

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

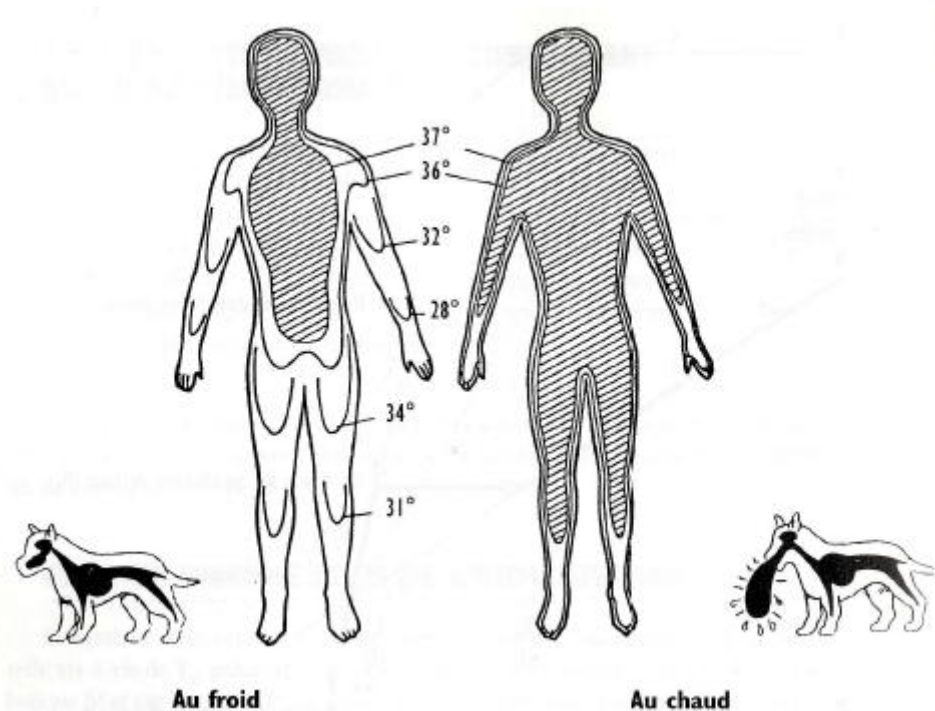
Les oiseaux ont une température interne stable en dépit des variations de la température ambiante, T_a : ce sont des **homéothermes**. Ils assurent le maintien de T_b grâce à la chaleur métabolique que produisent leurs tissus (ce sont donc des **endothermes**) et à l'ajustement continu des transferts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

