



Alexandre Roulin

L'effraie des clochers

Description • Comportement • Vie sociale



Alexandre Roulin
Université de Lausanne, Suisse

L'effraie des clochers

Description • Comportement • Vie sociale

Illustrations de Laurent Willenegger



Traduit de l'anglais par
Céline Plancherel



Édition originale :

Titre original : *Barn owls, evolution and ecology*
© Cambridge University Press, Grande-Bretagne, 2020

Édition française :

© Delachaux et Niestlé, Paris, 2021
Dépôt légal : septembre 2021
ISBN : 978-2-603-02731-8
Impression : Imprimerie Pollina, France

Édition et mise en pages : Bruno Porlier, Christophe Porlier
Relecture : Dominique Maurel-Mojal
Index : Nord Compo, Villeneuve-d'Ascq
Responsable éditoriale : Sophie Postollec
Couverture : Nord Compo, Villeneuve d'Ascq

Tous droits réservés pour tous pays. Cet ouvrage ne peut être reproduit, même partiellement et sous quelque forme que ce soit (photocopie, décalque, microfilm, duplicateur ou tout autre procédé analogique ou numérique), sans une autorisation écrite de l'éditeur.

LE LABEL YLIGA

C'est une initiative portée par plusieurs maisons d'édition, qui souhaitent faire de ce label une marque de fabrique et de traçabilité d'ouvrages édités de façon la plus respectueuse possible de l'environnement.

On ne peut pas vous promettre le « zéro déchet » ou le « zéro pollution » mais on vous propose des ouvrages plus éco-responsables. Une nouvelle manière de lire le monde grâce à nous tous, éditeurs, auteurs, imprimeurs, distributeurs, libraires, lecteurs.

- ◆ Des livres qui traitent d'environnement, de bien-être, de « bien-manger », de conscience écologique, sociale et politique, des livres pour les adultes et pour les enfants, des livres qui donnent du sens en plaçant notre planète au cœur de notre quotidien, de notre réflexion.
- ◆ **Moins de papier** : des formats d'ouvrage choisis pour leur très faible gâche de matière.
- ◆ **Un papier certifié** aux normes environnementales FSC et PEFC (des écolabels garantissant une gestion durable des forêts).
- ◆ **Moins de produits chimiques** : utilisation d'encre végétales, absence de vernis et de pelliculage issu de la pétrochimie.

- ◆ **Pas de couverture cartonnée ni de film plastique** protégeant les ouvrages.
- ◆ **Impression simultanée** des couvertures d'ouvrages de même format.
- ◆ **Impression en France** à moins de 500 km de nos entrepôts. Pas d'impression en Asie, pas de transport aérien.
- ◆ **Des process repensés** : suppression des tirages papier pour contrôler les étapes de fabrication avec le photogreveur et l'imprimeur, facturation 100 % numérique, diminution des services de presse papier, une communication essentiellement numérique.

Parce que le livre doit servir la planète sans l'abîmer !

* Yliga, pourquoi ce nom ? C'est le nom, en langue moré, d'un arbre aux vertus médicinales qui vit entre le Sahara et l'Afrique tropicale et qui, comme d'autres essences, a su s'épanouir dans des conditions environnementales difficiles. Il est, pour nous, un symbole de l'adaptation nécessaire et possible, de même qu'un exemple d'exploitation vertueuse des ressources naturelles.



À la mémoire de feu Martin Epars



Sommaire

Préface par Erkki Korpimäki.....	6
Avant-propos : pourquoi ce livre ?	8

1. Introduction9

• Pourquoi l'effraie est-elle si intéressante ?	10
• Pourquoi étudier les effraies plutôt que les souris de laboratoire ?	13
• Les données brutes	15
• L'évolution des Tytonidés	17
• Pourquoi cosmopolite ?	26
• Pourquoi les effraies communes vivent-elles si près des humains ?	31

2. La conservation35

• Pourquoi protéger les effraies ?	36
• Question d'éthique	40
• Le déclin des populations d'effraies	44
• La pollution	48
• Que faire pour protéger les effraies ?	54

3. Parasites et prédateurs63

• Les endoparasites	64
• Les ectoparasites	68
• Les comportements prédateurs et anti-prédateurs	72

4. La physiologie dans un contexte écologique75

• Les capacités auditives	76
• Les capacités visuelles	79
• Les besoins journaliers en nourriture	82
• La production des pelotes de réjection	85
• La capacité à résister au froid	88

5. La morphologie dans un contexte écologique93

• La taille du corps	94
• Un dimorphisme sexuel de taille inversé	100

6. La vie quotidienne : chasse, alimentation et sommeil103

• Un chasseur nocturne	104
• Les sites de repos	107
• Le domaine vital	112
• La mécanique du vol	118
• Les méthodes de chasse	124
• La sélection des proies	129
• Le régime alimentaire	132

7. Le comportement sexuel ...141

• La parade nuptiale et la copulation	142
• La stratégie de reproduction	147
• Fidélité et séparation	154

8. La reproduction 159

• Les sites de nidification	160
• La compétition interspécifique sur les sites de nidification	167
• La saison de reproduction	170
• La formation des œufs	174
• Le nombre d'œufs par ponte	178
• L'incubation	182
• L'éclosion	184
• Le nombre d'oisillons par nichée	189
• La croissance des oisillons	195
• Les deuxième et troisième nichées annuelles	198
• L'abandon de la nichée	202

9. Les soins parentaux207

• La quête de nourriture par les parents	208
• Le comportement des parents au nid	213
• La masse corporelle des adultes	216
• Les réserves de nourriture	219
• L'adoption	223

10. Les interactions au sein des fratries227

• L'emploi du temps des oisillons	228
• Les négociations au sein des fratries	231
• Le comportement de quémante	239
• Le vol de nourriture au sein des fratries	243
• Le partage de nourriture entre frères et sœurs	245

• Le toilettage mutuel	248
• La thermorégulation sociale	251

11. La démographie253

• La dispersion natale	254
• La dispersion post-reproduction et la migration	259
• Les perspectives de survie	261
• La dynamique des populations	267

12. Le polymorphisme du plumage271

• Le polymorphisme de couleurs	272
• La génétique du polymorphisme de couleurs	277
• Le dimorphisme sexuel des caractères du plumage	284
• Les changements des caractères du plumage liés à l'âge	287
• Le choix du partenaire	290
• La sélection antagoniste selon le sexe	293
• Les fonctions adaptatives des colorations blanche et rousse	297
• Les fonctions adaptatives des petites et grandes taches noires	301
• Les fonctions adaptatives du nombre de taches noires	309
• Les variations géographiques des caractères du plumage	312

Pour conclure 319

Les effraies dans la nomenclature française	322
Autres espèces mentionnées dans l'ouvrage	323
Remerciements	324
Index	326

Préface

Les chouettes et hiboux de grande taille sont dépeints comme des prédateurs majestueux, puissants et royaux, alors que les espèces plus petites sont plutôt vues comme jolies et mignonnes. Le grand public s'intéresse ainsi aux chouettes, non seulement à l'état sauvage, mais également en tant qu'animaux de compagnie.

