

Année 2010



**PHYSIOLOGIE ÉNERGETIQUE DE LA  
CHOUETTE EFFRAIE (*Tyto alba*) : ÉTUDE DE LA  
THERMOREGULATION**

THÈSE

Pour le

DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTE DE MÉDECINE DE CRETEIL

Le

par

**AMELIE COLARDELLE**

Née le 9 mars 1985 à Fontainebleau (Seine et Marne)

JURY

**Président : M.**

**Professeur à la Faculté de Médecine de CRETEIL**

**Membres**

**Directeur : Pascal ARNE, Maître de conférences à l'ENVA**

**Assesseur : Fanny PILOT-STORCK, Maître de conférences à l'ENVA**



## LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT

Directeur : M. le Professeur MIALOT Jean-Paul

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs MORAILLON Robert, PARODI André-Laurent, PILET Charles, TOMA Bernard

Professeurs honoraires: MM. BRUGERE Henri, BUSSIERAS Jean, CERF Olivier, CLERC Bernard, LE BARS Henri, MILHAUD Guy, ROZIER Jacques,

### DEPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET PHARMACEUTIQUES (DSBP)

Chef du département : Mme COMBRISSON Hélène, Professeur - Adjoint : Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences

<p><b>- UNITE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES</b> Mme CREVIER-DENOIX Nathalie, Professeur M. DEGUEURCE Christophe, Professeur Mme ROBERT Céline, Maître de conférences M. CHATEAU Henry, Maître de conférences*</p> <p><b>- UNITE DE PATHOLOGIE GENERALE , MICROBIOLOGIE, IMMUNOLOGIE</b> Mme QUINTIN-COLONNA Françoise, Professeur* M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur M. FREYBURGER Ludovic, Maître de conférences</p> <p><b>- UNITE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE</b> Mme COMBRISSON Hélène, Professeur* M. TIRET Laurent, Maître de conférences Mme STORCK-PILOT Fanny, Maître de conférences</p> <p><b>- UNITE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE</b> Mme ENRIQUEZ Brigitte, Professeur M. TISSIER Renaud, Maître de conférences* M. PERROT Sébastien, Maître de conférences</p> <p><b>- DISCIPLINE : ETHOLOGIE</b> M. DEPUTTE Bertrand, Professeur</p> <p><b>- DISCIPLINE : ANGLAIS</b> Mme CONAN Muriel, Professeur certifié</p>	<p><b>- UNITE D'HISTOLOGIE , ANATOMIE PATHOLOGIQUE</b> M. CRESPEAU François, Professeur M. FONTAINE Jean-Jacques, Professeur * Mme BERNEX Florence, Maître de conférences Mme CORDONNIER-LEFORT Nathalie, Maître de conférences</p> <p><b>- UNITE DE VIROLOGIE</b> M. ELOIT Marc, Professeur * Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences</p> <p><b>- DISCIPLINE : PHYSIQUE ET CHIMIE BIOLOGIQUES ET MEDICALES</b> M. MOUTHON Gilbert, Professeur</p> <p><b>- UNITE DE GENETIQUE MEDICALE ET MOLECULAIRE</b> M. PANTHIER Jean-Jacques, Professeur Mme ABITBOL Marie, Maître de conférences*</p> <p><b>- UNITE DE BIOCHIMIE</b> M. MICHAUX Jean-Michel, Maître de conférences* M. BELLIER Sylvain, Maître de conférences</p> <p><b>- DISCIPLINE : EDUCATION PHYSIQUE ET SPORTIVE</b> M. PHILIPS, Professeur certifié</p>
---	---

### DEPARTEMENT D'ELEVAGE ET DE PATHOLOGIE DES EQUIDES ET DES CARNIVORES (DEPEC)

Chef du département : M. POLACK Bruno, Maître de conférences - Adjoint : M. BLOT Stéphane, Maître de conférences

<p><b>- UNITE DE MEDECINE</b> M. POUCHELON Jean-Louis, Professeur* Mme CHETBOUL Valérie, Professeur M. BLOT Stéphane, Maître de conférences M. ROSENBERG Charles, Maître de conférences Mme MAUREY Christelle, Maître de conférences Mme BENCHEKROUN Ghita, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- UNITE DE CLINIQUE EQUINE</b> M. DENOIX Jean-Marie, Professeur M. AUDIGIE Fabrice, Maître de conférences* Mme GIRAUDET Aude, Praticien hospitalier Mme MESPOULHES-RIVIERE Céline, Maître de conférences contractuel Mme PRADIER Sophie, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- UNITE DE REPRODUCTION ANIMALE</b> Mme CHASTANT-MAILLARD Sylvie, Professeur (rattachée au DPASP) M. NUDELMANN Nicolas, Maître de conférences M. FONTBONNE Alain, Maître de conférences* M. REMY Dominique, Maître de conférences (rattaché au DPASP) M. DESBOIS Christophe, Maître de conférences Mme CONSTANT Fabienne, Maître de conférences (rattachée au DPASP) Mme DEGUILLAUME Laure, Maître de conférences contractuel (rattachée au DPASP)</p> <p><b>- DISCIPLINE : URGENCE SOINS INTENSIFS</b> Mme Françoise ROUX, Maître de conférences contractuel</p>	<p><b>- UNITE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE</b> M. FAYOLLE Pascal, Professeur * M. MAILHAC Jean-Marie, Maître de conférences M. NIEBAUER Gert, Professeur contractuel Mme VIATEAU-DUVAL Véronique, Maître de conférences Mme RAVARY-PLUMIOEN Bérange, Maître de conférences (rattachée au DPASP) M. ZILBERSTEIN Luca, Maître de conférences contractuel M. JARDEL Nicolas, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- UNITE D'IMAGERIE MEDICALE</b> Mme BEGON Dominique, Professeur* Mme STAMBOULI Fouzia, Praticien hospitalier</p> <p><b>- DISCIPLINE : OPHTALMOLOGIE</b> Mme CHAHORY Sabine, Maître de conférences</p> <p><b>- UNITE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES</b> M. CHERMETTE René, Professeur * M. POLACK Bruno, Maître de conférences M. GUILLOT Jacques, Professeur Mme MARIIGNAC Geneviève, Maître de conférences Mme HALOS Lénaïg, Maître de conférences M. HUBERT Blaise, Praticien hospitalier</p> <p><b>- UNITE DE MEDECINE DE L'ELEVAGE ET DU SPORT</b> M. GRANDJEAN Dominique, Professeur * Mme YAGUIYAN-COLLIARD Laurence, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- DISCIPLINE : NUTRITION-ALIMENTATION</b> M. PARAGON Bernard, Professeur</p>
--	---

### DEPARTEMENT DES PRODUCTIONS ANIMALES ET DE LA SANTE PUBLIQUE (DPASP)

Chef du département : M. MAILLARD Renaud, Maître de conférences - Adjoint : Mme DUFOUR Barbara, Maître de conférences

<p><b>- UNITE DES MALADIES CONTAGIEUSES</b> M. BENET Jean-Jacques, Professeur* Mme HADDAD/ HOANG-XUAN Nadia, Maître de conférences Mme DUFOUR Barbara, Maître de conférences</p> <p><b>- UNITE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE</b> M. BOLNOT François, Maître de conférences * M. CARLIER Vincent, Professeur Mme COLMIN Catherine, Maître de conférences M. AUGUSTIN Jean-Christophe, Maître de conférences</p> <p><b>- DISCIPLINE : BIOSSTATISTIQUES</b> M. SANAA Moez, Maître de conférences</p>	<p><b>- UNITE DE ZOOTECNIE, ECONOMIE RURALE</b> M. COURREAU Jean-François, Professeur M. BOSSE Philippe, Professeur Mme GRIMARD-BALLIF Bénédicte, Professeur Mme LEROY Isabelle, Maître de conférences M. ARNE Pascal, Maître de conférences M. PONTER Andrew, Maître de conférences*</p> <p><b>- UNITE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR</b> M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences Mme BRUGERE-PICOUX Jeanne, Professeur (rattachée au DSBP) M. MAILLARD Renaud, Maître de conférences M. ADJOU Karim, Maître de conférences*</p>
---	---

\* Responsable de l'Unité



# REMERCIEMENTS

Merci au Professeur de la faculté de Médecine de Créteil d'avoir accepté de présider le jury de ma thèse.

Sincères remerciements à Monsieur Pascal Arné pour ses précieux conseils, sa grande disponibilité et l'efficacité avec laquelle il a dirigé cette thèse.

Profonde reconnaissance à Madame Fanny Pilot-Storck d'avoir accepté d'encadrer cette thèse.

Merci à Dominic McCafferty, professeur à l'Université d'Edimbourg, et à Akos Klein, chercheur à l'Université de Budapest, pour les documents qu'ils m'ont fait parvenir malgré les kilomètres qui nous séparent et pour l'intérêt et les conseils qu'ils ont bien voulu m'accorder.

A mes parents sur lesquels j'ai toujours pu compter et qui à force de sacrifices ont pu m'offrir les études dont je rêvais.

A Thomas, j'ai pu mener à terme bien des projets et surmonter de nombreux obstacles grâce à ton amour et à ton soutien de chaque instant. Avec toi, tout devient possible.

A Romain, pour ses encouragements venus de loin.

A ma famille aimante et aimée, le lien qui nous unit est indéfectible.

Aurélie, oreille attentive, combien il a été agréable de travailler avec toi. Pourvu que les fous rires à venir soient encore plus nombreux que ceux que nous avons déjà connus.

A Sébastien, merci de ta patience.

Merci à vous tous pour la confiance en moi que vous m'avez rendue.



# TABLE DES MATIERES

LISTE DES FIGURES, TABLEAUX ET ILLUSTRATIONS .....	5
INDEX DES NOMS D'ESPECES .....	11
ABREVIATIONS .....	13
INTRODUCTION.....	15
I. La thermorégulation des oiseaux.....	17
A. Les transferts de chaleur .....	17
1. La température corporelle .....	17
2. Bilan thermique de l'oiseau.....	20
B. Place de la thermorégulation dans la balance énergétique de l'oiseau .....	23
C. Principes de la thermorégulation chez les oiseaux .....	26
1. Les mécanismes de thermorégulation .....	26
2. Les mécanismes de contrôle de la thermorégulation .....	28
3. Le comportement au service de la thermorégulation .....	29
4. L'hypothermie contrôlée, un moyen d'économiser de l'énergie .....	30
5. Vol et thermorégulation .....	30
6. Mise en place de la thermorégulation chez le poussin .....	30
II. La chouette effraie, un petit rapace sédentaire très particulier.....	33
A. Les chouettes effraies dans le monde .....	33
1. Classification phylogénétique .....	33
2. Répartition mondiale .....	36
B. Ecophysiologie de la chouette effraie.....	36
1. Alimentation.....	36
2. Les abris .....	39
3. Une reproduction particulièrement efficace .....	39
C. Pourquoi une étude de la thermorégulation chez cette espèce ? .....	49
1. La chouette effraie, un modèle d'étude très intéressant pour l'expérimentation .....	49
2. Une mortalité hivernale très élevée .....	50
D. Mortalité hivernale .....	54

1.	Un sombre constat .....	54
2.	Les variations de la mortalité des chouettes effraies sont en partie liées aux variations des populations de campagnols .....	57
3.	Conséquences de la mortalité hivernale .....	58
III.	Causes de la vulnérabilité hivernale de la chouette effraie .....	63
A.	Les capacités de jeûne de la chouette effraie.....	63
1.	Les réserves énergétiques .....	63
2.	Les réserves énergétiques de la chouette effraie .....	65
3.	Utilisation des réserves.....	68
B.	Implication de la thermorégulation dans la vulnérabilité hivernale de la chouette effraie.....	80
1.	Un maintien de la température corporelle coûteux pendant l'hiver .....	80
2.	Etude des pertes de chaleur chez la chouette effraie .....	82
3.	Isolation de la chouette effraie .....	86
4.	Comportements de thermorégulation au froid .....	95
5.	L'abri, un microclimat plus favorable .....	98
IV.	Particularités de la thermorégulation de la chouette effraie .....	105
A.	Métabolisme de la chouette effraie.....	105
1.	Métabolisme de base de la chouette effraie.....	105
2.	Métabolisme d'existence de la chouette effraie .....	105
3.	Métabolisme de repos.....	108
4.	Influence de la température ambiante sur la prise alimentaire et sur l'efficacité de digestion .....	108
5.	Influence de la captivité sur les taux métaboliques .....	109
B.	L'incubation .....	109
1.	Une contrainte supplémentaire pour la thermorégulation .....	109
2.	Stratégie énergétique mise en place pour limiter les pertes de chaleur.....	109
3.	Mesure des pertes de chaleur de la femelle pendant l'incubation.....	110
C.	Une piste sur le contrôle hormonal de la température interne .....	111
1.	Etat des connaissances sur les hormones thyroïdiennes chez la chouette effraie ..	111
2.	Implication des hormones thyroïdiennes dans le contrôle de la Thermorégulation chez la chouette effraie.....	111
D.	Mise en place de la thermorégulation chez le poussin .....	114
1.	Etude du poussin .....	114

2. Etude de la nichée .....	116
CONCLUSION .....	119
BIBLIOGRAPHIE .....	121

•



# LISTE DES FIGURES, TABLEAUX ET ILLUSTRATIONS

## Figures

<b>Figure 1</b> : représentation schématique du noyau (rayé) et de l'enveloppe (en blanc) lors de l'exposition au froid ou au chaud chez l'homme et le chien (Barré <i>et al.</i> , 2001).....	18
<b>Figure 2</b> : représentation de la zone de neutralité thermique (Bossé, 1993).....	19
<b>Figure 3</b> : variations de la conductance totale en fonction de la température ambiante ( $T_a$ ) chez les adultes (cercles) et les jeunes (croix) puffins fouquet ( <i>Puffinus pacificus</i> ) (Dawson et Whittow dans Sturkie, 2000).....	22
<b>Figure 4</b> : bilan des transferts de chaleur chez l'homme (Barré <i>et al.</i> , 2001).....	23
<b>Figure 6</b> : niveaux de dépense énergétique chez l'oiseau (Blem dans Sturkie, 2000).....	25
<b>Figure 7</b> : variations saisonnières des niveaux de dépenses énergétiques chez l'oiseau (Blem dans Sturkie, 2000).....	26
<b>Figure 9</b> : critères de classification en espèces altriciales ou précoces (Durant, 2000).....	31
<b>Figure 10</b> : évolution des taux métaboliques du poussin avec l'exemple d'un passerin après l'éclosion (Dawson et Whittow dans Sturkie, 2000) .....	32
<b>Figure 11</b> : place de <i>Tyto alba</i> dans l'ordre des Strigiformes (d'après la classification de Sibley et Monroe, 1990).....	33
<b>Figure 12</b> : répartition des sous-espèces de <i>Tyto alba</i> en Europe (Vallée, 1999).....	35
<b>Figure 13</b> : répartition mondiale de la chouette effraie (Vallée, 1999) .....	36
<b>Figure 14</b> : pourcentage de proies choisies par <i>Tyto alba guttata</i> en fonction du poids et de l'activité des proies proposées dans un cadre expérimental (Ille, 1991) .....	37
<b>Figure 15</b> : performances moyennes de reproduction pour différentes espèces de rapaces en Europe (Vallée, 1999).....	40
<b>Figure 16</b> : variations des caractéristiques de la reproduction de la chouette effraie <i>Tyto alba</i> en fonction des variations de la population de campagnols (Taylor, 1994 dans Durant, 2000).....	41
<b>Figure 17</b> : évolution de la masse corporelle des poussins de <i>Tyto alba</i> au cours de leur croissance (Durant et Handrich, 1998).....	45

<b>Figure 18</b> : variations des besoins d'une nichée en fonction du nombre de poussins présents au nid et comparaison avec les besoins d'une nichée synchrone (Durant, 2000).....	46
<b>Figure 19</b> : courbe de croissance pondérale des aînés et des cadets élevés dans des nichées de <i>Tyto alba</i> dont l'effectif a été expérimentalement augmenté ou diminué (Roulin, 1998).....	47
<b>Figure 20</b> : distance entre le lieu de baguage de chouettes effraies adultes ou juvéniles ( <i>Tyto alba</i> ) et le lieu de leur reprise (Balmer <i>et al.</i> , 2000) .....	48
<b>Figure 21</b> : installation d'un nichoir pour la chouette effraie <i>Tyto alba</i> dans un bâtiment (Vallée, 1999).....	49
<b>Figure 22</b> : évolution du nombre de chouettes effraies ( <i>Tyto alba</i> ) vivantes au début de chaque année de vie (Henny, 1969).....	50
<b>Figure 23</b> : évolution du pourcentage de mortalité avec l'âge : comparaison des courbes pour la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) et de la chouette hulotte ( <i>Strix aluco</i> ) (Honer, 1963).....	51
<b>Figure 24</b> : répartition mensuelle de la mortalité de la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) (Honer, 1963) .....	54
<b>Figure 25</b> : répartition mensuelle des chouettes effraies retrouvées mortes dans la Marne en 1997 (Massemin, 1997).....	55
<b>Figure 26</b> : variations de la température ambiante quotidienne moyenne et de la mortalité hivernale des chouettes effraies ( <i>Tyto alba</i> ) pendant l'hiver 1981 - 1982 dans le nord de l'Utah (Etats-Unis d'Amérique) (Marti et Wagner, 1985).....	56
<b>Figure 27</b> : influence du nombre de jours de pluie sur le taux de survie des chouettes effraies ( <i>Tyto alba</i> ) adultes (Massemin, 1997).....	57
<b>Figure 28</b> : influence de la densité de campagnols sur le pourcentage de mortalité annuelle des chouettes effraies ( <i>Tyto alba</i> ) adultes reproductrices en Grande Bretagne (d'après Taylor, 1994 dans Massemin, 1997).....	58
<b>Figure 29</b> : variations du nombre moyen de jeunes effraies ( <i>Tyto alba</i> ) par nichée de 1950 à 1966 (Henny, 1969) .....	59
<b>Figure 30</b> : a) évolution du nombre de couples reproducteurs de <i>Tyto alba</i> de 1990 à 2001 b) variation de la température annuelle moyenne, du nombre de jour où le sol est recouvert d'au moins 5 cm de neige et des précipitations moyennes entre juillet et novembre de 1990 à 2001 (Altwegg <i>et al.</i> , 2003) .....	60

<b>Figure 31</b> : corrélation chez différentes espèces de Strigiformes entre l'adiposité (F) et le pourcentage du poids initial qu'a perdu l'oiseau émacié (W) (Honer, 1963) .....	65
<b>Figure 32</b> : variations saisonnières des protéines et des lipides corporels chez des adultes et immatures de chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) des deux sexes du début de l'automne à la fin de l'hiver (Massemin <i>et al.</i> , 1997) .....	67
<b>Figure 33</b> : variation de la masse corporelle du mâle et de la femelle (graphique du haut) et de la masse spécifique pour les deux sexes confondus au cours des 3 phases du jeûne chez la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) (Handrich <i>et al.</i> , 1993a) .....	69
<b>Figure 34</b> : relation entre la durée de la phase II et la masse de lipides et de protéines disponibles en début de phase II chez la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) en fonction du sexe (Thouzeau, 1998).....	70
<b>Figure 35</b> : contribution relative des protéines et des lipides à la dépense énergétique journalière au cours des 3 phases du jeûne chez la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) (Thouzeau, 1998).....	73
<b>Figure 36</b> : relation entre la mobilisation journalière de lipides et la masse totale de lipides de l'organisme le même jour chez la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) (Thouzeau, 1998).....	74
<b>Figure 37</b> : évolution des métabolismes d'existence et de repos et des métabolismes spécifiques d'existence et de repos (métabolisme exprimé par 100g de masse sèche délipidée) de la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) au cours des 3 phases du jeûne (Thouzeau, 1998).....	76
<b>Figure 38</b> : effet du jeûne et de la réalimentation sur le poids corporel chez la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) (Handrich <i>et al.</i> , 1993b) .....	77
<b>Figure 39</b> : coût énergétique du vol en fonction de la vitesse de l'oiseau (Blem dans Sturkie, 2000) .....	79
<b>Figure 40</b> : variations de la température interne ( $T_b$ ) au cours des journées de jeûnes chez la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) (Thouzeau <i>et al.</i> , 1999a).....	81
<b>Figure 41</b> : effet du vent sur les pertes de chaleur totales du modèle chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) avec le plumage sec ou mouillé (McCafferty <i>et al.</i> , 1997a).....	88
<b>Figure 42</b> : effet du vent sur la résistance totale du modèle chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) avec un plumage sec ou mouillé (McCafferty <i>et al.</i> , 1997a).....	89
<b>Figure 43</b> : conductance de l'oiseau en fonction de son poids et influence de la peau et des plumes sur cette conductance (Herreid et Kessel, 1967) .....	90

<b>Figure 44</b> : effet du vent sur la conductance du plumage de la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) et du hibou des marais ( <i>Asio flammeus</i> ) (McCafferty <i>et al.</i> , 1997 b) .....	91
<b>Figure 45</b> : effet du vent sur la résistance du plumage de la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) (McCafferty <i>et al.</i> , 1997b).....	92
<b>Figure 46</b> : effet de la vitesse du vent sur les pertes de chaleur des pigeons noirs et des pigeons blancs ( <i>Columbia livia</i> ) (Walsberg <i>et al.</i> , 1978).....	94
<b>Figure 47</b> : évolution de l'activité comportementale nyctémérale de la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) au cours du jeûne (Thouzeau, 1998).....	96
<b>Figure 48</b> : comparaison de l'évolution de $T_b$ , du métabolisme et de l'activité comportementale de la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) au cours de deux journées de jeûne (Thouzeau, 1998) .....	97
<b>Figure 49</b> : chaleur métabolique produite par la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) la nuit et le jour en fonction de l'abri choisi (McCafferty <i>et al.</i> , 2001) .....	99
<b>Figure 50</b> : variations de la température à l'intérieur et à l'extérieur du nichoir aménagé pendant une nuit d'hiver (Kendeigh, 1961).....	101
<b>Figure 51</b> : chaleur métabolique produite au cours de l'année en fonction du type d'abri sélectionné par la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) (McCafferty <i>et al.</i> , 2001).....	102
<b>Figure 52</b> : Décomposition du GEI (d'après McCafferty, 1993).....	106
<b>Figure 53</b> : évolutions des taux métaboliques d'embryons d'espèces d'oiseaux nidicoles et nidifuges pendant l'incubation (Blem dans Sturkie, 2000) .....	110
<b>Figure 54</b> : effet de la température ambiante et de l'injection de TRH sur la concentration plasmatique de $T_3$ chez la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) (Klein <i>et al.</i> , 2006).....	113
<b>Figure 55</b> : évolution de la température corporelle du poussin de chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) âgé de moins de 12 h exposé à des températures ambiantes ( $T_a$ ) faibles ou élevées en fonction du temps d'exposition (Howell, 1964) .....	115
<b>Figure 56</b> : variations du temps que la femelle chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) passe en dehors du nid en fonction de l'âge des poussins d'une nichée en comptant quatre (Durant, 2002) .....	117
<b>Figure 57</b> : températures ambiantes à partir desquelles les poussins de chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) d'une nichée de 4 expriment les différents comportements de thermorégulation (de 1 à 5) (Durant, 2002).....	118

## Tableaux

<b>Tableau 1</b> : influence de la disponibilité en proies sur le succès reproducteur de la chouette effraie <i>Tyto alba</i> de 1965 à 1971 dans le Welder Wildlife refuge (Ottieni <i>et al.</i> , 1972).....	42
<b>Tableau 2</b> : récapitulation des causes de mortalité de la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) répertoriées dans différentes études européennes (Massemin, 1997).....	52
<b>Tableau 3</b> : proportion des cadavres des différents rapaces retrouvés sur les axes autoroutiers (Massemin, 1997).....	53
<b>Tableau 4</b> : masse et composition corporelles moyennes chez trois espèces de rapaces nocturnes en bon état corporel (d'après Massemin et Handrich, 1997).....	66
<b>Tableau 5</b> : source des lipides utilisés pendant le jeûne (Thouzeau, 1998).....	71
<b>Tableau 6</b> : Source des protéines utilisées pendant le jeûne (Thouzeau, 1998).....	72
<b>Tableau 7</b> : évolution des proies chassées par une chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) au cours de l'année en Californie (d'après Evans et Emlen, 1947).....	78
<b>Tableau 8</b> : épaisseur du plumage de la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ), du hibou des marais ( <i>Asio flammeus</i> ) et de la chouette hulotte ( <i>Strix aluco</i> ) (McCafferty, 1993).....	86
<b>Tableau 9</b> : efficacité d'isolation du plumage de la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ), du hibou moyen-duc ( <i>Asio otus</i> ) et de la chouette hulotte ( <i>Strix aluco</i> ) (d'après Massemin et Handrich, 1997).....	87
<b>Tableau 10</b> : nombre d'heures pendant lesquelles $T_a$ est comprise dans la TNZ de la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) de mars à septembre (McCafferty, 1993).....	98
<b>Tableau 11</b> : comparaison de l'intérêt sur le plan énergétique que représentent quatre différents abris adoptés par la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) (D'après McCafferty <i>et al.</i> , 2001).....	100
<b>Tableau 12</b> : influence des conditions climatiques sur l'économie d'énergie réalisée par une chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) s'abritant dans un bâtiment (Selon McCafferty <i>et al.</i> , 2001).....	103
<b>Tableau 13</b> : variations de la prise alimentaire, de l'énergie métabolisée en fonction du poids des chouettes effraies ( <i>Tyto alba</i> ) selon différentes études (McCafferty, 1993).....	107
<b>Tableau 14</b> : influence de la température ambiante ( $T_a$ ) sur l'utilisation de l'énergie alimentaire par la chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) (d'après Hamilton, 1985b).....	108

# Photographies

<b>Photographie 1</b> : <i>Tyto alba guttata</i> .....	34
<b>Photographie 2</b> : <i>Tyto alba alba</i> (Vallée, 1999).....	34
<b>Photographie 3</b> : thermographie infrarouge sur une chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) au repos à $T_a = 17,6$ °C (McCafferty, 1993).....	83
<b>Photographie 4</b> : thermographie infrarouge sur une chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) en vol à $T_a = 17,6$ °C (McCafferty, 1993) .....	84
<b>Photographie 5</b> : thermographie infrarouge sur une chouette effraie ( <i>Tyto alba</i> ) en vol à $T_a = 17,6$ °C (McCafferty, 1993) .....	85

## INDEX DES NOMS D'ESPECES

Oiseaux		
Français	Nom scientifique	Anglais
Chouette effraie	<i>Tyto alba</i>	Barn owl
Chouette hulotte	<i>Strix aluco</i>	Tawny owl
Grand-duc d'Amérique	<i>Bubo virginianus</i>	Great horned owl
Hibou des marais	<i>Asio flammeus</i>	Short-eared owl
Chouette chevêche	<i>Athene noctua</i>	Little owl
Hibou moyen-duc	<i>Asio otus</i>	Long-eared owl
Pigeon biset	<i>Columbia livia</i>	Common pigeon
Poule domestique	<i>Gallus gallus domesticus</i>	Hen
Puffin fouquet	<i>Puffinus pacificus</i>	Wedge-tailed shearwater
Moineau domestique	<i>Passer domesticus</i>	House sparrow
Harfang des neiges	<i>Bubo scandiacus</i>	Snowy owl
Pigeon vert	<i>Drepanoptila holosericea</i>	Cloven-feathered dove

Mammifères		
Français	Nom scientifique	Anglais
Campagnol agreste	<i>Microtus agrestis</i>	Field vole
Campagnol des champs	<i>Microtus arvalis</i>	Common vole
Mulot à collier	<i>Apodemus flavicollis</i>	Yellow-necked mouse
Mulot sylvestre	<i>Apodemus sylvestris</i>	Common wood mouse
Musaraigne carrelée	<i>Sorex araneus</i>	Eurasian common shrew
Souris domestique	<i>Mus Musculus</i>	House mouse



# ABBREVIATIONS

BMR	.....Basal Metabolic Rate	..... Métabolisme de base
GEI	.....Gross Energy Intake	..... Energie brute ingérée
GH	.....Growth Hormone	..... Hormone de croissance
IR	.....Infrarouge	
j	.....Jour	
kcal	.....Kilocalorie	
ME	.....Energie métabolisée	
MEC	.....Metabolized Energy Coefficient	..... Efficacité d'assimilation métabolique
RMR	.....Resting Metabolic Rate	..... Métabolisme de repos
SMR	.....Standard Metabolic Rate	..... Métabolisme standard
s/m	.....Siemens par mètre	
T <sub>ext</sub>	.....Température à l'extérieur de l'abri	
T <sub>3</sub>	.....Tri-iodothyronine	
T <sub>4</sub>	.....Thyroxine	
T <sub>a</sub>	.....Température ambiante	
T <sub>b</sub>	.....Température corporelle	
T <sub>c inf</sub>	.....Température critique inférieure	
T <sub>c sup</sub>	.....Température critique supérieure	
T <sub>i</sub>	.....Température dans l'abri	
T <sub>s</sub>	.....Température de surface	
TRH	.....Thyrotropin Releasing Hormon	..... Thyréolibérine



# INTRODUCTION

Même si la chouette effraie (*Tyto alba*) est une espèce protégée depuis 1973 (Vallée, 1999), sa population connaît une lente et constante diminution depuis 20 ans en Europe. Ce déclin est surtout marqué en période hivernale et ce d'autant plus que l'on remonte vers le nord du continent. L'hiver provoque, en effet, des variations climatiques et alimentaires qui imposent de façon imprévisible des périodes de jeûne à certaines espèces. Cette situation représente un véritable défi énergétique dans la mesure où elle impose à la fois une dépense énergétique pour lutter contre le froid et une économie des réserves pour augmenter la résistance au jeûne. La chouette effraie semble mal équipée pour faire face à ce genre de situation comme en témoignent les nombreux cadavres retrouvés lorsque l'hiver se fait rude. En cela, elle se distingue d'autres rapaces sympatriques comme la chouette hulotte ou le hibou moyen-duc.

Les transferts d'énergie interviennent de façon déterminante à la fois dans la physiologie et le comportement de l'animal. Parmi ces transferts, la thermorégulation tient un rôle central dans la vie de l'oiseau.

Nous nous sommes donc intéressés à l'implication de la thermorégulation de la chouette effraie dans sa vulnérabilité en période hivernale. En premier lieu, nous étudierons sa résistance au jeûne puisque dans la nature, jeûne et froid sont indissociables.

Pour compléter l'étude de la thermorégulation dans cette espèce si particulière, nous exposerons la manière dont elle gère les phases physiologiques de la vie d'un oiseau qui peuvent être liées à un stress thermique telles que la croissance et l'incubation.



# I. La thermorégulation des oiseaux

La thermorégulation a pour fonction de maintenir la température des tissus et des organes dans d'étroites limites compatibles avec la vie d'une espèce. La constance relative de cette température interne ( $T_b$ ) est essentielle pour l'homéostasie générale.

## A. Les transferts de chaleur

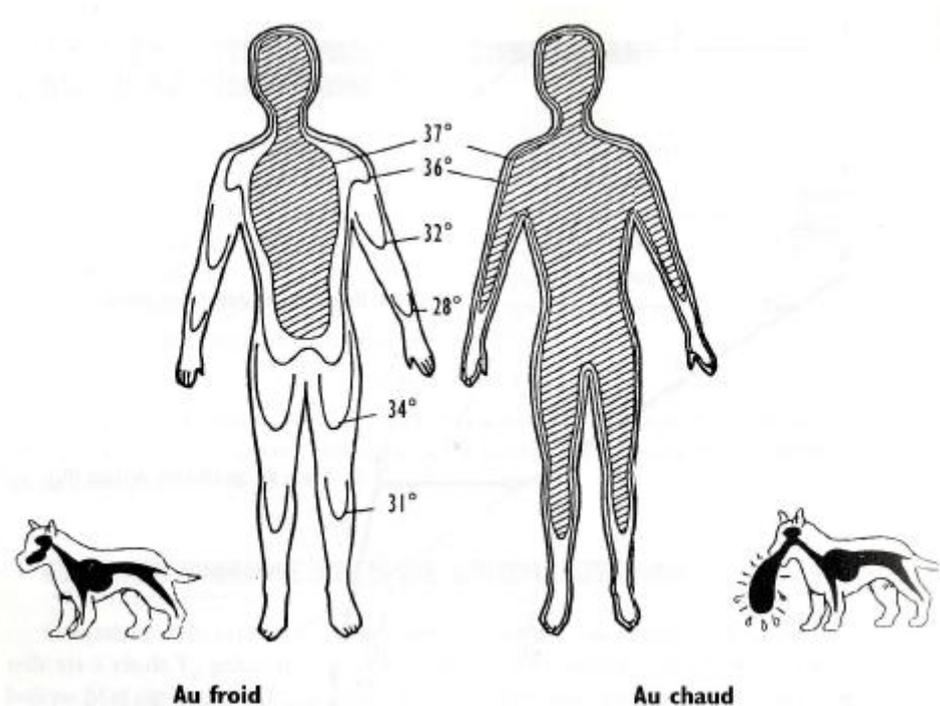
Les oiseaux ont une température interne stable en dépit des variations de la température ambiante,  $T_a$  : ce sont des **homéothermes**. Ils assurent le maintien de  $T_b$  grâce à la chaleur métabolique que produisent leurs tissus (ce sont donc des **endothermes**) et à l'ajustement continu des transferts de chaleur entre le corps et l'environnement.

### 1. La température corporelle

#### a. Variation de la température du noyau à l'enveloppe [Barré *et al.*, 2001]

D'un point de vue thermique, le corps d'un homéotherme est composé de deux compartiments (figure 1) : un **noyau**, site principal de production de chaleur, dont la température est maintenue constante et une **enveloppe** à travers laquelle la chaleur se dissipe vers l'environnement, au gré de sa conductance. La température du noyau,  $T_b$ , est la seule température régulée. Elle peut être mesurée au niveau du cloaque ou du proventricule. Il existe un gradient de température entre le noyau et la surface corporelle. La température de surface,  $T_s$ , varie selon la zone du corps considérée et selon l'activité de l'oiseau. Elle est fonction de la température de l'enveloppe et du volume du noyau. Ce dernier se dilate lorsque la température ambiante augmente et rétrécit au froid.

**Figure 1** : représentation schématique du noyau (rayé) et de l'enveloppe (en blanc) lors de l'exposition au froid ou au chaud chez l'homme et le chien (Barré *et al.*, 2001)



Selon McNab (McNab, 1966), on peut déterminer  $T_b$  d'un oiseau en utilisant l'équation n°1 :

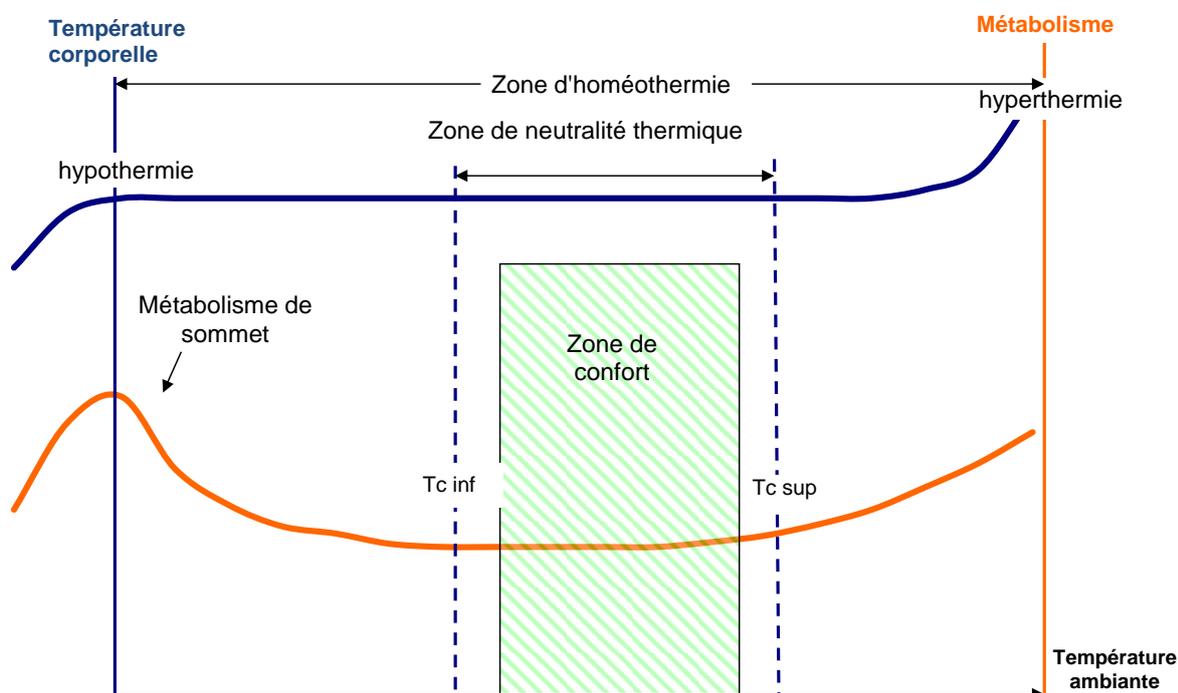
$$\text{Equation n°1 : } T_b = 14,3 P^{-0,09} + 32,2 \quad \text{avec } P = \text{poids vif en g et } P > 30 \text{ g}$$

- b. Variations de la température interne en fonction de la température ambiante  
[Barré *et al.*, 2001]

La **zone d'homéothermie** correspond à un intervalle de  $T_a$  au sein duquel l'animal peut maintenir  $T_b$  constante en thermorégulant. En dehors de cette zone,  $T_b$  varie et la vie de l'animal est menacée.

La **zone de neutralité thermique** (TNZ : Thermal Neutrality Zone) correspond à l'intervalle de  $T_a$  au sein duquel la chaleur métabolique produite par l'oiseau n'augmente pas. Cette zone est délimitée par une température critique inférieure,  $T_{c \text{ inf}}$ , et une température critique supérieure,  $T_{c \text{ sup}}$  (figure 2). Dans la TNZ, le maintien de  $T_b$  est assuré par des ajustements physiques de l'isolation thermique corporelle. Quand  $T_a$  s'approche de  $T_{c \text{ inf}}$ , les mécanismes mis en œuvre visent à diminuer la **thermolyse**, c'est-à-dire les pertes de chaleur vers l'environnement. Quand  $T_a$  s'approche de  $T_{c \text{ sup}}$ , il s'agit au contraire de faciliter la thermolyse.

**Figure 2** : représentation de la zone de neutralité thermique (Bossé, 1993)



En dessous de  $T_{c\ inf}$ , les endothermes peuvent produire la chaleur nécessaire au maintien de  $T_b$  par accroissement de leur métabolisme : c'est la **thermogenèse** de régulation thermique. Elle compense les pertes totales de chaleur en maintenant l'homéothermie dans une large zone de température ambiante.

Quand  $T_a$  s'approche de la limite inférieure de la zone d'homéothermie, la thermogenèse de régulation atteint son maximum, le **métabolisme de sommet** qui peut représenter 3 à 8 fois le métabolisme de repos. Si la  $T_a$  diminue encore, la chaleur métabolique produite est incapable de compenser les pertes de chaleur,  $T_b$  diminue et la vie de l'animal est menacée.

La zone de neutralité thermique varie en fonction de l'espèce, de l'âge et de la saison:  $T_{c\ inf}$  a en effet tendance à diminuer en hiver.

La **zone de confort thermique** (figure 2), plus étroite, est l'intervalle de  $T_a$  au sein duquel l'oiseau ne manifeste aucun changement de comportement lié à la température extérieure.

### c. Variations journalières de $T_b$ [Dawson et Whittow dans Sturkie, 2000]

$T_b$  subit des variations cycliques au cours de la journée : on parle de rythme circadien. En règle générale, l'amplitude de ces variations diminue quand la taille de l'animal augmente (Lasiewski et Dawson, 1964 dans Sturkie, 2000). Cette amplitude est en moyenne de 1 à 3°C chez les oiseaux. Les variations de  $T_b$  sont corrélées aux périodes d'activité et d'inactivité de l'animal :  $T_b$  est plus haute pendant les phases d'activité. Par exemple,  $T_b$  augmente de

quelques degrés Celsius au cours du vol chez les oiseaux. Néanmoins, ces variations ne sont pas seulement liées à l'activité physique comme le démontre le fait que l'augmentation de  $T_b$  précède légèrement la remise en activité.

Le cycle circadien de  $T_b$  n'est pas entièrement compris ; il semble dépendre plus des variations de la thermolyse que des variations de la thermogénèse.

## 2. Bilan thermique de l'oiseau

Chez les endothermes, les échanges de chaleur sont liés à une différence de température entre  $T_a$  et  $T_b$ .

Le bilan thermique de l'oiseau se résume de la manière suivante :

$$\text{Equation n°2 } S = H - E \pm R \pm C \pm K$$

Avec S : bilan calorique

H : chaleur produite par le métabolisme

E : chaleur perdue par évaporation

R : gain ou perte de chaleur par radiation

C : gain ou perte de chaleur par convection

K : gain ou perte de chaleur par conduction.

Quand S est nul,  $T_b$  n'est pas modifiée mais lorsque S est positif,  $T_b$  augmente. De la même manière, quand S est négatif,  $T_b$  diminue [Dawson et Whittow dans Sturkie, 2000].

Le maintien de l'équilibre thermique résulte d'un ajustement des pertes et des gains de chaleur aux variations de l'environnement.

### a. Production de chaleur [Dawson et Whittow dans Sturkie, 2000]

Le métabolisme libère de l'énergie dont une partie sous forme de chaleur. Les organes dont le métabolisme est le plus important et qui libèrent le plus de chaleur (les reins, le foie...) sont situés dans le noyau de l'animal.

Les variations du métabolisme expliquent en partie celles de  $T_b$ .

### b. Les pertes de chaleur vers l'environnement [Dawson et Whittow dans Sturkie, 2000]

Les pertes de chaleur totales sont divisées en **pertes de chaleur latente et sensible**.

### i. Perte de chaleur latente

On appelle perte de chaleur latente la déperdition de chaleur qui résulte de l'évaporation d'eau au travers de la peau et des muqueuses respiratoires.

- Au travers de la peau.

La peau de l'oiseau ne comporte ni glande sébacée ni glande sudoripare ; l'évaporation se fait seulement par voie transcutanée : c'est la perspiration.

- Par la respiration.

L'air inspiré se réchauffe et se charge en vapeur d'eau au contact des muqueuses respiratoires. A l'expiration, l'air réchauffé se refroidit au contact des mêmes muqueuses. Il se produit alors une condensation concomitante du refroidissement. Cela permet une économie d'eau et de chaleur. Néanmoins, l'air expiré est plus chaud que l'air ambiant, il y a bien perte de chaleur.

Quand  $T_a$  est haute, ce sont les pertes latentes qui sont quantitativement les plus importantes mais à l'inverse quand  $T_a$  est basse, ce sont les pertes sensibles.

### ii. Perte de chaleur sensible

Quand une différence de température existe entre deux corps ou deux parties d'un même corps, la chaleur s'écoule du territoire le plus chaud vers la zone la plus froide de sorte que, spontanément, la différence de température tende à disparaître. Ce transfert de chaleur peut se faire simultanément ou non selon trois modalités : la **conduction**, la **convection** et les **radiations** qui composent à elles trois les pertes de chaleur sensible. Le bilan calorique global peut être positif (gain de chaleur) ou négatif (perte de chaleur). Les pertes de chaleur se font en deux étapes : du noyau vers la peau (la chaleur produite par les organes internes est d'abord évacuée en partie jusqu'à la surface par simple transfert au sein des tissus et par échanges vasculaires) puis de la peau vers le milieu extérieur quand  $T_a$  est basse. Le processus s'inverse quand  $T_a$  est haute.

- Conduction

La conduction est le transfert de chaleur entre un corps et les éléments physiques directement à son contact. La chaleur se transmet de proche en proche à travers le milieu par l'intermédiaire des molécules qui le constituent.

