

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

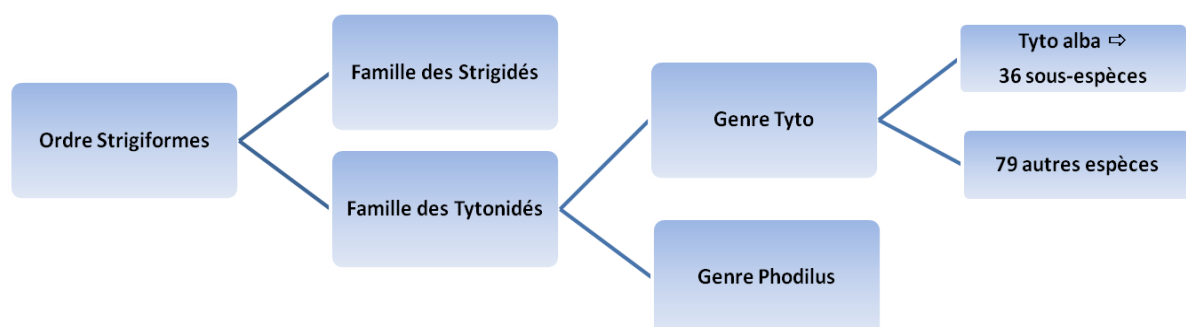
La chouette effraie partage des caractéristiques communes avec l'ensemble des rapaces mais elle se distingue nettement des autres espèces par sa reproduction, son régime alimentaire et sa mortalité.

A. Les chouettes effraies dans le monde

1. Classification phylogénétique [Vallée, 1999]

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

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



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

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

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

Photographie 1 : *Tyto alba guttata*



(Vallée, 1999)

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

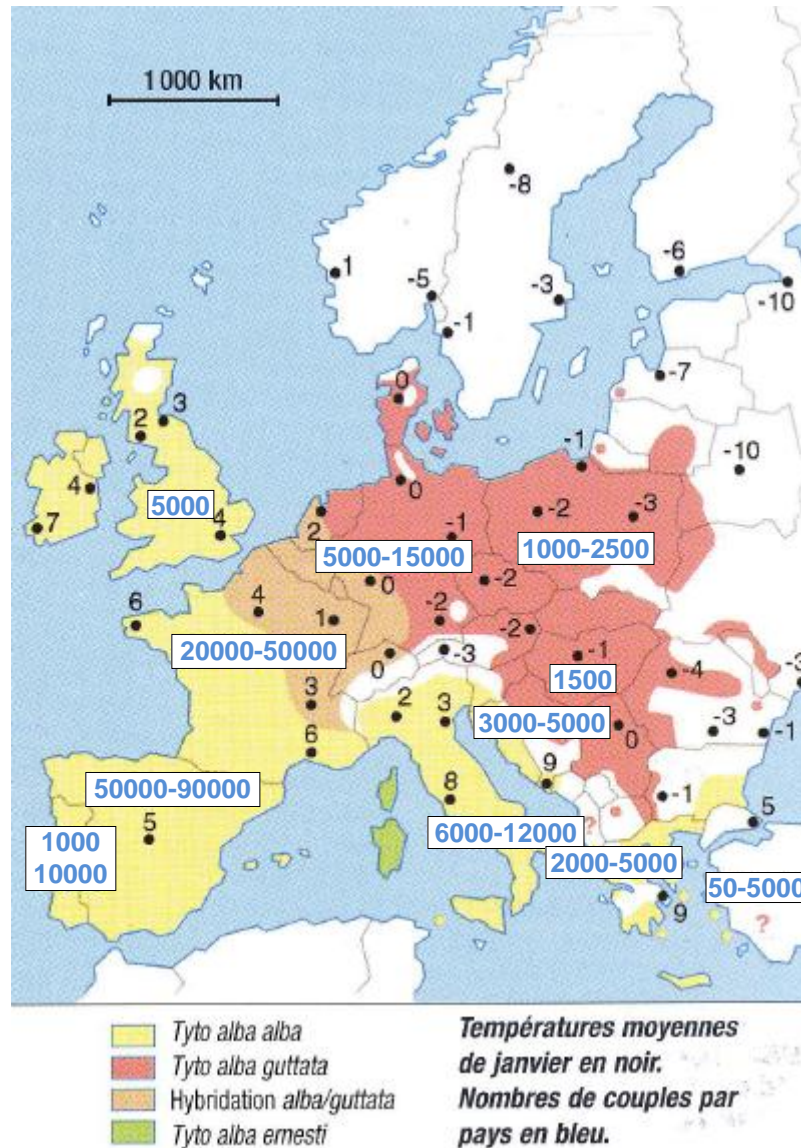
Photographie 2 : *Tyto alba alba* (Vallée, 1999)



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

pas dans le choix du partenaire sexuel ce qui explique la grande variabilité des colorations observées (figure 12).

Figure 12 : répartition des sous-espèces de *Tyto alba* en Europe (Vallée, 1999)



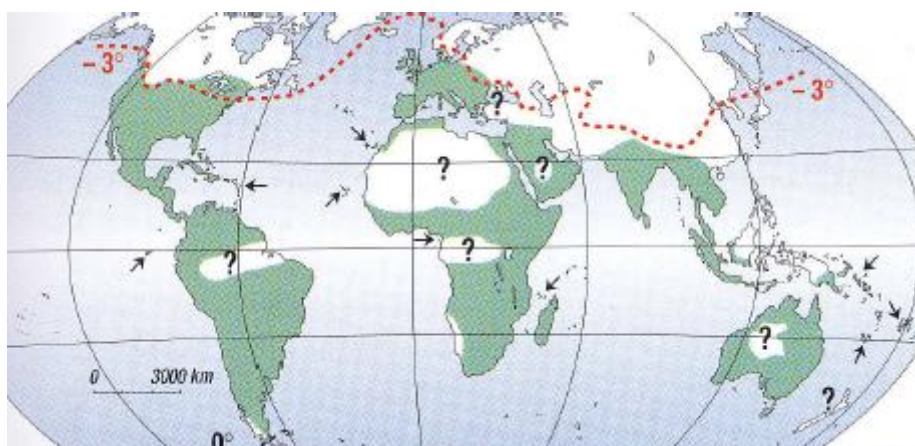
Le poids vif normal des mâles européens varie de 290 à 340 g ; celui des femelles de 310 à 370 g. Ce poids, relativement faible en regard de la taille de la chouette effraie, est dû au volume considérable du plumage qui représente environ 80 % du volume total de l'oiseau. Les ailes de la femelle mesurent de 260 à 295 mm de longueur contre 265-290 mm chez le mâle ; la queue varie de 110 à 125 mm de longueur et les tarses de 55 à 62 mm. *Tyto alba alba* mesure de 33 à 39 cm de long et 91 à 95 cm d'envergure.

