

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]

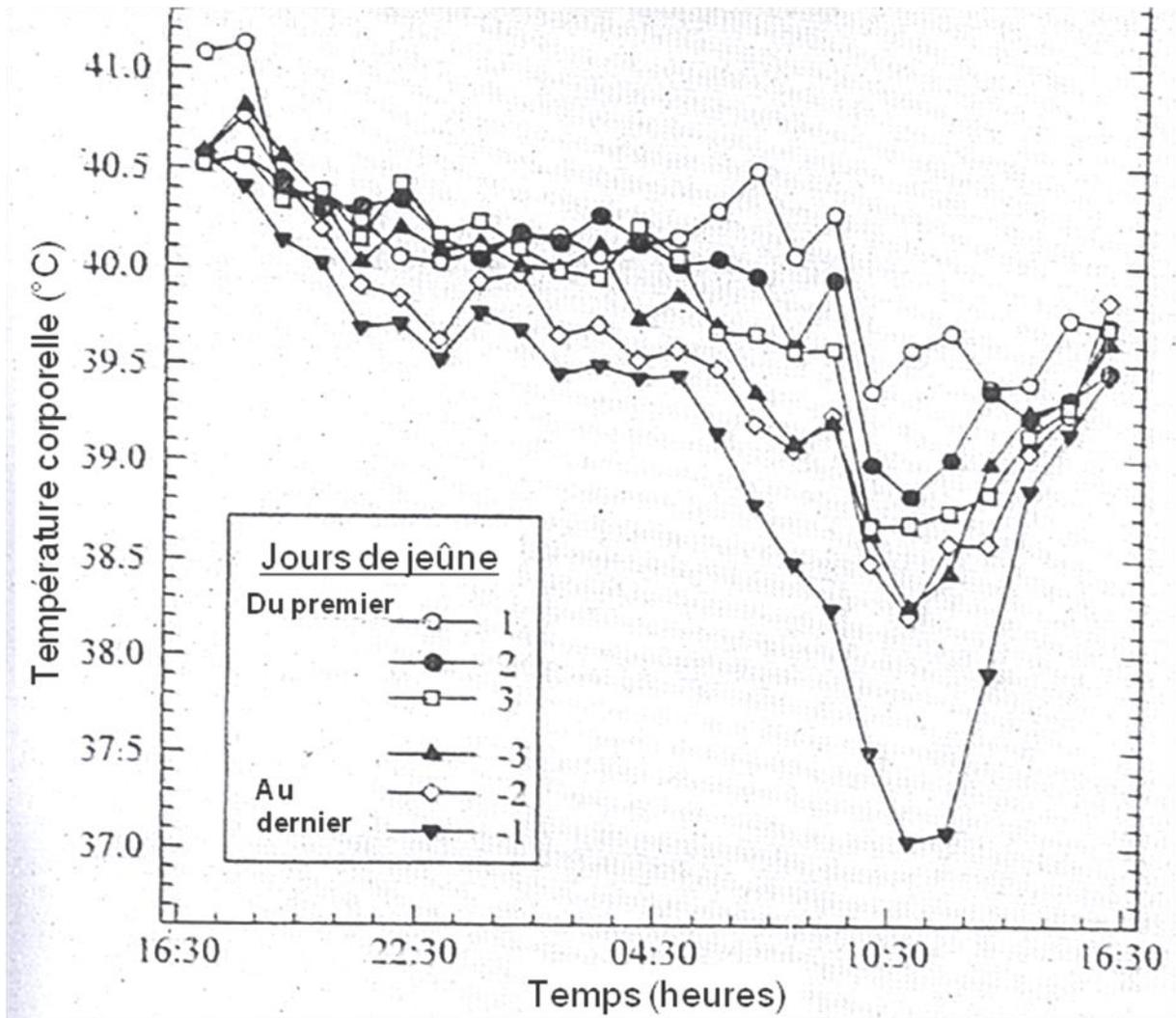
a. Zone de neutralité thermique (TNZ) et perte de chaleur

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 ($0,4^{\circ}\text{C}$) et entre la phase II et la phase III ($1,4^{\circ}\text{C}$). 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 $1,4^{\circ}\text{C}$ 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.

