

STÉPHANIE RIOUX

**EFFET DU VENT ET DU RAYONNEMENT SUR LA THERMORÉGULATION
CHEZ LES OISONS DE LA GRANDE OIE DES NEIGES, *Chen caerulescens atlantica***

Mémoire
présenté
à la faculté des études supérieures
de l'Université Laval
pour l'obtention
du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

Département de biologie
FACULTÉ DES SCIENCES ET DE GÉNIE
UNIVERSITÉ LAVAL

JUILLET 2000

RÉSUMÉ

Le compromis dans l'allocation de l'énergie entre la croissance et la thermorégulation est particulièrement critique pour la survie des oisons de la Grande Oie des neiges dans l'Arctique puisque la période pour y atteindre le niveau de développement nécessaire à la migration automnale est limitée. Le but de cette étude était de déterminer les coûts et bénéfices associés au vent et au rayonnement solaire au niveau de la thermorégulation chez des oisons en croissance. À cette fin, nous avons mesuré la température corporelle et le métabolisme d'oisons soumis à différentes intensités de vent et de rayonnement représentatives du milieu naturel. Les oisons maintenaient une température corporelle élevée ($40.4 \pm 0.5^\circ\text{C}$) qui variait peu avec la vitesse du vent et l'intensité du rayonnement. En moyenne, à 10°C , le métabolisme augmentait de 29 % lorsque la vitesse du vent passait de 0.05 à 5 m s^{-1} et diminuait de 14 % lorsque le rayonnement augmentait de 0 à 500 W m^{-2} . En présence de vent, un rayonnement élevé était nécessaire pour observer une diminution du métabolisme. Nos résultats indiquent que les oisons ont la capacité de réguler finement leur température corporelle dans l'environnement arctique et qu'ils réagissent aux conditions environnementales de façon à maximiser la croissance plutôt que l'économie d'énergie.

Auteur: _____ (Stéphanie Rioux)

Directeur de recherche: _____ (Jacques Larochelle)

Codirecteur de recherche: _____ (Gilles Gauthier)

ABSTRACT

The compromise in energy allocation between growth and thermoregulation is particularly critical for Greater Snow Goose goslings' survival in the Arctic because the period to achieve a developmental state compatible with the fall migration is limited. The purpose of this study was to determine in growing goslings the thermoregulatory costs and benefits associated with wind and solar radiation. To this end, we measured the body temperature and metabolic rate of goslings exposed to different intensities of wind and radiation representative of natural conditions. Goslings maintained a high body temperature ($40.4 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$) that varies little with wind speed and radiation intensity. On average, at 10°C , metabolic rate increased by 29 % as wind speed was increased from 0.05 to 5 m s^{-1} and diminished by 14 % as radiation was increased from 0 to 500 W m^{-2} . In the presence of wind, a high radiation intensity was necessary to observe a decrease in metabolic rate. Our results indicate that goslings have the capacity to finely regulate their body temperature in the High Arctic and they respond to environmental conditions by maximizing growth instead of energy economy.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire se divise en trois chapitres. Le chapitre I est une introduction générale présentant une synthèse des connaissances ayant trait à la thermorégulation chez les oiseaux, les jeunes nidifuges en particulier, et aux effets connus du vent et du rayonnement solaire sur leur métabolisme. Ce premier chapitre présente également les objectifs visés par la présente étude. Le chapitre II constitue le corps du mémoire et est rédigé en anglais sous forme d'un article scientifique. Le chapitre III, quant à lui, est une conclusion générale faisant la synthèse des résultats obtenus.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur Jacques Larochelle pour sa confiance et sa passion contagieuse qui ont contribué à ce que chacune des étapes de cette maîtrise soit un plaisir et une occasion de formation. Je remercie aussi mon codirecteur Gilles Gauthier pour ses commentaires judicieux et fort appréciés ainsi que pour m'avoir donné l'occasion inespérée de fouler le sol de l'île Bylot.

Je tiens également à remercier Julie Lambert et Jason Samson pour leur rôle de parents adoptifs et d'assistants de laboratoire. Avec eux, j'ai agréablement partagé la garde d'une joyeuse bande d'oisons pendant deux étés. Merci aussi à Carl Dufour pour l'aide technique et surtout pour m'avoir généreusement permis d'utiliser sa soufflerie métabolique. Finalement, je voudrais souligner la participation de Éric Thibault, Mathilde Renaud et Joël Bêty qui m'ont gentiment prêté main forte à un moment ou l'autre de cette maîtrise.

Cette étude a été rendue possible grâce aux subventions de recherche accordées à Jacques Larochelle et Gilles Gauthier par le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et par le Fond pour la formation de chercheurs et l'aide à la recherche du Québec (FCAR), de même que grâce au Programme de formation scientifique du Ministère des affaires indiennes et du nord et à l'Étude du Plateau Continental Polaire.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	ii
ABSTRACT	iii
AVANT-PROPOS	iv
Remerciements	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES FIGURES	viii
LISTE DES TABLEAUX	ix
CHAPITRE I : INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
LA THERMORÉGULATION	2
Les réactions à l'environnement chaud	3
Les réactions à l'environnement froid	4
<i>La réduction des pertes de chaleur</i>	4
<i>L'augmentation de la production de chaleur</i>	5
L'ontogenèse de la thermorégulation chez les oiseaux	6
<i>Les capacités thermorégulatrices à l'éclosion</i>	6
<i>Les changements au cours de la croissance</i>	8
L'ENVIRONNEMENT THERMIQUE	10
Le vent	10
Le rayonnement solaire	11
Le vent et le soleil	12
LE CAS DES OISONS DE LA GRANDE OIE DES NEIGES	13
OBJECTIFS DE L'ÉTUDE	14

CHAPITRE II : EFFECTS OF WIND AND SOLAR RADIATION ON	
THERMOREGULATION IN GREATER SNOW GOOSE GOSLINGS	15
INTRODUCTION	16
MATERIALS AND METHODS.....	17
Study animals.....	17
Body temperature.....	18
Metabolic rate measurements	19
Ambient conditions.....	20
Experimental protocols	21
Thermal conductance.....	21
Statistical analysis.....	22
RESULTS	23
Effect of body mass in the dark and in still air	23
Effect of wind in the dark	26
Effect of artificial radiation in still air	29
Combined effects of wind and radiation.....	32
DISCUSSION	36
Effect of body mass in the dark and in still air	36
Effect of wind in the dark	38
Effect of solar radiation in still air	39
Combined effects of wind and solar radiation.....	41
Predictive models.....	42
CONCLUSION.....	43

CHAPITRE III : CONCLUSION GÉNÉRALE..... 44

ANNEXES 48

LISTE DES OUVRAGES CITÉS 55

LISTE DES FIGURES

- FIGURE 1. Relationship between body mass and resting metabolic rate (P_m) in Greater Snow Goose goslings at 10°C, in still air and in the dark (1997: $N = 8$, $n = 62$; 1998: $N = 11$, $n = 34$).
 1997 : $P_m = 0.86 \pm 0.11 m_b + 1.03 \pm 0.04$ (SE), $r^2 = 0.80$; 1998 : $P_m = 0.94 \pm 0.06 m_b + 1.16 \pm 0.04$ (SE), $r^2 = 0.97$ p. 24
- FIGURE 2. Relationship between age and body mass in Greater Snow Goose goslings. Each point corresponds to mean \pm SE (1997: $N = 2$ -12; 1998: $N = 3$ -16)..... p. 25
- FIGURE 3. The effect of wind speed on metabolic rate (P_m) of Greater Snow Goose goslings at 10°C in five classes of body mass (kg). Each point corresponds to mean \pm SE (1997: $N = 1$ -8, $n = 1$ -22; 1998: $N = 1$ -8, $n = 1$ -12). p. 27
- FIGURE 4. The effect of artificial radiation on metabolic rate (P_m) of Greater Snow Goose goslings at 10°C in five classes of body mass (kg). Each point corresponds to mean \pm SE (1997: $N = 1$ -8, $n = 1$ -22; 1998: $N = 1$ -8, $n = 1$ -12). p. 30
- FIGURE 5. The effect of wind on metabolic rate (P_m) of Greater Snow Goose goslings at 10°C for three radiation intensities in 1997. Results are divided into four classes of body mass (kg). Each point corresponds to mean \pm SE ($N = 1$ -8, $n = 1$ -22). The horizontal lines correspond to the thermoneutral P_m predicted after a correction (factor between 0.8 and 0.9) for the effect of using a T_a below T_{lc} (15°C) based on the results of Ratté (1998). p. 33
- FIGURE 6. The effect of wind on metabolic rate (P_m) of Greater Snow Goose goslings at 10°C for three radiation intensities in 1998. Results are divided into four classes of body mass (kg). Each point corresponds to mean \pm SE ($N = 1$ -8, $n = 1$ -12). The horizontal lines correspond to the thermoneutral P_m predicted after a correction (factor between 0.8 and 0.9) for the effect of using a T_a below T_{lc} (15°C) based on the results of Ratté (1998). p. 34

LISTE DES TABLEAUX

- TABLE 1. ANOVA table on the effects of wind speed (u), body mass (m_b), year (Y), activity level (A) and their interactions, on metabolic rate of growing Greater Snow Goose goslings ($N = 19$, $n = 222$, $r^2 = 0.92$). Only significant variables and interactions are shown except for variables associated with individuals (for which partial $r^2 = 0.002$). p. 28
- TABLE 2. ANOVA table on the effects of solar radiation (R), body mass (m_b), year (Y), activity level (A) and their interactions, on metabolic rate of growing Greater Snow Goose goslings ($N = 19$, $n = 250$, $r^2 = 0.85$). Only significant variables and interactions are shown except for variables associated with individuals (for which partial $r^2 = 0.015$). p. 31
- TABLE 3. ANOVA table on the effects of wind speed (u), solar radiation (R), body mass (m_b), Year (Y), activity level (A) and their interactions, on metabolic rate of growing Greater Snow Goose goslings ($N = 19$, $n = 489$, $r^2 = 0.91$). Only significant variables and interactions are shown except for variables associated with individuals (for which partial $r^2 = 0.007$). .. p. 35
- TABLE 4. The effect of simulated solar radiation (R) on metabolic rate reduction (%) in adult birds of different species (inspired from De Jong 1976). p. 40

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

LA THERMORÉGULATION

La plupart des animaux ont une température corporelle qui suit passivement celle du milieu dans lequel ils se trouvent, ce qui leur vaut l'appellation de poïkilothermes. Les oiseaux et les mammifères, au contraire, maintiennent généralement leur température à peu près constante et indépendante de celle de l'environnement et, pour cette raison, sont dits homéothermes. On qualifie également les oiseaux et les mammifères d'endothermes, par opposition à ectothermes, puisqu'ils peuvent maintenir une température corporelle élevée à l'aide de mécanismes internes de production de chaleur. Les ectothermes dépendent plutôt de la chaleur gagnée directement à partir de leur environnement, principalement via le rayonnement solaire.

La somme des gains et des pertes de chaleur détermine la température corporelle d'un animal, et l'homéothermie n'est possible que si cette somme est nulle. Les gains proviennent de la production métabolique de chaleur, du rayonnement et, dans les climats très chauds, de la conduction et de la convection. Les pertes, quant à elles, se font via le rayonnement, la conduction, la convection et l'évaporation.

L'effort thermorégulateur, défini en termes de coûts en énergie et en eau, est à son minimum pour une certaine plage de température environnementale appelée zone de thermoneutralité (*ZTN*). À l'intérieur de cette zone, la production de chaleur entraînée par l'entretien et le fonctionnement basal des différents systèmes, appelée thermogenèse de base, est suffisante pour assurer le maintien de la température corporelle. Cependant, lorsque la température ambiante se situe à l'extérieur de la *ZTN*, il y a apparition d'au moins une des réactions typiques de stress thermique. Au-dessus de la température critique supérieure (T_{uc}), l'augmentation de la température corporelle est limitée grâce aux mécanismes de la thermolyse évaporative (polypnée, flutter gulaire, sudation, léchage ou urohidrose). Sous la température critique inférieure (T_{lc}), il y a augmentation graduelle du métabolisme avec une diminution de la température ambiante jusqu'à une valeur maximale appelée métabolisme de sommet. Cette augmentation de la production de chaleur au froid, appelé thermogenèse de régulation, peut se faire via le frissonnement ou via la thermogenèse sans frisson.

Être thermiquement indépendant de son environnement comporte des avantages indéniables. C'est, entre autres, ce qui a permis aux oiseaux et aux mammifères de coloniser des milieux

diversifiés dont certains des plus hostiles, comme les déserts et les régions polaires. Ainsi, peu importe où elles habitent, la plupart des espèces d'oiseaux maintiennent la même température corporelle de $40 \pm 2^\circ\text{C}$ (Schmidt-Nielsen 1990). Cependant, l'homéothermie comporte également des coûts énergétiques importants. Par exemple, les coûts associés au métabolisme de maintenance, c'est-à-dire le métabolisme de base plus la thermogenèse de régulation, peuvent compter pour 40-60 % du bilan énergétique des oiseaux exposés au froid (Walsberg 1983).

Dawson et O'Connor (1996) fournissent une bonne revue des différents mécanismes utilisés par les oiseaux pour demeurer homéothermes même lorsqu'exposés à des températures ambiantes extrêmes.

Les réactions à l'environnement chaud

La frontière entre une température corporelle normale et une létale est relativement étroite. En effet, la différence entre ces deux températures n'est que de 6°C chez la plupart des espèces d'oiseaux (Calder et King 1974). La simple pratique d'une activité vigoureuse comme le vol et l'exposition à une température ambiante élevée ou à un rayonnement solaire intense peuvent donc facilement s'avérer des situations stressantes. L'oiseau doit alors disposer de mécanismes lui permettant d'éviter l'hyperthermie. Parmi ceux-ci, le refroidissement par évaporation, ventilatoire et cutanée, est l'un des plus importants (Dawson 1982).

Les oiseaux peuvent augmenter l'évaporation à l'intérieur des voies respiratoires de deux façons, soit par une accélération du rythme respiratoire (polypnée) ou par des oscillations rapides du plancher buccal et du pharynx (flutter gulaire). Pour ce qui est de l'évaporation cutanée, bien que son utilisation par les oiseaux fût longtemps controversée à cause de l'absence de glandes sudoripares, il semble qu'aujourd'hui ce mode de dissipation de chaleur soit considéré comme très important voire prédominant chez plusieurs espèces. Par exemple, l'évaporation cutanée peut représenter 75 % des pertes d'eau par évaporation chez un pigeon biset (*Columba livia*) acclimaté à la chaleur (Marder et Gavrieli-Levin 1987) et 51 % chez un Grand Géocoucou (*Geococcyx californianus*) exposé à une température ambiante de 35°C (Calder et Schmidt-Nielsen 1967).

Les réactions à l'environnement froid

Lorsqu'un oiseau exposé au froid veut conserver une température corporelle élevée, il peut faire appel à deux types de mécanismes, soit ceux servant à diminuer les pertes de chaleur ou ceux servant à augmenter la production de chaleur. Puisque les premiers sont beaucoup moins exigeants du point de vue énergétique, ce sont généralement ceux qui sont d'abord recrutés.

La réduction des pertes de chaleur

Un principe fondamental régissant les échanges thermiques est qu'un corps chaud va toujours perdre sa chaleur au profit d'un corps froid. De plus, l'intensité des pertes de chaleur sera fonction du gradient thermique entre ces deux corps. Pour un oiseau, cela veut dire que plus la différence de température entre sa surface et l'environnement est grande, plus la chaleur va se dissiper facilement de sa surface. L'intensité des pertes augmente également avec l'aire corporelle exposée à l'environnement. Donc, tout ce qui va permettre de diminuer ces deux variables (aire et température de surface) va du même coup permettre de diminuer les pertes de chaleur en milieu froid.

La surface d'un animal est principalement influencée par sa taille corporelle et sa forme générale. Plus l'organisme est gros et ses appendices sont petits, plus sa surface est petite par rapport à son volume. De plus, deux animaux peuvent avoir la même masse tout en ayant une forme différente et, par conséquent, avoir une surface différente. Ainsi, un oiseau d'allure sphérique a une surface moins importante qu'un oiseau ayant une forme plus allongée. Un animal a également la possibilité de modifier sa forme et sa surface exposée via sa posture. En effet, essentiellement tous les homéothermes ont au moins une posture individuelle de conservation de chaleur. De telles postures visent à réduire la surface exposée à l'environnement froid, et tout particulièrement celle des régions peu ou pas isolées. Par exemple, les oiseaux peuvent se recroqueviller, enfouir la tête sous les plumes du dos et cacher leurs pattes sous leur corps. Deighton et Hutchinson (1940) ont observé que le poulet (*Gallus domesticus*) pouvait réduire ses pertes de chaleur d'environ 12 % en enfouissant sa tête sous son aile et diminuer sa production de chaleur du tiers en cachant ses pattes sous son corps.

L'adoption de postures sociales, comme le blottissement collectif ("huddling"), est également une façon de diminuer la surface corporelle exposée à l'environnement froid. Ce comportement est caractéristique des oisillons, parfois même hors du nid. Kleiber et Winchester (1933) ont déterminé que les jeunes poulets pouvaient réduire leur taux métabolique jusqu'à 15 % en se blottissant les uns contre les autres.

Certains mécanismes physiologiques, dits d'économie, peuvent aussi permettre de diminuer le flux de chaleur vers l'environnement en augmentant l'isolation de l'oiseau. Par exemple, il est possible d'augmenter l'épaisseur de l'isolant en ajustant le plumage par ptiloérection, c'est-à-dire en le gonflant. Selon Walsberg *et al.* (1978), le gonflage du plumage par ptiloérection peut augmenter son isolation thermique d'environ 56 % chez le pigeon biset.