Les rapaces nocturnes, les grands comme les petits, capturent principalement des petits mammifères, et plus particulièrement des souris, des mulots et des campagnols. Ces rongeurs sont considérés comme néfastes car ils dévastent les cultures dans les champs, les jardins et les plantations forestières. Traditionnellement, divers rodenticides sont utilisés pour prévenir, ou au moins réduire, les pertes économiques liées aux dommages dus aux micromammifères. Cependant, ces produits ne causent pas la mort uniquement des « ravageurs » visés, mais également de leurs prédateurs, parmi lesquels les chouettes et hiboux. À partir des années 1990, des études en nombre conséquent ont montré que les rapaces nocturnes et autres prédateurs peuvent limiter ou même réguler les densités de population de ces petits rongeurs. Ils peuvent donc probablement être utilisés en tant qu'agents de lutte biologique pour réduire les dommages aux cultures causés par ces petits mammifères. Ceci n'est qu'un exemple qui montre combien les chouettes sont utiles à l'homme et pourquoi elles devraient être protégées.

Le fait que nous en sachions autant sur ces animaux discrets que sont les rapaces nocturnes est tout à l'honneur de nombreux universitaires et ornithologues de terrain. La dynamique des populations, la démographie et le régime alimentaire de ces oiseaux, en particulier, ont fait l'objet de nombreuses études à long terme dans les régions tempérées, boréales et arctiques — au prix de gros efforts physiques — mais beaucoup moins sous les tropiques. À cause de l'intensification de la gestion des forêts et des pratiques agricoles, les habitats des chouettes sylvoicoles et de celles vivant en milieux ouverts, comme la chouette de Tengmalm, la chouette tachetée, le hibou des marais ou l'effraie des clochers, se sont dégradés au cours des

cinquante dernières années. En outre, les changements climatiques ont provoqué la destruction des habitats, et donc le déclin de nombreuses espèces de chouettes et de hiboux dans les régions boréales, arctiques et arides. Par conséquent, les populations de plusieurs espèces de rapaces nocturnes ont drastiquement chuté, au point que nombre d'entre elles sont actuellement classées vulnérables, voire en voie d'extinction.

Les effraies sont répandues presque partout sur Terre, excepté dans mon pays natal et dans les autres États du nord de l'Europe. Elles ont un potentiel de reproduction élevé et leurs comportements sociaux, leurs fortes variations de couleurs et leur distribution cosmopolite constituent un système unique pour l'étude de la dynamique des populations et l'écologie évolutive. C'est avec grand intérêt que j'ai suivi les recherches à long terme et les centaines d'articles scientifiques produits depuis trente ans par le groupe dirigé par le professeur Alexandre Roulin. Son équipe était — et est toujours —, l'un des meilleurs groupes de recherches au monde sur l'effraie des clochers, et elle a continuellement publié des articles scientifiques de qualité dans des journaux internationaux. Alexandre Roulin et moi avons des parcours similaires puisque nous avons tous deux commencé à étudier les chouettes en tant qu'ornithologues amateurs enthousiastes, bien avant de devenir des universitaires. Nous nous sommes beaucoup investis dans la récolte de données d'observation sur le long terme concernant des populations de chouettes sur de larges territoires. Nous avons ensuite tous deux planifié et conduit des expériences sur le terrain pour mieux tester les hypothèses formulées sur la base des données accumulées.

Depuis plus de trente ans, l'équipe du professeur Roulin a étudié la dynamique des populations, la démographie, la coopération et les conflits au sein de la nichée, ainsi que la coloration du plumage basée sur la mélanine et ses liens avec des comportements particuliers comme la sexualité et les soins parentaux chez l'effraie des clochers. Grâce à son travail, cette chouette est devenue l'une des espèces modèles les

plus importantes dans les études concernant la façon dont opère la sélection naturelle en milieu sauvage, en produisant divers morphes de couleurs associés à des différences comportementales et physiologiques. Le fait qu'Alexandre Roulin soit maintenant en mesure de résumer ses excellentes recherches sur l'effraie des clochers et ses proches parents dans ce livre phare est formidable. Cet ouvrage s'adresse non seulement aux

universitaires, mais aussi aux amateurs d'ornithologie, aux amoureux de la nature et aux défenseurs de l'environnement. J'ai beaucoup aimé lire ce livre complet et compréhensible, avec ses magnifiques illustrations.

Erkki Korpimäki

*Professeur d'écologie animale,
université de Turku, Finlande*



Effraie de prairie à Taiwan, novembre 2014. © Yi-Shuo Tseng

Avant-propos : pourquoi ce livre ?



L'effraie des clochers et ses cousines — les effraies d'Australasie et de São Tomé, les effraies d'Amérique et d'Hispaniola, les effraies de prairie et du Cap, les effraies ombrées et pigmentées, et les effraies masquées — sont des espèces emblématiques pour les ornithologues et les profanes. De nombreux aspects de leur mode de vie ont fait de l'effraie — au sens large — un animal fascinant. C'est le cas par exemple de son potentiel de reproduction élevé, de ses comportements sociaux complexes, de ses fortes variations de couleurs ou de sa vaste distribution.

Ce n'est donc pas une surprise si les effraies ont été largement étudiées par les scientifiques. En 2018, une recherche sur *Web of Science* avec le terme « *Tyto* » donnait un résultat de 1228 publications ; un chiffre impressionnant comparé aux 273 articles consacrés à la chouette de Tengmalm, aux 701 études concernant le faucon crécerelle ou même aux 3832 papiers sur la mésange charbonnière, une espèce étudiée par de nombreux ornithologues professionnels et amateurs.