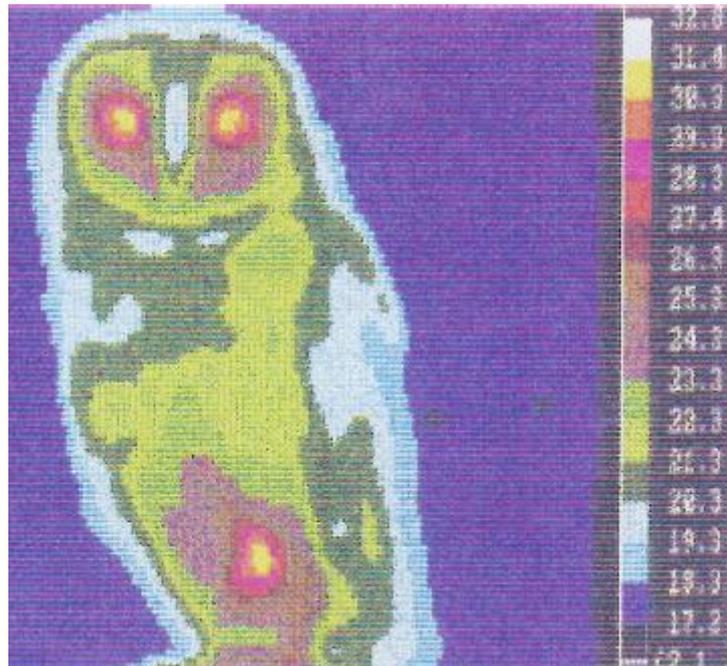
McCafferty (1993) a étudié une femelle chouette effraie de 9 ans, pesant 350 g, élevée en captivité. Elle a été observée dans une volière extérieure à une T_a de 17,6°C pendant une phase de repos sur un perchoir et pendant de courtes phases de vol, d'un perchoir à l'autre.

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 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 °C tranchant avec les 18 °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 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)	15,0	15,9	25,1
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)	39,8	40,6	55,5
Efficacité d'isolation (g/cm ²)	4,8	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/m² pour la chouette effraie contre 51 W/m² pour le hibou des marais et 55 W/m² pour la chouette hulotte.

Quand le plumage est mouillé, cette perte de chaleur s'élève à 74 W/m² pour la chouette effraie correspondant à une augmentation de 32 %.

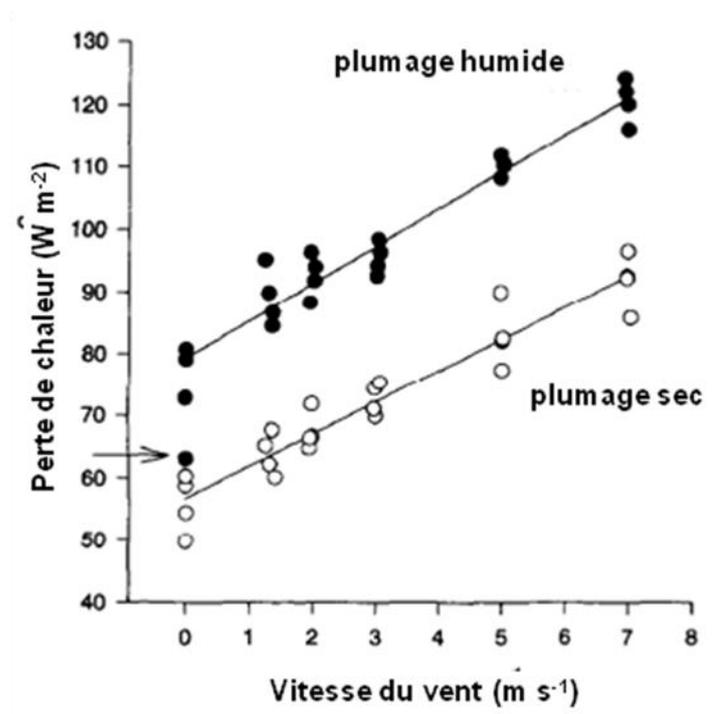
Quand la T_a diminue de 20 °C à 4 °C, la perte de chaleur totale passe de 56 à 113 W/m².

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).

