



Dépenses énergétiques des populations hivernantes de pinsons du nord (*Fringilla montifringilla*) en relation avec leur milieu

Georges Hémery, Alain Le Toquin

► To cite this version:

Georges Hémery, Alain Le Toquin. Dépenses énergétiques des populations hivernantes de pinsons du nord (*Fringilla montifringilla*) en relation avec leur milieu. *Revue d'Écologie*, 1976, 1, pp.52-88. hal-03530778

HAL Id: hal-03530778

<https://hal.science/hal-03530778>

Submitted on 17 Jan 2022

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.

DEPENSES ENERGETIQUES
DES POPULATIONS HIVERNANTES DE PINSONS
DU NORD (*FRINGILLA MONTIFRINGILLA*)
EN RELATION AVEC LEUR MILIEU

par Georges HÉMERY et Alain LE TOQUIN

*Centre de Recherches sur les Migrations des Mammifères
et des Oiseaux, Paris **

Depuis quelques années, l'écologie des populations de Pinsons du Nord (*Fringilla montifringilla*) hivernant en Europe occidentale subit une évolution rapide et profonde, due en grande partie à l'agriculture. Dans la pratique, cette évolution se traduit par la formation, de plus en plus fréquente, de concentrations pouvant atteindre plusieurs millions d'individus dans les zones de culture de maïs. Ainsi, en décembre 1967, approximativement 20 millions de Pinsons du Nord étaient regroupés en un seul dortoir dans les Pyrénées-Atlantiques, point de départ de cette évolution.

Il s'agit là d'un phénomène, sinon exceptionnel, du moins extraordinaire, et dont l'étude revêt de multiples aspects : relations avec le milieu (transferts d'énergie, choix du milieu), relations interspécifiques (compétition, prédation), structure, dynamique et mouvements des populations. Nous aborderons ici le problème des dépenses énergétiques en relation avec le milieu.

Après une introduction générale sur les dépenses énergétiques des oiseaux dans la nature (§ I), nous étudierons dans ce travail les populations de Pinsons du Nord hivernant dans le sud-ouest français (départements des Landes et des Pyrénées-Atlantiques). Sauf indication contraire, les données ont été recueillies sur les oiseaux se regroupant au dortoir de Pau (§ II et III). Nous serons amenés à rechercher quels sont les rôles du comportement et du milieu dans la limitation de la dispersion des oiseaux à partir d'un dortoir (§ III). C'est un des objectifs principaux à atteindre, car il existe une relation croissante entre l'importance numérique

(*) Adresse : Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue Buffon, 75005 Paris.

des concentrations et la dispersion des individus à partir des centres de regroupement (Hemery et Le Toquin, à paraître). Les relations générales liant la quantité d'énergie dépensée à des variables abiotiques du milieu (photopériode, température) permettront de préciser, au niveau de la zone d'hivernage de l'espèce, certaines des conditions nécessaires pour que des concentrations importantes puissent avoir lieu. L'intérêt de ces relations apparaîtra clairement lors de l'étude que nous préparons sur les variables biotiques du milieu (conditions trophiques principalement).

Enfin, un modèle global des relations énergétiques des individus en fonction du milieu est présenté (§ IV). Certains résultats ont été obtenus en faisant des approximations rationnelles, notamment en ce qui concerne les mesures métaboliques. On ne perdra pas de vue que les problèmes ont été envisagés d'un point de vue essentiellement écologique et non purement physiologique. Cela dit, les valeurs numériques trouvées ne sont, bien sûr, qu'approchées.

Une importance particulière a été attachée à la nature des phénomènes et des relations existant entre les oiseaux et leur milieu. La majorité des résultats et la méthodologie employée sont applicables, plus ou moins directement, à un grand nombre d'espèces.

I. — MISE AU POINT PRÉLIMINAIRE SUR LES DÉPENSES ÉNERGÉTIQUES DES OISEAUX.

Les dépenses énergétiques d'un oiseau dans la nature au sein d'une population sont déterminées par de nombreuses variables.

En simplifiant, on peut en distinguer quatre groupes :

1) Variables caractérisant *l'individu* lui-même : l'espèce, qui fixe également dans une certaine marge le poids, le sexe, l'âge, la population, qui traduit des adaptations éco-géographiques (écotypes), l'état physiologique (mue, reproduction, etc.) qui peut aussi agir sur le poids.

2) Variables caractérisant *le milieu* : la température ambiante, l'humidité, la vitesse du vent, la photopériode qui agit sur l'activité, les possibilités trophiques.

3) Variables caractérisant *l'éthoécologie de la population* : le comportement : activité musculaire principalement.

Le comportement peut également modifier la température ambiante (recherche de microclimat par exemple), la densité de la population : elle peut influencer sur l'état physiologique de l'oiseau (phénomène de groupe ou de masse par exemple), et sur son comportement, etc.

4) Variables caractérisant *le temps* : le cycle annuel, le cycle journalier, qui sont corrélés tous les deux avec le milieu, l'état

physiologique de l'oiseau et son comportement (horloge interne).

S'il est relativement aisé de montrer les principales corrélations existant entre ces groupes de variables (fig. 1), il est par contre souvent difficile de séparer les relations de cause à effet des variations concomitantes. De nombreux exemples sont donnés dans la littérature (Kendeigh, 1949 et 1970 ; Golley, 1966, etc.). Les mesures de dépenses énergétiques sont habituellement effectuées en éliminant artificiellement l'action de certaines variables.

Les différents métabolismes ainsi appréhendés correspondent généralement à sept types (tableau I).

TABLEAU I

Conditions dans lesquelles sont mesurés les principaux types de métabolismes.

Conditions Métabolisme	Température ambiante	Activité musculaire	Etat physiologique
basal	thermoneutralité	nulle	à jeun, éveillé stable (*)
standard	variable	nulle	à jeun, éveillé stable (*)
de sommeil	variable	nulle	endormi
de repos	variable ou thermoneutralité	nulle ou restreinte	non à jeun éveillé, stable (*)
d'existence	variable	restreinte	non à jeun éveillé, stable (*)
de vol	variable	maximum	non à jeun éveillé, stable (*)
journalier moyen	moyenne du milieu naturel	comportement dans la nature	variable suivant l'heure et la saison

(*) production nulle.

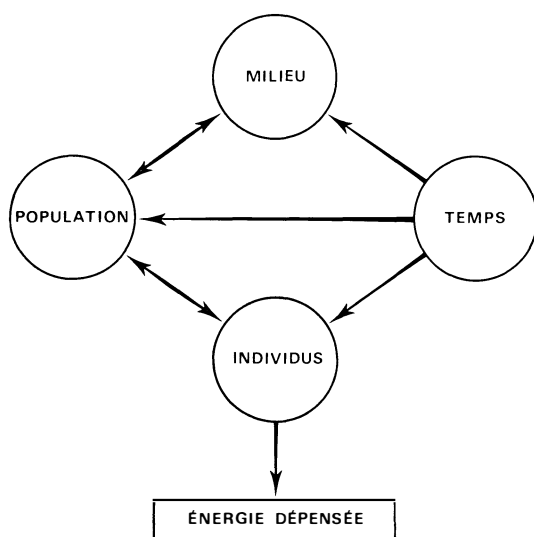


Figure 1. — Relations entre les variables déterminant les dépenses énergétiques d'un oiseau dans la nature.

1) *Le métabolisme basal* (« basal metabolism ») : Il correspond aux dépenses énergétiques « chez un individu « éveillé », normalement nourri pendant les jours précédant l'expérience mais à jeun depuis suffisamment de temps pour éliminer tout « travail digestif », au repos et non soumis à un choc émotionnel important, à la neutralité thermique (1) et en condition de repos sexuel » (Grodzinski et Gorecki, 1966 ; Bourlière et Lamotte, 1967). Une relation générale a été mise en évidence entre le métabolisme basal, d'une part, le poids et l'espèce d'autre part (Brody, 1945 ; King et Farner, 1961 ; Lasiewski et Dawson, 1967, 1969 ; Zar, 1968, 1970).

$$M = m W^n \quad (1)$$

avec M = métabolisme de base (kcal/jour $\times$ oiseau),

W = poids de l'oiseau,

m et n sont des constantes taxonomiques.

Les rôles de la température, de l'humidité et de la mue seront détaillés uniquement dans le cas du Pinson du Nord (§ II, 1-3 à II, 1-5).

2) *Le métabolisme standard* (« standard metabolism ») : Adopté par les auteurs anglo-américains, il correspond à l'énergie

(1) Thermoneutralité : « L'animal n'a à se défendre ni contre le froid ni contre le chaud » (LAMOTTE et BOURLIÈRE, loc. cit.).

dépensée au repos, à jeun, à la neutralité thermique selon King et Farner (1961), à température variable selon Kendeigh (1970) ; le « basal metabolism » est alors défini soit comme un synonyme de « standard metabolism » (King et Farner, *loc. cit.*), soit comme un cas particulier, celui de la thermo-neutralité (Kendeigh, *loc. cit.*) (1).

3) *Le métabolisme de repos* (« resting metabolism ») correspond « à un genre de vie normal, dont seuls seraient écartés les exercices musculaires violents et les dépenses énergétiques dues à la croissance, la mue, la gestation ou son équivalent, la maladie. Une telle mesure correspond, en fait, à un métabolisme basal effectué chez un animal non à jeun » (Bourlière et Lamotte, 1967). Dans la pratique les mesures sont réalisées à différentes températures (Grodzinski et Gorecki, 1966).

Le rapport du métabolisme de repos au métabolisme basal, évalué à 1,5 par Brody (1945), est repris par la majorité des auteurs ; Dolnik et Blyumental (1967) retiennent toutefois le chiffre de 2.

4) *Le métabolisme de sommeil* (« energy metabolism during night ») est considéré comme égal au métabolisme basal, par Utter et Lefebvre (1973).

5) *Le métabolisme de vol* : Il correspond aux dépenses énergétiques durant le vol. Son étude peut être abordée par des méthodes bien différentes :

1) Echanges respiratoires, avec mesure de la consommation en oxygène ou de la production en gaz carbonique.

2) Mesures des pertes de poids et taux de lipides, surtout pour les oiseaux migrateurs.

3) Modèles aérodynamiques tenant compte de la morphologie de l'oiseau et de son type de vol.

Les nombreuses données obtenues par ces différentes méthodes ont été étudiées par Raveling et Lefebvre (1967), puis par Hart et Berger (1972). Raveling et Lefebvre (1967) établissent, d'après un matériel très hétérogène, une première équation reliant la dépense énergétique en vol et le poids de l'oiseau :

$$\log M = \log 37,152 + 0,744 \log W \quad (2)$$

Parmi les douze travaux ainsi synthétisés, seulement deux concernent des estimations directes par mesure des échanges gazeux. Hart et Berger (1972), ne retenant que des mesures directes ($n = 10$) et techniquement satisfaisantes, établissent de même une nouvelle relation :

$$VO_2 = 1,02 W^{0,73} \text{ (ml/mn)} \quad (3)$$

(1) La thermoneutralité varie selon les espèces et la température d'acclimatation.

Le principe de ces deux relations a été critiqué par Nisbet (1967) à la suite de la publication de Raveling et Lefebvre (1967). Le reproche essentiel est le suivant : « The power required for flight is a function of the aerodynamic properties of the bird, and it is hard to understand why it should be proportional to basal metabolism, which is a function of its physiology and thermal insulation ». Si l'on peut effectivement admettre cette intéressante critique, force également est de reconnaître le net ordonnancement des résultats obtenus, en particulier par Hart et Berger (1972). En effet, la grande hétérogénéité du matériel étudié (espèces, morphologie, type et vitesse de vol, température, etc.) liée à des techniques de mesures très variées, se traduit malgré tout par des résultats rationnels.

Dans le présent travail, en première approximation et uniquement pour les espèces de poids moyen ou faible, nous reconnaitrons donc l'utilité de ce type de relation, en retenant l'équation de Hart et Berger (1972). Les résultats spécifiques à *Fringilla montifringilla* (§ II. 1) justifieront, dans notre cas, cette façon de procéder.