La vasoconstriction des vaisseaux sanguins périphériques ainsi que certains arrangements vasculaires, comme les échangeurs à contre-courant, permettent également de diminuer les pertes de chaleur au niveau des membres. La vasoconstriction entraîne une réduction de la circulation sanguine au niveau de la peau et des extrémités. L'échange de chaleur à contre-courant, quant à lui, permet le transfert de chaleur du sang artériel entrant dans un membre vers le sang veineux arrivant de la partie distale du membre. Ces deux mécanismes, en diminuant la température de la peau, réduisent du même coup le gradient thermique vers l'environnement. Cependant, il est important de souligner que le contrôle de la circulation sanguine périphérique ne dépend pas seulement du besoin de régulation de la température corporelle. En effet, des compromis doivent être réalisés afin d'assurer la nutrition des tissus superficiels, ce qui est particulièrement important chez des animaux en croissance, et de prévenir le gel tissulaire (Guard et Murrish 1974).

L'augmentation de la production de chaleur

Chez les oiseaux, l'augmentation de la production de chaleur se fait principalement via la thermogenèse par frisson, c'est-à-dire via la génération de chaleur par contractions musculaires asynchrones et involontaires (Dawson et Marsh 1989). Chez la plupart des adultes, les muscles pectoraux, qui forment la majeure partie de la masse musculaire, constituent le site principal du frisson, bien que les muscles des pattes y contribuent également (Dawson et O'Connor 1996).

La production de chaleur via la thermogenèse sans frisson (*TSF*) résulte de la création de cycles futiles au niveau de l'entretien des gradients ioniques transmembranaires ou au niveau des voies métaboliques normales de synthèse et de dégradation. L'existence de la *TSF* chez les oiseaux adultes demeure un sujet de controverse dans la littérature (voir Dawson et O'Connor 1996). Ce type de thermogenèse a cependant été mis en évidence chez les jeunes canards musqués (*Cairina moschata*) par Barré *et al.* (1989) et chez les jeunes manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*) par Duchamp *et al.* (1989). Toutefois, le fonctionnement de la *TSF* chez les jeunes oiseaux, contrairement à ce qui se passe chez les mammifères, n'est pas encore très bien compris puisque l'on connaît peu de choses sur le site et le contrôle de ce mécanisme. Chez les canetons (Barré *et al.* 1989) et les jeunes manchots royaux (Duchamp *et al.* 1989), le muscle squelettique a été proposé comme site de la *TSF*, et le glucagon agirait comme médiateur en augmentant le taux de lipolyse dans les tissus adipeux, fournissant ainsi aux cellules plus de carburant pour la thermogenèse.

L'ontogenèse de la thermorégulation chez les oiseaux

L'ontogenèse désigne une série de transformations subies par un individu depuis la fécondation jusqu'à l'âge adulte. L'ontogenèse de la thermorégulation traite donc des différentes étapes traversées par l'oisillon pour devenir homéotherme.

Les capacités thermorégulatrices à l'éclosion

Tout d'abord, les oiseaux diffèrent grandement quant à leurs capacités thermorégulatrices à l'éclosion. Celles-ci semblent corrélées au stade de développement général de l'oisillon à ce moment (Dawson et Hudson 1970). En effet, les oisillons nidicoles, qui sont essentiellement nus et généralement immatures à l'éclosion, possèdent peu ou pas de capacité pour la thermorégulation à ce moment de leur existence. Le maintien de leur température corporelle est principalement assuré par la contribution des parents. Au contraire, les oisillons nidifuges, qui possèdent un épais duvet à l'éclosion ainsi que des fonctions nerveuse et musculaire bien développées, ont un contrôle modérément efficace de leur température corporelle, même à des températures relativement basses (Dawson et Hudson 1970). Les nidicoles et les nidifuges représentent en fait des extrêmes du point de vue du temps nécessaire, après l'éclosion, afin de

développer une thermorégulation efficace, mais il existe toute une gamme de situations intermédiaires.

Le degré d'homéothermie des jeunes nidifuges varie considérablement parmi les différents ordres d'oiseaux, étant généralement plus grand chez les Ansériformes, intermédiaire chez les Galliformes, et moindre chez les Charadriiformes (Eppley 1984). Il existe également une grande variabilité à l'intérieur d'un même ordre. Cependant, il ne semble pas y avoir de règles absolues pouvant expliquer cette variation. Selon Weathers (1996), le degré d'homéothermie serait relié au comportement de l'espèce et aux conditions environnementales dans lesquelles elle se trouve. Par exemple, parmi les canards et les goélands, la capacité thermorégulatrice des oisillons est corrélée avec les conditions climatiques durant la saison de reproduction. Ainsi, les jeunes des espèces se reproduisant exclusivement dans les régions arctiques et subarctiques semblent avoir un meilleur contrôle de leur température corporelle en réponse au froid que les jeunes des espèces ayant une aire de reproduction plus tempérée ou plus étendue (Koskimies et Lahti 1964, Dawson et Bennett 1980). Cependant, aucune relation de ce genre ne semble exister chez les oiseaux de rivage étudiés par Visser et Ricklefs (1993).

Les options disponibles pour les oisillons afin d'atteindre un haut degré d'homéothermie à l'éclosion sont les mêmes que celles dont disposent les adultes. Cependant, ces options sont contraintes par des considérations s'appliquant uniquement aux jeunes oiseaux. Premièrement, les oisillons sont petits comparés à leurs parents et possèdent ainsi un rapport surface/volume moins favorable à la conservation de la chaleur. Deuxièmement, leurs muscles, particulièrement ceux du vol, sont généralement petits et peu développés, de sorte que leur contribution à la production de chaleur est faible (Ricklefs 1989). Troisièmement, l'accroissement de la capacité thermogène exige des coûts importants pour des oiseaux en développement, et peut se faire aux dépens de leur taux de croissance (Ricklefs 1989). Finalement, le pouvoir isolant du plumage de l'oisillon résulte d'un compromis, car il n'affecte pas seulement la perte de chaleur vers l'environnement mais aussi le transfert de chaleur du parent au jeune.

Les changements au cours de la croissance

Les principaux changements ontogéniques contribuant au développement de la thermorégulation chez l'oiseau sont (1) la diminution du ratio surface/volume avec la croissance, (2) l'amélioration de l'isolation par le développement des plumes, (3) l'augmentation de la capacité de thermogénèse et (4) le développement des mécanismes de contrôle nerveux et hormonal, incluant le développement d'un centre de régulation thermosensible (Farner et King 1961).

Lorsqu'un oisillon croît, son rapport surface/volume diminue puisque la surface corporelle augmente moins rapidement que le volume. En effet, la surface augmente approximativement avec la masse^{2/3} alors que le volume augmente de façon proportionnelle à la masse. Chez la Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*) par exemple, lorsque l'oison passe de sa taille à l'éclosion (0.08 kg) à sa taille à l'envol (1.76 kg; Lindholm *et al.* 1994), son rapport surface/volume diminue de plus du tiers.

Une diminution de la conductance thermique avec une augmentation de l'âge et de la taille a été observée chez plusieurs espèces (McNabb et McNabb 1977, Chappell 1980, Ricklefs et Roby 1983, Eppley 1984, Taylor 1986, Chappell *et al.* 1989). Cette diminution a été associée à une augmentation de l'épaisseur et de la qualité du duvet chez le Manchot Papou *Pygoscelis papua* (Taylor 1986), alors que l'augmentation du contrôle vasomoteur au niveau des pattes serait plutôt responsable de la diminution de la conductance thermique avec l'âge chez les oisillons de l'Alque à dos noir *Synthliboramphus hypoteucus* (Eppley 1984). Chez les oisons de la Petite Oie des neiges, l'isolation diminue au cours de la première semaine de croissance, avant l'acquisition du plumage adulte (Beasley 1986). Cette diminution serait due à une réduction de la densité du duvet car, à mesure que les oisons croissent et que leur surface augmente, la peau s'étend sans qu'il n'y ait ajout de nouveaux follicules (Eppley 1984, Beasley 1986). Par contre, chez les oisons de la Grande Oie des neiges, la conductance thermique exprimée par unité de surface indique que le duvet a un pouvoir isolant égal à près de la moitié de celui du plumage adulte et ce, indépendamment de l'âge (Ratté 1998).

Parce que les muscles squelettiques sont le site principal de la thermogénèse, il n'est pas surprenant de constater une forte corrélation entre, d'une part, leur croissance et leur

maturation et, d'autre part, l'acquisition de l'homéothermie (Ricklefs 1983). Chez les jeunes galliformes (tout comme chez les adultes de cet ordre), ce sont les muscles des pattes qui contribuent principalement à la thermogénèse par frisson (Dietz *et al.* 1997). Les muscles pectoraux y participent également, mais seulement entre 6-20 d chez les dindons sauvages *Meleagris gallopavo* et entre 6-10 d chez les pintades de Numidie *Numida meleagris* (Dietz *et al.* 1997). La participation tardive des muscles pectoraux ne serait pas le résultat de leur masse relativement plus petite à la naissance lorsqu'on les compare aux muscles des pattes, mais serait plutôt due à un niveau moins avancé de développement (Dietz *et al.* 1997). Une diminution de la perte de chaleur par unité de masse combiné au type de fibre musculaire impliqué dans le frisson expliquerait l'arrêt subséquent (après 20 d chez les dindons et après 10 d chez les pintades) de la participation des muscles pectoraux au frisson, malgré un niveau de maturité suffisant (Dietz *et al.* 1997). Chez les deux espèces, les muscles aérobies des pattes sont d'abord recrutés pour le frisson et les muscles pectoraux, qui comportent moins de fibres oxydatives, ne sont impliqués que lorsque la perte de chaleur est élevée (Dietz *et al.* 1997).

L'augmentation du métabolisme de repos fait également partie des changements accompagnant la croissance des oisillons. Cette augmentation peut s'exprimer en fonction de l'âge ou de la masse corporelle, mais la masse explique généralement mieux la variation du métabolisme (Weathers 1996). La relation entre le métabolisme au repos (Y) et la masse (M) est habituellement exprimée à l'aide d'une équation exponentielle de type $Y = aM^b$. Chez les espèces nidicoles, cette relation peut habituellement être décrite par une seule équation exponentielle, de l'éclosion à l'envol (Weathers et Siegle 1995, Weathers 1996). Par contre, chez la plupart des espèces nidifuges, deux équations de ce type sont souvent nécessaires, une première pour les oisillons ayant une masse inférieure à environ 25 % de la masse à maturité et une seconde pour les oisillons plus gros (Weathers et Siegle 1995, Weathers 1996). Weathers et Siegle (1995) ont déterminé que, chez les oisillons nidicoles et les oisillons nidifuges ayant atteint une masse supérieure à 25 % de la masse à maturité, l'exposant de la masse corporelle (b) variait inversement avec la masse à maturité, c'est-à-dire de 1.67 chez le Junco aux yeux jaunes (*Junco phaeonotus*) à 0.25 chez le Manchot royal.

L'ENVIRONNEMENT THERMIQUE

La température ambiante, la vitesse du vent, le rayonnement solaire et l'humidité sont les quatre principales variables environnementales pouvant affecter les dépenses énergétiques d'un animal en agissant sur lui de façon simultanée (Porter et Gates 1969). Les effets de la température ambiante et du vent sur le métabolisme des oiseaux sont relativement bien connus alors que ceux du rayonnement solaire le sont moins. Bien que le vent et le rayonnement agissent en synergie sur l'animal durant la photophase, peu d'études ont été faites sur l'impact combiné de ces deux variables sur le métabolisme des oiseaux (Hayes et Gessaman 1980, Wood et Lustick 1989, Bakken et Lee 1992, Maloney et Dawson 1995, Wolf et Walsberg 1996) et encore moins chez des oisillons en croissance (Beasley 1986, Beasley et Ankney 1988).

Le vent

Le vent, en augmentant les pertes de chaleur par convection, constitue un facteur très important dans le budget énergétique des oiseaux. Il peut accroître les pertes de chaleur de trois façons : (1) en diminuant l'épaisseur de la couche limite, (2) en augmentant les échanges d'air à l'intérieur du plumage et (3) en modifiant la disposition spatiale des plumes, ce qui en réduit le pouvoir isolant (Bakken 1991).

Lorsque la température ambiante se situe sous la T_{lc} , le taux métabolique augmente avec la vitesse du vent. La relation existant entre le vent et le taux métabolique chez les endothermes est un sujet plutôt controversé dans la littérature. Pour certaines espèces, le métabolisme augmente de façon linéaire avec le vent (Goldstein 1983, Stahel *et al.* 1987, Rogowitz et Gessaman 1990, Bakken *et al.* 1991, Bakken et Lee 1992, Sherfy et Pekins 1995, Bakken *et al.* 1996) alors que, pour d'autres, une meilleure corrélation est obtenue en ajoutant un exposant à la vitesse du vent, le plus souvent 0.5 (Gessaman 1972, Robinson *et al.* 1976, Kelty et Lustick 1977, Thompson et Fritzell 1988, Webster et Weathers 1988, Chappell *et al.* 1989). La valeur de 0.5 affectée à la vitesse du vent dérive de la description de la perte de chaleur par convection à partir de cylindres ainsi que de surfaces planes et rigides. Toutefois, comme plusieurs facteurs peuvent influencer la valeur de cet exposant, il importe de toujours vérifier pour chaque espèce et même pour chaque stade dans la vie d'une espèce (par exemple, la

croissance et la mue) quelle est la valeur la plus appropriée. En effet, la forme de l'animal, sa posture, son orientation, ainsi que la compression et la désorganisation de son plumage par le vent sont susceptibles d'influencer la relation entre la vitesse du vent et le taux de perte de chaleur (Bakken 1991). Aussi, les études avec des animaux vivants ont des variables confondantes pouvant influencer la valeur de l'exposant, comme des changements au niveau de la température corporelle, de la circulation sanguine, de la posture et de l'activité associées à la force mécanique du vent ou au bruit occasionné par la production du vent (Bakken 1991).

Fortin *et al.* (2000) ont déterminé, à l'aide de mannequins taxidermiques, que le vent pouvait réduire considérablement la température opérante perçue (T_{es}) par les oisons de la Grande Oie des neiges. La T_{es} est définie par Bakken *et al.* (1991) comme la température d'un environnement de référence, soit une enceinte sans vent, thermiquement uniforme et noire, dans lequel un animal a le même taux d'échange de chaleur que dans un environnement complexe. En effet, à une température ambiante de 10°C, un vent de côté de 5 m s⁻¹ causait une diminution de la T_{es} de 18-23°C, tout dépendant de l'âge des oisons. Renaud (1999), à l'aide des mêmes mannequins taxidermiques, a également noté une augmentation de la puissance de chauffage (P) avec la vitesse du vent. Ainsi, à une température ambiante de 10°C, P augmentait de 28, 31, et 34 % lorsque le vent passait de 0 à 5 m s⁻¹ pour des mannequins de 3, 10 et 20 d, respectivement.

Le rayonnement solaire

Un oiseau exposé directement à la lumière du soleil gagne toujours de la chaleur par rayonnement (Whittow 1986). Le rayonnement solaire peut réduire substantiellement les dépenses énergétiques liées à la thermorégulation lorsque la température ambiante se situe sous la ZTN , et ce, chez les oiseaux adultes (Lustick 1969, Ohmart et Lasiewski 1971, DeJong 1976, Wood et Lustick 1989) comme chez les oisillons (Lustick *et al.* 1979, Beasley et Ankney 1988). Le rayonnement diminue la production de chaleur de deux façons : en plus de provoquer un gain calorifique important au niveau des régions non emplumées, l'énergie radiante qui est absorbée par le plumage diminue les pertes de chaleur de l'oiseau en diminuant le gradient thermique entre la peau et la surface du plumage (Beasley 1986).

Il est cependant difficile de prédire quantitativement les conséquences physiologiques du rayonnement solaire pour des animaux comme les oiseaux et les mammifères à cause des phénomènes complexes prenant place au niveau de l'isolant (Walsberg *et al.* 1997a). Puisque que la lumière du soleil pénètre dans le plumage ou la fourrure, le gain de chaleur cutané dépend non seulement de facteurs évidents comme le vent et la couleur du plumage ou de la fourrure, mais également de facteurs plus subtils comme la microstructure de l'isolant et les propriétés optiques des éléments individuels de l'isolant (Walsberg *et al.* 1997a). Finalement, la relation complexe entre l'intensité du rayonnement et la réponse métabolique de l'animal peut être compliquée davantage par des changements dans la circulation sanguine périphérique (Walsberg *et al.* 1997b). Ainsi, Walsberg *et al.* (1997a) ont déterminé que, contrairement à ce qui est habituellement présumé, la diminution du métabolisme due à une exposition au rayonnement solaire n'était pas proportionnelle à l'intensité du rayonnement chez le hamster (*Phodopus sungorus*).

Fortin *et al.* (2000) ont remarqué que le rayonnement pouvait causer un gain de chaleur important chez les oisons de la Grande Oie des neiges. Par exemple, à 10°C, les mannequins taxidermiques d'oisons recevant un rayonnement latéral de 500 W m⁻² bénéficiaient d'une augmentation de la T_{es} de 12-24°C, tout dépendant de l'âge, comparés à ceux ne recevant aucun rayonnement. Le gain de chaleur était généralement plus grand pour les oisons de 10 d, un peu moins pour les oisons de 3 et 20 d, et plus faible pour les oisons de 30 d. Dans le même sens, Renaud (1999) a démontré que la puissance de chauffage des mêmes mannequins taxidermiques diminuait de façon linéaire avec l'intensité du rayonnement. Lorsque le rayonnement solaire passait de 0 à 500 W m⁻², P diminuait de 56, 58 et 34 % pour des mannequins de 3, 10 et 20 d, respectivement.

Le vent et le soleil

Le gain de chaleur provenant du soleil peut réduire l'impact négatif du vent sur la thermorégulation. En effet, pour une vitesse de vent donnée, le métabolisme d'un animal est plus bas lorsque ce dernier est exposé au rayonnement solaire que lorsqu'il est dans le noir (Hayes et Gessaman 1980, Wood et Lustick 1989, Rogowitz et Gessaman 1990, Walsberg et Wolf 1995a, Wolf et Walsberg 1996, Walsberg *et al.* 1997b). Cependant, cet effet bénéfique

du rayonnement diminue généralement avec une augmentation de la vitesse du vent (Walsberg *et al.* 1978, Maloney et Dawson 1995, Walsberg et Wolf 1995a, Wolf et Walsberg 1996).