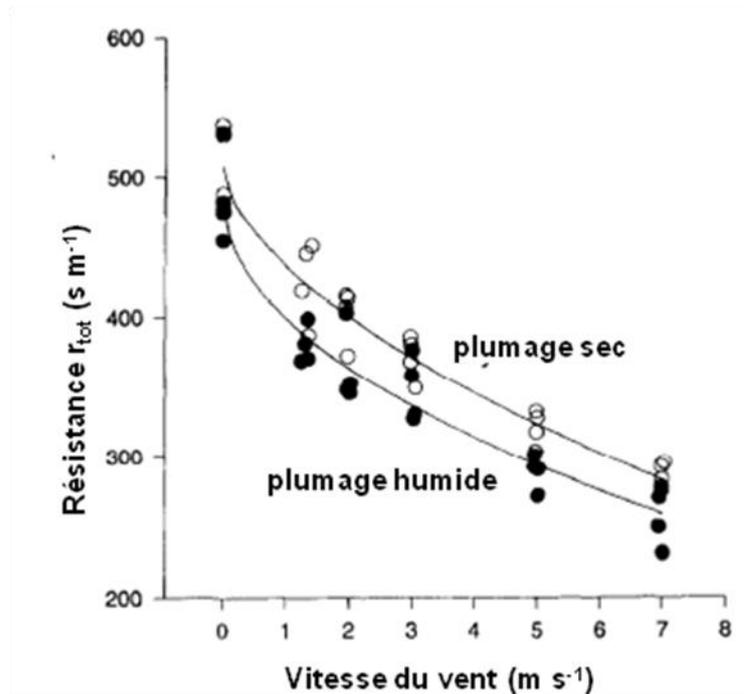
Figure 41 : effet du vent sur les pertes de chaleur totales du modèle chouette effraie (*Tyto alba*) avec le plumage sec ou mouillé (McCafferty *et al.*, 1997a)



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)



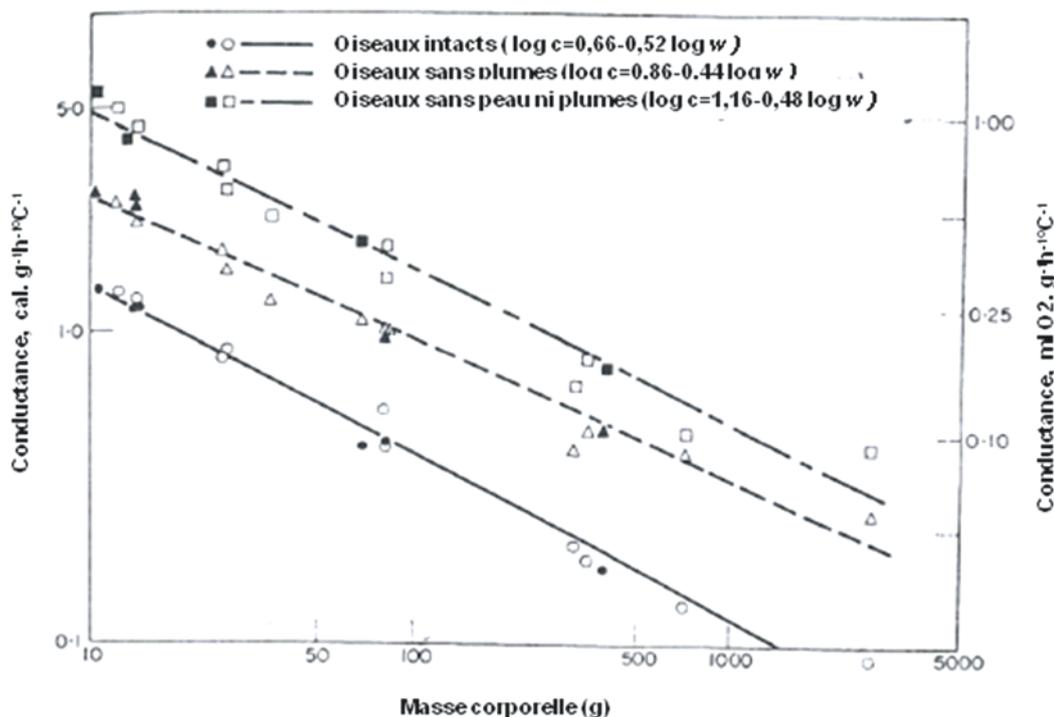
Cercles pleins = plumage mouillé ; cercles vides = plumage sec