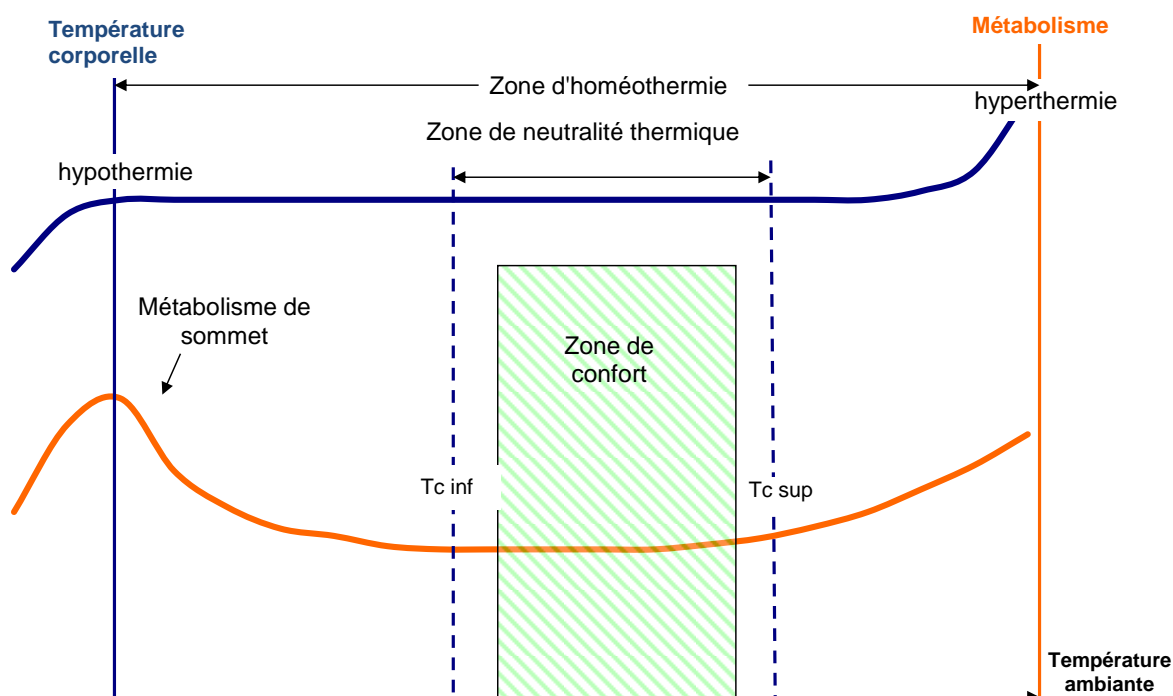
$$\text{Equation n°1 : } T_b = 14,3 P^{-0,09} + 32,2 \quad \text{avec } P = \text{poids vif en g et } P > 30 \text{ g}$$

- 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 $T_{c \text{ inf}}$, 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: $T_{c \text{ inf}}$ 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.

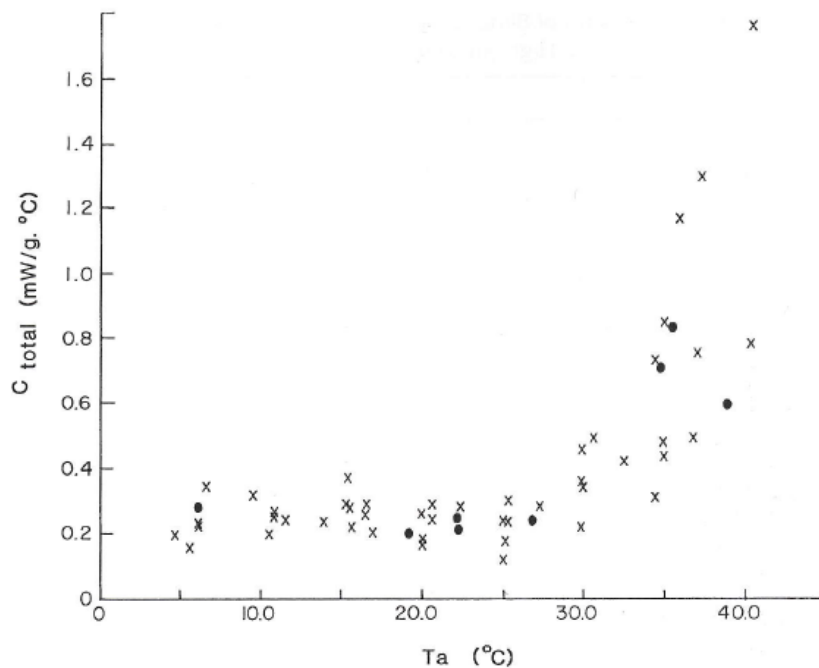
La quantité de chaleur échangée par conduction entre la surface cutanée et le milieu extérieur est proportionnelle à la différence entre T_a et la température à la surface de l'oiseau, T_s (équation n°3). Cette perte est surtout importante aux points de contact de l'oiseau avec le sol car le plumage, 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.