6) *Les métabolismes de chant et de parade* : Selon Orians (1961, in Schartz et Zimmerman, 1971) le métabolisme de chant est égal à 1,1 fois le métabolisme de repos, tandis que le métabolisme de parade (« displays ») s'élève à 2 fois le métabolisme de repos.

7) *Le métabolisme d'existence ou de maintenance* (« existence energy », « existence metabolism », « maintenance metabolism ») est ainsi défini par Kendeigh (1949) : « The existence energy is the composite of energy requirements involved in maintaining standard or basal metabolism, in chemical heat regulation, in securing food and drink (economic maintenance) and in the heat increment or "specific dynamic action" of digestion and assimilation ». Pratiquement cette définition concerne un oiseau en captivité, gardant un poids constant et demeurant en bonne santé (Odum et al., 1961).

8) *Le métabolisme journalier moyen* (d'après Grodzinski et Gorecki, 1966 : « Average Daily Metabolic Rate ») constitue certainement la donnée la plus significative sur le plan écologique. Telle que nous l'utiliserons, elle représente la dépense énergétique horaire moyenne durant un cycle de 24 h chez un oiseau placé dans les conditions naturelles.

Enfin, la totalité des dépenses par 24 h est définie par un *budget énergétique journalier* (« Daily Energy Budget » selon Grodzinski et Gorecki, 1966, « Daily Energy Expenditure » selon Utter et Lefebvre, 1973).

9) *Relation entre le poids corporel et le rapport du métabolisme de vol au métabolisme de base* :

L'équation de Hart et Berger (1972), liant le métabolisme de vol au poids de l'oiseau (§ I-5), peut être mise en parallèle avec les équations de Laziewski et Dawson (1967) et Zar (1968) donnant le métabolisme basal en fonction du poids. Il est ainsi possible de définir le rapport qv/b du métabolisme de vol au métabolisme de base :

$$qv/b = \frac{0,295 W^{0,730}}{0,0357 W^{0,668}} = 8,263 W^{0,062} \quad (4)$$

Cette relation montre une dépendance non négligeable du rapport étudié vis-à-vis du poids. Cette notion n'avait pas été développée, à notre connaissance, par les nombreux travaux abordant ce problème (Brody, 1945 ; Odum, 1960 ; Raveling et Lefebvre, 1967, etc.). Pour ces auteurs, en effet, ce rapport est constant pour l'ensemble des oiseaux, le vol étant assimilé à un effort musculaire intense et soutenu (« sustained hard work »).

En première approximation, les dépenses énergétiques en vol augmentent, relativement de plus en plus, avec le poids. Ainsi la valeur théorique de qv/b passe de 9 pour un Roitelet triple bandeau (*Regulus ignicapillus*) pesant 5 g, à 12 pour un Pigeon ramier (*Columba palumbus*) de 500 g.

Dans l'état actuel de nos connaissances, pour les espèces de taille moyenne ou faible, le poids individuel W entre donc en ligne de compte dans tous les types de métabolismes.

II. — DÉPENSES ÉNERGÉTIQUES ET CYCLE JOURNALIER D'ACTIVITÉ.

1) *Données énergétiques de base chez F. montifringilla* : L'application des résultats généraux précédents, ainsi que les mesures réalisées spécifiquement sur *F. montifringilla*, fournissent les données énergétiques de base chez le Pinson du Nord. Ces informations permettront d'étudier les dépenses énergétiques des individus dans la nature (§ II-2).

1-1) *Détermination du métabolisme de base* : Selon la relation $M = mW^n$, on obtient trois estimations pour un poids de 25 g :

- 1) $M = 0,199$ kcal/h pour un « oiseau » (King et Farner, 1961).
- 2) $M = 0,371$ kcal/h pour un « passereau » (Laziewski et Dawson, 1967).
- 3) $M = 0,373$ kcal/h pour un « fringille » (Zar, 1968).

King et Farner (1961) admettent l'insuffisance de leur équation pour des espèces de faibles poids, nous retiendrons pour les Pinsons du Nord un métabolisme de base de 0,372 kcal/h, moyenne des deux valeurs très voisines obtenues par Laziewski et Dawson (1967) et Zar (1968).

1-2) *Détermination du métabolisme de vol* : Selon la relation générale établie par Hart et Berger (1972) la dépense énergétique pour un oiseau de 25 g en vol est de 10,69 ml O_2 /mn, soit 3,09 kcal/h. Suivant ces mêmes auteurs, le métabolisme de vol est indépendant de la température. Les travaux de Dolnik et al. (1967 et 1971), reposant sur des mesures indirectes, indiquent une dépense de 4,35 kcal/h chez *F. montifringilla*. Nous retiendrons la valeur moyenne de ces deux chiffres, soit 3,72 kcal/h de vol. Le rapport du métabolisme de vol au métabolisme de base ($q v/b$) est alors de 10. Cette valeur est en accord avec la formule générale proposée précédemment (§ I-9), et qui donne $q v/b = 10$ pour $W = 25$ g.

1-3) *Relation entre le métabolisme de repos et la température* : Pohl (1971) a mesuré chez *F. montifringilla* la consommation d'oxygène et ses variations selon la période de l'année et la température ambiante. Les sujets (8 ♂♂ immatures) ont été capturés à la fin octobre, début novembre 1968 à Erling (48°N, 11°E) et maintenus en volière extérieure (« groupe I »). Le poids moyen de ces oiseaux s'élevait à 25,75 g, valeur sensiblement identique à celle des Pinsons du Nord hivernant dans le sud-ouest de la France.

Les conditions dans lesquelles ont eu lieu les expériences permettent d'identifier les résultats obtenus au métabolisme de repos. Les mesures de consommation d'oxygène ont été effectuées sur des oiseaux inactifs et à l'obscurité. De ce travail nous avons extrait les données concernant le mois de décembre.

Au-dessous de la température critique inférieure (seuil de la thermoneutralité), on observe en première approximation une décroissance linéaire du métabolisme en fonction de la température (3). La droite de régression déduite des deux graphes correspondants (décembre 1968 et 1969) et reliant la consommation d'oxygène à la température (θ) du milieu, a pour équation :

$Vo_2 = 2,537 - 0,0362 \theta$ (ml O_2 /mn $\times$ oiseau) (5)
(θ est au plus égal à la température critique inférieure, soit 24°C dans ce cas).

En prenant la valeur moyenne de 4,82 kcal comme équivalent de la combustion de 1 litre d'oxygène (Brody, 1945 ; Mitchell, 1962), nous obtenons la relation suivante :

$$Mr(\theta) = 0,734 - 0,0104 \theta \text{ (kcal/h } \times \text{ oiseau).}$$

Pour une température ambiante comprise entre 0° et 5°C (conditions du dortoir de Pau), on parvient à une dépense énergétique de 0,71 kcal/h $\times$ oiseau.

(3) Chez *Agelaius phoeniceus* (LEWIS et DYER, 1969), et chez *Passer domesticus* (HUDSON et KIMZEY, 1966), la relation semble bien linéaire la nuit, mais curvilinéaire durant le jour. Dans le cas de *F. montifringilla*, une approximation linéaire est suffisante, compte tenu de la précision demandée.

Les travaux de Steen (1958), concernant le « resting metabolism » du Pinson du Nord, indiquent une consommation de 82,5 ml d'oxygène par heure chez des sujets pesant en moyenne 24,8 g. Cela correspond à une dépense de 0,40 kcal/h $\times$ oiseau. Malheureusement, les conditions physiologiques des oiseaux et la température ambiante ne sont pas définies clairement.

1-4) *Relation entre le métabolisme standard et la température* : Nous connaissons expérimentalement la relation entre le métabolisme et la température : $M_r(\theta) = a - b\theta$ (kcal/h) (6)

avec (§ I-3) : $a = 0,734$, $b = 0,0104$ et la température θ en degrés C.

En admettant un rapport constant entre les types de métabolisme de repos et la température : $M_r(\theta) = a - b\theta$ (kcal/h) (6) la forme :

$$M_s(\theta) = \frac{(a-b\theta)}{q \text{ r/s}} \quad (\text{kcal/h}) \quad (7)$$

avec

$$q \text{ r/s} = \frac{M_r(\theta)}{M_s(\theta)} = \text{constante indépendante de } \theta.$$

Dans le cas particulier de la thermoneutralité où $\theta = \theta_0$, on obtient :

$$M_s(\theta_0) = M_b \quad (8)$$

avec M_b = métabolisme basal.

Compte tenu de ce qui précède, on fixe la valeur de $q \text{ r/s}$:

$$q \text{ r/s} = \frac{M_r(\theta_0)}{M_s(\theta_0)} = \frac{a-b\theta_0}{M_b} = \frac{0,484}{0,372} = 1,30 \quad (9)$$

Cette valeur est proche de celle retenue par Brody (1945) et qui est égale à 1,5 (§ I-3).

En reportant la valeur de $q \text{ r/s}$ dans l'équation (7), on obtient donc la relation entre le métabolisme standard et la température :

$$M_s(\theta) = \frac{(a-b\theta)}{q \text{ r/s}} = \frac{0,734 - 0,0104\theta}{1,30} = 0,564 - 0,008\theta \quad (\text{kcal/h}) \quad (10)$$

La figure 2 représente les relations $M_r(\theta)$ et $M_s(\theta)$.

1-5) *Relation entre le métabolisme et l'humidité relative de l'air* : Salt (1952) a étudié l'action de l'humidité relative de l'air sur le métabolisme de trois espèces du genre *Carpodacus*. Les résultats montrent que le métabolisme n'est pas influencé significativement par l'humidité relative de l'air lorsque la température du milieu est inférieure à la zone de thermoneutralité. Ces résultats ont été confirmés par Wallgren (1954) chez *Emberiza hortulana* et *Emberiza citrinella*, puis par Schartz et Zimmerman (1971) chez *Spiza americana*. La figure 3 schématise le phénomène. Chez

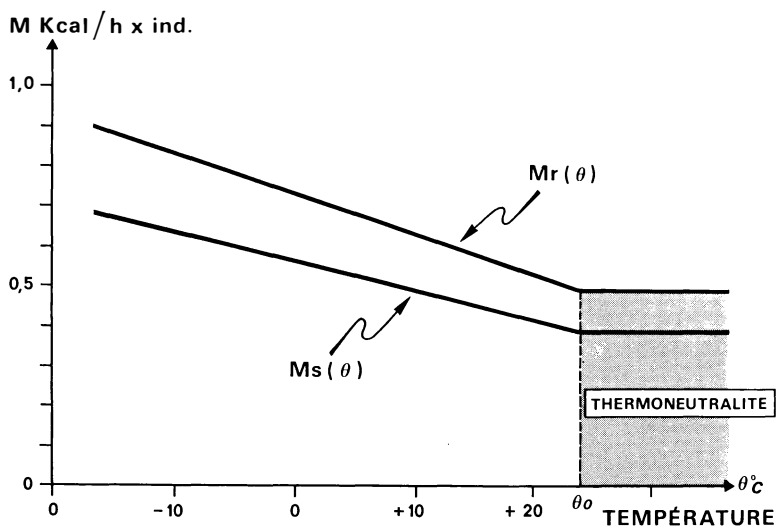


Figure 2. — Relations entre le métabolisme de repos (M_r), le métabolisme standard (M_s) et la température (θ) chez *F. montifringilla* en hiver.