Plusieurs livres ont déjà été dédiés à l'effraie des clochers. Néanmoins, à cause d'une littérature dense englobant de nombreux sujets, une mise à jour des connaissances mondiales sur l'écologie évolutive de cette chouette semble aujourd'hui nécessaire. Bien que j'aie étudié cet oiseau durant les 30 dernières années et publié de nombreux articles scientifiques à son sujet, cet ouvrage ne constitue pas seulement un résumé de mes propres recherches. Mon but est de présenter un ensemble de connaissances de manière concise et objective. J'ai pris soin de ne pas me fier uniquement à la littérature européenne ou nord-américaine sur l'effraie,

afin de ne pas tomber dans une vision qui me semble trop restrictive. À titre d'exemple, prenons celui des noms vernaculaires français et anglais de l'espèce : « effraie des clochers » et « *Barn owl* » (littéralement « chouette des granges ») sont très eurocentrés et ne caractérisent pas du tout les Tytonidés vivant en Asie australe ou dans les Caraïbes, ces chouettes habitant fréquemment les forêts. Je conserve néanmoins dans cet ouvrage le nom « effraie des clochers » (pour *Tyto alba*, selon les nomenclatures récentes, c'est-à-dire les effraies communes vivant en Europe et en Afrique) par mesure de clarté et de cohérence dans le paysage des publications francophones.

Ce livre s'adresse à toute personne intéressée par les effraies et les oiseaux ou la nature de manière générale. Étant à l'origine un ornithologue amateur enthousiaste avant d'entrer dans le monde académique, j'ai délibérément adopté un style moins formel que celui habituellement utilisé dans la recherche scientifique. J'ai voulu simplifier des concepts sans perdre — je l'espère — leur essence, afin d'offrir l'opportunité aux amoureux de la nature de se faire une idée sur la vie quotidienne des chouettes, vue par un universitaire. Et dans le but de valoriser la démarche de contemplation de la nature adoptée par nombre de gens ne provenant pas du monde de la recherche, j'ai tenu à ce que ce livre comporte des photographies prises par des ornithologues, ainsi que des dessins et peintures de Laurent Willenegger, un artiste accompli.

Alexandre Roulin





1. Introduction

- Pourquoi l'effraie est-elle si intéressante ?
- Pourquoi étudier les effraies plutôt que les souris de laboratoire ?
- Les données brutes
- L'évolution des Tytonidés
- Pourquoi cosmopolite ?
- Pourquoi les effraies communes vivent-elles si près des humains ?

Une effraie des clochers volant vers de nouveaux horizons.

*Les effraies :
un groupe
d'espèces qui
dépasse les attentes*

Pourquoi l'effraie est-elle si intéressante ?

Grâce à leur distribution cosmopolite et à leur proximité avec l'être humain, les effraies communes (Tyto alba, T. thomensis, T. furcata, T. glaucops et T. javanica) sont des oiseaux populaires. Les chouettes fascinent les hommes de diverses cultures depuis des millénaires. Vénérées ou considérées comme un mauvais présage, elles sont mythiques. L'effraie des clochers est, par ailleurs, un fantastique modèle pour étudier la physiologie, la biologie reproductive, les interactions sociales au sein de la famille et les causes et conséquences des variations de coloration. Et bien d'autres choses encore !

Les effraies ne fascinent pas que le public profane, mais également les scientifiques. Cet oiseau a traditionnellement été utilisé pour étudier le régime alimentaire des prédateurs et pour enseigner l'écologie. Les pelotes de réjection des effraies contiennent en effet des os et des restes de proies extraordinairement bien conservés. Parmi les 3696 articles consultés pour le présent ouvrage, presque la moitié (1630) traitent directement d'analyses du régime alimentaire. Outre cette thématique, l'effraie est intéressante sur bien d'autres plans.

Comparées à celles d'autres espèces, les variations de morphologie, de physiologie et de comportement de cette chouette sont extraordinaires. Certaines de ses capacités physiologiques, comme son ouïe, sont très développées, alors que d'autres caractéristiques, telles que sa résistance aux basses températures, le sont très peu.

L'effraie, et en particulier l'effraie des clochers, peut donc être considérée comme un organisme modèle pour identifier les règles générales qui gouvernent

l'évolution de la biodiversité. Mon but dans ce livre est de mettre en lumière les caractéristiques uniques de cet oiseau afin de dépendre des phénomènes biologiques. Ces caractéristiques incluent les sept points suivants.

UN GROUPE COSMOPOLITE

À part dans les régions tempérées froides et en Arctique, où que vous soyez, vous trouverez des effraies. Seule une vingtaine d'espèces de vertébrés, parmi lesquelles l'être humain, sont cosmopolites. Étudier les effraies communes peut donc nous aider à comprendre les facteurs qui permettent à certains animaux de coloniser la terre entière avec succès.

LA PHYSIOLOGIE

L'effraie est souvent étudiée pour son ouïe et sa capacité à voler silencieusement. Les habitudes nocturnes de l'effraie des clochers, ainsi que son potentiel de reproduction élevé, exercent une forte pression de sélection en faveur de l'évolution d'une capacité à chasser de manière extrêmement efficace. Cela nécessite l'aptitude à détecter une proie à l'oreille, de très loin, et sans être soi-même entendue durant le vol. Ces capacités particulières sont très intéressantes pour les neurologues et l'industrie aéronautique.

LE POTENTIEL DE REPRODUCTION

Comparée aux autres rapaces, l'effraie est très prolifique. Elle peut produire jusqu'à 3 pontes par année, et certaines nichées contiennent jusqu'à 12 oisillons. Dans les régions aux conditions favorables, elle peut même se reproduire tout au long de l'année. Ce potentiel de reproduction élevé est source d'études pour comprendre les causes et les conséquences évolutives d'un tel phénomène. Cela permet aux chercheurs de collecter énormément de données sur des descendants nombreux, ce qui est rare avec des animaux de cette taille.

L'ÉCLOSION ASYNCHRONE

Dans une couvée d'effraies des clochers, le premier né peut avoir plus d'un mois d'avance sur le dernier. Les parents étalent souvent les naissances dans le temps, ce qui génère, au sein de la fratrie, un déclin progressif de compétition pour les ressources parentales. Le

benjamin est, en effet, moins compétitif que l'aîné. Bien que l'éclosion asynchrone ait traditionnellement été considérée comme un moyen utilisé par les parents pour réduire la taille de la nichée (car les derniers, beaucoup plus petits, meurent si la nourriture fait défaut, ce qui permet aux aînés de survivre), de nombreuses hypothèses ont été avancées pour expliquer la fonction adaptative de ce phénomène du point de vue des parents et de leur descendance. Parce que le degré d'éclosion asynchrone chez l'effraie des clochers est l'un des plus prononcés chez les oiseaux, cette espèce est un excellent candidat pour l'étude de ce mécanisme.

LES INTERACTIONS PAISIBLES AU SEIN DES FRATRIES

Les oisillons négocient vocalement pour l'accès prioritaire à la nourriture. Les plus âgés donnent à manger aux plus petits et nettoient leurs frères et sœurs. Les interactions sociales dans les nids des effraies des clochers sont complexes, ce qui jette un nouveau regard sur les conflits parents-enfants et les relations de compétition et de coopération au sein des fratries. Bien que, comme dans toute espèce, les jeunes soient génétiquement proches les uns des autres, les observations et la théorie prédisent que les interactions familiales devraient être conflictuelles plutôt qu'harmonieuses. La découverte du partage paisible de la nourriture entre les jeunes effraies des clochers suggère que des comportements de coopération peuvent aussi exister au sein des fratries.