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

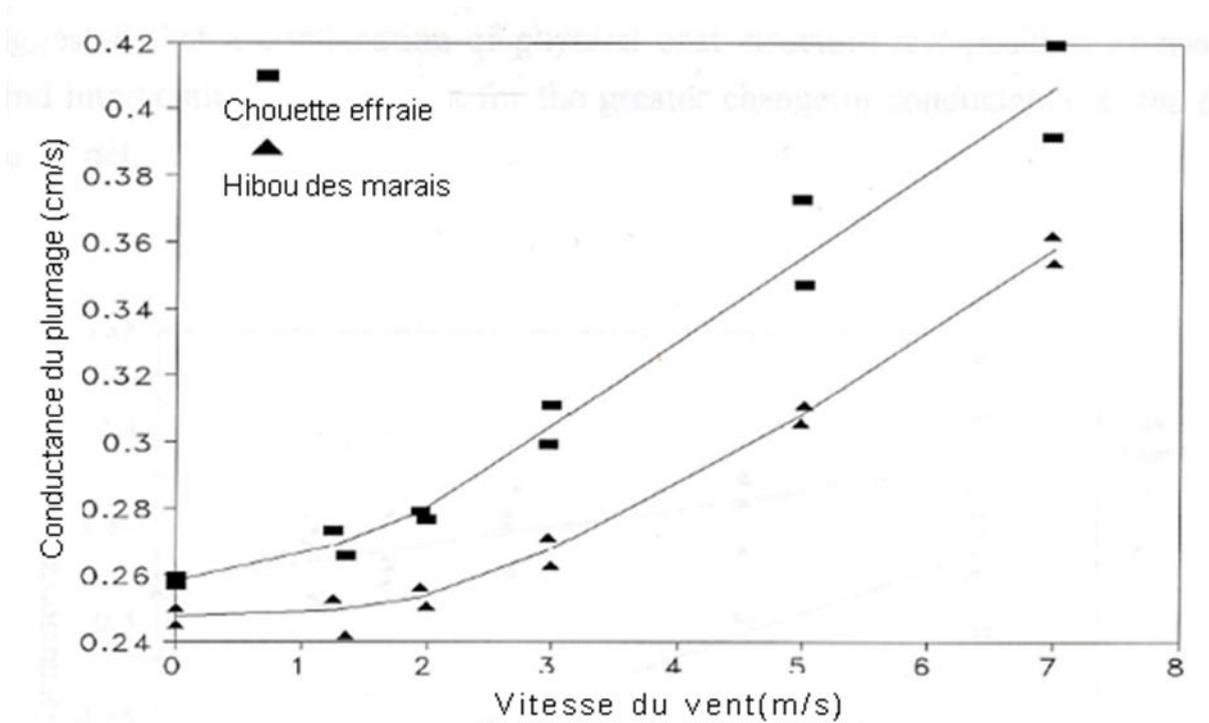
Plumage sec

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)



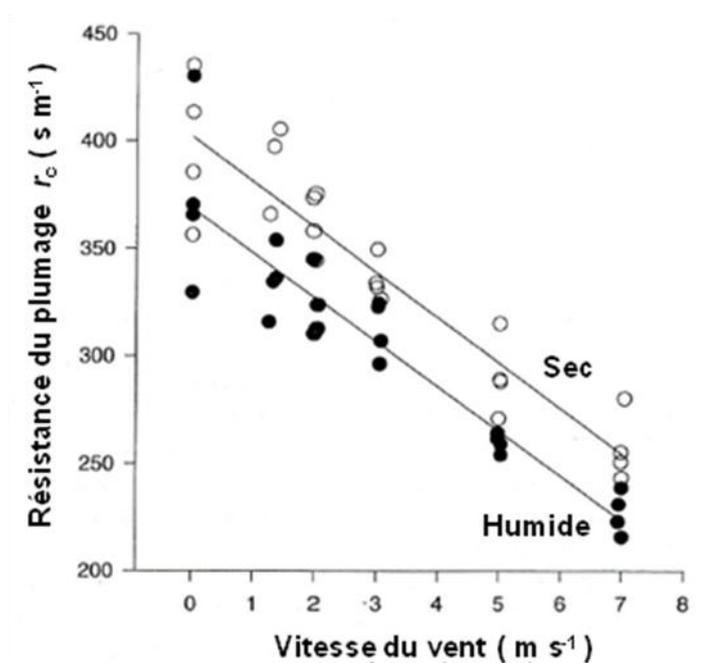
Rectangles : chouette effraie ; triangles : hibou des marais

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 $25 W/m^2$.