Tyto alba pratincola trouvée en Amérique du nord est la quatrième et dernière sous-espèce de chouette effraie à séjourner sur un continent dans l'hémisphère nord. Elle est beaucoup plus lourde (le mâle pèse en moyenne 470 g contre 570 g pour la femelle) et présente une envergure supérieure de 12 % à celle des sous-espèces européennes.

2. Répartition mondiale [Vallée, 1999]

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

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



B. Ecophysiologie de la chouette effraie

1. Alimentation

a. Technique de chasse [Vallée, 1999]

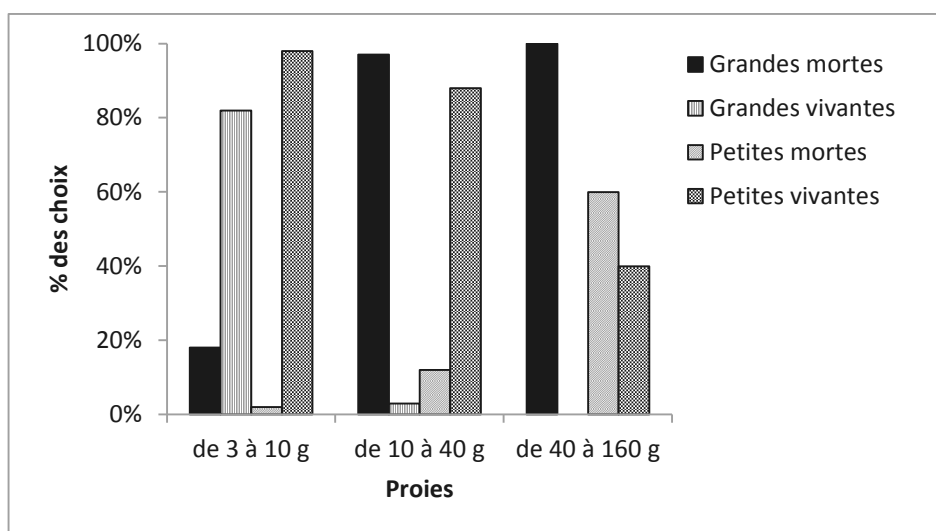
Le terme de « charge alaire » désigne le rapport entre la masse corporelle de l'oiseau et la surface de ses ailes. Plus la charge alaire est faible et plus l'oiseau peut voler lentement. Parmi les chasseurs de milieu ouvert, la chouette effraie est celui dont la charge alaire est la plus faible ($0,25\text{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

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

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

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

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



b. Régime alimentaire

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

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

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

c. Digestion

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

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

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

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

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

d. Consommation quotidienne

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

2. Les abris

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

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

3. Une reproduction particulièrement efficace

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

a. Une prolificité exceptionnelle

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

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

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

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

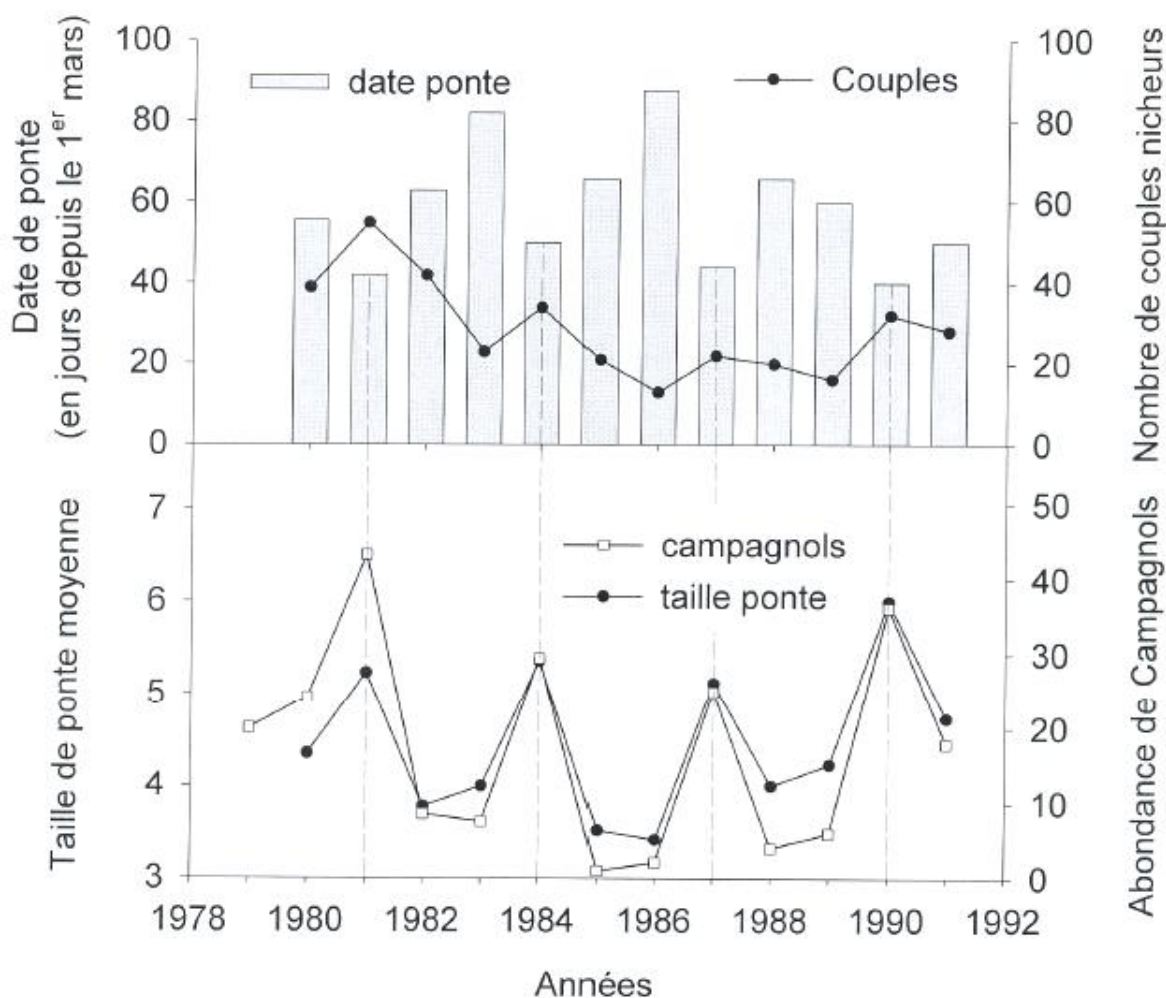
b. « Décision » de ponte [Durant, 2000]