LE PLUMAGE

On ne trouve pas deux effraies identiques ; certaines sont roux foncé, d'autres sont blanches, et certains individus sont criblés de petites taches noires plus ou moins grandes. Ces variations de plumage s'observent aussi bien entre les populations que dans une même population, et même au sein des fratries. La mélanine, pigment le plus commun dans le règne animal, est responsable de cette coloration. Ce pigment remplit plusieurs fonctions : camouflage, protection de la peau et des plumes contre les dégradations biophysiques et les rayons ultraviolets, participation à la thermorégulation et signal de qualité en direction des

partenaires potentiels et des compétiteurs. L'étude de la coloration basée sur la mélanine est devenue un sujet majeur en écologie évolutive et l'effraie des clochers est un excellent organisme modèle pour ces recherches. Chez cette espèce, les individus présentant différents morphes de couleurs adoptent des comportements et des stratégies de reproduction également différents.

LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS

Chez l'effraie des clochers, les variations annuelles de taille de population sont importantes. Pour étudier les processus qui sous-tendent ces fluctuations, il est nécessaire d'utiliser des espèces particulièrement sensibles aux facteurs environnementaux, comme une météo peu favorable ou des variations dans l'apport en nourriture. Comparées à celles d'autres rapaces,

comme le faucon crécerelle, qui exploite un habitat similaire, les tailles de population d'effraies des clochers varient à un degré bien plus important. Cette différence soulève de nombreuses questions concernant les raisons faisant que l'effraie des clochers est l'une des premières espèces à souffrir lorsque les conditions écologiques se détériorent. Cela questionne aussi sur la manière dont les individus parviennent à compenser ces pertes en se reproduisant à un taux élevé lorsque la situation s'améliore. Parce que l'effraie commune est cosmopolite et vit souvent à proximité des hommes, cette espèce constitue un modèle approprié pour la surveillance de l'impact des activités humaines sur la faune et la flore sauvage, ainsi que sur la dégradation de l'habitat à une échelle mondiale.



La souris est un organisme modèle pour les études de médecine en laboratoire.

Un système modèle émergent



Quatre frères et sœurs effraies des clochers témoignant des variations extrêmes de coloration de plumage. © Alexandre Roulin

Pourquoi étudier les effraies plutôt que les souris de laboratoire ?

Les effraies sont belles, emblématiques et scientifiquement intéressantes. Les ornithologues s'accordent à dire que ce groupe d'oiseaux devrait être protégé et étudié en profondeur. Mais pourquoi les organismes de financement devraient-ils soutenir des études utilisant les effraies plutôt que des recherches biomédicales et moléculaires utilisant les souris de laboratoire ?

En science, des domaines tels que la génétique, l'immunologie et la biologie cellulaire font des progrès conséquents en utilisant des souris, des mouches et des arabettes. Ces modèles sont si bien connus et leur étude si aisée que celle de tout autre organisme peut sembler contre-productive aux chercheurs de haut niveau. Ainsi, toute recherche sur une autre espèce requiert une justification. Bien que les principaux organismes modèles aient, en effet, permis des avancées scientifiques inestimables, leur étude a également donné lieu

à d'importantes limitations dans la compréhension de la nature de manière générale.

Les organismes évoluent au travers de la sélection naturelle, ce qui modifie la fréquence des gènes présents dans les populations par rapport à leur fréquence initiale dans les populations ancestrales. Il est donc nécessaire de considérer l'histoire évolutive de chaque espèce afin de comprendre pourquoi une adaptation donnée est initialement apparue. Par exemple, des chouettes vivant sur une île peuvent être rousses, non

parce que cela leur confère des capacités de camouflage, mais parce que les chouettes qui ont initialement colonisé cette île étaient plutôt foncées que claires. Les écologistes évolutionnistes sont principalement intéressés par l'analyse d'adaptations physiologiques, morphologiques et comportementales dans le but de savoir si elles se sont développées en réponse à des facteurs écologiques spécifiques. Ainsi, ces scientifiques préfèrent étudier des organismes dans leur milieu naturel plutôt que dans un laboratoire.

Mon but n'est pas de discréditer les études en laboratoire sur des animaux modèles, mais d'expliquer en quoi l'étude d'autres espèces, comme les effraies, dans leur habitat naturel, est complémentaire. Pour ce faire, je présente ici quatre arguments soulignant le contraste entre études en laboratoire et en milieu naturel.

L'ARTÉFACT

Les animaux vivant en dehors de leur environnement naturel peuvent adopter d'étranges comportements. De plus, la fonction adaptative de certaines propriétés morphologiques ou comportementales pourrait ne pas être évidente lorsque les animaux sont en laboratoire. Seules les études en milieu naturel, comme celles sur les effraies des clochers sauvages, peuvent mettre en évidence le contexte dans lequel les adaptations se sont développées et ont évolué.

LES ANIMAUX DE LABORATOIRE NE SONT PAS REPRÉSENTATIFS DE LEURS ÉQUIVALENTS SAUVAGES

Les animaux de laboratoire supportent bien le stress induit par les conditions de laboratoire. De plus, ils se reproduisent vite et en grand nombre. Parce que ces animaux partagent tous ces mêmes caractéristiques, les résultats scientifiques basés sur des études en laboratoire peuvent ne pas s'appliquer nécessairement à plus large échelle; ils sont spécifiques aux animaux vivant dans ces conditions stressantes.

LA SÉLECTION ARTIFICIELLE

Les animaux élevés depuis plusieurs générations en captivité développent de nouvelles caractéristiques comportementales, physiologiques et morphologiques adaptées au laboratoire plutôt qu'aux conditions naturelles. Les effraies, au contraire, ont évolué en milieu naturel et interagissent avec leur environnement biophysique et les autres animaux sauvages. Des études sur ce groupe d'oiseaux peuvent donc engendrer d'importantes découvertes à large portée.

LA BIODIVERSITÉ

La nature a de nombreuses solutions pour un même problème. La science redécouvre toujours les mêmes solutions à force d'étudier les mêmes organismes en permanence. Travailler avec des animaux moins communs dans le monde de la recherche est rafraîchissant et fait jaillir de nouvelles pistes de solutions à d'anciens problèmes. Déchiffrer la complexité des écosystèmes nécessite donc d'étudier diverses espèces, en plus de celles utilisées en laboratoire.