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

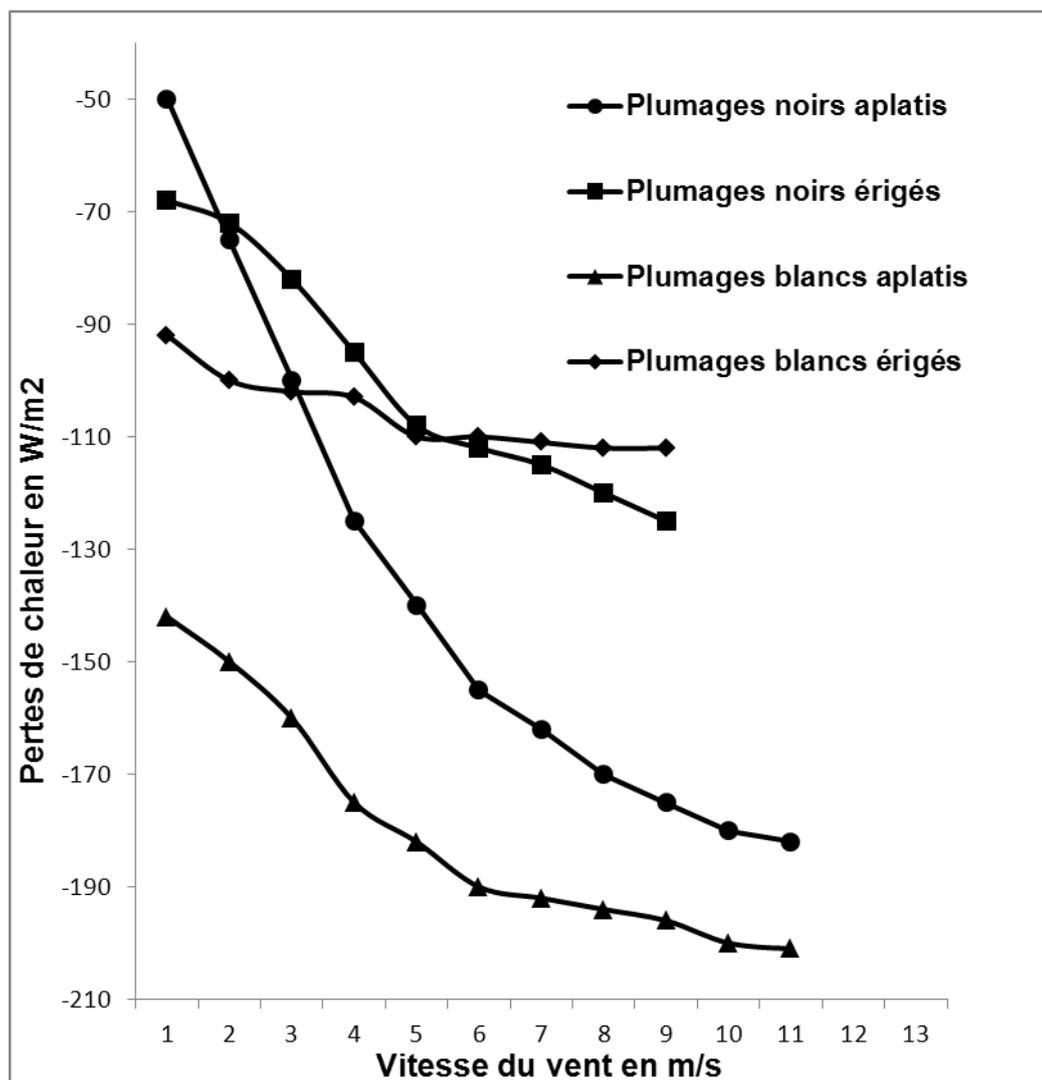
Les chouettes effraies sont peu exposées aux radiations solaires puisqu'elles s'abritent le jour. Néanmoins, elles en tirent des bénéfices car ces radiations réchauffent les sites qu'elles choisissent pour s'abriter. Les jours couverts, les radiations solaires contribuent à seulement 3 % des radiations 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.

