

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.

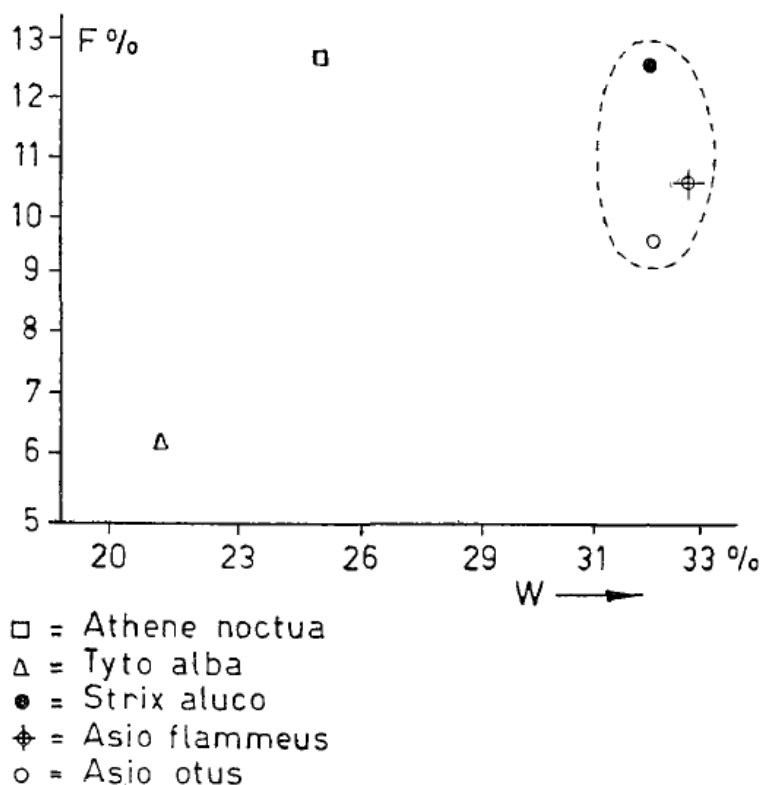
c. Les lipides

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)