Des milliers d'articles et de nombreux livres ont déjà été écrits sur les effraies. © Bruno Porlier

Les données brutes

Cet ouvrage est basé sur la littérature scientifique de 1853 à 2018 concernant l'effraie et ses proches parents. J'ai cherché à collationner tous les articles publiés dans les journaux internationaux et locaux. Il a fallu visiter des librairies, contacter directement des auteurs et chercher sur le web. J'ai explicitement visé les articles concernant les aspects écologiques et évolutifs des effraies, sans restriction géographique.

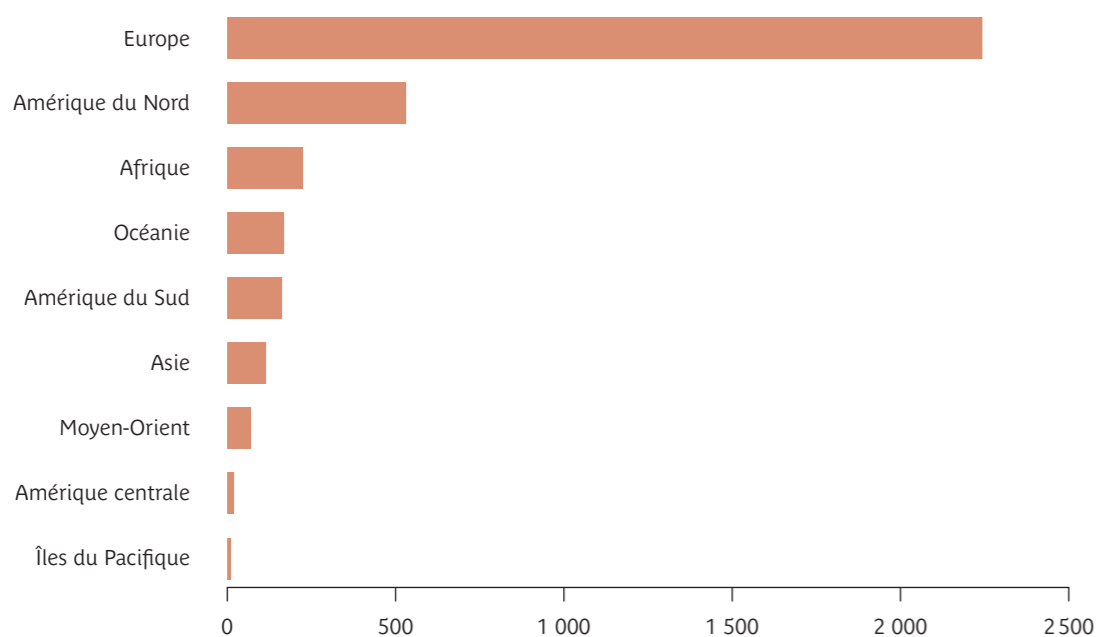
Bien que j'aie consulté 3696 articles et livres sur la famille des Tytonidés (dont beaucoup ne sont pas disponibles sur *Web of Science*), il reste au moins 650 études publiées à référencer! Le graphe de la page suivante

illustre le nombre d'articles publiés au sujet des Tytonidés dans différentes parties du monde. Environ 61 % des études sur les effraies et les phodiles se sont concentrées sur les populations d'effraies des clochers

(européennes), avec une majorité provenant de travail de terrain réalisé en Allemagne (564 articles, 15,3 %), suivi par les études sur l'effraie d'Amérique (492 articles, 13,3 %). Cette plus grande accessibilité des informations sur les effraies européennes et américaines est le résultat d'un plus grand effort de recherche en Europe, aux États-Unis et au Canada que sur d'autres territoires. J'espère que cet ouvrage stimulera la recherche sur l'effraie dans le monde entier.

Certains taxa de *Tyto* sont plus étudiés que d'autres, impliquant que les informations présentées dans le présent livre sont biaisées en leur faveur. C'est la raison pour laquelle ce livre traite principalement des recherches au sujet de l'effraie des clochers (*Tyto alba*), sauf exception indiquée. Le terme Tytonidés se réfère à toutes les espèces des genres *Tyto* et *Phodilus*.

Nombre d'articles scientifiques sur les espèces de Tytonidés dans différentes régions du monde.



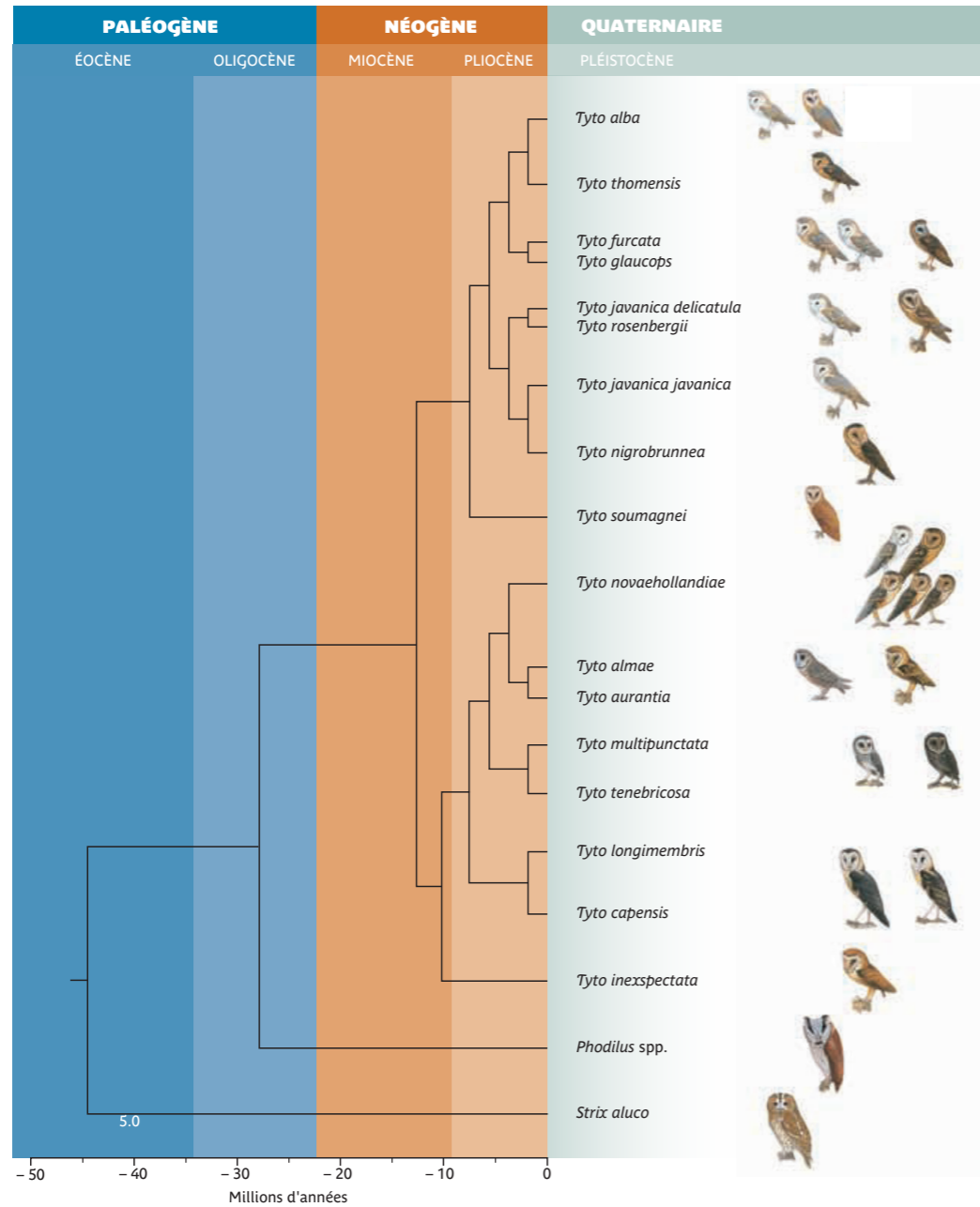
Une effraie dans un temple indien. Une vue emblématique de la proximité entre les effraies et les humains.