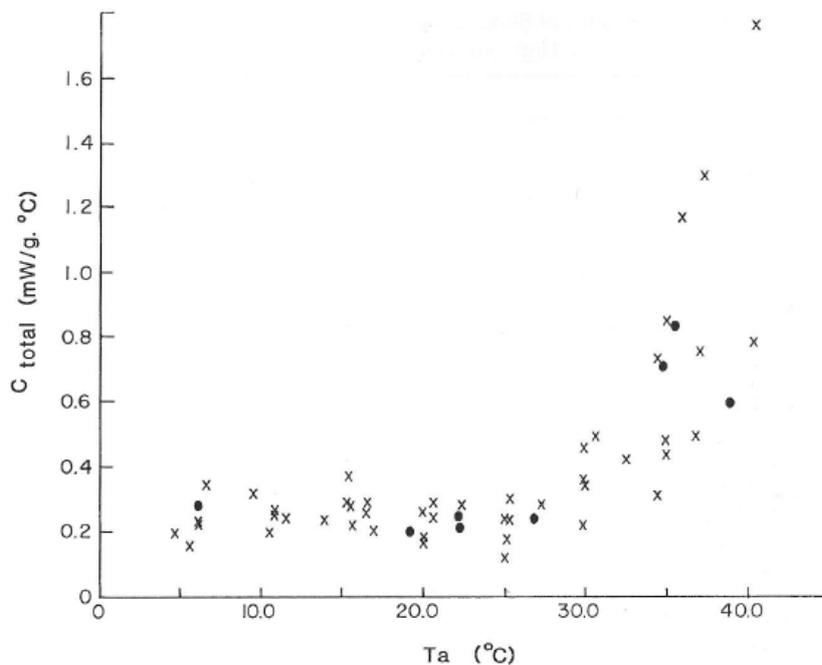
La quantité de chaleur échangée par conduction entre la surface cutanée et le milieu extérieur est proportionnelle à la différence entre  $T_a$  et la température à la surface de l'oiseau,  $T_s$  (équation n°3). Cette perte est surtout importante aux points de contact de l'oiseau avec le sol car le plumage, en emprisonnant de l'air peu conducteur au contact du corps, s'oppose assez efficacement à cette déperdition.

$$\text{Equation n°3 : } q = hS(T_s - T_a) \text{ (Mitchell, 1976)}$$

$q$  est le flux de chaleur (en W) ;  $h$  est le coefficient de transfert de chaleur (en  $W/m^2/^\circ C$ ) ;  $S$  est la surface de l'oiseau (en  $m^2$ ) ;  $T_a$  et  $T_s$  sont en  $^\circ C$

La quantité de chaleur transmise par conduction au sein du corps dépend de la conductance des tissus traversés. Cette conductance diminue avec  $T_a$  et devient minimale quand  $T_a$  est inférieure à la  $T_{c\ inf}$ , principe applicable à tous les oiseaux qu'illustre la figure 3 chez le puffin fouquet.

**Figure 3** : variations de la conductance totale en fonction de la température ambiante ( $T_a$ ) chez les adultes (cercles) et les jeunes (croix) puffins fouquet (*Puffinus pacificus*) (Dawson et Whittow dans Sturkie, 2000)



$C_{total}$  = conductance totale : conductance de l'ensemble des tissus du noyau à la peau

- Convection

Il s'agit d'échanges thermiques qui s'effectuent entre un corps et un fluide présentant une température différente lorsqu'il y a déplacement relatif de l'un par rapport à l'autre. Le transfert de chaleur de la peau vers l'air environnant est dû au mouvement de molécules de gaz qui se réchauffent au contact de la peau. Pour l'oiseau, ce transfert est fortement accentué par la vitesse de déplacement de l'air et par les mouvements qu'il effectue.

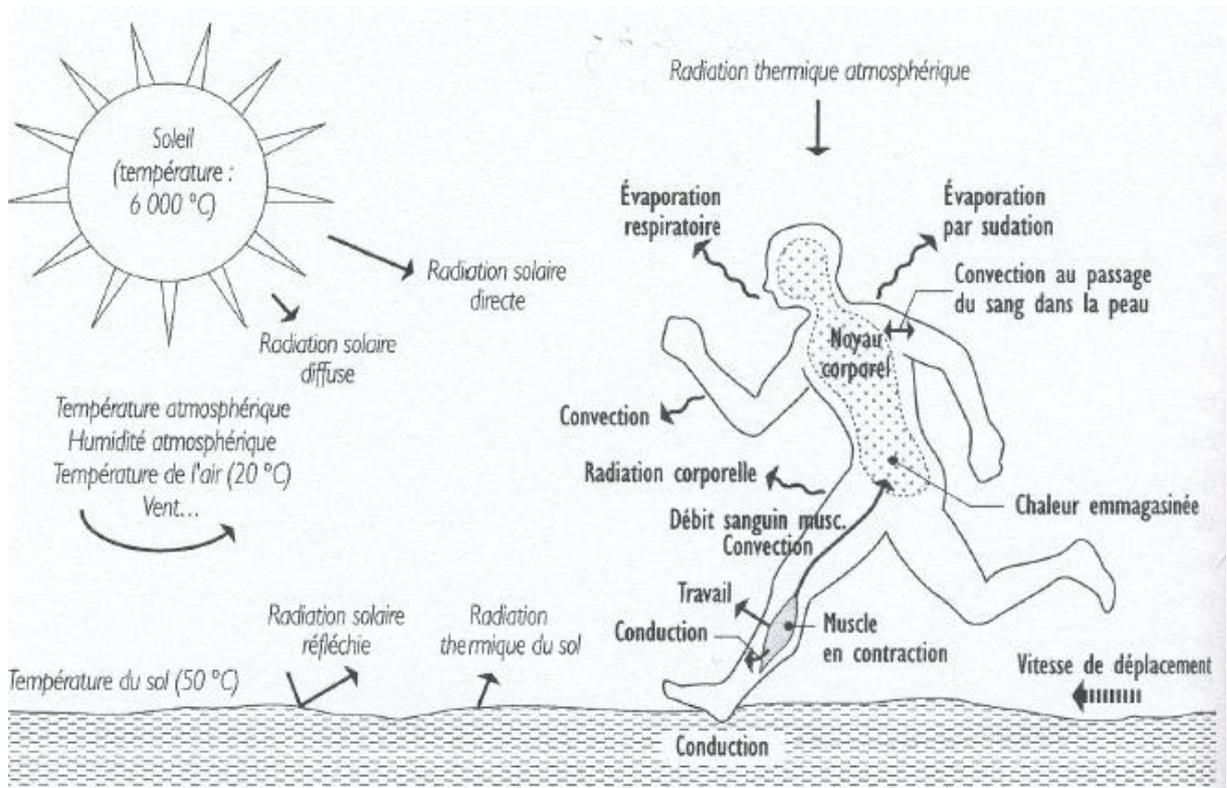
Le passage de sang chaud, circulant dans le tissu sous-cutané dont la température est moins élevée, permet aussi des pertes de chaleur par convection.

- Radiation

Le transfert de chaleur par radiations résulte d'un processus électromagnétique qui ne nécessite pas de contact direct entre la source et le receveur. Tout corps émet des radiations dans toutes les directions, dont l'importance augmente avec la température de sa surface. Il reçoit aussi le rayonnement des objets présents dans son environnement dont il absorbe une partie et réfléchit le reste.

Les transferts de chaleur sont schématisés chez l'homme dans la figure 4. Ils sont comparables à ceux que nous venons de décrire chez l'oiseau si ce n'est que l'oiseau ne sue pas mais perspire.

**Figure 4** : bilan des transferts de chaleur chez l'homme (Barré *et al.*, 2001)

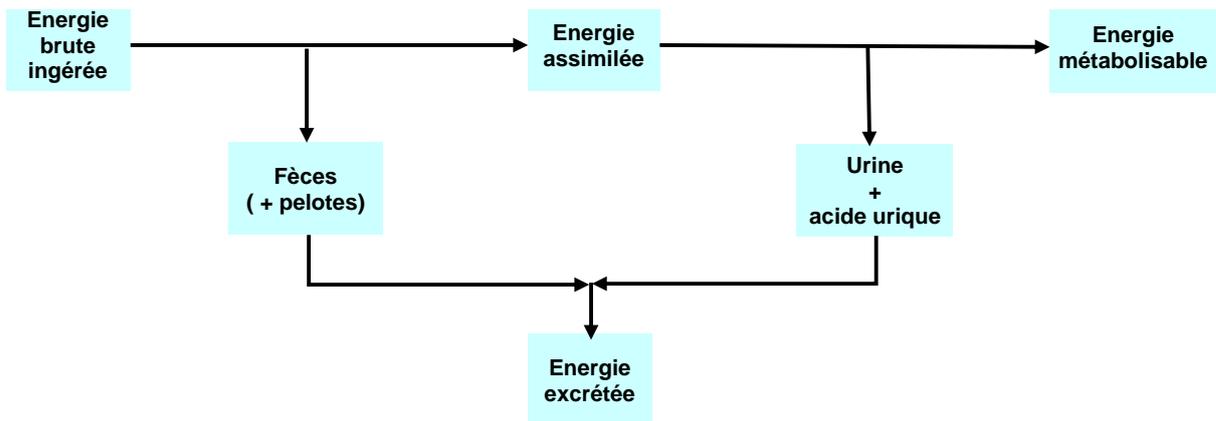


## B. Place de la thermorégulation dans la balance énergétique de l'oiseau [Blem dans Sturkie, 2000]

Comme le montre la figure 5, l'**énergie brute ingérée** (GEI = Gross Energy Intake) est la somme de l'**énergie métabolisable** (ME = metabolized energy) et de l'**énergie excrétée**. L'énergie métabolisable représente, pour un oiseau nourri à volonté, le coût total du métabolisme comprenant la thermorégulation, l'activité physique, les productions... L'énergie nécessaire pour les productions correspond à l'énergie allouée à la croissance, la reproduction, la constitution des réserves et la mue. L'énergie excrétée est la somme de l'énergie contenue dans les pelotes de réjection, l'urine, les fèces et l'acide urique.

L'énergie brute ingérée est obtenue en faisant le produit de la masse de nourriture ingérée par la chaleur de combustion de cette nourriture, c'est-à-dire l'énergie dégagée sous forme de chaleur par la réaction de combustion par l'oxygène.

**Figure 5:** rapport entre l'énergie ingérée et l'énergie métabolisée (Blem in Sturkie 2000)



L'efficacité avec laquelle l'oiseau utilise l'énergie ingérée (MEC = Metabolized energy Coefficient) est obtenue par :

$$\text{Equation n°4} \quad \text{MEC} = \frac{\text{ME}}{\text{GEI}}$$

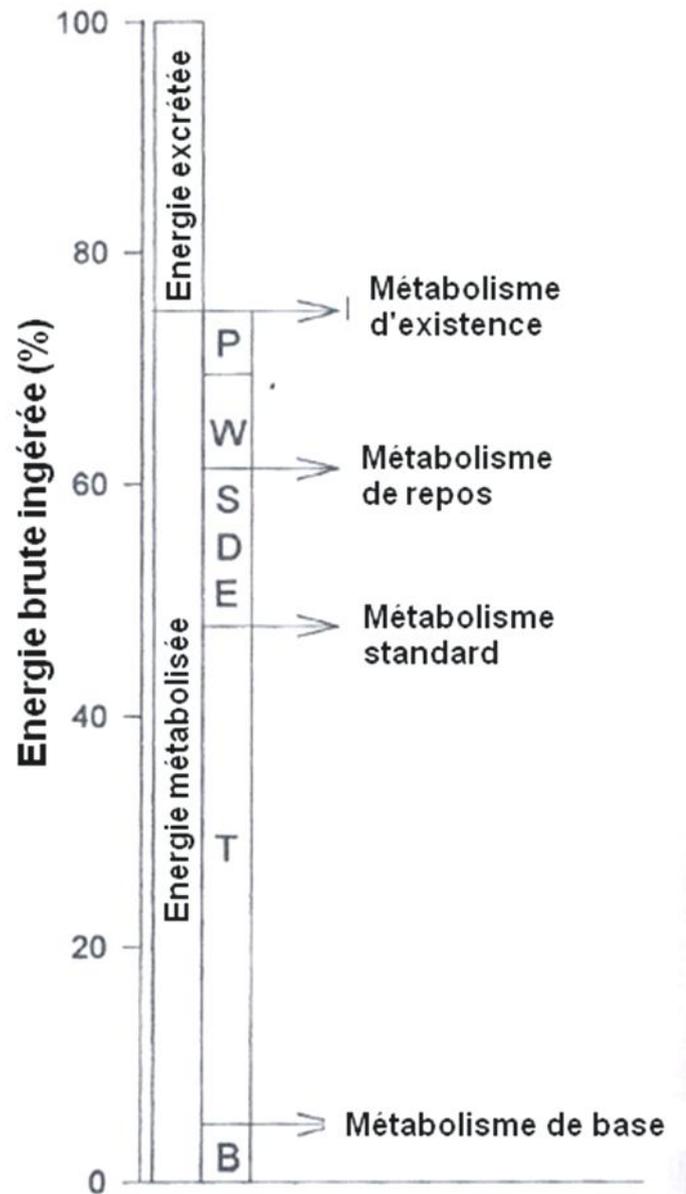
Elle est comprise entre 77,5% et 94,2% chez les Strigiformes (Blem dans Sturkie, 2000) et varie en fonction des espèces, des individus et de la température ambiante.

Le **métabolisme de base** (Basal Metabolic Rate, BMR) correspond à la dépense énergétique d'un animal éveillé, pendant sa période d'inactivité, après la fin de la digestion du bol alimentaire, soumis à une température ambiante  $T_a$  comprise dans sa zone de thermoneutralité.

Les conditions qui permettent de mesurer le métabolisme de base étant parfois difficiles à obtenir, en particulier la thermoneutralité, on travaille alors sur le métabolisme standard.

Le **métabolisme standard** (Standard Metabolic Rate, SMR) est la dépense énergétique d'un animal éveillé, durant sa période d'inactivité, après la fin de la digestion mais cette fois exposé à une  $T_a$  inférieure à  $T_{c \text{ inf}}$ . Comme le montre la figure 6, le métabolisme standard correspond au métabolisme de base auquel sont ajoutées les dépenses liées à la thermorégulation.

**Figure 6** : niveaux de dépense énergétique chez l'oiseau (Blem dans Sturkie, 2000)



B = métabolisme de base ; T = dépenses liées à la thermorégulation ; SDE = effet de la digestion sur le métabolisme; W = dépenses liées à la locomotion, à la chasse; P =production

Le **métabolisme de repos** (Resting Metabolic Rate, RMR) est la dépense énergétique d'un animal éveillé, durant sa période d'inactivité, pendant le repas. Comme le montre la figure 6, il correspond au métabolisme standard auquel sont ajoutées les dépenses liées à la digestion.

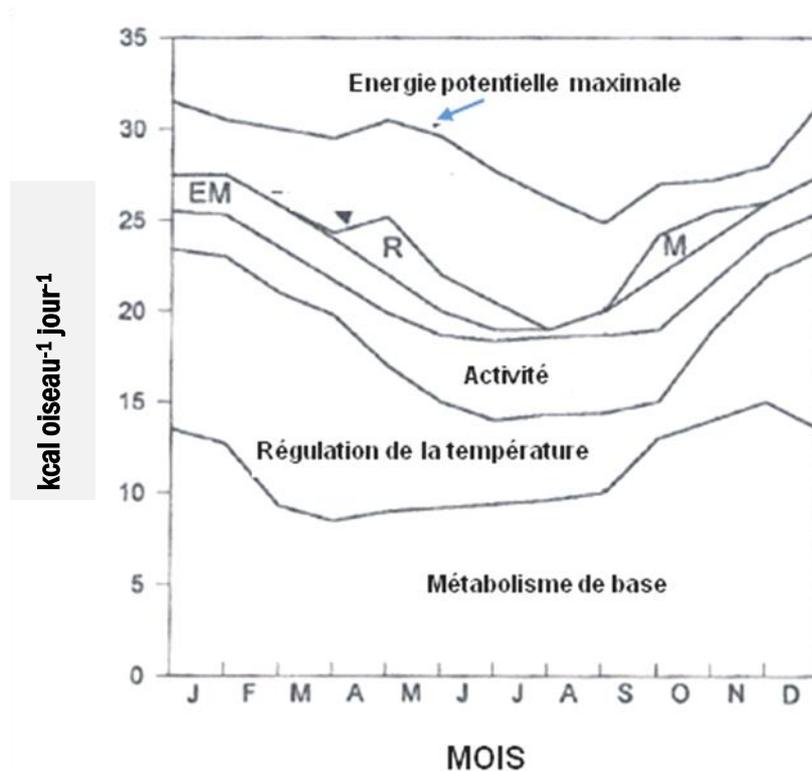
Le **métabolisme d'existence** correspond à l'ensemble des dépenses énergétiques de l'animal vivant en liberté. Il comprend, selon les périodes, des dépenses liées à la croissance, à la mue, à la constitution de réserves... Il correspond à l'utilisation de l'énergie métabolisable.

L'acclimatation est l'adaptation de l'animal aux variations de ses conditions de vie. La variation saisonnière du métabolisme de base que l'on observe en est un exemple (figure 7).

Elle met en œuvre des mécanismes d'adaptation thermique sur le long terme, probablement de nature hormonale. Elle explique aussi le fait que l'on observe, au sein d'une même espèce, une variation du métabolisme en fonction de la zone géographique étudiée.

Les différents taux métaboliques varient au cours de l'année ; ceci est lié en partie aux variations de températures ( $T_a$ ), au cycle de reproduction, aux périodes de mue (figure 7)...

**Figure 7** : variations saisonnières des niveaux de dépenses énergétiques chez l'oiseau (Blem dans Sturkie, 2000)



M = mue ; R = reproduction ; EM = constitution des réserves

Ainsi, le maintien de la température interne résulte d'une constante adaptation de la production et des transferts de chaleur aux variations des conditions environnementales.

## C. Principes de la thermorégulation chez les oiseaux

### 1. Les mécanismes de thermorégulation

#### a. L'oiseau face au froid [Dawson et Whittow dans Sturkie, 2000]

Les oiseaux peuvent être soumis à des  $T_a$  inférieures à leur  $T_{c\ inf}$  dans la majorité de leur zone de répartition. Il peut s'agir de froids nocturne, saisonnier ou climatique.

Au sein de la TNZ, quand  $T_a$  s'approche de  $T_{c \text{ inf}}$ , la thermolyse diminue grâce à des ajustements de l'isolation corporelle qui comprend l'isolation tissulaire et l'isolation conférée par le plumage. Ce dernier emprisonne autour de l'oiseau une couche d'air qui réduit la thermolyse par convection et diminue les pertes inhérentes à la conduction. Exposé au froid, les plumes de l'oiseau s'ébouriffent, c'est la **piloérection**. Ce mécanisme permet d'augmenter l'épaisseur de la couche d'air protectrice. Par ailleurs, le nombre de plumes augmente en hiver chez de nombreuses espèces sédentaires. Ainsi, l'acclimatation saisonnière permet une augmentation de l'isolation totale lorsque  $T_a$  diminue.

La diminution de la thermolyse peut se faire également en réduisant les échanges de chaleur liés à la circulation sanguine. Au niveau des extrémités dépourvues de plumes, les veines et les artères sont organisées en systèmes dits à **contre-courant**, de sorte que la circulation centrifuge représentée par le sang artériel réchauffe le sang veineux qui retourne en profondeur vers le cœur. Ainsi, le sang artériel se refroidit avant d'arriver en surface et occasionne moins de perte de chaleur à ce niveau (réduction de  $T_s - T_a$ ). On trouve également des anastomoses artério-veineuses cutanées : quand  $T_a$  diminue, une vasoconstriction se met en place, limitant les pertes de chaleur au niveau de la peau. Mais, pour que les extrémités ne gèlent pas, il se produit régulièrement des vasodilatations permettant de maintenir l'intégrité des tissus qui sont responsables de pertes de chaleur plus importantes.

La formation d'une couche graisseuse cutanée diminue la conductance des tissus et donc les pertes par conductivité. C'est un bon moyen d'isolation cependant plus long à mettre en place.

En dessous de  $T_{c \text{ inf}}$ , l'augmentation de la thermogénèse s'ajoute à la réduction de la thermolyse. Le foie et les viscères abdominaux, bien que présentant un métabolisme important ne sont capables d'accroître leur niveau de production calorique que dans une faible mesure. C'est le contraire pour les muscles squelettiques, qui de fait jouent un rôle très important dans la thermogénèse de régulation.

La plus grande partie de la thermogénèse induite par le froid peut être attribuée au frisson des muscles squelettiques, en particulier les muscles du vol (muscles *pectoralis* et *supracoracoïdeus*) qui représentent 15 à 25 % de la masse corporelle. Le frisson thermique est la première réaction physiologique au froid. La production de chaleur par le frisson peut atteindre 4 à 5 fois le métabolisme de base. Le frissonnement correspond à de brèves contractions musculaires asynchrones, sans mobilisation des membres, affectant différents groupes musculaires y compris antagonistes.

Lors du frissonnement, le besoin accru en dioxygène et en substrats nutritifs est satisfait par une vasodilatation locale. Aussi, quand le frisson se généralise et s'étend aux parties distales de la musculature, la chaleur produite par le frisson thermique est en partie perdue par l'accroissement des pertes de chaleur par convection au niveau des vaisseaux superficiels.

Une autre source de production de chaleur, de rendement plus faible cependant que le frisson, est la locomotion : 80 % de l'énergie investie dans cette activité est transformée en chaleur. Ce type de comportement est d'autant plus profitable à l'individu en hiver qu'il peut être associé à une recherche alimentaire. La production de chaleur liée à l'exercice musculaire peut se substituer partiellement ou totalement au mécanisme de thermogénèse. L'importance de cette substitution semblerait dépendre de l'espèce considérée mais aussi de  $T_a$  et de l'intensité de l'activité.

La digestion des aliments est accompagnée d'une thermogénèse qui, aussi minime soit-elle (en moyenne 10 % de l'énergie libérée par la digestion se fait sous forme de chaleur), permet

aussi de lutter contre le froid. Ainsi, d'une façon générale, les dépenses énergétiques contingentes (exercice, digestion...) participent à la thermogenèse de régulation.

Aucune recherche entreprise sur les oiseaux n'a pu mettre en évidence à ce jour l'existence d'un tissu adipeux brun ; il n'y a donc pas, chez les oiseaux, de thermogenèse sans frisson.

#### b. L'oiseau face au chaud [Marie, 1983]

Soumis à une  $T_a$  supérieure à  $T_{c\ sup}$ , l'oiseau rentre en polypnée thermique. Si le volume d'air expiré chaque minute augmente, le volume courant de chaque cycle respiratoire diminue. On appelle **espace mort anatomique** les voies respiratoires qui ne participent pas aux échanges gazeux avec le sang (trachée, bronches...). Alors qu'un volume courant normal occupe l'espace mort et les capillaires aériens (lieu des échanges gazeux avec le sang chez les oiseaux), le volume courant de l'oiseau en tachypnée remplit beaucoup moins de capillaires aériens. Ainsi, l'augmentation du volume ventilé par minute concerne principalement l'espace mort. Les échanges gazeux ne sont donc pas augmentés et l'oiseau ne souffre alors pas d'alcalose respiratoire. Par contre, la chaleur expirée et l'évaporation augmentent puisque l'air se réchauffe et s'humidifie au contact des muqueuses de l'espace mort anatomique.

La polypnée thermique est accompagnée, chez certaines espèces d'oiseaux dont fait partie la chouette effraie, de vibrations de la **membrane gulaire** (poche membraneuse dilatable que l'on observe sous la gorge de certaines espèces). La polypnée permet une évaporation à partir des muqueuses des cavités nasales, du buccopharynx et de la partie supérieure de la trachée. Les vibrations de la membrane gulaire, quant à elles, entraînent une évaporation à partir du buccopharynx et de la partie haute de l'œsophage. Ces deux techniques de dissipation de chaleur peuvent être synchrones, c'est le cas de la chouette effraie chez laquelle la fréquence varie de 245 à 285 par minute, ou asynchrones (Bartholomew *et al.*, 1968). La contribution des deux mécanismes à la perte de chaleur latente varie en fonction de l'espèce et de  $T_a$ . Quand  $T_a$  s'accroît légèrement, des vibrations de la membrane gulaire intermittentes, de faible amplitude et ne mettant en jeu qu'une partie des régions citées précédemment, se mettent en place. L'amplitude des mouvements et la surface de la région anatomique impliquée s'accroissent avec  $T_a$ .

## 2. Les mécanismes de contrôle de la thermorégulation [Marie, 1983]

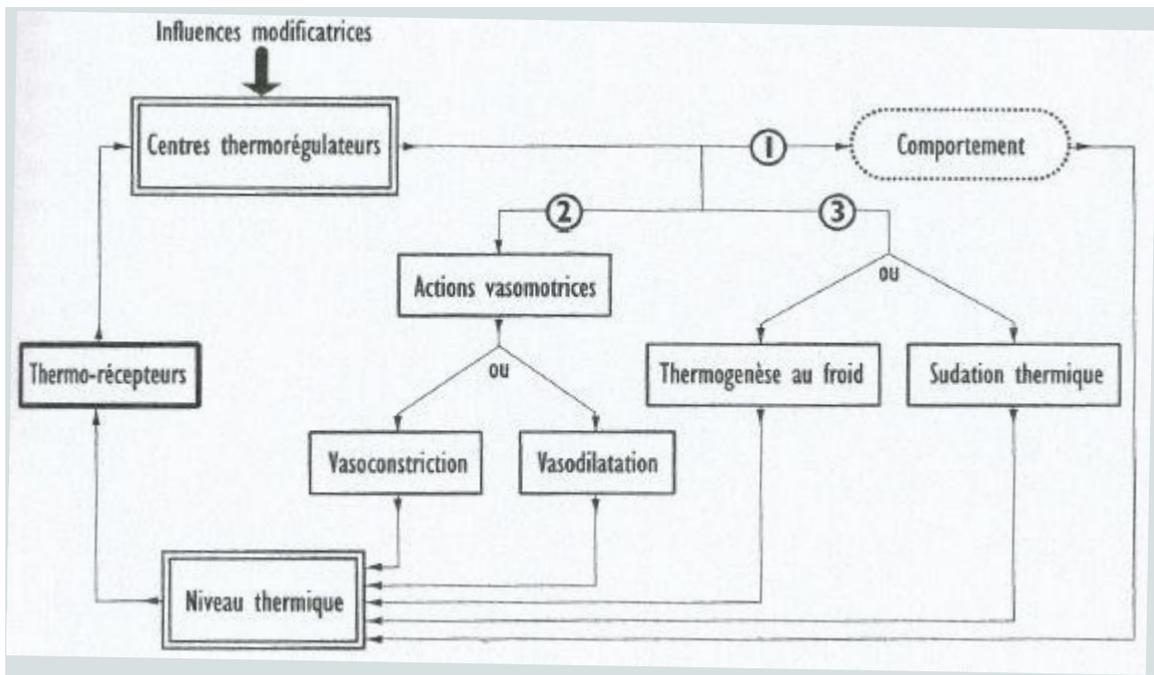
Chez les oiseaux, on trouve des récepteurs thermosensibles sur la langue, à la surface du corps, au niveau de la moelle épinière et dans la région hypothalamique préoptique. Ces récepteurs envoient les informations perçues vers le centre intégrateur. La région hypothalamique préoptique en plus de jouer un rôle de récepteur central thermosensible, est considérée comme le centre intégrateur (Dawson, 1982). Les signaux provenant des récepteurs périphériques et centraux y sont intégrés. Il en résulte une modulation de la thermogenèse, de l'isolation de la surface du corps donc du transfert de chaleur et des adaptations comportementales aux variations de  $T_a$ .

Les mécanismes du frisson thermique et de la polypnée thermique sont déclenchés principalement par les modifications de la température de la moelle épinière. Le noyau *mesencephalicus pars dorsalis* constitue le relais entre le centre de contrôle hypothalamique et l'appareil respiratoire, effecteur de la polypnée thermique.

L'augmentation de la température cutanée ne semble pas provoquer la polypnée thermique mais pourrait contribuer à la moduler lorsqu'elle est déjà mise en place.

Les récepteurs, les centres et les effecteurs forment une boucle d'autorégulation chez les endothermes (figure 8).

**Figure 8** : boucle de régulation de la température corporelle ( $T_b$ ) (Barré, 2001)



1, 2, 3 : ordre dans lequel se mettent en place les différents mécanismes de régulation

Les mécanismes hormonaux impliqués dans le contrôle de la thermorégulation sont mal compris chez les oiseaux.

### 3. Le comportement au service de la thermorégulation [Dawson et Whittow dans Sturkie, 2000]

Les endothermes mettent en œuvre les régulations physiques puis chimiques dont ils sont capables pour maintenir  $T_b$  constante une fois que les modifications de comportement seules sont devenues insuffisantes pour y parvenir (figure 8). Par son comportement, l'oiseau peut soustraire tout ou une partie de son corps aux conditions environnementales rigoureuses. Par exemple, la surface corporelle exposée peut varier considérablement avec l'attitude : l'oiseau soumis au froid se recroqueville et ébouriffe ses plumes, les contours de son corps ainsi arrondis laissent peu de prise aux mouvements de convection. Il s'assoit sur ses tarso-métatarses, repliant ses pattes sous les plumes de son ventre, au chaud. Au repos, la tête est cachée sous une aile ou sous les plumes du dos limitant les pertes de chaleur à ce niveau. Au chaud, au contraire, l'oiseau étend ses ailes au maximum : ainsi, il augmente la surface susceptible de perdre de la chaleur par convection.

En s'abritant, l'oiseau peut profiter d'un microclimat plus favorable.

#### 4. L'hypothermie contrôlée, un moyen d'économiser de l'énergie [Dawson et Whittow dans Sturkie, 2000]

Il existe différentes catégories d'hypothermie qui constituent autant d'adaptations au froid. La diminution du métabolisme en est responsable. Les seuils de déclenchements des mécanismes thermorégulateurs sont abaissés permettant ainsi une économie d'énergie.

McKechnie et Lovegrove (McKechnie et Lovegrove, 2002) décrivent les critères qui permettent selon eux de distinguer la torpeur de la légère hypothermie. Un oiseau entré en torpeur n'est plus capable de réagir aux *stimuli* extérieurs alors qu'un oiseau en simple hypothermie reste éveillé et attentif à son environnement. La différence entre la  $T_b$  normale et celle atteinte à son minimum est aussi un critère qui permet de discriminer ces deux états même si la limite n'est pas clairement définie. Cette différence est forte pour les oiseaux en torpeur et faible pour les oiseaux en hypothermie légère. Le pigeon vert (*Drepanoptila holosericea*), par exemple, qui pèse 200 grammes, voit sa température interne baisser de 37,7 °C à 24,8 °C lorsqu'il rentre en torpeur.

#### 5. Vol et thermorégulation [Marie, 1983]

La chaleur produite par l'oiseau au cours du vol est augmentée car le travail musculaire est très important.

D'après Marie (1983), les pertes de chaleur par convection sont favorisées pendant le vol par l'écartement des ailes par rapport au reste du corps (ce qui accroît la surface corporelle en contact avec l'air) et par les mouvements de propulsion de l'oiseau (augmentant l'intensité des mouvements de l'air sur la peau). A cela s'ajoute le fait que la conductance est augmentée par la vasodilatation périphérique nécessaire au bon fonctionnement musculaire. En revanche, la dissipation de chaleur par évaporation est faible lors de vols en milieu tempéré du fait de l'hygrométrie ambiante.  $T_b$  subit une hausse d'en moyenne 1,5 à 2,6°C pendant le vol.

#### 6. Mise en place de la thermorégulation chez le poussin [Dawson et Whittow dans Sturkie, 2000]

On distingue schématiquement, du point de vue du développement, deux catégories d'oiseaux. Les poussins des espèces nidifuges ou précoces naissent couverts de duvet, les yeux ouverts et sont capables de se déplacer immédiatement après l'éclosion pour suivre leurs parents. Ils disposent de capacités de thermorégulation relativement efficaces dès ce stade. Au contraire, les poussins des espèces nidicoles ou altriciales naissent pratiquement nus et aveugles. Leurs aptitudes à réguler leur température corporelle sont faibles et dépassées dès lors que  $T_a$  devient inférieure à 35°C ou supérieure à 40°C. Il existe néanmoins de nombreuses classes intermédiaires entre ces deux catégories extrêmes (figure 9).

**Figure 9** : critères de classification en espèces altriciales ou précoces (Durant, 2000)

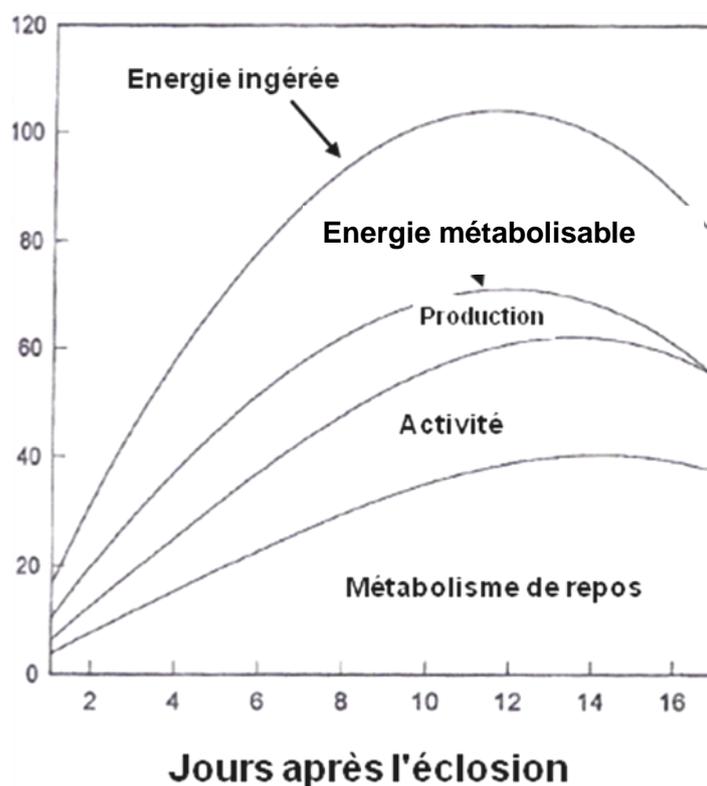
Développement		Poussins			Parents		Exemples
		Duvet	Yeux	Mobilité	Nourrissage	Soin	
Précoce	1	○	○	○	○	○	Mégapodes
	2	○	○	○	○	●	Canards
	3	○	○	○	○	●	Cailles
	4	○	○	○	◐	●	Grèbes
Semi-précoces		○	○	◐	●	●	Goélands, Sternes
Semi-altricial	1	○	○	●	●	●	Hérons, Faucons,
	2	○	●	●	●	●	Chouettes
Altricial		●	●	●	●	●	Passereaux

Cercle plein : poussin dépendant de ses parents par rapport au critère considéré

Cercle vide : poussin indépendant par rapport au critère considéré

Considérons maintenant le cas des espèces nidicoles dont fait partie la chouette effraie. Les oisillons nouvellement éclos sont totalement dépendants de la chaleur parentale. Ils vocalisent dès lors que  $T_b$  diminue. On observe souvent une phase de croissance rapide avant l'instauration d'une thermorégulation efficace. En grandissant, le rapport surface sur volume diminue. Ainsi, la surface par laquelle la chaleur se dissipe augmente moins vite que le volume des tissus qui produisent la chaleur (muscle, foie...). Avec l'âge, l'activité du poussin augmente également à l'instar du métabolisme de repos qui comprend notamment l'énergie allouée à la thermorégulation (figure 10).

**Figure 10** : évolution des taux métaboliques du poussin avec l'exemple d'un passerin après l'éclosion (Dawson et Whittow dans Sturkie, 2000)



Taux métaboliques exprimés en kJ/jour

L'ordre de développement des différents organes est important pour la thermorégulation : les muscles squelettiques jouent un rôle majeur car l'acquisition de la thermorégulation se traduit par la capacité des muscles pectoraux à frissonner. L'apparition du plumage, plus tardive, permet de réduire les pertes de chaleur.

A tout âge, lors d'une exposition au froid, les oisillons, s'ils sont plusieurs au nid, se rassemblent en groupes compacts même si cela arrive plus fréquemment chez les très jeunes. On parle de comportement thermorégulateur social.

Au contraire de la réponse aux basses températures, l'oisillon peut s'adapter à un environnement chaud dès l'éclosion. Ceci représente un réel intérêt dans la mesure où il est plus difficile pour les parents de refroidir leurs petits que de les réchauffer. Exposé à la chaleur, le poussin respire alors le bec ouvert et halète.

**La thermorégulation de la chouette effraie suit les principes généraux communs à la physiologie des oiseaux mais elle présente des caractéristiques qui sont propres à l'espèce, en rapport avec son mode de vie très particulier.**

## II. La chouette effraie, un petit rapace sédentaire très particulier

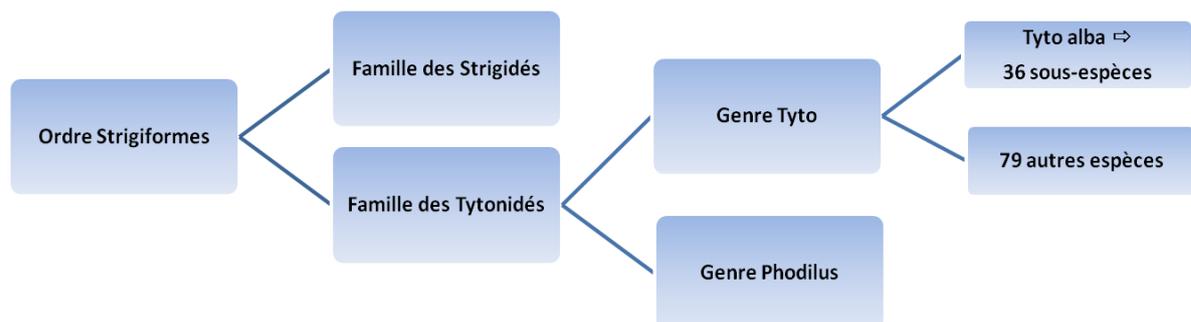
La chouette effraie partage des caractéristiques communes avec l'ensemble des rapaces mais elle se distingue nettement des autres espèces par sa reproduction, son régime alimentaire et sa mortalité.

### A. Les chouettes effraies dans le monde

#### 1. Classification phylogénétique [Vallée, 1999]

La classification phylogénétique fait de la chouette effraie un cas à part dans le monde des rapaces. Ces derniers constituent un groupe très hétérogène au niveau systématique, regroupant trois ordres différents : les Accipitriformes, les Falconiformes et les Strigiformes. Les systématiciens ont séparé les Tytonidés des autres nocturnes (Strigidés) en considérant qu'ils présentaient des caractéristiques propres : masque facial très développé, longues pattes bien visibles car non cachées dans le plumage ventral (figure 11)...

**Figure 11** : place de *Tyto alba* dans l'ordre des Strigiformes (d'après la classification de Sibley et Monroe, 1990)



Parmi les 36 sous espèces de *Tyto alba* répertoriées, on en trouve trois en Europe.

*Tyto alba ernesti*, la moins commune, occupe la Corse et la Sardaigne (Italie). Elle possède un plumage d'un blanc presque immaculé.

La sous-espèce *Tyto alba guttata* dont le plumage tend vers une teinte rousse parsemé de points gris (photographie 1) occupe l'est de la France et l'Europe centrale.

**Photographie 1** : *Tyto alba guttata*



(Vallée, 1999)

*Tyto alba alba* possède un poitrail blanc avec quelques taches grises éparées sur les ailes et le dos (photographie 2). Elle se cantonne aux régions océaniques et méditerranéennes : Grande-Bretagne, France...

**Photographie 2** : *Tyto alba alba* (Vallée, 1999)



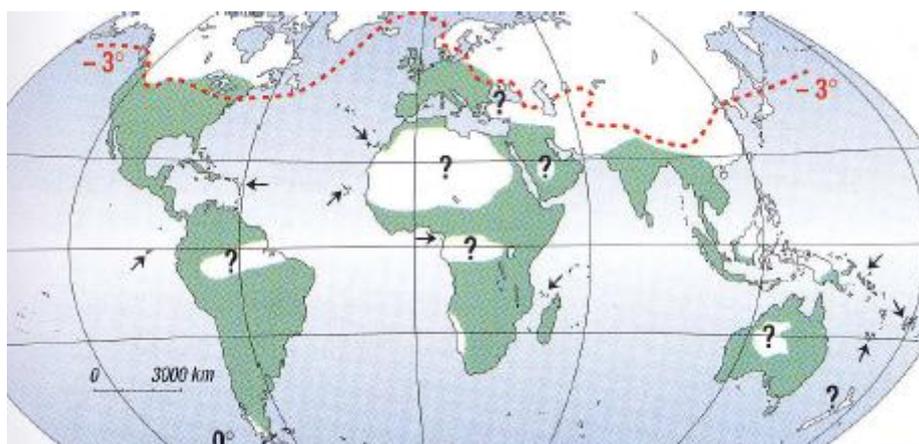
Dans l'ouest de la France, on rencontre quasi-exclusivement *Tyto alba alba* tandis que dans le nord est de la France, en Allemagne et en Belgique, on trouve à la fois *Tyto alba alba* et *Tyto alba guttata* mais aussi des chouettes dont le plumage est de couleur intermédiaire. En effet dans ces régions, les chouettes effraies font plus que cohabiter : la sous-espèce n'intervient



## 2. Répartition mondiale [Vallée, 1999]

La chouette effraie est l'un des oiseaux terrestres dont l'aire de répartition est la plus étendue. C'est par ailleurs la chouette la plus répandue sur terre. On la trouve sur tous les continents, l'Antarctique mis à part. Sa répartition est conforme à ses préférences climatiques. En effet, on retrouve assez bien les limites de sa répartition mondiale en sélectionnant les zones où le climat n'est pas trop froid : la température moyenne du mois le plus froid de l'année (janvier dans l'hémisphère nord) doit être supérieure ou égale à  $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Au nord de cet isotherme, on ne trouve plus de chouette effraie. C'est un oiseau adapté au climat chaud : on le trouve, en effet, dans certaines zones désertiques (figure 13).

**Figure 13** : répartition mondiale de la chouette effraie (Vallée, 1999)



## B. Ecophysiologie de la chouette effraie

### 1. Alimentation

#### a. Technique de chasse [Vallée, 1999]

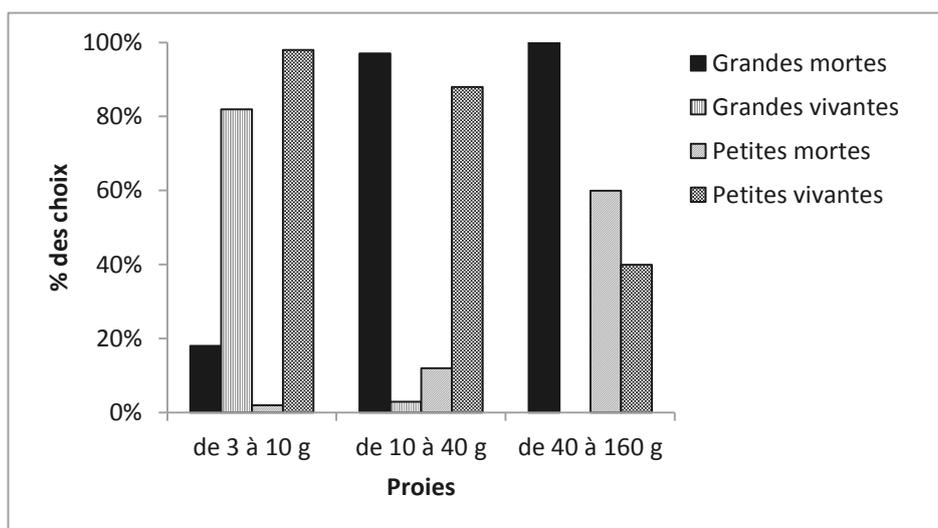
Le terme de « charge alaire » désigne le rapport entre la masse corporelle de l'oiseau et la surface de ses ailes. Plus la charge alaire est faible et plus l'oiseau peut voler lentement. Parmi les chasseurs de milieu ouvert, la chouette effraie est celui dont la charge alaire est la plus faible ( $0,25\text{ g/cm}^2$  contre  $0,28\text{ g/cm}^2$  pour le hibou moyen-duc par exemple) : ses ailes sont longues et assez larges. Elle peut donc patrouiller lentement et à faible altitude (1 à 5 m) au dessus de son territoire de chasse. Les rapaces à charge alaire plus élevée, comme le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), ont un vol trop rapide pour ce type de chasse. A faible hauteur, ils n'auraient pas le temps de détecter une éventuelle proie tant leur vitesse est importante.