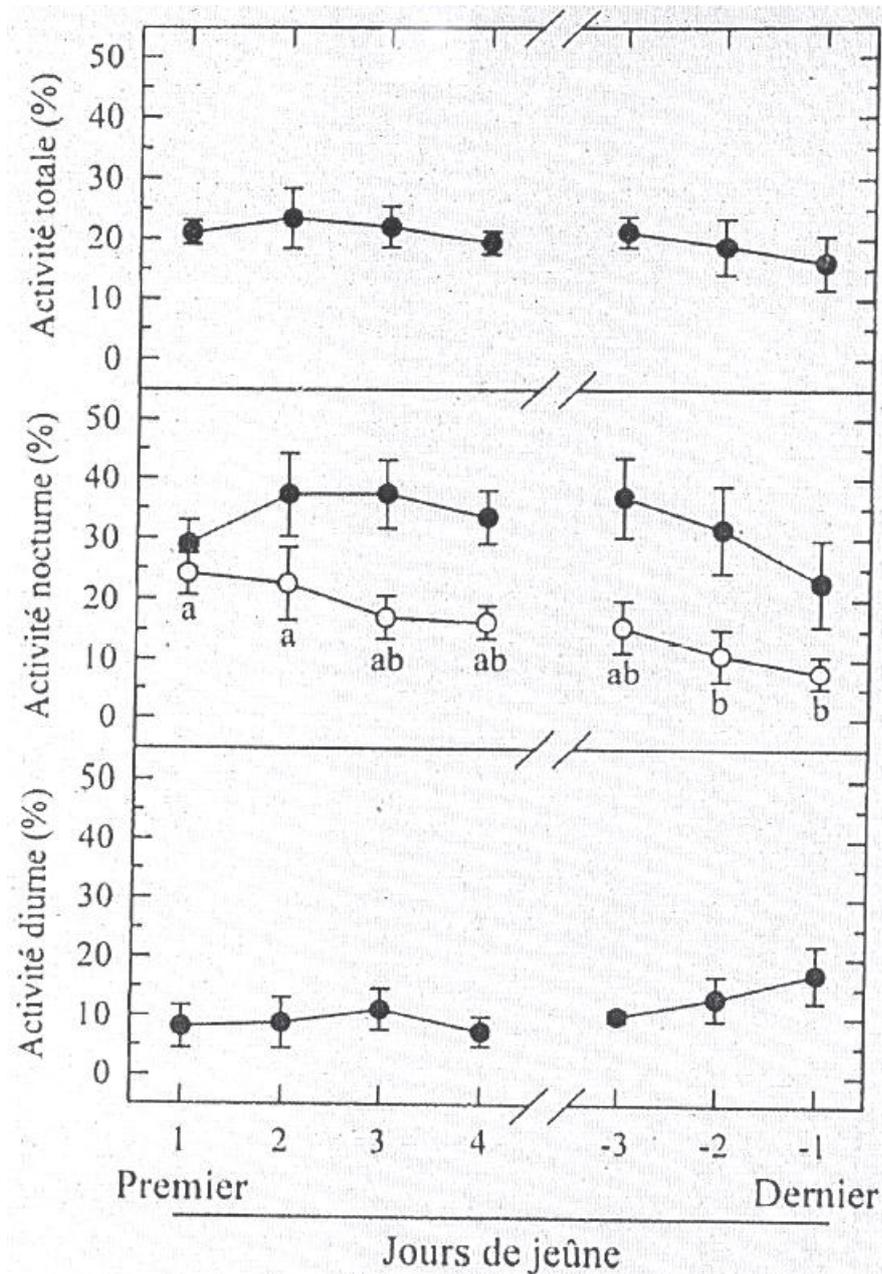
Il semblerait donc que globalement l'isolation thermique de la chouette effraie soit moins efficace que celle des autres rapaces sympatriques de taille similaire, le gain énergétique qu'elle tire des radiations mis à part. Cela entraîne une dépense énergétique plus élevée, rendant ce rapace plus sensible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