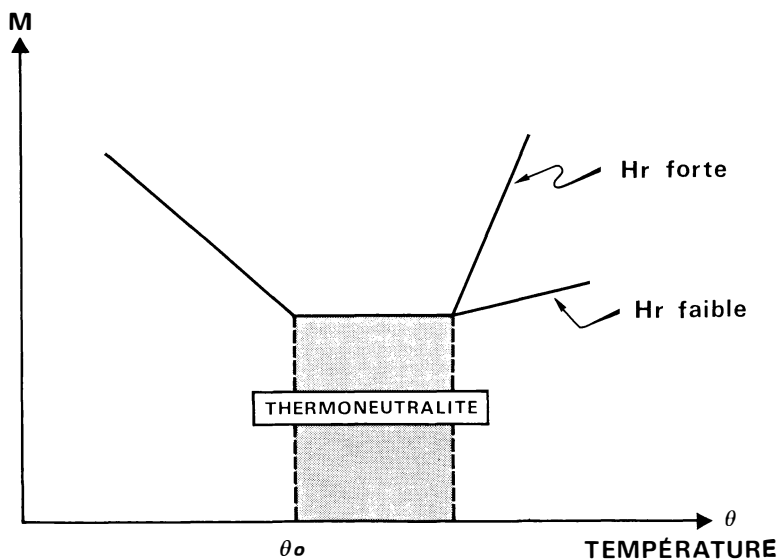


Figure 3. — Exemple de relation entre le métabolisme (M) et la température θ pour une humidité relative (H_r) forte ou faible.

F. montifringilla en hivernage, la température du milieu étant inférieure à la zone de thermoneutralité, nous ne tiendrons pas compte de l'humidité de l'air ambiante.

1-6) *Relation entre le métabolisme et la mue* : Plusieurs auteurs ont étudié cette relation chez les oiseaux : Koch et de Bont (1944) sur *Fringilla coelebs*, Blackmore (1969) et Kendeigh (1972) sur *Passer domesticus*, Lustick (1970) sur *Molothrus ater obscurus*, etc. Au maximum de la mue, en septembre, Kendeigh (1972) indique une dépense de 4,0 kcal/24 h chez *Passer domesticus*, soit 17,4 % du bilan quotidien ; en août, octobre et novembre, la dépense journalière moyenne se maintient aux alentours de 2,9 %.

Chez *Fringilla montifringilla*, l'essentiel de la mue s'effectue en août-septembre (Newton, 1972). Les oiseaux capturés à Pau durant le mois de décembre de 1967 à 1970 ne présentaient aucun signe de mue. Il est donc possible de négliger en hiver et chez cette espèce, les dépenses énergétiques liées à ce phénomène.

2) Cycle journalier d'activité chez *F. montifringilla* :

Dans ce qui suit, nous traiterons du cas des Pinsons du Nord hivernant dans le sud-ouest français (département des Landes et des Pyrénées-Atlantiques, au mois de décembre).

Les observations effectuées de 1967 à 1972 prouvent que, à l'instar de beaucoup d'autres espèces, les Pinsons du Nord montrent un cycle journalier d'activité souvent très net. Dans le cas des grandes concentrations hivernales de *F. montifringilla*, le cycle de 24 h se décompose en cinq phases distinctes :

- 1 - repos nocturne au dortoir,
- 2 - vol aller aux lieux de nourrissage,
- 3 - activité sur les lieux de nourrissage (période diurne),
- 4 - vol retour au dortoir,
- 5 - prédortoirs et installations pour la nuit.

Chacune de ces phases, de durée variable, requiert au niveau de l'individu une dépense différente. La connaissance du cycle journalier d'activité et du métabolisme des Pinsons du Nord, permet d'estimer les dépenses énergétiques journalières dans la nature.

2-1) *Repos nocturne* : Durant la nuit (de 18 h à 8 h 30 en moyenne pour la fin du mois de décembre à Pau) les Pinsons du Nord sont posés dans les arbres et ne bougent pratiquement pas. Pendant les quatorze heures trente que dure la phase de repos nocturne, chaque oiseau dépense donc environ $0,71 \times 14,5 = 10,29$ kcal. Il s'agit là des dépenses *globales pour une nuit*. Les travaux de Pohl (1971) en effet, ne mettent pas en évidence une variation horaire du métabolisme au cours de la nuit : « By preliminary tests it was shown that oxygen consumption at rest

was approximately constant throughout the night when birds were kept in darkness (no dimlight), at least during the time when the test were performed. Only resting values of oxygen consumption (i.e. when no activity were recorded) were averaged over the time interval when ambient temperature remained constant.» En réalité il semble bien que les dépenses énergétiques ne soient pas réparties uniformément mais passent par un minimum vers le milieu de la nuit (Rautenberg, 1957, fig. 4).

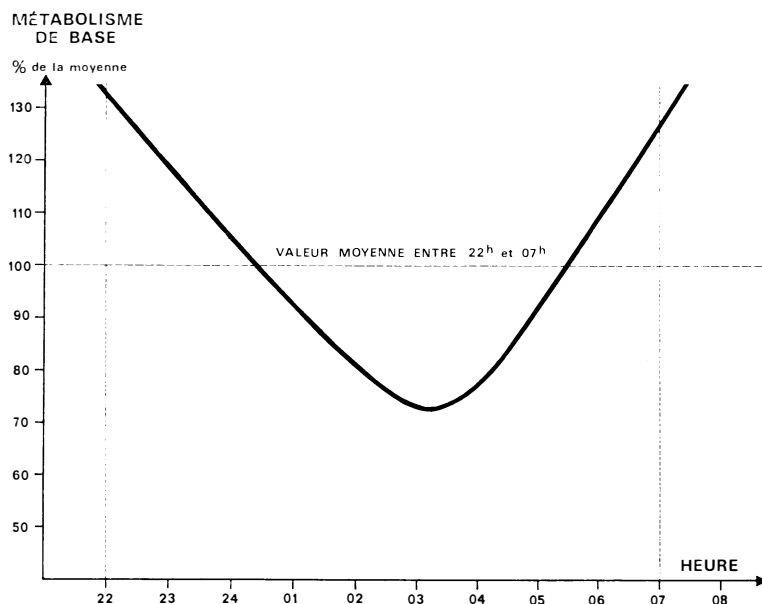


Figure 4. — Variation nocturne du métabolisme de repos chez *F. montifringilla* en hiver, mesuré en pourcentage de la valeur moyenne (D'après Rautenberg, 1957).

La valeur de 10 kcal dépensées par individu pendant le repos nocturne chez *F. montifringilla* constitue une approximation en accord avec les données de King et Wales (1964) chez un Fringillidae nord-américain pesant ca 26,4 g (*Zonotrichia leucophrys gambelli* : 10,7 kcal/nuit).

Cependant le comportement peut intervenir pour réduire les pertes énergétiques. En décembre 1967, nous avons pu ainsi constater au dortoir de Pau que les oiseaux dormaient serrés les uns contre les autres. Un tel comportement a été signalé, entre autre, par Lack (1968) chez *Troglodytes troglodytes* et *Aegithalos caudatus*, par Kendeigh (1972) chez *Passer domesticus*, et par Smith (1972) chez *Psaltiriparus minimus*. Ce dernier auteur a ainsi observé un regroupement des oiseaux lors d'une vague de

froid ; avant et après cette période, les oiseaux dormaient séparés les uns des autres dans le même arbre. Les uns contre les autres, les oiseaux réduisent environ de moitié les pertes caloriques proportionnelles à la surface corporelle et s'effectuant par conduction, convection, rayonnement et évaporation d'eau (Scholander et al., 1950 ; Hermann et Cier, 1970). Ce comportement ne semble cependant pas obligatoire chez le Pinson du Nord. La densité des oiseaux et le milieu dans lequel ils dorment agissent certainement sur le comportement nocturne. Nous reviendrons ultérieurement sur ce problème.

2-2) *Vol aller aux lieux de nourrissage* : Chaque matin, à 8 h 30 en moyenne pour la fin du mois de décembre à Pau, les oiseaux quittent le dortoir et se rendent sur les lieux de nourrissage. La vitesse de vol du Pinson du Nord a été mesurée directement ou indirectement par plusieurs auteurs. Dolnik et Blyumenthal (1967) obtiennent 57,6 km/h, et Meinertzhagen (1955) 48,6 km/h sur des oiseaux en déplacements locaux. Ces vitesses sont à rapprocher de la valeur de 52,5 km/h mesurée par Chappelier (1930) sur des Fringillidés en migration. Nous adopterons donc dans ce travail une vitesse moyenne de vol égale à 55 km/h.

Dans ce paragraphe II, nous détaillerons le cas des oiseaux dont la distance moyenne de vol aller aux lieux de nourrissage est de 40 km (soit une distance totale parcourue par jour de $D = 80$ km), ce qui correspond à 44 mn de vol. Compte tenu du métabolisme de vol (§ II - 1-2), 2,7 kcal sont dépensées. Les variations des dépenses d'énergie et de temps en fonction de la distance parcourue en vol pour se nourrir seront examinés par la suite (§ III-1).

2-3) *Activité diurne sur les lieux de nourrissage* : L'activité diurne sur les lieux de nourrissage a lieu en moyenne de 9 h 15 à 16 h 15, soit pendant 7 h par jour. Durant cette période de la journée les Pinsons du Nord sont à terre à la recherche de nourriture, ou au repos dans les arbres et arbustes, ou encore en vol. Globalement, nous admettrons que l'énergie dépensée durant cette phase du cycle journalier se répartit pour 25 % en métabolisme de vol et pour 75 % en métabolisme de repos. Cela revient donc à une consommation de : $3,7 + (3 \times 0,71) / 4 = 1,46$ kcal/h et par individu. Durant les 7 h d'activité sur les lieux de nourrissage, environ 10,20 kcal/individu sont dépensées.

En réalité, les Pinsons du Nord passent moins du quart de ce temps en vol. Ainsi, à titre indicatif, des observations menées *in natura* sur une bande de 150 oiseaux s'alimentant activement montrent que 10 % du temps étaient passés en vol. Cette surestimation volontaire des dépenses énergétiques est contrebalancée par la sous-estimation faite précédemment en utilisant le méta-

bolisme de repos, alors que les oiseaux avaient une activité restreinte comparée au vol (déplacement au sol, toilette, etc.). Il est remarquable que le temps de vol, et donc les dépenses d'énergie et la perte de temps sur les lieux de nourrissage, pourraient être réduits si le comportement social des oiseaux ne donnait pas lieu à des phénomènes particuliers. Par exemple, des envols massifs et répétés de troupes d'oiseaux au nourrissage sont observés chez de nombreuses espèces (Fringilles, Limicoles, Pigeon ramier, etc.) alors que rien apparemment ne semble les justifier. Nous reviendrons ultérieurement sur les causes et la signification de ce comportement.

2-4) *Vol de retour au dortoir* : Le vol de retour au dortoir dure, en moyenne dans ce cas particulier 44 mn entre 16 h et 17 h. En négligeant l'augmentation diurne du poids, la dépense énergétique est équivalente à celle du vol aller aux lieux de nourrissage, soit environ 2,78 kcal par individu. La vitesse de vol des oiseaux, et par suite la durée des trajets, sont susceptibles de variations importantes, en fonction du vent, notamment. Cependant, dans le cas des Pinsons du Nord, les vols aller et retour ayant des directions résultantes opposées du soir au matin, le gain ou la perte d'énergie dus à des vents favorables ou défavorables s'équilibrent sensiblement pour chaque cycle de 24 h.

2-5) *Prédortoirs* : A leur arrivée aux environs du dortoir (0 à 2 km) les Pinsons du Nord forment des prédortoirs et se livrent à des vols en groupes pendant une heure environ (17 h à 18 h). Durant cette phase d'activité précédant l'installation nocturne, les observations permettent d'estimer que la moitié du temps (1/2 heure) est consacrée au vol, tandis que durant la deuxième moitié du temps les oiseaux restent posés et inactifs dans les prédortoirs. Cette dépense énergétique s'élève donc à environ $(3,7 + 0,71) / 2 = 2,20$ kcal par individu.

2-6) *Dépenses énergétiques journalières* : Le tableau II résume les caractéristiques énergétiques de chacune des phases du cycle journalier. La somme des dépenses énergétiques pendant 24 h s'élève à environ 28,3 kcal pour un individu parcourant 80 km par jour.