Le gain de chaleur d'un plumage blanc est moins affecté par le vent que celui d'un plumage noir (Walsberg *et al.* 1978). Cela s'explique par le fait que l'interaction vent-rayonnement est directement reliée aux processus par lesquels le rayonnement pénètre dans le plumage. En effet, le vent dissipe plus facilement la chaleur dans les couches superficielles du plumage. De cette façon, si le rayonnement pénètre moins profondément, comme c'est le cas dans un plumage noir par opposition à un blanc (Walsberg *et al.* 1978), il y aura une interaction vent-rayonnement plus forte. Il est vrai qu'à faible vitesse de vent, un plumage noir acquiert plus de chaleur par rayonnement qu'un blanc. Toutefois, à mesure que la vitesse du vent augmente, le gain relatif d'énergie radiante des deux plumages converge pour éventuellement devenir plus important pour le plumage blanc (Walsberg *et al.* 1978).

Chez les oisons de la Grande Oie des neiges, Fortin (1995) a observé que l'action du vent diminuait généralement le gain de chaleur par rayonnement et que l'importance de cette interaction était influencée par l'angle entre le vent et la radiation incidente ainsi que par l'orientation de l'oison par rapport à ces éléments. Par exemple, à 10°C, un vent de 5 m s⁻¹ diminuait l'augmentation de la T_{es} , due à un rayonnement de 500 W m⁻², par une valeur moyenne de 9.1, 9.6, 4.4 et 5.1°C pour des mannequins taxidermiques de 3, 10, 20 et 30 d, respectivement, et ce lorsque le vent était perpendiculaire au rayonnement. Renaud (1999), à l'aide des mêmes mannequins, a démontré que l'ajout d'un vent de 5 m s⁻¹ en présence de rayonnement causait une augmentation moyenne de P de 45 et 59 % pour des irradiances de 200 et 500 W m⁻², respectivement.

LE CAS DES OISONS DE LA GRANDE OIE DES NEIGES

Assurer l'homéothermie dans un environnement froid exige des investissements énergétiques importants et, lorsque l'énergie assimilable est limitante, les coûts de l'homéothermie réduisent l'énergie disponible pour d'autres activités, comme la croissance.

La Grande Oie des neiges niche dans tout l'est de l'Arctique. Elle est l'espèce d'oie possédant l'aire de nidification la plus septentrionale en Amérique du Nord (Bellrose 1980). La

principale colonie est située sur la côte sud-ouest de l'île Bylot, juste au large de la côte nord de l'île de Baffin. Bien qu'ils bénéficient d'une période d'ensoleillement de 24 hr, les oisons sont confrontés à un environnement thermique passablement difficile. En effet, Renaud (1999) a déterminé que la température perçue par les oisons de l'île Bylot (T_{es} moyenne de $5.3 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$ durant les périodes d'élevage de 1994 à 1997) était le plus souvent sous la température critique inférieure, laquelle est d'environ 15°C pour des oisons de 2-40 d (Ratté 1998). Une partie importante du budget énergétique des oisons doit donc être allouée à la thermorégulation, possiblement au détriment de la croissance. En effet, selon Renaud (1999), environ 30 % de l'énergie requise pour le métabolisme de maintien doit être alloué à la thermorégulation chez les oisons de la Grande Oie des neiges. Ceci est tout particulièrement contraignant lorsque l'on sait que ces jeunes nidifuges disposent d'une période restreinte pour atteindre la taille adulte.

OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

Le but de cette étude était de déterminer les coûts et bénéfices associés au vent, au rayonnement solaire et à l'interaction entre ces deux facteurs chez les oisons de la Grande Oie des neiges pendant la croissance. Fortin (1995) ainsi que Fortin *et al.* (2000) ont étudié de façon détaillée l'effet de la température, du vent et du rayonnement solaire chez les jeunes de cette espèce, mais uniquement avec des mannequins taxidermiques en laboratoire. Or, jusqu'à maintenant, aucune calibration de ces mannequins n'a été faite par rapport à des oisons vivants. Nous ne savons donc pas à quel point les effets mesurés par ces auteurs correspondent vraiment à l'environnement thermique perçu par les jeunes oies.

Le premier objectif avait pour fonction d'évaluer l'impact du vent et du rayonnement solaire au niveau du maintien de la température corporelle et de la production de chaleur des oisons ainsi que de déterminer comment la réponse des oisons à ces conditions changeait avec l'âge. Un deuxième objectif était de produire des équations biométéorologiques afin de pouvoir prédire le métabolisme d'oisons de masse différente confrontés à diverses combinaisons de vent et de rayonnement solaire. À plus long terme, ces équations pourront également servir à établir le budget énergétique des oisons dans leur milieu naturel.

CHAPITRE II

EFFECTS OF WIND AND SOLAR RADIATION ON THERMOREGULATION IN GREATER SNOW GOOSE GOSLINGS

INTRODUCTION

Thermoregulatory costs have always been considered to dominate the energy expenditure of precocial chicks growing in polar environments (Klaassen *et al.* 1989b). When assimilable energy is limited, the costs of homeothermy may reduce the energy available for growth. Greater Snow Goose goslings (*Chen caerulescens atlantica*) are growing in the High Arctic, and although they benefit from a 24-hr photoperiod, they must leave their nest a few hours after hatching and face harsh environmental conditions. During their growth period, goslings are exposed to air temperature of $5.7 \pm 0.2^\circ\text{C}$ (range of hourly means: 0.9 to 10.8°C), wind speed of $1.6 \pm 0.1 \text{ m s}^{-1}$ (0.3 to 3.8 m s^{-1}) and solar irradiance of $184 \pm 8 \text{ W m}^{-2}$ (0 to 603 W m^{-2}); (Renaud 1999). These conditions correspond to a mean standard operative temperature (T_{es}) of $5.3 \pm 0.8^\circ\text{C}$ (range: -10.3 to 27.5°C) as determined with taxidermic mounts. The average T_{es} is thus far below the goslings' lower critical temperature (T_{lc}) which remains at about 15°C between 2 and 40 days (Ratté 1998). A compromise in energy allocation between thermoregulation and growth is especially critical for goslings' survival because of the limited period (45-50 days) available to achieve a developmental state compatible with the initiation of fall migration (Lesage and Gauthier 1997). This ecological context makes Greater Snow Goose goslings an exceptional model for studying the effects of environmental conditions on thermoregulation in growing birds.

Wind and solar radiation can greatly affect heat transfer processes in animal as shown by the large difference between extremes in air temperature and T_{es} determined in goslings with taxidermic mounts (Renaud 1999). However, it remains difficult to quantitatively predict the effect of these meteorological variables in feathered animals because of their complex surfaces. It can be further complicated by changes in posture, orientation, ptiloerection and vasomotor processes. Few studies have simultaneously examined the impacts of wind speed and solar radiation in live birds (Hayes and Gessaman 1980, Wood and Lustick 1989, Bakken and Lee 1992, Maloney and Dawson 1995, Wolf and Walsberg 1996) and even fewer in growing chicks (Beasley 1986, Beasley and Ankney 1988).

Wind, by increasing convective heat loss, is a very important factor in avian energy budget. Metabolic rate increases linearly with wind speed in some species (Goldstein 1983, Bakken *et al.* 1991) whereas a better relationship is obtained from others by adding an exponent to wind

speed, usually 0.5 (Gessaman 1972, Chappell *et al.* 1989). In the case of smooth and rigid bodies of spherical or cylindrical form, the only effect of wind is to reduce the boundary layer. However, in feather (or furred) animals wind can further increase heat loss by penetrating into the animal's coat and enhancing the exchange of entrapped air with ambient air as well as displacing coat elements from their most insulating arrangement.

Solar radiation can substantially reduce thermoregulatory costs when ambient temperature is under the T_{lc} , in adult birds (Lustick 1969, Ohmart and Lasiewski 1971, DeJong 1976, Wood and Lustick 1989) as in chicks (Lustick *et al.* 1979, Beasley and Ankney 1988). Radiative heat load depends on several factors such as behavior, posture and coat color, structure and optics (Lustick 1969, Ohmart and Lasiewski 1971, Lustick *et al.* 1980, Beasley and Ankney 1988).

During daylight, wind and solar radiation often act in synergy, and their impact is not independent (Walsberg 1992). Below T_{lc} , solar heat gain can reduce the negative impact of wind on thermoregulation because solar radiation reduces metabolic rate in the presence of wind (Wood and Lustick 1989, Rogowitz and Gessaman 1990, Wolf and Walsberg 1996). However, depression of metabolic rate with radiation generally decreases on a relative basis with increasing wind speed (Maloney and Dawson 1995, Wolf and Walsberg 1996).

The purpose of this study was to determine the energetic costs and benefits associated with wind, solar radiation and their interactions in growing Greater Snow Goose goslings. To this end, we measured changes in resting metabolic rate and body temperature under various combinations of wind speed and radiation intensity throughout the development of live birds. A secondary objective was to develop biometeorological equations predicting metabolic rate under different combinations of wind speed and solar radiation to evaluate the energetic cost of thermoregulation for Greater Snow Goose goslings under field conditions in the Arctic.

MATERIALS AND METHODS

Study animals

Partly incubated Greater Snow Goose eggs were collected (one egg per nest) in June 1997 and 1998, from the Bylot Island colony in Nunavut Territory, Canada (73°N, 80°W). They were

carried in a portable incubator to Université Laval where they were transferred to a standard incubator kept at 37.5°C under a relative humidity of about 50 %. Twice a day, eggs were sprayed with water and given a half-turn. When pipping occurred, eggs were removed from the incubator and placed on wood shavings kept at 37°C under an infrared lamp. Goslings were exposed to a photoperiod of 22L:2D similar to that observed in the field at the same period. Ambient temperature was kept at $20 \pm 2^\circ\text{C}$.

Except during experiments, water and food were provided *ad libitum*. Goslings were fed a mixture (50:50) of dry alfalfa and poultry feed (Golden Harvest, Ralston Purina Canada Inc.) except for the first week in 1997 where ground Turkey Startena (Ralston Purina Canada Inc.) was used. The mixture of alfalfa and poultry feed was grounded in 1997 but was given in the form of pellets (about 3 mm of diameter and 8 mm length) in 1998.

Body temperature

The body temperature (T_b) was measured using implanted radio transmitters (Holohil Systems Ltd, model BHGT). These small (less than 2 g) cylindrical transmitters were surgically implanted under Halothane anesthesia in the abdominal cavity. In 1997, transmitters were implanted in six goslings aged between 2 and 4 days. When the two older goslings became too large to move freely into the working section of the wind tunnel, their transmitters were implanted in younger goslings (10 and 11-day-old). In 1998, transmitters were implanted in four goslings aged of 3 or 4 days. Although goslings resumed normal behavior within hours after implantation, they were used only after a 24-hr recovery period.

Before implantation the transmitters were calibrated between 35 and 45°C, in increments of 2°C, in a thermostatted bath accurate to the nearest 0.1°C. The pulse rate of the telemetry sensor was linearly related to temperature (SE of estimate between 0.01 and 0.05, $r^2 > 0.9999$ for all transmitters). The UHF signal from the sensor was picked up from an antenna fixed to the wall of the wind tunnel and demodulated through a radio receiver. The output of the receiver was fed to a computer through a custom made interface, and a program filtered the interpulses intervals and converted them into temperatures.

Metabolic rate measurements

Resting metabolic rate (P_m) was measured in eight goslings aged between 3 and 21 days in 1997 and in 12 goslings aged between 2 and 16 days in 1998. Single chicks were placed in a closed-circuit metabolic wind tunnel having an air volume of 100 L (see Dufour, in preparation, for details). Inside the working section of the wind tunnel (25 × 20 cm in cross section and 31 cm in length, in the 15° elevation angle position), goslings were unrestrained and stood on a wire netting platforms over an absorbent paper. The main ventilation of the wind tunnel was insured by drawing room air through the tunnel with a diaphragm pump at a flow rate between 3.1 to 8.4 L min⁻¹ according to the chick's age. A second pump was used to feed air to the analyzers at a rate of 0.25 L min⁻¹. Air was drawn through a chilled-mirror hygrometer (model DEW-10, General Eastern Instruments Corporation) and pushed through a Drierite column to a paramagnetic oxygen analyzer (model F3M3-1AA, Beckman Instruments Inc.) and an infrared carbon dioxide analyzer (model 215 A, Beckman Instruments Inc.). A two-point calibration of gas analyzers using nitrogen and standard gas mixture was performed before and after each trial. The results were corrected for deviations assuming a linear drift. The output of the analyzers was recorded by a computer every 30 sec. The behavior of the chicks was monitored continuously with a video camera under minimum illumination from a red light. The behaviors observed were divided into eight categories: lying (legs completely hidden), sitting (legs partly hidden), standing, pecking, walking, grooming, jumping and attempting to escape. An arbitrary numerical value (from 0.2 to 1.6 in increments of 0.2) was given to each category according to the expected energy cost associated with different behavior as determined by Thibault (1994).

Goslings were weighted at the beginning of each trial using an electronic balance accurate to the nearest 0.1 g. Chicks had at least 20 min before the beginning of each experimental period to acclimate to the wind tunnel. A trial was composed of four to nine different combinations of wind speed and artificial radiation intensity (see below) lasting 30-75 min each. O₂ consumption (ml min⁻¹), CO₂ production (ml min⁻¹), respiratory quotient (RQ) and resting metabolic rate (W) were calculated according to the method of Tucker (1968). Metabolic and body temperature readings were averaged over the 10 consecutive minutes (generally at the

end of data collection period) when the values were the most stable and/or when the chicks were less active.

Ambient conditions

Environmental conditions reproduced in the laboratory were inspired from those generally prevailing during the summer in the Arctic (Renaud 1999). Ambient temperature (T_a) in the wind tunnel was held below T_{lc} , at $10 \pm 2^\circ\text{C}$ for all experiments, by placing it within a larger climatic room. T_a was measured with a shielded thermistor probe to avoid the influence of artificial radiation.

The wind (from 0.05 to 5 m s^{-1}) was produced with a cage blower driven by a variable-speed 300 W DC electrical motor. The uniformity of wind velocity was ensured by a series of adjustable baffles, and turbulence was reduced by placing a honeycomb in front of the working section. Wind speed was measured routinely in the middle of the wind tunnel using a hot-wire anemometer (model 441S, Kurz Instruments Inc.). In experiments with no forced convection, a wind speed of 0.05 m s^{-1} was used to ensure homogeneity of the air inside the wind tunnel.

Artificial radiation (from 0 to 500 W m^{-2}) was provided by a lamp (model Fresnelite 2000, Strand Lighting) with a 1000 W tungsten-quartz-halogen bulb (model BVT, General Electric Lighting). The lamp was placed behind an infrared filter consisting of two 0.5 cm Plexiglas sheets with 1.5 cm of distilled water in between. This filter blocked enough infrared wavelengths to ensure that the proportion of infrared radiation reaching the goslings is close to that of the solar radiation (Fortin *et al.* 2000). Intensity of the filtered radiation was adjusted by varying the spread of the light beam and the distance between the lamp and the wind tunnel. During the experiments, radiation was routinely measured with a pyranometer (model Li-200SA, LI-COR) placed at gosling height in the middle of the test section of the wind tunnel. This instrument was calibrated with a powermeter (model PS-310, Gentec) sensitive to wavelengths from 0.19 to $40 \mu\text{m}$.

Experimental protocols

Experiments were carried out throughout the 24-hr period as goslings are normally active all day long in the Arctic. In order to minimize the length of experimental period and its possible effects on the growth of goslings, three separate protocols (wind only, solar radiation only and combinations of the two) were used. Goslings were subjected to a trial once or twice a day and usually not on consecutive days. The recovery time between trials was at least 4 hr.

In the wind-only experiments, goslings were exposed to five different wind speeds (0.05, 1, 2, 3 and 5 m s⁻¹) in increasing order. In the radiation-only experiments, they were exposed to four different radiation intensities (0, 200, 300 and 500 W m⁻²) in increasing order and in two elevation angles (15 and 90° above the horizontal). The lower angle was used as it is close to the mean solar elevation above the horizon found on Bylot Island in July which is 20 ± 2° as calculated by Fortin (1995). However, due to constraints imposed by the metabolic wind tunnel it was impossible to use this elevation angle for all experiments. To accommodate goslings older than 15 days, the entire tunnel was rotated 90° to increase the height of the test section, thereby moving the transparent side of the test section to the top. In 1997, both angles were tested with goslings younger than 15 days. Only an angle of 90° was used in 1998 because the angle of radiation had no significant effect on goslings metabolic rate.

The combined experiments included three radiation intensities (0, 200 and 500 W m⁻²) at two (0.05 and 5 m s⁻¹) or three wind speeds (0.05, 1 and 5 m s⁻¹). Data from tests without illumination in the combined experiments were included in the analysis on the effects of wind in the dark, and those from tests without forced convection were included in the analysis on the effects of radiation in still air. Similarly, data on the impact of wind in the dark and those of radiation in still air were included in the analysis on the combined effects of wind and radiation.

Thermal conductance

Apparent total conductance (G_t in W °C⁻¹) was calculated as:

$$G_t = P_m / (T_b - T_a) \quad (1)$$

where P_m is the metabolic rate (W), T_b is the body temperature ($^{\circ}\text{C}$) and T_a is the ambient temperature in the wind tunnel ($^{\circ}\text{C}$). We refer to the calculated thermal conductance as apparent since the heat production was estimated from oxygen consumption rather than measured by direct calorimetry.