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

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

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

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



Etude menée en Ecosse

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

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

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

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

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

c. Formation des œufs [Durant, 2000]

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

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

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

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

d. Déroulement de la ponte [Durant, 2000]

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

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

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

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

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

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

e. Nourrissage des poussins

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

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

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

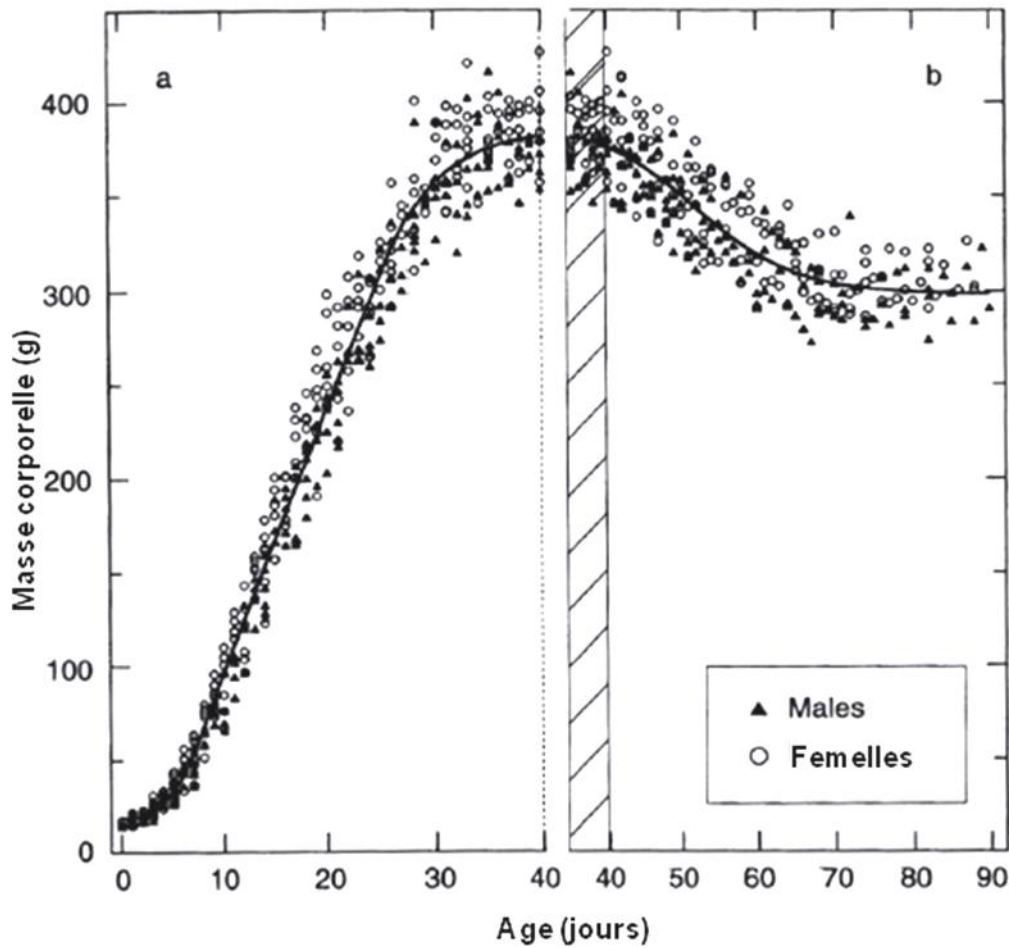
f. Croissance des poussins [Durant, 2000]

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

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

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

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



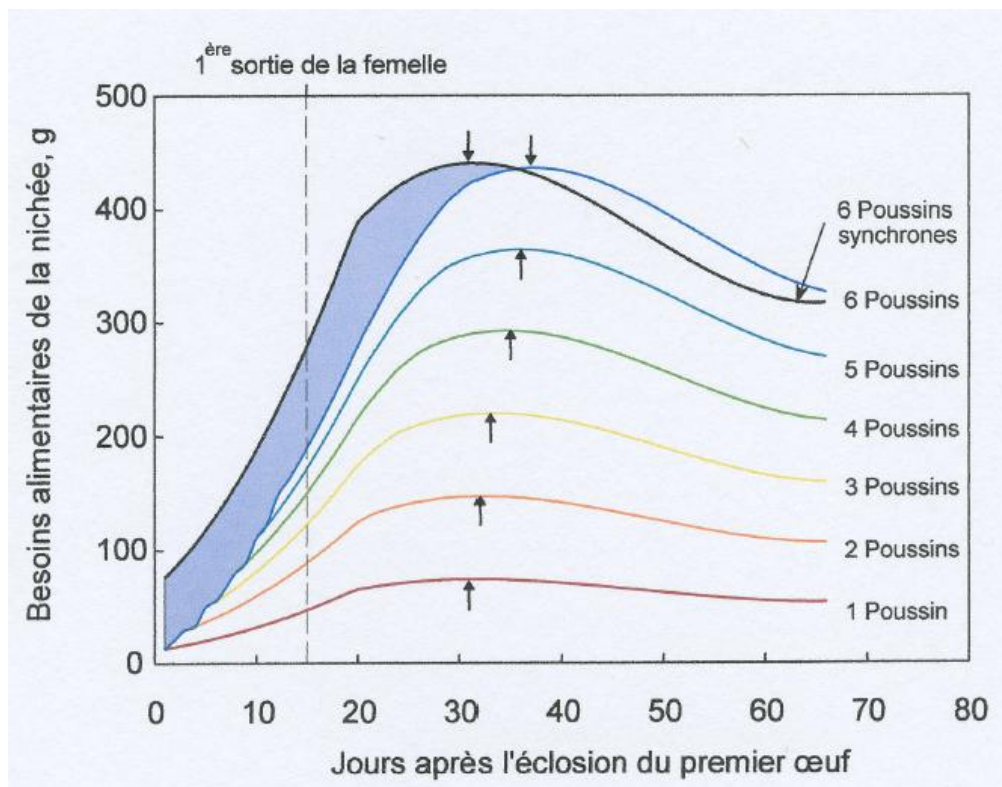
Triangles = mâles ; cercles = femelles ; la zone hachurée en b reprend une partie déjà représentée en a