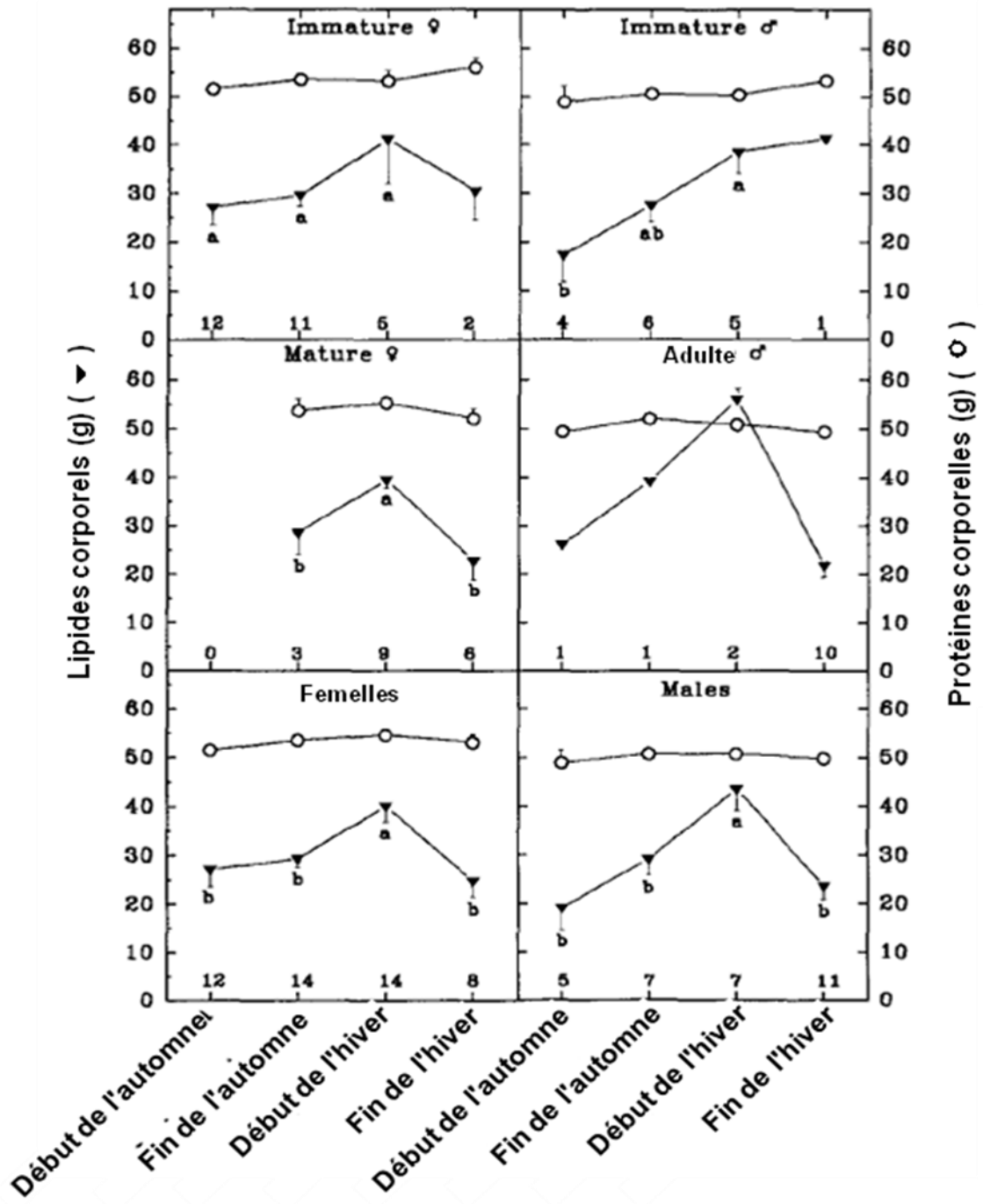
	Chouette effraie (12)	Hibou moyen-duc (9)	Chouette hulotte (8)
Masse corporelle (g)	288	277	453
Adiposité normale (%)	11,0	11,6	10,9
% de protéines	21,0	20,5	21,0

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]

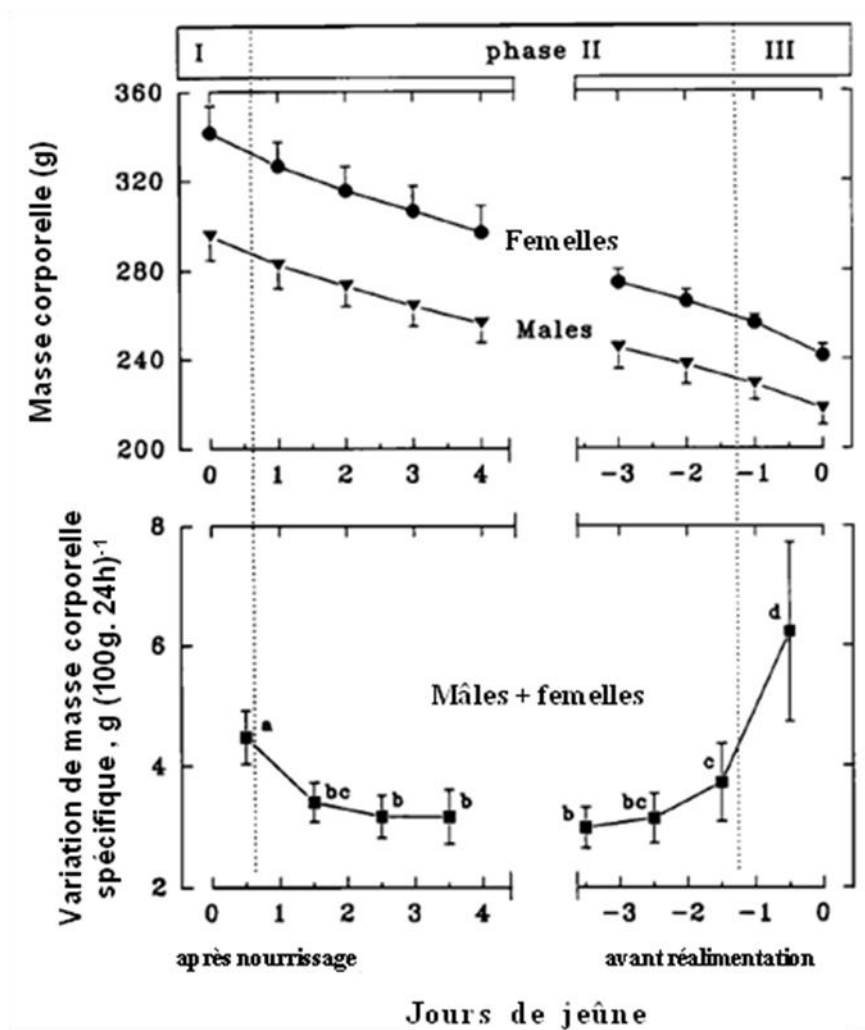
Dès que l'apport calorique alimentaire devient insuffisant par rapport à la demande énergétique, l'oiseau répond aux besoins du métabolisme en mobilisant ses réserves.