La chouette effraie est aidée dans sa recherche alimentaire par une ouïe très bien développée. Elle chasse face au vent pour ralentir davantage son vol et pour mieux réceptionner les sons. La chasse en vol consomme de l'énergie. Les effraies ne peuvent donc pas la pratiquer trop longtemps. Elles se perchent donc aussi, le plus souvent sur des poteaux de clôture, à l'affût de la moindre proie.

La chouette effraie paraît chasser en vol intensément en début de nuit pour s'assurer un premier repas et profiter de l'activité de ses proies. Ensuite, une partie de la nuit est consacrée à la chasse à l'affût. Il peut lui arriver de sortir le jour : ce comportement est variable d'un individu à un autre et ce phénomène semble s'accroître lorsque la nourriture se fait rare ou que la nuit est trop courte (photopériode estivale).

La stratégie de chasse de la chouette effraie dépendrait à la fois du temps et de l'énergie investis dans la recherche et la capture des proies ainsi que de la valeur nutritive de la proie comme l'a montré Ille sur 11 *Tyto alba guttata* captives (Ille, 1991). L'expérience a consisté à proposer des proies (*Mus musculus* et *Rattus norvegicus*) de tailles différentes, vivantes ou mortes à la chouette et à étudier ses choix. Une grosse proie est plus facile à détecter, elle apporte plus d'énergie et réduit le nombre de chasses nécessaires. En revanche, elle est plus difficile à tuer, transporter, dépecer (obligatoire avec les grosses proies alors que d'ordinaire la chouette effraie avale ses proies entières), elle se défend, faisant courir un danger au rapace. Dans des conditions expérimentales contrôlées, la chouette effraie choisissait les plus petites proies lorsque des animaux de différentes tailles lui étaient proposés vivants et des moyennes lorsque les proies lui étaient proposées mortes (figure 14).

**Figure 14** : pourcentage de proies choisies par *Tyto alba guttata* en fonction du poids et de l'activité des proies proposées dans un cadre expérimental (Ille, 1991)



#### b. Régime alimentaire

Les micromammifères constituent l'alimentation principale de la chouette effraie représentant plus de 70 % du poids quotidien ingéré (Taylor, 1994 dans Durant, 2000). Son régime est assez spécialisé ; elle consomme très peu d'oiseaux. Chassant préférentiellement en milieu ouvert (champ, prairie et pâturage), le campagnol des champs (*Microtus arvalis*) est l'espèce la plus représentée dans son régime alimentaire, suivi du campagnol agreste (*Microtus agrestis*), du mulot sylvestre (*Apodemus sylvestris*) et du mulot à collier (*Apodemus flavicollis*). Les insectivores sont considérés comme des proies secondaires à l'instar de la musaraigne carrelée (*Sorex araneus*) mais ils peuvent devenir des proies principales lors du

déclin cyclique des populations de campagnols qui intervient tous les 3-4 ans (Spitz, 1977 et Taylor, 1992 dans Vallée, 1999).

Roulin (2004a) suppose que les variations de la coloration du plumage des chouettes effraies leur confèrent un avantage pour la chasse dans les zones où le croisement des sous-espèces est effectif : les proies les identifieraient plus difficilement comme prédateurs.

### c. Digestion

L'œsophage des oiseaux carnivores est plus large que celui des autres oiseaux, mais à l'inverse, leur tube digestif est plus court (Duke, 1997). Parmi les carnivores, le charognard a un intestin plus long que celui du chasseur. Il semble que l'efficacité digestive soit corrélée positivement à la longueur de l'intestin (Barton et Houston, 1993). Le chasseur compense donc son handicap en se nourrissant de proies plus riches en énergie.

La chouette effraie est un chasseur actif ; la faible longueur de son intestin peut être considérée comme un avantage dans la mesure où cela lui permet d'être plus légère pour le vol. Il existe probablement un bon compromis : un tube digestif suffisamment long pour assurer une bonne digestion et suffisamment court pour ne pas trop alourdir le vol.

L'efficacité digestive de la chouette effraie a été estimée entre 77,5 et 79,4 % (étude menée sur des souris de laboratoire, *Mus musculus*). A 20°C, cette modeste efficacité n'est pas un handicap dans la mesure où la chouette effraie peut augmenter son effort de chasse pour la compenser. En revanche, à 0 °C, la disponibilité des proies n'est plus suffisante pour compenser cette efficacité digestive relativement faible.

Une fois la digestion effectuée, la chouette effraie rejette une pelote formée de débris non digestibles (poils, os). Guérin (Guérin, 1928 dans McNab, 2009) précise qu'elle régurgite en moyenne 2 pelotes par jour : une au début de la nuit dans son territoire de chasse et une en fin de nuit sous son site de repos.

D'après Duke *et al.* (1975), le pH gastrique des Strigiformes (2,35) est beaucoup plus basique que celui des Falconiformes (1,6). Ceci explique le fait que des os soient retrouvés dans les pelotes des chouettes mais pas dans celles des faucons crécerelles. Par contre, la protéolyse et l'efficacité avec laquelle ils utilisent l'énergie contenue dans leurs proies (MEC) (Kirkwood, 1979) sont similaires dans les deux ordres.

### d. Consommation quotidienne

L'étude réalisée par Marti (1973) avait pour objectif de mesurer la consommation quotidienne de proies et la production de pelotes de la chouette effraie. L'expérience a été menée sur des oiseaux captifs dont l'activité est de ce fait limitée. La femelle effraie mange en moyenne 60,5 g par jour, ce qui correspond à la consommation quotidienne moyenne du Grand-duc de Virginie (*Bubo virginianus*) deux fois plus lourd. Du fait du besoin énergétique lié à ses activités physiques, Marti estime que les effraies sauvages mangent plus que les captives soit environ 110 g/jour.

## 2. Les abris

La chouette effraie est une espèce cavernicole. Pendant la journée, elle se repose dans un abri soit un grenier, une grange, un clocher, un arbre creux... En Europe continentale, elle profite davantage des structures humaines qu'en Grande-Bretagne par exemple (Johnson, 1994). Elle a ses habitudes, le reposoir diurne en fait partie : c'est le même d'un jour à l'autre et l'on retrouve dessous de nombreuses fientes et pelotes de réjection. Elle possède aussi des gîtes de substitution qu'elle utilise si elle est dérangée à l'abri principal.

Klein *et al.* (2007) évoquent le fait que les nichoirs mis à disposition par les scientifiques semblent avoir un effet néfaste sur le succès reproducteur de la chouette effraie ; soit tout le contraire de ce pourquoi ils ont été installés. En effet, les nichoirs installés pour compenser la destruction des sites de nidification naturels seraient corrélés avec une moindre survie à court terme des jeunes par rapport aux jeunes élevés dans des bâtiments. Il évoque l'hypothèse selon laquelle le confinement de cet abri empêcherait l'apprentissage du vol auquel s'adonnent les poussins sous les toits par exemple. Même s'ils reconnaissent que mieux vaut des nichoirs peu efficaces que pas de nichoir du tout, peut-être faudra-t-il à l'avenir concevoir des nichoirs plus adaptés pour la pérennité de l'espèce.

## 3. Une reproduction particulièrement efficace

La reproduction, au centre du cycle de vie des animaux, représente un véritable enjeu énergétique pour les oiseaux. Il est indispensable de connaître son déroulement chez la chouette effraie pour comprendre pourquoi la thermorégulation y tient un rôle important.

### a. Une prolificité exceptionnelle

Parmi les rapaces diurnes et nocturnes européens, la chouette effraie présente une stratégie de reproduction très particulière. Tout d'abord, l'âge de la première reproduction est estimé à 1,06 an en moyenne (Marti, 1997). A cette faculté de se reproduire précocement s'ajoute le fait qu'en Europe, la chouette effraie est la seule, parmi tous les rapaces nocturnes, à connaître une reproduction aussi prolifique. En effet, les années favorables, elle peut effectuer deux nichées successives, exceptionnellement trois. Il est intéressant de noter que cette faculté est exploitée surtout dans le nord de sa zone de répartition (Vallée, 1999). De plus, elle pond en général de 3 à 8 œufs avec une amplitude maximale de 2 à 18 œufs (Taylor, 1994 dans Vallée, 1999). Quand deux nichées se succèdent (10 % des cas), la première ponte comprend en moyenne 4 à 7 œufs et la seconde 6 à 9. Quand on compare le nombre de jeunes élevés jusqu'à l'envol par an et par un couple chez quelques rapaces européens, on comprend à quel point la chouette effraie se distingue des autres par sa grande prolificité (figure 15).

**Figure 15** : performances moyennes de reproduction pour différentes espèces de rapaces en Europe (Vallée, 1999)

<i>Espèce</i>	<i>Nombre de nichées par an et par couple nicheur</i>	<i>Nombre d'œufs par ponte</i>	<i>Nombre de jeunes élevés par an et par couple nicheur jusqu'au départ du nid</i>	<i>Âge des jeunes lors du départ du nid (semaines)</i>	<i>Âge de début des vols (semaines)</i>
<i>Effraie</i>	1 ou 2	3 à 8	2 à 8	9 à 10	9 à 10
<i>Hulotte</i>	1	2 à 7	1 à 5	4 à 5	7
<i>Moyen duc</i>	1	2 à 7	1 à 4	3	5
<i>Chevêche</i>	1	3 à 5	1 à 4	4 à 5	5 à 6
<i>Crécerelle</i>	1	4 à 6	1 à 4	4 à 5	4 à 5
<i>Busard St-Martin</i>	1	4 à 5	1 à 4	4 à 5	4 à 5
<i>Buse variable</i>	1	2 à 3	2	6 à 7	6 à 7

La chouette effraie présente une stratégie démographique qualifiée de type « r » par les spécialistes : mortalité importante, faible espérance de vie, maturité sexuelle précoce, fécondité élevée, fortes fluctuations de population. Elle se distingue des espèces à stratégie « K » caractérisée par une faible mortalité, une maturité sexuelle tardive, et une reproduction peu prolifique (Pianka, 1970 dans Durant, 2000).

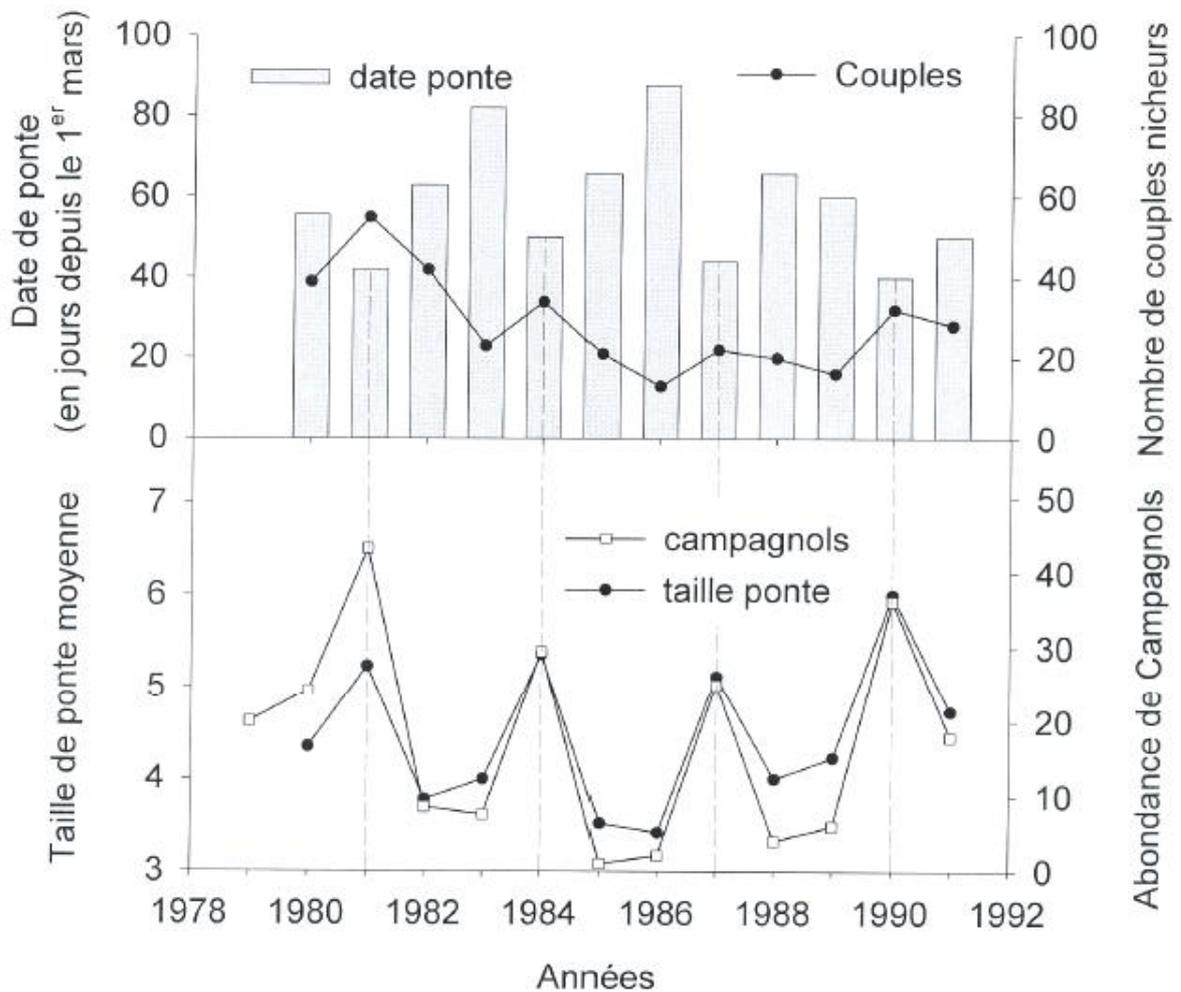
b. « Décision » de ponte [Durant, 2000]

La chouette effraie est considérée comme un **reproducteur sur le revenu** (« income breeder »), c'est-à-dire qu'elle n'accumule pas de réserves avant la période de reproduction, la prise alimentaire étant ajustée chaque jour aux besoins journaliers liés en partie à la reproduction. A cette stratégie s'oppose celle des **reproducteurs sur capital** (« capital breeder »).

Chez les reproducteurs sur le revenu, la « décision » de ponte semble être prise après avoir évalué la qualité du milieu (abondance de micromammifères, conditions climatiques...). La femelle astreinte au nid ne peut évaluer cet environnement qu'au travers de son partenaire, des proies qu'il ramène au nid qui dépendent à la fois des conditions environnementales mais aussi des qualités de chasseur du mâle.

D'une manière générale, plus les conditions environnementales (climat et abondance de proies) sont mauvaises, plus la reproduction est tardive et moins elle est efficace (figure 16 et tableau 1).

**Figure 16** : variations des caractéristiques de la reproduction de la chouette effraie *Tyto alba* en fonction des variations de la population de campagnols (Taylor, 1994 dans Durant, 2000)



Etude menée en Ecosse

On observe en effet que le nombre d'œufs pondus par nichée et le nombre de couple nicheurs suivent exactement les fluctuations de la population de campagnols. La taille moyenne de la ponte est reliée de façon linéaire à l'abondance des proies ( $r = 0,87$  et  $p < 0,001$ ). On constate également que les années d'abondance pour les chouettes effraies correspondent aux années où les pontes sont les plus précoces.

**Tableau 1** : influence de la disponibilité en proies sur le succès reproducteur de la chouette effraie *Tyto alba* de 1965 à 1971 dans le Welder Wildlife refuge (Otteni *et al.*, 1972)

Succès reproduction	En moyenne sur 3 années d'abondance en proies	En moyenne sur 4 années de faible disponibilité en proies
Nombre de couples reproducteurs	14	11,5
Taille moyenne de la nichée	5	4,4
Nombre de jeunes à l'envol par couple	2,5	1

La date de ponte est un compromis : elle doit être suffisamment tardive dans la saison pour que les proies soient redevenues abondantes au moment où la demande énergétique de la nichée est maximale, c'est-à-dire pendant la seconde moitié de l'élevage, mais elle doit être aussi assez précoce pour que les jeunes soient suffisamment autonomes et que les parents puissent reconstituer leurs réserves avant l'hiver. La photopériode semble aussi avoir son influence sur la date de ponte. Tous ces facteurs délimitent une fenêtre de reproduction, c'est-à-dire l'intervalle de temps pendant lequel il est possible de se reproduire. En général, les premières pontes sont situées, en France, autour des mois d'avril et de mai. Quand deux nichées se succèdent, la première ponte est plus précoce (février, mars), ainsi la seconde nichée peut s'envoler et apprendre à chasser avant le début de l'hiver. Quelques rares nichées ont été observées en automne et même en hiver : exemple d'une nichée de *Tyto alba pratincola* dans l'état du Delaware aux Etats-Unis d'Amérique en janvier (Poole, 1930). La seconde ponte est habituellement déposée une centaine de jours après la première, ce qui implique que les œufs se développent dans l'ovaire de la femelle pendant la période d'élevage au nid des poussins de la première ponte. Ce recouvrement des nichées, quand les couples se reproduisent deux fois par an (10 % des cas), participe à la grande prolificité de l'espèce.

Le poids de la femelle commence à augmenter 30 à 40 jours avant le début de la ponte. Il atteint son maximum au moment de la première oviposition (soit 20 % de plus que le poids initial) puis décroît lentement ensuite. Cette prise de poids est due au développement des organes reproducteurs, à la formation des œufs et à l'augmentation de l'hydratation des tissus. Cette accumulation d'eau est liée à l'intensification des synthèses protéiques qui accompagnent le développement de l'appareil reproducteur et la formation des œufs. Ces réserves aqueuses sont maintenues pendant toute l'incubation pour être finalement utilisées quelques jours avant la première sortie en chasse de la femelle. Ceci est un avantage dans la mesure où cette surcharge pondérale l'handicaperait fortement si elle devait chasser avec ce surpoids.

#### c. Formation des œufs [Durant, 2000]

La formation des œufs est considérée comme l'une des étapes les plus stressantes d'un point de vue énergétique pendant la reproduction.

Les œufs des espèces nidicoles sont petits et possèdent peu de vitellus à la différence de ceux des espèces nidifuges. Il a été calculé que l'œuf de la chouette effraie devrait peser 25 g, au

lieu des 18 g mesuré en réalité, si le *ratio* du poids de l'œuf sur le poids de la femelle était le même que chez les espèces européennes proches phylogénétiquement comme la chouette hulotte. Cette petite taille serait une adaptation permettant à la femelle effraie de pondre plus d'œufs. En revanche, elle est certainement responsable du fait que les poussins sont moins développés à l'éclosion entraînant une durée d'élevage plus longue.

Un œuf de chouette effraie de 18 g se compose au moment de la ponte de 77 % d'eau, 9 % de protéines, 8 % de minéraux et 6 % de lipides. En tenant compte de la composition des œufs et de leur temps de synthèse, on constate que la source de l'énergie et de la plupart des nutriments nécessaires à leur formation est la prise alimentaire quotidienne uniquement (Durant *et al.*, 2000). Le contenu énergétique total de l'œuf est de 65 kJ représentant 29 % du métabolisme de base chez les Strigiformes, et cela sans compter le coût des synthèses. De plus, la dépense en énergie que cela représente pour la femelle est à multiplier par le nombre d'œufs pondus. Néanmoins, l'investissement énergétique est étalé dans le temps puisque tous les œufs ne sont pas synthétisés simultanément. Enfin, la diminution de l'implication de la femelle dans les activités comme la chasse réduit de façon importante sa dépense énergétique quotidienne puisqu'à partir d'une dizaine de jours avant la ponte, la femelle passe pratiquement tout son temps au nid. On observe en effet un partage des tâches entre les deux sexes. Le mâle, qui est généralement plus petit et léger, assure, dès la préparation à la ponte, le nourrissage de la femelle restée au nid.

#### d. Déroulement de la ponte [Durant, 2000]

Les œufs sont pondus à intervalles réguliers de 2 ou 3 jours. Comme tous les rapaces, la femelle effraie couve assidûment dès la ponte du premier œuf. Quelques jours auparavant, elle a perdu les plumes sur une zone bien délimitée sur le ventre qui devient très vascularisée : la plaque incubatrice.

Les œufs ne sont pas déposés à même le sol : les débris de pelotes de réjection accumulés parfois depuis des années peuvent constituer une couche feutrée isolante. Certaines chouettes effraies ont été observées broyant des pelotes plus récentes pour en tapisser le sol. Par ailleurs, pendant la période prénuptiale, le mâle attire la femelle en creusant une légère dépression dans le sol avec ses serres. Ce creux est cependant peu marqué et reste éloigné du traditionnel nid en coupe.

Pendant l'incubation, la femelle ne quitte son nid que 3 ou 4 fois par jour pour s'étirer, se lisser les plumes et aller expulser ses fientes. Elle ne s'absente à chaque fois que 5 à 15 minutes et ne va pas chasser.

Les œufs éclosent en moyenne dans 70 à 80 % des cas. Chacun est couvé de 30 à 34 jours avant d'éclore. Puisque les œufs éclosent à 2 jours d'intervalle les uns des autres, il se produit un décalage de l'âge des poussins dans une même nichée : les chouettes effraies produisent des **nichées asynchrones**. Plus la taille de la ponte est importante, plus la différence de développement entre le premier et le dernier éclos est marquée et ceci d'autant plus que les aînés bénéficient d'un meilleur approvisionnement en nourriture.

Dans le cas d'une diminution de la disponibilité alimentaire, si les naissances étaient simultanées, le peu de nourriture rapporté au nid serait réparti sur toute la nichée : aucun jeune ne serait privilégié, et la plupart périraient. Or, dans ces mêmes conditions, dans les nichées asynchrones, le poussin le moins développé (en général le plus jeune) meurt de faim permettant aux autres poussins de survivre car les aînés, favorisés, sont nourris en premier et

les plus jeunes seulement une fois les plus vieux rassasiés. L'asynchronie des éclosions serait donc une stratégie avantageuse chez les espèces pour lesquelles la disponibilité en proies est imprévisible.

#### e. Nourrissage des poussins

Le mâle chasse toute la nuit pour les poussins et la femelle, sans manger, minimisant ainsi le coût de la chasse en diminuant le coût énergétique du vol. Il fait un unique repas en fin de nuit (Giraudoux *et al.*, 1990).

Les poussins sont nourris avec des proies plus lourdes en fin de période d'élevage. Il reste à déterminer si cela est dû à un changement de zone de chasse du mâle, à une modification du peuplement de la zone de chasse, à une augmentation de la masse de proies consécutive à la croissance de la génération ou à une ségrégation des proies en fonction de leur masse et de l'âge des poussins (Handrich *et al.*, 1990).

Les ornithologues ont remarqué une accumulation de proies mortes dans le nid des effraies. Deux hypothèses ont été formulées pour expliquer ceci : constitution de réserves si les proies venaient à manquer ou bien réserves permettant aux poussins de manger tout au long de la journée alors que la chasse est uniquement nocturne (Roulin, 2004b).

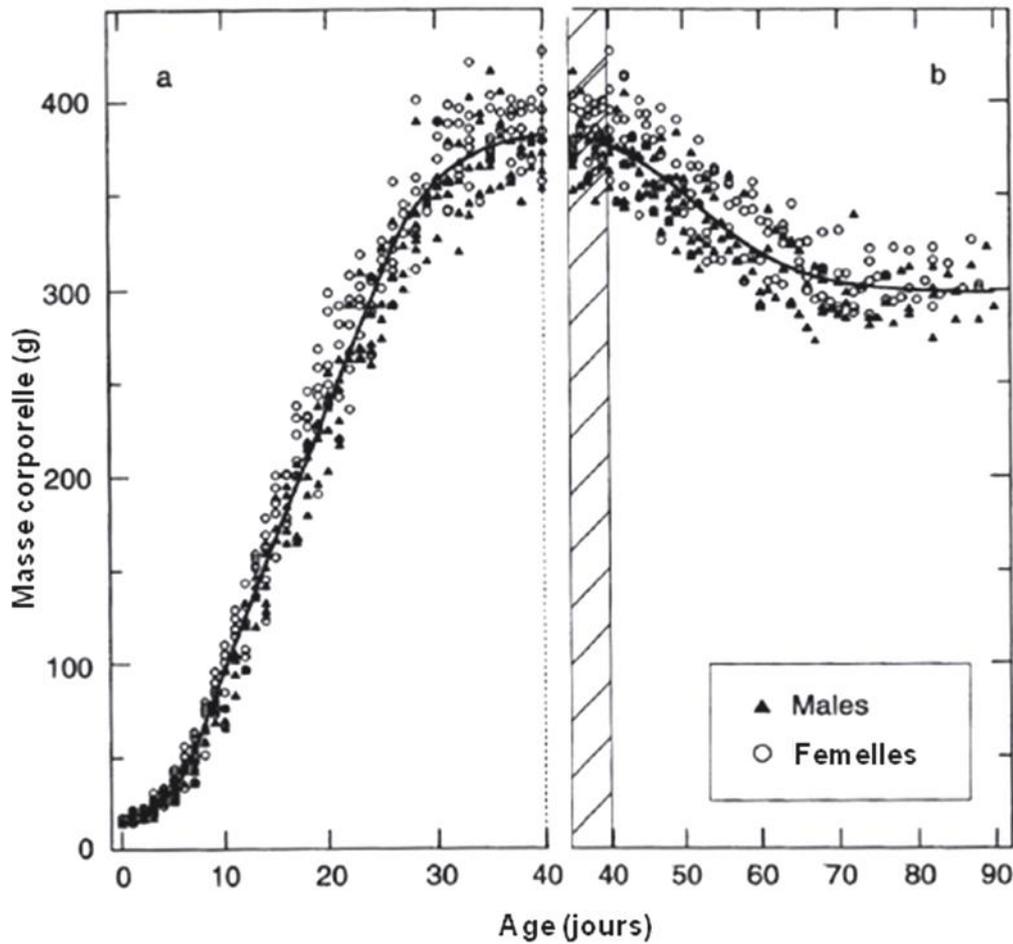
#### f. Croissance des poussins [Durant, 2000]

Le temps passé au nid pendant la croissance dépend de l'état de maturité du poussin à l'éclosion. On sait que les espèces nidicoles ou altriciales produisent de petits œufs donnant des poussins peu développés et totalement dépendants de leurs parents à la naissance. Chez la chouette effraie, le temps de présence au nid est donc long car il faut le temps pour la croissance et la maturation des tissus. Le début de l'autonomie thermique commence à l'âge de deux semaines. Dès lors, la femelle peut aider le mâle à chasser.

La mortalité des jeunes pendant les deux mois de leur séjour au nid est de l'ordre de 20 %. Elle est très variable et très dépendante de l'abondance en micromammifères. Elle touche essentiellement les deux benjamins de la nichée; ce sont les moins bien alimentés car ils sont souvent les derniers servis. Une fois morts ou mourants, ils sont assimilés à des proies par leurs aînés et leurs parents (Sheffield, 1994).

Le poids des jeunes augmente rapidement : il passe de 15 g à l'éclosion à près de 400 g à 35 jours. La courbe de croissance du poussin présente un pic de masse corporelle à 40 jours puis diminue jusqu'à 60 jours, date autour de laquelle le poids adulte est atteint (Durant et Handrich, 1998) (figure 17).

**Figure 17** : évolution de la masse corporelle des poussins de *Tyto alba* au cours de leur croissance (Durant et Handrich, 1998)



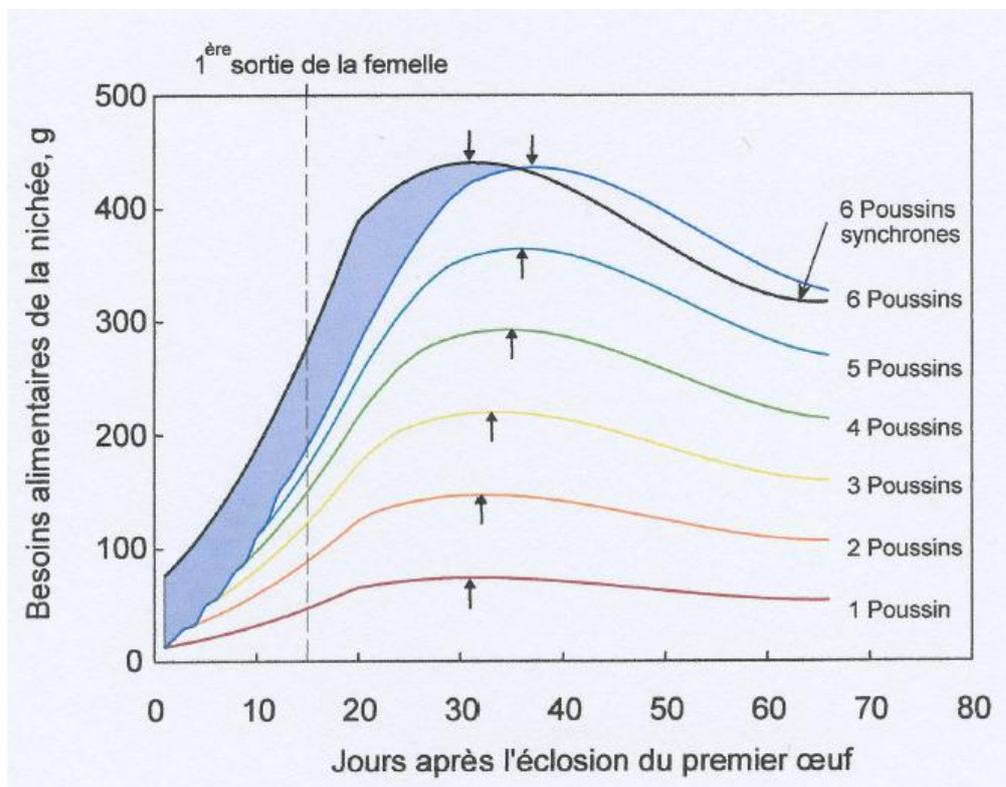
Triangles = mâles ; cercles = femelles ; la zone hachurée en b reprend une partie déjà représentée en a

Cette courbe de poids en cloche est liée à une évolution similaire de la prise alimentaire. Il a été prouvé que ce pic de poids vif est aussi dû à l'accumulation d'eau qui accompagne les fortes synthèses protéiques pendant la croissance : pousse du plumage, développement musculaire... Ce phénomène est semblable à celui qui a lieu chez la femelle pendant la formation des œufs.

Chez la chouette effraie, un intervalle de 2 jours sépare la ponte de deux œufs, la taille de la ponte est importante et les besoins alimentaires du poussin passent par une valeur maximale. Dans ces conditions, on s'attendrait à ce que l'asynchronie présente un autre intérêt : le pic de besoin énergétique de la nichée pourrait être diminué et étalé dans le temps puisque le pic de consommation de chaque poussin interviendrait à plusieurs jours d'intervalle de ceux de son aîné et de son cadet. Cependant, contrairement à cette théorie, il ne se produit pas expérimentalement de diminution significative du pic de la demande de la nichée chez l'effraie (seulement 1 % pour une nichée de 6 poussins et 4 % pour une nichée de 12 poussins) par rapport à une nichée synchrone. Par contre, l'asynchronie des éclosions a un fort impact sur le besoin quotidien de la nichée pendant les quinze premiers jours d'élevage. En effet, elle induit une diminution des besoins qui atteint 30 % le 15<sup>ème</sup> jour (figure 18). Pendant cette période, la femelle est encore cantonnée au nid. Si la nichée était synchrone, l'énergie

nécessaire quotidiennement serait plus importante et le mâle ne serait probablement pas capable de ramener la quantité de proies nécessaire aux besoins de la femelle et des poussins.

**Figure 18** : variations des besoins d'une nichée en fonction du nombre de poussins présents au nid et comparaison avec les besoins d'une nichée synchrones (Durant, 2000)



Les flèches désignent les pics de besoins alimentaires.

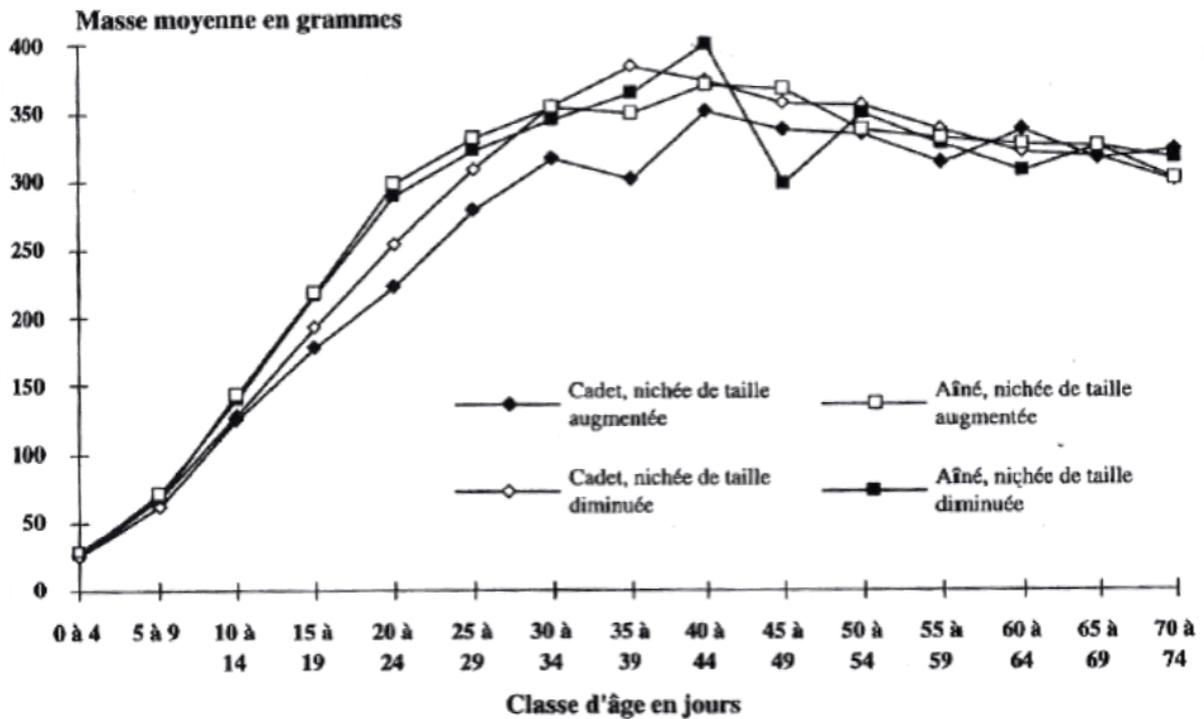
Chaque courbe de couleur correspond à une nichée asynchrone dont le nombre de poussins est inscrit à droite. La courbe noire correspond aux besoins qu'aurait une nichée synchrone de 6 poussins.

La zone bleue : économie permise par l'asynchronisme des éclosions pendant les 30 premiers jours d'élevage.

En somme, le décalage des pontes permet une économie d'énergie en étalant les besoins quotidiens de la nichée dans le temps et permet, si nécessaire, la réduction de la nichée.

Une faible diminution de l'apport alimentaire au cours de la croissance a pour effet d'effacer ce pic de masse corporelle sans pour autant modifier les autres paramètres de la croissance (date et taille à l'envol...) (Roulin, 1998). Ainsi, quand la taille de la nichée augmente, rien ne change pour les aînés par rapport à une nichée plus petite puisqu'ils sont toujours nourris jusqu'à satiété. Pour les cadets, dont l'apport alimentaire est moindre, seuls la vitesse de croissance pondérale et le poids maximal diminuent alors que la masse à l'envol reste inchangée (figure 19).

**Figure 19** : courbe de croissance pondérale des aînés et des cadets élevés dans des nichées de *Tyto alba* dont l'effectif a été expérimentalement augmenté ou diminué (Roulin, 1998)

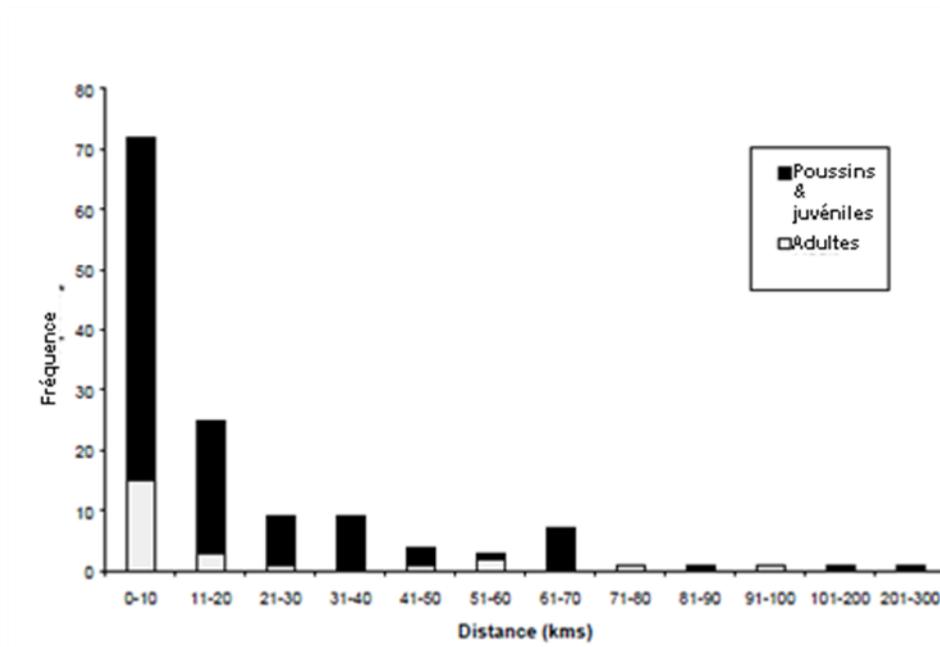


Ainsi, ce surcroît de masse corporelle apparaît non indispensable mais il représente un effort de recherche de proies supplémentaire considérable pour les parents.

Les parents ne semblent pas apprendre à chasser aux jeunes. La phase d'émancipation est donc un cap difficile à passer pour les jeunes chouettes effraies inexpérimentées et certaines peuvent mourir de faim faute de savoir capturer des proies. Pour subsister, certaines s'invitent d'ailleurs dans les nids de poussins plus jeunes pour se faire entretenir par d'autres parents que les leurs (Roulin *et al.*, 1999).

Quand les jeunes quittent le nid, ils entrent dans une période d'erratismo plus ou moins poussée qui dure trois à quatre mois, jusqu'à la fin de l'automne. Pendant cette phase, les déplacements sont très variables selon les régions, les années et les individus (figure 20). Ils semblent dépendre de la densité de la population de chouettes et de l'abondance des proies. En Angleterre, Taylor a recensé des déplacements variant de 10 à 50 km. En Allemagne, von Bairlien observe qu'ils sont en moyenne supérieurs à 50 km du lieu de naissance (Vallée, 1999). Le cas extrême est celui de deux jeunes issus du même nid en Allemagne, trouvés l'année suivante, l'un en janvier à 1380 km du nid en Espagne et le second en août à 1260 km du nid en Russie (Géroutet, 1965).

**Figure 20** : distance entre le lieu de baguage de chouettes effraies adultes ou juvéniles (*Tyto alba*) et le lieu de leur reprise (Balmer *et al.*, 2000)



Barres verticales vides = adultes ; barres verticales pleines = jeunes

Le délai entre baguage et reprise a varié de 0 à 2160 jours

Cette dissémination des juvéniles pourrait permettre de rééquilibrer les densités de population des régions où le nombre de chouettes effraies a fortement chuté à la suite d'hivers rigoureux (Marti et Wagner, 1985).

Le premier hiver est le deuxième cap difficile à franchir pour les jeunes adultes à cause du froid, du mauvais temps et de la diminution des ressources alimentaires. Environ 70 % des jeunes meurent dans la première année de leur existence.

#### g. Effort et investissement parentaux [Durant, 2000]

L'**effort parental** est défini comme l'ensemble des activités spécifiques que consacre un parent à la reproduction. De façon plus précise, il correspond au temps et à l'énergie dépensés par l'adulte pour assurer le soin des jeunes. Il est très différent selon le sexe du parent. Chez la femelle, cet effort correspond à la formation des œufs, à l'incubation et au nourrissage des poussins. L'effort du mâle est lié à la recherche alimentaire puisqu'il nourrit la femelle et les poussins. Bien que souvent sous-estimé, l'effort parental du mâle est donc loin d'être négligeable.

L'**investissement parental** correspond aux dépenses qui induisent un « coût » en termes de condition vitale des parents, c'est-à-dire qui peuvent affecter leurs chances de survie et leurs capacités à mener à bien une future reproduction. L'asynchronie des éclosions, la diminution de la prise alimentaire des poussins à 40 jours et la plasticité de la demande alimentaire des jeunes permettent aux adultes de moduler leur investissement. Il est intéressant pour les parents d'investir dans la reproduction tant que leur survie n'est pas compromise et que le nombre et la qualité de leurs descendants reflètent l'importance de cet investissement.

Quand les besoins de la nichée deviennent très élevés, les parents ont deux solutions : soit ils augmentent leurs efforts à leur détriment, soit non. Roulin *et al.* (1999) montrent que l'augmentation de la taille de la nichée n'affecte pas les parents mais les poussins. Les chouettes effraies n'augmentent donc pas leurs efforts et ne compromettent pas leur reproduction future.

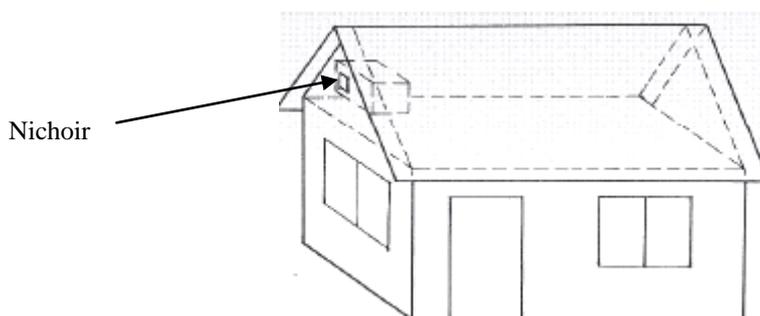
**La chouette effraie est capable de mener à bien l'élevage de grandes nichées en dépit du coût énergétique important que cela entraîne. Mais elle n'engage pas sa condition vitale. Toutes les caractéristiques de sa reproduction sont très variables et très dépendantes de l'environnement. Sa très grande prolificité, qui fait d'elle une espèce remarquable, compense cependant à peine sa très grande mortalité expliquant le déclin progressif des effectifs de l'espèce depuis 20 ans.**

## C. Pourquoi une étude de la thermorégulation chez cette espèce ?

### 1. La chouette effraie, un modèle d'étude très intéressant pour l'expérimentation

La chouette effraie se reproduit souvent dans des bâtiments de natures variées et occupe volontiers les nichoirs artificiels que les chercheurs mettent à sa disposition (figure 21).

**Figure 21** : installation d'un nichoir pour la chouette effraie *Tyto alba* dans un bâtiment (Vallée, 1999)



Ces nichoirs peuvent être équipés de systèmes d'acquisition de données comme une caméra et un dispositif de pesée automatique (Giraudoux *et al.*, 1990). Ce matériel permet ainsi d'enregistrer les mesures de masse corporelle et les caractéristiques du comportement des chouettes. L'utilisation d'infrarouges pour l'éclairage évite de déranger les oiseaux. Tout cela rend la reproduction en milieu naturel facilement observable.

Une fois les œufs éclos, la chouette effraie est une espèce peu sensible au dérangement. Il est ainsi possible, moyennant quelques précautions, de poser des bagues sur les poussins d'une nichée sans craindre l'abandon par les parents. Les fichiers de reprise des effraies baguées permettent d'étudier leurs déplacements et leur mortalité. Ainsi un effort important de baguage des poussins au nid entrepris dans les années 60-80 a permis d'évaluer les

mouvements des chouettes effraies dans leurs premières années de vie et d'étudier la démographie de l'espèce (Durant, 2000).

La capacité à se reproduire en captivité de la chouette effraie a permis aux chercheurs de monter des élevages et donc de disposer d'effectifs suffisants pour leurs études. C'est un modèle particulièrement intéressant pour les études sur la physiologie où les expérimentations invasives et les sacrifices peuvent s'avérer nécessaires et requièrent alors un certain nombre de sujets.