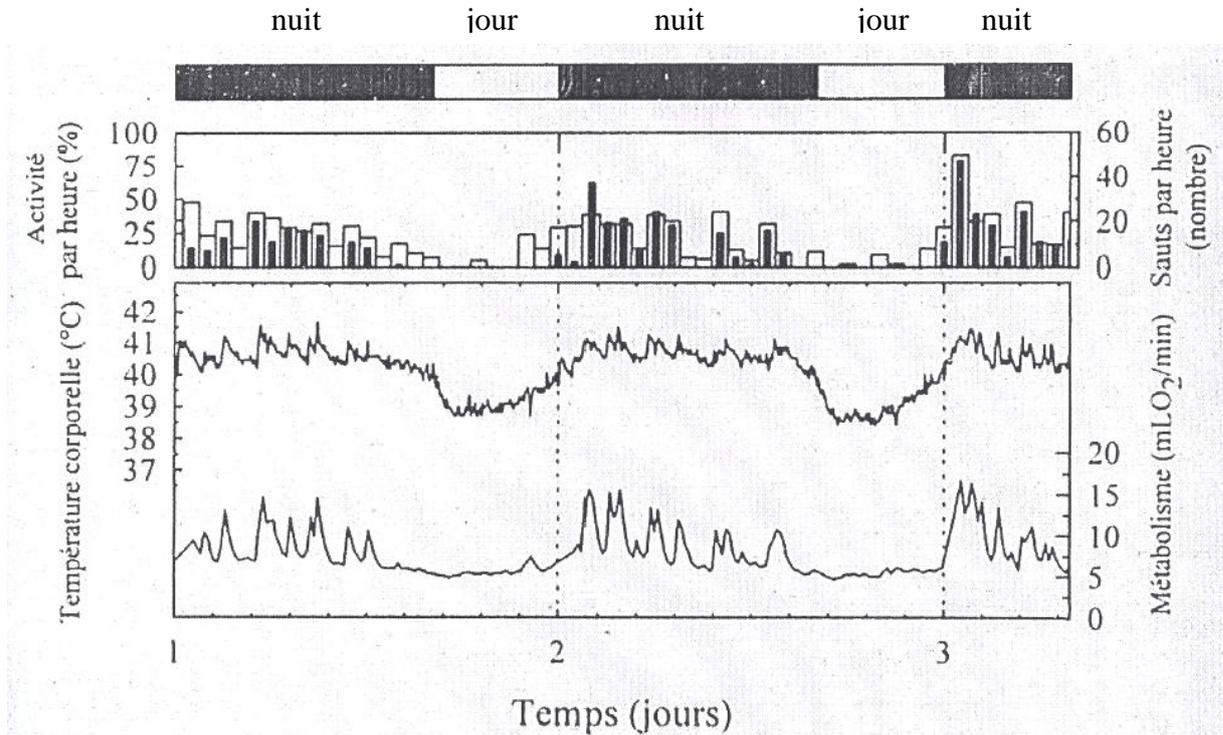


L'activité nocturne se divise en : 16h30-00h30 (cercles pleins) et 00h30-8h30 (cercles vides)

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°C à la $T_{c \text{ inf}}$. En effet, la production de chaleur associée à l'exercice musculaire participe à la thermogénèse 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 :

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

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

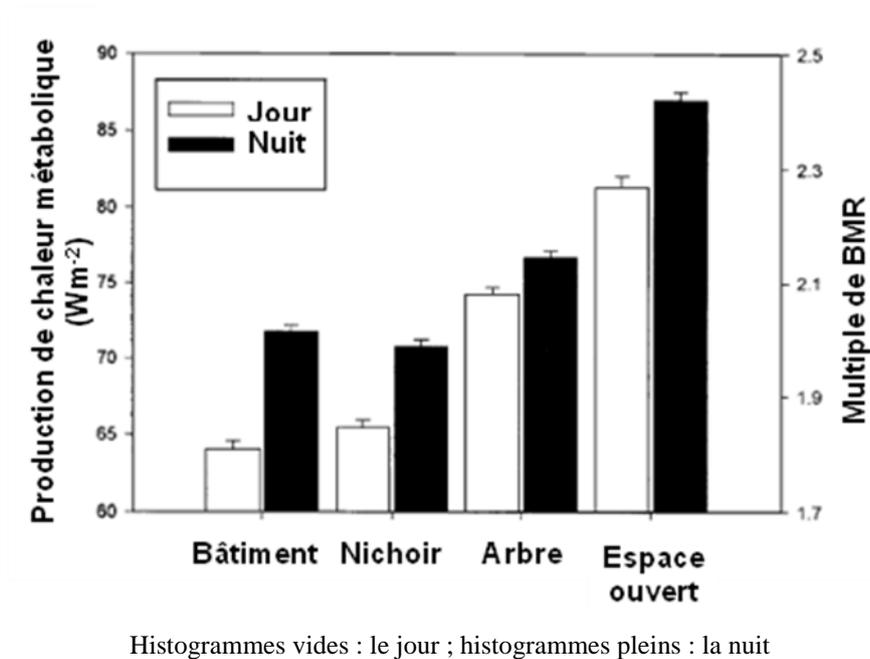
Etude menée dans le sud ouest de l'Ecosse entre 1991 et 1992

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.