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.

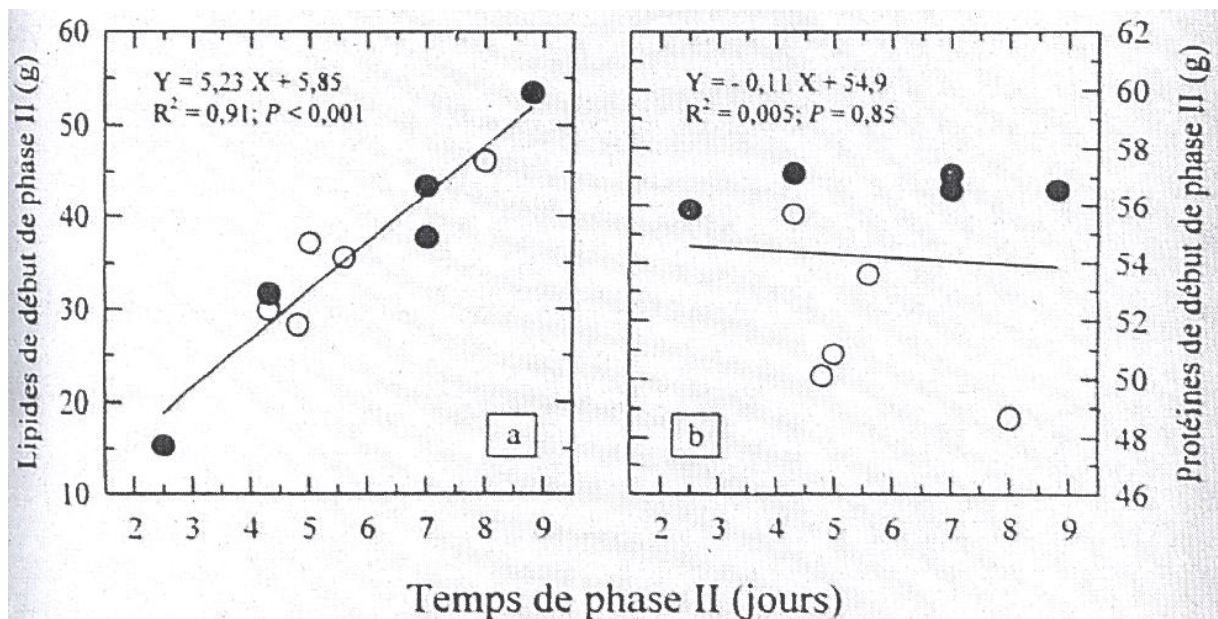
Figure 33: variation de la masse corporelle du mâle et de la femelle (graphique du haut) et de la masse spécifique pour les deux sexes confondus au cours des 3 phases du jeûne chez la chouette effraie (*Tyto alba*) (Handrich *et al.*, 1993a)