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

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

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

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



Les flèches désignent les pics de besoins alimentaires.

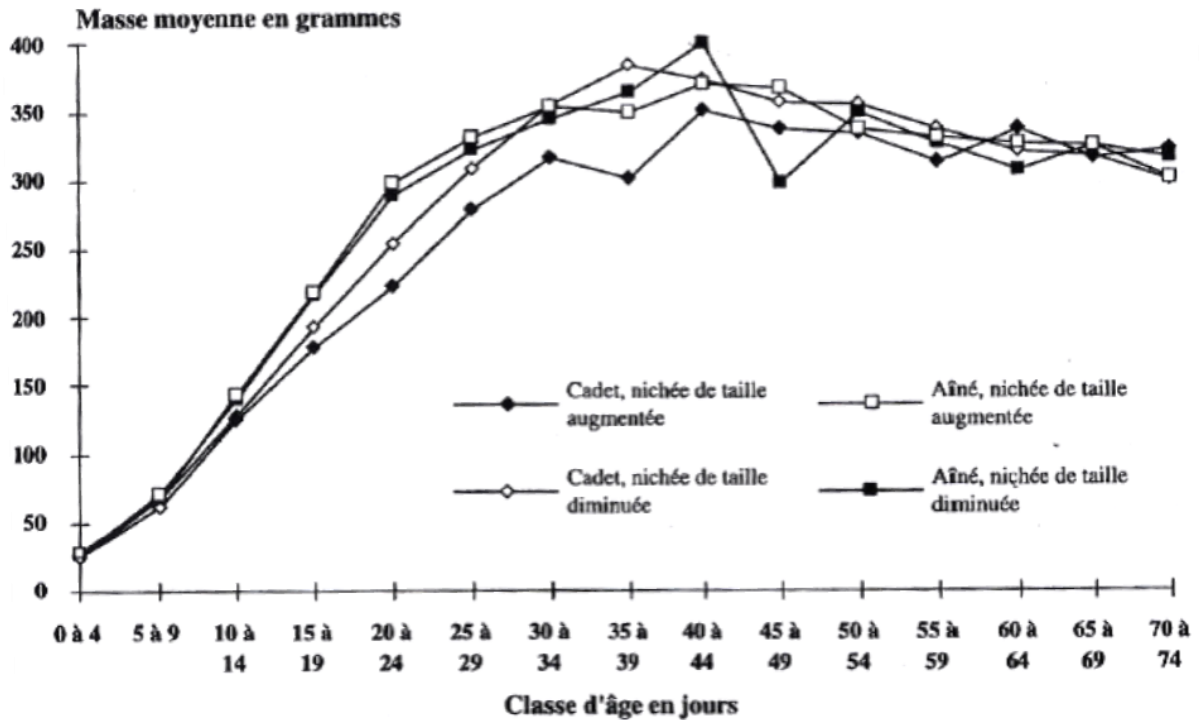
Chaque courbe de couleur correspond à une nichée asynchrone dont le nombre de poussins est inscrit à droite. La courbe noire correspond aux besoins qu'aurait une nichée synchrones de 6 poussins.

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

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

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

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

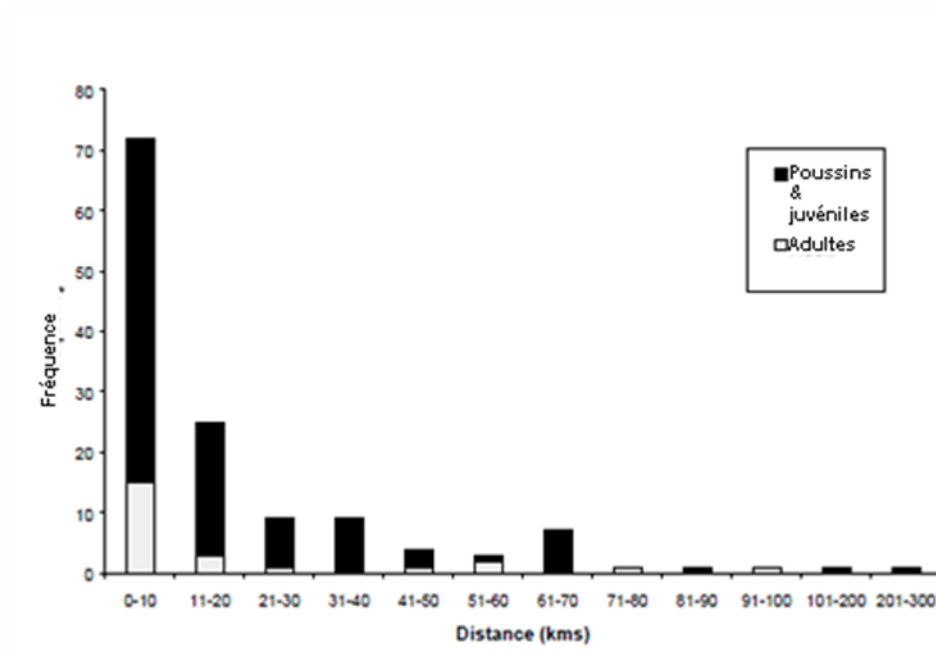


Ainsi, ce surcroît de masse corporelle apparaît non indispensable mais il représente un effort de recherche de proies supplémentaire considérable pour les parents.