L'évolution des Tytonidés

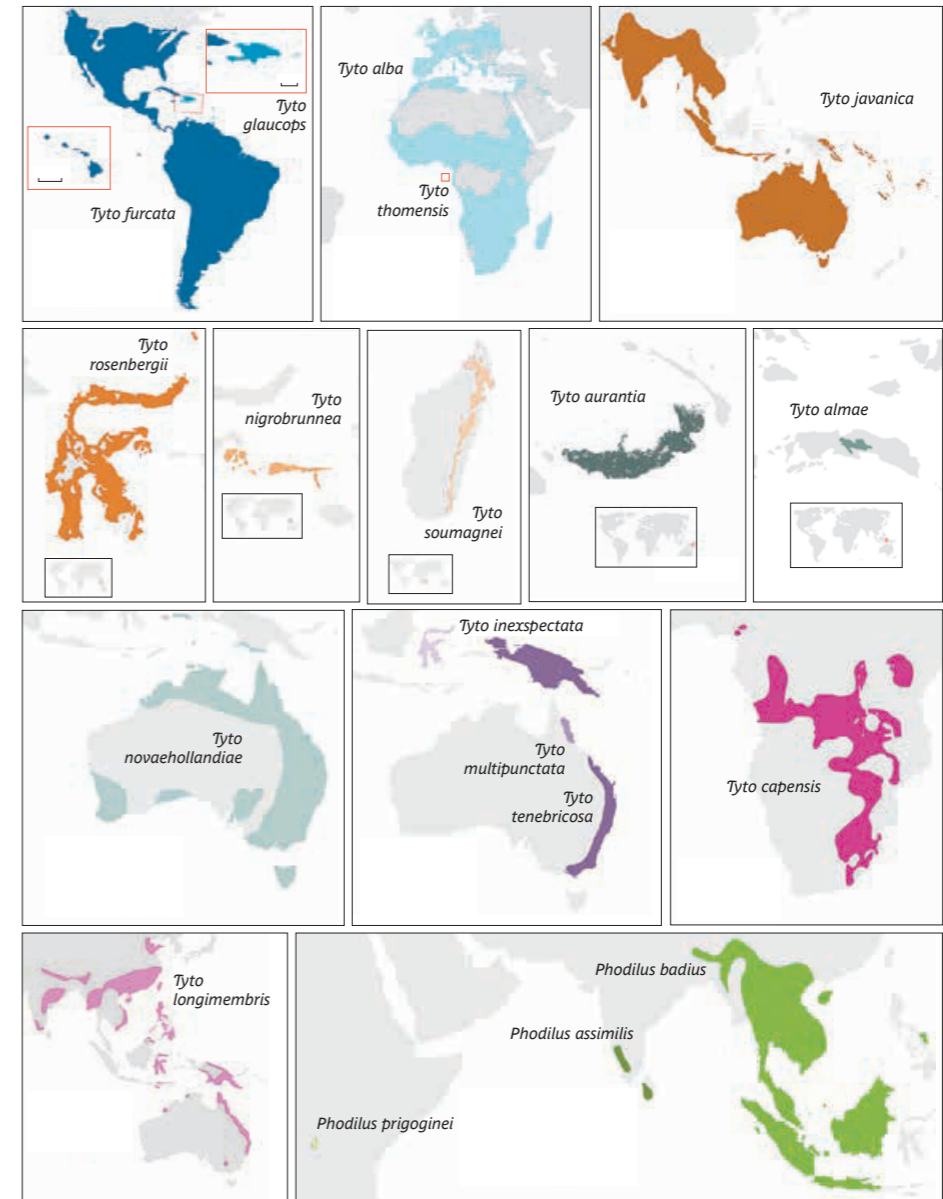
La famille des Tytonidés est probablement apparue en Australasie. Elle est parvenue à coloniser tous les continents excepté l'Antarctique. L'Australasie abrite les populations de Tytonidés les plus diversifiées.

Les chouettes et hiboux constituent un groupe sœur d'un clade d'oiseaux de milieux ouverts incluant les Collidés, les trogons, le courol vouroudriou, les Coraciiformes et les Piciformes. Les Tytonidés ont divergé

des chouettes et hiboux typiques (Strigidés) il y a approximativement 45 millions d'années (Ma). Il existe au moins 13 taxa éteints de Tytonidés, certains dont les représentants étaient plus grands que l'imposant



Arbre phylogénétique de la famille des Tytonidés, avec la chouette hulotte (*Strix aluco*) comme extragroupe (*outgroup*, en anglais). Les dessins proviennent du *Handbook of the Birds of the World Alive* (ed. J. del Hoyo et al., 2017). Lynx Edicions, Barcelone. (Récupérés de www.hbw.com en août 2018.)