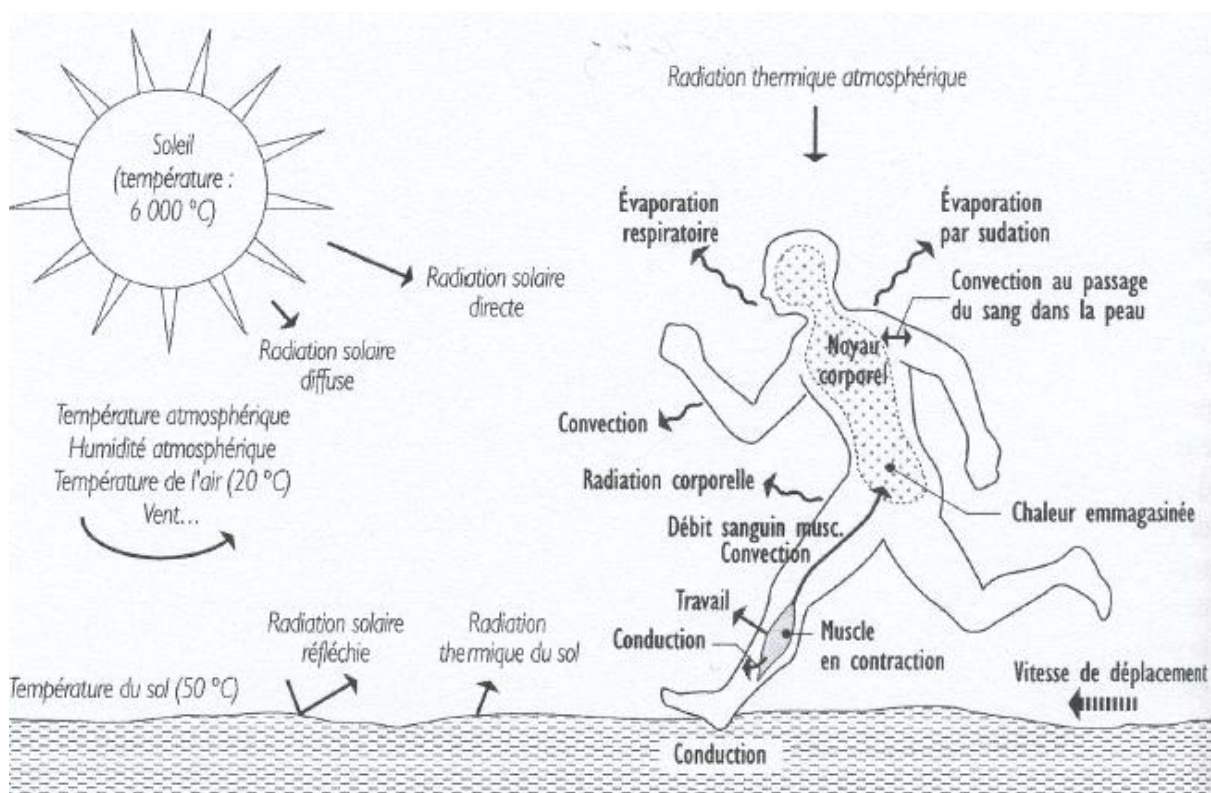
Le passage de sang chaud, circulant dans le tissu sous-cutané dont la température est moins élevée, permet aussi des pertes de chaleur par convection.

- 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)