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

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

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



Barres verticales vides = adultes ; barres verticales pleines = jeunes

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

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

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

g. Effort et investissement parentaux [Durant, 2000]

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

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

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

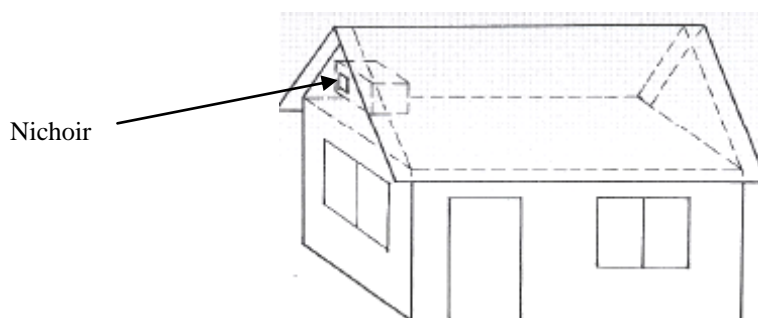
La chouette effraie est capable de mener à bien l'élevage de grandes nichées en dépit du coût énergétique important que cela entraîne. Mais elle n'engage pas sa condition vitale. Toutes les caractéristiques de sa reproduction sont très variables et très dépendantes de l'environnement. Sa très grande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

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

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

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

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



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

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

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

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

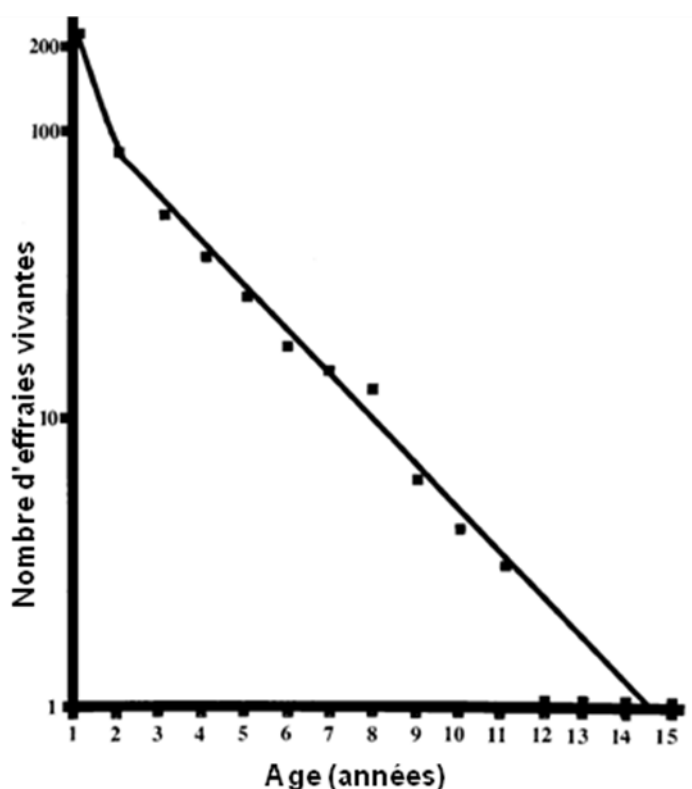
2. Une mortalité hivernale très élevée

a. Etude de la mortalité

Une faible espérance de vie

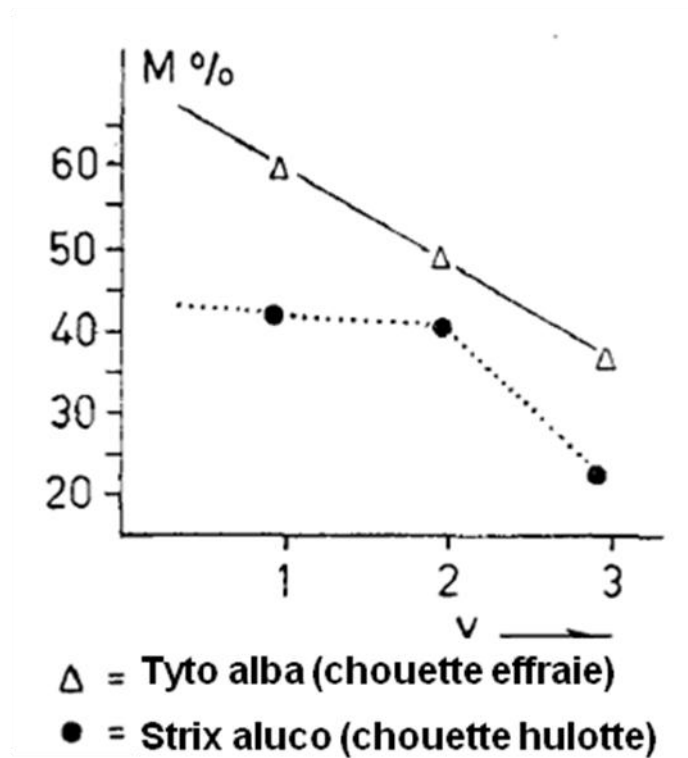
L'espérance de vie de la chouette effraie est estimée à 2 ans. Sa mortalité, très importante, atteint son paroxysme au cours de la première année de vie (figure 22). La survie annuelle des jeunes adultes (âgés de moins d'un an) est en moyenne de 17 % contre 72 % pour les adultes (Altwegg *et al.*, 2003).

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



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

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



Causes de mortalité [Massemin, 1997]

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

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

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

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

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

*** : maladie, prédation

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

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

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

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

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

⁽¹⁾ : Athanaze 1992, ⁽²⁾ : Joveniaux 1986, ⁽³⁾ : Bourquin 1983.

