

IV. Particularités de la thermorégulation de la chouette effraie

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

A. Métabolisme de la chouette effraie

1. Métabolisme de base de la chouette effraie

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

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

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

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

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

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

2. Métabolisme d'existence de la chouette effraie

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

a. Mesure

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

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

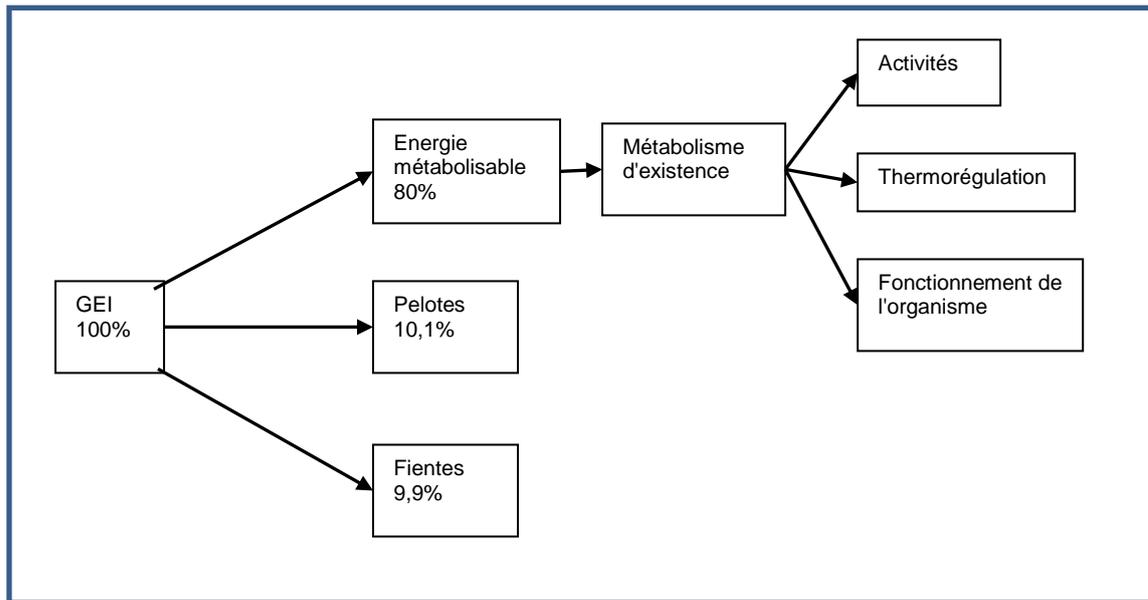
On sait que le métabolisme d'existence est obtenu en retirant du GEI l'énergie contenue dans les pelotes et dans les fientes si l'animal est nourri à volonté (voir figure 5).

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

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

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

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



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

b. Variabilité

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

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

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

ME : énergie métabolisée

c. Comparaison avec d'autres Strigiformes

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

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

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

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

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

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

3. Métabolisme de repos

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

Taylor estime le métabolisme d'existence moyen de la chouette effraie à 428 kJ/jour et le coût énergétique du vol à 69 kJ/heure. En moyenne, ce rapace vole deux heures et demie par jour d'où une dépense énergétique quotidienne de 172 kJ/jour pour le vol. Ainsi, il conclut que le RMR est de 256 kJ/jour, soit 74 W/m². En considérant qu'une proie moyenne comme un campagnol contient 123 kJ, la chouette effraie a besoin de 3 à 4 proies par jour (Taylor, 1994 dans McCafferty *et al.*, 2001).