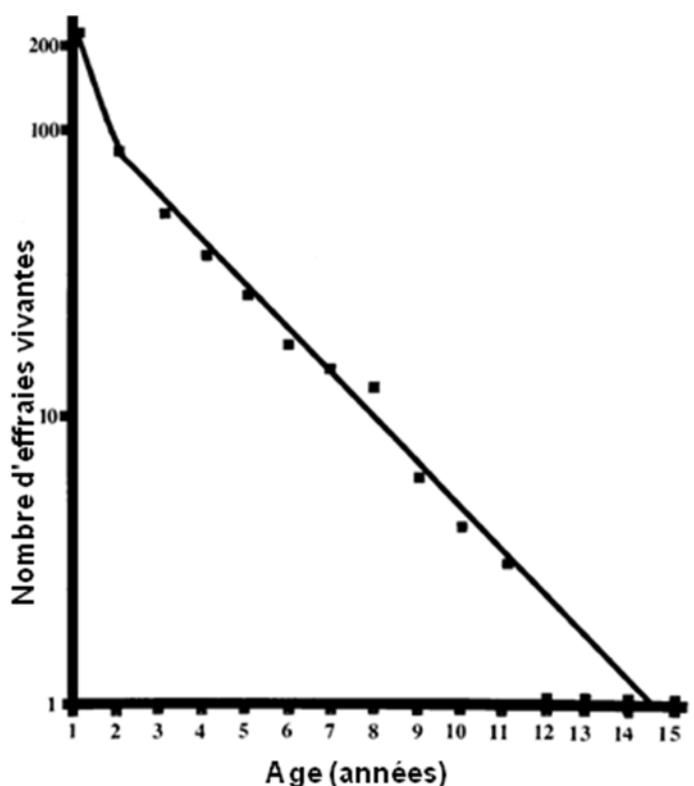
## 2. Une mortalité hivernale très élevée

### a. Etude de la mortalité

Une faible espérance de vie

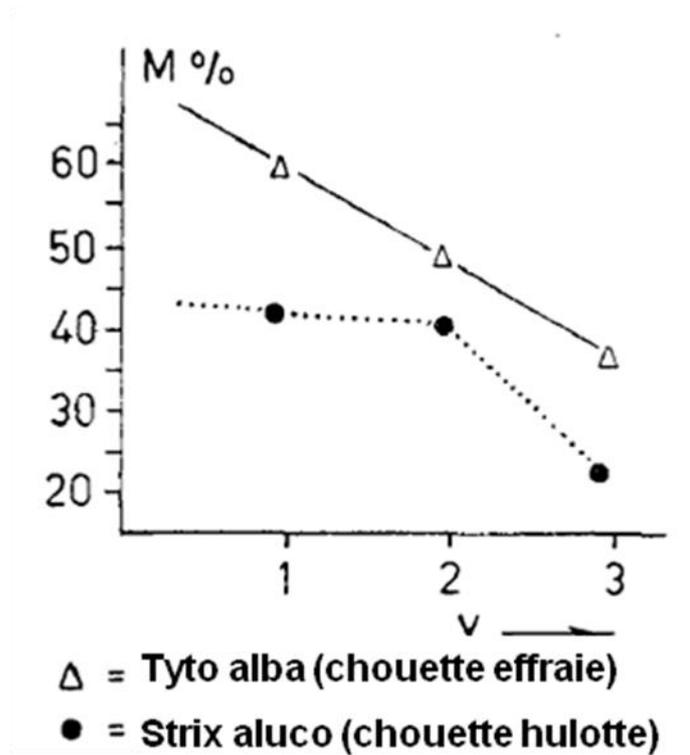
L'espérance de vie de la chouette effraie est estimée à 2 ans. Sa mortalité, très importante, atteint son paroxysme au cours de la première année de vie (figure 22). La survie annuelle des jeunes adultes (âgés de moins d'un an) est en moyenne de 17 % contre 72 % pour les adultes (Altwegg *et al.*, 2003).

**Figure 22** : évolution du nombre de chouettes effraies (*Tyto alba*) vivantes au début de chaque année de vie (Henny, 1969)



On constate que l'importance de la mortalité au sein de la population de chouettes effraies est supérieure à celle au sein de la population de chouettes hulottes (figure 23).

**Figure 23** : évolution du pourcentage de mortalité avec l'âge : comparaison des courbes pour la chouette effraie (*Tyto alba*) et de la chouette hulotte (*Strix aluco*) (Honer, 1963)



Causes de mortalité [Massemin, 1997]

Les cinq études résumées dans le tableau 2 s'accordent pour désigner le trafic routier comme principale cause de mortalité chez la chouette effraie.

**Tableau 2** : récapitulation des causes de mortalité de la chouette effraie (*Tyto alba*) répertoriées dans différentes études européennes (Massemin, 1997)

Pays	France <sup>(1)</sup>	France <sup>(2)</sup>	Angleterre <sup>(3)</sup>	Pays-Bas <sup>(4)</sup>	Pays-Bas <sup>(5)</sup>
	1969-83	1981-86	1963-89	1967-84	1992
Causes de mortalité	%	%	%	%	%
<u>Liée à l'activité humaine</u>	64	79	67	72	53
routes	47	61	42	56	53
autres collisions *		10	7	6	
tir	2	3	3	2	
pesticides			9		
autres causes **	15	5	6	8	
<u>Causes naturelles</u>	2	21	23	15	32
faim	1		20	15	32
autres causes ***	1		3		
<u>Causes inconnues</u>	34		11	13	15
Total % (n)	100 (808)	100 (233)	100 (627)	100 (48)	100 (53)

\* : trafic ferroviaire, ligne à haute tension, murs, fenêtres, fils barbelés

\*\* : emprisonnement involontaire, piégeage, noyade, blessure.

\*\*\* : maladie, prédation

<sup>(1)</sup> : Giraudoux 1985; <sup>(2)</sup> : Baudvin 1986; <sup>(3)</sup> : Newton *et al.* 1991; <sup>(4)</sup> : de Bruijn 1994; <sup>(5)</sup> : Esselink *et al.* 1995

Néanmoins, il faut tenir compte du fait que la probabilité de découverte d'un cadavre dépend dans une large mesure de la cause de la mort de l'oiseau. En effet, les chouettes dont la mort est liée aux activités humaines (trafic, électrocution...) sont retrouvées plus facilement que les oiseaux qui ont trouvé la mort dans d'autres circonstances et dont les cadavres sont dans les bois, dans les champs... La proportion de victimes du trafic routier est de ce fait probablement surestimée. D'une façon générale, les causes de mortalité sont connues mais leurs proportions respectives sont difficiles à mesurer.

En revanche, on peut comparer la proportion des différentes espèces retrouvées mortes le long des routes (tableau 3).

**Tableau 3** : proportion des cadavres des différents rapaces retrouvés sur les axes autoroutiers  
(Massemin, 1997)

Pays Régions	France <sup>(1)</sup>		France <sup>(2)</sup>		Suisse <sup>(3)</sup>	
	Rhône		Doubs		Genève	
Espèces	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
<u>Rapaces diurnes</u>	6	5,8	104	17,1	143	64,1
Buse variable ( <i>Buteo buteo</i> )	3	2,9	97	16,0	118	52,9
sp.	3	2,9	7	1,1	25	11,2
<u>Rapaces nocturnes</u>	89	85,6	462	76,0	80	35,9
<b>Chouette effraie</b>	<b>60</b>	<b>57,6</b>	<b>414</b>	<b>68,1</b>	<b>44</b>	<b>19,7</b>
Chouette hulotte	1	1,0	13	2,1	12	5,4
Hibou moyen-duc	27	26,0	35	5,8	12	5,4
sp.	1	1,0	-	-	12	5,4
<u>Total rapaces</u>	95	91,3	566	93,1	223	100
<u>Autres espèces</u>	9	8,6	42	6,9	-	-
<b>Total</b>	<b>104</b>	<b>100</b>	<b>608</b>	<b>100</b>	<b>223</b>	<b>100</b>

<sup>(1)</sup> : Athanaze 1992, <sup>(2)</sup> : Joveniaux 1986, <sup>(3)</sup> : Bourquin 1983.

On constate que la chouette effraie est en moyenne en France plus fréquemment victime du trafic automobile que les autres espèces étudiées. Ceci peut être expliqué par le fait que chassant en milieu ouvert, les nombreuses zones herbeuses bordant les routes sont très attractives pour ce rapace. De plus, volant à de faibles altitudes (1 à 5 m), la chouette effraie est particulièrement exposée aux chocs avec les véhicules. A cela s'ajoute le comportement erratique des juvéniles qui ne serait pas étranger au phénomène (Massemin *et al.*, 1998).

La deuxième cause de mortalité évoquée (tableau 2) est la mortalité hivernale liée à la dénutrition et au froid.

## D. Mortalité hivernale

### 1. Un sombre constat

A l'inverse de la mortalité liée au trafic routier, l'importance de la mortalité hivernale est certainement sous-estimée pour les mêmes raisons que celles évoquées précédemment.

Comme la chouette effraie est une espèce sédentaire, elle subit les conditions climatiques, en particulier les conditions hivernales, de son biotope. Sous nos latitudes, les températures minimales hivernales peuvent périodiquement générer des situations critiques du point de vue énergétique pour ces oiseaux. Henny (1969) corrèle d'ailleurs l'accroissement de la mortalité et l'augmentation de la latitude.

Si on s'intéresse à la répartition mensuelle de la mortalité, on constate en effet qu'elle est plus importante l'hiver (figure 24).

**Figure 24** : répartition mensuelle de la mortalité de la chouette effraie (*Tyto alba*) (Honer, 1963)

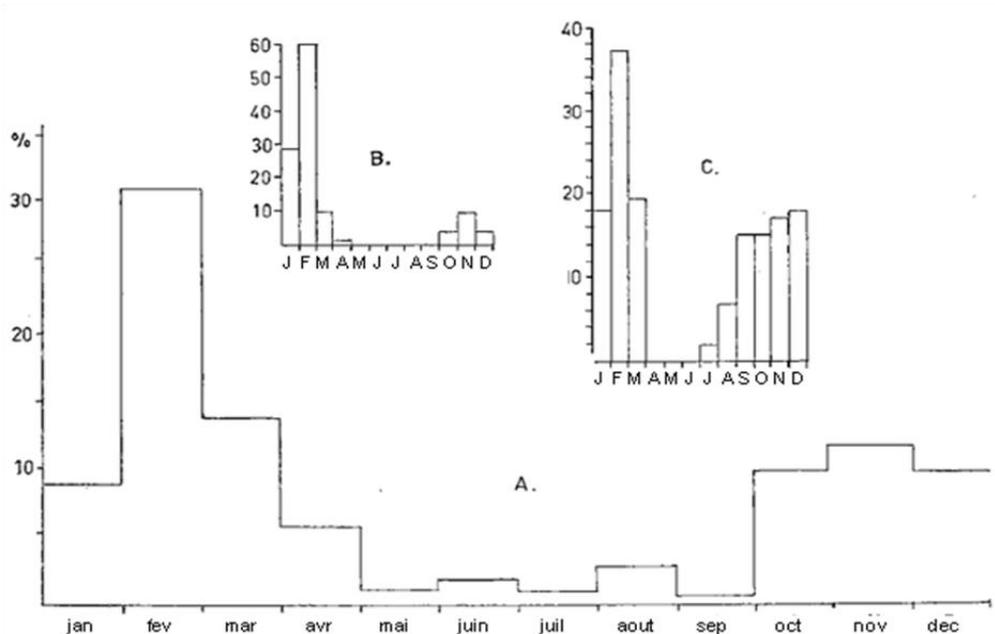


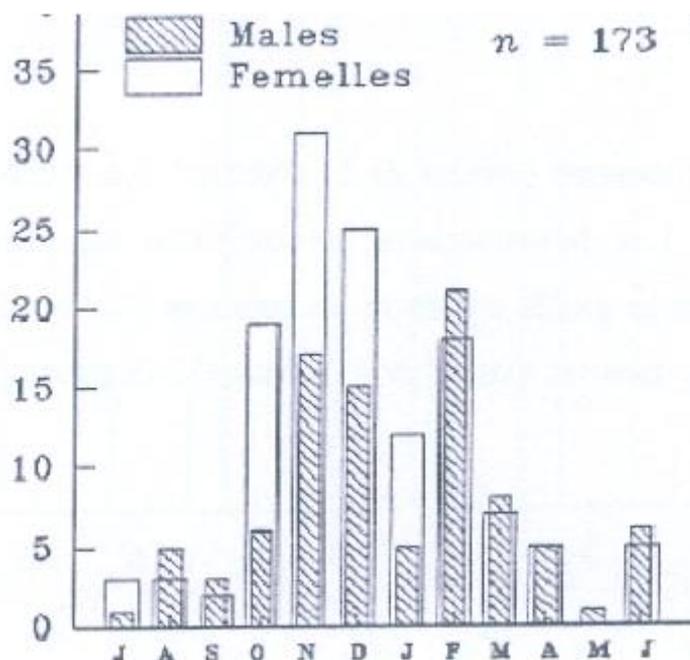
Figure A : étude menée par Honer sur 810 chouettes effraie retrouvées mortes aux Pays-Bas ; exprimé en % sur l'année

Figure B : données de Novrup exprimées en nombre de morts / mois en 1946 ;

Figure C : données de Schifferly exprimées en nombre de morts / mois en 1957

Ces observations sont également valables en France comme le montre l'étude menée dans la Marne en 1997 (figure 25).

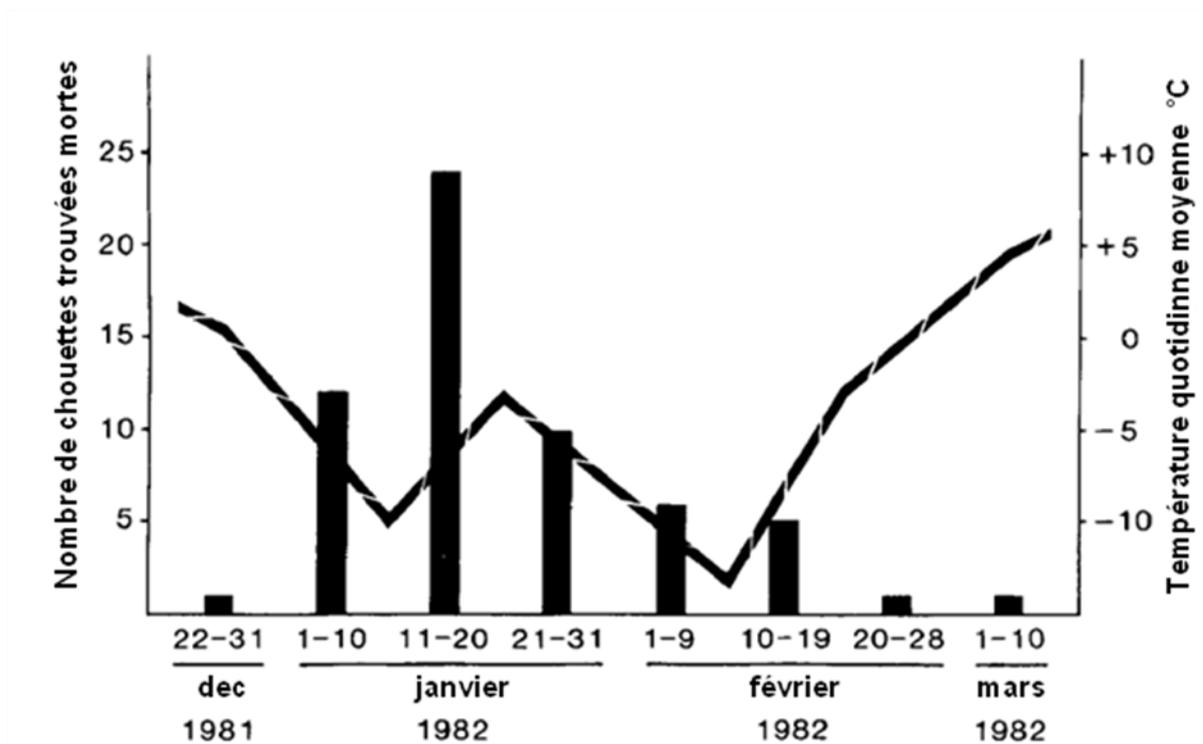
**Figure 25** : répartition mensuelle des chouettes effraies retrouvées mortes dans la Marne en 1997 (Massemin, 1997)



Stewart (1952b) a répertorié une augmentation du nombre de cadavres de chouettes effraies découverts pendant les hivers rigoureux dans le nord des Etats-Unis d'Amérique. Keith (1964) a également constaté une forte mortalité pendant l'hiver très rude de 1960-1961 qui fut particulièrement désastreux pour la population de chouettes effraies de l'île de Martha's Vineyard appartenant à l'état du Massachusetts.

Marti et Wagner (1985) ont décrit qu'au cours de l'hiver 1981-1982 particulièrement rigoureux dans le nord de l'Utah aux Etats-Unis d'Amérique, beaucoup de chouettes ont été retrouvées mortes. L'autopsie a révélé que les réserves graisseuses des cadavres étaient plus basses que celles des effraies victimes de collisions avec les voitures. Ils établirent une corrélation négative entre la température ambiante et le nombre de chouettes effraies retrouvées mortes (figure 26).

**Figure 26** : variations de la température ambiante quotidienne moyenne et de la mortalité hivernale des chouettes effraies (*Tyto alba*) pendant l'hiver 1981 - 1982 dans le nord de l'Utah (Etats-Unis d'Amérique) (Marti et Wagner, 1985)



Courbe : variation de Ta ; barres verticales : importance de la mortalité hivernale

Cette figure est en accord avec les observations de Speirs (1940) qui découvrit plusieurs cadavres au matin d'une nuit à - 15 °C dans l'Illinois aux Etats-Unis d'Amérique. Errington (1931) a évoqué quant à lui le rôle joué par l'enneigement prolongé du sol dans cette mortalité.

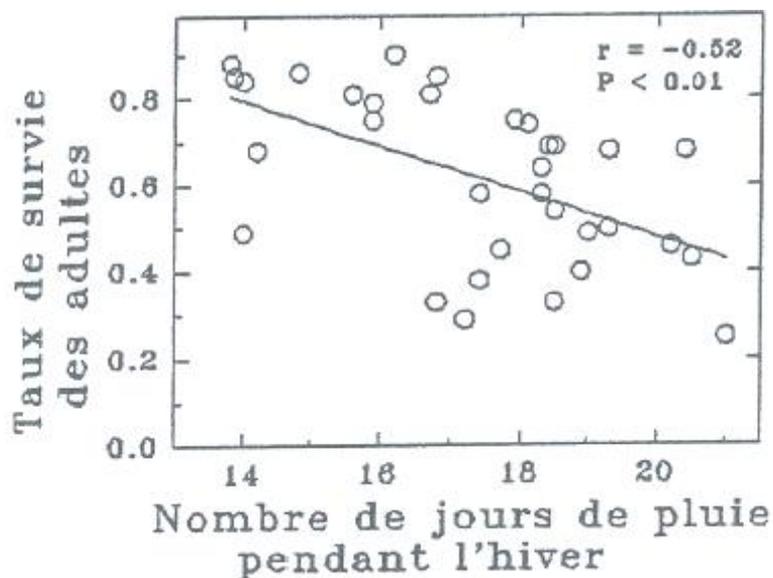
De nombreux scientifiques ont ainsi constaté la très forte mortalité hivernale de la chouette effraie. C'est, parmi d'autres rapaces nocturnes comme le hibou moyen-duc et la chouette hulotte, l'espèce que l'on retrouve le plus fréquemment morte de dénutrition ou de froid, l'hiver, lors de conditions climatiques extrêmes (Piechocki, 1960 dans Massemin et Handrich, 1997).

Altwegg *et al.* (2003) expliquent qu'à la suite d'un hiver rigoureux (basses températures, enneigement, précipitations), la mortalité des chouettes effraies n'est pas la seule à augmenter mais l'émigration aussi, entraînant une chute locale des effectifs. Ils distinguent les jeunes adultes (âgés de moins d'un 1 an) qui semblent plus sensibles aux basses températures et au recouvrement du sol par un manteau neigeux (ce sont des chasseurs moins habiles que les adultes [Andrusiak et Cheng, 1997]), des adultes dont la mortalité semble plus influencée par la densité de la population des Tytonidés.

L'hiver, les proies se font aussi plus rares, elles-mêmes victimes des conditions climatiques et des restrictions alimentaires. A cela s'ajoute le fait que la présence d'une couche de neige supérieure à 10 cm diminue l'accessibilité aux proies en soustrayant leurs déplacements à la

vue et à l'ouïe de la chouette. Le gel et les précipitations (figure 27) gênent également le chasseur et influent sur la mortalité de la chouette effraie (Massemin, 1997).

**Figure 27** : influence du nombre de jours de pluie sur le taux de survie des chouettes effraies (*Tyto alba*) adultes (Massemin, 1997)

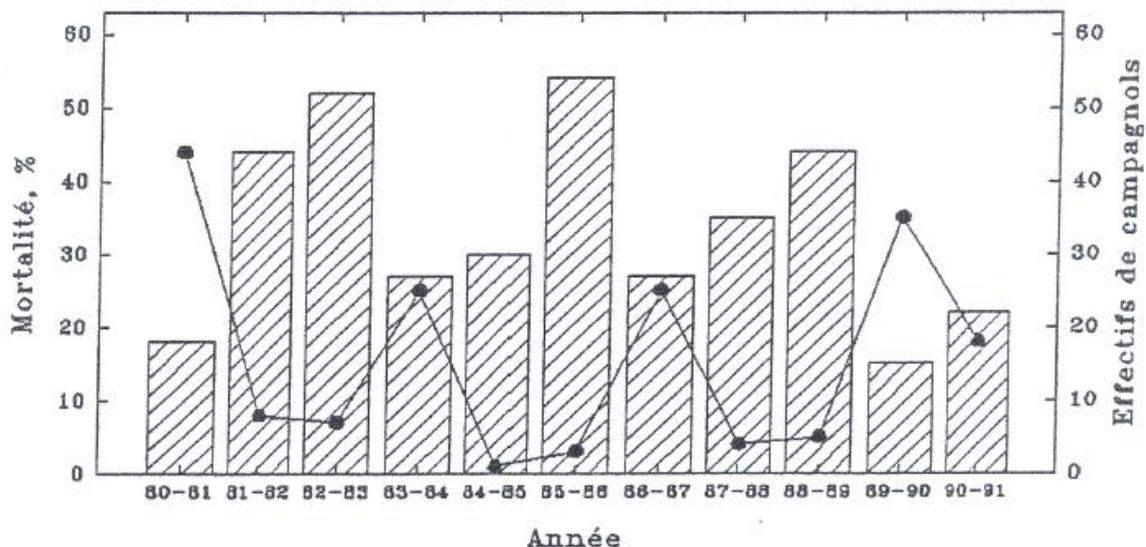


**La chouette effraie est exposée à des périodes de jeûnes hivernaux dans des conditions thermiques désavantageuses qui sont responsables de la forte mortalité hivernale de l'espèce. Ainsi, l'intérêt porté à l'étude de la thermorégulation dans cette espèce est le résultat de la découverte de nombreux cadavres pendant les périodes de grands froids, de précipitations prolongées et d'enneigement conséquent.**

2. Les variations de la mortalité des chouettes effraies sont en partie liées aux variations des populations de campagnols

En Ecosse (Grande Bretagne), Taylor observe que la mortalité de la chouette effraie suit un cycle de trois ans similaire à celui de la population de campagnols (figure 28).

**Figure 28** : influence de la densité de campagnols sur le pourcentage de mortalité annuelle des chouettes effraies (*Tyto alba*) adultes reproductrices en Grande Bretagne (d'après Taylor, 1994 dans Massemin, 1997)



Courbe : mortalité ; histogrammes : abondance de campagnols

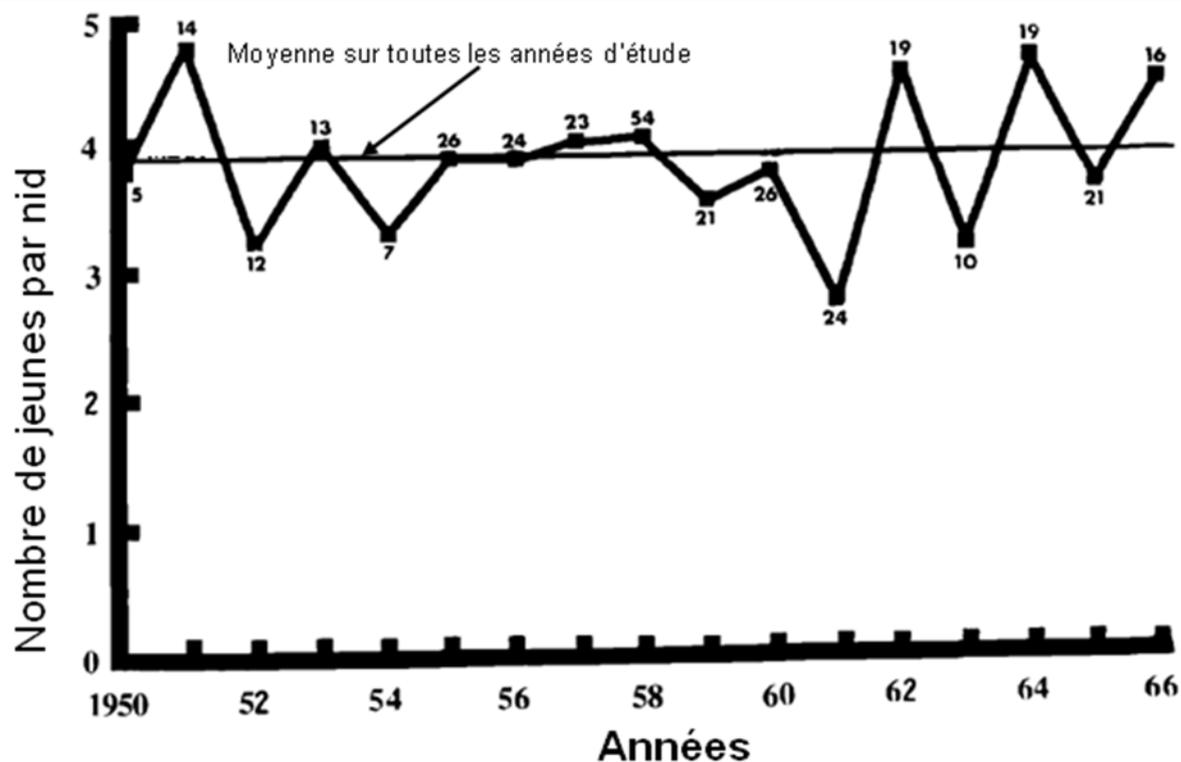
L'effectif de campagnols est exprimé en indice d'abondance estimé par piégeage chaque mois

On constate sur la figure 28 que la mortalité des effraies est faible les années de pullulation des proies et forte les hivers des années où les campagnols sont rares. Le paroxysme d'abondance des rongeurs est suivi tôt ou tard d'un effondrement au moment où leurs prédateurs se sont multipliés à l'excès à la faveur de l'abondance en proies. Ainsi, les fluctuations d'effectifs de campagnols expliqueraient à hauteur de 60 % les variations interannuelles de la mortalité de la chouette effraie en Ecosse. Une influence similaire a été constatée en Allemagne. Les 40 pourcents restant sont attribués aux conditions climatiques hivernales par Altwegg *et al.* (2003).

### 3. Conséquences de la mortalité hivernale

La reproduction de la chouette effraie est caractérisée par une grande variabilité interannuelle du nombre de couples nicheurs, de la date et de la taille de la ponte ainsi que du nombre de jeunes à l'envol (figure 29).

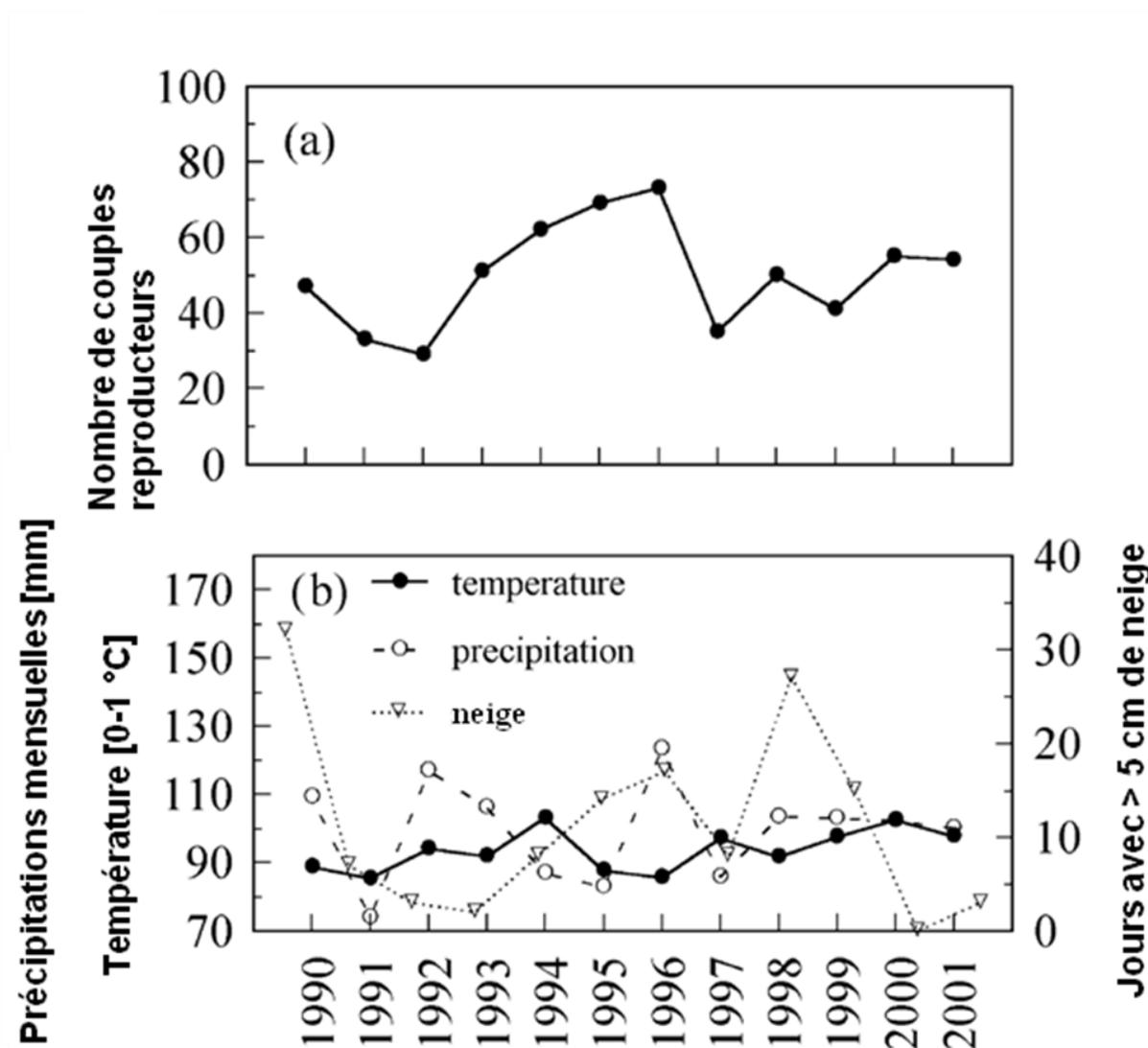
**Figure 29** : variations du nombre moyen de jeunes effraies (*Tyto alba*) par nichée de 1950 à 1966 (Henny, 1969)



Courbe : variations du nombre de jeunes par nichée ; les chiffres sur la courbe représentent le nombre de couples dont les nichées sont prises en compte dans l'étude chaque année

Certains travaux suggèrent que cette variabilité serait liée à la mortalité hivernale. En effet, un hiver rude entraîne une diminution de 40 % du nombre de nichées au printemps suivant. Ceci est probablement consécutif à la chute du nombre de reproducteurs et à la dégradation de l'état corporel de certains d'entre eux à la sortie de cet hiver difficile (Stewart, 1952a). On constate sur la figure 30 une corrélation positive entre le nombre de couples à la reproduction et la faiblesse des précipitations. On observe également que la neige et la température participent à expliquer les fluctuations de la reproduction même si le lien cause-effet n'est pas apparent pour chaque année d'étude. Il ne faut pas négliger le fait que ces trois facteurs interagissent entre eux et influent ensemble sur la vie de la chouette effraie. Ainsi, si l'on considère les années où les précipitations, la température et la présence de neige sont tous trois défavorables aux rapaces comme ça a été le cas en 1991 ou en 1997, on observe des répercussions importantes sur le nombre de couples reproducteurs. De la même manière, lorsque ces trois facteurs climatiques sont favorables, la reproduction est favorisée. Le nombre moyen d'œufs par nid chute également de 7 à 5,8 et le nombre de jeunes à l'envol diminue de 4,1 à 1,5 par nichée le printemps qui suit un hiver rigoureux (Marti et Wagner, 1985).

**Figure 30** : a) évolution du nombre de couples reproducteurs de *Tyto alba* de 1990 à 2001  
 b) variation de la température annuelle moyenne, du nombre de jour où le sol est recouvert d'au moins 5 cm de neige et des précipitations moyennes entre juillet et novembre de 1990 à 2001 (Altwegg *et al.*, 2003)



Shéma b : Cercles pleins=variation de la température annuelle moyenne ; triangles= nombre de jour où le sol est recouvert d'au moins 5 cm de neige; cercles vides=précipitations moyennes entre juillet et novembre

Etude menée dans l'ouest de la Suisse

Au contraire, le printemps suivant, soit un peu plus d'un an après l'hiver dévastateur, on assiste à une hausse importante de la reproduction. Ceci est principalement dû à un repeuplement de la zone grâce à une forte immigration à partir de zones moins touchées par la rigueur hivernale (Stewart, 1952a).

**L'ensemble des données réunies ici tendent à montrer que la chouette effraie est bien plus sensible aux jeûnes hivernaux que les autres rapaces nocturnes sympatriques. Ceci a des conséquences très importantes sur la démographie de l'espèce qui sont dues aux fluctuations des performances de reproduction et au taux de mortalité. C'est donc tout logiquement que les chercheurs se sont interrogés sur l'origine de cette mortalité.**

**On peut se demander si les chouettes effraies sont moins résistantes au jeûne que les chouettes hulottes ou encore les hiboux moyen-duc ou bien si elles sont moins bien équipées pour résister au froid sans toutefois exclure une explication combinant ces deux causes. En effet, l'état de maigreur des cadavres retrouvés est dû à un épuisement de leurs réserves énergétiques qui peut être lié à la fois au jeûne prolongé et au froid.**



### III. Causes de la vulnérabilité hivernale de la chouette effraie

Dans la nature, le jeûne hivernal et les conditions climatiques défavorables sont indissociables. C'est pourquoi il faut savoir quel rôle joue précisément la capacité de jeûne de la chouette effraie dans sa mortalité hivernale pour en déduire l'implication de la thermorégulation dans ce phénomène.

#### A. Les capacités de jeûne de la chouette effraie

On appelle jeûne au froid le jeûne imposé l'hiver par des conditions climatiques rigoureuses à une température ambiante basse et autonomie au jeûne, le temps pendant lequel l'animal peut vivre sur ses réserves énergétiques.

Nous allons étudier la façon dont la chouette effraie fait face au jeûne au froid qui lui est parfois imposé l'hiver pour déterminer si ce sont ses capacités de jeûne qui sont responsables de sa vulnérabilité hivernale.

##### 1. Les réserves énergétiques [Massemin, 1997]

La résistance d'un oiseau au jeûne dépend en partie de l'importance de ses réserves énergétiques. Ces dernières comprennent l'ensemble des composants métabolisables que possède un animal : on distingue les composants stockés en prévision d'une hausse de la demande énergétique (lipides de réserve, glucides) et ceux dont le rôle principal est la participation au bon fonctionnement de l'organisme, mais qui, exceptionnellement, peuvent être mobilisés en cas de demande énergétique anormalement importante (lipides de constitution, protéines).

###### a. Les glucides

Le glucose, principal substrat énergétique dans des conditions de disponibilité alimentaire, est stocké sous forme de glycogène dans le foie et les muscles squelettiques. La valeur énergétique du glycogène est estimée à 16,7 kJ/g ; celle des tissus qui le contiennent à 3,3-4,2 kJ/g. Le glycogène est très hydrophile : le dépôt d'un gramme de glycogène entraîne le dépôt concomitant de 2 à 4 ml d'eau dans le milieu intracellulaire. Cette propriété en fait un mode de stockage peu efficace. Lors d'un jeûne, le glycogène est très facilement mobilisé mais il est épuisé en quelques heures.

###### b. Les protéines

On trouve des protéines labiles dans les muscles, le foie, l'intestin. La valeur énergétique des protéines est estimée à 17,8 kJ/g. Les acides aminés issus de leur dégradation sont utilisés

directement comme substrats énergétiques au niveau des muscles mais aussi comme précurseurs de la néoglucogénèse. La synthèse du glucose à partir des acides aminés s'avère plus efficace chez la chouette effraie que chez d'autres espèces d'oiseaux comme la poule (*Gallus gallus domesticus*) (Myers et Klasing, 1999).

Le seuil létal du jeûne intervient quand la fonte protéique atteint 30 à 50 % des protéines labiles ce qui entraîne le dysfonctionnement d'organes vitaux.

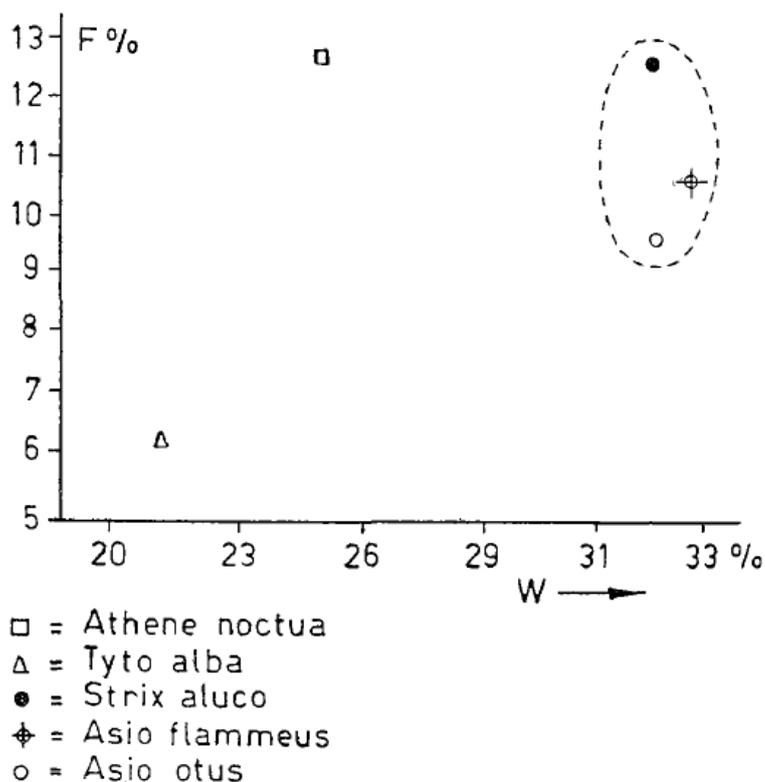
### c. Les lipides

On distingue les lipides de constitution (phospholipides, composants des membranes cellulaires) des lipides de réserves (triglycérides). Ces derniers sont accumulés dans les adipocytes localisés au niveau de deux sites principaux chez les oiseaux : le tissu adipeux sous-cutané et la cavité péritonéale. Dans une moindre mesure, la moelle osseuse contient aussi des adipocytes et ce dépôt est considéré comme le dernier mobilisable pendant le jeûne.

Les triglycérides ont une valeur énergétique élevée puisqu'ils libèrent 37,7 à 39,7 kJ/g. Ils sont très hydrophobes et peuvent être stockés en grande quantité sous un volume restreint : c'est un mode de stockage d'énergie très efficace. En effet, 1 g de tissu adipeux libère 5 à 6 fois plus d'énergie que les autres tissus de stockage.

Piechocki (1960 dans Honer, 1963) a mesuré une faible différence entre le poids de forme des chouettes effraies et le poids des cadavres dénutris. Il pensait que l'adiposité initiale devait être très limitée dans cette espèce. Sur la figure 31, il a expliqué que, selon lui, la chouette effraie est un animal plus maigre que ne le sont la chouette hulotte ou le hibou moyen-duc.

**Figure 31** : corrélation chez différentes espèces de Strigiformes entre l'adiposité (F) et le pourcentage du poids initial qu'a perdu l'oiseau émacié (W) (Honer, 1963)



Triangle : chouette effraie ; cercle plein : chouette hulotte ; cercle vide : hibou moyen-duc ; cercle avec croix : hibou des marais ; carré blanc : chouette chevêche

Etude menée sur 25 chouettes effraies, 18 chouettes hulottes et 21 hiboux moyen-duc

Pour le vérifier, il s'agit alors de mesurer l'adiposité de la chouette effraie.

## 2. Les réserves énergétiques de la chouette effraie

Pour évaluer l'importance des réserves énergétiques de la chouette effraie, Massemin et Handrich (1997) ont récolté des cadavres le long des autoroutes françaises pour mesurer quantitativement leur adiposité. Parmi les cadavres étudiés, 54 % ne sont pas dénutris (rapport masse lipidique sur masse corporelle supérieure ou égale à celui mesuré sur des oiseaux nourris à volonté en captivité), 6 % sont émaciés (plus de tissu adipeux intra-abdominal) et 40 % sont partiellement dénutris.

L'adiposité initiale mesurée est estimée à 12 % du poids vif en moyenne soit un résultat très proche de ceux enregistrés chez la chouette hulotte et le hibou moyen-duc (tableau 4).

**Tableau 4** : masse et composition corporelles moyennes chez trois espèces de rapaces nocturnes en bon état corporel (d'après Massemin et Handrich, 1997)

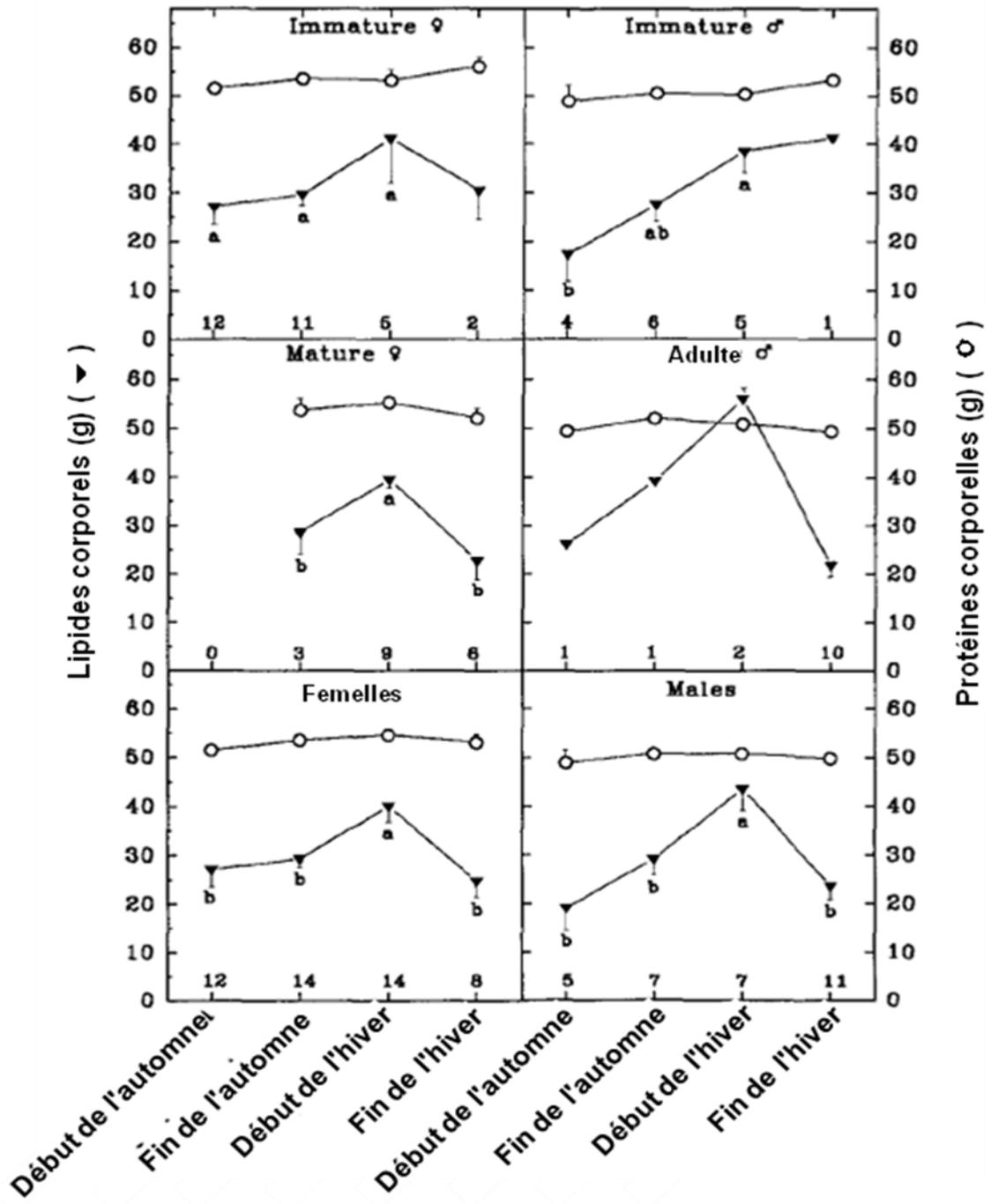
	Chouette effraie (12)	Hibou moyen-duc (9)	Chouette hulotte (8)
Masse corporelle (g)	288	277	453
Adiposité normale (%)	11,0	11,6	10,9
% de protéines	21,0	20,5	21,0

Effectifs entre parenthèses

L'adiposité ajustée au poids vif est très semblable chez la femelle, le mâle et l'immature, contrairement à ce qu'affirmait Schifferli (Schifferli, 1957 dans Honer, 1963). Il pensait en effet que les réserves des jeunes adultes étaient plus faibles que celles des adultes, expliquant ainsi la différence entre leurs taux de survie hivernale respectifs.