Apparent total conductance per unit of body surface was obtained by dividing G_t by A_b , where A_b is the external surface area calculated from body mass (m_b) according to the formula of Walsberg (1983):

$$A_b = 0.081 \times m_b^{2/3} \quad (2)$$

Statistical analysis

Dependant variables (T_b , P_m , RQ , G_t and G_t/A_b) were analysed with multiple regressions using the REG procedure of SAS (SAS Institute Inc. version 6.12, 1996). The stepwise selection option (forward procedure) was used to choose the best predictor variables among body mass at the beginning of the experiment (m_b), wind speed (u), radiation intensity (R), elevation angle ($a = 1$ if 15° , $a = 0$ if 90°), mean activity level (A), year ($Y = 1$ if 1997, $Y = 0$ if 1998), as well as second and third level interaction terms. Body mass was preferred to age in all regressions because of its better fit and the high colinearity between these two variables ($r^2 = 0.89$). Furthermore, each individual was coded with a dummy variable to account for repeated measurements in all analyses. To test for the effect of the elevation angle of radiation on goslings metabolic rate, regressions were performed only during the period where both angles were used. To determine if an exponent for u different from 1.0 improved the fit of the models we repeated the regression procedure with $u^{0.5}$, $u^{0.6}$, $u^{0.7}$, $u^{0.8}$, $u^{0.9}$, $u^{1.5}$ and $u^{2.0}$. For metabolic rate predictive models, we presented a model for both years combined excluding terms explaining less than 1 % of the total variance. All statistical tests were accepted as significant at $p < 0.05$. Number of individuals (N), number of observations (n), standard deviation (SD) and standard error (SE) are indicated in the text.

In some figures, goslings were grouped in five mass classes. The 0.10 kg class represented goslings from 0.07 to 0.20 kg, the 0.30 kg class those from 0.20 to 0.40 kg, the 0.50 kg class

those from 0.40 to 0.60 kg, the 0.70 kg class those from 0.60 to 0.80 kg and the 0.90 kg class those from 0.80 to 1.00 kg.

RESULTS

Effect of body mass in the dark and in still air

Mean body temperature for the two years confounded was $40.4 \pm 0.5^\circ\text{C}$ (SD, $N = 12$, $n = 74$) for goslings aged between 5 to 21 days. In both years, T_b had a slight but significant ($\beta = -0.5 \pm 0.2$ (SE) $^\circ\text{C kg}^{-1}$, partial $r^2 = 0.11$, $p < 0.01$) tendency to decrease as body mass increased, taking into account individuals (Annex A). There was, however, a high variability among individuals. When examining each gosling separately, it is interesting to note that, in both years, goslings born with a T_b under the mean value showed a tendency (2/2) toward an increase of T_b with age. Conversely, goslings born with a T_b above the mean value showed a tendency (6/8) toward a decrease in T_b with increasing age.

In 1997, mean metabolic rate ranged from 4.0 ± 1.1 W (SD, $N = 5$, $n = 22$) to 9.9 ± 1.2 W (SD, $N = 3$, $n = 9$) for goslings in the 0.30 and 0.90 kg class, respectively. In 1998 it ranged from 1.8 ± 0.6 W (SD, $N = 8$, $n = 12$) to 9.5 ± 0.5 W (SD, $N = 3$, $n = 3$) for goslings in the 0.10 and 0.70 kg class, respectively. When plotted on a log-log graph, the resting metabolic rate increased linearly with body mass, but the elevation of this relationship significantly differed among years (Figure 1). For goslings of 0.2 and 0.8 kg, metabolic rate was 16 and 30 % greater in 1998 than in 1997, respectively. This difference between years was likely the cause of a delay in the growth which was later compensated (Figure 2). It means for a similar body mass, goslings in 1998 were older than those in 1997 for most part of our experiments. There was no evidence of a biphasic pattern in metabolic rate as found in many precocial species (see Weathers and Siegel 1995).

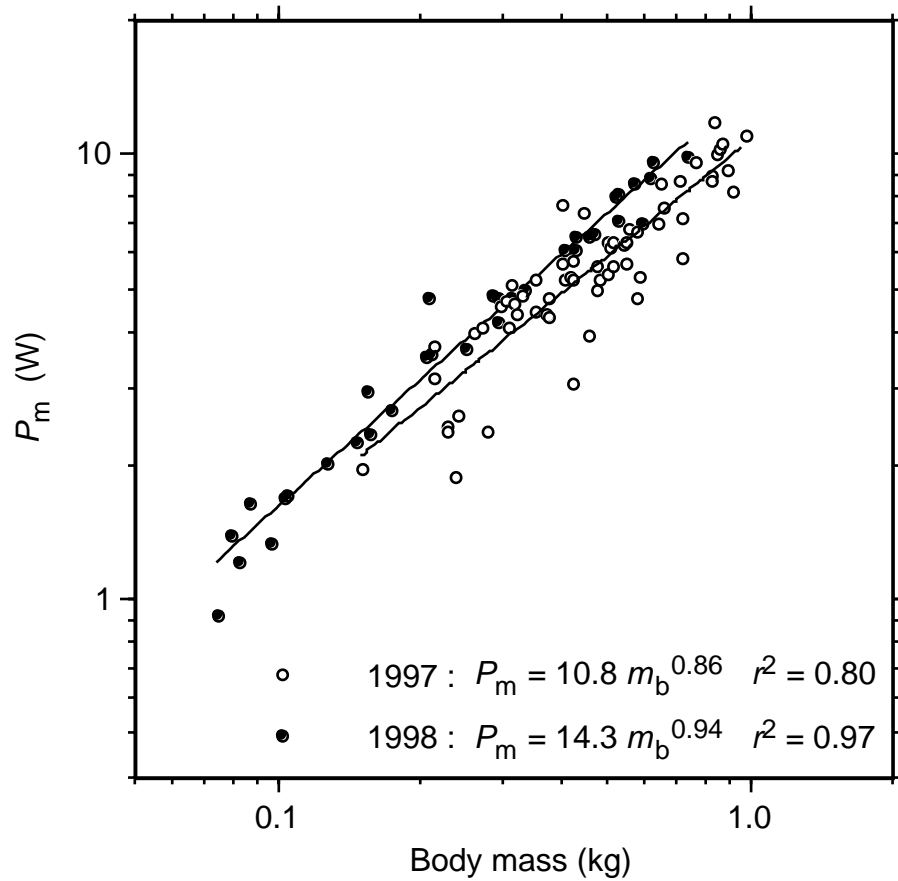


FIGURE 1. Relationship between body mass and resting metabolic rate (P_m) in Greater Snow Goose goslings at 10°C, in still air and in the dark (1997: $N = 8$, $n = 62$; 1998: $N = 11$, $n = 34$).
 1997 : $P_m = 0.86 \pm 0.11 m_b + 1.03 \pm 0.04$ (SE), $r^2 = 0.80$; 1998 : $P_m = 0.94 \pm 0.06 m_b + 1.16 \pm 0.04$ (SE), $r^2 = 0.97$.

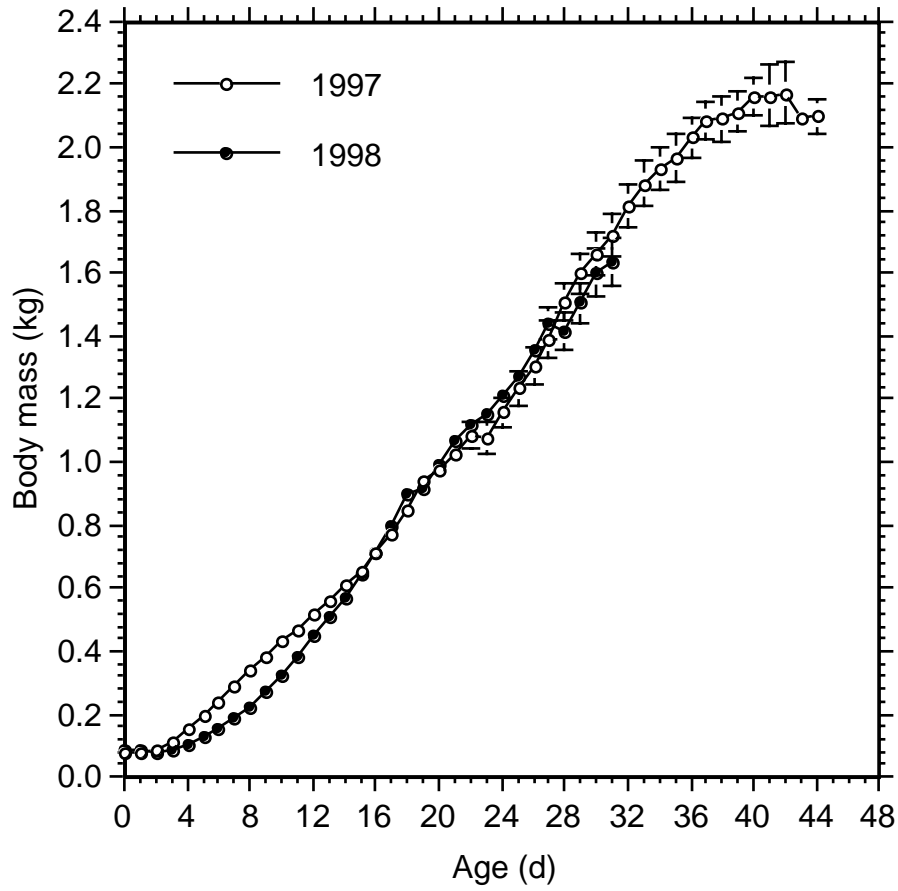


FIGURE 2. Relationship between age and body mass in Greater Snow Goose goslings. Each point corresponds to mean \pm SE (1997: $N = 2-12$; 1998: $N = 3-16$).

The RQ was highly variable (ranging from 0.42 to 1.00) with a mean value of 0.67 ± 0.09 (SD, $N = 9, n = 177$). Body mass accounted for about 6 % of the variability ($\beta = 0.11 \pm 0.03$ (SE) kg^{-1} , $p < 0.01$), the smallest goslings having a lower RQ than the larger ones. Apparent total conductance increased significantly with body mass ($\beta = 0.42 \pm 0.03$ (SE) $\text{W } ^\circ\text{C}^{-1} \text{kg}^{-1}$, partial $r^2 = 0.84$, $p < 0.001$) but this increase was higher in 1998 than in 1997 because of the higher elevation of the relationship between m_b and P_m in 1998. For a gosling in the 0.10 kg class, the mean conductance was $0.08 \pm 0.01 \text{ W } ^\circ\text{C}^{-1}$ (SD) compared to $0.33 \pm 0.04 \text{ W } ^\circ\text{C}^{-1}$ for a gosling in the 0.90 kg class. When expressed per unit of body surface area, conductance still increased significantly with body mass ($\beta = 1.2 \pm 0.3$ (SE) $\text{W } ^\circ\text{C}^{-1} \text{m}^{-2} \text{kg}^{-1}$, $r^2 = 0.14$, $p < 0.01$) with values ranging from $3.6 \pm 0.5 \text{ W } ^\circ\text{C}^{-1} \text{m}^{-2}$ (0.10 kg) to $4.5 \pm 0.5 \text{ W } ^\circ\text{C}^{-1} \text{m}^{-2}$ (0.90 kg).

Effect of wind in the dark

During the wind-only experiments, goslings were generally quiet lying with their legs completely hidden. They sometimes put the beak under the wing particularly when wind speed was set at 5 m s^{-1} . Their orientation with respect to wind changed often and seemed arbitrary. T_b decreased slightly but significantly ($\beta = -0.08 \pm 0.01$ (SE) $^\circ\text{C m s}^{-1}$, partial $r^2 = 0.09$, $p < 0.001$) with wind speed taking into account individuals (Annex B). For example, for a gosling in the 0.10 kg class, mean T_b ($40.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$, SD, $N = 3, n = 3$) was reduced by 0.7°C by a 5 m s^{-1} wind while that of a gosling in the 0.90 kg class ($40.2 \pm 0.4^\circ\text{C}$, SD, $N = 5, n = 8$) was reduced by 0.3°C .

Metabolic rate increased with wind speed (Figure 3). It increased by a mean of 36 % (range: 20-65 %) and 22 % (range: 15-30 %), in 1997 and 1998 respectively, as wind speed increased from 0 to 5 m s^{-1} . However, wind speed had little effect below 3 m s^{-1} . A predictive model relating metabolic rate to wind speed was developed (Table 1). Three variables explained 92 % of the total variation in metabolic rate, and not surprisingly, mass explained most of the variability. Two interactions were important, one between wind and body mass, suggesting a higher increase in P_m due to wind in larger goslings, and one between year and body mass, reflecting the higher mass-specific metabolic rate in 1998 compared to 1997.

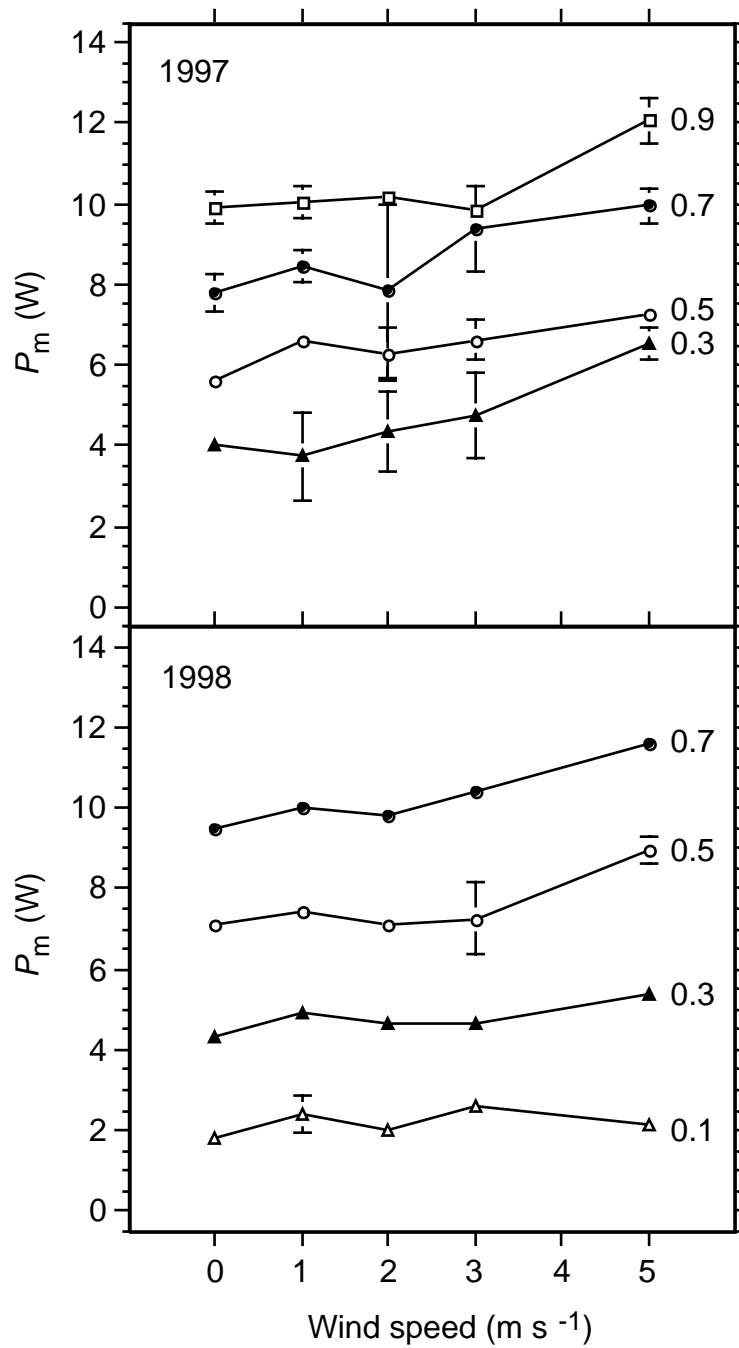


FIGURE 3. The effect of wind speed on metabolic rate (P_m) of Greater Snow Goose goslings at 10°C in five classes of body mass (kg). Each point corresponds to mean \pm SE (1997: $N = 1-8$, $n = 1-22$; 1998: $N = 1-8$, $n = 1-12$).

TABLE 1. ANOVA table on the effects of wind speed (u), body mass (m_b), year (Y), activity level (A) and their interactions, on metabolic rate of growing Greater Snow Goose goslings ($N = 19$, $n = 222$, $r^2 = 0.92$). Only significant variables and interactions are shown except for variables associated with individuals (for which partial $r^2 = 0.002$).

Independent variables	β	SE	p	Partial r^2
Intercept	0.749	0.131	0.0001	–
m_b	13.189	0.434	0.0001	0.822
$u * m_b$	0.696	0.109	0.0001	0.053
$Y * m_b$	-3.068	0.369	0.0001	0.040
$u * Y * m_b$	-0.739	0.185	0.0001	0.003
$u * Y * A$	0.596	0.249	0.0178	0.003
$u * Y$	0.260	0.100	0.0100	0.002

Using any other exponent value (between 0.5 and 2.0) for u than 1.0 did not improve the regression. For example, using an exponent of 1.5 increased the r^2 of the simplest predictive model by only 0.03 % and exponents of 0.5 and 2.0 decreased the r^2 by 0.5 and 0.01 %, respectively. For the sake of simplicity, we then chose 1.0 as the wind speed exponent although choosing a value of 1.5 or 2.0 would have also been adequate.

The simplest predictive model relating metabolic rate to wind speed for both years confounded can be described by the following equation ($N = 19$, $n = 222$, $r^2 = 0.87$):

$$P_m = 9.66 m_b + 0.64 u * m_b + 1.39 \quad (3)$$

This equation seemed adequate to predict the effect of wind speed on metabolic rate as observed by the fit between predicted and observed values (Annex C). It indicates that wind increased metabolic rate by about 3 and 6 % per unit of wind speed (m s^{-1}) for a gosling weighting 0.1 and 1.0 kg, respectively.