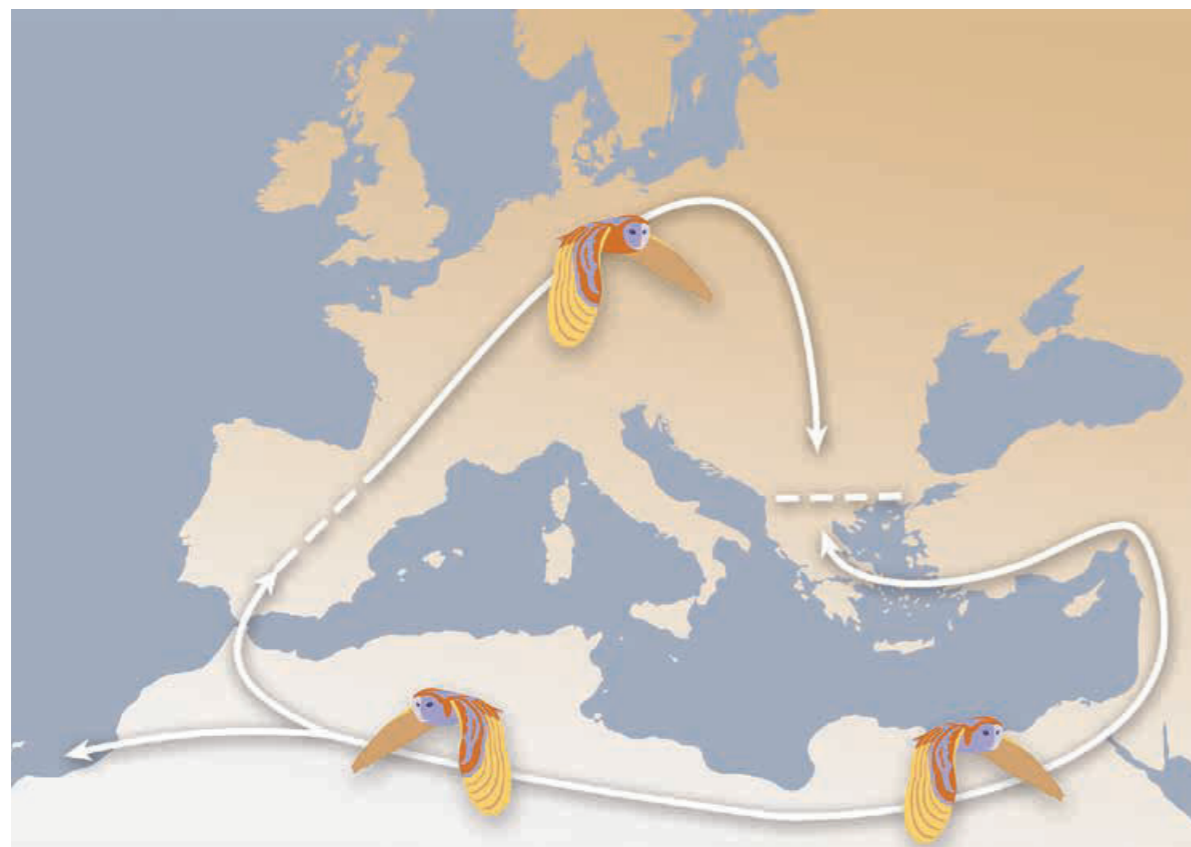
Distribution mondiale de la famille des Tytonidés, incluant les effraies d'Amérique et d'Hispaniola (*T. furcata* et *T. glaucops*), les effraies des clochers et de São Tomé (*T. alba* and *T. thomensis*), l'effraie d'Australasie (*T. javanica*), l'effraie des Célèbes (*T. rosenbergii*), l'effraie de Taliabu (*T. nigrobrunnea*), l'effraie de Soumagne (*T. soumagnei*), l'effraie dorée (*T. aurantia*), l'effraie d'Alma (*T. almae*), l'effraie masquée d'Australie (*T. novaehollandiae*), l'effraie de Minahassa (*T. inexpectata*), les effraies ombrées (*T. tenebricosa*) et piquetées (*T. multipunctata*), l'effraie du Cap (*T. capensis*), l'effraie de prairie (*T. longimembris*) et les Phodiles africaines et australiennes (*Phodilus prigoginei*, *P. assimilis* and *P. badius*).

grand-duc d'Europe. À titre d'exemple, l'humérus de *Tyto gigantea* (une effraie éteinte), trouvé en Italie, mesure 185 mm, soit environ le double de l'humérus des effraies des clochers (*Tyto alba*) italiennes contemporaines (73–85 mm).

L'ÉVOLUTION DES TYTONIDÉS ET LA COLONISATION DU MONDE

Les données génétiques disponibles indiquent que les ancêtres communs aux Strigidés et aux Tytonidés vivaient probablement durant l'Éocène, il y a environ

45 Ma. Ces recherches montrent également que l'ancêtre commun le plus récent entre les deux genres des Tytonidés, les phodiles (*Phodilus* spp.) et les effraies (*Tyto* spp.), a vraisemblablement vécu durant l'Oligocène, il y a environ 28 Ma. Le dernier ancêtre commun aux différentes espèces d'effraies (genre *Tyto*) vivait au milieu du Miocène, il y a 12 Ma, probablement en Australasie. De là, il y a environ 8 Ma, la population s'est dispersée et a donné naissance au groupe des effraies communes, actuellement connues comme l'effraie d'Australasie (*Tyto javanica*), l'effraie des clochers



La colonisation de l'Europe par l'effraie des clochers, en forme d'anneau autour de la Méditerranée. Durant la dernière glaciation, les effraies des clochers ont trouvé refuge dans la péninsule Ibérique, dans le nord de l'Afrique et au Moyen-Orient. Après le retrait des glaciers, il y a 10 000 ans, ces chouettes ont recolonisé l'Europe par deux voies : l'une partant de la vallée du Jourdain et l'autre de la péninsule Ibérique. C'est dans les Balkans que se rejoignent ces deux routes de colonisation. Le dégradé de couleur indique le degré de rousseur du ventre des effraies des clochers.

(*T. alba*) (avec l'effraie de São Tomé, *T. thomensis*), l'effraie d'Amérique (*T. furcata*) (avec l'effraie d'Hispaniola, *T. glaucops*), qui a atteint le Nouveau Monde par la Béringie, le pont terrestre qui occupait l'actuel emplacement du détroit de Béring.

Dans chacune des trois lignées (effraies des clochers, d'Australasie et d'Amérique), certaines populations sont confinées à des îles isolées, entretenant peu de contacts avec d'autres groupes à cause de leur faible dispersion. Cela facilite la différenciation génétique menant à l'apparition de nouvelles espèces. Par exemple, l'effraie des Célèbes (*Tyto rosenbergii*) et l'effraie de Taliabu (*T. nigrobrunnea*) sont localisées sur des îles, et sont considérées par certains auteurs comme des espèces différentes de l'effraie d'Australasie (*T. javanica*), dont elles ont divergé. De la même manière, l'effraie d'Hispaniola (*T. glaucops*) est une espèce en elle-même, plutôt qu'une sous-espèce de l'effraie d'Amérique (*T. furcata*), comme on la considérait dans de précédentes classifications. Voir le tableau précisant la situation en page 322.