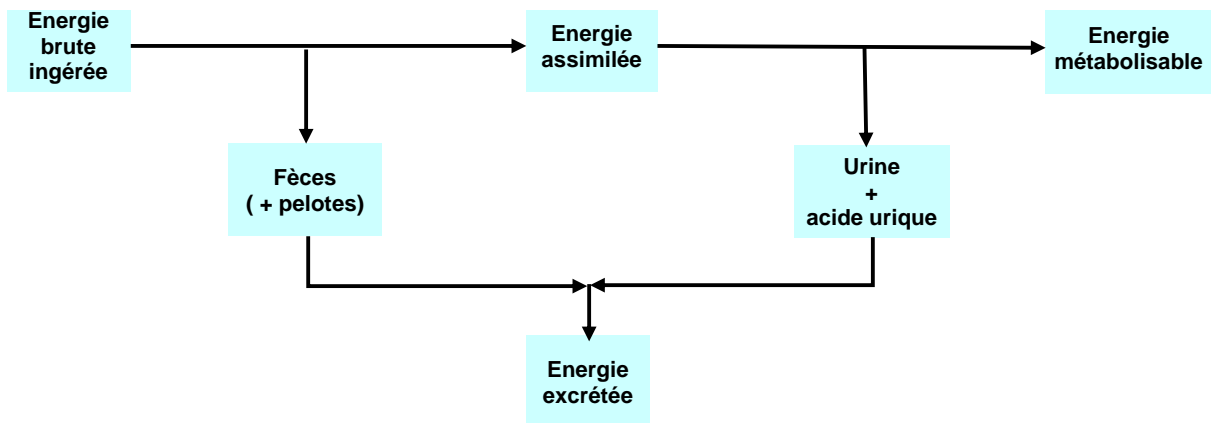


B. Place de la thermorégulation dans la balance énergétique de l'oiseau [Blem dans Sturkie, 2000]

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 :

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

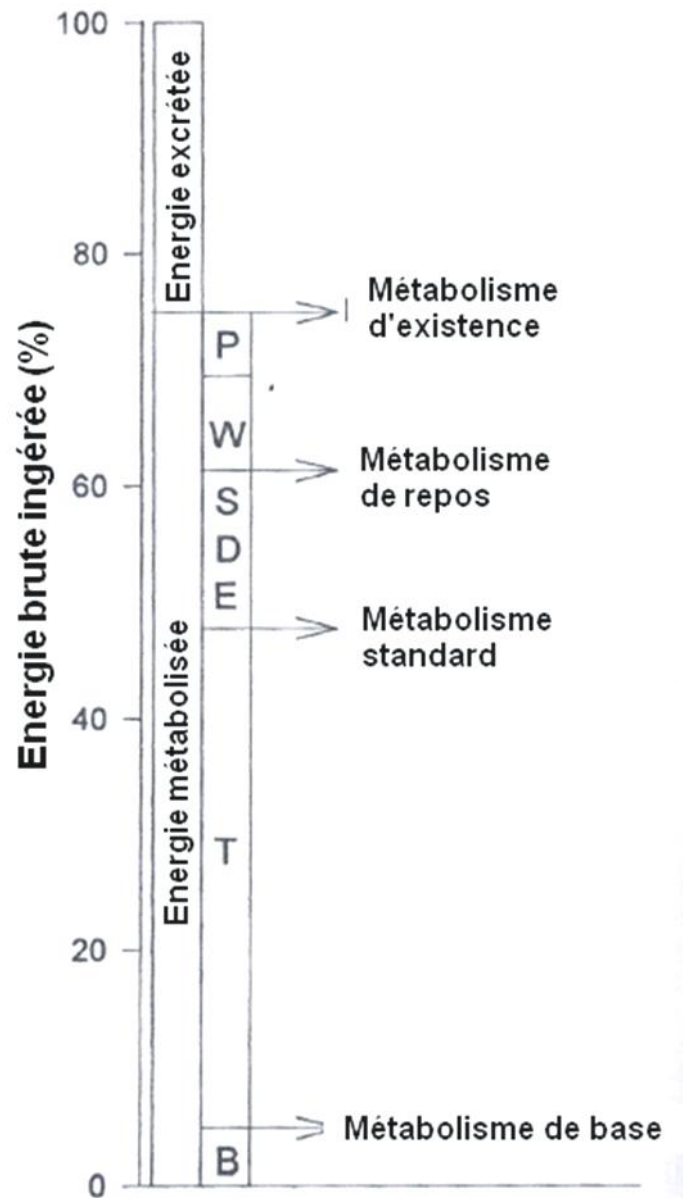
Elle est comprise entre 77,5% et 94,2% chez les Strigiformes (Blem dans Sturkie, 2000) et varie en fonction des espèces, des individus et de la température ambiante.

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.