Effect of artificial radiation in still air

Goslings were more active when the light was present than in the dark. As in the case of wind-only experiments, goslings orientation toward radiation changed often and seemed arbitrary. Artificial radiation up to 500 W m^{-2} had no significant effect on T_b . Metabolic rate decreased modestly with increasing solar irradiance (Figure 4). It decreased by a mean of 15 % (range: 10-20 %) as radiation increased from 0 to 500 W m^{-2} . Radiation had little effect below 300 W m^{-2} . Four variables explained more than 84 % of the total variation in metabolic rate (Table 2). As for the wind speed model, mass explained most of the variability, followed by the three interaction terms year-mass, radiation-mass and year-activity. Radiation seemed to cause a higher decrease in P_m in larger goslings as indicated by the radiation-mass interaction.

The simplest predictive model for both years confounded is described by the following equation ($N = 19$, $n = 250$, $r^2 = 0.80$):

$$P_m = 10.5 m_b - 3.00\text{E-}3 R * m_b + 1.10 \quad (4)$$

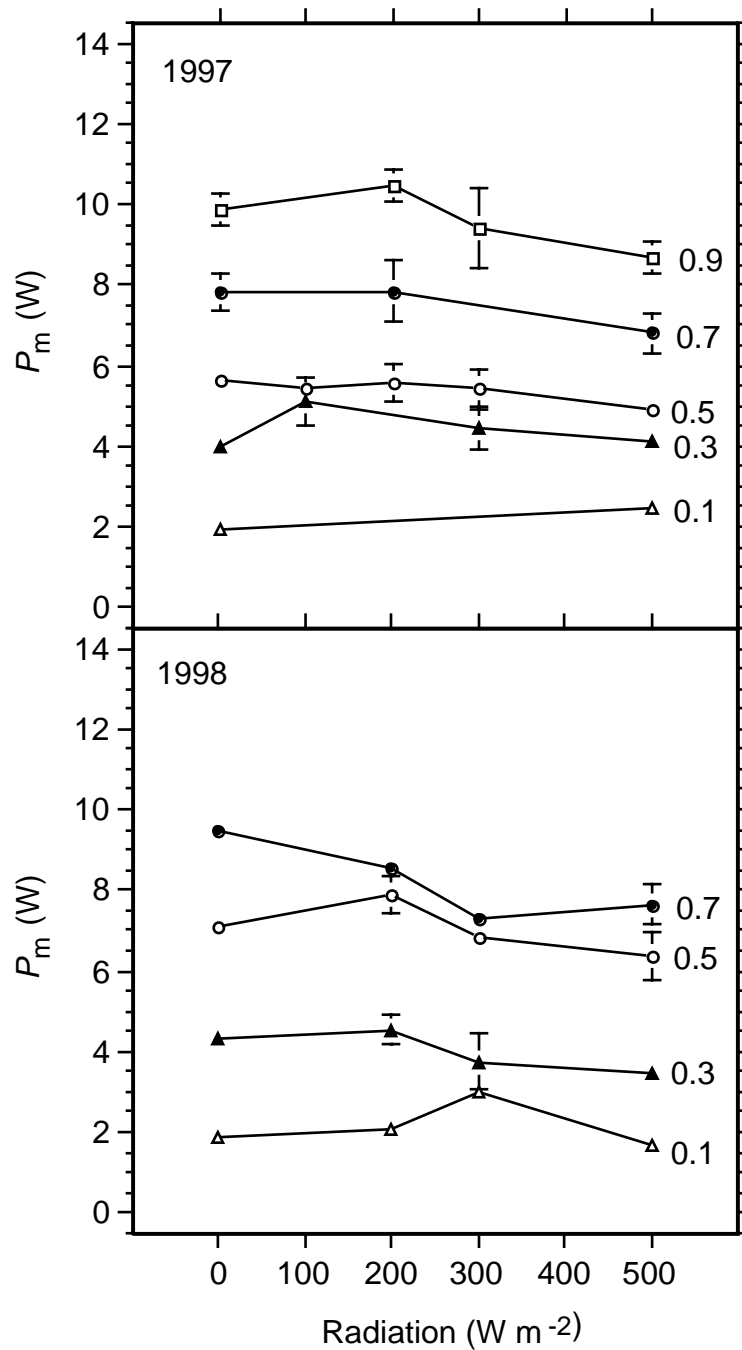


FIGURE 4. The effect of artificial radiation on metabolic rate (P_m) of Greater Snow Goose goslings at 10°C in five classes of body mass (kg). Each point corresponds to mean \pm SE (1997: $N = 1-8$, $n = 1-22$; 1998: $N = 1-8$, $n = 1-12$).

TABLE 2. ANOVA table on the effects of solar radiation (R), body mass (m_b), year (Y), activity level (A) and their interactions, on metabolic rate of growing Greater Snow Goose goslings ($N = 19$, $n = 250$, $r^2 = 0.85$). Only significant variables and interactions are shown except for variables associated with individuals (for which partial $r^2 = 0.015$).

Independent variables	β	SE	p	Partial r^2
Intercept	0.657	0.150	0.0001	–
m_b	13.341	0.477	0.0001	0.781
$Y * m_b$	-3.843	0.405	0.0001	0.031
$R * m_b$	-3.254E-3	6.204E-4	0.0001	0.019
$Y * A$	1.309	0.241	0.0001	0.015

It provided a reasonable fit between predicted and observed values over the range of radiation intensity used (Annex D). This model predicts a decrease of about 1 and 3 % per 100 W m^{-2} for a gosling of 0.1 and 1.0 kg, respectively.

Combined effects of wind and radiation

Exposure to a radiation intensity of 200 W m^{-2} did not compensate for the negative effect of wind on metabolic rate, except in the 0.70 kg mass class in 1998 where, in the presence of wind, it reduced metabolic rate by about 15 % compare to the situation with no radiation (Figures 5 and 6). These results are consistent with those found for radiation in still air. In contrast, exposure to a radiation intensity of 500 W m^{-2} reduced metabolic rate at all wind speeds compared to the situation with no radiation (Figures 5 and 6). This reduction ranged from 5 to 15 % in 1997 and from 10 to 20 % in 1998. This metabolic reduction was generally constant across wind speeds as shown by the parallel lines describing metabolic rates in absence and in presence of a 500 W m^{-2} radiation.

Exposure to a radiation intensity of 500 W m^{-2} was sufficient to reduce the impact of cold and wind on P_m . As it can be seen on figures 5 and 6, metabolic rate at 500 W m^{-2} and zero wind speed fell on the line predicting the thermoneutrality P_m , as determined after a correction for the effect of using a T_a (10°C) below T_{lc} (15°C). This correction has been made according to Ratté (1998) who found that exposure to an air temperature of 10°C induced a 10-20 % (according to goslings' mass) increase in metabolic rate compared to an exposure to 15°C . It means that a 500 W m^{-2} radiation can nullify the effect of a 5°C decrease in T_a below thermoneutrality. However, in most case a radiation intensity of 500 W m^{-2} could not nullify the effect of a wind of 5 m s^{-1} at 10°C , which can be seen by comparing the P_m values in still air in the dark to those at 500 W m^{-2} and 5 m s^{-1} .

Five variables explained more than 90 % of the total variation in metabolic rate (Table 3). Again, mass explained most of the variability followed by the four interaction terms wind-mass, year-mass, year-activity and radiation-mass. No significant interaction was found between wind and radiation which confirmed that the reduction in metabolic rate caused by radiation was little dependent of wind speed.

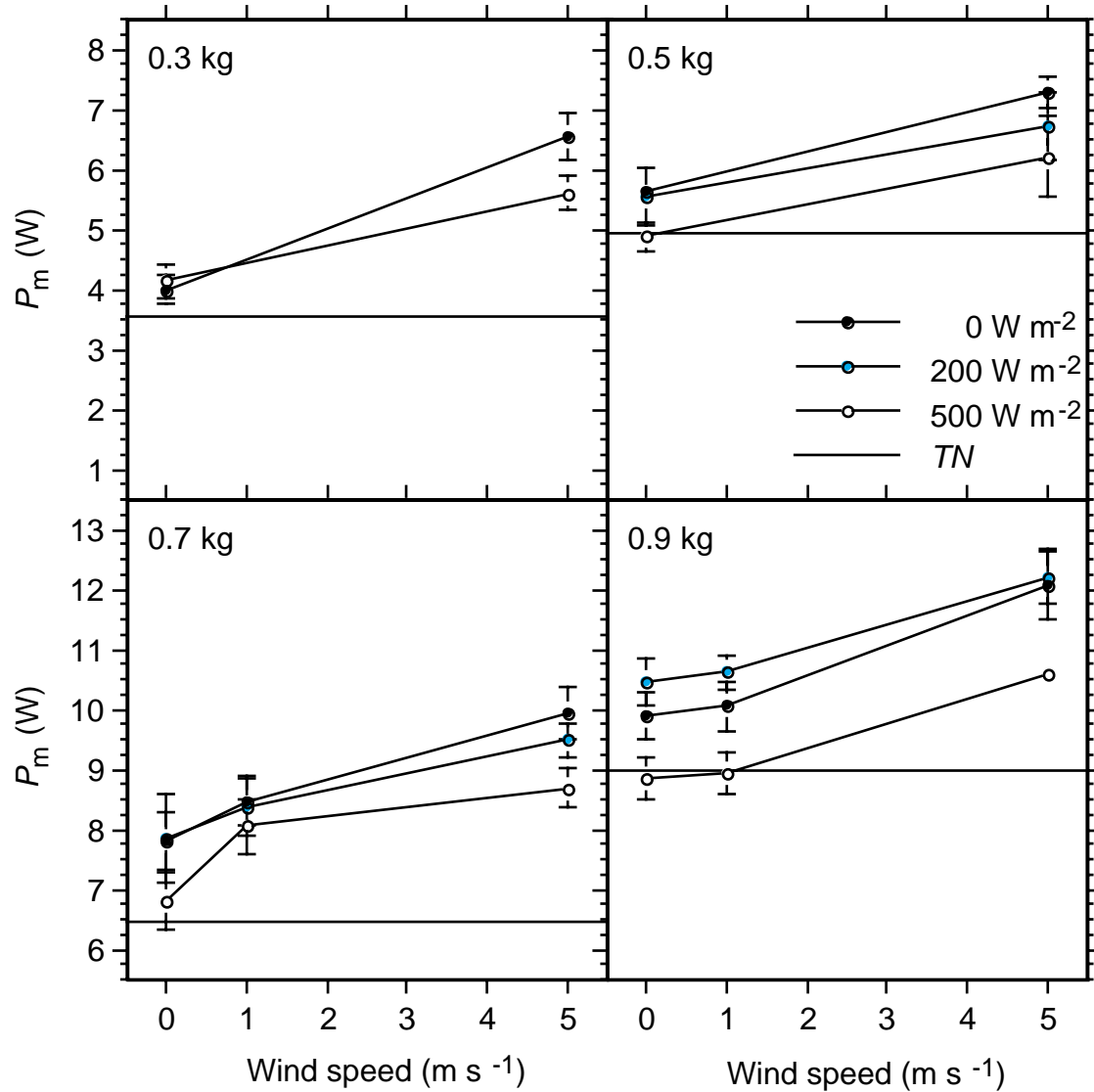


FIGURE 5. The effect of wind on metabolic rate (P_m) of Greater Snow Goose goslings at 10°C for three radiation intensities, in 1997. Results are divided into four classes of body mass (kg). Each point corresponds to mean \pm SE ($N = 1-8$, $n = 1-22$). The horizontal lines correspond to the thermoneutral P_m predicted after a correction (factor between 0.8 and 0.9) for the effect of using a T_a below T_{lc} (15°C) based on the results of Ratté (1998).

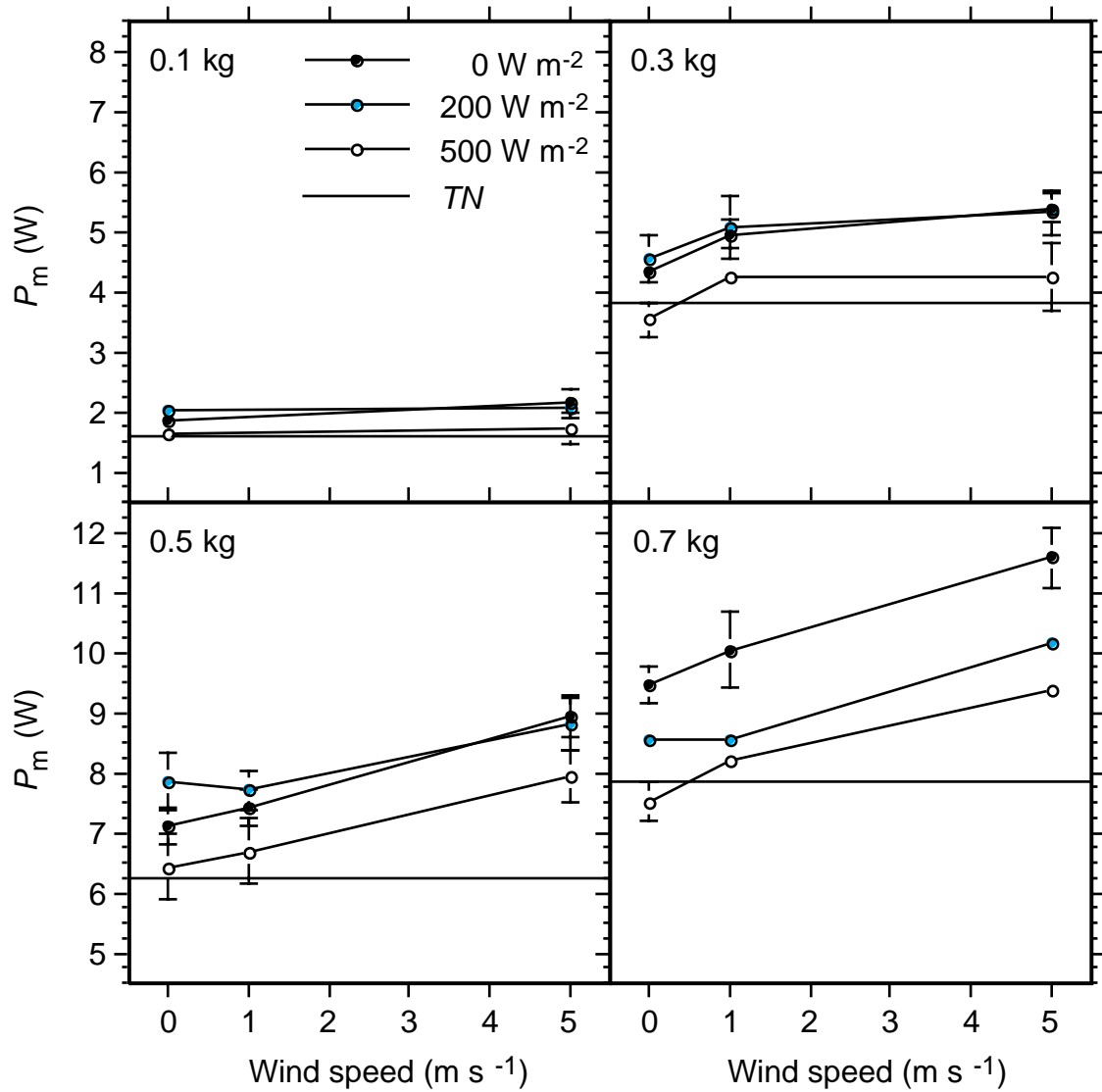


FIGURE 6. The effect of wind on metabolic rate (P_m) of Greater Snow Goose goslings at 10°C for three radiation intensities, in 1998. Results are divided into four classes of body mass (kg). Each point corresponds to mean \pm SE ($N = 1-8$, $n = 1-12$). The horizontal lines correspond to the thermoneutral P_m predicted after a correction (factor between 0.8 and 0.9) for the effect of using a T_a below T_{lc} (15°C) based on the results of Ratté (1998).

TABLE 3. ANOVA table on the effects of wind speed (u), solar radiation (R), body mass (m_b), Year (Y), activity level (A) and their interactions, on metabolic rate of growing Greater Snow Goose goslings ($N = 19$, $n = 489$, $r^2 = 0.91$). Only significant variables and interactions are shown except for variables associated with individuals (for which partial $r^2 = 0.007$).

Independent variables	β	SE	p	Partial r^2
Intercept	0.462	0.117	0.0001	–
m_b	12.551	0.431	0.0001	0.789
$u * m_b$	0.691	0.078	0.0001	0.049
$Y * m_b$	-2.853	0.417	0.0001	0.035
$Y * A$	1.219	0.350	0.0005	0.015
$R * m_b$	-4.558E-3	6.504E-4	0.0001	0.011
$u * Y * m_b$	-0.467	0.129	0.0003	0.002
$Y * m_b * A$	-2.580	0.792	0.0012	0.002
$u * Y$	0.248	0.063	0.0001	0.001
$m_b * A$	2.566	0.582	0.0001	0.001
$R * Y$	9.485E-4	4.298E-4	0.0278	0.001

The simplest predictive model for both years taken together can be described by the following equation ($N = 19$, $n = 489$, $r^2 = 0.85$):

$$P_m = 10.1 m_b + 0.554 u^*m_b - 3.02E-3 R^*m_b + 1.38 \quad (5)$$

The fit between predicted and observed values was not as good with this model as with the wind-only and radiation-only models (Annex E). According to this model, the compensation offered by a radiation of 500 W m^{-2} for the increase in metabolic rate caused by a wind speed of 5 m s^{-1} was not complete. The overall effect of a wind speed of 5 m s^{-1} and a radiation intensity of 500 W m^{-2} on metabolic rate is an increase of about 5 and 12 % compared with no wind and no radiation for a gosling of 0.1 and 1.0 kg, respectively.

DISCUSSION

Effect of body mass in the dark and in still air

Our results show that Greater Snow Goose goslings are competent thermoregulator at a young age. The mean body temperature found in our study was very similar the value of $40.6 \pm 0.5^\circ\text{C}$ found by Fortin (1995) in Greater Snow Goose goslings raised in the field between the age of 4 and 31 days and to the values of Ratté (1998) for the same species raised in captivity. However, contrary to the previous authors and to the general pattern found in growing chicks (see Modrey and Nichelmann 1992), we noticed a slight tendency in T_b to decrease (by less than 0.5°C) as goslings body mass increased. The physiological significance of this decrease is unknown.