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_a 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 %

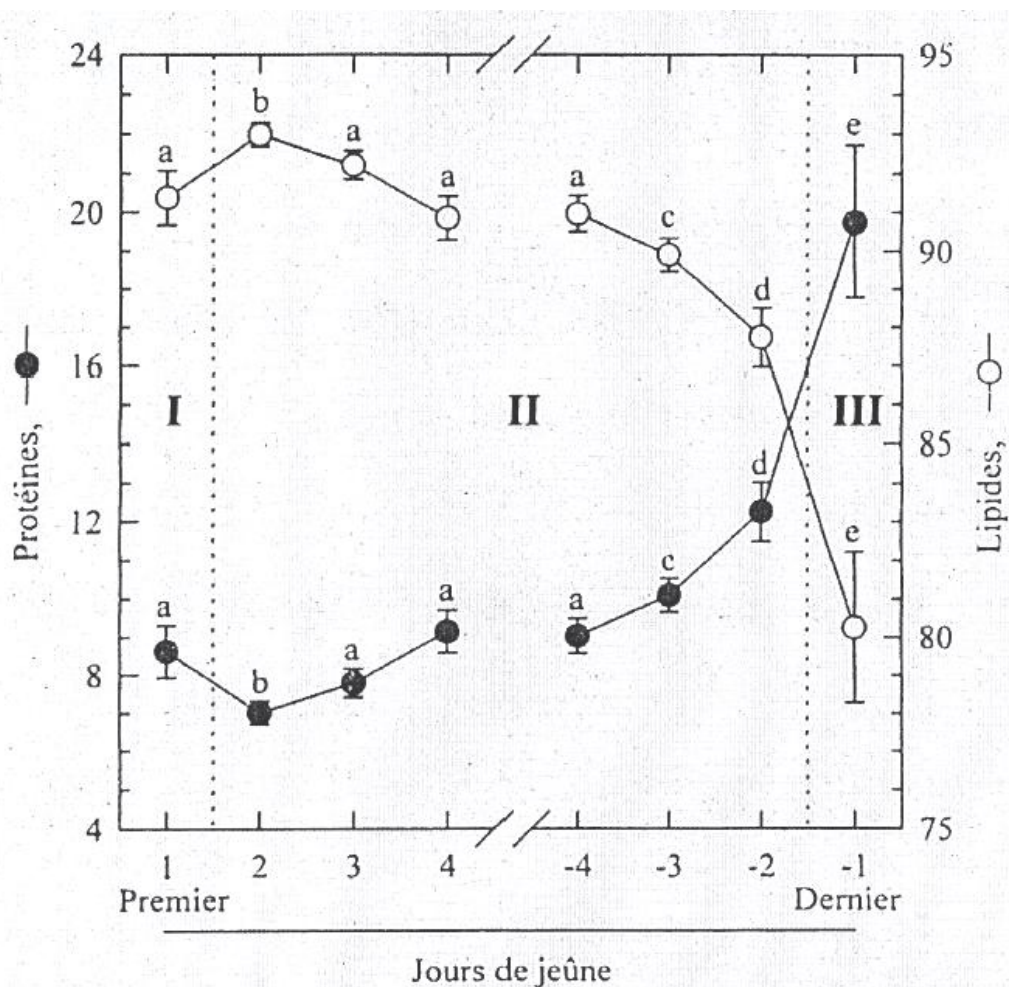
Groupe 1 : 8 chouettes effraies sacrifiées à la fin de la digestion du bol alimentaire