Aucune variation saisonnière n'apparaît pour les protéines alors que l'accumulation de lipides présente un pic au début de l'hiver (figure 32), augmentant ainsi les chances de survie aux périodes de jeûne imposées par les hivers rigoureux (Massemin *et al.*, 1997).

**Figure 32** : variations saisonnières des protéines et des lipides corporels chez des adultes et immatures de chouette effraie (*Tyto alba*) des deux sexes du début de l'automne à la fin de l'hiver (Massemin *et al.*, 1997)



Cercles : variations des protéines ; triangles : variations des lipides

Etude menée sur 30 femelles immatures, 18 femelles adultes, 16 mâles immatures et 14 mâles adultes dans le Nord est de la France de 1991 à 1993

Cette stratégie énergétique va dans le sens d'une diminution de la vulnérabilité hivernale même s'il ne faut pas oublier que l'accumulation et l'entretien des réserves représente un coût

énergétique supplémentaire. En effet, pour constituer des réserves, l'oiseau doit augmenter son effort de chasse. De plus, le maintien des réserves a un coût énergétique du fait de l'augmentation de la masse corporelle qui entraîne une hausse du métabolisme de base et de l'énergie dépensée pendant les déplacements. Le vol moins habile car plus lourd peut aussi conduire à une augmentation du risque de prédation et parfois à une baisse de l'efficacité de la chasse (Houston *et al.*, 1997).

Non seulement la chouette effraie n'est pas un animal « maigre » mais en plus, elle anticipe la période hivernale en accumulant des lipides en début d'hiver. Ainsi les résultats obtenus par Massemin *et al.* (1997) infirment ceux de Piechocki (1960 dans Honer, 1963). La surmortalité que connaît la chouette effraie pendant les grands froids ne semble donc pas liée à une faible adiposité. Elle n'est pas non plus consécutive à une incapacité d'accumulation des lipides pour affronter la période hivernale.

### 3. Utilisation des réserves

La résistance au jeûne dépend non seulement de l'importance des réserves énergétiques constituées mais aussi de la capacité de mobilisation de ces réserves et de leur vitesse d'utilisation. Qu'en est-il chez la chouette effraie ?

#### a. Schéma classique d'utilisation des réserves chez les oiseaux [Thouzeau, 1998]

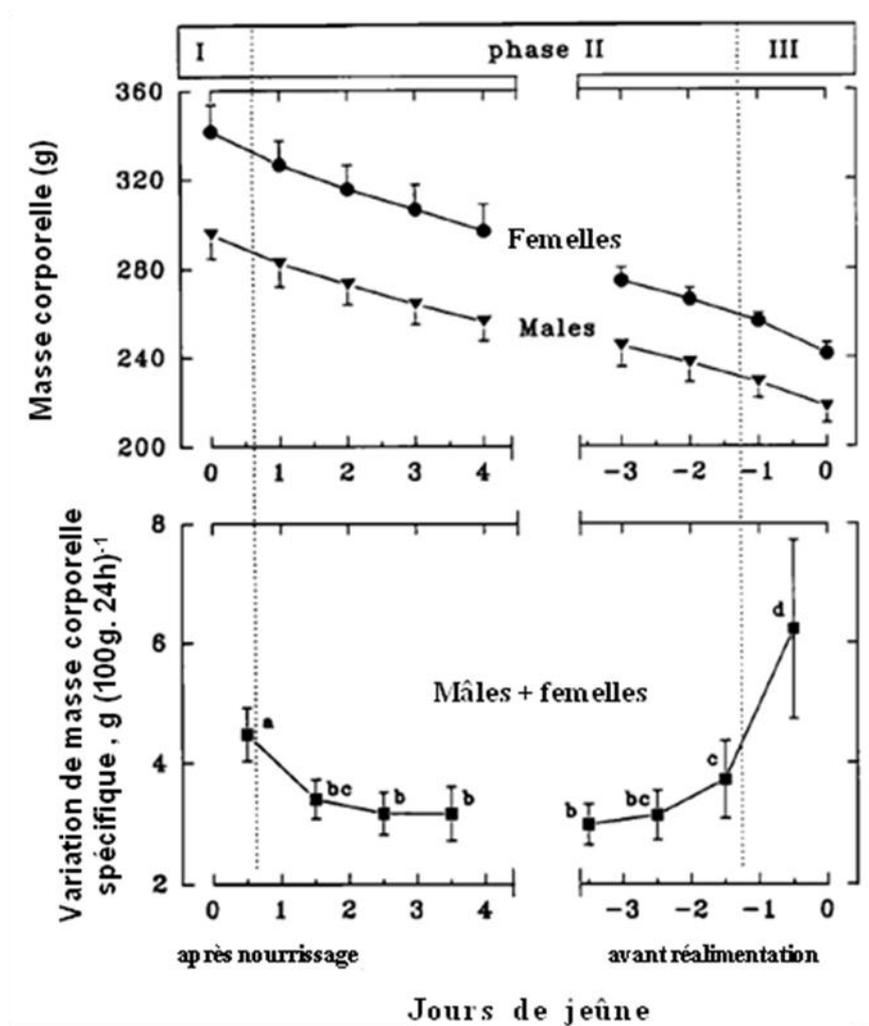
Dès que l'apport calorique alimentaire devient insuffisant par rapport à la demande énergétique, l'oiseau répond aux besoins du métabolisme en mobilisant ses réserves.

Un mécanisme essentiel de l'adaptation des oiseaux au jeûne est le catabolisme préférentiel des réserves lipidiques permettant une épargne protéique. L'utilisation séquentielle des réserves est un facteur clé dans l'adaptation au jeûne. Ainsi, on distingue trois phases se succédant lors d'un jeûne au cours desquelles les lipides et les protéines sont utilisés selon une cinétique différente. On peut mesurer l'importance de l'utilisation des protéines grâce au dosage de l'acide urique, son catabolite, dans les excréments et la mobilisation des réserves lipidiques est suivie par la mesure de la concentration des différents corps cétoniques dans le sang.

Au cours de la phase I, l'oiseau subit une chute de sa masse corporelle (figure 33). Elle traduit à la fois l'épuisement des réserves glycogéniques, l'élimination du contenu du tractus digestif issu du dernier repas, l'augmentation de la dégradation des lipides et une excrétion azotée élevée.

La phase II, la plus longue du jeûne, se caractérise par une stabilité de la perte relative de masse corporelle (perte de masse par 100 grammes de masse corporelle) (figure 33). Les lipides sont mobilisés préférentiellement permettant une épargne des protéines pendant cette phase. La mesure de la contribution relative des protéines à la dépense énergétique totale est appelée P-Ratio. Le niveau d'épargne protéique est proportionnel à l'adiposité initiale. Plus l'adiposité initiale est importante, moins le P-Ratio est important pendant la phase II.

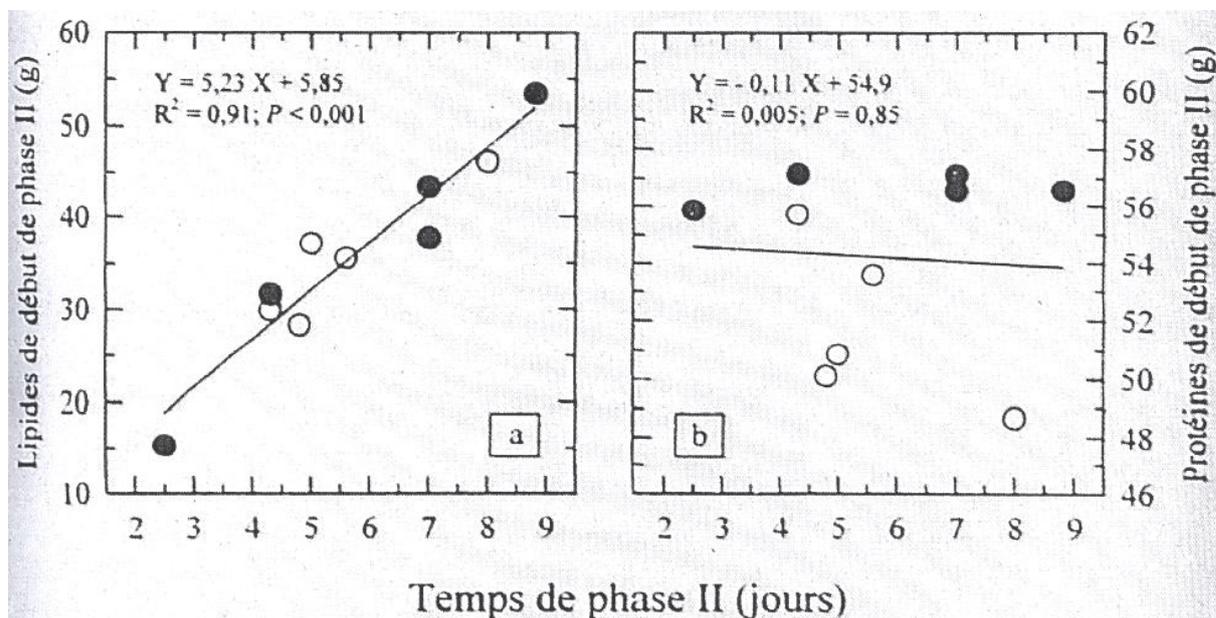
**Figure 33:** variation de la masse corporelle du mâle et de la femelle (graphique du haut) et de la masse spécifique pour les deux sexes confondus au cours des 3 phases du jeûne chez la chouette effraie (*Tyto alba*) (Handrich *et al.*, 1993a)



Cercles : femelles ; triangles : mâles ; rectangles : les deux sexes confondus

Puisque le passage en phase III se fait quand l'adiposité corporelle est réduite à 3-9 % selon les espèces, la durée de la phase II est aussi proportionnelle à l'adiposité initiale (figure 34). On constate au contraire que le taux de protéine initial n'a aucune incidence sur la durée de la phase II.

**Figure 34** : relation entre la durée de la phase II et la masse de lipides et de protéines disponibles en début de phase II chez la chouette effraie (*Tyto alba*) en fonction du sexe (Thouzeau, 1998)



Cercles vides : mâles ; cercles pleins : femelles

L'entrée en phase III est marquée par une augmentation de la perte relative de masse corporelle (figure 33). La contribution des protéines à la production d'énergie, le P-Ratio, augmente alors que celle des lipides baisse. Cette phase est parfois associée à la reprise d'une activité locomotrice liée à un signal de réalimentation dont l'origine n'est pas élucidée. A ce stade, le jeûne est encore réversible et les individus peuvent encore restaurer leurs réserves si la nourriture redevient disponible : c'est le seuil critique physiologique du jeûne décrit par Thouzeau *et al.* (1995). En revanche, si la phase III se prolonge, on observe une diminution de la capacité digestive : c'est le seuil critique d'irréversibilité digestive qui serait dû à une déplétion des lipides membranaires. Au seuil critique létal, il n'y a plus assez de substrat énergétique pour la néoglucogénèse. C'est une des causes possibles de mort au terme du jeûne : l'hypoglycémie entraînerait le dysfonctionnement d'organes vitaux glucodépendants comme le cerveau.

Le contrôle hormonal du métabolisme pendant le jeûne est mal compris. On sait que durant cette période, le rapport glucagon sur insuline est élevé, entraînant une stimulation de la lipolyse et de la néoglucogénèse. On remarque aussi l'augmentation des corticoïdes, dont on sait qu'ils stimulent le catabolisme protéique, au moment de l'augmentation du P-Ratio (Belkhou *et al.*, 1990).

#### b. Schéma d'utilisation des réserves chez la chouette effraie [Thouzeau, 1998]

L'étude du jeûne chez la chouette effraie a été menée à  $T_a$  (5 °C) inférieure à  $T_{c\ inf}$  car c'est le jeûne hivernal qu'il importait d'étudier. Or les acides gras constituent le substrat énergétique

utilisé par les oiseaux lors d'une exposition au froid. Ainsi, le jeûne prolongé et le froid agissent tous deux en stimulant le métabolisme lipidique.

Thouzeau (1998) a mesuré le P-Ratio à 8,7 % en phase II chez la chouette effraie, ce qui est faible compte tenu de ses réserves corporelles. Cela montrerait que, paradoxalement, la chouette effraie épargnerait ses protéines corporelles aussi efficacement que des espèces qui présenteraient une adiposité initiale plus importante puisque rappelons le, plus l'adiposité initiale est importante, moins le P-ratio est grand pendant la phase II. L'auteur formule alors deux hypothèses expliquant que le P-Ratio mesuré ait pu être sous estimé. Tout d'abord, l'étude est menée sur des chouettes effraies captives dont l'adiposité initiale est peut-être plus importante que celle des chouettes sauvages. Ensuite à T<sub>a</sub> basse, l'utilisation accrue de lipides pour la thermogenèse de régulation (évoquée précédemment) entraînerait une diminution de la contribution relative des protéines dans la dépense énergétique. Aussi, le métabolisme serait plus orienté vers l'utilisation des lipides comme substrat énergétique.

Néanmoins, les hypothèses évoquées ne peuvent pas entraîner une correction importante du P-Ratio mesuré. L'auteur considère donc que le P-Ratio de la chouette effraie est au moins inférieur à 10 %.

Chez cette espèce, les sources principales de lipides pendant la phase II sont le tissu adipeux sous-cutané et la graisse intra-abdominale. Ces dépôts sont effectivement fortement résorbés en fin de phase II (tableau 5).

**Tableau 5** : source des lipides utilisés pendant le jeûne (Thouzeau, 1998)

	Peau et tissu sous cutané	Graisse intra-abdominale
Pourcentage de graisse résorbée dans le groupe 1	0 %	0 %
Pourcentage de graisse résorbée dans le groupe 2	83 %	98 %
Pourcentage de graisse résorbée dans le groupe 3	95 %	100%

Groupe 1 : 8 chouettes effraies sacrifiées à la fin de la digestion du bol alimentaire

Groupe 2 : 6 chouettes effraies sacrifiées à la fin de la phase II

Groupe 3 : 6 chouettes effraies sacrifiées en phase III

La faible utilisation des protéines totales de l'organisme masque la perte relative importante de protéines des organes abdominaux (faible poids protéique comparé à celui des muscles). En effet, en fin de phase II, la masse protéique du foie a diminué de 48 % et celle du tube digestif de 29 % (tableau 6).

**Tableau 6** : Source des protéines utilisées pendant le jeûne (Thouzeau, 1998)

	Muscles pectoraux	Foie	Cœur	Tractus digestif
Groupe 1	0 %	0 %	0 %	0 %
Groupe 2	12 %	48 %	4 %	29 %
Groupe 3	33 %	62 %	22 %	43 %

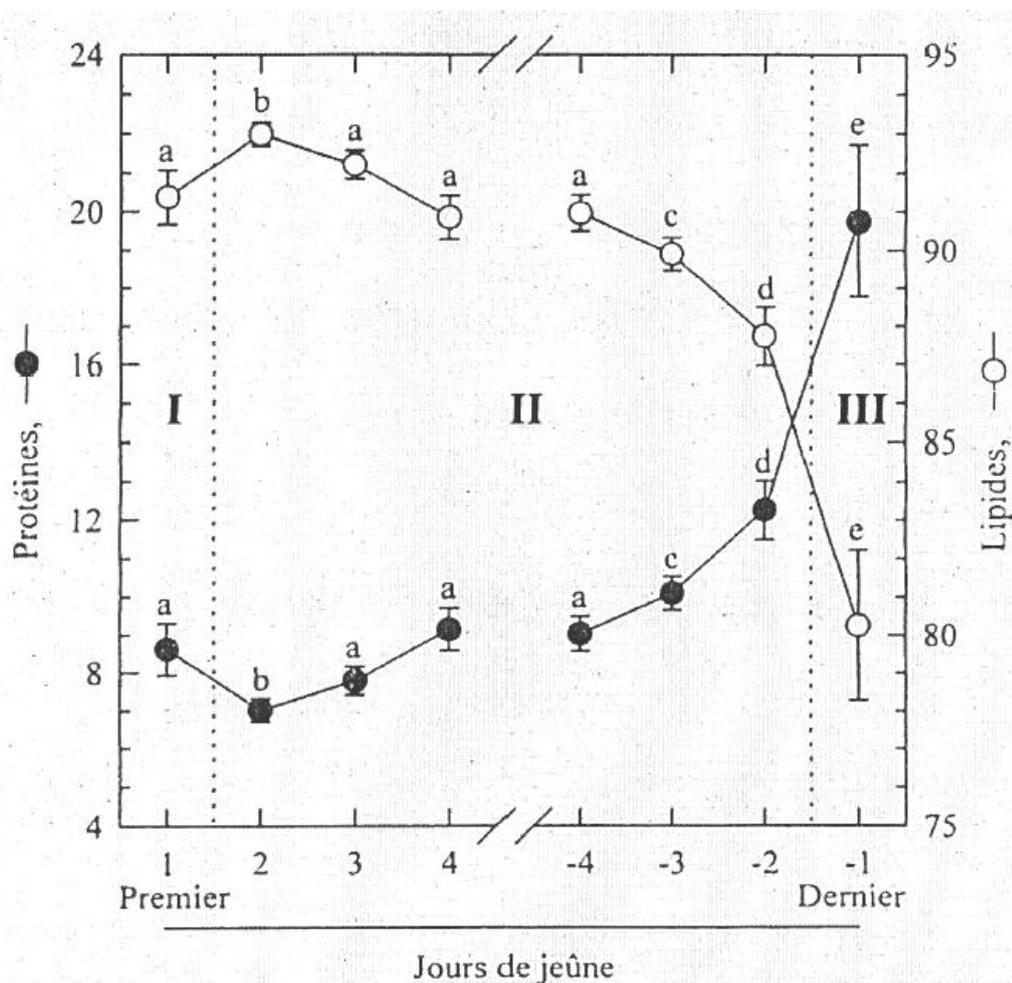
Groupe 1 : 8 chouettes effraies sacrifiées à la fin de la digestion du bol alimentaire

Groupe 2 : 6 chouettes effraies sacrifiées à la fin de la phase II

Groupe 3 : 6 chouettes effraies sacrifiées en phase III

L'analyse journalière des données montre que le P-Ratio augmente progressivement pendant la deuxième partie de la phase II, sa valeur étant presque doublée entre le début (7 %) et la fin (12 %) de cette phase (figure 35).

**Figure 35** : contribution relative des protéines et des lipides à la dépense énergétique journalière au cours des 3 phases du jeûne chez la chouette effraie (*Tyto alba*) (Thouzeau, 1998)

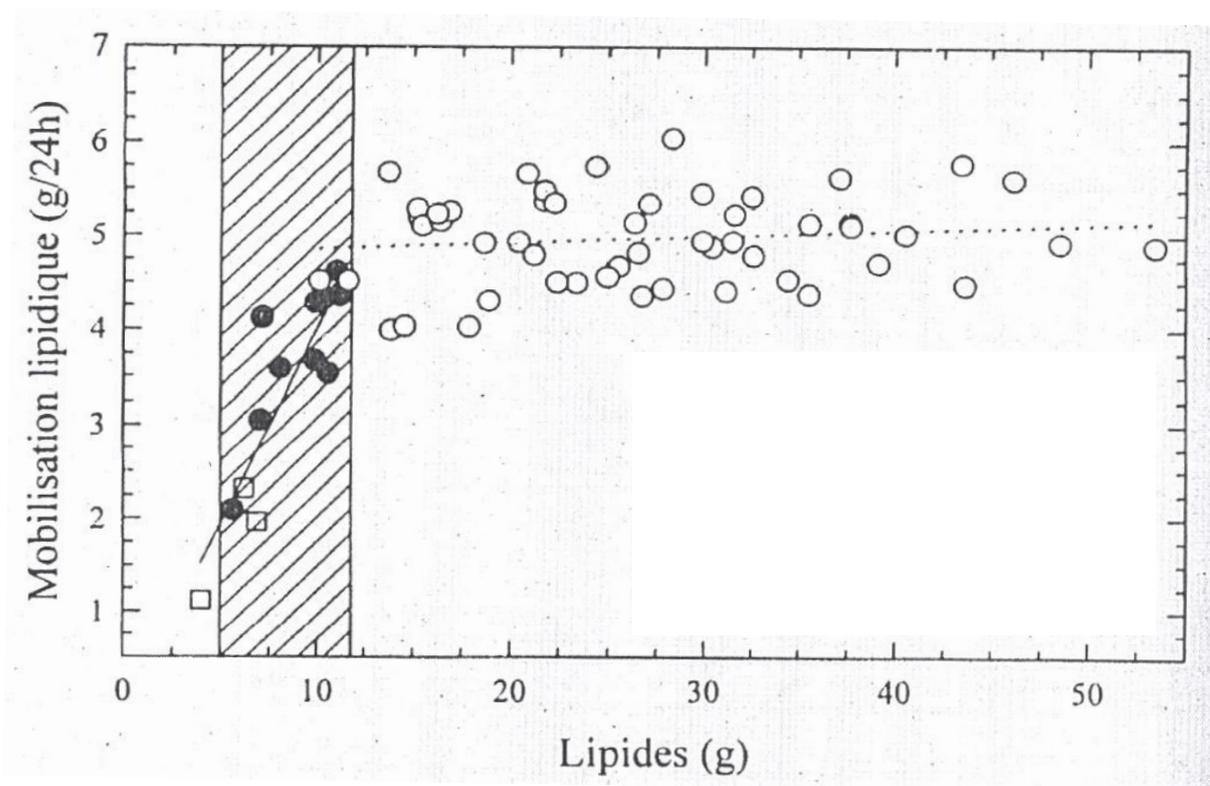


La contribution des lipides et des protéines est exprimée en pourcentages

Il existe un seuil de masse adipeuse au deçà duquel le P-Ratio journalier est indépendant de l'adiposité du moment mais dépendant de l'adiposité initiale et en dessous duquel le P-Ratio dépend de l'adiposité instantanée et non plus de l'adiposité initiale chez la chouette effraie. Ce seuil est estimé à 35 grammes, masse nettement supérieure à la masse lipidique à la transition phase II/phase III.

La transition phase II / phase III serait liée à une inadéquation complète entre les besoins énergétiques et la fourniture maximale d'acides gras par les réserves adipeuses très diminuées. Cette transition se caractérise par une chute brutale du flux journalier de lipides (figure 36). Ainsi, chez la chouette effraie, le P-Ratio serait le fait d'un ajustement en temps réel entre le niveau de besoin énergétique et la capacité de mobilisation des réserves énergétiques du moment.

**Figure 36** : relation entre la mobilisation journalière de lipides et la masse totale de lipides de l'organisme le même jour chez la chouette effraie (*Tyto alba*) (Thouzeau, 1998)



Cercles vides : avant la transition phase II / phase III ; cercles pleins : jour de la transition ; rectangles : après la transition ; zone hachurée : transition

L'intensité du froid et l'augmentation très marquée de la dépense énergétique qui lui est associée pourraient ne pas être toujours accompagnées d'une mobilisation suffisante des réserves lipidiques. Ainsi, lors de vagues de froid sévères et imprévisibles, il n'est pas rare de trouver des chouettes effraies mortes bien qu'elles disposent d'une marge encore importante de réserves théoriquement mobilisables. (Thouzeau *et al.*, 1999 b)

c. Autonomie au jeûne chez la chouette effraie [Thouzeau, 1998]

Thouzeau (1998) estime le métabolisme d'existence à 300 kJ par jour lorsque la chouette effraie entreprend une recherche alimentaire. En phase II, la contribution des lipides à la dépense énergétique est de 90 %, le P-Ratio étant de 10 % en moyenne. On connaît la valeur énergétique des lipides : 39,7 kJ/g. On en déduit alors que 7 g de lipides sont utilisés quotidiennement par une chouette effraie active dans la nature si elle ne trouve pas de proie. Sachant que la perte journalière de masse lipidique est la même pendant la phase II et la phase III, le temps de survie d'une effraie engagée dans une recherche alimentaire à 5°C est estimé à six jours en hiver et à quatre jours dans les mêmes conditions, mais en automne, étant donné que les réserves graisseuses de la chouette effraie sont moins importantes à ce moment-là de l'année.

En prenant en compte la variabilité d'adiposité initiale observée chez la chouette effraie, l'autonomie au jeûne hivernal peut varier de 2 à 9 jours. Ces chiffres sont en accord avec ce que les chercheurs ont observé dans la nature : 8 jours pour Piechocki, 5 jours pour Taylor... (respectivement 1960 et 1994 dans Vallée, 1999).

d. Deux stratégies peuvent être adoptées [Massemin, 1997]

Exposé à des conditions climatiques rigoureuses, l'oiseau peut adopter deux stratégies. Il peut se lancer dans une recherche alimentaire impliquant une augmentation de la dépense énergétique liée à la locomotion; ceci au risque de ne pas trouver de proies et d'épuiser plus rapidement ses réserves: c'est la stratégie active. Massemin (1997) a ainsi calculé que durant un jeûne à 5°C, l'augmentation du métabolisme d'existence (de 213 kJ/jour à 300 kJ/jour) est telle que l'entreprise d'une recherche alimentaire diminue de 30 % l'autonomie au jeûne. Si la chouette effraie adopte la stratégie active, elle peut quand même réduire le coût de sa recherche alimentaire en modifiant sa technique de chasse : la chasse à l'affût permet une économie d'énergie. En Ecosse, la proportion de chouettes effraies observées à l'affût passe de 54 % l'été à 87 % en hiver (Vallée, 1999).

L'oiseau peut aussi choisir de ne pas aller chasser en attendant de meilleures conditions climatiques, minimisant ainsi sa dépense énergétique mais lui imposant de vivre sur ses réserves : c'est la stratégie passive. Il risque de mourir de faim si les mauvaises conditions environnementales se prolongent, ce qui est imprévisible.

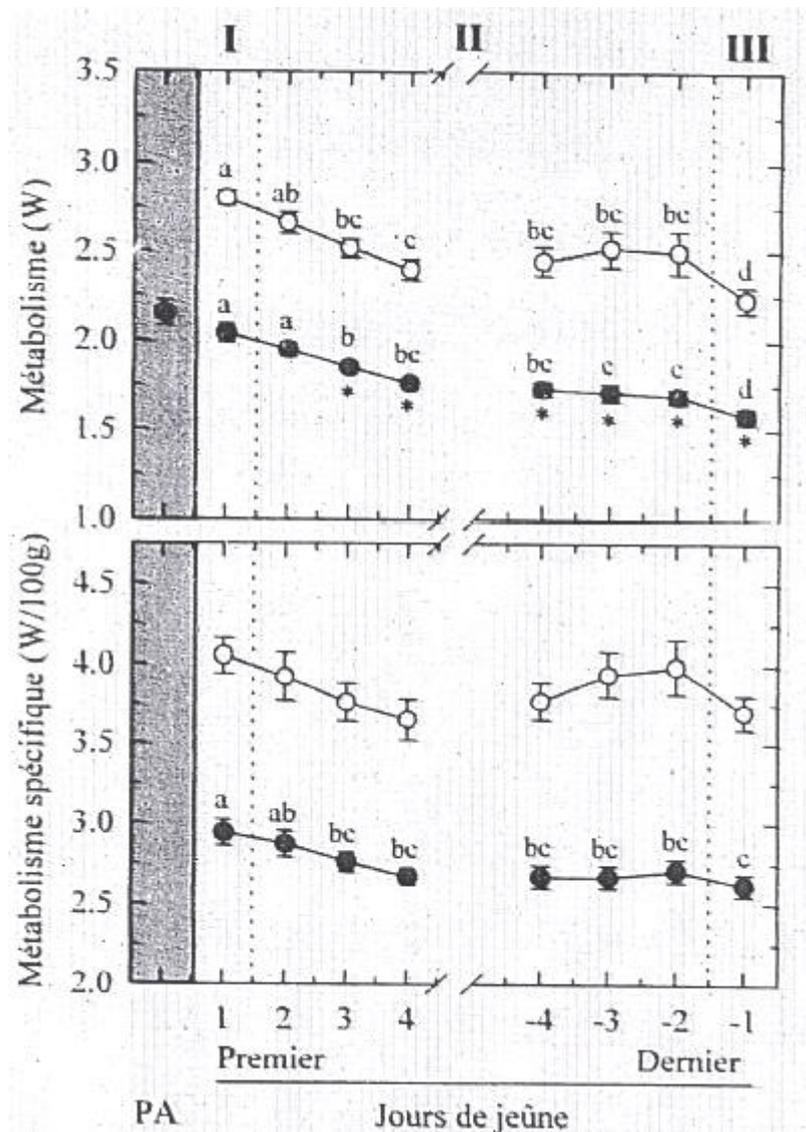
Paradoxalement, certains individus dénutris possèdent une masse protéique supérieure à celle d'animaux en bon état corporel. Cette importante masse protéique liée à un métabolisme élevé favoriserait la thermogenèse de régulation et les capacités de vol mais limiterait l'autonomie au jeûne en augmentant les dépenses énergétiques liées au métabolisme.

Cette variabilité de la masse protéique pourrait être liée au choix de la stratégie. On peut imaginer qu'une masse protéique importante et de faibles réserves graisseuses soient le signe d'une adoption de la stratégie active et qu'au contraire, le choix de la stratégie passive entraîne une masse protéique plus faible et des réserves graisseuses plus importantes.

e. Variations du métabolisme de repos pendant le jeûne [Thouzeau *et al.*, 1999a]

Le jeûne au froid induit une baisse faible mais significative du métabolisme de repos (RMR). Il diminue progressivement les premiers jours du jeûne pour ensuite se stabiliser jusqu'au premier jour de la phase III où il décroît de nouveau de manière significative. Le RMR diminue avec la masse de l'animal mais, pendant le jeûne, cette baisse n'est pas uniquement liée à la perte de masse corporelle puisqu'on observe une même évolution exprimé par unité de masse maigre (figure 37).

**Figure 37** : évolution des métabolismes d'existence et de repos et des métabolismes spécifiques d'existence et de repos (métabolisme exprimé par 100g de masse sèche délipidée) de la chouette effraie (*Tyto alba*) au cours des 3 phases du jeûne (Thouzeau, 1998)



Cercles vides : métabolisme d'existence ; cercles pleins : métabolisme de repos

Cela met en évidence, chez la chouette effraie, un ajustement du métabolisme pendant le jeûne qui permet de réduire les besoins énergétiques. Ce mécanisme a été attribué à une diminution de la concentration en hormones thyroïdiennes, principalement  $T_3$  et à une baisse du niveau de sensibilité des récepteurs à  $T_3$ . La réduction du renouvellement protéique au cours du jeûne pourrait aussi être impliquée tout comme la réduction de la masse du foie et des reins.

f. Renutrition [Handrich *et al.*, 1993 a]

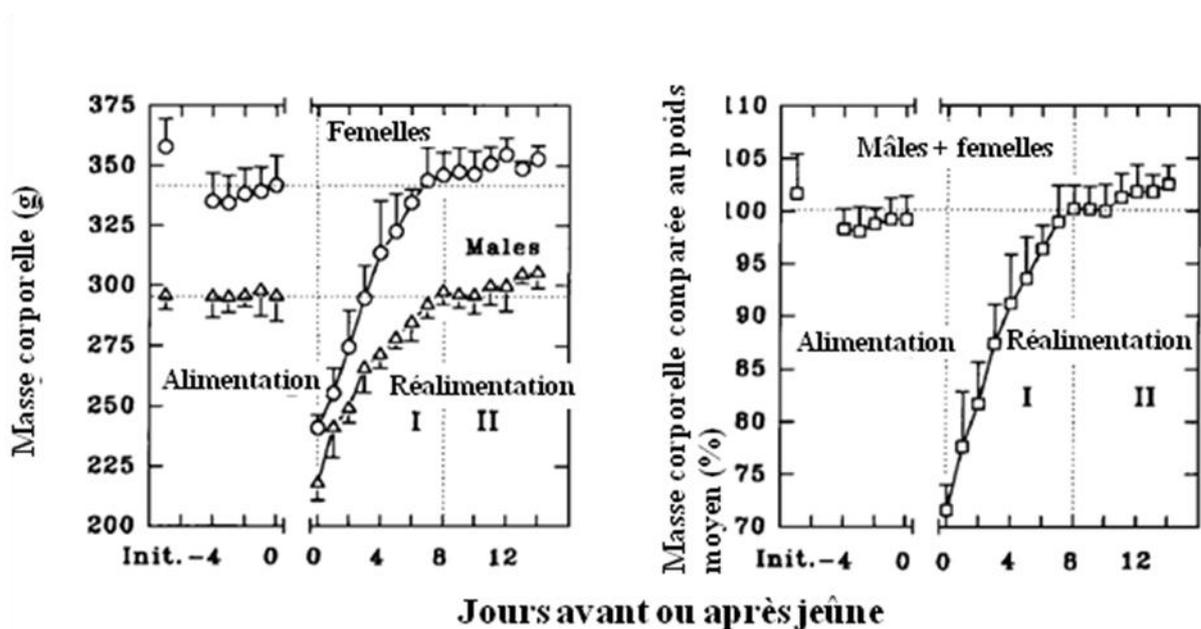
Durant l'hiver, la plupart des espèces peuvent être confrontées à une situation de déficit énergétique liée à un régime hypocalorique permanent ou à une succession de jeûnes de courte durée alternés avec des phases de réalimentation partielle. Le caractère imprévisible de ces périodes de jeûnes fait que l'oiseau peut être amené à subir des jeûnes successifs sans avoir restauré ses réserves corporelles initiales et peut donc se trouver dans un état nutritionnel très variable avant de commencer le jeûne. C'est pourquoi ses capacités de renutrition, c'est à dire la vitesse de restauration des réserves, influent aussi sur son aptitude à résister à un jeûne ultérieur.

L'étude menée par Handrich *et al.* (1993b) a consisté à réalimenter à volonté huit chouettes effraies soumises auparavant à huit jours de jeûne total. Elles retrouvent leur poids initial en huit jours (figure 38).

**Figure 38** : effet du jeûne et de la réalimentation sur le poids corporel chez la chouette effraie (*Tyto alba*) (Handrich *et al.*, 1993b)

1<sup>ère</sup> figure : variations de la masse corporelle du mâle et de la femelle avant et après le jeûne

2<sup>ème</sup> figure : variations du pourcentage du poids initial pour les 2 sexes confondus avant et après le jeûne



Cercles : femelles ; triangles : mâles ; rectangles : les 2 sexes sont confondus

Les auteurs ont déterminé que le poids seuil correspondant à l'irréversibilité du jeûne était situé entre 200 et 230 grammes.

A la différence de ce que l'on observe chez d'autres espèces, l'efficacité d'assimilation des nutriments n'augmente que très peu chez la chouette effraie pendant la renutrition.

Après quatre jours de renutrition, le métabolisme d'existence des chouettes effraies est égal et parfois supérieur au métabolisme pré-jeûne alors que les chouettes ne sont pas encore revenues à leur poids initial. Cela montre qu'à la différence du rat et de l'homme, la chouette effraie est incapable de diminuer son métabolisme d'existence pour accélérer la restauration de ses réserves corporelles après une période de jeûne. Cela doit être dû en partie au maintien d'une activité locomotrice non négligeable aussi bien pendant le jeûne que pendant la renutrition.

g. Un régime alimentaire trop spécialisé

Le régime de la chouette effraie pourrait jouer un rôle dans sa vulnérabilité hivernale observée, la rendant ainsi plus dépendante des conditions climatiques. En effet, si la consommation d'oiseaux devient plus importante chez le hibou moyen-duc et la chouette hulotte durant la période hivernale (atteignant jusqu'à 50 % des proies pour la chouette hulotte, Chapine, 1974 dans Vallée, 1999), la chouette effraie semble avoir un régime plus spécialisé, orienté, même l'hiver, majoritairement vers la consommation de micromammifères (tableau 7).

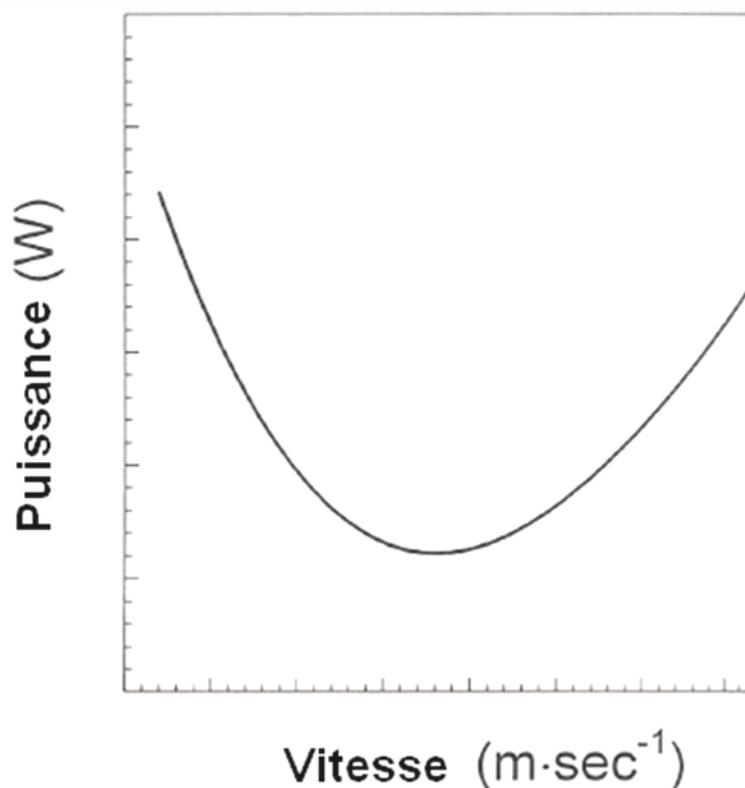
**Tableau 7** : évolution des proies chassées par une chouette effraie (*Tyto alba*) au cours de l'année en Californie (d'après Evans et Emlen, 1947)

Mois / Nombre	janvier à avril	avril à juillet	juillet à octobre	octobre à janvier
Mammifères	181	188	191	156
Oiseaux	8	3	3	5

L'hiver, la chasse est plus difficile car les micromammifères sont plus rares et restent plus souvent à l'abri dans leurs galeries. C'est pourquoi la chouette effraie diversifie son régime en attrapant par exemple des moineaux dans les buissons, mais cela reste en très faible proportion. On peut penser que la chasse dans l'espace confiné des buissons est difficile pour ce chasseur de milieu ouvert. La capture quasi-exclusive de micromammifères rend dès lors la chouette effraie plus exposée aux risques de restriction alimentaire, l'hiver venu (Vallée, 1999).

Son mode de chasse combinant chasse en vol et à l'affût est aussi plus coûteux que celui du hibou moyen-duc et de la chouette hulotte qui utilisent très majoritairement la seconde stratégie. Si le vol rapide entraîne de fortes dépenses énergétiques dues au travail musculaire conséquent, le vol lent est lui aussi coûteux puisque l'oiseau ne profite pas de l'élan d'un vol rapide (figure 39). Son métabolisme en vol atteint 13 fois son métabolisme de base. Celui du hibou moyen-duc équivaut à 8,3 son propre métabolisme de base (Wijnandts, 1984 dans McCafferty, 1993). Le vol lent de la chouette effraie est donc énergétiquement très coûteux.

**Figure 39** : coût énergétique du vol en fonction de la vitesse de l'oiseau (Blem dans Sturkie, 2000)



Il pourrait être intéressant d'évaluer l'étendue du territoire de chasse hivernal de la chouette effraie et les variations qu'il connaît en fonction des différentes conditions climatiques (pluie, gel, neige) en utilisant la méthode de radiopistage. En effet, quand la disponibilité des proies diminue, la chouette effraie augmente la superficie du territoire de chasse qu'elle survole. Cela permettrait de connaître l'influence de son mode de chasse sur sa vulnérabilité hivernale.

**La sensibilité de la chouette effraie ne semble pas liée à ses capacités de jeûne. En effet, cette espèce dispose d'une adiposité comparable à celle d'autres rapaces dont la mortalité hivernale est moins importante. Elle possède, de plus, la capacité d'accumuler des réserves lipidiques avant l'hiver. Elle utilise ses réserves efficacement en réduisant les pertes protéiques et limite son métabolisme de repos pendant le jeûne. Tout ceci en fait une espèce adaptée au jeûne. Même si son régime alimentaire plus spécialisé que celui de la chouette hulotte et du hibou moyen-duc la prive de proies potentielles et même si ses capacités à reconstituer ses réserves après un jeûne ne semblent pas optimales, cela ne paraît pas suffisant pour expliquer la forte mortalité de l'espèce. La découverte de cadavres non amaigris nous amène à nous demander si cette vulnérabilité hivernale pourrait être due à une sensibilité au froid liée à une thermorégulation moins efficace que celle d'autres rapaces nocturnes.**

## B. Implication de la thermorégulation dans la vulnérabilité hivernale de la chouette effraie

On a montré qu'à différents niveaux, la chouette effraie présente les caractéristiques physiologiques d'une espèce adaptée au jeûne prolongé. On veut connaître l'influence de la thermorégulation sur sa mortalité hivernale.

Il existe des interactions physiologiques et comportementales permettant aux oiseaux de faire face à des modifications environnementales et de développer en conséquence une stratégie énergétique pour survivre aux rigueurs de l'hiver.