Le tableau III compare les cinq types principaux de métabolisme. Les calculs précédents permettent d'estimer le métabolisme journalier moyen (A.D.M.R.). Pour les Pinsons du Nord étudiés, il s'élève à 1,18 kcal/h et par individu ; cela représente 3,2 fois le métabolisme basal. Cette valeur ne constitue évidemment qu'une approximation susceptible d'être réajustée par la suite. Le repos nocturne, bien que demandant la plus faible dépense énergétique horaire, représente 36,4 % du total journalier en raison de la longue durée de cette phase d'activité (figure 5). L'activité diurne sur les lieux de nourrissage représente 36,2 % de l'énergie dépensée en 24 h. Comparativement aux activités précédentes,

TABLEAU II

Caractéristiques énergétiques des phases du cycle journalier
(cas où $D = 80 \text{ km}$; $\theta = 2,5^\circ\text{C}$; $\varphi = 14,5 \text{ h}$)

ACTIVITÉ	Durée journalière : T_i (h)	Dépense énergétique horaire : α_i (Kcal/h)	Dépense énergétique journalière : Q_i (Kcal/jour)	$\frac{Q_i}{QD}(\%)$	α_i
					mét. de base
Repos nocturne ..	14,5	0,71	10,30	36,4	1,9
Vol aller aux lieux de nourrissage .	0,75	3,72	2,78	9,8	10,0
Activité sur les lieux de nourrissage .	7,0	1,46	10,20	36,2	3,9
Vol retour au dortoir	0,75	3,72	2,78	9,8	10,0
Prédortoir	1,0	2,20	2,20	7,8	5,9
TOTAL	24,0		$QD = 28,26$	100	

TABLEAU III

*Valeur des principaux types de métabolismes
et rapport au métabolisme basal*
(*) : (cas où $D = 80 \text{ km}$; $\theta = 2,5^\circ\text{C}$; $\varphi = 14,5 \text{ h}$)

TYPE DE MÉTABOLISME	M (kcal/h)	$\frac{M}{\text{m. de base}}$
M. de base	0,37	1,0
M. standard (*)	0,54	1,5
M. de repos (*)	0,71	1,9
M. de vol	3,72	10,0
M. journalier moyen (*)	1,18	3,2

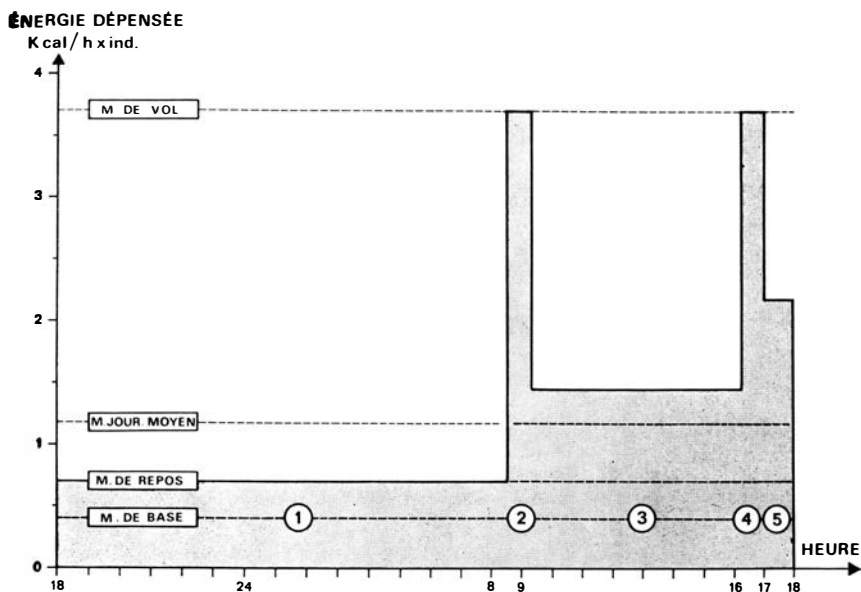


Figure 5. — Dépenses énergétiques durant un cycle journalier chez *F. montifringilla* (cas où $D = 80$ km ; $\theta = 2,5^{\circ}\text{C}$) ; 1 = repos nocturne, 2 = vol aller aux lieux de nourrissage, 3 = activité sur les lieux de nourrissage, 4 = vol retour au dortoir, 5 = prédortoirs.

les déplacements entre le dortoir et les lieux de nourrissage ne requièrent qu'une dépense énergétique journalière relativement faible (19,6 % du total). De même la formation de prédortoirs ne nécessite que 2,20 kcal/jour soit 7,8 % du bilan journalier.

III. — RÔLES DU COMPORTEMENT DES OISEAUX ET DU MILIEU :

Durant la journée, tous les oiseaux n'ont pas le même comportement. Certains restent à proximité du dortoir, alors que d'autres parcourent plusieurs dizaines de kilomètres pour se nourrir. La distance totale D parcourue en vol dans une journée entre le dortoir et les lieux de nourrissage varie donc beaucoup suivant les individus. Corrélairement, le temps et l'énergie dépensés pour chaque activité s'en trouvent modifiés. Nous nous proposons donc de rechercher les relations existant entre l'énergie et le temps dépensés pour chaque activité et la distance D parcourue journalièrement (§ III-1). Ces relations mettront en évidence les rôles du milieu pour limiter la dispersion des oiseaux à partir du dortoir (§ III-2 et III-3).

1) Relations entre la dispersion des oiseaux, la température et

les dépenses d'énergie et de temps : Le terme *dispersion* signifie ici que les oiseaux s'éparpillent durant la journée à partir du dortoir. La distance totale D parcourue en 24 h est prise comme indice de la dispersion géographique. Le terme *répartition* sera utilisé uniquement pour désigner la façon dont les individus se placent, les uns par rapport aux autres, à l'intérieur de la zone de dispersion (Hemery et Le Toquin, à paraître).

Le temps de repos nocturne T_1 , dicté par la photopériode (φ = durée de la nuit), est constant à une époque et en un lieu donné :

$$T_1 = \varphi \quad (11)$$

Dans le cas du sud-ouest de la France au mois de décembre, on a : $\varphi = 14$ h 30.

La durée T_2 des prédortoirs est constante en première approximation :

$$T_2 = 1 \text{ h} \quad (12)$$

Le temps de vol T_3 entre le dortoir et les lieux de nourrissage est égal en moyenne à :

$$T_3 = \frac{D}{V} \quad (13)$$

avec D = distance parcourue en vol par 24 h entre le dortoir et les lieux de nourrissage.

V = vitesse moyenne de vol (55 km/h).

Pour un cycle de 24 h, le temps T_4 de présence diurne sur les lieux de nourrissage s'obtient par soustraction :

$$T_4 = 24 - (T_1 + T_2 + T_3) = 24 - \left(\varphi + 1 + \frac{D}{V} \right) \quad (14)$$

Dans la nature, T_4 est la somme des temps suivants : temps de nourrissage réel, temps consacré aux activités annexes mais indispensables aux besoins fondamentaux de l'oiseau (boisson, toilette, etc.), et temps libre occupé par des activités annexes non indispensables à l'oiseau.

En admettant que le temps consacré aux activités annexes indispensables soit négligeable comparativement au temps de nourrissage réel et au temps libre, on a :

$T_4 \simeq$ temps de nourrissage réel + temps libre.

La variable T_4 permet donc de fixer :

- 1) La valeur supérieure du temps pendant lequel l'oiseau s'alimente réellement.
- 2) Indirectement, la quantité maximale de nourriture ingérable et assimilable chaque jour.

Le tableau IV résume pour chaque activité le temps qui lui

est consacré quodidiennement (T_i), la dépense énergétique horaire (α_i) et la quantité d'énergie dépensée journallement par oiseau (Q_i). L'action de la température θ a été introduite conformément aux résultats du § III-1.

La quantité totale d'énergie dépensée chaque jour (Q_D) est liée à la distance parcourue D (km) et à la température θ , par la relation suivante :

$$Q_D = \Sigma Q_i = \Sigma \alpha_i T_i$$

$$Q_D = 25,461 + 0,04083 D - 0,224185 \theta + 0,000141 D \theta$$

(kcal/jour $\times$ oiseau) (15)

2) *Dispersion maximum des oiseaux* : Deux phénomènes interviennent simultanément pour limiter la dispersion des oiseaux. D'une part, le temps de présence sur les lieux de nourrissage T_4 , disponible pour se nourrir, décroît linéairement en fonction de la distance D parcourue journallement :

$$\text{d'après (14)} : T_4 = -0,0181 D + 8,5 \text{ (h/jour } \times \text{ oiseau)} \quad (16)$$

(pour $\theta = 0$ à 5°C).

D'autre part, l'énergie Q_D dépensée journallement croît linéairement en fonction de D :

$$Q_D = 0,0408 D + 24,90 \text{ (kcal/jour } \times \text{ oiseau)} \quad (17)$$

Durant le mois de décembre, les oiseaux ne constituent ou n'épuisent aucune réserve énergétique, ni ne produisent aucun tissu (la production est nulle, Hemery et Le Toquin, à paraître). La quantité d'énergie Q_A assimilée par jour est donc égale à la quantité d'énergie Q_D dépensée journallement par la respiration :

$$Q_A = Q_D \quad (18)$$

Le rapport de la quantité d'énergie dépensée (Q_D), ou assimilée (Q_A), au temps T_4 de présence sur les lieux de nourrissage s'exprime donc par la fonction homographique suivante :

$$\frac{Q_D}{T_4} = \frac{Q_A}{T_4} = \frac{0,0408 D + 24,9}{-0,0181 D + 8,5} \text{ (kcal/h)} \quad (19)$$

Le graphe de cette fonction pour les valeurs positives de D (fig. 6, courbe 1) montre que l'énergie *assimilée* par unité de temps de présence sur les lieux de nourrissage croît de plus en plus rapidement avec D (dérivée seconde > 0).

Dans la nature, ce rapport ne peut pas augmenter indéfiniment pour deux raisons. D'une part, l'énergie dépensée ou assimilée chaque jour est limitée dans le temps par la photopériode et la température (cf. § III-3). D'autre part les oiseaux ne peuvent pas voler toute la journée, car ils doivent se nourrir pendant un minimum de temps. Il existe donc une distance maximale pour

laquelle les rapports $\frac{Q_A}{T_4}$ et $\frac{Q_D}{T_4}$ atteignent leur limite supérieure.

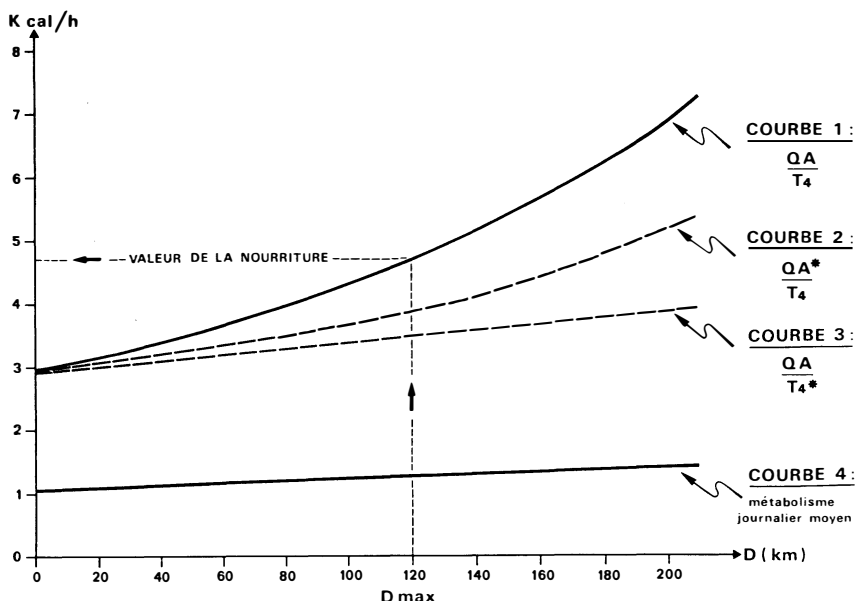


Figure 6. — Relations entre la distance D parcourue journellement, les rapports $\frac{Q_A}{T_4}$, $\frac{Q_A^*}{T_4}$, $\frac{Q_A}{T_4^*}$ et le métabolisme journalier moyen (explications dans le texte).