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

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

D. Mortalité hivernale

1. Un sombre constat

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

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

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

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

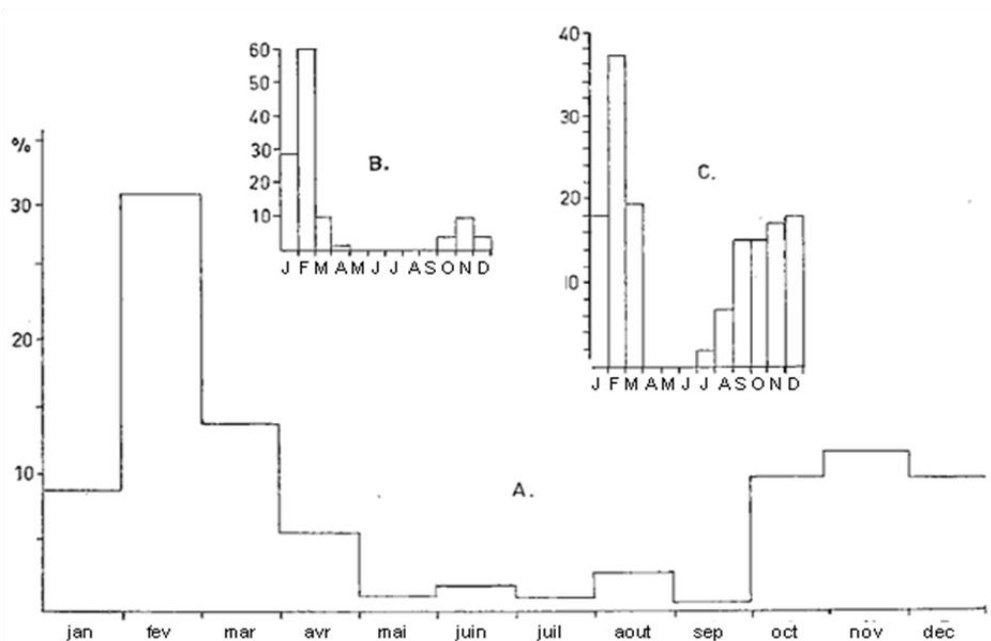


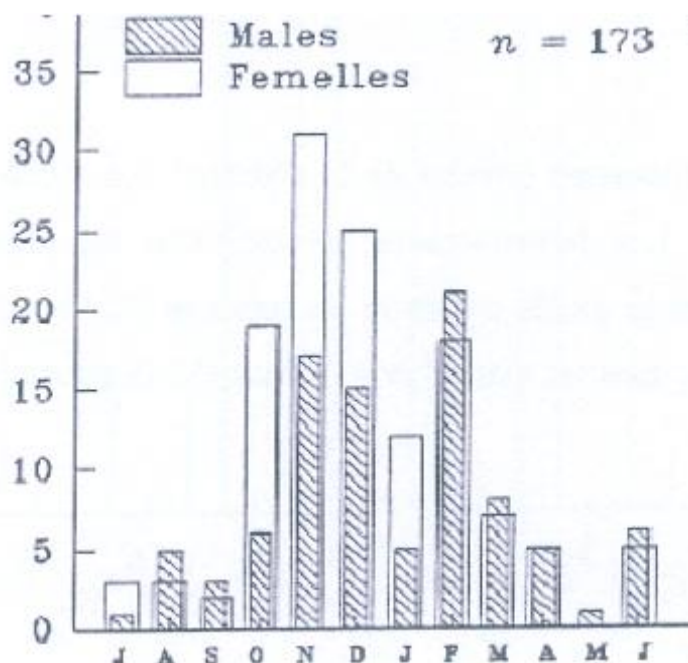
Figure A : étude menée par Honer sur 810 chouettes effraie retrouvées mortes aux Pays-Bas ; exprimé en % sur l'année

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

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

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

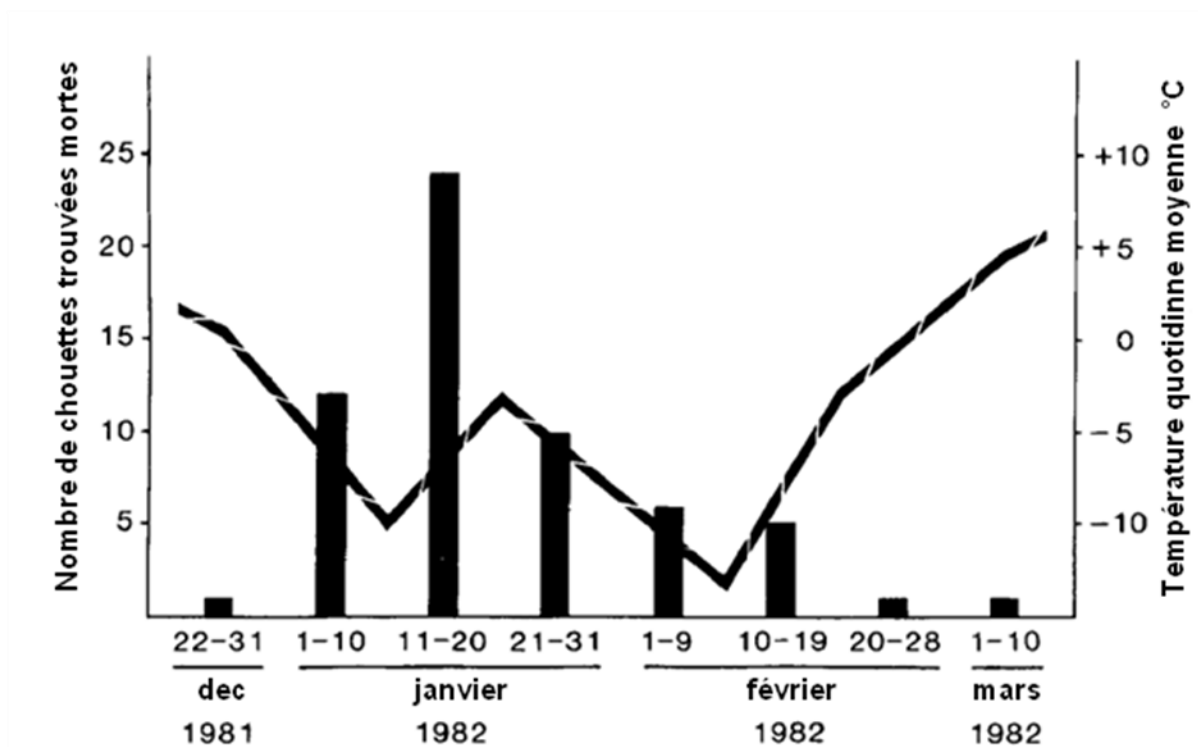
Figure 25 : répartition mensuelle des chouettes effraies retrouvées mortes dans la Marne en 1997 (Massemin, 1997)