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)

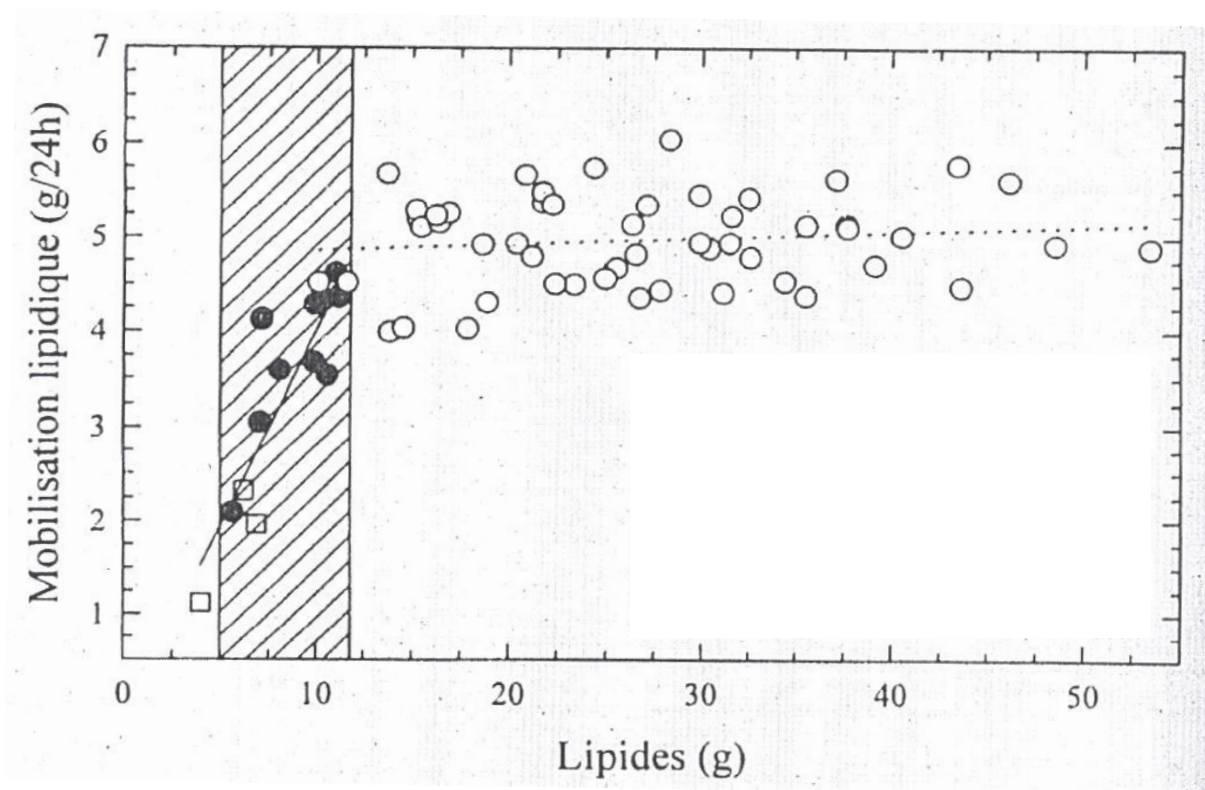


La contribution des lipides et des protéines est exprimée en pourcentages

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.