Le *temps minimum* journalier T_5 durant lequel les oiseaux doivent s'alimenter réellement pour couvrir leurs dépenses énergétiques dépend de deux choses : d'abord de la quantité d'énergie dépensée Q_p , mais aussi des caractéristiques de la nourriture (accessibilité, valeur énergétique, rapport d'assimilation, etc.). Nous traduirons donc globalement les propriétés d'un échantillon de nourriture pour une espèce d'oiseau donnée par le rapport :

$$\text{Valeur de la nourriture} = \frac{\text{Quantité d'énergie assimilée}}{\text{Temps mis pour appréhender et ingérer la nourriture}} \text{ (kcal/h)} \quad (20)$$

Ce rapport traduit une notion proche de la « food value » de Emlen (1968) : « We can define the food value of a food item as the assimilable calories divided by the time required to find, capture and devour the item ». La valeur d'une nourriture (VN), telle qu'on l'utilise ici, est rapportée à l'unité de temps passée sur une *zone de nourrissage*. Le temps T_3 , nécessaire pour *trouver* ladite zone, est donc exclu du dénominateur du rapport (20), à la différence de la définition de Emlen. Le temps minimum de nourrissage T_5 est lié à la quantité d'énergie assimilée ou dépensée journellement et à la valeur de la nourriture VN par la relation suivante :

TABLEAU IV

Durée journalière et dépense énergétique consacrées à chaque activité, en fonction de la distance parcourue (D) et la température du milieu (θ).

Explication dans le texte.

ACTIVITÉ	DURÉE JOURNALIÈRE T_i (h/24 h)	DÉPENSE ÉNERGÉTIQUE HORAIRE α_i (kcal/h)	DÉPENSE ÉNERGÉTIQUE JOURNALIÈRE $Q_i = T_i \alpha_i$ (kal/24 h)
Repos nocturne	$T_1 = \varphi = 14,5$	$0,7345 - 0,01053 \theta$	$Q_1 = 10,65 - 0,152685 \theta$
Prédortoirs	$T_2 = 1,0$	$2,227 - 0,0052 \theta$	$Q_2 = 2,227 - 0,0052 \theta$
Vols entre le dortoir et les lieux de nourrissage	$T_3 = \frac{D}{V}$	3,72	$Q_3 = 0,06763 D$
Activité sur les lieux de nourrissage	$T_4 = 24 - \varphi - 1 - \frac{D}{V}$	$1,4805 - 0,0078 \theta$	$Q_4 = (8,5 - 0,0181 D) \times (1,4805 - 0,0078 \theta)$

$$T_5 = \frac{Q_A}{VN} = \frac{Q_D}{VN} \quad (21)$$

D'après la relation (17), on obtient :

$$T_5 = \frac{0,041 D + 24,90}{VN} \quad (h) \quad (22)$$

Dans notre cas, VN pouvant être considérée comme constante en moyenne pour une région et une époque, le temps minimum de nourrissage T_5 croît linéairement avec D (figure 7). Or, nous avons vu précédemment (relation 17), que le temps T_4 de présence sur les lieux de nourrissage décroît avec D. Pour les valeurs de D supérieures à la distance maximale $D_{\max}$, les oiseaux n'ont plus la possibilité de se nourrir suffisamment longtemps pour couvrir leurs dépenses énergétiques.

$$(T_5 > T_4 \text{ et } Q_D > Q_A).$$

Pour $D = D_{\max}$ on a la relation particulière suivante :

$$T_5 = T_4 \quad (23)$$

Cela signifie que les oiseaux n'ont plus de temps libre.

On a alors :

$$\frac{Q_A}{T_4} = \frac{Q_D}{T_4} = \frac{Q_D}{T_5} = VN \text{ (kcal/h)} \quad (24)$$

Compte tenu de (19) et (24), on obtient une relation fixant la valeur moyenne de la nourriture (cf. fig. 6) :

$$\frac{Q_A}{T_4} = \frac{0,041 D_{\max} + 24,90}{-0,0181 D_{\max} + 8,5} = VN \text{ (kcal/h)} \quad (25)$$

D'après (22) et (25), on déduit :

$$T_5 = (0,041 D + 24,90) \frac{(-0,0181 D_{\max} + 8,5)}{(0,041 D_{\max} + 24,90)} \quad (h) \quad (26)$$

Les observations dans la nature ont montré une distance maximale d'environ 120 km (Hemery et Le Toquin, à paraître).

En remplaçant $D_{\max}$ par cette valeur dans (25) et (26), on arrive aux estimations suivantes :

$$VN = 4,7 \text{ (kcal/h)}$$

$$T_5 = 0,0087 D + 5,28394 \quad (h) \quad (27)$$

Nous reviendrons ultérieurement sur la signification de la notion de la valeur de la nourriture et sur la validité des approximations faites.

3) *Facteurs limitant la dispersion des oiseaux* : Afin de savoir si c'est l'augmentation des dépenses énergétiques ou la perte de temps occasionnées par les vols entre le dortoir et les lieux de nourrissage qui est prépondérante pour limiter la dispersion des oiseaux, nous utiliserons le calcul différentiel. Cette méthode

constitue une approche voisine de la « sensitivity analysis » (Patten, 1969).

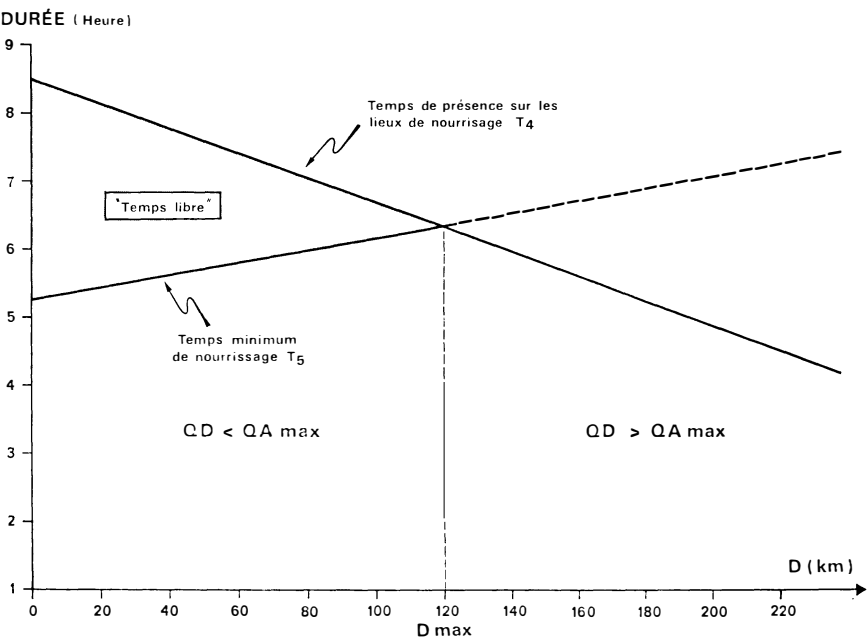


Figure 7. — Relations entre la distance D parcourue journallement, le temps de présence sur les lieux de nourrissage (T_4) et le temps minimum de nourrissage (T_5) nécessaire pour maintenir la balance énergétique ; cas où $VN = 4,7$ kcal/h (explications dans le texte).

En écrivant les différentiels logarithmiques de (16) et (17), nous obtenons :

$$\frac{d Q_D}{Q_D} = \frac{1}{D + 607} dD \tag{28}$$

et

$$\frac{d T_4}{T_4} = \frac{1}{D - 469} dD \tag{29}$$

Le rapport $d T_4/T_4$ étant négatif, on a préféré porter sur la figure 8 (courbe 1) la valeur absolue $\left| \frac{T_4}{d T_4} \right|$, c'est-à-dire la *perte relative de temps*, pour rendre la comparaison plus aisée avec $d Q_D/Q_D$ (courbe 2). La figure 8 met en évidence que :

- 1) la valeur absolue de la variation relative de T_4 est toujours plus élevée que celle de Q_D ;

- 2) la valeur absolue de la variation relative de T_4 croît de plus en plus rapidement avec D (dérivée seconde > 0), alors que dQ_D/Q_D décroît faiblement et pratiquement linéairement avec D (dérivée seconde < 0).

Ces deux points montrent que c'est la perte de temps occasionnée par les vols pour se rendre sur les lieux de nourrissage qui limite avant toute chose la dispersion des Pinsons du Nord, en réduisant leur temps de nourrissage. L'augmentation des dépenses énergétiques, dues à l'allongement de ces vols, n'intervient que pour une faible part relative.

A titre indicatif, on a porté sur la figure 6 les relations entre le rapport Q_A/T_4 et D , en éliminant *artificiellement* les variations de Q_A (courbe 2 : $dQ_A = 0$; $dT_4 \neq 0$), puis de T_4 (courbe 3 : $dQ_A \neq 0$; $dT_4 = 0$). On constate que si la perte de temps intervenait seule (ce qui est évidemment impossible dans la nature), la distance maximale $D_{\max}$ n'augmenterait que de 50 % environ (courbe 2 proche de la courbe 1). Par contre, si les oiseaux ne perdaient pas de temps en volant pour se rendre sur les lieux de nourrissage, la distance maximale $D_{\max}$ serait multipliée approximativement par 3 (courbe 3 parallèle au métabolisme journalier moyen).

On ne perdra pas de vue que les phénomènes mis en évidence précédemment étant dus à la nature des relations existant entre les oiseaux et leur milieu, et donc relativement indépendants des approximations faites, les valeurs numériques ne sont qu'approchées.

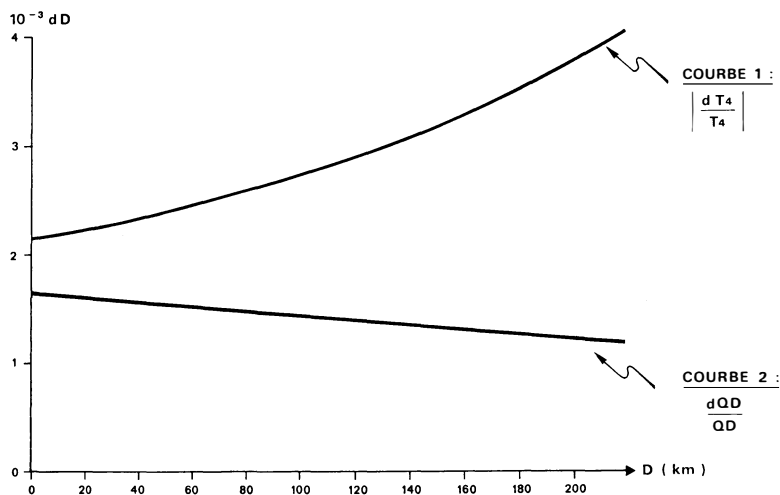


Figure 8. — Relations entre la distance D parcourue journalièrement, la diminution relative du temps de présence sur les lieux de nourrissage (courbe 1) et l'augmentation relative de l'énergie dépensée (courbe 2) (explication dans le texte).

IV. — MODÉLISATION :

A partir de la connaissance des principales variables déterminant les dépenses énergétiques des oiseaux dans la nature (§ I et figure 1), nous avons donc quantifié l'énergie dépensée par chaque individu, en relation avec la distance D parcourue journalièrement en vol. Dans le cas particulier précédant des Pinsons du Nord hivernant dans le sud-ouest de la France, au mois de décembre, la température moyenne et la photopériode étaient constantes. Dans le cas général, toutes les variables interviennent. Nous nous proposons donc d'établir, à partir des données précédentes, un modèle général des dépenses énergétiques de *F. montifringilla* en période internuptiale.

1) *Etablissement du modèle et domaine d'application* : Le tableau IV permet d'établir la relation générale entre l'énergie dépensée (Q_D), la température moyenne (θ), la photopériode (φ), la distance parcourue journalièrement (D) et la vitesse de vol (V) :

$$Q_D = 36,2785 - 0,1846 \theta - 0,746 \varphi + 2,239 \frac{D}{V} - 0,00273 \theta \varphi \\ + 0,0078 \theta \frac{D}{V} \text{ (kcal/jour} \times \text{oiseau)} \quad (30)$$

La quantité maximale d'énergie assimilable ($Q_{A \text{ max}}$) est donnée par :

$$Q_{A \text{ max}} = VN \times T_4 \text{ (kcal/jour} \times \text{oiseau)} \quad (31)$$

ce qui correspondrait au cas limite où le temps de présence sur les lieux de nourrissage serait entièrement consacré à la recherche active de nourriture.

