

Des prélèvements peuvent également s'effectuer au printemps (en mars ou avril) après la période de consommation des limicoles et avant que le recrutement de jeunes individus ne vienne modifier sensiblement la composition du peuplement.

Les biomasses sont mesurées sur les animaux collectés. Elles sont exprimées en poids sec libre de cendres (*Ash Free Dry Weight* [AFDW]), représentant la différence entre le poids sec obtenu après un séjour en étuve à 60°C et le poids sec de cendres obtenu après combustion.

Pour évaluer la véritable quantité de matière disponible pour les limicoles il faut tenir compte de la production annuelle de matière par le macrobenthos, calculée à partir des biomasses printanières mesurées. Pour cela, il faut prendre en compte le rapport « production sur biomasse » (P/B) défini par de nombreux auteurs dont, par exemple, Warwick & Price (1975) en Cornouaille britannique, Wolff & De Wolf (1977) dans l'estuaire du Rhin ou Robertson, (1979) dans une synthèse sur les travaux de plusieurs auteurs. Les ratios P/B sont beaucoup plus élevés pour les espèces à cycle court telles que l'Annélide polychète *Ampharete acutifrons* qui a une durée de vie en moyenne d'un an (P/B = 5,45) que pour les espèces longévives telle que la Coque *Cerastoderma edule* (P/B =1,3 à 1,8) (*tableau* II).

Tableau II : valeurs moyennes de P/B pour quelques espèces communes en zone intertidale

	durée de vie (Robertson, 1979)	**P/B**	**auteur**
Nephthys hombergii	2+ ans ?	1,9	Warwick & Price (1975)
Ampharete acutifrons	1 an	5,51	Warwick & Price (1975)
Arenicola marina	2+ ans ?	0,95	Wolff & de Wolf (1977)
Macoma balthica	7+ ans	0,9	Warwick & Price (1975)
Macoma balthica	7+ ans	0,9	Wolff & de Wolf (1977)
Cerastoderma edule	5-7 ans	1,8	Hibbert (1976)
Cerastoderma edule	5-7 ans	1,3	Wolff & de Wolf (1977)
Scrobicularia plana	5+ ans	0,54	Hughes (1970)
Hydrobia ulvae	1-2 ans ?	1,46	Wolff & de Wolf (1977)

Estimation de la valeur énergétique du macrobenthos

Le contenu énergétique d'un animal dépend de ses réserves en sucres, protéines et lipides (Brey *et al.*, 1988). La proportion de ces composants détermine la valeur énergétique spécifique par unité de poids, si on ne tient pas compte des matières minérales. De nombreux auteurs ont calculé la valeur énergétique des différentes espèces benthiques, qui peut évoluer saisonnièrement dans une fourchette de ± 10 % au sein d'une même espèce (Zwarts & Wanink, 1993).

La valeur énergétique du peuplement est souvent calculée à partir de celle des principales espèces dominantes. Ainsi, Zwarts & Wanink (1993) évaluent l'énergie moyenne du peuplement à *Macoma balthica* de la mer des Wadden à 22 joules/mg AFDW à partir des valeurs moyennes trouvées pour les 10 espèces dominantes, tandis que Brey *et al.* (1988) trouvent une valeur similaire en prenant en compte 229 espèces de macroinvertébrés de la mer Baltique (*figure* 6). En effet, seule une fraction des invertébrés présents est accessible aux limicoles en fonction de leurs variations en densité d'énergie, en masse, en biomasse, de la profondeur d'enfouissement et de leur comportement. Les invertébrés doivent être accessibles (profondeur d'enfouissement inférieure à la longueur du bec du prédateur), disponibles (possibles à ingérer) et profitables pour être récoltables par les limicoles (Meire, 1993) au sein des peuplements accessibles, ce qui justifie la prise en compte des espèces principales ou d'une valeur énergétique moyenne asso-

ciée à un peuplement particulier. La répartition de la biomasse au sein de ce peuplement est donc considérée comme homogène.

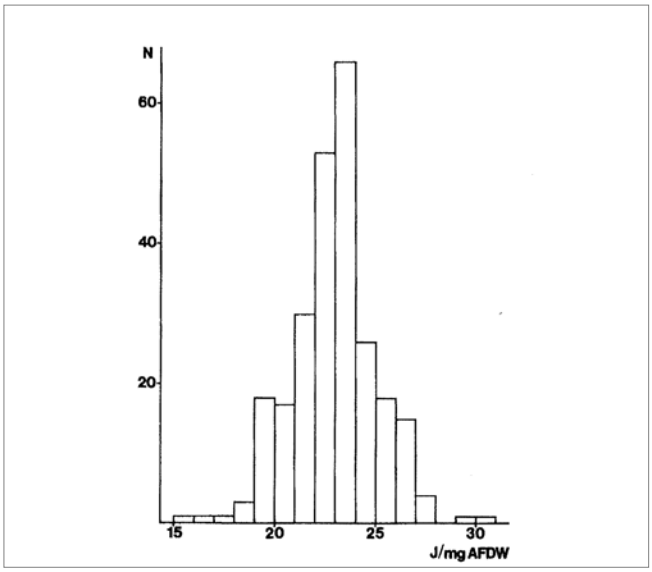

Figure 6 : distributions de la valeur énergétique (joules.mg^{-1} AFDW) de 229 invertébrés macrobenthiques de la mer Baltique (Brey et al., 1988)

Dauvin & Joncourt (1989) ont fait le même travail sur 120 espèces benthiques des sables fins et grossiers subtidaux de la baie de Morlaix. Sur cette base, la valeur énergétique moyenne proposée pour ces habitats est de 20,52 kJ/mg AFDW.

Deux possibilités se présentent pour déterminer cette valeur sur les sites d'étude :

- si on ne dispose pas des biomasses AFDW et/ou des productions sur le site étudié, prendre une valeur globale, celle de Zwarts & Wanink, (1993) pouvant convenir pour les communautés à *Macoma balthica* de la Manche,

- faire la somme des valeurs énergétiques proposées par la littérature pour les espèces dominantes du site étudié ou pour les principaux groupes faunistiques présents. Toutefois, tous les auteurs s'accordent pour dire que qu'il n'y a pas de différence significative entre les groupes taxonomiques dominants (annélides polychètes, bivalves et crustacés).