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

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

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



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

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

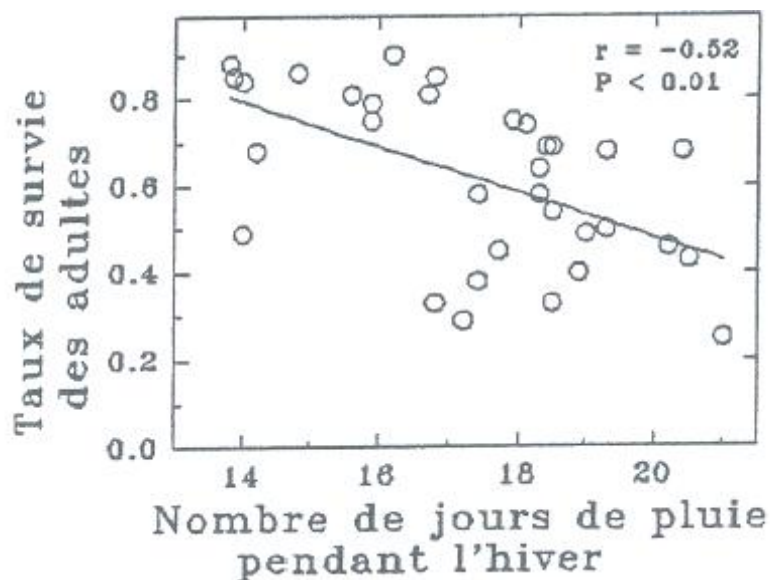
De nombreux scientifiques ont ainsi constaté la très forte mortalité hivernale de la chouette effraie. C'est, parmi d'autres rapaces nocturnes comme le hibou moyen-duc et la chouette hulotte, l'espèce que l'on retrouve le plus fréquemment morte de dénutrition ou de froid, l'hiver, lors de conditions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

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

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

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

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

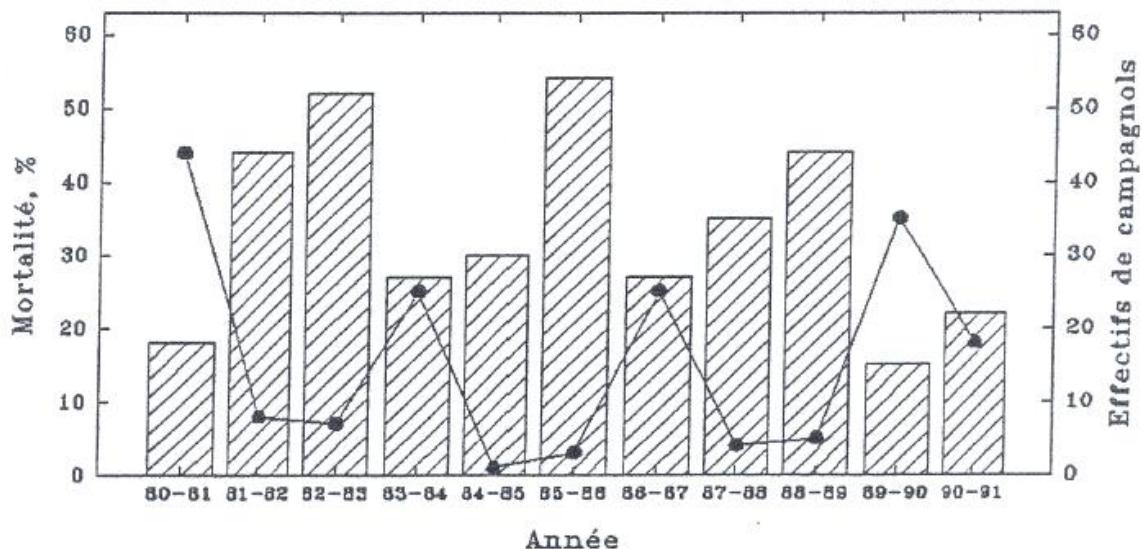


La chouette effraie est exposée à des périodes de jeûnes hivernaux dans des conditions thermiques désavantageuses qui sont responsables de la forte mortalité hivernale de l'espèce. Ainsi, l'intérêt porté à l'étude de la thermorégulation dans cette espèce est le résultat de la découverte de nombreux cadavres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