D'autre part (§ II-1), le temps de présence T_4 sur les lieux de nourrissage s'exprime par la relation (14) :

$$T_4 = 24 - \varphi - 1 - \frac{D}{V} \text{ (h/jour} \times \text{oiseau)}$$

Ces trois relations constituent la base quantifiée du modèle général représenté, de façon simplifiée, par la figure 9. Seules les variables introduites explicitement dans les formules précédentes ont été détaillées. Les autres variables (poids corporel, coefficients spécifiques, temps de vol sur les lieux de nourrissage, etc.) ne sont pas représentées afin de simplifier cette figure. En se reportant aux paragraphes précédents, on vérifie aisément que toutes les principales variables déterminant les dépenses énergétiques d'un individu, *au sein de sa population*, sont introduites, directement ou indirectement, dans ce modèle. Nous verrons ultérieurement (Hemery et Le Toquin, à paraître) que le modèle ainsi conçu permet facilement de passer du niveau individuel à l'ensemble de la population.

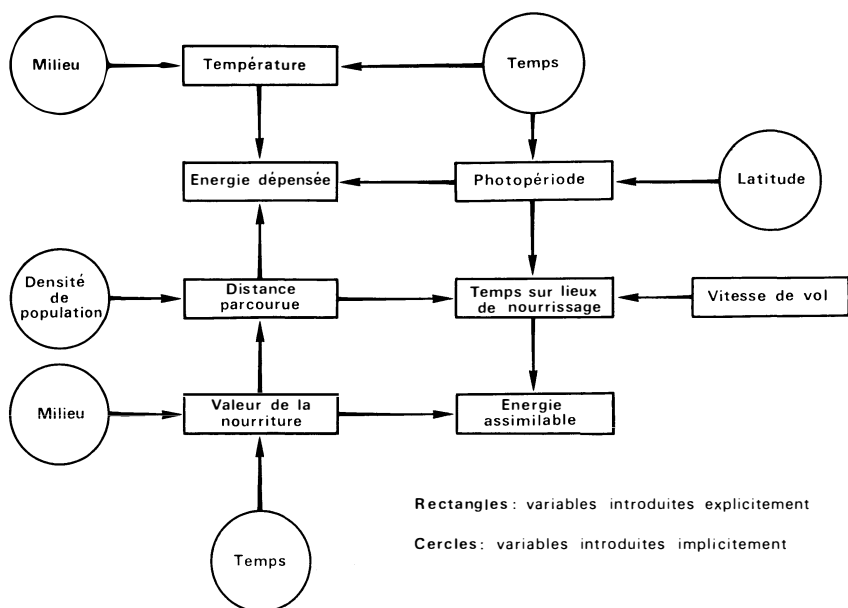


Figure 9. — Représentation simplifiée du modèle donnant la quantité d'énergie dépensée et la quantité d'énergie assimilable.

Avant d'étudier ce modèle (§ IV, 2-3), nous délimiterons son domaine d'application, en rappelant brièvement les conditions pour lesquelles il a été élaboré. L'introduction des coefficients spécifiques m et n , ainsi que du poids individuel, limite l'application du modèle à des Pinsons du Nord pesant en moyenne 25 g. Le comportement (durée des prédatoires, temps de vol sur les lieux de nourrissage, etc.) est caractéristique des populations hivernantes de cette espèce. L'utilisation du modèle pour une autre espèce nécessite donc l'introduction de nouvelles valeurs pour ces variables. De même, les équations faisant intervenir la température ne sont valables que pour le domaine inférieur à la zone de thermoneutralité. Le modèle, enfin, n'est utilisable, sous cette forme, que dans le cas où la production (tissus, graisse, œuf, etc.) est nulle. Précisons que, dans ces conditions, l'influence du sexe et de l'âge des individus ne peut jouer que par l'intermédiaire du poids corporel. Dans la pratique, le poids moyen variant relativement peu suivant les classes d'âge et de sexe, durant l'hivernage (Hemery et Le Toquin, à paraître), nous considérerons que ces variables n'interviennent pas dans notre cas.

2) *Analyse de sensibilité* : Toutes les variables introduites dans ce modèle n'ont pas la même importance. Certaines sont prépondérantes dans la détermination de l'énergie dépensée (Q_D),

alors que d'autres n'ont qu'une influence mineure, au moins dans certains cas. Intuitivement, nous pouvons dire que la fonction $U = f(X, Y, Z...)$, est très « sensible » à la variable X (ou, ce qui est identique, que la variable X a un « poids » élevé dans la détermination de U), si une « petite » variation de X produit une « grande » variation de U.

En utilisant une méthode d'analyse de sensibilité proche de la « sensitivity analysis » (Hémery et Le Toquin, 1975), nous pouvons quantifier les sensibilités (absolue et relative) concernant chaque variable. A ce stade, nous n'envisagerons que les variables intervenant directement dans la détermination de l'énergie dépensée (Q_D).

En écrivant les dérivées partielles de Q_D , nous obtenons :

$$SA(\theta) = \frac{\delta Q_D}{\delta \theta} = -0,1846 - 0,00273 \varphi + 0,0078 \frac{D}{V} \quad (32)$$

$$SA(\varphi) = \frac{\delta Q_D}{\delta \varphi} = -0,746 - 0,00273 \theta \quad (33)$$

$$SA(D) = \frac{\delta Q_D}{\delta D} = + \frac{2,2}{V} + 0,0078 \frac{\theta}{V} \quad (34)$$

$$SA(V) = \frac{\delta Q_D}{\delta V} = - \frac{1}{V^2} (2,2 D + 0,0078 \theta D) \quad (35)$$

Ces dérivées partielles représentent la « *sensibilité absolue* » (SA). Une sensibilité absolue positive indique qu'un accroissement de la variable considérée se traduit par une augmentation de la fonction « énergie dépensée » ; de même, une sensibilité absolue négative signifie qu'un accroissement de la variable induit une baisse de l'énergie dépensée. Par exemple, la sensibilité absolue de Q_D pour la photopériode (durée de la nuit) est égale à $-0,75$, c'est-à-dire qu'une augmentation d'une unité (heure) de la photopériode implique une diminution de 0,75 unité (kcal) de l'énergie dépensée. De la même façon, une augmentation d'une unité (km) de la distance parcourue se traduit par une augmentation de 0,04 unité (kcal) de l'énergie dépensée ($SA(D) = +0,04$).

Afin de rendre la comparaison entre variables plus aisée, nous pouvons calculer les « *pondérations absolues* » (PA) de chacune d'elles, en fixant à 1 la valeur absolue de la plus faible sensibilité absolue de la variable Y (ici D), et en conservant les rapports de proportionnalité. Nous avons ainsi pour la variable X :

$$PA(X) = \frac{SA(X)}{SA(Y)} \quad (36)$$

Le tableau V regroupe les sensibilités et pondérations absolues

concernant les variables θ , φ , D et V. Afin de supprimer l'effet des unités utilisées, nous ferons intervenir le rapport entre la variation relative de Q_D et les variations relatives des variables qui la déterminent.

Nous obtenons ainsi la « *sensibilité relative* » (SR), qui s'exprime par :

$$SR(X) = \frac{\delta Q_D}{Q_D} \frac{X}{\delta X} \quad (37)$$

L'interprétation du signe de la sensibilité relative est identique à celle de la sensibilité absolue. Par exemple, une sensibilité relative à la fonction Q_D pour la variable photopériode égale à $-0,38$ signifie que si cette dernière augmente de $p\%$, l'énergie dépensée diminue de $(0,38 \times p)\%$.

De même que pour la pondération absolue, la *pondération relative* (PR) de la variable X s'écrit :

$$PR(X) = \frac{SR(X)}{SR(Y)} \quad (38)$$

Le tableau V résume les sensibilités et pondérations concernant Q_D , l'exemple du § III étant pris comme état de référence.

De ce tableau, on peut tirer trois conclusions. La première est que la photopériode est, de loin, la variable la plus importante dans la détermination de l'énergie dépensée, aussi bien en pondération absolue ($PA = -18,7$), qu'en pondération relative ($PR = -20,7$). On constate ensuite que les deux variables « distance

TABLEAU V

Sensibilités et pondérations des variables déterminant la quantité d'énergie dépensée (Explications dans le texte).

X	θ	φ	D	V
SA (X)	— 0,21	— 0,75	+ 0,04	+ 0,05
PA (X)	— 5,25	— 18,75	+ 1,0	+ 1,47
SR (X)	— 0,018	— 0,38	+ 0,113	+ 0,11
PR (X)	— 1,00	— 20,71	+ 6,09	+ 6,15

parcourue » et « vitesse de vol » ont les poids absolus (positifs) les plus faibles (fixé arbitrairement à 1 pour D), mais par contre des poids relatifs assez importants ($PR = + 6,1$). Enfin, si la variable « température moyenne » a un poids absolu relativement élevé ($PA = - 5,2$), son poids relatif est curieusement le plus faible ($- 1$, par convention).

De nombreux auteurs ont envisagé, plus ou moins empiriquement, le rôle de la température (Lefebvre et Raveling, 1967 ; Brenner, 1966 ; Salt, 1952, par exemple), mais peu de travaux mettent en évidence l'importance de la photopériode dans la détermination de la quantité d'énergie dépensée (voir King et Wales, 1964 ; Kendeigh, 1934).

A notre connaissance, la vitesse de vol et la distance parcourue entre le dortoir et les lieux de nourrissage n'ont pas été prises en considération jusqu'à présent.

3) *Simulations :*

Un autre intérêt majeur du modèle est de pouvoir simuler, en restant dans le domaine d'application précédemment défini, les différentes situations se produisant dans la nature. De nombreuses simulations sont possibles. Nous nous bornerons à fournir trois exemples.

Premier exemple de simulation : A l'aide de l'équation (30), on peut tracer les courbes d'égales dépenses énergétiques en fonction de la photopériode et de la température du milieu. Les figures 10 et 11 représentent ainsi les courbes d'égales dépenses énergétiques, de 5 en 5 kcal, respectivement pour des distances parcourues de 20 km et 60 km par jour. Ces figures permettent, par exemple, de comparer le rôle de la température et de la photopériode.

Deuxième exemple de simulation : Le modèle permet également de rechercher les conditions qu'un milieu doit nécessairement remplir pour que les oiseaux puissent parcourir journellement une distance donnée. En effet, dans le cas présent où les individus ont une production nulle et n'épuisent aucune réserve énergétique, la quantité d'énergie assimilée doit être en moyenne, pour un laps de temps suffisamment long, égale à la quantité d'énergie dépensée. Cela se traduit par :

$$Q_A = Q_D \text{ soit } Q_{A \max} \geq Q_D \quad (39)$$

D'après (14), (21) et (30), cette relation s'écrit :

$$\frac{Q_D}{T_i} = \frac{36,2785 - 0,1846 \theta - 0,746 \varphi + 2,24 D/V - 0,00273 \theta \varphi + 0,0078 \theta D/V}{23 - \varphi - D/V} \leq VN \quad (40)$$

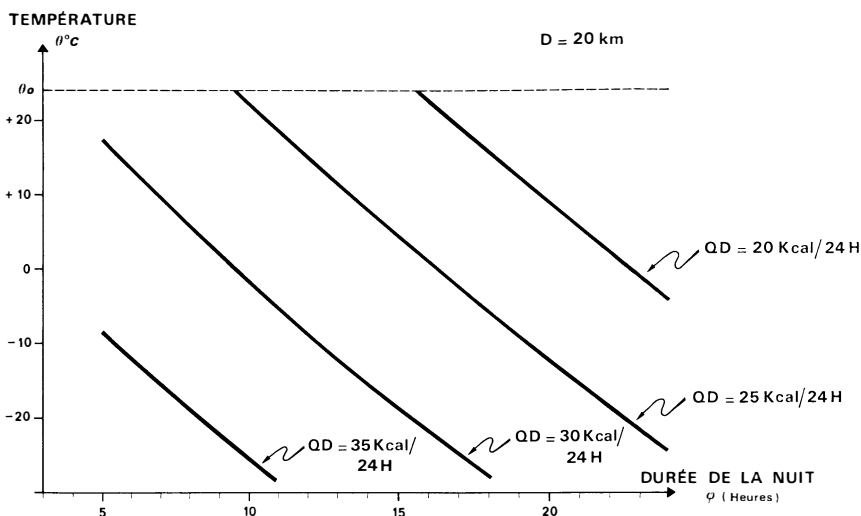


Figure 10. — Courbes d'égale dépense énergétique en fonction de la photopériode et de la température pour une distance parcourue de 20 kilomètres.