### 1. Un maintien de la température corporelle coûteux pendant l'hiver [Thouzeau *et al.*, 1999a]

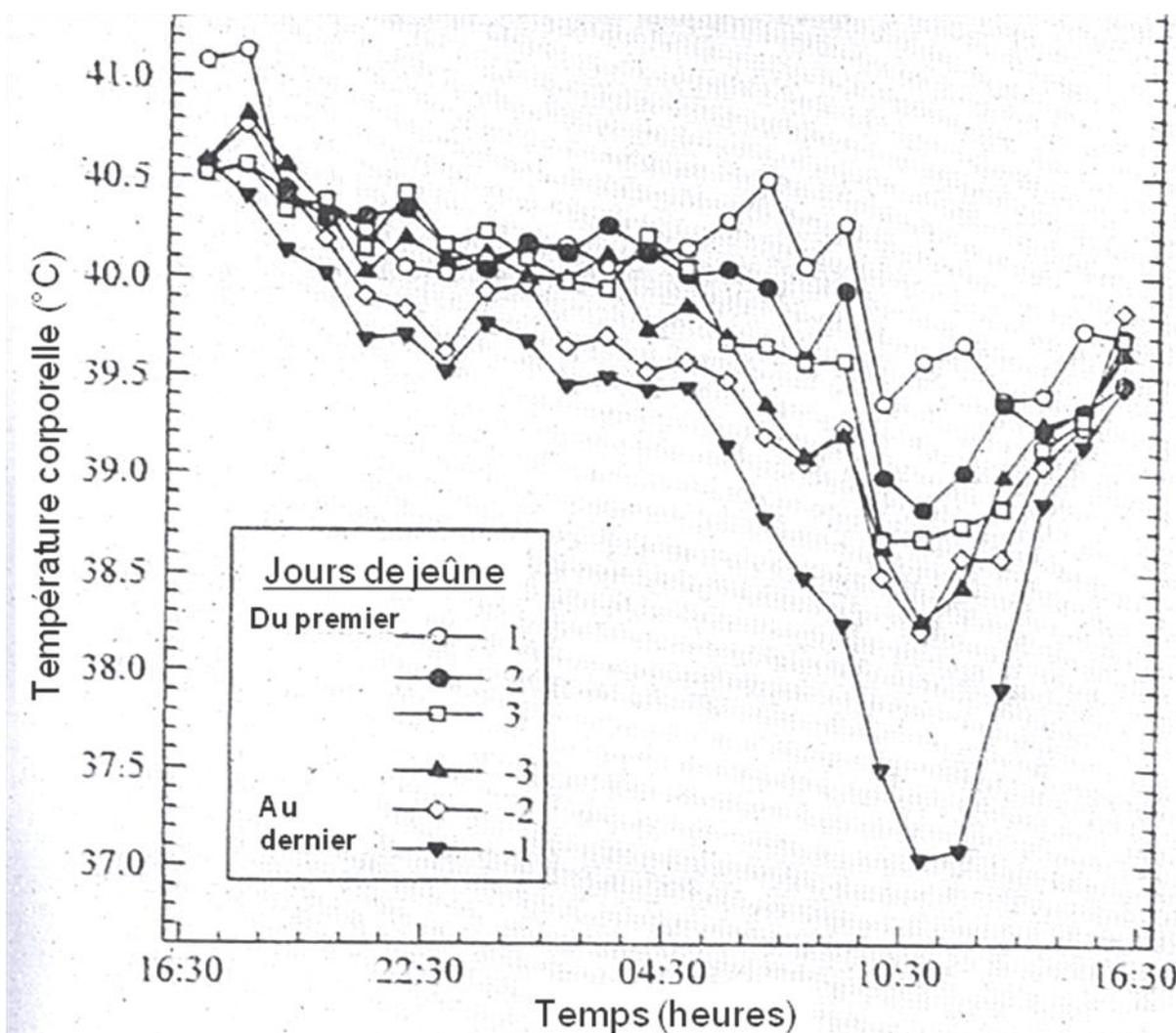
#### a. Zone de neutralité thermique (TNZ) et perte de chaleur

La TNZ de la chouette effraie a été estimée entre 22,5°C et 32,5°C (Edwards, 1987). L'acclimatation au froid l'hiver se traduit par une diminution de la  $T_{c\ inf}$  chez certaines espèces mais ce n'est pas le cas chez *Tyto alba*. En effet, l'étude menée sur des chouettes effraies, pourtant acclimatées aux conditions hivernales (photopériode, température...), montre que la  $T_{c\ inf}$  s'élève à 23°C (dans les expériences, si la chambre de mesure qui contient l'oiseau est maintenue à une température inférieure, la consommation en  $O_2$  de l'oiseau augmente). En dessous de cette limite, la chouette effraie doit augmenter son métabolisme pour maintenir sa température interne,  $T_b$ , constante. Ainsi, à 4 °C, le métabolisme de repos de la chouette effraie est pratiquement doublé par rapport à son métabolisme de base. Cette valeur critique inférieure est plus élevée que celle d'un rapace sympatrique de taille similaire comme le hibou moyen-duc ( $T_{c\ inf} = 17$  °C). Cela implique des dépenses énergétiques plus importantes pour la thermorégulation aux températures ambiantes hivernales.

#### b. Variations de $T_b$ au cours du jeûne au froid

Le jeûne au froid induit une augmentation de l'amplitude des variations journalières de  $T_b$ , essentiellement liée à une diminution par paliers de  $T_b$  diurne (figure 40).

**Figure 40** : variations de la température interne ( $T_b$ ) au cours des journées de jeûnes chez la chouette effraie (*Tyto alba*) (Thouzeau *et al.*, 1999a)



La diminution de la  $T_b$  diurne minimale n'est significative qu'à la transition entre la phase I et la phase II (0,4°C) et entre la phase II et la phase III (1,4°C). Cette absence de diminution nette pendant la phase II contraste avec la diminution progressive que l'on observe chez les espèces de taille comparable et qui contribue à abaisser leur métabolisme au cours du jeûne.

La phase III est marquée par une importante diminution de 1,4°C de la  $T_b$  diurne minimale. Le fait que la température corporelle augmente de nouveau la nuit après cette hypothermie diurne montre que les capacités de thermogénèse sont conservées. Deux hypothèses ont été évoquées pour expliquer cette diminution. Les lipides du tissu adipeux sous-cutané sont épuisés à hauteur de 95 % en phase III (Thouzeau, 1998), entraînant une augmentation de la conductance des tissus et donc une altération progressive et concomitante de l'isolation thermique. La chaleur alors redistribuée vers la périphérie provoque une baisse de la température du noyau. Cette hypothèse est soutenue par l'étude de l'extra-thermogénèse qui permet d'approcher les besoins liés à la thermogénèse. L'extra-thermogénèse est définie comme étant la différence entre le métabolisme d'existence et le métabolisme de base

(Girardier *et al.*, 1995) et correspond lors du jeûne au froid à la thermogénèse associée à l'activité et au frisson thermique. Or cette extra-thermogénèse tend à augmenter au cours de la phase II. Cette variation indique que la lutte contre le froid, déjà importante au début du jeûne, augmente progressivement au cours de la phase II. Ainsi, la diminution des dépôts adipeux dont le rôle est de ralentir la thermolyse, peut expliquer à la fois l'augmentation de l'extra-thermogénèse et la diminution diurne de  $T_b$ .

L'autre hypothèse envisagée est que cette diminution de  $T_b$  permette, en abaissant les besoins énergétiques, d'épargner les réserves corporelles à un moment critique du jeûne où le catabolisme protéique augmente alors que les réserves lipidiques sont très diminuées. Ceci se rapprocherait de l'hypothermie légère décrite pour d'autres oiseaux. Pour les rapaces nocturnes, les données sont contradictoires dans la littérature, certaines études argumentant en faveur de l'existence de cette hypothermie, d'autres, non. Pour Thouzeau (1998),  $T_b$  peut diminuer chez la chouette effraie d'une valeur normale moyenne de 39,6°C à un minimum de 35,5°C.

## 2. Etude des pertes de chaleur chez la chouette effraie [McCafferty *et al.*, 1998]

La thermographie infrarouge (IR) peut être utilisée entre autres pour identifier les principaux sites de pertes de chaleur chez un animal. Elle fournit à distance et sans contact une description détaillée des températures à la surface des êtres vivants grâce aux radiations qu'ils émettent. Cette technique convertit les radiations thermiques en images visibles. Elle présente l'avantage de ne pas déranger les animaux.

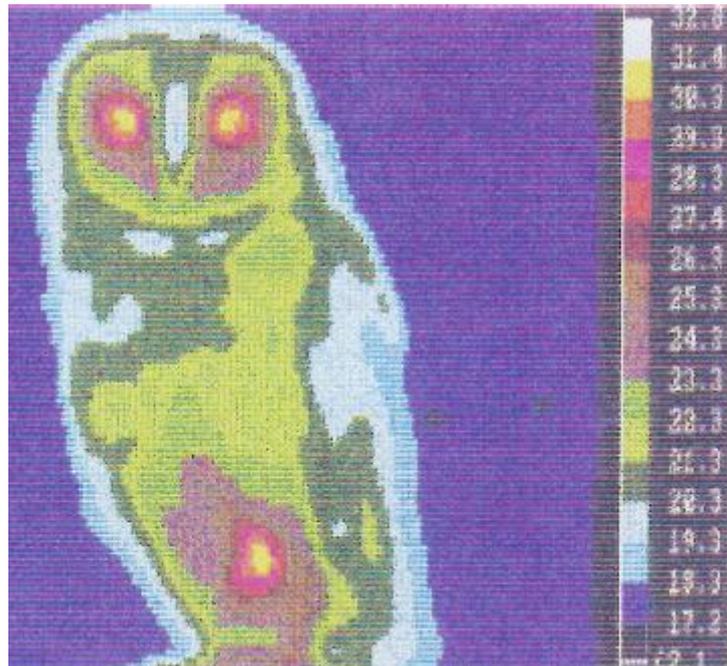
McCafferty (1993) a étudié une femelle chouette effraie de 9 ans, pesant 350 g, élevée en captivité. Elle a été observée dans une volière extérieure à une  $T_a$  de 17,6°C pendant une phase de repos sur un perchoir et pendant de courtes phases de vol, d'un perchoir à l'autre.

### a. Etude d'une phase de repos sur un perchoir

La température moyenne de la surface ventrale est de 21,8 °C, celle de la surface dorsale de 20,6 °C. La température irradiant de la surface de la femelle effraie est en moyenne de 21,1 °C. Si l'on s'intéresse aux parties du corps dont la température de surface est la plus importante, on constate que le disque facial est à 23,9 °C, la partie basse de l'abdomen à plus de 27 °C et les yeux à plus de 33 °C (photographie 3). Ceci explique la différence de température observée entre les faces ventrale et dorsale de notre oiseau.

**Photographie 3** : thermographie infrarouge sur une chouette effraie (*Tyto alba*) au repos à

$T_a = 17,6 \text{ °C}$  (McCafferty, 1993)



Température décroissante : jaune > rouge > vert > bleu

La température élevée, mesurée en partie déclive de l'abdomen, peut être liée à la présence de la plaque incubatrice chez les femelles. Hors période de reproduction, comme c'est le cas dans l'expérience, cette zone est recouverte de plumes mais demeure toujours plus chaude que le reste de l'abdomen. Ceci peut être dû à une mauvaise qualité du plumage à ce niveau ou bien au fait que cette zone soit très bien vascularisée.

La chaleur totale perdue par la chouette effraie s'élève à  $42 \text{ W/m}^2$  soit 1,2 fois le métabolisme de base, se décomposant en 30 % par convection, 50 % par radiation et 20 % par évaporation. La perte de chaleur par la seule tête est estimée à  $53,9 \text{ W/m}^2$ . On comprend alors tout l'intérêt qu'ont les chouettes effraies, et les oiseaux en général, à réduire l'exposition de leur tête au froid et au vent avec leurs ailes ou en utilisant des abris pendant les phases d'inactivité. En revanche, pendant la chasse, cette perte de chaleur ne peut être réduite puisque l'orientation de la tête et du disque facial est essentielle pour la détection des sons et la vision.

La température à la surface des muscles du vol (muscles pectoraux et muscles des ailes) s'élève à  $23 \text{ °C}$  tranchant avec les  $18 \text{ °C}$  à la surface du reste des ailes. D'ailleurs, pendant le repos, les images de la queue et des parties non musculaires des ailes se confondent avec l'air ambiant.

b. Evaluation des pertes de chaleur pendant le vol

La température moyenne à la surface de la femelle effraie pendant le vol est estimée à  $1,4 \text{ °C}$  de plus que celle mesurée au repos sur le perchoir.

La température à la surface des muscles du vol s'élève à 30 °C pendant le vol (photographies 4 et 5) soit 7 °C de plus qu'au repos, devenant un site de déperdition de chaleur important.

**Photographie 4** : thermographie infrarouge sur une chouette effraie (*Tyto alba*) en vol à

$T_a = 17,6 \text{ °C}$  (McCafferty, 1993)



Température décroissante : jaune > rouge > vert > bleu

**Photographie 5** : thermographie infrarouge sur une chouette effraie (*Tyto alba*) en vol à

$T_a = 17,6 \text{ °C}$  (McCafferty, 1993)



Température décroissante : jaune > rouge > vert > bleu

L'efficacité musculaire des muscles du vol, même si elle n'a pas été déterminée précisément, est estimée à 15-25 %. Cela revient à dire que 75 à 85 % du travail de ces muscles est converti en chaleur potentiellement disponible pour la thermorégulation. Le métabolisme d'existence en vol est 11 fois plus important que celui au repos et équivaut à 13 fois le métabolisme de base. La chaleur métabolique produite est en effet de  $370 \text{ W/m}^2$ . Il faut par conséquent des mécanismes de dissipation de chaleur efficaces pendant le vol. La surface de la chouette effraie est multipliée par 7 quand ses ailes sont déployées. Même si ce sont les muscles du vol qui produisent le plus de chaleur par unité de surface (la perte de chaleur sensible par unité de surface au niveau des muscles des ailes est 5 fois plus importante que celle du reste des ailes), la perte absolue à leur niveau est très inférieure à celle du reste des ailes qui représente plus des deux tiers de la surface de l'oiseau pendant le vol.

Au repos, les sites par lesquels la chouette effraie perd le plus de chaleur sont donc la tête et l'abdomen ventral (femelle) ; pendant le vol, les mouvements et l'augmentation de surface permise par le déploiement des ailes de la chouette facilitent la dissipation de chaleur libérée par l'augmentation du métabolisme.

### 3. Isolation de la chouette effraie

Soumis à des conditions environnementales hivernales, les animaux peuvent moduler leur dépense énergétique en modifiant leur thermogenèse et en réduisant la dissipation de chaleur grâce à leur isolation. En limitant les pertes de chaleur, l'autonomie au jeûne augmente.

#### a. Qualité du plumage

La chouette effraie est l'une des rares chouettes européennes qui ne possède que peu de plumes sur les tarse et les talons à la différence d'autres espèces qui peuplent le même habitat comme la chouette hulotte. Ceci est étonnant car le plumage des pattes est souvent décrit comme étant fonction de la région habitée. En effet, les espèces aux tarse et talons nus sont plutôt adaptées aux régions humides et chaudes tandis que celles dont les tarse et les talons sont recouverts de plumes sont adaptées aux zones sèches et froides (Kelso et Kelso, 1936). La chouette effraie a donc les caractéristiques d'une espèce adaptée aux régions chaudes et humides.

Le plumage ventral de la chouette effraie est plus mince que celui de la chouette hulotte, du hibou des marais (*Asio flammeus*) et du hibou moyen-duc (tableau 8). L'efficacité d'isolation (calculée à partir du poids du plumage et de la surface de l'oiseau) de la chouette effraie est beaucoup plus faible que celui de la chouette hulotte et très légèrement inférieur à celui du hibou moyen-duc (Massemin et Handrich, 1997) (tableau 9).

**Tableau 8** : épaisseur du plumage de la chouette effraie (*Tyto alba*), du hibou des marais (*Asio flammeus*) et de la chouette hulotte (*Strix aluco*) (McCafferty, 1993)

Espèces	Epaisseur du plumage en mm		
	Face ventrale	Face dorsale	Tête
Chouette effraie (4)	<b>15,0</b>	<b>15,9</b>	<b>25,1</b>
Hibou des marais (1)	22,9	13,7	19,5
Chouette hulotte (1)	21,3	20,8	25,0

Effectifs entre parenthèses

**Tableau 9** : efficacité d'isolation du plumage de la chouette effraie (*Tyto alba*), du hibou moyen-duc (*Asio otus*) et de la chouette hulotte (*Strix aluco*)  
(d'après Massemin et Handrich, 1997)

	Chouette effraie (9)	Hibou moyen-duc (1)	Chouette hulotte (1)
Masse du plumage (g)	<b>39,8</b>	40,6	55,5
Efficacité d'isolation (g/cm <sup>2</sup> )	<b>4,8</b>	4,9	5,5

Effectifs entre parenthèses

En moyenne, la peau de la chouette effraie est recouverte par 23 couches de plumes. Bien que cela n'ait pas été quantifié au microscope, le contour de ses plumes semble plus fin que celui d'autres rapaces. Cela laisse penser que son plumage est peut-être moins capable de résister au vent et à la pluie (Massemin, 1997).

Le plumage de la chouette effraie semble donc légèrement moins épais que celui d'espèces proches et de taille similaire. Nous allons voir si expérimentalement cela a des répercussions sur ses capacités d'isolation.

#### b. Isolation thermique de la chouette effraie [McCafferty *et al.*, 1997a]

McCafferty *et al.* (1997a) ont utilisé un modèle placé dans une soufflerie en tunnel pour étudier les pertes de chaleur et la résistance thermique de la chouette effraie dans différentes conditions climatiques (humidité, vent...). Le modèle a été recouvert de la peau et des plumes de cadavres de chouettes effraie ou d'autres rapaces sympatriques selon l'espèce étudiée. Avec une  $T_a$  de 23,7°C, la température interne du modèle était maintenue à 41,8°C grâce à la circulation d'eau chaude dans le modèle et celle de sa surface à 25,3°C. Les auteurs ont renouvelé l'expérience avec les modèles de 4 chouettes effraies, d'une chouette hulotte et d'un hibou moyen-duc.

##### i. Air calme, pas de vent

A 20 °C, la perte de chaleur totale est estimée à 56 W/m<sup>2</sup> pour la chouette effraie contre 51 W/m<sup>2</sup> pour le hibou des marais et 55 W/m<sup>2</sup> pour la chouette hulotte.

Quand le plumage est mouillé, cette perte de chaleur s'élève à 74 W/m<sup>2</sup> pour la chouette effraie correspondant à une augmentation de 32 %.

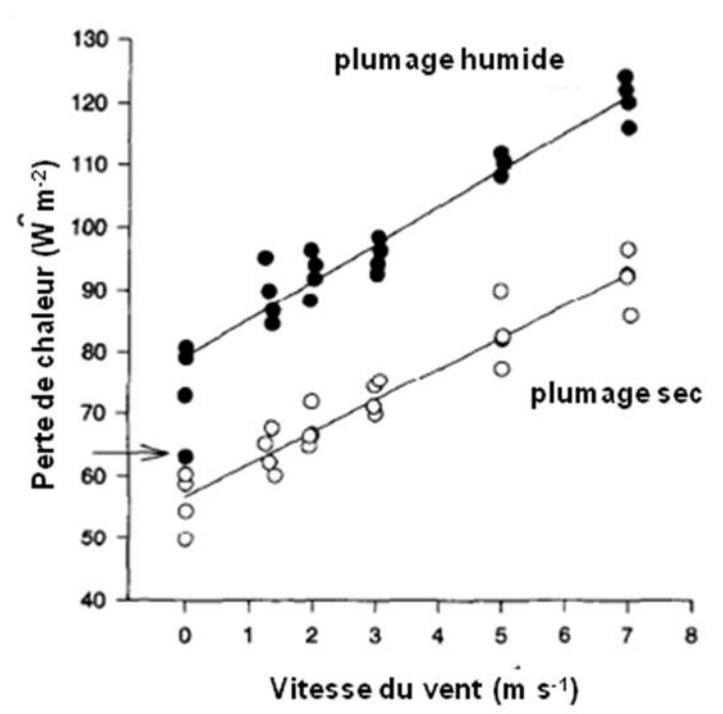
Quand la  $T_a$  diminue de 20 °C à 4 °C, la perte de chaleur totale passe de 56 à 113 W/m<sup>2</sup>.

La résistance totale à la perte de chaleur est la somme de la résistance du plumage et des tissus. Elle est de 508 s/m chez la chouette effraie quand le plumage est sec contre 486 s/m quand le plumage est mouillé (respectivement 631 et 612 s/m pour la chouette hulotte). La résistance totale à la dissipation de chaleur de la chouette effraie est donc inférieure à celle de la chouette hulotte.

ii. Influence de la vitesse du vent

Que le plumage soit sec ou mouillé, la perte de chaleur est proportionnelle à la vitesse du vent. Ainsi, quand la vitesse du vent s'accroît de 0 m/s à 7 m/s, on constate une augmentation de 60 % de la chaleur perdue (figure 41).

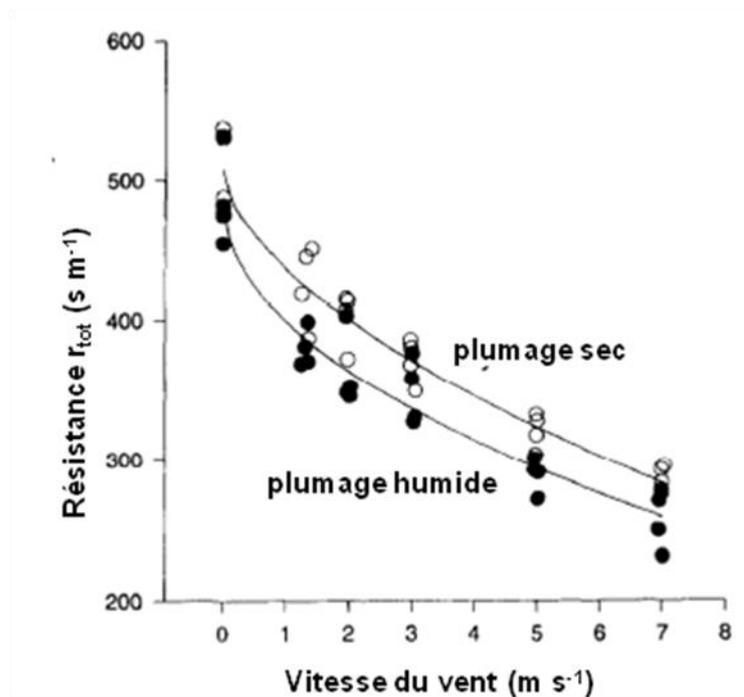
**Figure 41** : effet du vent sur les pertes de chaleur totales du modèle chouette effraie (*Tyto alba*) avec le plumage sec ou mouillé (McCafferty *et al.*, 1997a)



Cercles pleins = plumage mouillé ; cercles vides = plumage sec

La résistance totale à la perte de chaleur diminue de 60 % quand la vitesse du vent augmente de 0 m/sec à 7 m/sec. Elle n'est pas proportionnelle à la vitesse du vent (figure 42).

**Figure 42** : effet du vent sur la résistance totale du modèle chouette effraie (*Tyto alba*) avec un plumage sec ou mouillé (McCafferty *et al.*, 1997a)



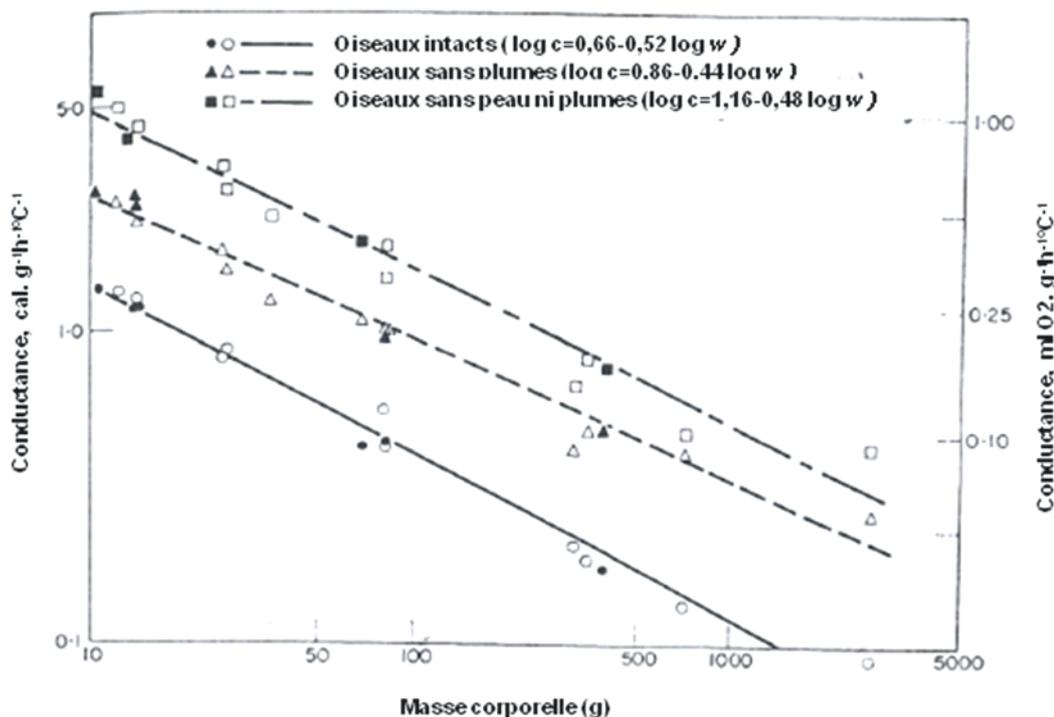
Cercles pleins = plumage mouillé ; cercles vides = plumage sec

D'une manière générale, la résistance totale à la perte de chaleur diminue avec le vent et l'humidité ; de ce fait, les pertes de chaleur augmentent avec ces deux facteurs. La perte de chaleur totale de la chouette effraie est supérieure à celle de la chouette hulotte du fait de sa résistance totale moins élevée.

- c. Qualité de l'isolation thermique du plumage de la chouette effraie [McCafferty *et al.*, 1997b]

Les plumes isolent mieux que les poils dans la mesure où elles permettent d'emprisonner une couche d'air plus importante (McNab, 1966). Sans elles, les pertes de chaleur par conductivité des oiseaux seraient multipliées par deux à trois et les pertes de chaleur latente par trois à cinq, d'où l'importance primordiale du plumage dans l'isolation thermique (Herreid et Kessel, 1967) (figure 43).

**Figure 43** : conductance de l'oiseau en fonction de son poids et influence de la peau et des plumes sur cette conductance (Herreid et Kessel, 1967)



Courbe du haut : oiseau intact ; courbe du centre : oiseau sans plume ; courbe continue : oiseau sans plume ni peau

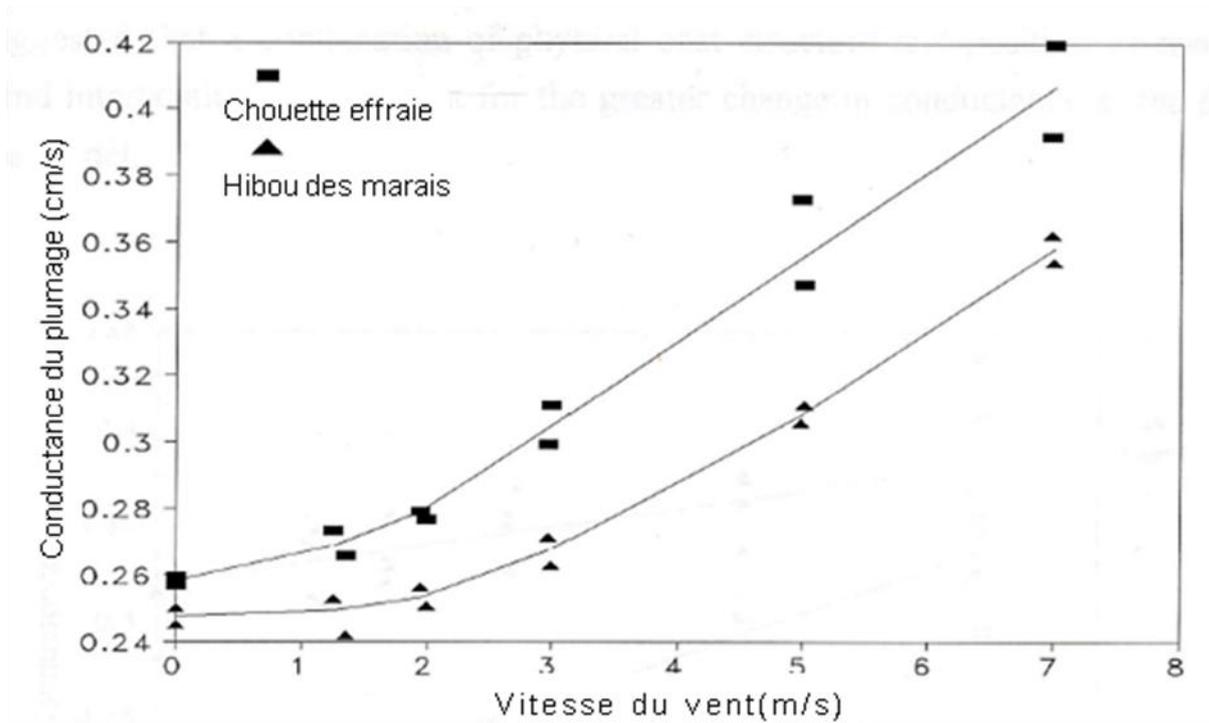
### Plumage sec

La résistance du plumage augmente avec son épaisseur et le nombre de couches qui le compose, car dans les deux cas, la couche d'air emprisonnée entre les plumes augmente. Les oiseaux, en se lissant les plumes, contribuent à entretenir cette résistance thermique. La piloérection, en augmentant la quantité d'air emprisonnée, augmente la résistance du plumage de 56 % chez le pigeon (*Columbia livia*) (Walsberg *et al.*, 1978).

La résistance du plumage de la chouette effraie s'élève à 398 s/m ; elle est très légèrement plus faible que celle d'oiseaux dont l'épaisseur de plumes est similaire. L'isolation conférée par le plumage de la chouette effraie équivaut à 41 % de celle qu'apporterait une couche d'air immobile au contact de la peau de même épaisseur que le plumage. Cette équivalence atteint 58 % pour le duvet du poussin qui est de ce fait plus isolant.

Le transfert de chaleur au travers du plumage se décompose en 50 % par conduction, 40 % par convection et 10 % par radiations. Les pertes par conduction augmentent linéairement avec la vitesse du vent. Ainsi, elles sont augmentées de 20 % quand le vent souffle à 2 m/sec. Ceci correspond à la pénétration du vent dans 15 % de l'épaisseur du plumage. On constate sur la figure 44 que la conductance du plumage du hibou des marais est plus faible que celle de la chouette effraie.

**Figure 44** : effet du vent sur la conductance du plumage de la chouette effraie (*Tyto alba*) et du hibou des marais (*Asio flammeus*) (McCafferty *et al.*, 1997 b)



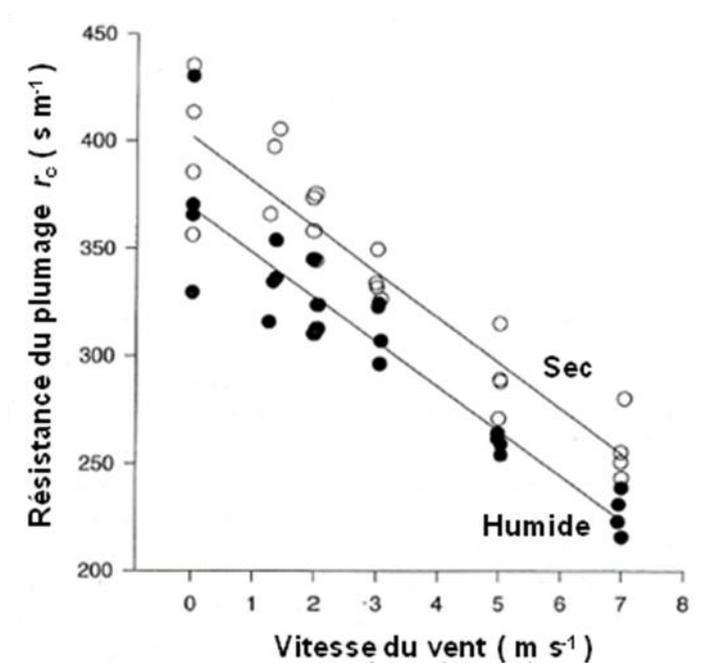
Rectangles : chouette effraie ; triangles : hibou des marais

On observe une diminution linéaire de la résistance du plumage avec l'augmentation de la vitesse du vent de 0 m/sec à 7 m/sec (figure 45).

### Plumage mouillé

La résistance du plumage mouillé est réduite à 374 s/m chez la chouette effraie, correspondant à une réduction de seulement 10 %. Le fait d'humidifier le plumage ne modifie pas la forme ni la pente de la courbe de variation de la résistance du plumage en fonction de la vitesse du vent (figure 45) laissant penser que l'eau ne pénètre pas dans toute l'épaisseur du plumage.

**Figure 45** : effet du vent sur la résistance du plumage de la chouette effraie (*Tyto alba*) (McCafferty *et al.*, 1997b)



Cercles pleins = plumage mouillé ; cercles vides = plumage sec

Le fait que le plumage soit mouillé augmente les pertes par conduction car l'évaporation engendrée par l'humidité abaisse la température de surface, augmentant ainsi le gradient de température entre le noyau et la surface. Quelle que soit la vitesse du vent, humidifier le plumage revient à augmenter la perte totale de chaleur de 25 W/m<sup>2</sup>.

Dans cette étude, peu d'eau a été dispersée sur le plumage. On peut penser qu'une plus grande quantité désorganiserait les plumes et entraînerait une perte de chaleur beaucoup plus conséquente. Or dans la nature, les chouettes effraies se mouillent plus souvent au contact de la végétation qu'à cause de la pluie. Au contact de cette végétation humide, les plumes sont désorganisées. Il conviendrait alors d'abord d'étudier l'effet de la pluie et de la végétation sur le plumage des chouettes effraies sauvages pour que l'on puisse avoir une idée de la manière dont l'humidité naturelle affecte leur isolation.

Ces travaux semblent indiquer que l'épaisseur et la résistance du plumage de la chouette effraie sont légèrement plus faibles que ceux de la chouette hulotte et du hibou des marais. Cela lui occasionne des pertes de chaleur plus importantes. La résistance à la dissipation de chaleur est diminuée par le vent et l'humidité ; on comprend alors pourquoi l'importance des précipitations a une influence sur la mortalité annuelle de la chouette effraie.

Cette étude de la résistance et de l'isolation thermiques a été réalisée à partir d'un modèle recouvert de la peau et du plumage de cadavres de chouettes effraies. Selon Thouzeau (1998), ces résultats ne peuvent pas être totalement extrapolés aux effraies vivantes puisque cette modélisation ne prend pas en compte les adaptations physiologiques et comportementales adoptées par les oiseaux dans la nature pour réduire leurs pertes de chaleur. Ces travaux ont

été menés sur un petit nombre d'individus. Pour confirmer avec certitude ces conclusions, il conviendrait d'étudier l'isolation sur un nombre plus important d'oiseaux vivants.

#### d. Effet des radiations sur les chouettes effraies

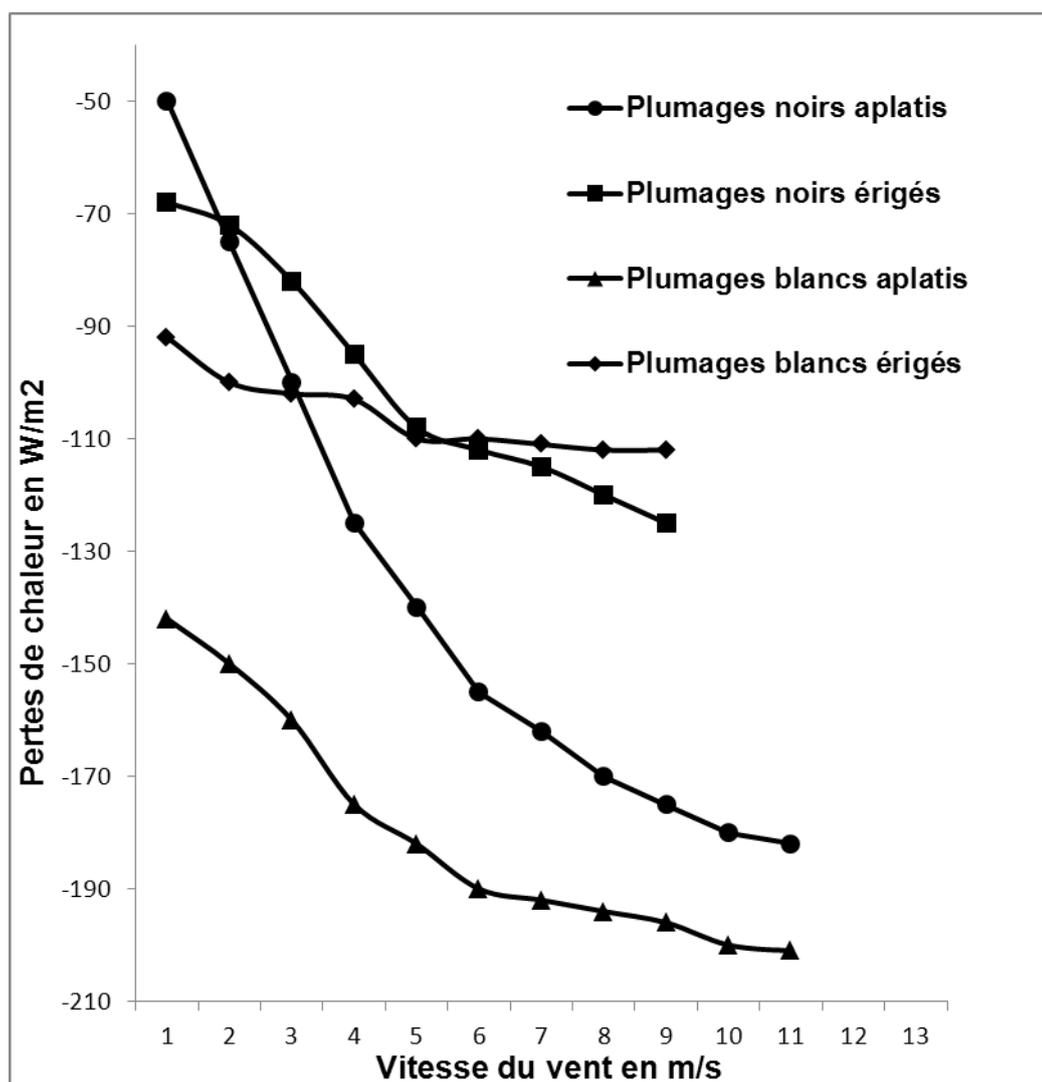
Les chouettes effraies sont peu exposées aux radiations solaires puisqu'elles s'abritent le jour. Néanmoins, elles en tirent des bénéfices car ces radiations réchauffent les sites qu'elles choisissent pour s'abriter. Les jours couverts, les radiations solaires contribuent à seulement 3 % des radiations totales absorbées mais cette contribution peut atteindre 21 % les jours de grand soleil. Les radiations solaires sont donc tout de même importantes dans la balance énergétique de la chouette effraie (MacCafferty, 1993).

Heppner (1970 dans Tickell, 2003) explique que les surfaces blanches réfléchissent bien les rayons et les absorbent peu, au contraire des surfaces noires. Mais d'après Walsberg *et al.* (1978), le vent est responsable d'une force de convection qui modifie le réchauffement du plumage par les radiations. De plus,  $T_a$  et la longueur d'onde des radiations influent aussi. Il importe donc de les prendre en compte dans l'étude de l'effet des radiations sur les chouettes effraies.

Les travaux (Walsberg *et al.*, 1978) ont été menés sur des pigeons (*Columbia livia*) dans des conditions de  $T_a$  et de longueur d'onde des radiations semblables à celles auxquelles sont exposés les oiseaux en hiver. On constate que les radiations sont plus absorbées par le plumage noir que le blanc quand la vitesse du vent est faible (< 3 m/s) : le gain de chaleur est donc supérieur pour les oiseaux au plumage sombre.

Walsberg *et al.* (1978) ont montré ainsi que les oiseaux au plumage blanc sont ceux qui perdent le moins de chaleur dès que la vitesse du vent dépasse 3 m/s dans des conditions proches des conditions hivernales ( $T_a$  et longueur d'onde des radiations) (figure 46). Ils sont donc avantagés l'hiver.

**Figure 46** : effet de la vitesse du vent sur les pertes de chaleur des pigeons noirs et des pigeons blancs (*Columbia livia*) (Walsberg *et al.*, 1978)



plumage noir = formes pleines et plumage blanc = formes vides ; carrés = plumes érigées et cercles = plumes non érigées

Expérience réalisée sur 5 pigeons blancs et 5 pigeons noirs

Au contraire, dans des conditions estivales de  $T_a$  et de radiations, ce sont les espèces sombres qui semblent les mieux adaptées.

La couleur du plumage de la chouette effraie est très variable même si l'on s'accorde à dire qu'il est plutôt clair. Les plumes d'effraie sont très réfléchives : le plumage de la femelle réfléchit les rayons à hauteur de 54 à 87 % et de 56 à 90 % pour le mâle. Cette clarté tranche parmi le plumage sombre des rapaces nocturnes européens. Cette particularité est responsable du fait que, l'hiver, la chouette effraie profite plus des radiations que d'autres rapaces comme la chouette hulotte, plus sombre. Elle possède donc la couleur d'une espèce adaptée au froid. C'est l'hiver qu'elle entreprend le plus de sorties diurnes, profitant alors des rayons du soleil.

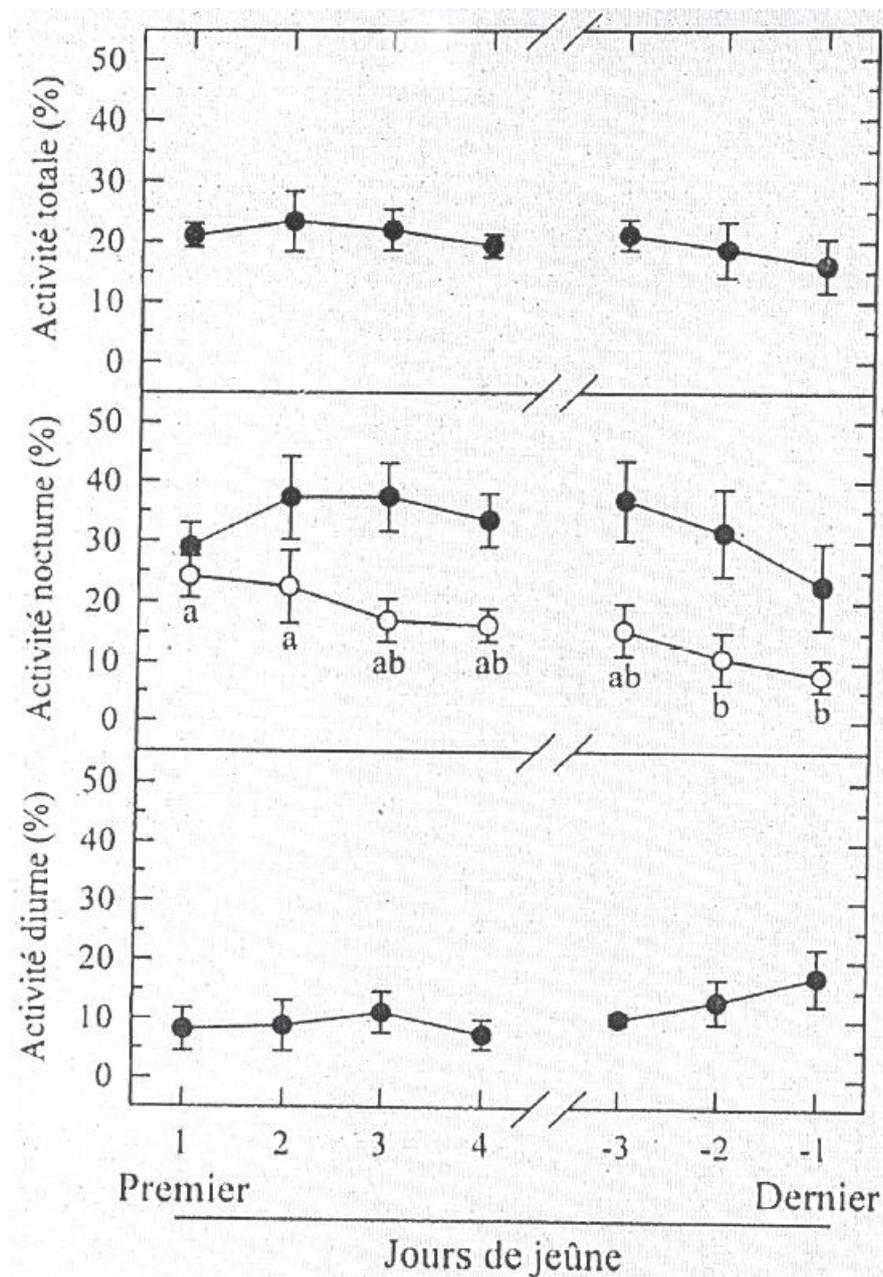
**Il semblerait donc que globalement l'isolation thermique de la chouette effraie soit moins efficace que celle des autres rapaces sympatriques de taille similaire, le gain énergétique qu'elle tire des radiations mis à part. Cela entraîne une dépense énergétique plus élevée, rendant ce rapace plus sensible aux conditions hivernales.**

#### 4. Comportements de thermorégulation au froid [Thouzeau, 1998]

On cherche à savoir si la chouette effraie limite, en hiver, ses dépenses énergétiques grâce à son comportement tout en tenant compte du fait que la plasticité comportementale est limitée par les besoins de thermorégulation, de locomotion et de chasse.

Thouzeau a étudié le comportement locomoteur de quatre chouettes effraies captives acclimatées au froid (exposées deux semaines à 4°C et aux photopériodes hivernales) pour observer si elles modulaient les dépenses liées à la locomotion lors des périodes de jeûne auxquelles elles étaient astreintes l'hiver. Les chouettes effraies ont maintenu un niveau d'exercice journalier constant tout au long du jeûne. Cependant, quand on a étudié séparément activité diurne et activité nocturne, on constatait des changements comportementaux. Les chouettes augmentaient leur activité diurne (8h30-16h30) et réduisaient leur activité en seconde partie de la nuit (0h30-8h30) (figure 47).