Mean resting metabolic rate values recorded in this study (from 1.7 to 9.9 W for goslings weighting between 0.07 and 1.00 kg) fall in the range of those previously reported for Greater Snow Goose goslings (Ratté 1998). The ratio of observed values in this study to Ratté's values at 10°C (estimated from original data) averaged 0.98 (range: 0.75 to 1.21). In both years, this ratio increased with mass class which means our values are inferior to Ratté's values in small goslings and superior in larger goslings. Values of 1997 deviate slightly less from Ratté's than those of 1998.

The values of the exponent found in our equations relating P_m to body mass in the dark and in still air (0.86 in 1997 and 0.94 in 1998) are relatively high compared to the value of 0.72 found in adult nonpasserine birds (Lasiewski and Dawson 1967), but agree better with those found in young birds. In hatchlings, metabolic rate is proportional to $m_b^{0.86}$ (Klassen and Drent 1991) whereas in growing chicks it is proportional to $m_b^{0.85}$ (Weathers and Siegel 1995). There is a high interspecific variability in the value of this exponent in growing chicks (Weathers and Siegel 1995). This seems to be also the case between years in Greater Snow Goose goslings judging by the differences found between the two years of this study and by the comparatively lower value (0.61) found by Ratté (1998).

The increase in P_m with body mass differed between the two years of the study. One explanation for this difference could be the different growth rates experienced by goslings in the two years, those of 1998 having a higher growth rate and therefore a higher metabolic rate. This difference in growth rate could be related to mechanical and energetic differences in the food. In 1998, the youngest goslings started to feed on pelleted food which had a higher fiber content. The pellets are ostensibly more difficult to swallow and more difficult to digest. This may explain the delay observed in the 1998 growth curve (Figure 2). What could explain the following "compensation" is unknown. Whether goslings of 1998 have compensated the delay by a period of higher growth rate or goslings of 1997 experienced a decrease in growth rate when they switched from Startena to pelleted food. Some studies have found a positive relation between metabolic rate and growth rate both interspecifically (Drent and Klaassen 1989, Klaassen and Drent 1991) and intraspecifically (Keller and Piekarczywska 1976, Klaassen and Bech 1992, Dietz and Drent 1997). However, little is known about this complex relationship. An other hypothesis to explain the higher P_m and the post-delay growth rate in 1998 could be a higher tissue maturity as goslings were older in 1998 than in 1997 at the same body mass. Recent studies on avian growth have shown that metabolic rate increases with functional maturity of skeletal muscles (Choi *et al.* 1993, Shea *et al.* 1995). This hypothesis then predicts that if we correct for the effect of body mass (if we express the metabolic rate per unit of body mass), metabolic rate should be equal in both years for goslings having the same age. However, this prediction was not upheld by the data.

We found that goslings RQ was highly variable with a tendency to increase with body mass. This is in accordance with the findings of Beasley (1986) who noticed that RQ values varied greatly (from 0.7 to 1.0) in Lesser Snow Goose goslings and age accounted for most of this variability, with older goslings having a higher RQ than younger ones. Moreover we found some values surprisingly low compared with the minimum value of 0.71 generally expected for aerobic animals. Walsberg and Wolf (1995b) pointed out that RQ may differ substantially from those typically assumed in studies of energy metabolism and often include values below those explainable by current knowledge. These authors suggested incomplete oxidation of fat and non-pulmonary loss of CO_2 as possible explanations for the low RQ values they observed. It is also important to keep in mind, in the particular case of growing chicks, the net energy balance is one of synthesis and not one of degradation as it is occurring in adults. This may produce values deviating from the so-called "normal" values. For example, Misson (1977) found low RQ values, often below 0.71, in newly hatched domestic chicks. The influence of RQ values below 0.71 on the thermal equivalent of consumed oxygen is unknown. However, the resulting errors on the determination of energy expenditure are expected to be small (Walsberg and Wolf 1995b).

Effect of wind in the dark

Goslings seemed quite resistant to wind as no large increase in metabolic rate was found below 3 m s^{-1} and T_b changed little with u . Goldstein (1983) developed equations describing the combined effect of T_a and u on metabolic rate from values reported in the literature for eight species of birds (including passeriforms, galliforms, strigiforms, and falconiforms) ranging in body mass from 13 to 3,855 g. The metabolic response of goslings to wind speed can be compared to that of other birds using his equations (2) and (3). His first equation gives the metabolic rate (P_m , in W) predicted for a given combination of u (m s^{-1}) and T_a :

$$P_m = P_{sm} + b \times u^{0.5} \quad (6)$$

where P_{sm} is standard metabolic rate (W) at that T_a in absence of forced convection. The second equation gives the slope (b) of the relationship between metabolic rate and wind speed:

$$b = 0.0092 m_b^{0.66} \times (T_{lc} - T_a)^{0.32} \quad (7)$$

where m_b is body mass (g), T_{lc} is the lower critical temperature ($^{\circ}\text{C}$) and T_a is ambient temperature ($^{\circ}\text{C}$). Goslings conformed relatively well to Goldstein's model, with observed values being between -20 to +19 % of predicted values calculated from equation 6 (Annex F). However, because observed values are on average 8 % lower than predicted, Greater Snow Goose goslings appeared to be slightly less affected by wind speed than expected from studies on other adult bird species. This is consistent with Fortin *et al.* (2000) who showed with taxidermic mounts that the insulative properties of the coat of growing goslings were as effective against convective heat losses as those of the fully developed adult plumage of several species. Although this suggests that Greater Snow Goose is a species particularly well resistant to wind, confirmation of this hypothesis would require studies on the effect of wind on adult geese.

We found that an exponent for u different that 1.0 (between 0.5 and 2.0) did not improve the fit of the relationship between u and P_m , a result similar to Fortin *et al.* (2000) for Greater Snow goose goslings and Bakken *et al.* (1996) for mallard ducklings (*Anas platyrhynchos*). This suggests that wind did not act solely at the goslings' surface but that there was also a down penetration effect.

Effect of artificial radiation in still air

Solar radiation had a small effect on goslings' metabolic rate by comparison with adults of other species (Table 4). This contrasts with the results of Fortin *et al.* (2000) who showed that taxidermic mounts of Greater Snow Goose goslings had a radiative heat gain similar or better than that of adults in several avian species. This suggests that the potential for a reduction in energy expenditure by solar radiation is not fully used by goslings.

One hypothesis is solar radiation is not primarily used to reduce the minimal overall cost of thermoregulation in growing goslings as it could be expected in adults, but rather to allow a peripheral vasodilation at a low cost in order to favor growth. The constraints imposed by a very short growing period and a seasonal decline in food quality in the Arctic (Manseau and Gauthier 1993) force goslings to have a high growth rate in order to reach an adequate condition for the fall migration. The growth rate of Greater Snow Goose goslings is indeed

TABLE 4. The effect of simulated solar radiation (R) on metabolic rate reduction (%) in adult birds of different species (inspired from De Jong 1976).

Species	T_a (°C)	R (W m ⁻²)	Reduction (%)	Source
<i>Auriparus flaviceps</i>	15	500	31 ^a	Wolf & Walsberg 1996
<i>Aquila chrysaetos</i>	-15 to 34	558	16	Hayes & Gessaman 1980
<i>Buteo jamaicensis</i>	-15 to 34	558	16	Hayes & Gessaman 1980
<i>Carduelis tristis</i> summer ♂	10	697	15	Lustick <i>et al.</i> 1982
summer ♀	10	697	27	Lustick <i>et al.</i> 1982
winter ♂♀	10	697	30	Lustick <i>et al.</i> 1982
<i>Calamospiza melanocorys</i>	10	391	20	Wunder 1979
<i>Falco sparverius</i>	-15 to 34	558	27 ^a	Hayes & Gessaman 1980
<i>Geococcyx californianus</i>	9 to 22	558	41	Ohmart & Lasiewski 1971
<i>Molothrus ater obscurus</i>	10	628	26	Lustick 1969
<i>Poephila castanotis</i> albinos	10	858	6	Hamilton & Heppner 1967
black	10	858	23	Hamilton & Heppner 1967
albinos	10	628	5	Lustick 1969
gray	10	628	26	Lustick 1969
<i>Zonotrichia leucophrys gambelii</i>	10	698	36	De Jong 1976
<i>Chen caerulescens atlantica</i> ^b	10	500	15	This study

^a Estimated from original data.

^b Goslings

among the highest of all precocial birds (Lesage and Gauthier 1997). To sustain this high growth rate an adequate cutaneous perfusion is necessary to maintain the skin at a sufficiently high temperature to support high rates of metabolic and mitotic activities, and to supply all the nutrients essential for the synthesis of new tissues through the blood.

If goslings give priority to growth over energy conservation, this could explain why we did not find a decrease in P_m at low radiation intensities. When intensity increased and the needs of peripheral circulation were fulfilled, heat gain may have become large enough to allow a decrease in P_m , as seen when radiation reached 500 W m^{-2} . This interpretation is consistent with the results of Ratté (1998) who found that the rate of energy expenditure of goslings below thermal neutrality was substantially higher than the one required if a minimum thermal conductance was systematically maintained. She attributed this supplementary expenditure to a "growth vasodilation" required to support a high metabolic rate in the body shell.

Combined effects of wind and radiation

Our results suggest that goslings can take advantage of solar radiation to reduce the thermoregulatory costs at low temperatures and high wind speeds while maximizing growth provided that radiation intensity is above 200 W m^{-2} . Because the High Arctic is characterized by a 24-hr photoperiod during most of the brood-rearing period and because the average daily solar radiation at Bylot Island is about 200 W m^{-2} with maximum hourly mean of 600 W m^{-2} , it seems that this possibility actually exists in the field. On the other hand, as wind speed had a large effect on metabolic rate, a windy season is expected to have a negative impact on goslings' energy budget.

The absence of a significant interaction between wind and radiation means that increasing wind speed had a small impact on the depression of metabolic rate induced by solar radiation (Figures 5 and 6), as generally expected. Similar results were found by Hayes and Gessaman (1980) in three species of avian raptors and by Walsberg *et al.* (1997b) in the rock squirrel (*Spermophilus variegatus*). In Greater Snow Goose goslings, the previous results obtained with taxidermic mounts were somewhat confusing. Fortin *et al.* (2000) and Renaud (1999) found that solar heat gain was significantly reduced by increasing wind speed in laboratory experiments, whereas Renaud (1999) found that this interaction was not significant in field

experiments with the same taxidermic mounts. It appears that the interaction between wind and radiation is not very important given that, in both studies, it explained a very small proportion of the variability in T_{es} and only under controlled laboratory conditions. Moreover, it seems clear that synergistic effects of wind and radiation are dependant on biological control of skin and coat properties.

Goslings undergo important changes during growth. The most conspicuous involve body size and shape as well as coat color and structure. It is difficult to predict how the response of goslings to their thermal environment will change during growth. Because surface area to volume ratio diminishes with growth, it was expected that convective heat loss and radiative heat gain would be reduced on a relative basis as goslings get older, all other things being equal. However, as showed by the positive interaction terms wind-mass and radiation-mass, wind and radiation caused greater relative changes in the metabolic rate of older goslings compared to younger ones. In the case of wind, this is consistent with Renaud (1999) who found a trend for an increased sensitivity of taxidermic mounts of goslings to wind speed with age. In the case of radiation however, the effect was inverse. Also in contrast to our results, Fortin *et al.* (2000) found that the variation in T_{es} caused by wind and radiation was higher in younger goslings than in older ones. An increased sensitivity to wind and radiation with goslings age could be explained by a decrease in insulation which is consistent with our finding that total thermal conductance per unit area increased with body mass. At hatch, goslings are covered by a thick down which provides a good protection from wind and radiation penetration to the skin. However, as goslings grow, density of down appears to decrease until the beginning of feather emergence (around 20 days) potentially enhancing convective heat loss and radiant heat load to the skin.

Predictive models

We derived from our data three predictive models allowing the estimation of metabolic rate of young goslings (less than 20 days) submitted to a given set of wind speed and solar radiation. Those models are very simple because they contain few terms and are relatively precise because they explain a large fraction of the observed variation in P_m . As a result, these predictive models could easily be used to determine how variations in meteorological

conditions influence the energetic costs of goslings in the field. However, greater simplicity also means less reliability, and some discrepancy between observed and predicted data are observed.

CONCLUSION

Our most important finding is that Greater Snow Goose goslings do not react to wind speed and solar radiation as inanimate objects nor as adult birds. Instead of having energy conservation as an absolute goal, goslings are seemingly reacting to their thermal environment to maximize growth even if this means increased energy expenditure. This finding is not surprising considering that goslings growth period is very short and that consequences of not maximizing tissue growth rate and maturity is far more important than minimizing heat loss and metabolic rate.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'hypothèse dite de l'allocation de l'énergie, prédisant un taux de croissance faible pour les oisillons ayant des coûts de thermorégulation élevés, est particulièrement intéressante à étudier chez les espèces confrontées à une période de croissance restreinte en milieu froid. La Grande Oie des neiges est une espèce toute désignée pour ce sujet puisqu'il s'agit de l'espèce d'oie ayant l'aire de nidification la plus septentrionale et la saison de reproduction la plus courte de toute l'Amérique du nord.

L'objectif principal de cette étude était de déterminer en laboratoire l'impact du vent et du rayonnement solaire au niveau de la température corporelle et de la dépense énergétique chez des oisons en croissance. Nous voulions ainsi quantifier les coûts et les bénéfices énergétiques associés à l'environnement thermique naturel des oisons. Nous avons donc soumis des oisons à différentes intensités de vent et de rayonnement, représentatives de celles rencontrées à l'île Bylot.

Tout d'abord, nos expériences s'étant déroulées pendant deux étés avec deux "couvées" différentes, nous avons pu nous rendre compte que la relation entre le métabolisme et la masse corporelle lors de la croissance pouvait différer d'une année à l'autre. Nous avons attribué cette différence à deux facteurs non exclusifs, soit un taux de croissance et un niveau de maturité tissulaire différents. Cependant, comme il persiste des lacunes importantes dans notre compréhension de la relation entre le métabolisme et la croissance, il serait nécessaire de pousser plus loin les recherches dans ce domaine. Il serait intéressant, entre autre, de moduler en laboratoire le taux de croissance à l'aide de rations alimentaires appropriées pour ensuite en mesurer l'impact sur le métabolisme des oisons. Il pourrait également être fort intéressant d'analyser le phénomène de la croissance d'un point de vue biochimique. Nous pourrions, par exemple, mesurer l'évolution de l'activité de certaines enzymes impliquées dans le métabolisme aérobie et anaérobie ainsi que l'évolution de la concentration en protéines contractiles pour ensuite mettre en relation ces changements avec la puissance métabolique des oisons.

Nos expériences nous ont également permis de déterminer que les oisons de la Grande Oie des neiges étaient plutôt résistants au vent. La qualité isolante de leur duvet ainsi que leur grande puissance métabolique permettent en effet à ces jeunes nidifuges de demeurer homéothermes pour une gamme de vitesses de vent représentative de celle que l'on retrouve dans leur milieu

naturel. Malgré l'immaturation tissulaire que l'on associe habituellement aux très jeunes oiseaux, les oisons sont capables de performances égales sinon supérieures à celles d'oiseaux adultes. Le métabolisme des oisons semble, en effet, légèrement moins affecté par le vent que ce que l'on prédit pour des adultes d'espèces comparables.

De plus, cette étude nous a permis de faire une autre découverte intéressante. Contrairement à ce qui a été démontré chez des adultes d'autres espèces, les oisons ne semblent pas utiliser le rayonnement solaire afin de réduire proportionnellement leurs coûts de thermorégulation. En effet, il semble que la contrainte imposée par une période de croissance restreinte oblige les oisons à profiter de toutes les occasions possibles pour maximiser la croissance plutôt que l'économie d'énergie. Ainsi, le rayonnement solaire serait utilisé en premier lieu afin de permettre une vasodilatation périphérique, destinée à favoriser la croissance, sans augmenter les coûts de thermorégulation. Une perfusion adéquate de la peau est nécessaire à la croissance puisque le sang apporte les nutriments essentiels à la synthèse des nouveaux tissus, tout en permettant de maintenir la peau à une température suffisamment élevée pour y favoriser une division cellulaire rapide et l'intense activité métabolique que cela implique. Cependant, une augmentation de la vasodilatation est aussi synonyme de perte de chaleur accrue en milieu froid puisque le gradient thermique entre l'oiseau et l'environnement se trouve alors augmenté. Mais lorsqu'il y a présence de rayonnement solaire, les photons captés par le plumage augmentent légèrement la température superficielle des oisons qui peuvent profiter de cette diminution concomitante du gradient thermique entre la peau et la surface pour augmenter la perfusion sanguine au niveau cutané sans trop augmenter les pertes de chaleur. Cette interprétation, quoique très intéressante, demeure une hypothèse puisque ni la température superficielle ni la température cutanée n'ont été mesurées chez les oisons lors de nos expériences. Ces mesures seraient nécessaires à une meilleure compréhension des effets du rayonnement solaire et, de façon plus générale, des compromis réalisés par les oisons pour maximiser leur croissance en milieu froid.