Par exemple, dans le nord du Danemark (latitude 57°N) au mois de décembre ($\varphi = 17 \text{ h } 30$) et pour une température de -10°C , les Pinsons du Nord ne peuvent parcourir journalièrement 80 km sans épuiser de réserves énergétiques que si la valeur moyenne de la nourriture est au minimum égale à $7,1 \text{ kcal/h}$. Cela correspondrait à une nourriture hypothétique particulièrement riche, abondante et accessible, en comparaison de la valeur moyenne de la nourriture estimée précédemment à $4,7 \text{ kcal/h}$ pour les cultures de maïs dans le sud-ouest français (Hémery et Le Toquin, 1975).

Troisième exemple de simulation : Réciproquement, connaissant la valeur moyenne de la nourriture, la température et la photopériode, on détermine aisément grâce à la relation (40), la distance maximale moyenne qui peut être parcourue journalièrement par les individus. La figure 12 représente cette simulation pour une température de $2,5^{\circ}\text{C}$.

On constate ainsi que, pour une « valeur moyenne de la nourriture » donnée, la distance maximale qui peut être parcourue décroît pratiquement linéairement lorsque la durée de la nuit (φ) augmente. Par exemple, la diminution D_{max} entre le 15 octobre et le 15 décembre, à la latitude de Pau et en admettant une température moyenne constante, serait de l'ordre de 45 %.

D'autre part, la figure 12 met en évidence le rôle très important de la valeur moyenne de la nourriture, résultat qui sera

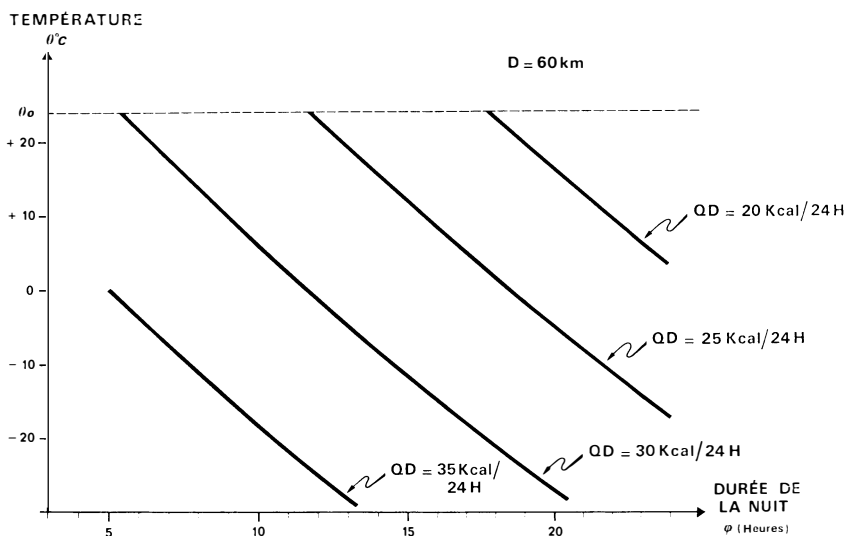


Figure 11. — Courbes d'égale dépense énergétique en fonction de la photopériode et de la température pour une distance parcourue de 60 kilomètres.

confirmé par les analyses de sensibilité ultérieures. Par exemple, pour une durée de nuit égale à 14 h, une augmentation de la valeur moyenne de la nourriture de 3 kcal/h à 5 kcal/h fait passer la distance maximale qui peut être parcourue de 16 km à 150 km. Cette sensibilité très forte de la distance maximale à la valeur moyenne de la nourriture appelle trois remarques.

D'abord, telle qu'elle a été introduite de façon théorique, la notion de « valeur moyenne de la nourriture » s'avère particulièrement fructueuse puisque le phénomène étudié (ici $D_{\max}$) y est très sensible. Ensuite, on peut prévoir que les mesures directes sur le terrain de la valeur moyenne de la nourriture à l'échelle d'une région devront être effectuées avec une grande précision ; mais aussi et surtout, le plan d'échantillonnage des « valeurs élémentaires de la nourriture » (c'est-à-dire correspondant à une surface réduite telle qu'un bois de Hêtres ou un champ de maïs) devra être soigneusement élaboré en fonction de leur variabilité géographique, qui peut être très forte. A titre d'exemple, la « valeur élémentaire de la nourriture » sur un champ de maïs *non récolté*, dans la région parisienne, a été évaluée à 65 kcal/h pour une bande de 4000 *Columba palumbus* ; cela correspond approximativement à l'ingestion de 1,25 grain de maïs en moyenne par minute (Briot et Le Toquin, à paraître).

Enfin, dernière remarque, ces résultats appellent à rechercher les relations qui existent entre le nombre d'oiseaux regroupés dans une concentration, la distance maximale qu'ils peuvent

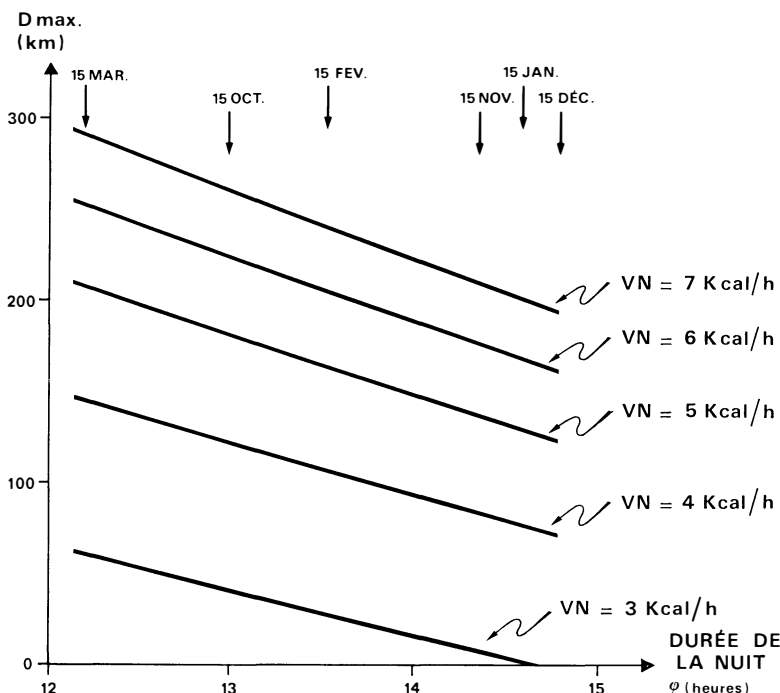


Figure 12. — Relations entre la distance maximale qui peut être parcourue journellement (D_{max}) et la photopériode (φ) pour différentes « valeurs moyennes de la nourriture ». Les dates correspondent à la latitude des Pyrénées-Atlantiques (cas où $\theta = 2,5^\circ\text{C}$).

parcourir journellement et le « spectre de dispersion » des individus (fréquence des oiseaux en fonction de la distance séparant le dortoir des lieux de nourrissage). Précisons que ce dernier problème n'est pas indépendant de celui de la valeur de la nourriture. Des interactions passablement complexes semblent prévisibles, dont certaines sont spécifiques au Pinson du Nord et à son comportement social.

V. — CONCLUSION :

La conclusion de ce travail porte sur deux points. D'abord, sur le plan méthodologique, on constate que la physiologie concernant les dépenses énergétiques est suffisamment connue pour être introduite dans un modèle écologique, compte tenu de la précision recherchée. Evidemment, cela ne signifie nullement que les études physiologiques à venir n'apporteront plus rien d'intéressant.

Le modèle ainsi établi doit être utilisé, pour l'instant, comme

un moyen d'investigation. Son « exploration », par des méthodes telles que les simulations et l'analyse de sensibilité, permet de dégager les caractéristiques du système et d'orienter les recherches. Sans aucun doute, des précisions et des améliorations pourront être apportées à ce modèle. Des modifications mineures le rendent cependant déjà utilisable pour d'autres espèces que le Pinson du Nord (Quelea, Limicoles, Anatidés, etc.).

Le deuxième point de la conclusion concerne les résultats acquis chez le Pinson du Nord. En effet, si l'énergie dépensée par les individus a été quantifiée en relation avec le milieu, le rôle de chaque variable a pu être mis en évidence. En particulier, la photopériode s'avère prépondérante pour déterminer les dépenses énergétiques, mais aussi pour limiter géographiquement la dispersion journalière des oiseaux à partir des concentrations nocturnes. Il s'agit là d'un résultat fondamental quand on sait que chez *F. montifringilla* le comportement social autorise, dans certaines conditions, la formation de dortoirs très importants et qui nécessitent une vaste dispersion diurne des individus.

Les résultats obtenus dans le domaine de l'énergétique permettent donc d'aborder le problème du déterminisme des concentrations selon deux approches. La première approche concerne la dynamique des concentrations en relation avec les variables biotiques du milieu (valeur de la nourriture, par exemple). La seconde approche a trait au problème plus général de la signification étho-écologique de ces concentrations d'oiseaux. En particulier, le problème du bilan entre les « avantages » et les « inconvénients » résultant d'une sociabilité poussée à l'extrême se pose. Sur le plan énergétique, on pouvait penser que le va-et-vient journalier entre le dortoir et les lieux de nourrissage représentait une perte considérable. En réalité, nous avons montré que celles-ci sont relativement faibles, mais que par contre la perte relative de temps consécutive aux déplacements journaliers, limite considérablement la dispersion des oiseaux.

En contrepartie, le comportement grégaire semble « favoriser » les individus à des niveaux d'importance variable : recherche de microclimats favorables, défense accrue contre les prédateurs, meilleure stratégie dans l'exploitation alimentaire du milieu, etc.

L'étude de ces différents problèmes doit être entreprise pour comprendre la signification et le déterminisme de ces concentrations.

SUMMARY

During the past few years the ecology of the populations of Bramblings (*Fringilla montifringilla*) wintering in western

Europe has undergone a rapid and important evolution due in large measure to the cultivation of maize (*Zea mays*). The result is an increasingly frequent formation of flocks containing several million individuals. From 1965 to 1972 studies have been made of a roost in Pau (Pyrénées-Atlantiques) which has regrouped up to twenty million Bramblings.

The purpose of the present study is to propose a general model relating the quantity of energy expended daily (Q_D) to the behaviour of wintering Bramblings and to the habitat variables.

In the first part of this study different levels of energy metabolism are defined in function of the conditions in which the measures of energy expended occur. The general relationships linking these types of metabolism to body weight, and the relationship q v/b of flight metabolism to basal metabolism are indicated.

In the second part of this paper the preceding general conclusions and the information concerning the daily cycle of activity are applied to the case of Bramblings wintering in the Pyrénées-Atlantiques. For example, in the month of December, an individual flying a distance of 80 km a day expends 28 kcal.

In the third part of this study the relationship between the amount of energy expended (Q_D), the distance flown each day between the roost and the feeding grounds (D), the photoperiod ϕ and the time given to each activity (T_i) are established. These relationships enable us to deal with the problem of the maximal distance of dispersion from the center of the roost. In particular, the time lost reaching the feeding grounds constitutes the principal factor limiting daily dispersal, whereas energy loss is relatively unimportant.