**Figure 47** : évolution de l'activité comportementale nyctémérale de la chouette effraie (*Tyto alba*) au cours du jeûne (Thouzeau, 1998)

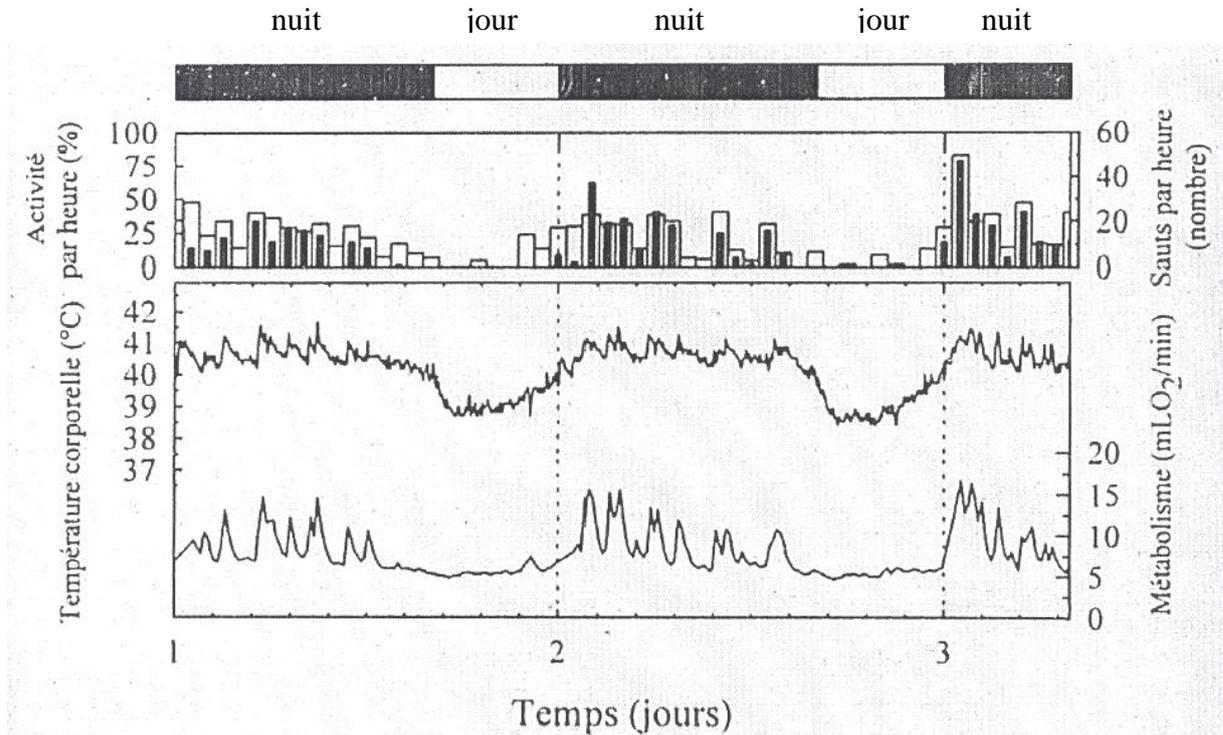


L'activité nocturne se divise en : 16h30-00h30 (cercles pleins) et 00h30-8h30 (cercles vides)

Il s'opérait donc un déphasage progressif du rythme nyctéméral d'activité, les chouettes effraies augmentant leur activité diurne.

D'un point de vue énergétique, le maintien de l'activité quotidienne peut être mis en relation avec les besoins élevés liés à la thermorégulation lorsque la  $T_a$  atteint presque une valeur inférieure de près de  $20^\circ\text{C}$  à la  $T_{c\text{ inf}}$ . En effet, la production de chaleur associée à l'exercice musculaire participe à la thermogenèse chez les oiseaux exposés au froid. L'activité locomotrice est, de fait, associée à des pics de  $T_b$  et à des pics de métabolisme en faveur d'un rôle important dans la thermorégulation (figure 48).

**Figure 48** : comparaison de l'évolution de  $T_b$ , du métabolisme et de l'activité comportementale de la chouette effraie (*Tyto alba*) au cours de deux journées de jeûne (Thouzeau, 1998)



Activité : histogrammes vides = la chouette est active ; histogrammes pleins = la chouette fait de petits sauts  
 Courbe du haut : variations de  $T_b$  ; courbe du bas : variations du métabolisme

En fin de période diurne, le fait que l'augmentation de  $T_b$  ne soit associée ni à une augmentation de l'activité locomotrice suffisamment importante, ni à une augmentation marquée du métabolisme (traduisant la mise en place du frisson thermique) suggère d'après Thouzeau (Thouzeau, 1998) l'existence d'autres processus de thermorégulation, qui pourraient se traduire par une diminution de la conductance thermique. On sait que cette conductance diminue avec  $T_a$  selon :

$$\text{Equation n}^\circ 5 : \text{Conductance} = \frac{\text{BMR} - \text{Perte de chaleur latente}}{(T_b - T_a) \times \text{Surface corporelle}} \quad (\text{Thouzeau, 1998})$$

D'un point de vue comportemental, cette modification de l'organisation journalière de l'activité de la chouette effraie pourrait être la traduction d'une motivation alimentaire croissante. En effet, les effraies captives diminuent progressivement leur activité en seconde partie de nuit, alors qu'elles augmentent leur activité diurne. Or dans la nature, elles chassent préférentiellement pendant la première partie de la nuit. Si l'on considère que le comportement de la chouette effraie captive reflète au moins partiellement celui des individus sauvages, l'inversion du rythme d'activité pourrait être dirigé vers une augmentation du temps

passé à la chasse, les oiseaux commençant à chasser pendant la période diurne. Ainsi, si l'augmentation de l'activité diurne ne constitue pas, *a priori*, un avantage en captivité, elle serait fortement adaptative pour l'effraie sauvage, afin de trouver des proies.

Ce maintien du niveau d'activité pendant le jeûne explique le fait que les chouettes effraies ne diminuent pas le niveau de leur métabolisme d'existence comparativement à l'état nourri, accélérant ainsi l'utilisation de leurs réserves.

## 5. L'abri, un microclimat plus favorable [McCafferty *et al.*, 2001]

Il est intéressant de se pencher sur l'avantage que représente un abri pour la chouette effraie en termes de thermorégulation et de déterminer quel abri est le plus favorable.

L'étude, menée d'avril 1991 à mars 1992 en Ecosse, a été réalisée grâce à une modélisation et des mesures de micro-météorologie (mesures de la température de l'abri et de ses différentes surfaces, de l'hygrométrie...). De mars à septembre, la  $T_a$  n'a été incluse dans la TNZ de la chouette effraie [23°C-32°C] que durant 11 heures à l'extérieur des abris contre 136 heures dans le bâtiment par exemple (tableau 10).

**Tableau 10** : nombre d'heures pendant lesquelles  $T_a$  est comprise dans la TNZ de la chouette effraie (*Tyto alba*) de mars à septembre (McCafferty, 1993)

Mois	Nombre d'heures pendant lesquelles $T_a$ est comprise dans la TNZ		
	Milieu ouvert	Bâtiment	Nichoir aménagé
mars	0	1	0
Avril	0	4	3
Mai	0	1	3
Juin	0	2	39
Juillet	8	54	115
Août	3	32	87
Septembre	0	42	57
Total	11	136	304

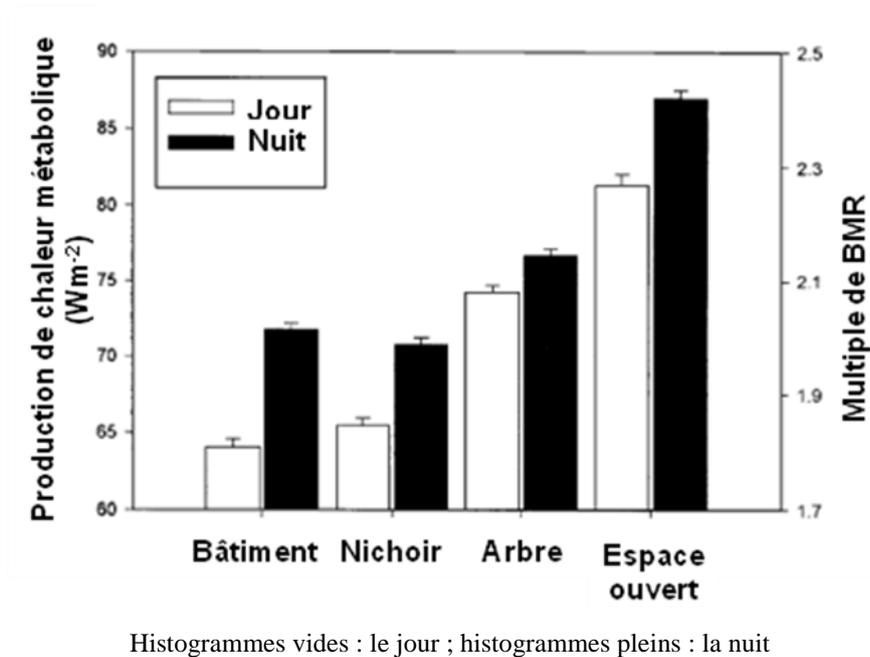
Etude menée dans le sud ouest de l'Ecosse entre 1991 et 1992

McCafferty s'est attaché à étudier quatre sites adoptés par la chouette effraie : un bâtiment, un nichoir artificiel, un arbre creux et l'espace ouvert. L'effraie, en dehors de ses périodes de chasse, s'abrite plus que d'autres rapaces comme la chouette hulotte, par exemple, qui se

perche plus souvent sur les branches d'un arbre lors de ses périodes de repos. L'abri est utilisé une grande partie de la journée mais il sert également la nuit entre les périodes de chasse. Il protège du vent et des précipitations ; il permet donc de réduire le budget énergétique dédié à la thermorégulation. Mais dans quelle mesure ?

En moyenne, la chaleur métabolique produite est 4 à 12 % plus importante la nuit que le jour selon les sites et elle est supérieure de 30 % l'hiver à celle produite l'été quel que soit l'abri (figure 49).

**Figure 49:** chaleur métabolique produite par la chouette effraie (*Tyto alba*) la nuit et le jour en fonction de l'abri choisi (McCafferty *et al.*, 2001)



a. Comparaison des différents sites

Le bâtiment et le nichoir sont plus avantageux en termes d'économie d'énergie mais l'arbre creux présente également un intérêt comparativement à l'espace ouvert (tableau 11 et figure 49). Le bâtiment est l'abri le plus occupé proportionnellement en Europe continentale.

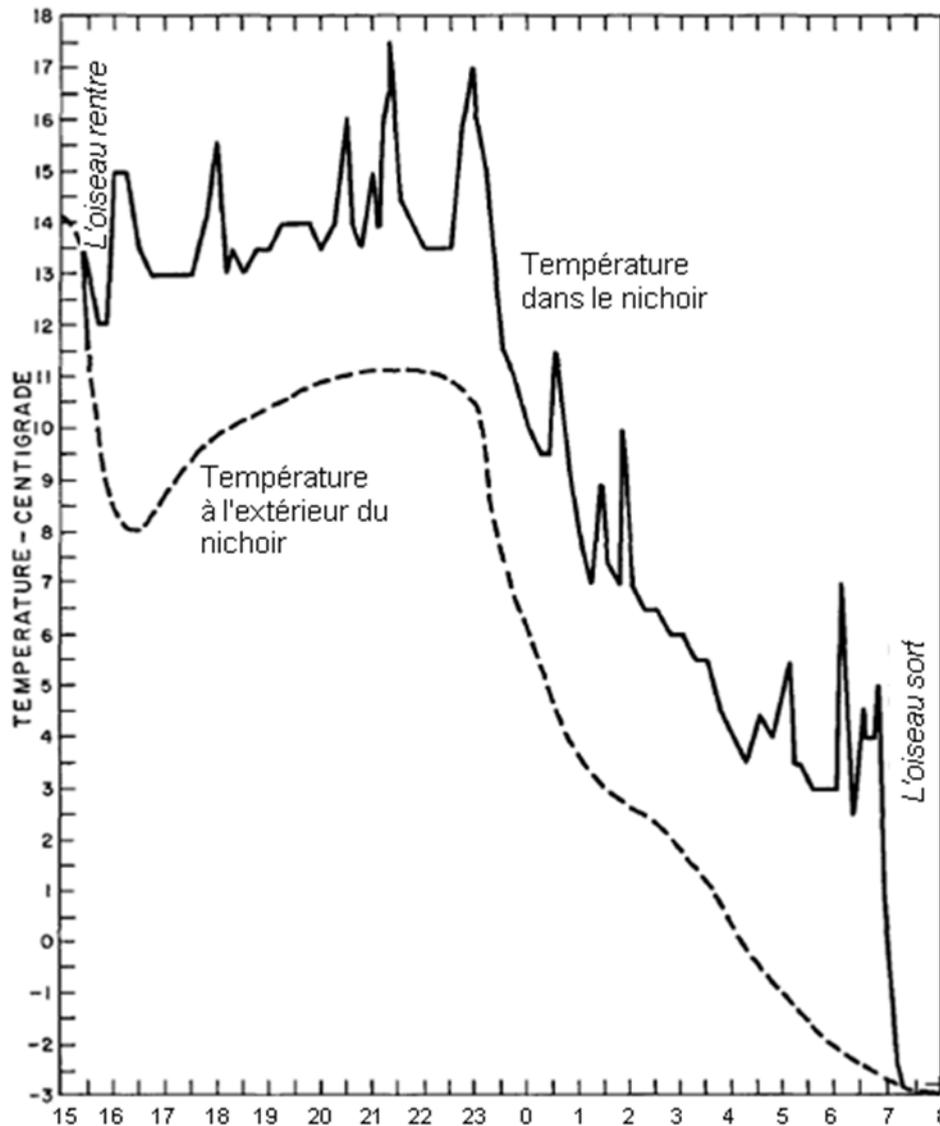
**Tableau 11:** comparaison de l'intérêt sur le plan énergétique que représentent quatre différents abris adoptés par la chouette effraie (*Tyto alba*) (D'après McCafferty *et al.*, 2001)

	Bâtiment	Nichoir artificiel	Arbre	Milieu ouvert
$\Delta (T_i - T_a)$ en moyenne (°C)	1,4	0,8		
Chaleur métabolique produite en moyenne (W/m <sup>2</sup> )	67,9	68,1	75,5	84,2
Production de chaleur en plus la nuit par rapport au jour	12 %	8 %	4 %	7 %
Economie d'énergie le jour	21 %	9 %		
Economie d'énergie la nuit	19 %	12 %		
Radiations absorbées le jour	360 W/m <sup>2</sup>		335 W/m <sup>2</sup>	352 W/m <sup>2</sup>
Radiations absorbées la nuit	330 W/m <sup>2</sup>		324 W/m <sup>2</sup>	311 W/m <sup>2</sup>
Participation de la perte de chaleur latente à la perte de chaleur totale	7 %		5%	5%

$T_i$  = température à l'intérieur des abris ;  $T_a$  = température à l'extérieur des abris

La température à l'intérieur des abris,  $T_i$ , suit les fluctuations saisonnières de  $T_a$ . La différence que l'on constate entre  $T_a$  et  $T_i$  est liée au réchauffement passif des abris par les rayons du soleil et à la présence de l'oiseau dans l'abri (figure 50).

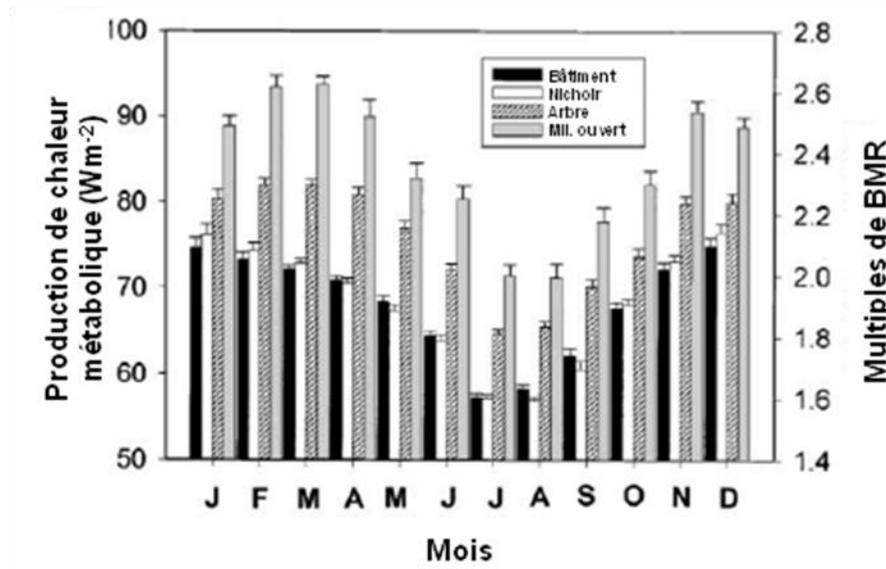
**Figure 50** : variations de la température à l'intérieur et à l'extérieur du nichoir aménagé pendant une nuit d'hiver (Kendeigh, 1961)



Courbe continue : variation de la température dans l'abri ; courbe discontinue : variations de la température en dehors de l'abri

C'est l'hiver que la chouette effraie réalise ses plus grosses économies d'énergie grâce à l'utilisation d'abris (figure 51). McCafferty (1993) a mesuré que la chouette effraie économise  $21,6 \text{ W/m}^2$  en mars contre  $12,9 \text{ W/m}^2$  en août en s'abritant dans un bâtiment.

**Figure 51** : chaleur métabolique produite au cours de l'année en fonction du type d'abri sélectionné par la chouette effraie (*Tyto alba*) (McCafferty *et al.*, 2001)



Les économies d'énergie réalisées sont liées aux conditions météorologiques (tableau 12). Le vent et les précipitations ont d'après McCafferty (1993) plus d'influence sur ces économies que la température ambiante extérieure  $T_a$ .

**Tableau 12:** influence des conditions climatiques sur l'économie d'énergie réalisée par une chouette effraie (*Tyto alba*) s'abritant dans un bâtiment (Selon McCafferty *et al.*, 2001)

Conditions climatiques	% d'économie d'énergie dans le bâtiment
Nuit humide	19 %
Jour humide	29-32 %
Temps humide et venteux en moyenne	26 %
Temps sec et calme en moyenne	12 %
Temps humide et calme en moyenne	18 %
Nuit humide par rapport à nuit sèche	6-8 %
Jour humide par rapport à jour sec	9-17 %

Dans les endroits assez confinés comme le nichoir artificiel, la chaleur perdue par la chouette effraie permet de réchauffer quelque peu l'air ambiant limitant les futures pertes de chaleur (figure 49). Ce gain est encore plus important lorsque, par exemple, les poussins sont présents dans le nichoir puisque la chaleur produite augmente avec le nombre d'occupants mais elle ne profite pas à la chouette quand elle est, par exemple, perchée sur la poutre d'un toit au milieu d'un vaste espace.

#### b. Variations de l'occupation du bâtiment

De janvier à mai, hors période de reproduction, le bâtiment est occupé de 81 à 98 % du temps pendant la journée et de 45 à 51 % du temps la nuit. Quand une épaisse couche de neige recouvre le sol, le temps d'occupation reste inchangé, même si le nombre de sorties augmente ; elles sont plus nombreuses mais aussi plus brèves probablement car  $T_a$ , très diminuée, oblige à beaucoup investir dans la thermorégulation et limite donc le temps que les chouettes peuvent passer dehors à chaque sortie.

Bien que la pluie, en mouillant le plumage, augmente les pertes de chaleur, aucune différence n'a été observée entre les temps d'occupation pendant les jours humides et les jours secs.

En revanche, les chouettes effraies passent 15 % de temps en plus dans le bâtiment les nuits froides que les nuits chaudes et 12,5 % en plus les jours froids que les jours chauds alors que le nombre de sorties ne change pas. Cela va dans le sens d'une économie d'énergie. Par contre, étonnamment, par nuit venteuse, les chouettes passent 18,4 % de temps en plus à l'extérieur. Cela ne favorise pas l'économie d'énergie bien au contraire. Par temps venteux, la détection des proies et le vol sont plus difficiles et allongent probablement le temps nécessaire à la capture de micromammifères, expliquant ainsi l'occupation plus brève de l'abri par grand vent. Quelles que soient les conditions, le nombre de sorties ne change pas, seul le temps d'occupation et donc le temps passé à l'extérieur de l'abri varient.

Ainsi, l'économie d'énergie est seulement l'un des facteurs qui influent sur le temps d'occupation de l'abri par la chouette effraie.

### c. Organisation des sorties

En janvier et février, les sorties diurnes sont assez courantes : les chouettes restent dehors après le lever du soleil et sortent de l'abri avant la nuit. Ces sorties diurnes peuvent être considérées comme une adaptation au fait que les campagnols augmentent leur périodes d'activité à ces moments-là. La baisse de disponibilité des proies explique que la chouette effraie soit obligée d'adapter ses sorties au rythme de vie de ses proies pour augmenter ses chances de capture.

L'utilisation d'abris permet de réduire efficacement les pertes de chaleur par convection et ce surtout lors des périodes hivernales. Ainsi, les chouettes effraies réduisent efficacement, grâce à ce comportement, leurs déperditions de chaleur limitant ainsi la forte demande énergétique pour la thermorégulation.

**En Europe continentale, la température ambiante est, pendant une grande partie de l'année, en dessous de la  $T_{c\ inf}$  de la chouette effraie et lui impose donc des efforts de thermorégulation et ce d'autant plus que sa  $T_{c\ inf}$  est plus importante que celle d'autres rapaces sympatriques. La période hivernale l'oblige donc à une dépense énergétique importante pour la thermorégulation et l'apport alimentaire peut ne pas satisfaire cette demande énergétique, entraînant une diminution des réserves corporelles, comme cela est observé sur les chouettes retrouvées mortes en hiver. Parmi les ajustements physiologiques mis en place pour faire face à ces besoins énergétiques augmentés, l'hypothermie est un mécanisme largement répandu chez les oiseaux mais elle n'a pas été clairement mise en évidence chez la chouette effraie. Cette absence d'hypothermie nette, le maintien d'une activité locomotrice journalière constante et de ce fait, un métabolisme d'existence qui n'est pas diminué au cours du jeûne sont autant d'éléments qui sont responsables d'un niveau de dépense énergétique maintenu élevé pendant la plus grande partie du jeûne, expliquant la réduction de l'autonomie de survie au jeûne au froid de la chouette effraie. A cela s'ajoute le fait que son isolation thermique apparaît moins efficace que celle d'autres espèces proches. En revanche, le fait que ce rapace s'abrite entre ses périodes d'activité permet une économie d'énergie non négligeable, limitant tout de même le gain lié aux radiations solaires que permettrait la couleur de son plumage.**

**Son régime alimentaire plus spécialisé limite par ailleurs ses apports énergétiques déjà réduits l'hiver, rendant son bilan énergétique défavorable quand les conditions climatiques sont rudes, malgré une utilisation optimale de ses réserves, présentes en quantités raisonnables au début de l'hiver.**

## IV. Particularités de la thermorégulation de la chouette effraie

Nous allons nous intéresser aux particularités du métabolisme de la chouette effraie.

### A. Métabolisme de la chouette effraie

#### 1. Métabolisme de base de la chouette effraie

Le métabolisme de base, BMR, est fonction du poids de l'oiseau (équation 5). Or on sait que les chouettes effraies européennes sont moins lourdes que leurs conspécifiques américaines. Par conséquent, leurs taux métaboliques sont différents. C'est pourquoi on tient compte, ici, uniquement des études menées sur les sous-espèces européennes.

Equation n°6 :  $BMR = a P^b$  kcal/oiseau/jour avec P en kg (Zar, 1968)

a et b sont déterminés empiriquement : a = 66,4 et b = 0,692 chez les Strigiformes.

Ainsi, si on prend 330 g comme poids moyen de la chouette effraie européenne, on obtient :

$BMR = 30,83$  kcal/j soit  $129$  kJ/j

Graber (1962) a déterminé expérimentalement le BMR du hibou moyen-duc (252 g) à  $108,8$  kJ/j contre  $179,9$  kJ/j pour la chouette hulotte (520 g) selon Herzog (1930 dans Lasiewski et Dawson, 1967).

#### 2. Métabolisme d'existence de la chouette effraie

Le métabolisme d'existence correspond à l'utilisation de l'énergie métabolisable. Il comprend entre autres les dépenses liées à la thermorégulation et à l'activité de l'oiseau.

##### a. Mesure

McCafferty (1993) a mené une étude sur une chouette effraie (femelle de 360 g) captive, nourrie à volonté, dont les chercheurs ont récolté les pelotes, les fientes et les restes de nourriture. Tous ces éléments ont été déshydratés dans un four à convection puis placés dans une bombe calorimétrique pour en déterminer le contenu énergétique. Au cours de l'expérience,  $T_a$  a varié de  $7,5$  à  $13,2$  °C; elle restait donc en dessous de  $T_{c\ inf}$  impliquant une dépense énergétique conséquente pour maintenir  $T_b$  constante.

L'énergie brute ingérée, GEI, est la différence entre l'énergie contenue dans les proies distribuées et l'énergie contenue dans les restes non ingérés. Il a alors obtenu :  $GEI = 446,3$  kJ

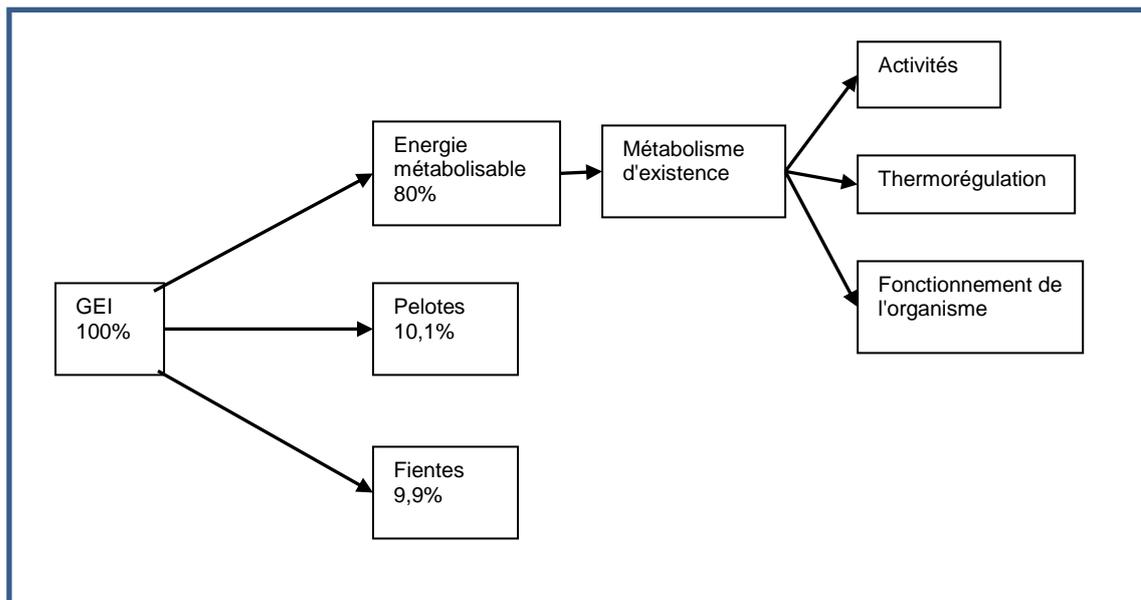
On sait que le métabolisme d'existence est obtenu en retirant du GEI l'énergie contenue dans les pelotes et dans les fientes si l'animal est nourri à volonté (voir figure 5).

Il mesure : énergie fientes = 44,1 kJ/jour  $\Leftrightarrow$  9,9 % du GEI

énergie pelotes = 44,9 kJ/jour  $\Leftrightarrow$  10,1 % du GEI

D'où énergie métabolisable = 357,3 kJ/jour = métabolisme d'existence  $\Leftrightarrow$  80,1% du GEI (figure 52)

**Figure 52** : Décomposition du GEI (d'après McCafferty, 1993)



Contrairement aux valeurs calculées pour les différents taux métaboliques, les pourcentages d'énergie perdue dans les pelotes et dans les excréments sont similaires à ceux mesurés chez la sous-espèce américaine (Wallick et Barrett, 1974).

#### b. Variabilité

Ce métabolisme d'existence est très variable : il dépend en effet de l'intensité de l'activité, de  $T_a$  mais aussi du poids (tableau 13). En effet, le BMR inclus dans le métabolisme d'existence dépend du poids à l'instar des coûts énergétiques liés à la locomotion et à la thermorégulation.

**Tableau 13** : variations de la prise alimentaire, de l'énergie métabolisée en fonction du poids des chouettes effraies (*Tyto alba*) selon différentes études (McCafferty, 1993)

Masse corporelle (g)	Proies (g / jour)	ME (kJ / jour)	Efficacité (%)	Pelote (%)	Excréments (%)	Auteur
603	60,5	-	-	-	-	Marti (1973)
561	77-117	386-588	78	12	10	Hamilton (1983, 1985b)
524	74	361	68	14	8	Wallick & Barrett (1976)
470	54	229	79	-	21	Johnson (1974)
358	70	357	80	10	10	Mac Cafferty (1993)
280	67	358	76	14	10	Ceska (1980)
262	42	190	72	12	16	Kirkwood (1979)
Moyenne			76	12	12	
Ecart type			4,3	1,5	4,6	

ME : énergie métabolisée

### c. Comparaison avec d'autres Strigiformes

Wijnandts (1984 dans McCafferty, 1993) évalue le métabolisme d'existence de *Tyto alba alba* à 292 kJ/jour, soit 0,88 kJ/g/jour à 15°C. Dans les mêmes conditions, celui du hibou moyen-duc est de 200 kJ/jour, soit 0,73 kJ/g/jour et celui de la chouette hulotte est de 227 kJ/jour, soit 0,40 kJ/g/jour. Il montre ainsi que le métabolisme d'existence de la chouette effraie est plus important à température égale dû au fait que sa  $T_{c\ inf}$  est supérieure à celle des autres rapaces. En effet, plus l'écart entre  $T_a$  et  $T_{c\ inf}$  est important, plus le coût de la thermorégulation est élevé.

Dans l'étude sur l'utilisation des abris par la chouette effraie, McCafferty (1993) a mesuré le métabolisme d'existence de la chouette effraie au cours des mois de janvier et de février et a obtenu une moyenne de 428 kJ/j contre 252 kJ/j pour le hibou moyen-duc. Au cours des mois d'hiver où les températures sont basses, l'écart entre le métabolisme d'existence de la chouette effraie et celui des autres Strigiformes se creuse au détriment de la première.

En prenant en compte le métabolisme d'existence hivernal mesuré par Wijnandts (1984 dans McCafferty, 1993) précédemment (292 kJ/j pour *Tyto alba alba*, 200 kJ/j pour *Asio otus* et 227 kJ/j pour *Strix aluco*) et l'efficacité d'utilisation de l'énergie alimentaire, nous pouvons calculer l'énergie ingérée chaque jour :

$$\text{Equation n°7} \quad \frac{\text{Métabolisme d'existence}}{\text{Efficacité}} \times 100 = \text{GEI} = 374 \text{ kJ/jour}$$

On obtient 374 kJ/ jour contre 256 kJ/jour pour le hibou moyen-duc et 291 kJ/jour pour la chouette hulotte dont le poids est pourtant deux fois plus élevé que celui de la chouette effraie.

Ainsi, la chouette effraie doit réaliser un effort de chasse plus important que celui de la chouette hulotte et du hibou moyen-duc chaque jour pour subvenir à ses besoins énergétiques.

### 3. Métabolisme de repos

La différence entre le BMR et le métabolisme d'existence est importante. Ceci est en grande partie lié aux dépenses inhérentes à la thermorégulation. Ainsi que nous l'avons vu précédemment, la chouette effraie vit, en Europe, à des  $T_a$  le plus souvent inférieures à sa  $T_{c \text{ inf}}$ . Le RMR qui correspond au BMR auquel sont ajoutées les dépenses liées à la thermorégulation représente 40 à 60 % du métabolisme d'existence quotidien de ce rapace.

Taylor estime le métabolisme d'existence moyen de la chouette effraie à 428 kJ/jour et le coût énergétique du vol à 69 kJ/heure. En moyenne, ce rapace vole deux heures et demie par jour d'où une dépense énergétique quotidienne de 172 kJ/jour pour le vol. Ainsi, il conclut que le RMR est de 256 kJ/jour, soit 74 W/m<sup>2</sup>. En considérant qu'une proie moyenne comme un campagnol contient 123 kJ, la chouette effraie a besoin de 3 à 4 proies par jour (Taylor, 1994 dans McCafferty *et al.*, 2001).

### 4. Influence de la température ambiante sur la prise alimentaire et sur l'efficacité de digestion

Quand  $T_a$  diminue, la prise alimentaire augmente, l'efficacité alimentaire reste stable au contraire de certaines espèces chez lesquelles cette efficacité croît et l'énergie contenue dans les pelotes augmente (tableau 14).

**Tableau 14** : influence de la température ambiante ( $T_a$ ) sur l'utilisation de l'énergie alimentaire par la chouette effraie (*Tyto alba*) (d'après Hamilton, 1985b)

	$T_a = 5^\circ\text{C}$	$T_a = 15^\circ\text{C}$	$T_a = 25^\circ\text{C}$
Energie brute ingérée en kcal/jour	179	148,9	117,7
Perte d'énergie des pelotes	23,2	18,6	13,7
Métabolisme d'existence	140,3	116,7	91,7
Efficacité d'assimilation	78,4	78,3	77,6
Poids ingurgité par jour	116,9	96,8	76,9

## 5. Influence de la captivité sur les taux métaboliques

Warkentin et West (1990) soulèvent le fait que la captivité a une influence sur les taux métaboliques mesurés. En effet, même si les  $T_a$  et la photopériode saisonnières naturelles sont les mêmes que celles subies par les oiseaux sauvages, le vol est limité par les parois de l'enclos, entraînant une amyotrophie relative des muscles pectoraux. De plus, le développement du foie est plus important chez les sujets captifs à l'origine d'un taux métabolique basal supérieur à celui mesuré chez les chouettes sauvages.

Le métabolisme de repos et le métabolisme d'existence sont plus élevés chez la chouette effraie qu'ils ne le sont chez la chouette hulotte et le hibou moyen-duc. Cela peut s'expliquer par des dépenses énergétiques importantes liées à la thermorégulation ( $T_{c\ inf}$  plus haute) et par un mode de chasse plus coûteux. Les besoins alimentaires de la chouette effraie sont par conséquent plus élevés.

### B. L'incubation [McCafferty, 1993]

#### 1. Une contrainte supplémentaire pour la thermorégulation

Peu de temps avant la ponte, la femelle perd les plumes d'une partie de son abdomen ventral correspondant à la plaque incubatrice dont la vascularisation augmente simultanément. Pendant l'incubation, on a ainsi mesuré la température abdominale à 38,0 °C chez le mâle contre 39,3 °C chez la femelle (Howell, 1964). Durant la couvaison, la femelle transmet sa chaleur aux œufs par l'intermédiaire de cette plaque gardée à leur contact. Elle les maintient ainsi à la température d'incubation optimale qui est la température permettant le développement de l'embryon ; elle s'élève à 34,2 °C chez la chouette effraie.

Une température d'incubation trop basse provoque un retard de développement de l'embryon. Si elle passe en dessous de 24-27 °C, les embryons ne se développent pas (Durant, 2000). Une exposition prolongée à de telles températures entraîne leur mort.

Lorsque  $T_a$  diminue, le transfert de chaleur de la femelle à la couvée augmente, et ceci d'autant plus que les œufs sont nombreux. A cela s'ajoute le fait que l'incubation se déroule souvent à une  $T_a$  inférieure à  $T_{c\ inf}$ . C'est pourquoi, une fois de plus, l'abri représente un réel avantage en termes de thermorégulation pour la chouette effraie (Hamilton, 1985a).

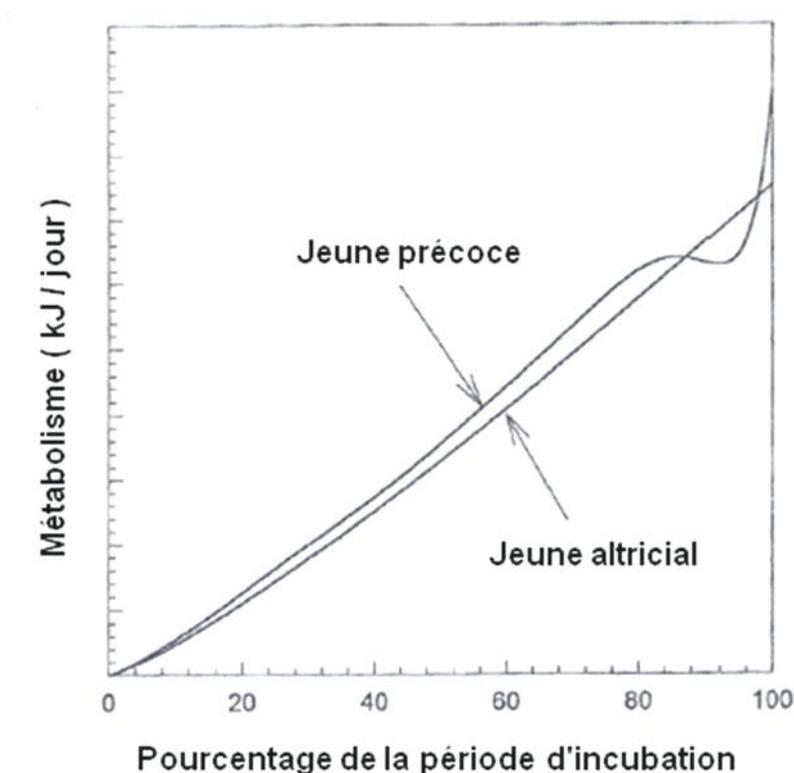
Ainsi l'incubation consiste en un transfert de chaleur de la femelle aux œufs alors même que les basses températures ambiantes l'obligent à une dépense permanente pour sa propre thermorégulation.

#### 2. Stratégie énergétique mise en place pour limiter les pertes de chaleur

Le coût énergétique de l'incubation a été étudié chez la chouette effraie par McCafferty (1993). La température intérieure du nichoir qu'il étudiait a varié de 12,6 °C à 22,5 °C avec une moyenne de 16,1 °C pendant l'incubation. La température du sol du nichoir a, quant à elle, varié de 12,4 à 21,7 °C avec une moyenne de 15,7 °C pendant cette même période.

Le maintien des œufs à 34,2 °C nécessitait de 25,5 à 37,9 kJ/jour avec une moyenne de 33,5 kJ/jour. Les embryons ont produit, pendant l'incubation, une chaleur métabolique faible mais non négligeable : de 1 à 10 jours après la ponte, ils produisaient individuellement de 0,7 à 1,3 kJ/jour et de 15 à 27 jours après la ponte, de 6,2 à 6,4 kJ/jour. On observe sur la figure 53 que la chaleur produite par les œufs des espèces précoces est supérieure à celle produite par les œufs des espèces altriciales (ceci peut être relié à la taille des œufs). Ce handicap est compensé par le nombre d'œufs plus élevé que compte une nichée d'espèce altriciale comme la chouette effraie.

**Figure 53** : évolutions des taux métaboliques d'embryons d'espèces d'oiseaux nidicoles et nidifuges pendant l'incubation (Blem dans Sturkie, 2000)



Pendant la période de reproduction, le tissu adipeux sous cutané est réparti de manière assez homogène chez la femelle non reproductrice tandis qu'il est plus développé au niveau de l'abdomen ventral chez la reproductrice. Ceci représente une isolation supplémentaire qui limite les pertes de chaleur vers le sol. Par ailleurs, la plaque incubatrice de la femelle est séparée du sol par les œufs qui possèdent une certaine résistance au transfert de chaleur ; les œufs étant eux-mêmes isolés du sol par les restes de pelotes et de vieilles proies qui le tapissent. Tout ceci contribue à limiter les pertes de chaleur de la femelle en incubation.

### 3. Mesure des pertes de chaleur de la femelle pendant l'incubation

La perte de chaleur totale de la femelle pendant l'incubation varie de 213 à 262 kJ/jour avec une moyenne de 243 kJ/jour se répartissant en 33 % par la surface dorsale, 28,8 % par la surface ventrale, 23,6 % par la plaque incubatrice et 14,6 % par évaporation. Si l'on compare une femelle en incubation et une femelle non reproductrice à la même période, on ne trouve

pas de différence significative entre leurs pertes de chaleur et leurs taux métaboliques dans cette étude. En effet, la femelle non reproductrice doit chasser et donc s'exposer à un climat moins favorable que celui offert par le nid, engendrant une dépense énergétique pour la thermorégulation liée au climat qui compense l'énergie que la femelle en incubation dépense pour maintenir ses œufs à bonne température. Pourtant Dawson et Whittow (dans Sturkie, 2000) concluent que les oiseaux en incubation utilisent 25 à 45 % d'énergie en plus. De la même manière, Monaghan et Nager (1997) ont évalué cette augmentation liée à l'investissement dans la couvaison à 20-30 %. Les deux auteurs évoquent les oiseaux en général. On peut alors penser que le fait que la demande énergétique de la femelle en incubation ne soit pas augmentée est une particularité de la chouette effraie parmi les oiseaux ou bien qu'elle est due au partage bien défini des tâches au sein du couple.

Ainsi, la chouette effraie semble bien adaptée à des périodes d'incubation où  $T_a$  est souvent inférieure à  $T_{c\ inf}$  en partie grâce au partage des tâches. Voilà encore une preuve de l'efficacité de la reproduction chez cette espèce.

## C. Une piste sur le contrôle hormonal de la température interne

[Klein *et al.*, 2006]

L'implication des hormones dans la thermorégulation chez les oiseaux n'est pas complètement élucidée. Les hormones thyroïdiennes semblent jouer un rôle important.

### 1. Etat des connaissances sur les hormones thyroïdiennes chez la chouette effraie

On sait que la concentration plasmatique de  $T_4$  (thyroxine) est maximale chez les poussins âgés de moins de 50 jours et est beaucoup plus faible chez les adultes. Il a également été démontré que cette concentration plasmatique est significativement plus forte chez les mâles que chez les femelles. En revanche, il n'existe pas de différence significative entre les concentrations en  $T_3$  (tri-iodothyronine) des mâles, des femelles et des jeunes adultes (Klein, 2009).

Par ailleurs, on sait que le profil des hormones thyroïdiennes joue un rôle déterminant dans le type de développement du poussin : altricial ou précoce.

On sait aussi que chez les adultes la TRH (Thyroid Releasing Hormone), en plus de stimuler la production endocrine de la thyroïde, active l'axe somatique provoquant une libération de GH (Growth Hormone) à l'origine d'une augmentation de la conversion hépatique de  $T_4$  en  $T_3$ .

### 2. Implication des hormones thyroïdiennes dans le contrôle de la thermorégulation chez la chouette effraie

Klein *et al.* (2006) ont étudié la relation entre la  $T_a$  et la fonction thyroïdienne de la chouette effraie durant la saison mettant le plus en jeu les mécanismes de thermorégulation : l'hiver.

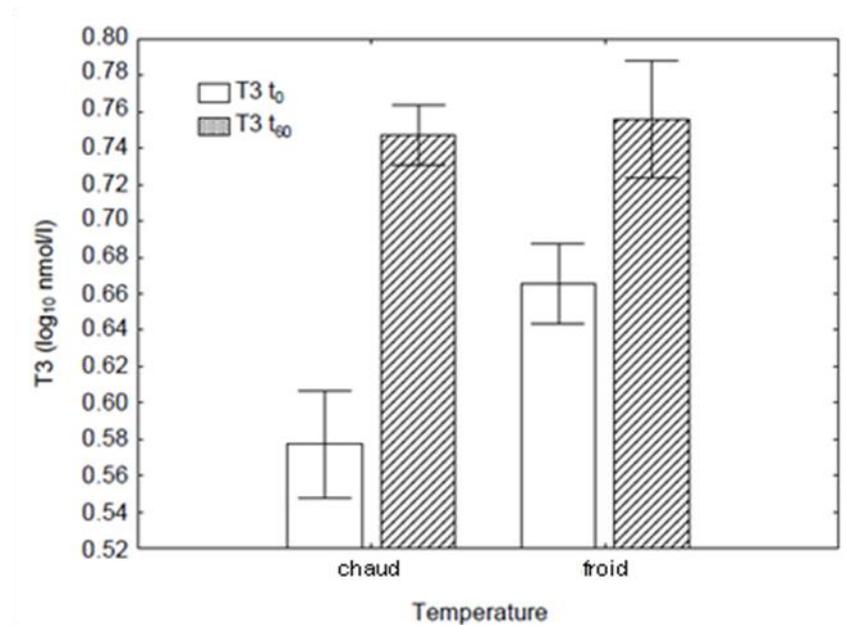
Les sujets choisis pour l'étude étaient des chouettes effraies nées dans la nature, trouvées blessées, soignées mais dont les séquelles empêchaient la remise en liberté.