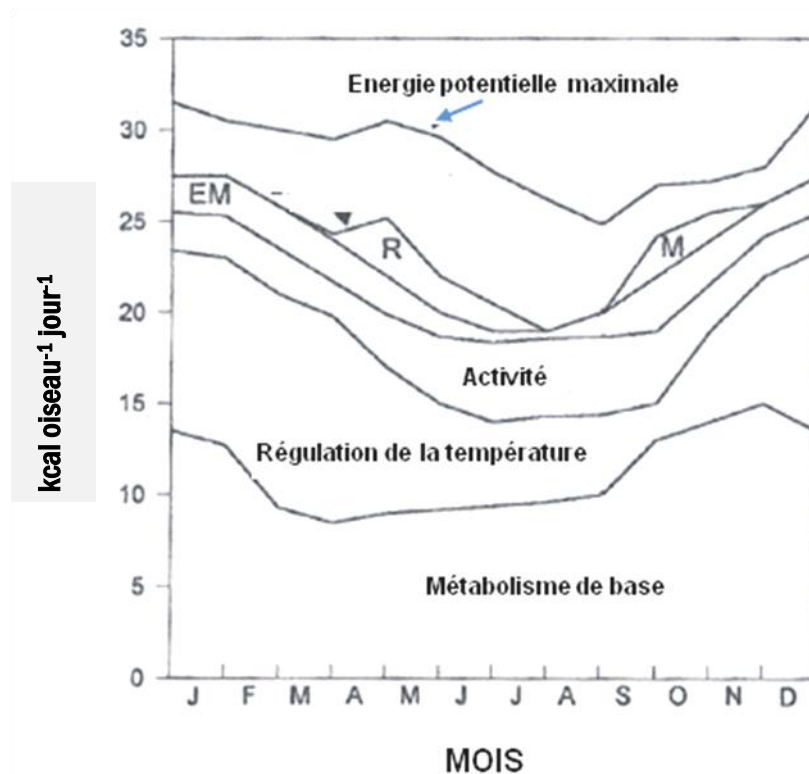
Le **métabolisme d'existence** correspond à l'ensemble des dépenses énergétiques de l'animal vivant en liberté. Il comprend, selon les périodes, des dépenses liées à la croissance, à la mue, à la constitution de réserves... Il correspond à l'utilisation de l'énergie métabolisable.

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 thermogenèse 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 thermogenèse de régulation.

La plus grande partie de la thermogenèse 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 thermogenèse. 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 thermogenèse 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]