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

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

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

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

5. Influence de la captivité sur les taux métaboliques

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

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

B. L'incubation [McCafferty, 1993]

1. Une contrainte supplémentaire pour la thermorégulation

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

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

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

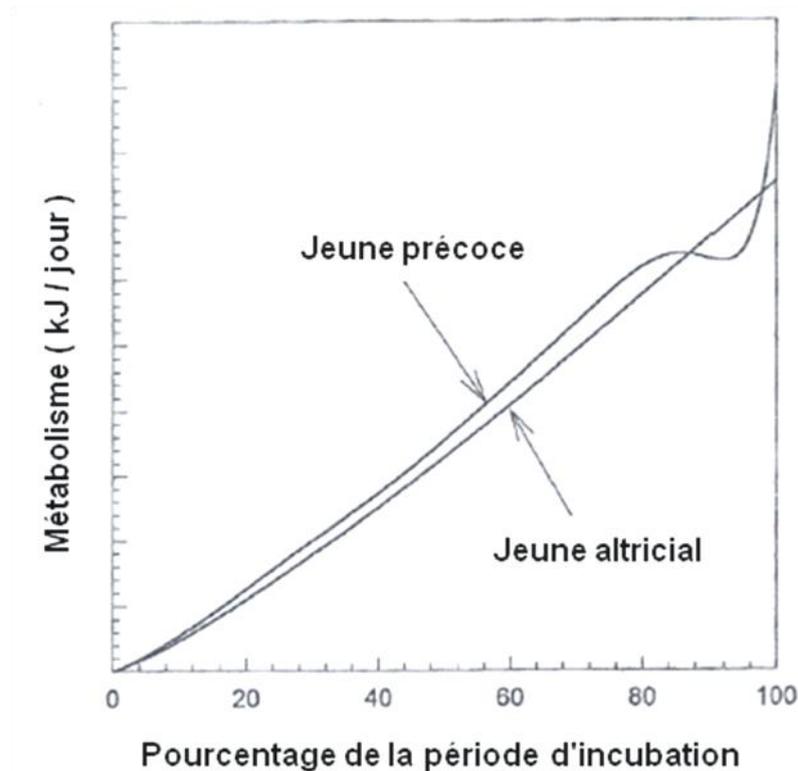
Ainsi l'incubation consiste en un transfert de chaleur de la femelle aux œufs alors même que les basses températures ambiantes l'obligent à une dépense permanente pour sa propre thermorégulation.

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

[Klein *et al.*, 2006]

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

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

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

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

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

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

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

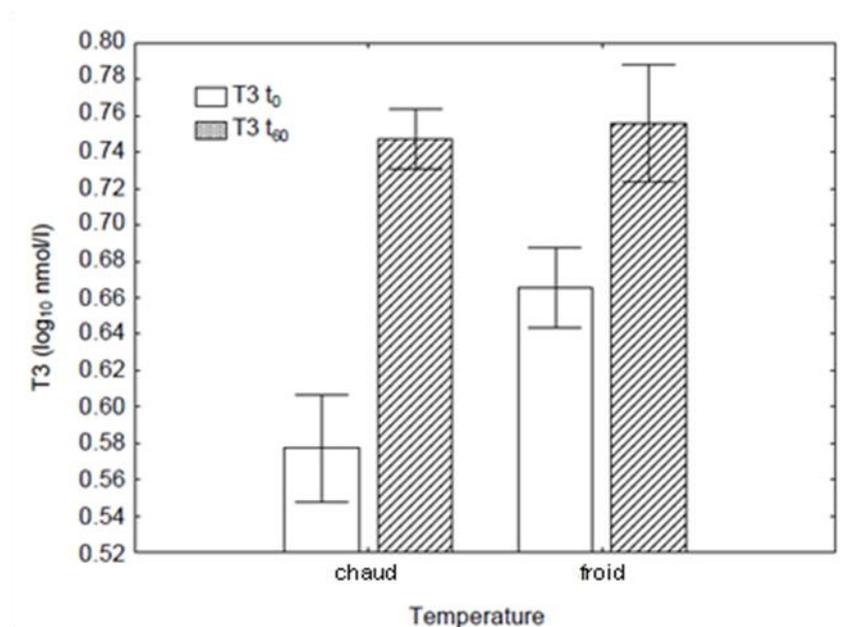
Les sujets choisis pour l'étude étaient des chouettes effraies nées dans la nature, trouvées blessées, soignées mais dont les séquelles empêchaient la remise en liberté.