Les chouettes, en cage à l'extérieur avant l'expérience, ont été transférées dans des cages aux dimensions similaires à l'intérieur de bâtiments. Elles étaient nourries à volonté. Les chercheurs leur ont laissé deux jours avant de débiter l'expérience, pour qu'elles s'habituent à ces nouvelles conditions de détention. Deux groupes ont été constitués. Le premier groupe était exposé au froid (environ 10°C) pendant cinq jours, le second était exposé à une température ambiante proche de  $T_{c\ inf}$  (environ 20°C) pendant le même laps de temps avant que ne soient réalisées les analyses sanguines.

On constate que le poids des chouettes diminue régulièrement de manière assez similaire dans les deux groupes. Parallèlement, la concentration plasmatique de  $T_4$  chute. En effet, la nutrition et la condition corporelle peuvent affecter cette concentration. Par conséquent, les mesures de  $T_4$  effectuées dans cette expérience sont influencées par les variations individuelles de poids, ce qui les rend ininterprétables.

On constate que la concentration plasmatique basale de  $T_3$  est plus faible dans le groupe maintenu à 20 °C que dans le groupe exposé au froid. Ceci contredit l'hypothèse formulée par Thouzeau *et al.* (1999a) selon laquelle la diminution du métabolisme de repos pendant le jeûne à 5 °C pourrait être due à une diminution de  $T_3$ . L'injection de TRH stimule la concentration de  $T_3$  dans les deux groupes, mais de manière beaucoup plus marquée pour les chouettes exposées au chaud (figure 54). Ainsi, les chouettes effraies hébergées à 10 °C montraient une diminution significative de la sensibilité à la stimulation par la TRH. Ceci peut être lié au fait que leur concentration basale en  $T_3$  était plus importante, induisant un rétrocontrôle négatif à l'origine de la plus faible augmentation après le test de stimulation.

**Figure 54** : effet de la température ambiante et de l'injection de TRH sur la concentration plasmatique de T<sub>3</sub> chez la chouette effraie (*Tyto alba*) (Klein *et al.*, 2006)



Histogrammes vides = avant l'injection de TRH ; histogrammes pleins = après l'injection de TRH

Différence T<sub>3</sub><sub>t<sub>60</sub></sub> – T<sub>3</sub><sub>t<sub>0</sub></sub> entre le groupe exposé au froid et celui exposé au chaud : p = 0.022

Différence de T<sub>3</sub><sub>t<sub>0</sub></sub> entre les deux groupes : p = 0.033

La concentration plasmatique de T<sub>4</sub> n'était pas modifiée après l'injection, ce qui semble confirmer l'hypothèse selon laquelle elle n'est sensible à la TRH que chez les embryons et les poussins en croissance.

La perte de poids observée dans les deux groupes est inattendue puisque la nourriture est distribuée à volonté. Elle est liée, pour l'auteur, au stress dû au changement d'environnement et à la trop courte période d'adaptation qui l'a suivie. Il serait intéressant d'étudier les concentrations d'hormones thyroïdiennes chez les chouettes effraies après une période d'adaptation plus longue, pour s'affranchir de ces baisses de poids.

La plupart des études expliquent le changement saisonnier des concentrations en hormones thyroïdiennes chez les oiseaux par des modifications de la prise alimentaire en réponse aux variations de T<sub>a</sub>. L'étude de Klein *et al.* (2006) chez la chouette effraie ne va pas dans ce sens. En effet, lors d'exposition au froid, la concentration en T<sub>3</sub> est élevée sans que la prise alimentaire ne soit augmentée.

Collin *et al.* (2003 dans Klein *et al.*, 2006) concluent que l'augmentation de la concentration en T<sub>3</sub> chez le poulet (*Gallus gallus domesticus*) entraînerait l'activation de la thermogenèse par l'expression d'une protéine mitochondriale responsable du découplage oxydation/phosphorylation augmentant la chaleur produite. Reste à déterminer si c'est aussi le cas chez les autres oiseaux et en particulier chez la chouette effraie.

## D. Mise en place de la thermorégulation chez le poussin

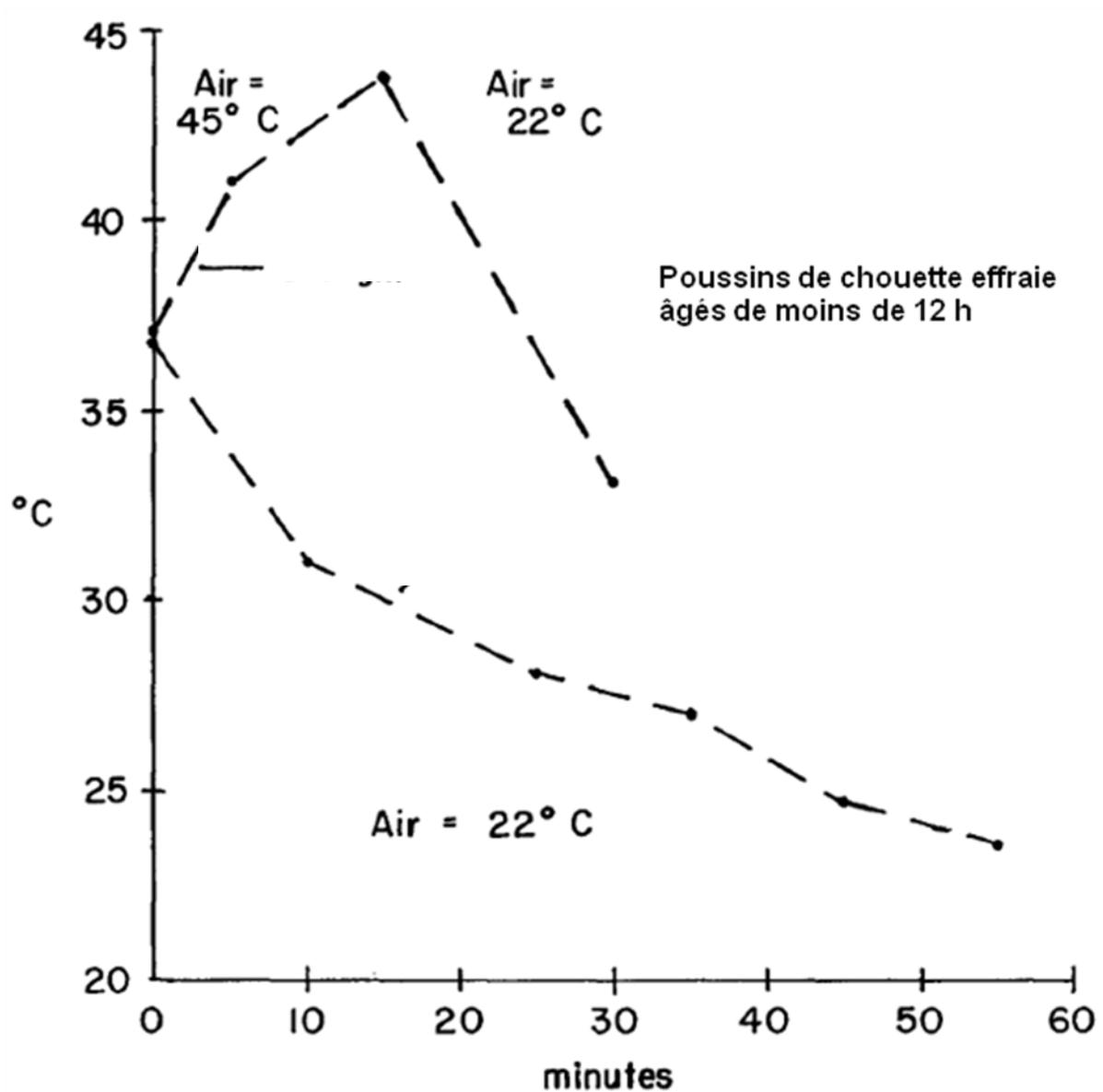
La chouette effraie est une espèce altriciale. Ses poussins ne sont pas capables d'assurer leur propre thermorégulation à l'éclosion. Ils sont donc particulièrement sensibles aux variations de température.

### 1. Etude du poussin

Le poussin de la chouette effraie est totalement dépendant de la chaleur parentale. Il est aussi handicapé par un rapport surface sur volume important qui entraîne de fortes pertes de chaleur. Mais il est tout de même recouvert d'un duvet blanc clairsemé jusqu'à 11-14 jours. Il revêt ensuite un second duvet plus abondant : le mésoptile qui tombe à 40 jours alors que le plumage qui avait commencé à pousser au travers du duvet n'est pas encore complet (Géroudet, 1965). De ce fait, certains auteurs classent la chouette effraie dans la catégorie des espèces semi-altrices (figure 9) mais son développement et l'évolution de son aptitude à assurer sa thermorégulation se rapprochent beaucoup plus de ceux d'une espèce altriciale.

Howell (1964) a étudié les variations de la température corporelle de poussins de chouettes effraies exposés à différentes conditions environnementales. Trois jours après son éclosion, le poussin, exposé à une  $T_a$  de 22 °C, commence à frissonner légèrement quand  $T_b$  passe en dessous de 28,5 °C sans toutefois pouvoir enrayer la baisse de  $T_b$ . Dix jours après l'éclosion,  $T_b$  diminue de 7 °C lorsque le poussin est retiré du nid pendant une heure ; il est pris de frissons importants quand  $T_b$  passe en dessous de 31 °C. En revanche, exposé à une température de 45 °C, le poussin âgé de moins de 12 heures commence à haleter au bout de 7 minutes. Mais cela n'empêche pas  $T_b$  d'augmenter ; elle atteint, en effet, 44 °C après seulement 15 minutes (figure 55).

**Figure 55** : évolution de la température corporelle du poussin de chouette effraie (*Tyto alba*) âgé de moins de 12 h exposé à des températures ambiantes ( $T_a$ ) faibles ou élevées en fonction du temps d'exposition (Howell, 1964)



Courbe du haut : poussin d'abord exposé à  $T_a = 45^\circ\text{C}$  pendant 15 min puis à  $T_a = 22^\circ\text{C}$  ; courbe du bas : poussin exposé à  $T_a = 22^\circ\text{C}$

La réponse à l'exposition à des températures ambiantes élevées existe bien dès l'éclosion chez les poussins de chouette effraie. Au contraire, la mise en place de la thermorégulation au froid est lente et plus lente encore que chez d'autres espèces altriciales comme le harfang des neiges (*Bubo scandiacus*). Elle débute avec l'apparition du frisson. La mise en place des plumes, plus tardive, débute le 21<sup>e</sup> jour de vie et permet de réduire les pertes de chaleur mais ne correspond pas à l'acquisition des capacités à lutter contre le froid par les mécanismes de thermorégulation.

## 2. Etude de la nichée [Durant, 2002]

L'étude, réalisée grâce à un système de vidéosurveillance, s'est intéressée au comportement d'une nichée sauvage.

Le chercheur a observé cinq types de comportement adoptés par les poussins lorsqu'ils sont exposés à différentes températures ambiantes :

**Comportement n°1** : exposé à des températures très inférieures à la limite inférieure de la zone de confort thermique, le poussin se serre contre les autres ou frissonne quand ce rapprochement n'est pas possible. Il essaie de placer sa tête sous l'aile ou le ventre d'un de ses aînés et pousse son corps contre celui d'un des autres occupants du nid.

**Comportement n°2** : exposé à des températures légèrement inférieures à la limite basse de la zone de confort thermique, le poussin se rapproche de ses congénères.

**Comportement n°3** : le poussin ne cherche pas le contact, ne frissonne pas. Ses ailes sont contre son corps, son bec est fermé : il est dans sa zone de confort thermique.

**Comportement n°4** : le poussin déploie ses ailes et peut les battre : c'est le comportement du poussin exposé à une température légèrement supérieure à la limite haute de sa zone de confort thermique.

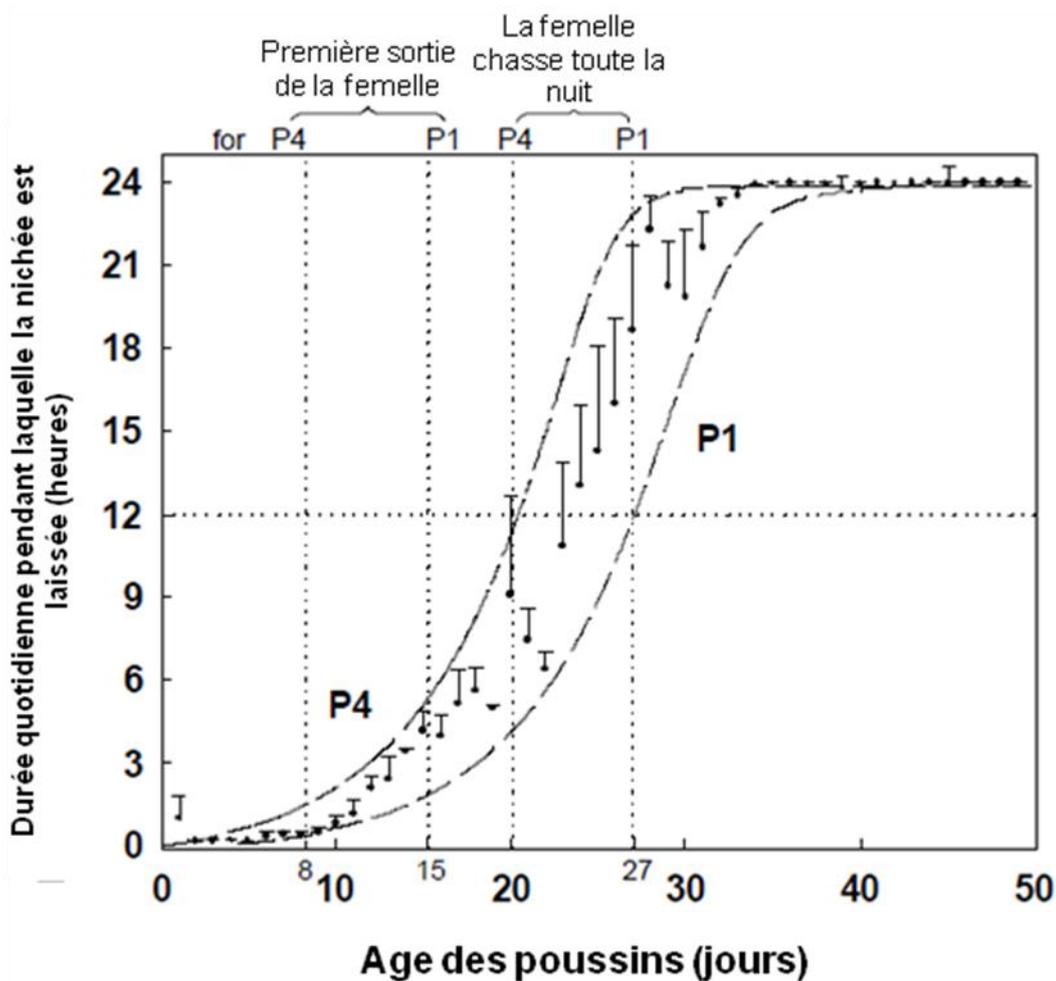
**Comportement n°5** : le poussin halète, bec ouvert et langue tirée. La  $T_a$  est bien supérieure à la limite haute de sa zone de confort thermique.

L'auteur remarque que le comportement des aînés et des cadets n'est pas le même. Ceci s'explique par le fait qu'ils ne sont pas au même stade de développement, mais pas seulement. En effet, le comportement de l'aîné et celui du cadet au même âge sont différents.

L'asynchronie des éclosions explique la différence de développement qui existe entre les poussins et la hiérarchie qui s'instaure au sein de la nichée. En effet, les aînés sont nourris en premier et les cadets sont nourris une fois les aînés rassasiés. Ils reçoivent donc moins de nourriture et l'énergie ainsi absorbée est consacrée à leur croissance plutôt qu'à la maturation des tissus participant à la thermogénèse (par exemple, la mise en place des protéines contractiles dans les muscles). Ceci est illustré dans l'étude de Durant *et al.* (2008). Un premier groupe de poussins a été nourri à volonté et le second a reçu 20 % de nourriture en moins. Leur développement est semblable, si ce n'est que les muscles sont plus développés dans le premier groupe de poussins. On suppose que c'est là le signe du moindre avancement des capacités de thermorégulation au froid des poussins sous-nourris, comme le sont les cadets dans la nature. En effet, ce sont les muscles qui jouent le rôle principal dans la thermogénèse de régulation.

C'est l'agressivité des poussins, décrite par Sumner (1929), et la difficulté du mâle à les rassasier qui poussent la femelle à reprendre son activité de chasse. Ainsi, chez la chouette effraie, la disponibilité alimentaire, la qualité de chasseur du mâle et la condition corporelle de la femelle interagissent pour avancer ou reculer le moment de la sortie du nid de la femelle par rapport à la date d'émancipation thermique du dernier éclos. Quand elle se décide à sortir, les petits sont à des stades de développement plus ou moins avancés (figure 56).

**Figure 56** : variations du temps que la femelle chouette effraie (*Tyto alba*) passe en dehors du nid en fonction de l'âge des poussins d'une nichée en comptant quatre (Durant, 2002)

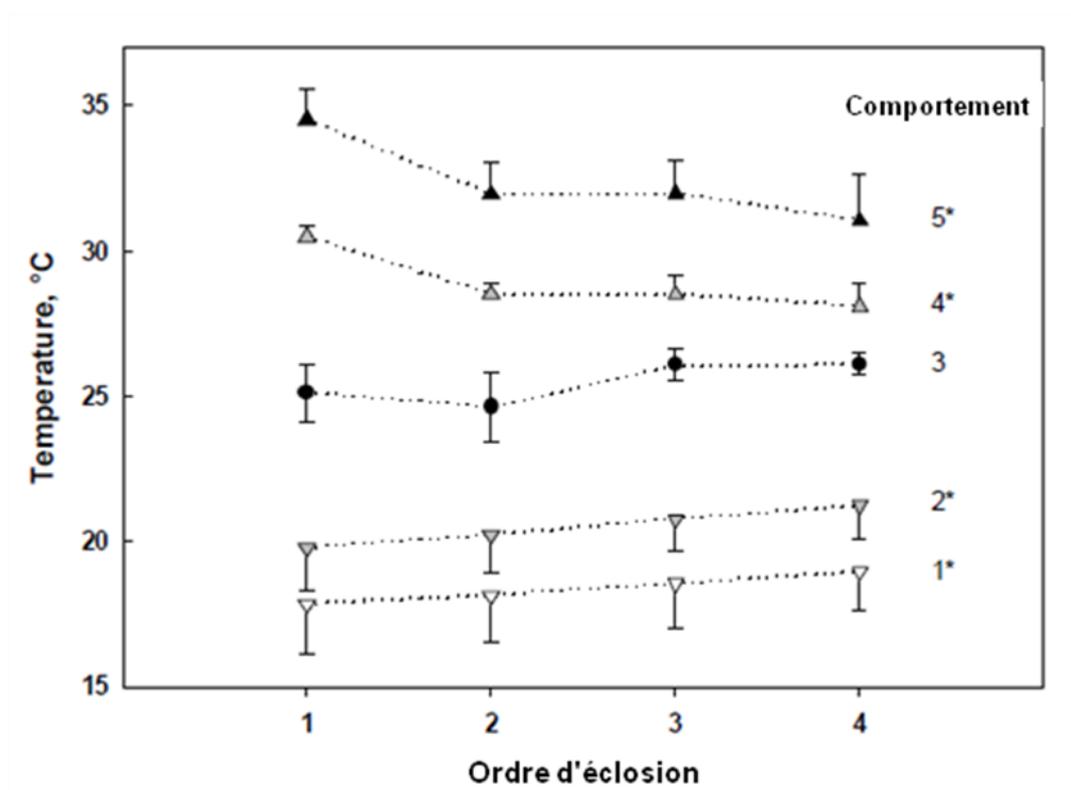


Courbe du dessus : dernier éclos ; courbe du dessous : premier éclos

Elle commence à participer à l'effort de chasse en général 8 jours après la dernière éclosion (Durant, 2000) soit avant l'émancipation thermique du cadet qui intervient vers 15 jours d'âge. Le cadet doit donc compenser son absence en se servant de la chaleur de ses aînés. Très vulnérable aux baisses de température, il utilise donc les comportements de thermorégulation sociaux 1 et 2 plus fréquemment que ne le faisaient ses aînés au même âge. Mais l'absence de la femelle au nid implique aussi pour le cadet qu'elle ne lui déchiquètera plus les proies pour lui en faciliter l'ingestion. Normalement, le poussin n'est capable d'ingérer des proies entières qu'à 20 jours. De plus, en fin d'élevage, les parents nourrissent les poussins hors du nid pour les inciter à voler. Ainsi, il faut donc que le poussin cadet soit capable de voler à peu près au même moment que ses aînés et qu'il soit rapidement capable d'ingérer des proies entières s'il ne veut pas mourir de faim. Sa vitesse de croissance est donc soumise à ces deux contraintes supplémentaires. Elle doit être rapide avec peu d'apport énergétique, expliquant que le développement de la thermorégulation soit un peu plus tardif car non prioritaire.

La zone de confort thermique des cadets est comprise entre 21 et 28 °C ; celle des aînés entre 23 et 32°C. Ainsi la température à partir de laquelle le poussin présente un comportement de thermorégulation varie en fonction de l'âge et de la position dans la nichée (figure 57).

**Figure 57** : températures ambiantes à partir desquelles les poussins de chouette effraie (*Tyto alba*) d'une nichée de 4 expriment les différents comportements de thermorégulation (de 1 à 5) (Durant, 2002)



Le poussin de la chouette effraie est complètement dépendant de la chaleur parentale après l'éclosion. Le développement de la thermorégulation est plus long à se mettre en place que chez d'autres espèces altriciales. Le cadet, très désavantagé sur le plan énergétique est soumis à des obligations de croissance plus contraignantes que ses aînés. La mise en place de la thermorégulation est donc décalée pour lui ; il doit alors développer plus que ses aînés des comportements de thermorégulation sociaux pour compenser son handicap énergétique initial.

**Ainsi, les poussins de chouettes effraie remédient à la lente instauration de leurs capacités de thermorégulation vis-à-vis du froid en profitant de ce qui a rendu leur développement plus long : le fait qu'ils soient plus nombreux dans la nichée.**

## CONCLUSION

La zone de thermoneutralité de la chouette effraie s'étend de 23 à 32°C. En Europe du nord, le climat oblige donc ce rapace à vivre une grande partie de l'année et à se reproduire à des températures ambiantes très souvent en dessous de sa température critique inférieure.

La mortalité de la chouette effraie est plus importante l'hiver, saison pendant laquelle les variations climatiques et alimentaires lui imposent des périodes de jeûne au froid. Il semble que ce rapace soit plus sensible aux jeûnes hivernaux que ne le sont la chouette hulotte et le hibou moyen-duc. Or la chouette effraie accumule des réserves à l'automne en prévision de l'hiver et les utilise de façon optimale. Sa mortalité hivernale n'est donc pas liée à ses capacités de jeûne mais plutôt à sa sensibilité aux conditions climatiques rudes de l'hiver.

La période hivernale impose une dépense énergétique pour la thermorégulation d'autant plus importante que la température critique inférieure de l'espèce est élevée. Celle de la chouette effraie s'élève à 23°C, soit plusieurs degrés de plus que celle du hibou-moyen duc ou de la chouette hulotte sans que l'on ne puisse aujourd'hui clairement expliquer cette différence. Elle est sans conteste le facteur le plus défavorable pour la chouette effraie puisqu'elle l'expose très rapidement et bien avant les autres espèces à des dépenses énergétiques pour la thermorégulation qui sont, à température ambiante égale, beaucoup plus importantes.

A cela s'ajoute le fait que l'isolation thermique de la chouette effraie est un peu moins efficace que celle des rapaces sympatriques. Néanmoins, la dépense énergétique hivernale liée à la thermorégulation est tout de même limitée par une utilisation importante des abris pendant ses phases d'inactivité. Ainsi, la chouette effraie doit sa sensibilité hivernale en grande partie au handicap que représente sa haute température critique inférieure.

La chouette effraie est une espèce altricielle capable d'élever des nichées de taille importante sans entamer sa condition corporelle alors qu'elle est exposée à un climat qui lui est pourtant peu favorable en Europe du nord. En effet, le fait que la femelle couve un nombre important d'œufs à une température souvent inférieure à  $T_{c\ inf}$  ne semble pas représenter pour elle un stress énergétique, en partie grâce à un partage bien défini des tâches entre le mâle et la femelle. Les poussins quant à eux expriment une panoplie de comportements de thermorégulation sociaux pour lutter contre le froid profitant de l'importante taille de la nichée, en attendant la lente instauration de leurs capacités à thermoréguler. Ainsi, la chouette effraie semble avoir développé une stratégie énergétique pour sa reproduction mais la très grande prolificité de l'espèce compense à peine sa très grande mortalité qui atteint son paroxysme l'hiver. On peut se demander si à l'avenir, le réchauffement climatique ralentira la chute de sa population entamée il y a 20 ans.

La chouette effraie est une espèce sauvage protégée dont l'utilisation dans le cadre d'études scientifiques est très réglementée. L'éthique empêche également le sacrifice de cet oiseau dont la population décline peu à peu. C'est pourquoi toutes les expériences menées sur cet espèce ne comporte qu'un faible nombre d'individus et ne nous permet pas de conclure avec autant de poids que si les études comptaient un grand nombre de sujets. Néanmoins, elles nous apportent un éclairage précieux sur la thermorégulation de la chouette effraie dans le cadre des soins et des actions de sauvegarde de la faune sauvage.



# BIBLIOGRAPHIE

- ALTWEGG R, ROULIN A, KESTENHOLZ M & JENNI L (2003) Variation and covariation in survival, dispersal and population size in barn owls *Tyto alba*. *J. of An. Ecol.*, **72**, 391-399.
- ANDRUSIAK LA & CHENG KM (1997) Breeding biology of the barn owl (*Tyto alba*) in the lower mainland of British Columbia. *In 2<sup>nd</sup> Owl Symposium*, Winnipeg, Manitoba, Canada, 05-09/02/1997, Saint Paul, Minnesota, USA. 38-46.
- BALMER DE, ADAMS SY, CRICK HQP (2000) Report on barn owl release scheme monitoring project phase II, BTO Research Report, **250**, 1-22.
- BARRÉ H, CHATENNET J, LE MAHO Y *et al.* (2001) *Physiologie énergétique*, Paris : Belin, 400 p.
- BARTHOLOMEW GA, CRAWFORD EC & LAWSIEWSKI R C (1968) Patterns of panting and gular flutter in cormorants, pelicans, owls, and doves. *Condor*, **70**, 31-34.
- BARTON NWH & HOUSTON DC (1993) A comparison of digestive efficiency in birds of prey. *Ibis*, **135**, 363-371.
- BELKHOU R, ROBIN JP, CHEREL Y *et al.* (1990) Utilization of lipid versus protein reserves during long-term fasting in mammals and birds, 231-241. *In: MELLINGER J*, editor. *Animal nutrition and transport processes. 1. Nutrition in wild and domestic animals* Basel : Karger, 289 p.
- BOSSE P (1993) *L'environnement dans les locaux d'élevage*. Polycopié. Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, Service de zootechnie et économie rurale. 72 p.
- DAWSON WR (1982) Evaporative losses of water by birds. *Comp. Biochem. Physiol.* **71A**, 495-509.
- DUKE GE (1997) Gastrointestinal physiology and nutrition in wild birds. *Proc. Nutr. Soc.*, **56**, 1049-1056.
- DUKE GE, JEGERS AA, LOFF G, EVANSON OA (1975) Gastric digestion in some raptors. *Comp. Biochem. Physiol.*, **50A**, 649-656.
- DURANT JM (2000) *Energétique de la reproduction chez la chouette effraie (Tyto alba)*. Thèse nouveau doctorat. Université Louis Pasteur-Strasbourg 1, Strasbourg, 210 p.
- DURANT JM (2002) The influence of hatching order on the thermoregulatory behaviour of barn owl *Tyto alba* nestlings. *Avian Science*, **2**, 167-173.
- DURANT JM & HANDRICH Y (1998) Growth and food requirement flexibility in captive chicks of the European barn owl (*Tyto alba*), *J. Zool. Lond.*, **245**, 137-145.
- DURANT JM, MASSEMIN S, THOUZEAU C & HANDRICH Y (2000) Body reserves and nutritional needs during laying preparation in barn owls. *J. Comp. Physiol.*, **170**, 253-260.
- DURANT JM, LANDIS MM & HANDRICH Y (2008) Composition of the body mass overshoot in European barn owl nestlings (*Tyto alba*): insurance against scarcity of energy or water? *J. Comp. Physiol.*, **178**, 563-571.
- EDWARDS JR CT (1987) Standard rate of metabolism in the common barn-owl (*Tyto alba*). *Wilson Bull.*, **99**, 704-706.
- ERRINGTON PL, (1931) Winter killing of Barn owl in Wisconsin. *Wilson Bull.*, **43**, 60

- EVANS FC & EMLLEN JR JT (1947) Ecological notes on the prey selected by a barn owl. *The Condor*, **49**, 3-9.
- GÉROUDET P (1965) *Les rapaces diurnes et nocturnes d'Europe*. Neuchâtel : Delachaux & Niestlé, 426 p.
- GIRARDIER L, CLARK MG, SEYDOUX J (1995) Thermogenesis associated with spontaneous activity: an important component of thermoregulatory needs in rats. *Journal of Physiology*, **488-3**, 779-787.
- GIRAUDOUX P, MICHELAT D, HABERT M (1990) Système automatique de pesée adapté à la Chouette effraie. *Alauda*, **58**, 50-51.
- GRABER RR (1962) Food and oxygen consumption in three species of owls (Strigidae). *Condor*, **64**, 473-487.
- HAMILTON KL (1985a) Evaporative water loss of captive common barn owls. *Raptor Research*, **19**(4), 122-124.
- HAMILTON KL (1985b) Food and energy requirements of captive barn owls (*Tyto alba*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **80A**, 355-358.
- HANDRICH Y, BERSUDER D, GENDNER JP, PLUMERÉ C, LE MAHO Y (1990) Evolution de l'effort de prédation pendant la reproduction chez la chouette effraie. *Alauda*, **58**, 51-52.
- HANDRICH Y, NICOLAS L, LE MAHO Y (1993a) Winter starvation in captive common barn owls: Physiological states and reversible limits. *Auk*, **110**(3), 458-469.
- HANDRICH Y, NICOLAS L, LE MAHO Y (1993b) Winter starvation in captive common barn owls: bioenergetics during refeeding. *Auk*, **110**(3), 470-480.
- HENNY CJ (1969) Geographical variation in mortality rates and production requirements of the Barn owl (*Tyto alba ssp.*) *Bird-Banding*, **40**(4) 277-356.
- HERREID CF & KESSEL B (1967) Thermal conductance in birds and mammals. *Comp. Biochem. Physiol.*, **21**, 405-414.
- HONER MR (1963) Observations on the barn owl (*Tyto alba guttata*) in the Netherlands in relation to its ecology and population fluctuation. *R.I.V.O.N. Comm.*, **149**, 158-195.
- HOUSTON AI, WELTON NJ & McNAMARA JM (1997) Acquisition and maintenance costs in the long term regulation of avian fat reserves. *Oikos*, **78**, 331-340.
- HOWELL TR (1964) Notes on incubation and nestling temperatures and behavior of captive owls. *Wilson Bull.* **76**, 28-36.
- ILLE R (1991) Preference of prey size and profitability in barn owls (*Tyto alba guttata*). *Behaviour*, **116**, 180-189.
- JOHNSON PN (1994) Selection and use of nest sites by barn owls in Norfolk, England. *J. Raptor Res.*, **28**(3), 149-153.
- KEITH AR (1964) A thirty-year summary of the nesting of the barn owl on Martha's Vineyard, Massachusetts. *Bird-Banding*, **35**, 22-31.
- KELSO L & KELSO EH (1936) The relation of feathering of feet of American owls to humidity of environment and to life zones. *Auk*, **53**, 51-56.
- KENDEIGH C (1961) Energy of birds conserved by roosting in cavities. *Wilson Bull.*, **73-2**. 140-147.

- KIRKWOOD JK (1979) The partition of food energy for existence in the kestrel (*Falco tinnunculus*) and the barn owl (*Tyto alba*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **63a**, 495-498.
- KLEIN A (2009) *The possible effects of extreme winters on the barn owl (Tyto alba Scop.) population in Hungary: survival, physiology and population genetics*. PhD thesis, Eötvös Loránd University, Budapest
- KLEIN A, KULCSAR M, KRIZSIK V, MATICS R, RUDAS P, TÖRÖK J & HUSZENICZA GY (2006) Effects of environmental temperature on thyroid hormones in the barn owl (*Tyto alba*). *Acta Vet. Hung.*, **54**(3) 321-331.
- KLEIN A, NAGY T, CSÖGÖ T & MATICS R (2007) Exterior nest-boxes may negatively affect Barn owl *Tyto alba* survival: an ecological trap. *Bird Cons. Int.*, **17**, 263-271.
- LASIEWSKI RC & DAWSON WR (1967) A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor*, **69**, 13-23.
- MARIE B (1983) *La thermorégulation des oiseaux*. Thèse Méd. Vét., Toulouse, 86 p.
- MARTI CD (1973) Food consumption and pellet formation rates in four owl species. *Wilson Bull.*, **85**(2), 178-181.
- MARTI CD (1997) Lifetime reproductive success in barn owls near the limit of the species' range. *Auk*, **114**(4), 581-592.
- MARTI CD & WAGNER PW (1985) Winter mortality in common barn owls and its effect on population density and reproduction. *Condor*, **87**, 111-115.
- MASSEMIN S (1997) *Réserves énergétiques et sensibilité hivernale chez la chouette effraie*. Thèse de doctorat universitaire, Université de Lyon 1, Villeurbanne, 177 p.
- MASSEMIN S & HANDRICH Y (1997) Higher winter mortality of the barn owl compared to the long eared owl and the tawny owl: influence of lipid reserves and insulation. *Condor*, **99**, 969-971.
- MASSEMIN S GROSCHOLAS R, HANDRICH Y (1997) Body composition of the European barn owl during the nonbreeding period. *Condor*, **99**, 789-797.
- MASSEMIN S, LE MAHO Y & HANDRICH Y (1998) Seasonal pattern in age, sex and body condition of barn owls killed on motorways. *Ibis*, **140**, 70-75.
- McCAFFERTY DJ (1993) *Biophysical ecology of the barn owl (Tyto alba scopoli)*. PhD thesis, University of Edinburgh, Edimbourg, Ecosse, 219 p.
- McCAFFERTY DJ, MONCRIEFF JB & TAYLOR IR (1997a) The effect of wind speed and wetting on the thermal resistance of the barn owl: I: Total heat loss, boundary layer and total resistance. *J. of Therm. Biol.*, **22**, 253-264.
- McCAFFERTY DJ, MONCRIEFF JB & TAYLOR IR (1997b) The effect of wind speed and wetting on the thermal resistance of the barn owl: II: Coat resistance. *J. of Therm. Biol.*, **22**, 265-271.
- McCAFFERTY DJ, MONCRIEFF JB, TAYLOR IR & BODDIE GF (1998) The use of IR thermography to measure the radiative temperature and heat loss of a barn owl (*Tyto alba*). *J. of Therm. Biol.*, **23**, 311-318.
- McCAFFERTY DJ, MONCRIEFF JB & TAYLOR IR (2001) How much energy do barn owls (*Tyto alba*) save by roosting? *J. of Therm. Biol.*, **26**, 193-203.
- McKECHNIE AE & LOVEGROVE BG (2002) Avian facultative hypothermic responses: a review. *Condor*, **104**, 705-724.

- McNAB BK (1966) An analysis of the body temperatures of birds. *Condor*, **68**, 47-55.
- McNAB BK (2009) Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR. *Comp. Biochem. Physiol.*, **152**, 22-45.
- MITCHELL JW (1976), Heat transfer from spheres and other animal forms, *Biophysical Journal*, **16**, 561-569.
- MONAGHAN P & NAGER RG (1997): Why don't birds lay more eggs? *Tree*, **12**(7), 270-274.
- MYERS MR & KLASING KC (1999) Low Glucokinase activity and high rates of gluconeogenesis contribute to hyperglycemia in barn owls (*Tyto alba*) after a glucose challenge. *J. Nutr.*, **129**, 1896-1904.
- OTTENI LC, BOLEN EG & COTTAM C (1972) Predator-Prey relationships and reproduction of the barn owl in southern Texas. *Wilson Bull.*, **84**(4), 434-448.
- POOLE EL (1930) Winter nesting of the barn owl. *Auk*, **47**, 84.
- ROULIN A (1998) Importance de la nichée et croissance pondérale chez les jeunes chouettes effraies., *Alauda*, **66**, 273-278.
- ROULIN A (1999) Natural and experimental nest-switching in barn owl *Tyto alba* fledglings. *Ardea*, **87**(2), 237-246.
- ROULIN A (2004a) Covariation between plumage colour, polymorphism and diet in the barn owl *Tyto alba*. *Ibis*, **146**, 509-517.
- ROULIN A (2004b) The function of food stores in bird nests: observations and experiments in the barn owl *Tyto alba*. *Ardea*, **92**(1), 69-78.
- ROULIN A, DUCREST AL & DIKSTRA C (1999) Effect of brood size manipulations on parents and offspring in the barn owl *Tyto alba*., *Ardea*, **87**(1), 91-100.
- SHEFFIELD SR (1994) Cannibalism of a young barn owl (*Tyto alba*) by its parents. *J. Raptor Res.*, **28**(2), 119-120.
- SIBLEY CG, MONROE JR BL (1990), The Sibley/Monroe World List of Bird Names, EuroBirdNet the Netherlands (EBNNL), [<http://www.ornitaxa.com/SM/SMOrg/sm.html>] (consulté le 31 mai 2009)
- SPEIRS JM (1940) Mortality of Barn owls at Champaign Illinois. *Auk*, **57**, 571
- STEWART PA (1952a) Dispersal, breeding behavior, and longevity of banded barn owls in North America. *Auk*, **69**(3), 227-245.
- STEWART PA (1952b) Winter mortality of barn owls in central Ohio. *Wilson Bull.*, **64**(3), 164-166.
- STURKIE PD (2000) *Sturkie's Avian Physiology*, 5<sup>th</sup> G. Causey Whittow, 704 p.
- SUMNER JR EL (1929) Comparative studies in the growth of young raptors. *Condor*, **31**(2), 85-111.
- THOUZEAU C (1998) *Métabolisme énergétique lors du jeûne au froid chez la chouette effraie*. Université Claude Bernard - Lyon I, Villeurbanne, 262 p.
- THOUZEAU C, HANDRICH Y & LE MAHO Y (1995) *Mobilisation des réserves énergétiques lors d'un jeûne hivernal chez la chouette effraie et seuils critiques de réversibilité*. In : 63<sup>ème</sup> congrès de la société de physiologie. D113 : DN 006.

- THOUZEAU C, DUCHAMPS C, HANDRICH Y (1999a) Energy metabolism and body temperature of barn owls fasting in the cold. *Physiol and Biochem. Zoology*, **72**(2), 170-178
- THOUZEAU C, ROBIN JP, LE MAHO Y & HANDRICH Y (1999b) Body reserve dynamics and energetics during fasting in the cold in barn owls. *Journal of comparative physiology*, **169**(8), 612-620
- TICKELL WLN (2003) White plumage. *J. Waterbird Soc.*, **26**(1), 1-12.
- VALLÉE JL (1999) *La Chouette effraie*, Lonay : Delachaux et Niestlé, 192 p.
- WALLICK LG & BARRETT GW (1974) Bioenergetics and prey selection of captive barn owls. *Condor*, **78**, 139-141.
- WALSBERG GE, CAMPBELL GS & KING JR (1978) Animal coat color and radiative heat gain: a re-evaluation. *J. Comp. Physiol.*, **126**, 211-222.
- WARKENTIN IG & WEST NH (1990) Impact of long term captivity on basal metabolism in birds. *Comp. Biochem. Physiol.*, **96**, 379-381.
- ZAR JH (1968) Standard metabolism comparisons between orders of bird. *Condor*, **70**, 278



# **PHYSIOLOGIE ENERGETIQUE DE LA CHOUETTE EFFRAIE (*Tyto alba*): ETUDE DE LA THERMOREGULATION**

**NOM et Prénom : COLARDELLE Amélie**

## **Résumé**

En Europe du nord, la découverte de cadavres de chouettes effraies augmente dès lors que la température ambiante diminue, que les précipitations deviennent importantes ou encore quand le sol est recouvert d'une épaisse couche de neige pendant plusieurs jours. Ainsi, la chouette effraie est considérée comme une espèce peu adaptée au jeûne au froid.

Handicapée par une température critique inférieure très élevée (23°C) l'obligeant à d'importants efforts de thermorégulation, la modeste isolation que lui apportent son plumage et le maintien d'une activité locomotrice pendant le jeûne lui occasionnent de très importantes dépenses énergétiques. Cependant, le fait qu'elle s'abrite dans des espaces clos pendant ses périodes d'inactivité limite ses pertes de chaleur. Son régime alimentaire très spécialisé constitué de micromammifères la rend dépendante des fluctuations de leur population et des effets des conditions climatiques sur leur accessibilité. Ainsi avec des apports inconstants et des dépenses énergétiques élevées, la chouette effraie est une victime de l'hiver.

En revanche, les couples très prolifiques et les poussins dont les capacités à thermoréguler sont pourtant longues à se mettre en place, ont su remarquablement bien s'adapter aux températures ambiantes souvent inférieures à leur température critique inférieure pendant la période de reproduction.

**Mots clés : THERMOREGULATION, PHYSIOLOGIE, METABOLISME  
ENERGETIQUE, HIVER, REPRODUCTION, OISEAU SAUVAGE, CHOUETTE  
EFFRAIE, TYTO ALBA**

## **Jury :**

Président : Pr.

Directeur : Mr Pascal ARNE

Assesseur : Mme Fanny PILOT-STORCK

**Adresse de l'auteur : 20 clos de la Mulatière 77590 Bois le Roi**

# **ENERGETIC PHYSIOLOGY OF THE BARN OWL (*Tyto alba*): STUDY OF THERMOREGULATION**

**SURNAME : COLARDELLE**

**Given name : Amélie**

## **Summary**

In northern Europe, the discovery of dead barn owls increases as soon as ambient temperatures decrease, or when the pluviometry is high, or when the ground is covered by a thick layer of snow for several days. The barn owl is regarded as a species which is poorly adapted to fasting in cold conditions.

Barn owls have quite a high lower critical temperature (23°C), compelling them to make a significant thermoregulatory effort in the cold. The low insulation provided by its plumage and the maintenance of physical activity when fasting, all lead to very high energy consumption. However, its resting behaviour in confined areas minimizes heat loss, although it still remains at a high level. The owl's highly specialized diet consists of micro-mammals. This makes the owl very dependent on fluctuations in prey availability and behaviour, since when weather conditions are poor the preys remain confined in galleries. Therefore, the variability in numbers of prey captured and high energy requirements often make the barn owl a victim in the winter.

However, adults are very prolific and chicks possess thermoregulation capacities which, although they have yet to be activated, are able to help the chicks adapt themselves to ambient temperatures often lower than the lower critical temperature of adults in the breeding season.

**Keywords: THERMOREGULATION, METABOLISM, ENERGY, PHYSIOLOGY,  
WILD BIRD, WINTER, REPRODUCTION, BARN OWL, *TYTO ALBA***

## **Jury :**

President : Pr.

Director : M. Pascal ARNE

Assessor : Ms. Fanny PILOT-STORCK

**Author's address:** 20 clos de la Mulatière 77590 Bois le Roi