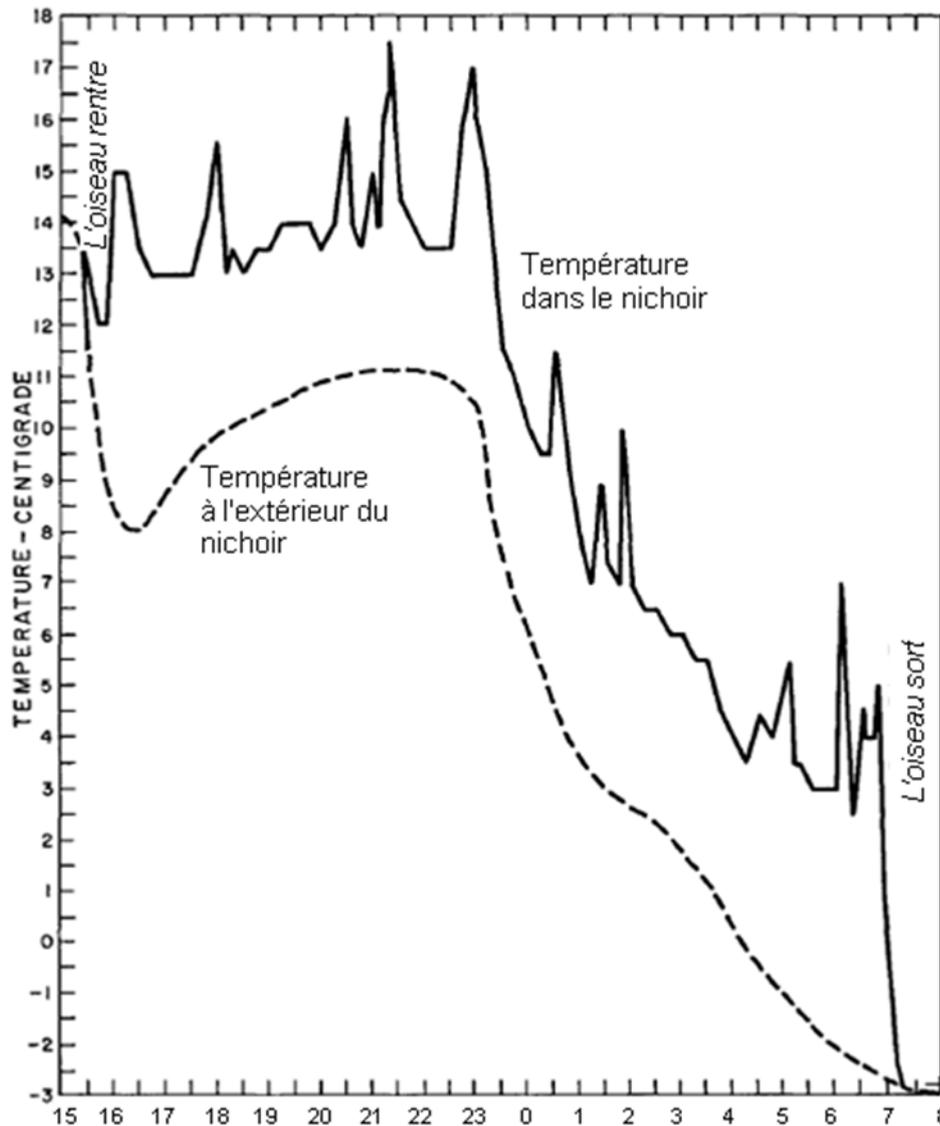
Tableau 11: comparaison de l'intérêt sur le plan énergétique que représentent quatre différents abris adoptés par la chouette effraie (*Tyto alba*) (D'après McCafferty *et al.*, 2001)

	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 ²)	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 ²		335 W/m ²	352 W/m ²
Radiations absorbées la nuit	330 W/m ²		324 W/m ²	311 W/m ²
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).

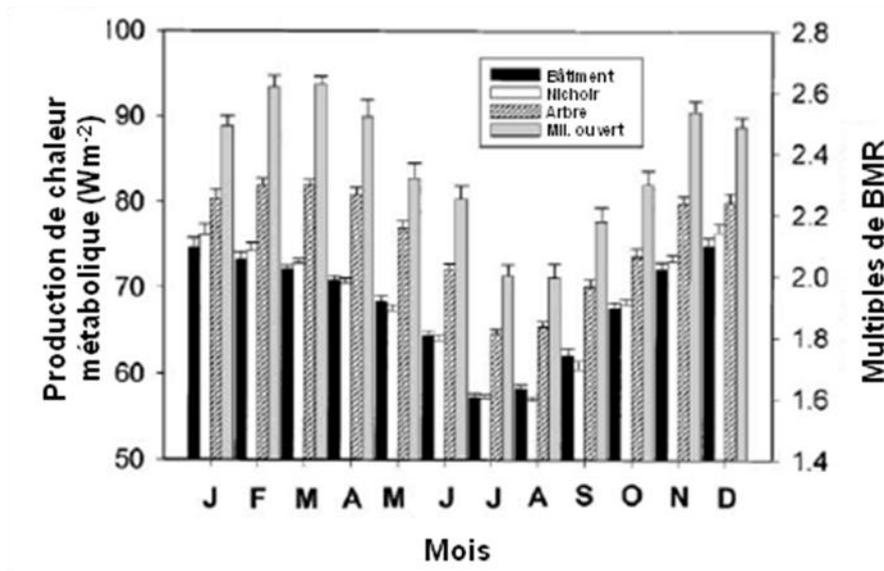
Figure 50 : variations de la température à l'intérieur et à l'extérieur du nichoir aménagé pendant une nuit d'hiver (Kendeigh, 1961)



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.