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

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

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

Figure 54 : effet de la température ambiante et de l'injection de TRH sur la concentration plasmatique de T₃ chez la chouette effraie (*Tyto alba*) (Klein *et al.*, 2006)



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

Différence T₃_{t₆₀} – T₃_{t₀} entre le groupe exposé au froid et celui exposé au chaud : p = 0.022

Différence de T₃_{t₀} entre les deux groupes : p = 0.033

La concentration plasmatique de T₄ n'était pas modifiée après l'injection, ce qui semble confirmer l'hypothèse selon laquelle elle n'est sensible à la TRH que chez les embryons et les poussins en croissance.

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

La plupart des études expliquent le changement saisonnier des concentrations en hormones thyroïdiennes chez les oiseaux par des modifications de la prise alimentaire en réponse aux variations de T_a. L'étude de Klein *et al.* (2006) chez la chouette effraie ne va pas dans ce sens. En effet, lors d'exposition au froid, la concentration en T₃ est élevée sans que la prise alimentaire ne soit augmentée.

Collin *et al.* (2003 dans Klein *et al.*, 2006) concluent que l'augmentation de la concentration en T₃ chez le poulet (*Gallus gallus domesticus*) entraînerait l'activation de la thermogenèse par l'expression d'une protéine mitochondriale responsable du découplage oxydation/phosphorylation augmentant la chaleur produite. Reste à déterminer si c'est aussi le cas chez les autres oiseaux et en particulier chez la chouette effraie.

D. Mise en place de la thermorégulation chez le poussin

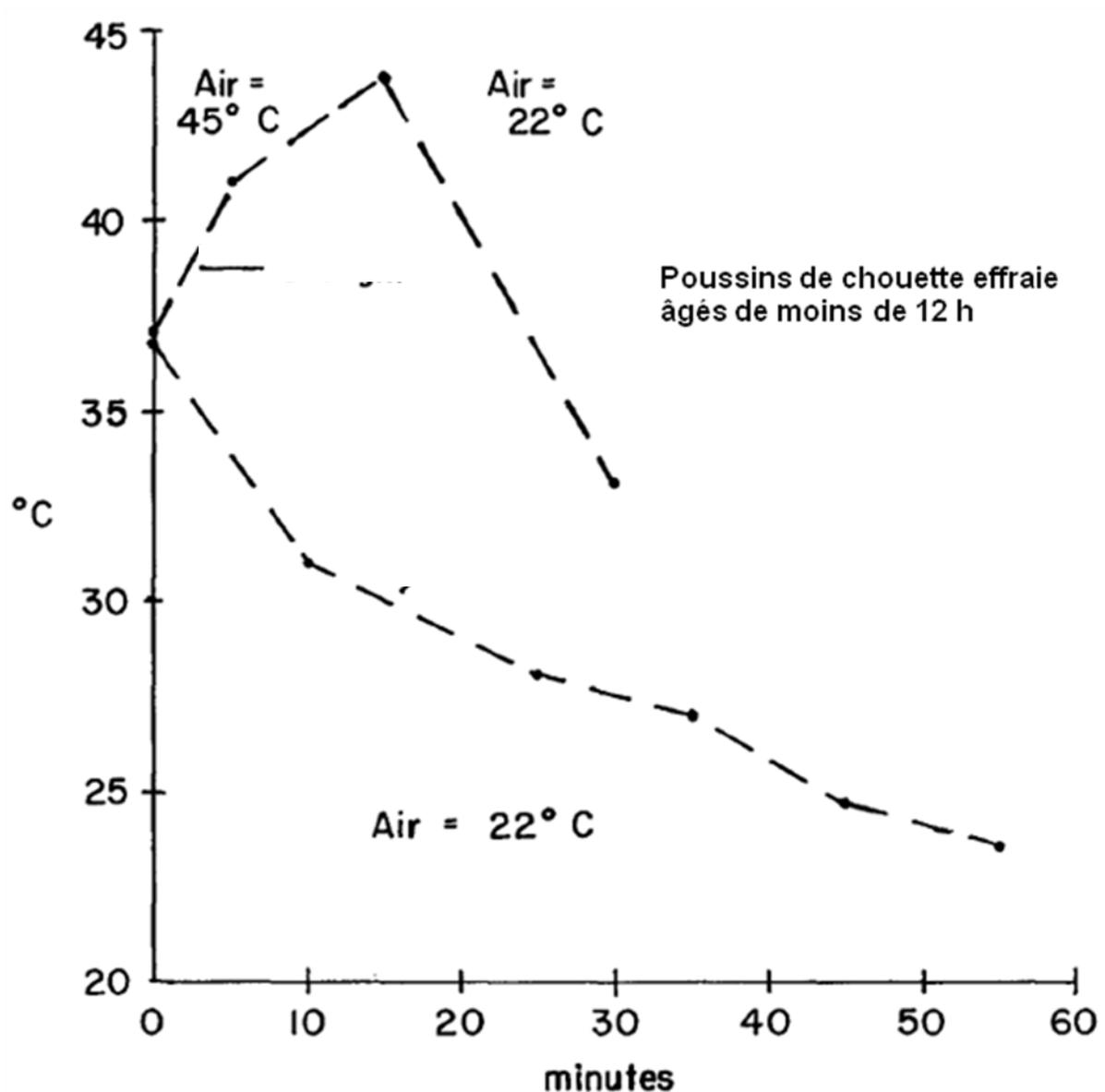
La chouette effraie est une espèce altriciale. Ses poussins ne sont pas capables d'assurer leur propre thermorégulation à l'éclosion. Ils sont donc particulièrement sensibles aux variations de température.