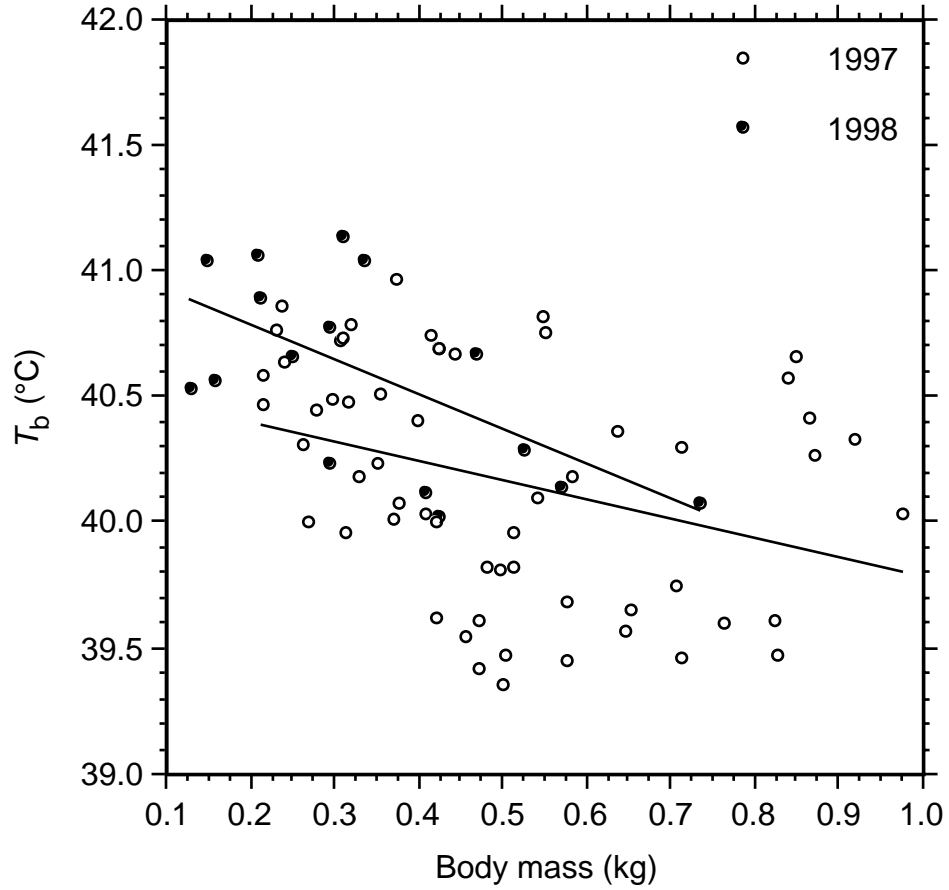
Notre deuxième et dernier objectif était de produire des modèles biométéorologiques permettant de prédire le métabolisme d'oisons de masse connue exposés à des conditions de vent et de rayonnement déterminées. Les trois modèles que nous avons générés sont simples et

précis, et ils pourront servir à traduire l'impact des variations climatiques en termes de coûts énergétiques pour les oisons.

En somme, cette étude nous a permis d'ajouter du poids à l'hypothèse voulant que la contrainte majeure affectant les oisons de la Grande Oie des neiges soit la courte période disponible pour la croissance et que leur haute puissance métabolique ainsi que la grande qualité isolante de leur duvet leur permettaient de maintenir la température corporelle élevée requise pour croître rapidement même en milieu froid.

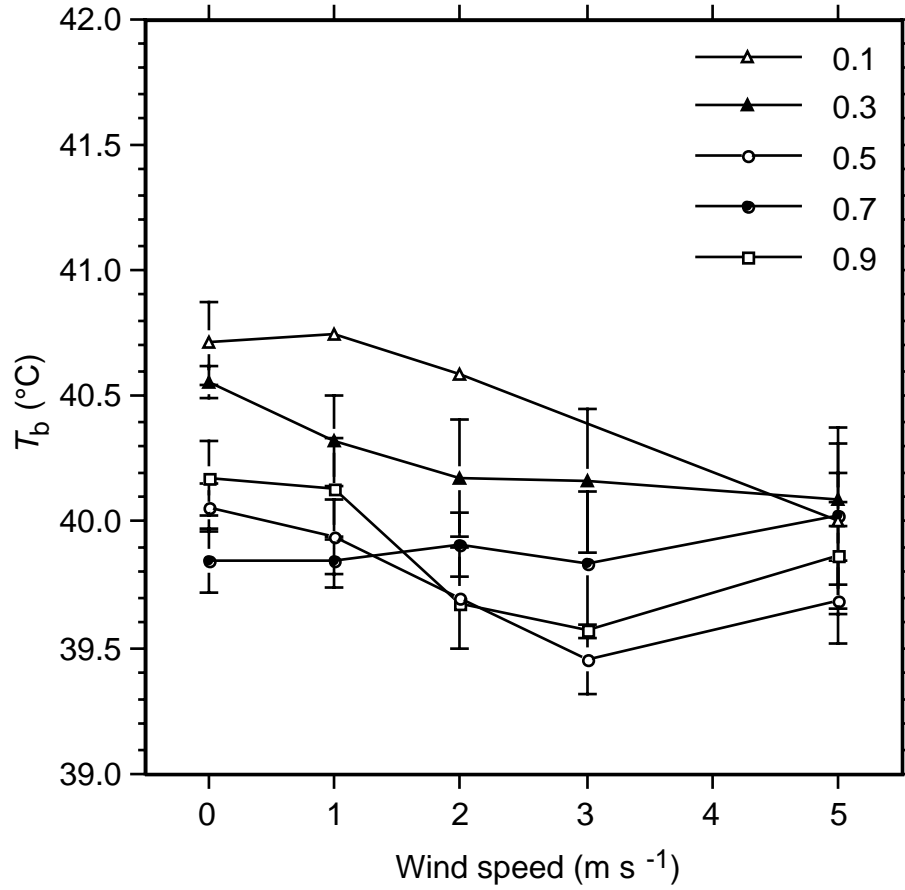
ANNEXES

ANNEXE A



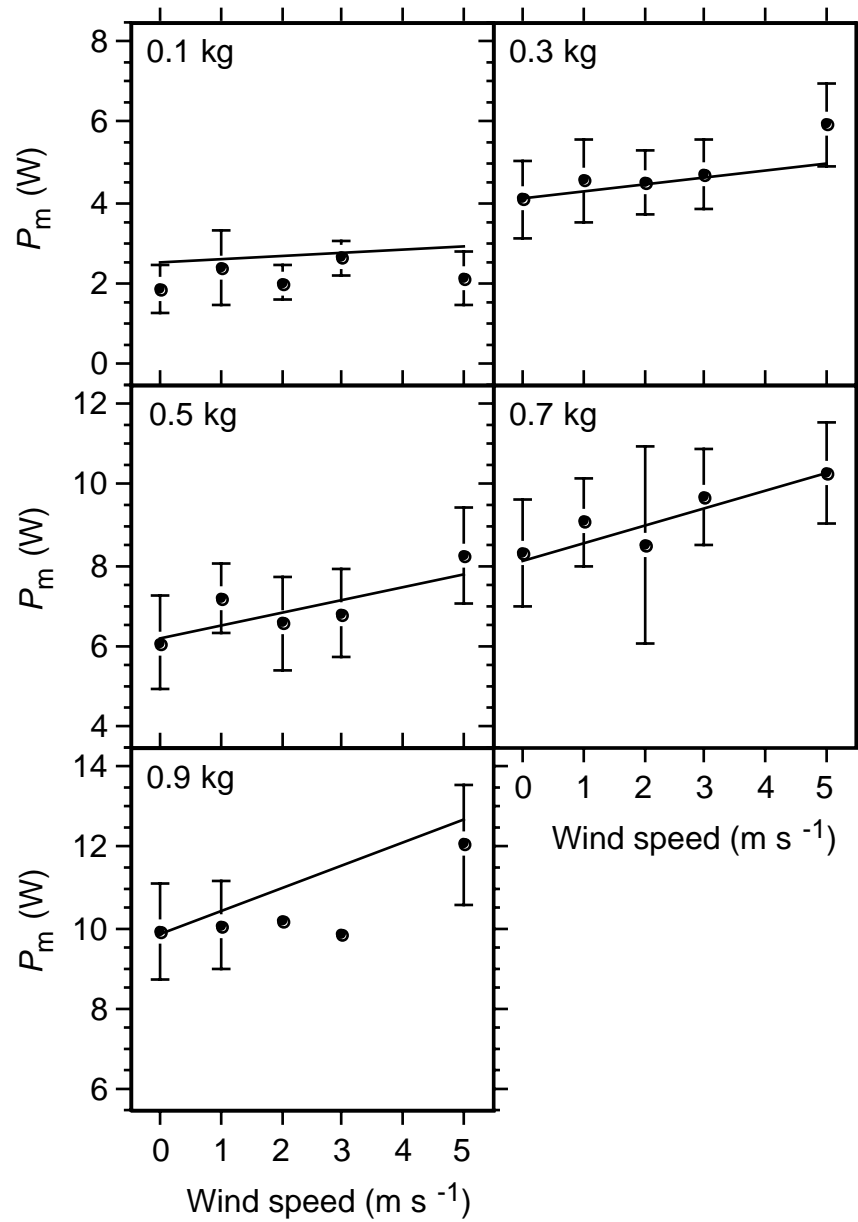
Relationship between body mass and body temperature (T_b) in Greater Snow Goose goslings at 10°C, in still air and in the dark (1997: $N = 8$, $n = 57$; 1998: $N = 4$, $n = 17$). 1997 : $T_b = -0.8 \pm 0.6 m_b + 40.6 \pm 0.3$ (SE), $r^2 = 0.11$; 1998 : $T_b = -1.4 \pm 1.0 m_b + 41.1 \pm 0.4$ (SE), $r^2 = 0.37$.

ANNEXE B



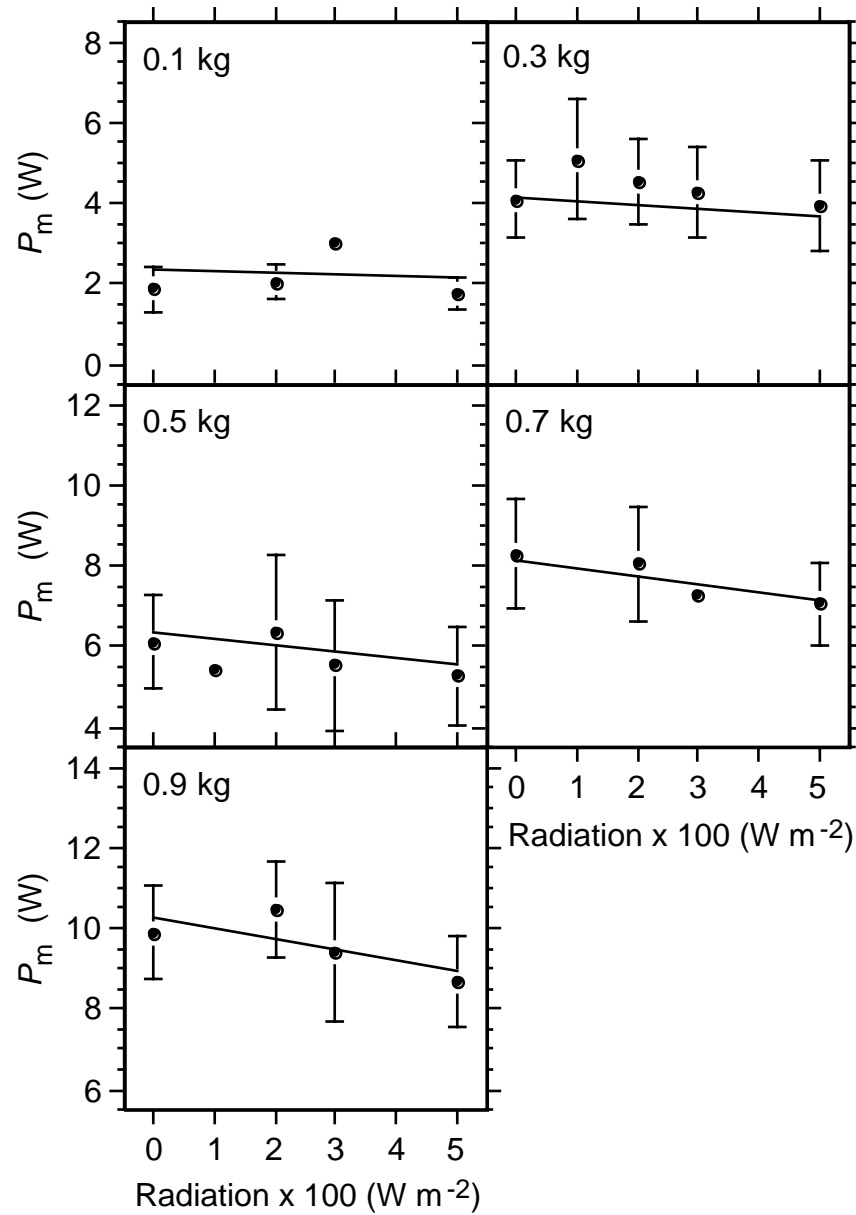
The effect of wind speed on body temperature (T_b) of Greater Snow Goose goslings at 10°C for five classes of body mass (kg), both years confounded. Each point corresponds to mean \pm SE ($N = 1-11$, $n = 1-28$).

ANNEXE C



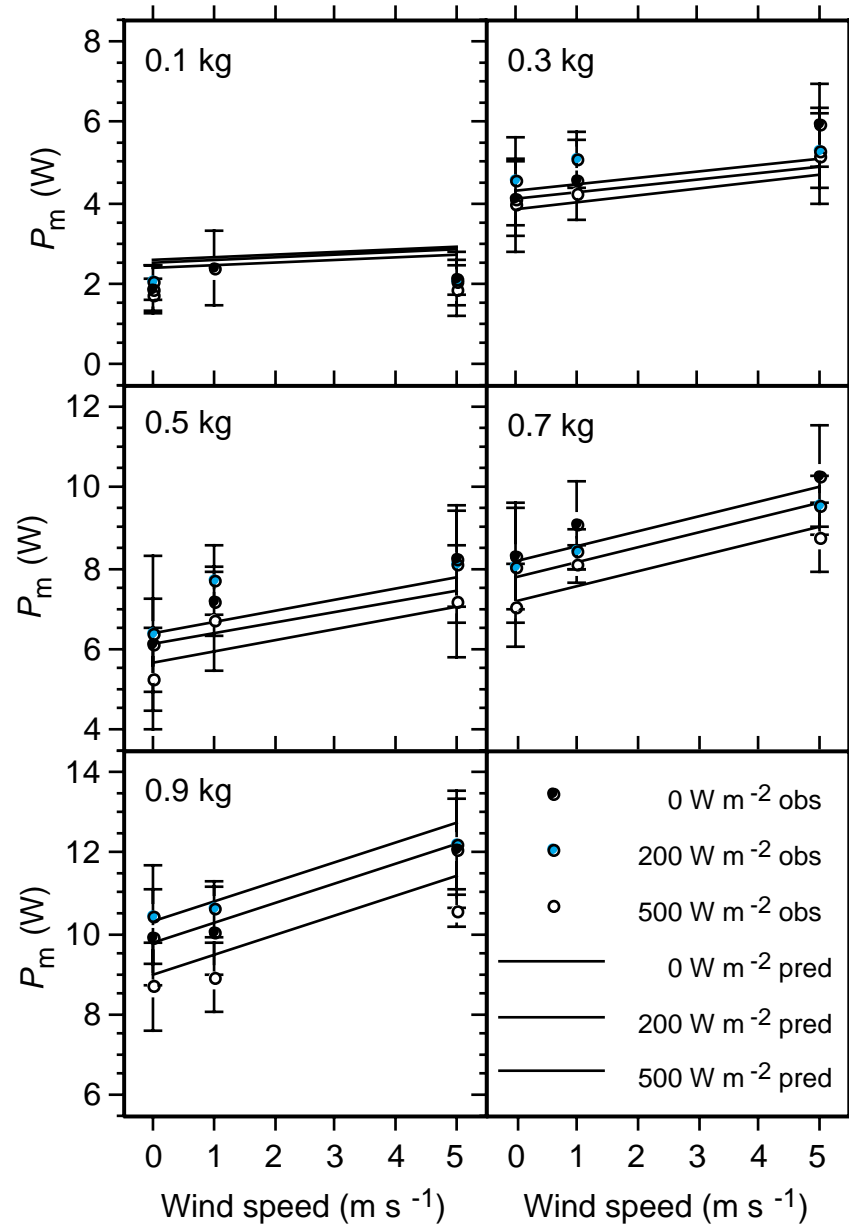
The effect of wind speed on metabolic rate (P_m) of Greater Snow Goose goslings at 10°C in five classes of body mass, for both years confounded. Each point corresponds to mean \pm SD ($N = 1-14$, $n = 1-32$). The line corresponds to the P_m predicted by equation 3 using the mean body mass in each class.

ANNEXE D



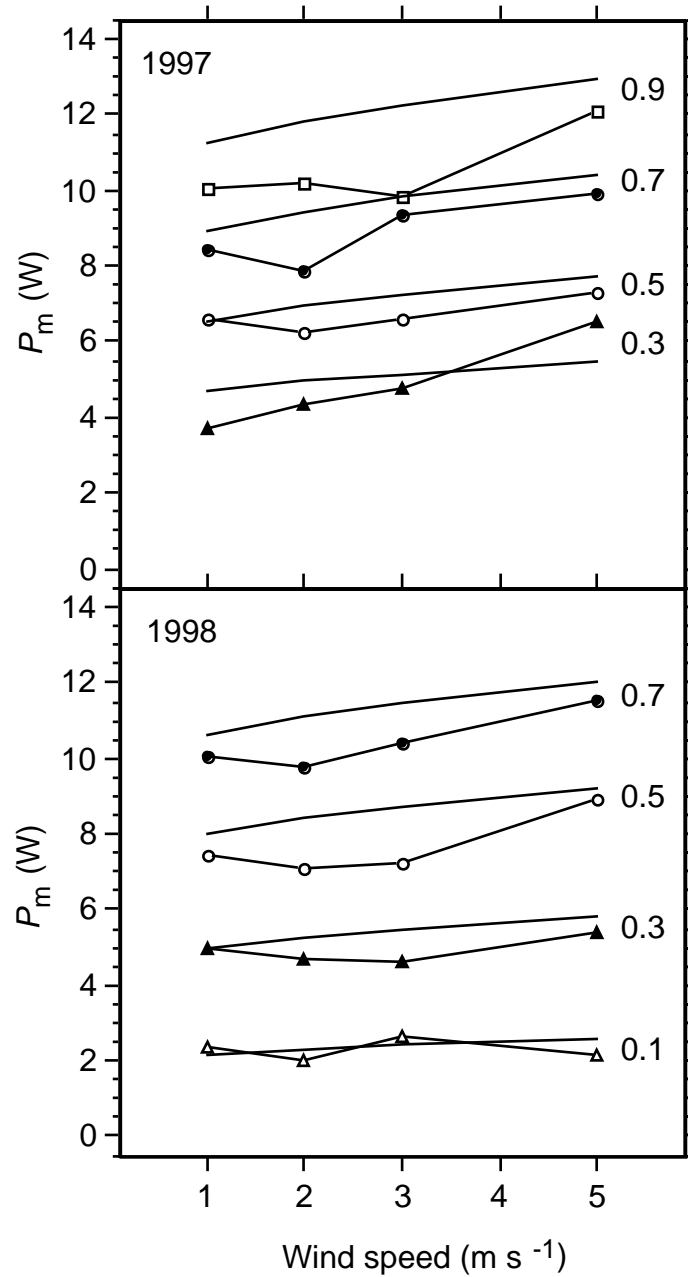
The effect of artificial radiation on metabolic rate (P_m) of Greater Snow Goose goslings at 10°C in five classes of body mass, for both years confounded. Each point corresponds to mean \pm SD ($N = 1-14$, $n = 1-32$). The line corresponds to the P_m predicted by equation 4 using the mean body mass and in each class.