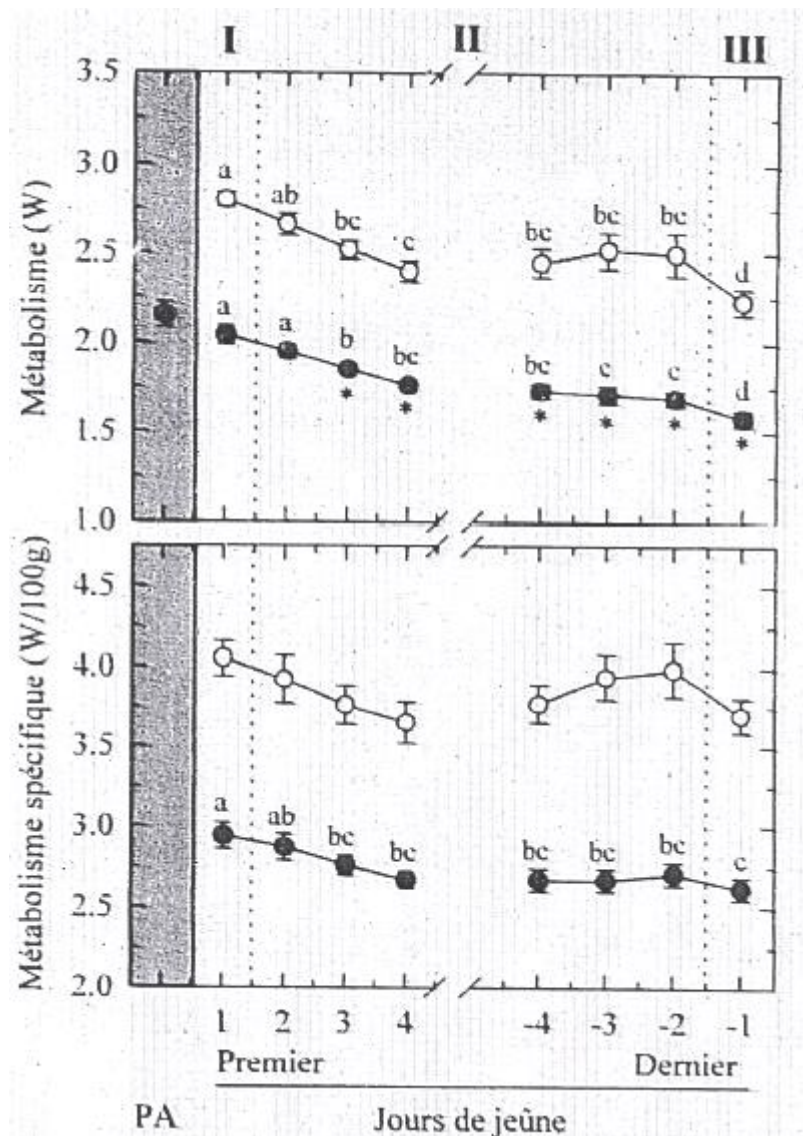
Paradoxalement, certains individus dénutris possèdent une masse protéique supérieure à celle d'animaux en bon état corporel. Cette importante masse protéique liée à un métabolisme élevé favoriserait la thermogenèse de régulation et les capacités de vol mais limiterait l'autonomie au jeûne en augmentant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