1. Etude du poussin

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

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

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



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

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

2. Etude de la nichée [Durant, 2002]

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

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

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

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

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

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

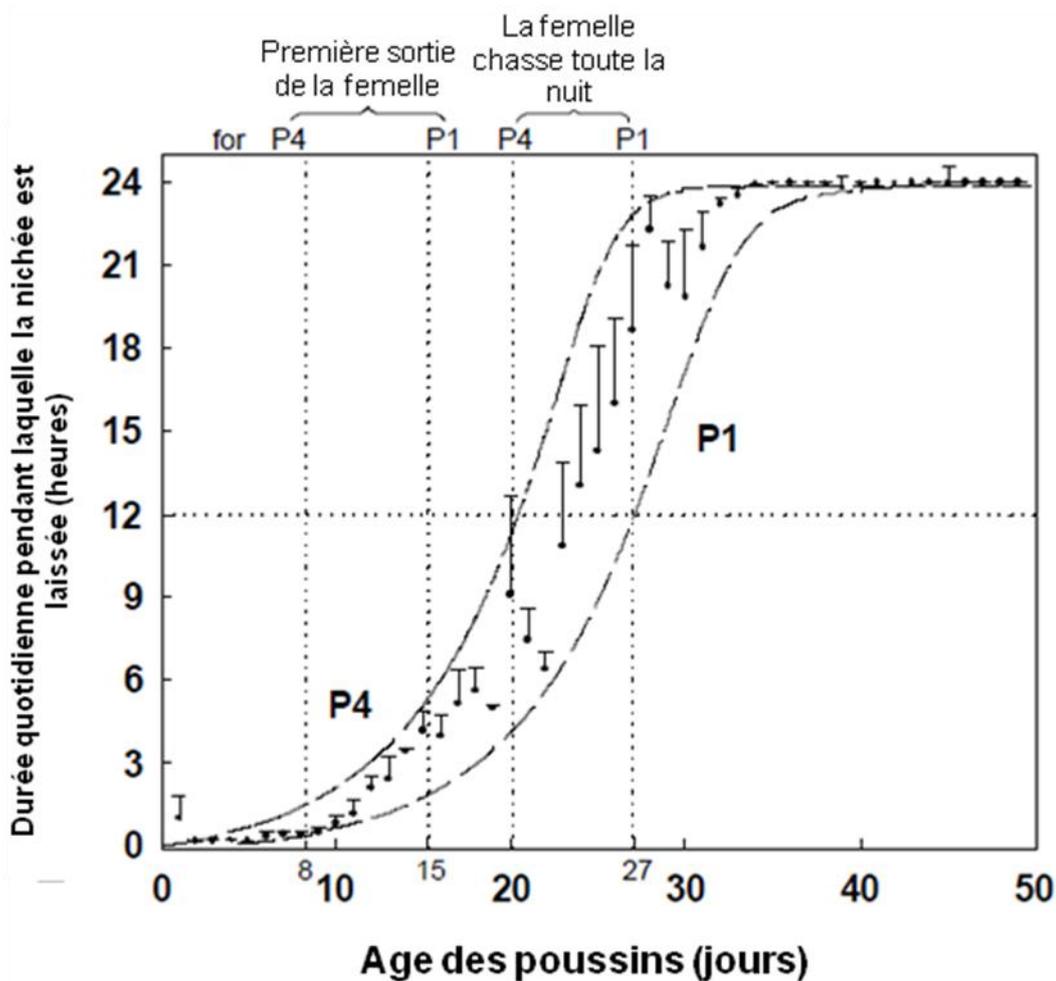
Comportement n°5 : le poussin halète, bec ouvert et langue tirée. La T_a est bien supérieure à la limite haute de sa zone de confort thermique.