ANNEXE E



The effect of wind speed on metabolic rate (P_m) of Greater Snow Goose goslings at 10°C for three radiation intensities. Results are presented for both years confounded and divided in five classes of body mass (kg). Each point corresponds to mean \pm SD ($N = 1-14$, $n = 1-32$). The lines correspond to the P_m predicted by equation 5 using the mean body mass in each class.

ANNEXE F



The effect of wind speed on metabolic rate (P_m) of Greater Snow Goose goslings at 10°C in five classes of body mass (kg). Each point corresponds to mean ($N = 1-14$, $n = 1-32$). The lines without dots corresponds to the P_m predicted by Goldstein's equations (Goldstein 1983).

LISTE DES OUVRAGES CITÉS

- Bakken, G. S. 1991. Wind speed dependence of the overall thermal conductance of fur and feather insulation. *J. Therm. Biol.* 16:121-126.
- Bakken, G. S., and K. F. Lee. 1992. Effects of wind and illumination on behavior and metabolic rate of American Goldfinches (*Carduelis tristis*). *Auk* 109:119-125.
- Bakken, G. S., M. T. Murphy, and J. D. Erskine. 1991. The effect of wind and air temperature on metabolism and evaporative water loss rate of dark-eyed junco, *Junco hyemalis*: A standard operative temperature scale. *Physiol. Zool.* 64:1023-1049.
- Bakken, G. S., P. S. Reynolds, K. P. Kenow, C. E. Korschgen, and A. F. Boysen. 1996. Thermoregulatory effects of radiotelemetry transmitters on mallard ducklings. *J. Wildl. Manage.* 60:669-678.
- Barré, H., C. Duchamp, J.-L. Rouanet, A. Dittmar, and G. Delhomme. 1989. Muscular nonshivering thermogenesis in cold-acclimated ducklings, p. 49-57. *In* C. Bech and R. E. Reinertsen [eds.], *Physiology of cold adaptation in birds*. Plenum Press, New York.
- Beasley, B.A. 1986. The effect of plumage coloration on the thermoregulatory abilities of Lesser Snow Goose (*Chen caerulescens caerulescens*) goslings. Thèse de M.Sc., University of Western Ontario, London.
- Beasley, B. A. and D. Ankney. 1988. The effect of plumage color on the thermoregulatory abilities of Lesser Snow Goose goslings. *Can. J. Zool.* 66:1352-1358.
- Bellrose, F.C. 1980. *Ducks, Geese and Swans of North America*. Pa: Stackpole Books, Harrisburg.
- Calder, W. A. and J. R. King. 1974. Thermal and caloric relations of birds, p. 259-413. *In* D. S. Farner and J. R. King [eds.], *Avian Biology*. Vol. IV. Academic Press, New York.
- Calder, W.A. and K. Schmidt-Nielsen. 1967. Temperature regulation and evaporation in the pigeon and the roadrunner. *Am. J. Physiol.* 213:883-889.
- Cena, K. and J. L. Monteith. 1975. Transfer processes in animal coats. I. Radiative transfer. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 188:377-393.
- Chappell, M. A. 1980. Thermal energetics of chicks of arctic-breeding shorebirds. *Comp. Biochem. Physiol.* 65A:311-317.
- Chappell, M. A., K. R. Morgan, S. L. Souza, and T. L. Bucher. 1989. Convection and thermoregulation in two antarctic seabirds. *J. Comp. Physiol.* 159B:313-322.

- Choi, I.-H., R. E. Ricklefs, and R. E. Shea. 1993. Skeletal muscle growth, enzyme activities, and the development of thermogenesis: a comparison between altricial and precocial birds. *Physiol. Zool.* 66:455-473.
- Dawson, W. R. 1982. Evaporative losses of water in birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 71A:495-509.
- Dawson, W. R. and A. F. Bennett. 1980. Metabolism and thermoregulation in hatchling western gulls. *Condor* 82:103-105.
- Dawson W. R. and J. W. Hudson. 1970. Birds, p. 223-310. *In* G.C. Whittow [ed.] *Comparative physiology of thermoregulation. Vol. I.* Academic Press, New York.
- Dawson, W. R. and R. L. Marsh. 1989. Metabolic acclimatization to cold and season in birds, p. 83-87. *In* C. Bech and R. E. Reinertsen [eds.], *Physiology of Cold Adaptation in Birds.* Plenum Press, New York.
- Dawson, W. R. and T. P. O'Connor. 1996. Energetic features of avian thermoregulatory responses. p. 85-124. *In* C. Carey [ed.], *Avian energetics and nutritional ecology.* International Thompson Publishing, New York.
- Deighton, T. and J. C. D. Hutchinson. 1940. Studies on the metabolism of fowls. II. The effect of activity on metabolism. *J. Agric. Sci.* 30:141-157.
- DeJong, A. A. 1976. The influence of simulated solar radiation on the metabolic rate of White-crowned sparrows. *Condor* 78:174-179.
- Dietz, M. W. and R. H. Drent. 1997. Effect of growth rate and body mass on resting metabolic rate in galliform chicks. *Physiol. Zool.* 70:493-501.
- Dietz, M. W., S. van Mourik, Ø. Tøien, P. A. Koolmees, and M. H. G. Tersteeg-Zijderveld. 1997. Participation of breast and leg muscles in shivering thermogenesis in young turkeys and guinea fowl. *J. Comp. Physiol.* 167B:451-460.
- Drent, R. and M. Klaassen. 1989. Energetics of avian growth: the causal link with BMR and metabolic scope, p. 349-359. *In* C. Bech and R. E. Reinertsen [eds.], *Physiology of cold adaptation in birds.* Plenum Press, New York.
- Duchamp, C., H. Barré, D. Delage, G. Berne, P. Brebion, and J.-L. Rouanet. 1989. Nonshivering thermogenesis in winter-acclimatized King penguin chicks. p. 59-67. *In* C. Bech and R. E. Reinertsen [eds.], *Physiology of cold adaptation in birds.* Plenum Press, New York
- Dufour, C. Thèse de M.Sc. en préparation. Département de biologie, Université Laval.
- Eppley, Z. A. 1984. Development of thermoregulatory abilities in Xantus' murrelet chicks *Synthliboramphus hypoleucus.* *Physiol. Zool.* 57:307-317.

- Fortin, D. 1995. L'environnement thermique des oisons de la Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*) dans l'arctique canadien. Thèse de M.Sc. Département de biologie, Université Laval.
- Fortin, D., J. Larochelle, and G. Gauthier. 2000. The effect of wind, radiation and body orientation on the thermal environment of Greater Snow Goose goslings. *J. Therm. Biol.* 25:227-238.
- Gessaman, J. A. 1972. Bioenergetics of the snowy owl (*Nyctea scandiaca*). *Arctic and Alpine Res.* 4:223-238.
- Goldstein, D. L. 1983. Effect of wind on avian metabolic rate with particular reference to Gambel's quail. *Physiol. Zool.* 56:485-492.
- Guard, C. L. and D. E. Murrish. 1974. Blood flow in the giant petrel. *Antarctic J.* 9:101-103.
- Hamilton, W. J., III, and F. Heppner. 1967. Radiant solar energy and the function of black homeotherm pigmentation: an hypothesis. *Science* 155:196-197.
- Hayes, S. R. and J. A. Gessaman. 1980. The combined effects of air temperature, wind and radiation on the resting metabolism of avian raptors. *J. Therm. Biol.* 5:119-125.
- Keller, J. S. and A. Piekarczywska. 1976. The fasting heat production of chickens growing at different rate, p. 185-188. *In* M. Vermorel [ed.], *Energy metabolism of farm animals*. G. de Bussac, Clermond-Ferrand.
- Kelty, M. P. and S. I. Lustick. 1977. Energetics of the starling (*Sturnus vulgaris*) in a pine wood. *Ecology* 58:1181-1185.
- King, J.R. and D.S. Farner. 1961. Energy metabolism, thermoregulation and body temperature, p. 215-288. *In* A. J. Marshall [ed.], *Biology and comparative physiology of birds*. Vol. II. Academic Press, New York.
- Klaassen, M. and C. Bech. 1992. Resting and peak metabolic rates of Arctic Tern nestlings and their relations to growth rate. *Physiol. Zool.* 65:803-814.
- Klaassen, M., C. Bech, D. Masman, and G. Slagsvold. 1989. Growth and energetics of Arctic Tern chicks (*Sterna paradisaea*). *Auk* 106:240-248.
- Klaassen, M. and R. Drent. 1991. An analysis of hatchling resting metabolism: in search of ecological correlates that explain deviations from allometric relations. *Condor* 93:612-629.
- Kleiber, M. and C. Winchester. 1933. Temperature regulation in baby chicks. *Proc. Soc. Exptl. Bio. Med.* 31:158-159.
- Koskimies, J. and L. Lahti. 1964. Cold-hardiness of the newly hatched young in relation to ecology and distribution in ten species of European ducks. *Auk* 81:281-307.

- Lasiewski, R. C. and W. R. Dawson. 1967. A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor* 69:13-23.
- Lesage, L. and G. Gauthier. 1997. Growth and organ development in Greater Snow Goose goslings. *Auk* 114:229-241.
- Lindholm, A., G. Gauthier, and A. Desrochers. 1994. Effects of hatch date and food supply on gosling growth in arctic-nesting Greater Snow Geese. *Condor* 96:898-908.
- Lustick, S. 1969. Bird energetics: Effects of artificial radiation. *Science* 163:387-389.
- Lustick, S., M. Adam, and A. Hinko. 1980. Interaction between posture, color and the radiative heat load in birds. *Science* 208:1052-1053.
- Lustick, S., B. Battersbyand, and M. Kelty. 1979. Effects of insolation on juvenile Herring Gull energetics and behavior. *Ecology* 60:673-678.
- Lustick, S., B. Battersby, and L. Mayer. 1982. Energy exchange in the winter acclimatized American Goldfinch, *Carduelis (Spinus) tristis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 72A:715-719.
- Maloney, S. K. and T. J. Dawson. 1995. The heat load from solar radiation on a large, diurnally active bird, the emu (*Dromaius novaehollandiae*). *J. Therm. Biol.* 20:381-387.
- Manseau, M. and G. Gauthier. 1993. Interactions between Greater Snow Geese and their rearing habitat. *Ecology* 74:2045-2055.
- Marder, J. et I. Gavrieli-Levin. 1987. The heat-acclimated pigeon: an ideal physiological model for a desert bird. *J. Appl. Physiol.* 62:952-958.
- McNabb, F. M. A. and R. A. McNabb. 1977. Skin and plumage changes during the development of thermoregulatory ability in japanese quail chicks. *Comp. Biochem. Physiol.* 58A:163-166.
- Ohmart, R. D. and R. C. Lasiewski. 1971. Roadrunners: Energy conservation by hypothermia and absorption of sunlight. *Science* 172:67-69.
- Porter, W. P. and D. M. Gates. 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecol. Monogr.* 39:227-244.
- Ratté, J. 1998. Thermorégulation et croissance chez les oisons de la Grande Oie des neiges. Thèse de M.Sc. Département de biologie, Université Laval.
- Renaud, M. 1999. Coûts énergétiques de la thermorégulation chez les jeunes de la Grande Oie des neiges en milieu naturel. Thèse de M.Sc. Département de biologie, Université Laval.

- Ricklefs, R. E. 1989. Adaptations to cold in birds chicks p. 329-338. *In* C. Bech and R. E. Reinertsen [eds.], *Physiology of cold adaptation in birds*. Plenum Press, New York.
- Ricklefs, R. E. 1983. Avian postnatal development, p. 1-83. *In* D. S. Farner, J. R. King, and K. C. Parkes [eds.], *Avian Biology*. Vol. VII. Academic Press, New York.
- Ricklefs, R. E. and D. D. Roby. 1983. Development of homeothermy in the diving petrels *Pelecanoides urinatrix exsul* and *P. georgicus*, and Antarctic prion *Pachyptila desolata*. *Comp. Biochem. Physiol.* 75A:307-311.
- Robinson, D. E., G. S. Campbell, and J. R. King. 1976. An evaluation of heat exchange in small birds. *J. Comp. Physiol.* 105B:153-166.
- Rogowitz, G. L. and J. A. Gessaman. 1990. Influence of air temperature, wind and irradiance on metabolism of white-tailed jackrabbits. *J. Therm. Biol.* 15:125-131.
- Schmidt-Nielsen, K. 1990. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. 4th ed. Cambridge University Press, New York.
- Shea, R. E., I.-H. Choi, and R. E. Ricklefs. 1995. Growth rate and function of skeletal muscles in Japanese quail selected for four-week body mass. *Physiol. Zool.* 68:1045-1076.
- Sherfy, M. H. and P. J. Pekins. 1995. Influence of wind speed on sage grouse metabolism. *Can. J. Zool.* 73:749-754.
- Stahel, C. D., S. C. Nicol, and G. J. Walker. 1987. Heat production and thermal resistance in the little penguin *Eudyptula minor* in relation to wind speed. *Physiol. Zool.* 60:413-423.
- Taylor, J. R. E. 1986. Thermal insulation of the down and feathers of pygoscelid penguin chicks and the unique properties of penguin feathers. *Auk* 103:160-168.
- Thibault, É. 1994. Coût énergétique de l'activité chez la Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*). Thèse de M.Sc. Département de biologie, Université Laval.
- Thompson, F. R. and E. K. Fritzell. 1988. Ruffed grouse metabolic rate and temperature cycles. *J. Wildl. Manage.* 52:450-453.
- Tucker, V. A. 1968. Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying budgerigar. *J. Exp. Biol.* 48: 67-87.
- Visser, G. H. and R. E. Ricklefs. 1993. Temperature regulation in neonates of shorebirds. *Auk* 110:445-457.
- Walsberg, G. E. 1983. Avian ecological energetics, p. 161-220. *In* D. S. Farner, J. R. King, and K. C. Parkes [eds.], *Avian Biology* Vol. VII. Academic Press, New York.
- Walsberg, G. E. 1992. Quantifying radiative heat gain in animals. *Amer. Zool.* 32:217-224.

- Walsberg, G. E., G. S. Campbell, and J. R. King. 1978. Animal coat color and radiative heat gain: a re-evaluation. *J. Comp. Physiol.* 126:211-222.
- Walsberg, G. E., R. L. Tracy, and T. C. M. Hoffman. 1997a. Do metabolic responses to solar radiation scale directly with intensity of irradiance? *J. Exp. Biol.* 200:2115-2121.
- Walsberg, G. E., T. Weaver, and B. O. Wolf. 1997b. Seasonal adjustment of solar heat gain independent of coat coloration in a desert mammal. *Physiol. Zool.* 70:150-157.
- Walsberg, G. E. and B. O. Wolf. 1995a. Effects of solar radiation and wind speed on metabolic heat production by two mammals with contrasting coat colours. *J. Exp. Biol.* 198:1499-1507.
- Walsberg, G. E. and B. O. Wolf. 1995b. Variation in the respiratory quotient of birds and implications for indirect calorimetry using measurements of carbon dioxide production. *J. Exp. Biol.* 198:213-219.
- Weathers, W.W. 1979. Climatic adaptation in avian standard metabolic rate. *Oecologia* 42: 81-89.
- Weathers, W. W. 1996. Energetics of postnatal growth. p. 461-496. *In* C. Carey [ed.], *Avian energetics and nutritional ecology*. International Thompson Publishing, New York.
- Weathers, W. W. and R. B. Siegel. 1995. Body size establishes the scaling of avian postnatal metabolic rate: an interspecific analysis using phylogenetically independent contrasts. *Ibis* 137:532-542.
- Webster, M. D. and W. W. Weathers. 1988. Effect of wind and air temperature on metabolic rate in verdins, *Auriparus flaviceps*. *Physiol. Zool.* 61:543-554.
- Whittow, G. C. 1986. Regulation of body temperature, p. 221-252. *In*: P. D. Sturkie [ed.], *Avian Physiology*. Springer-Verlag, New York.
- Wolf, B. O. and G. E. Walsberg. 1996. Thermal effects of radiation and wind on a small bird and implications for microsite selection. *Ecology* 77:2228-2236.
- Wood, J. T. and S. Lustick. 1989. The effects of artificial solar radiation on wind-stressed Tufted titmice (*Parus bicolor*) and Carolina chickadees (*Parus carolinensis*) at low temperatures. *Comp. Biochem. Physiol.* 92A:473-477.
- Wunder, B. A. 1979. Evaporative water loss from birds: Effects of artificial radiation. *Comp. Biochem. Physiol.* 63A:493-494.