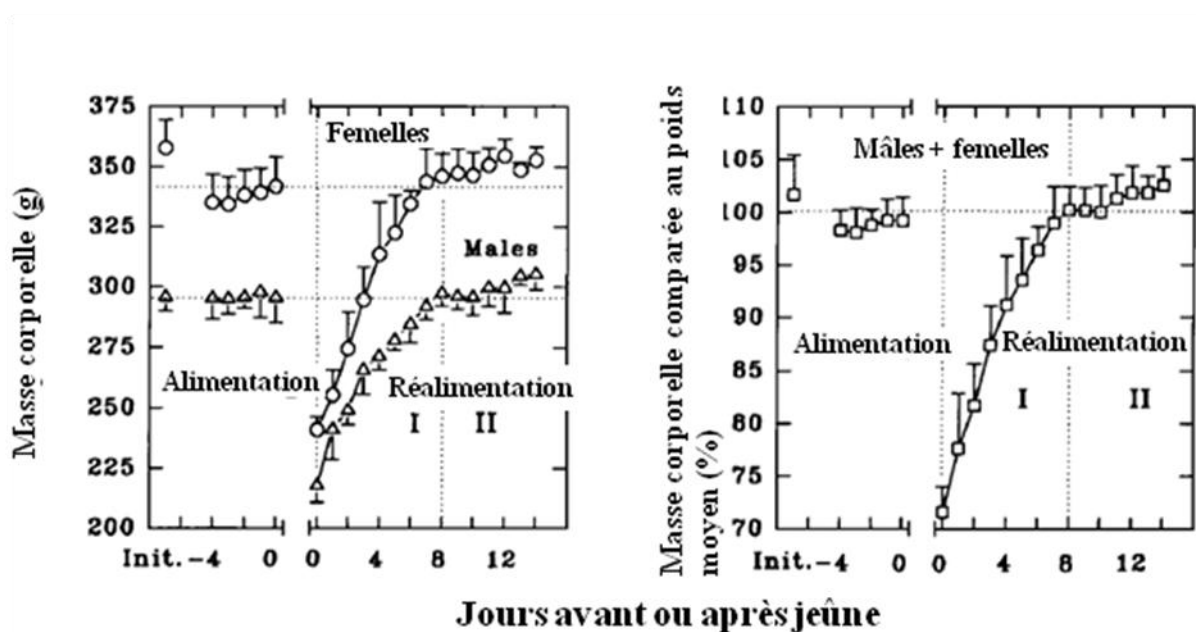
Durant l'hiver, la plupart des espèces peuvent être confrontées à une situation de déficit énergétique liée à un régime hypocalorique permanent ou à une succession de jeûnes de courte durée alternés avec des phases de réalimentation partielle. Le caractère imprévisible de ces périodes de jeûnes fait 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^{ère} figure : variations de la masse corporelle du mâle et de la femelle avant et après le jeûne

2^{ème} 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).

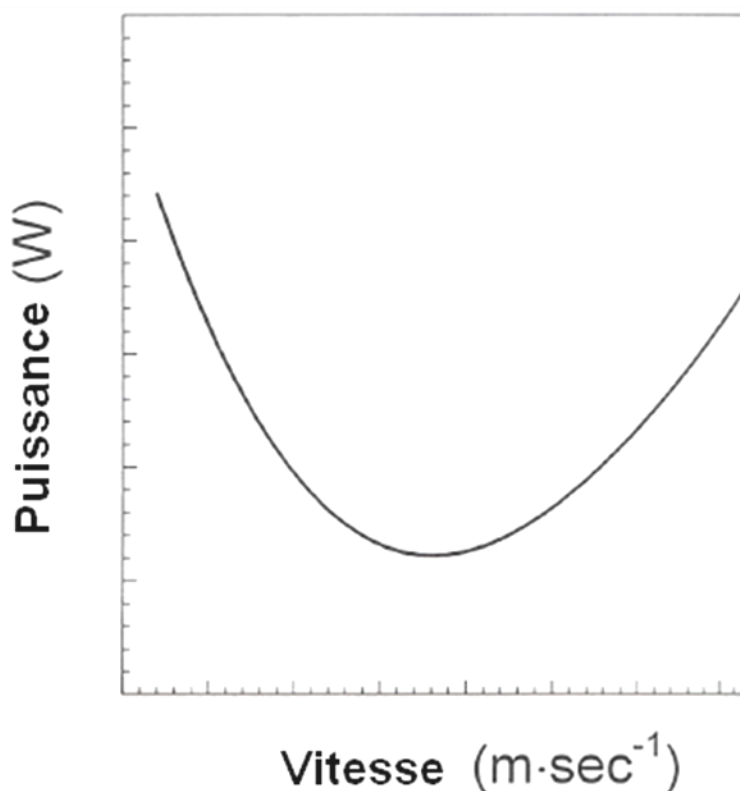
Tableau 7 : évolution des proies chassées par une chouette effraie (*Tyto alba*) au cours de l'année en Californie (d'après Evans et Emlen, 1947)

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.