The last part of this paper proposes a general model (figure 9) for the total wintering area, giving the amount of energy expended (Q_D) and the maximal quantity of energy assimilable ($Q_{A \max}$) in relation to the population behaviour, the habitat characteristics, and the period of the year.

Introduction into the model of the variables D and VN (value of the food ingested = quantity of energy assimilable by unit of time present on the feeding grounds) allows us to relate the potential number of individuals which can be supported by a given area to the different forms of maize cultivation.

The sensitivity analysis indicates the preponderant role of the photoperiod in the determination of the Q_D . Finally, three examples of simulation are given.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer nos remerciements à toutes les personnes qui ont collaboré à ce travail. Le Groupe Ornithologique Parisien a organisé chaque hiver de 1967 à 1972 des camps de baguage et d'observation dans les Pyrénées-Atlantiques. De nombreux bagueurs et observateurs français ont également participé efficacement à l'enquête du C.R.M.M.O. Mlle BACKSTROM a aimablement traduit le résumé. Enfin M. le Professeur J. DORST (M.N.H.N.) a relu le manuscrit et nous a utilement conseillés.

BIBLIOGRAPHIE

- BLACKMORE, F.H. (1969). — The effect of temperature, photoperiod and molt on the energy requirements of the house sparrow, *Passer domesticus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 30 : 433-444.
- BOURLIÈRE, F. et LAMOTTE, M. (1967). — Les fondements physiologiques et démographiques des notions de production et de rendements bioénergétiques. *Problèmes d'Ecologie*, Paris, 1 : 1-35.
- BRENNER, F.J. (1966). — Energy and nutrient requirements of the red-winged blackbird. *Wilson Bull.*, 78 : 111-120.
- BRIOT, J.L., LE TOQUIN, A. (1976). — Etho-écologie alimentaire du Pigeon ramier *Columba palumbus* dans la région parisienne (à paraître).
- BRODY, S. (1945). — *Bioenergetics and growth*. Rheinhold, New York.
- CHAPELLIER, A. (1930). — Station ornithologique et organisation du baguage en France. Une station ornithologique allemande : Rossitten. *Oiseau et R.F.O.*, 11 : 411-435.
- DOLNIK, V.R., BLYUMENTAL, T.I. (1967). — Autumnal premigratory and migratory periods in the Chaffinch (*Fringilla coelebs coelebs*) and some other temperate-zone passerine birds. *Condor*, 69 : 435-468.
- DOLNIK, V.R., GRAVILOV, V. (1971). — Energy expenditure during flight in some passerine birds, in : *Ecological and Physiological Aspects of Bird Migration*, edited by R. Potapov, 1971, *Trudy Zool. Instit. Akad. Nauk USSR*, 50 : 1-244, Nauka Press, Leningrad (en russe).
- EMLEN, J.M. (1966). — The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.*, 100 : 611-617.
- GOLLEY, F.B. (1966). — Les méthodes de mesure de la productivité secondaire dans les populations de vertébrés terrestres. *La Terre et la Vie*, 20 : 393-422.
- GRODZINSKI, W., GORECKI, A. (1966). — Daily energy budget of small rodents. Communication au Colloque PBI de Varsovie, in GOLLEY, F.B. (1966).
- HART, J.S., BERGER, M. (1972). — Energetics, water economy and temperature regulation during flight. In *Proceedings of the XVth International Ornithological Congress, The Hague, The Netherlands, 30 August - 5 September 1970*, edited by K.H. Voous. E.J. BRILL, Leiden, pp. 189-198.
- HEMERY, G., LE TOQUIN, A. (1971). — Dortoir de Pinsons du Nord près de Pau. Communication au premier Colloque National d'Ornithologie, Paris, 6-7 février 1971.
- HEMERY, G., LE TOQUIN, A. (1975 a). — Dépenses énergétiques des Pinsons du Nord en hiver. Relations avec le milieu. Communication au cinquième Colloque National d'Ornithologie, Paris, 8-9 mars 1975.

- HEMERY, G. LE TOQUIN, A. (1975 b). — Utilisation de la méthode des modèles pour l'étude des dépenses énergétiques des populations de Pinsons du Nord (*Fringilla montifringilla*) en période internuptiale. *C.R. Acad. Sc.*, D, 280 : 1153-1156.
- HEPPLESTON, P.B. (1971). — The feeding ecology of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus* L.) in winter in Northern Scotland. *J. Anim. Ecol.*, 40 : 651-672.
- HERMANN, H., CIER, J.F. (1970). — *Précis de Physiologie*, tome IV, Masson, Paris.
- HUDSON, J.W., KIMZEY, S.L. (1966). — Temperature regulation and metabolic rhythms in populations of the House sparrow, *Passer domesticus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 17 : 203-217.
- KENDEIGH, S.C. (1934). — The role of environment in the life of birds. *Ecol. Monogr.*, 4 : 299-417.
- KENDEIGH, S.C. (1949). — Effect of temperature and season on energy resources of the English sparrow. *Auk*, 66 : 113-127.
- KENDEIGH, S.C. (1970). — Energy requirements for existence in relation to size of birds. *Condor*, 72 : 60-65.
- KENDEIGH, S.C. (1972). — Monthly variations in the energy budget of the House sparrow throughout the year. In *Productivity, Population dynamics and Systematics of granivorous birds. Proceedings of General meeting of the Working Group on Granivorous Birds, IBP, PT Section, The Hague, Holland, September 6-8, 1970*, edited by Kendeigh, S.C. and Pinowski, J. Warszawa, 1972, pp. 17-42.
- KING, J.R., FARNER, D.S. (1961). — Energy Metabolism, Thermoregulation and Body Temperature. In *Biology and Comparative Physiology of Birds*, edited by Marshall, A.J., vol. 2, Academic Press, New York and London, pp. 215-288.
- KING, J.R., WALES, E.E. (1964). — Observations on migration, ecology and population flux of wintering Rosy finches. *Condor*, 66 : 24-31.
- KOCH, H.J., DE BONT, A.F. (1944). — Influence de la mue sur l'intensité du métabolisme chez le Pinson *Fringilla coelebs coelebs* L., in *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 75 : 81-86.
- LACK, D. (1968). — *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen and Co., London.
- LAZIEWSKI, D.C., DAWSON, W.R. (1967). — A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor*, 69 : 13-23.
- LAZIEWSKI, R.C., DAWSON, W.R. (1969). — Calculation and miscalculation of the equations relating avian standard metabolism to body weight. *Condor*, 71 : 335-336.
- LEFEBVRE, E.A., RAVELING, D.G. (1967). — Distribution of Canada geese in winter as related to heat loss at varying environmental temperatures. *J. Wildl. Mgmt.*, 31 : 538-546.
- LEWIES, R.W., DYER, M.I. (1969). — Respiratory metabolism of the Red-winged blackbird in relation to ambient temperature. *Condor*, 71 : 291-298.
- LUSTICK, S. (1970). — Energy requirements of molt in cowbirds. *Auk*, 87 : 742-746.
- MEINERTZHAGEN, R. (1955). — The speed and altitude of bird flight (with notes on other animals). *Ibis*, 97 : 81-117.
- MITCHELL, H.H. (1962). — *Comparative nutrition of man and domestic animals*. Vol. 1, Academic Press, New York.
- NISBET, I.C.I. (1967). — Aerodynamics theories of flight versus physiological theories. *Bird Banding*, 38 : 306-308.
- NEWTON, I. (1972). — *Finches*. Collins, London.

- ODUM, E.P. (1960). — Lipid deposition in nocturnal migrant birds, in *Proceedings of the XII th. International Ornithological Congress, Helsinki 5.-12. VI. 1958*, Helsinki.
- ODUM, E.P., CONNELL, C.E., STODDARD, H.L. (1961). — Flight energy and estimated flight ranges of some migratory birds. *Auk*, 78 : 515-527.
- ORIAN, G.H. (1961). — The ecology of Blackbird (*Agelaius*) social systems. *Ecol. Monogr.*, 31 : 285-312.
- PATTEN, B.C. (1969). — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 98 : 570, in Brylinsky, M. (1972).
- POHL, H. (1971). — Seasonal variation in metabolic functions of Brambling. *Ibis*, 113 : 185-193.
- RAUTENBERG, W. (1957). — Vergleichende Untersuchungen über der Energiehaushalt des Bergfinken (*Fringilla montifringilla*) und des Haussperlings (*Passer domesticus*). *J.f. Ornithol.*, 98 : 36-64.
- RAVELING, D.G., LEFEBVRE, E.A. (1967). — Energy metabolism and theoretical flight range of birds. *Bird Banding*, 38 : 97-113.
- SALT, G.W. (1952). — The relation of metabolism to climate and distribution in three finches of the Genus *Carpodacus*. *Ecol. Monogr.*, 22 : 121-152.
- SCHARTZ, R.L., ZIMMERMAN, J.L. (1971). — The time and energy budget of the male Dickcissel (*Spiza americana*). *Condor*, 73 : 65-76.
- SCHOLANDER, P.F., WALTERS, V., HOCLE, R., IRWING, L. (1950). — Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull.*, 99 : 225-236.
- SMITH, S.M. (1972). — Roosting aggregations of bushtits in response to cold temperatures. *Condor*, 74 : 478-479.
- STEEN, J. (1958). — Climatic adaptation in some small northern birds. *Ecology*, 39 : 625-629.
- UTTER, J.D., LEFEBVRE, E.A. (1973). — Daily energy expenditure of Purple martins (*Progne subis*) during the breeding season : estimates using D_2O^{18} and time budget methods. *Ecology*, 54 : 597-604.
- WALLGREN, H. (1954). — Energy metabolism of two species of the genus *Emberiza* as correlated with distribution and migration. *Acta Zool. Fenn.*, 84 : 1-110.
- ZAR, J.H. (1968). — Standard metabolism comparisons between orders of birds. *Condor*, 70 : 278.
- ZAR, J.H. (1970). — On the fitting of equations relating avian standard metabolism to body weight. *Condor*, 72 : 247.

ANNEXE

NOTATIONS UTILISEES

- a et b = constantes introduites dans la relation linéaire entre le métabolisme de repos et la température.
- m et n = constantes taxonomiques introduites dans la relation entre le métabolisme de base et le poids individuel.
- D = distance parcourue journellement en vol entre le dortoir et les lieux de nourrissage.
- D_{max} = valeur maximale de D.
- M = métabolisme.

Mb	= métabolisme de base.
$M_r(\theta)$	= métabolisme de repos à la température θ .
$M_s(\theta)$	= métabolisme standard à la température θ
PA (X)	= pondération absolue de la variable X.
PR (X)	= pondération relative de la variable X.
Q_A	= quantité d'énergie assimilée par 24 h.
$Q_{A \max}$	= valeur maximale de Q_A .
Q_D	= quantité totale d'énergie dépensée par 24 h.
Q_i	= quantité d'énergie dépensée par 24 h pour l'activité i.
SA (X)	= sensibilité absolue concernant la variable X.
SR (X)	= sensibilité relative concernant la variable X.
T_i	= temps consacré journellement à l'activité i.
T_1	= temps consacré journellement au repos nocturne.
T_2	= temps consacré journellement aux prédortoirs.
T_3	= temps consacré journellement aux déplacements en vol entre le dortoir et les lieux de nourrissage.
T_4	= temps journalier de présence diurne sur les lieux de nourrissage.
T_5	= temps minimum de nourrissage (par 24 h).
VN	= valeur de la nourriture.
Vo_2	= volume d'oxygène absorbé par unité de temps.
W	= poids corporel d'un individu.
X et Z	= variables quelconques.
Y	= variable dont la pondération (absolue ou relative) est la plus faible en valeur absolue.
α_i	= dépense énergétique horaire relative à l'activité i.
φ	= photopériode (durée de la nuit).
$q \text{ r/s}$	= rapport du métabolisme de repos au métabolisme standard.
$q \text{ v/b}$	= rapport du métabolisme de vol au métabolisme de base.
θ	= température ambiante.
θ_0	= température inférieure de la zone de thermoneutralité.