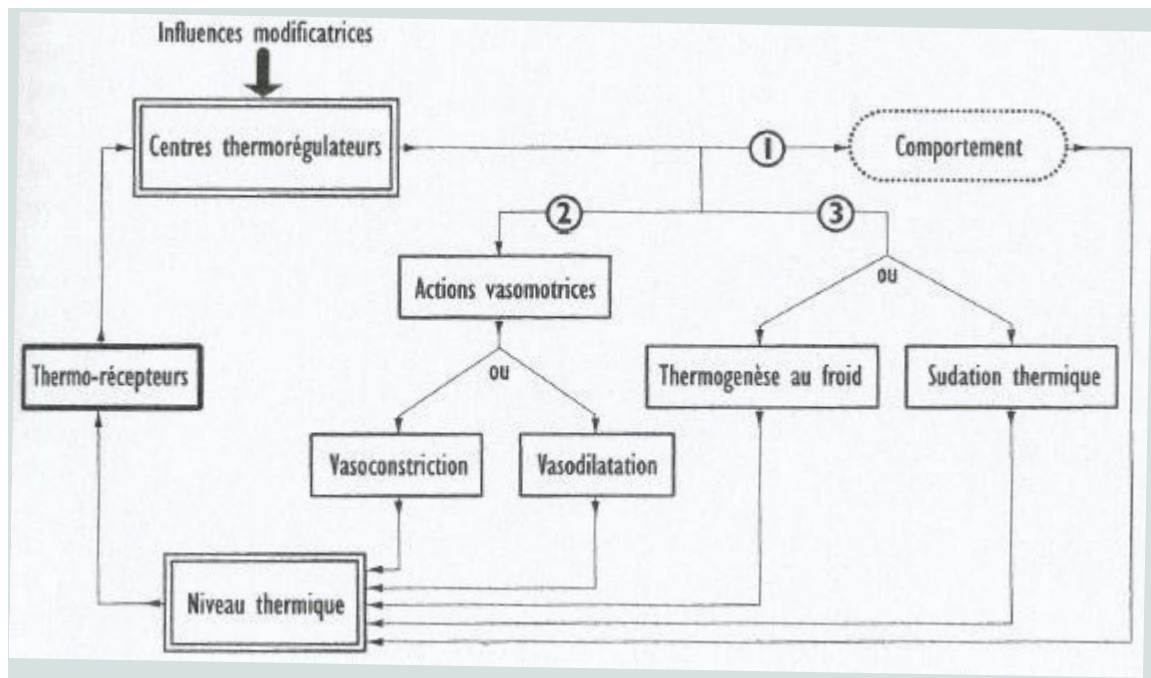
Chez les oiseaux, on trouve des récepteurs thermosensibles sur la langue, à la surface du corps, au niveau de la moelle épinière et dans la région hypothalamique préoptique. Ces récepteurs envoient les informations perçues vers le centre intégrateur. La région hypothalamique préoptique en plus de jouer 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)

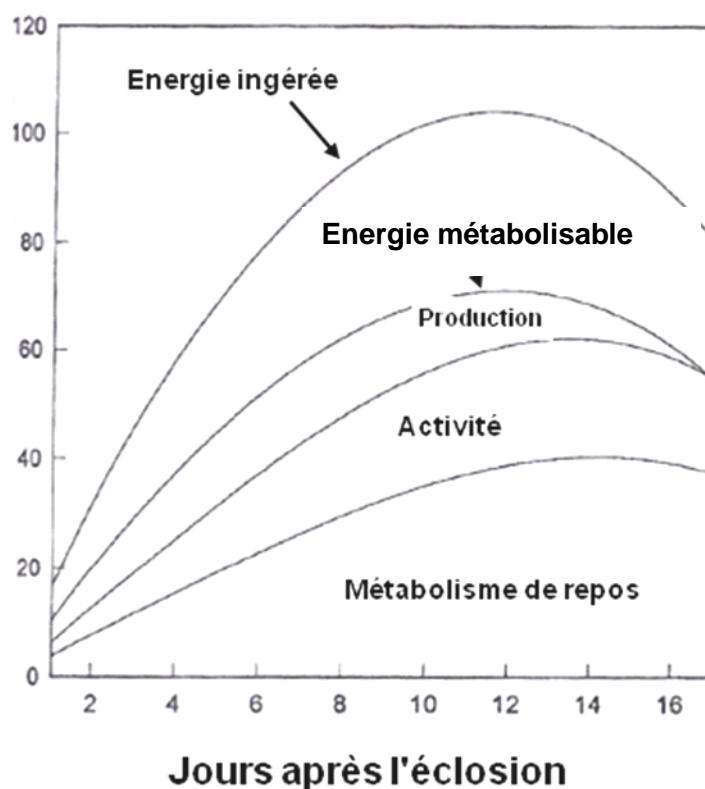
Développement		Poussins			Parents		Exemples
		Duvet	Yeux	Mobilité	Nourrissage	Soin	
Précoce	1	○	○	○	○	○	Mégapodes
	2	○	○	○	○	●	Canards
	3	○	○	○	○	●	Cailles
	4	○	○	○	◐	●	Grèbes
Semi-précoces		○	○	◐	●	●	Goélands, Sternes
Semi-altricial	1	○	○	●	●	●	Hérons, Faucons,
	2	○	●	●	●	●	Chouettes
Altricial		●	●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