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

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

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



Courbe : mortalité ; histogrammes : abondance de campagnols

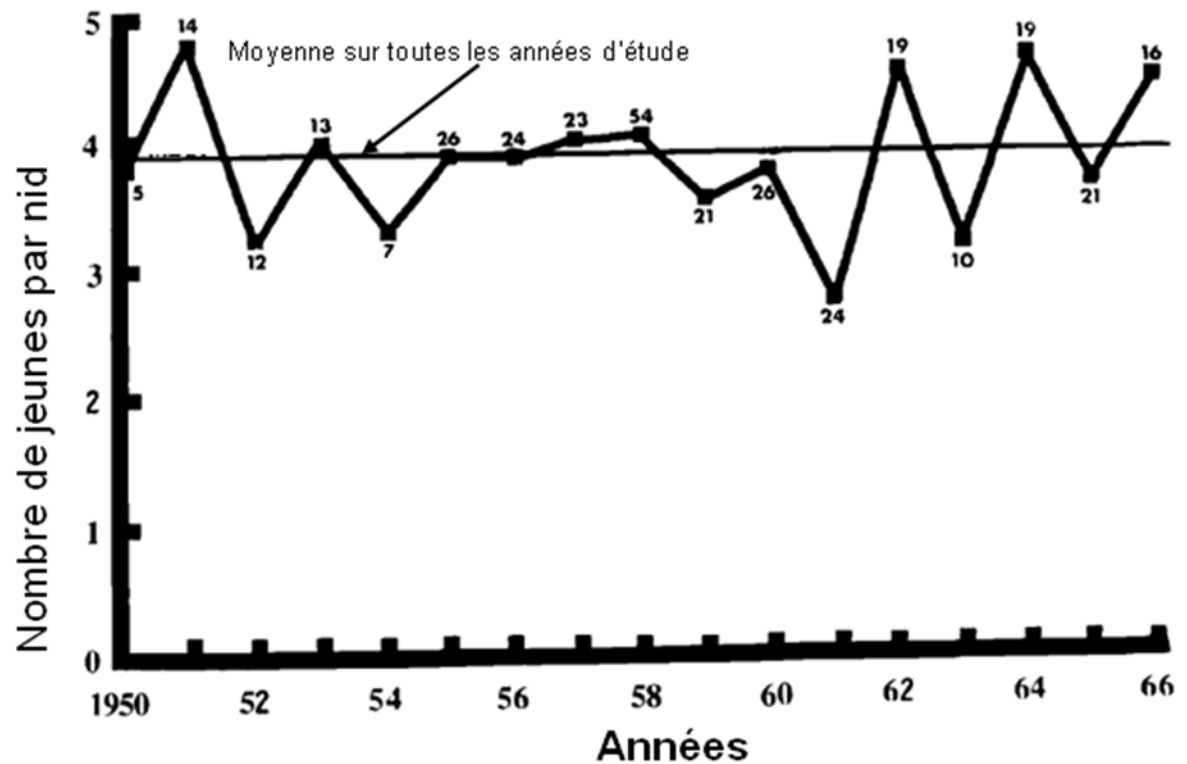
L'effectif de campagnols est exprimé en indice d'abondance estimé par piégeage chaque mois

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

3. Conséquences de la mortalité hivernale

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

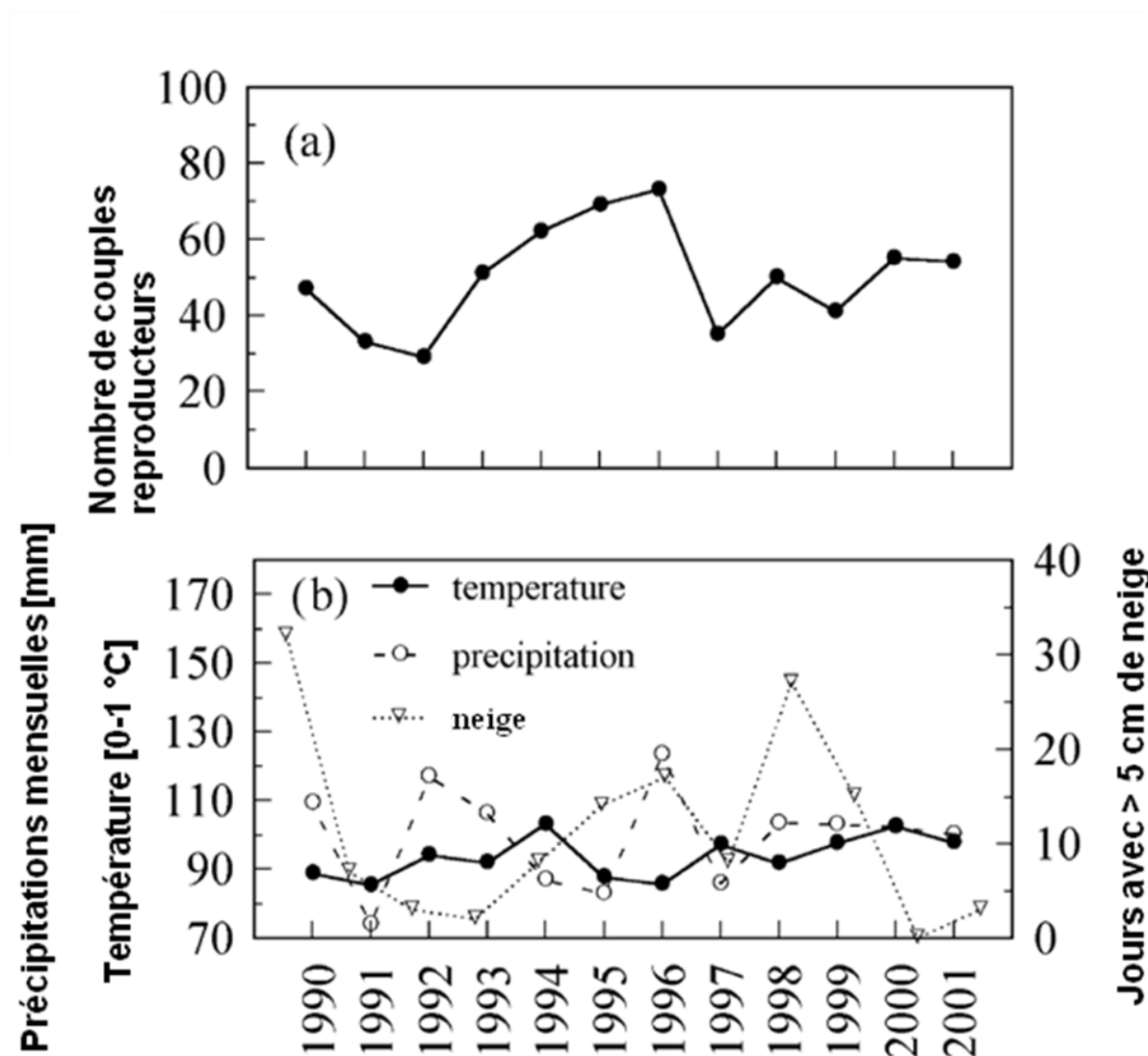
Figure 29 : variations du nombre moyen de jeunes effraies (*Tyto alba*) par nichée de 1950 à 1966 (Henny, 1969)



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

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

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



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

Etude menée dans l'ouest de la Suisse

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

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

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

MCours.com