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

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

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

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

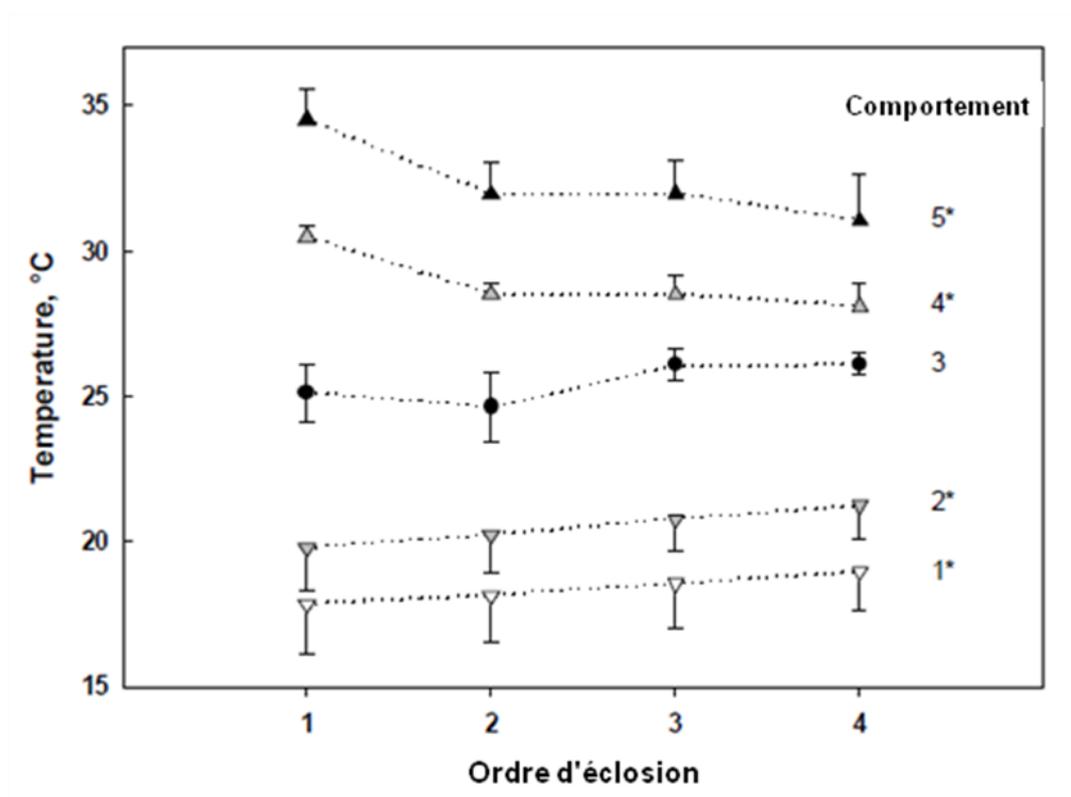


Courbe du dessus : dernier éclos ; courbe du dessous : premier éclos

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

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

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



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

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