EN EUROPE

Traditionnellement, les ornithologues reconnaissent quatre sous-espèces à l'effraie des clochers (*Tyto alba*) : « l'effraie des clochers à ventre blanc » (*T. a. alba*) dans le sud de l'Europe et les îles Britanniques, « l'effraie des clochers à ventre roux » (*T. a. guttata*) dans le nord de l'Europe, « l'effraie des clochers de Sardaigne » (*T. a. ernesti*) en Sardaigne et en Corse, et « l'effraie des clochers du Moyen-Orient » (*T. a. erlangeri*) en Crète et à Chypre. En Europe, la différenciation génétique entre les effraies des différents pays est limitée, indiquant de nombreux échanges de gènes entre les populations grâce à la dispersion des individus.

Lors de la dernière glaciation, les effraies des clochers, comme la majorité de la faune et de la flore, ont en grande partie disparu du continent. Une fois cette période passée, ces chouettes ont recolonisé l'Europe par deux routes distinctes. Partant de la péninsule Ibérique, elles ont atteint le centre et le nord-est de l'Europe, et depuis la vallée du Jourdain, elles sont passées par la Grèce pour rejoindre également, par la suite, le nord-est de l'Europe. Ce scénario repose sur

des données montrant que les chouettes de la vallée du Jourdain sont génétiquement plus proches des chouettes rencontrées dans les îles Canaries et en Espagne que de celles que l'on trouve géographiquement plus près, soit en Europe de l'Est et dans les Balkans. Les oiseaux de ces deux lignées s'hybrident actuellement dans les Balkans. Bien qu'elles soient originaires du même endroit dans la vallée du Jourdain (ou peut-être d'ailleurs en Afrique du Nord), elles pourraient montrer une incompatibilité génétique due à une évolution distincte durant ces trajets de recolonisation différents. En d'autres termes, les oisillons de parents provenant de ces deux lignées distinctes pourraient présenter des problèmes génétiques les empêchant de grandir normalement ou de survivre longtemps. Il s'agit d'une hypothèse intéressante à évaluer dans de futures études.

EN AFRIQUE

En Afrique subsaharienne, on trouve deux espèces de *Tyto* : l'effraie des clochers (*T. alba*) et l'effraie du Cap (*T. capensis*), cette dernière étant plus grande, avec de plus longues pattes. La biologie de l'effraie des clochers africaine est similaire à celle des effraies communes ailleurs dans le monde : elle niche dans des cavités et produit une à deux pontes par année. L'effraie du Cap, au contraire, niche au sol dans les hautes herbes. L'effraie de Soumagne (*T. soumagnei*), localisée à Madagascar, partage un ancêtre commun, aujourd'hui éteint, avec l'effraie des clochers. Il vivait entre l'Afrique et l'Australasie. Actuellement, les effraies de São Tomé (*T. thomensis*) ont suffisamment divergé génétiquement de leur équivalent continental (*T. alba*) pour être potentiellement considérées comme une espèce différente. Ce n'est pas le cas des effraies du Cap-Vert (*T. alba detorta*) et des îles Canaries (*T. a. gracilirostris*), qui présentent, quant à elles, une faible divergence génétique, et qui sont donc encore considérées comme des sous-espèces de *Tyto alba*.

EN ASIE

En Asie, les ornithologues reconnaissent deux groupes de *Tyto* : l'effraie d'Australasie (*T. javanica*) d'un côté, et les effraies de prairie, ainsi que les effraies masquées (effraie des Célèbes, effraie de Taliabu, effraie dorée, etc.) de l'autre. La population d'effraies des clochers

du Moyen-Orient (*T. alba erlangeri*), que l'on trouve dans la péninsule Arabique, dans la vallée du Jourdain, en Iran et en Irak, est génétiquement plus proche des effraies des clochers (*T. alba*) que des effraies d'Australasie (*T. javanica stertens*), plus foncées et plus tachetées, que l'on peut trouver en Inde, au Pakistan et au Sri Lanka. C'est en Asie du Sud-Est (Thaïlande, Vietnam) que l'on trouve les autres effraies d'Australasie (*T. javanica javanica*). Elles sont plus grandes et ont des plumages aux motifs très variés. Bien que l'effraie des Célèbes (*T. rosenbergii*) soit assez grande, elle est proche parente de l'effraie d'Australasie, et non des autres effraies masquées. Étant donné que l'Insulinde, située entre le sud-est du continent asiatique et l'Australie, contient plus de 25 000 îles, les animaux y divergent rapidement. Ces terres sont géographiquement distantes les unes des autres, au moins assez pour limiter la fréquence des échanges d'individus. En conséquence, de nouvelles formes ou espèces sont régulièrement décrites sur ces îles isolées. Cet extrême niveau de diversité fait de l'Asie un espace particulièrement intéressant pour étudier les effraies.

Dans le second groupe, on trouve les effraies de prairie et les autres effraies masquées. L'effraie de prairie (*Tyto longimembris*) est beaucoup plus grande et a des pattes plus longues que les effraies d'Australasie. Cette espèce est présente de l'Inde à la Chine, ainsi qu'en Australie et sur certaines îles, dont la Nouvelle-Calédonie et les îles Fidji (mais elle semble avoir récemment disparu de ces dernières). Malgré un nom scientifique différent et une aire de répartition éloignée, *T. longimembris* est génétiquement et biologiquement similaire à l'effraie du Cap (*T. capensis*), vivant en Afrique. C'est un exemple intéressant d'une radiation rapide entre des continents qui, s'ils sont actuellement distants, étaient proches par le passé. On trouve également certaines effraies masquées, comme l'effraie d'Alma (*T. almae*), l'effraie dorée (*T. aurantia*), l'effraie de Minahassa (*T. inexpectata*), l'effraie de Taliabu (*T. nigrobrunnea*) et l'effraie des Tanimbar (*T. sororcula*), en Asie du Sud-Est insulaire. Leurs relations phylogénétiques sont encore source de recherches, mais on sait déjà que l'effraie de Taliabu est génétiquement plus proche de l'effraie d'Australasie que des autres effraies masquées.

EN OCÉANIE

Comme l'Insulinde, l'Océanie est un haut lieu de diversité. En Australie, on distingue quatre groupes de *Tyto* : l'effraie d'Australasie, les effraies masquées, les effraies de prairie et les effraies masquées et piquetées. De l'Australie, l'effraie d'Australasie (*Tyto javanica delicatula*) s'est dispersée vers de nombreuses îles du Pacifique, atteignant les Samoa américaines et Niue, et elle est actuellement en train de coloniser la Nouvelle-Zélande. Bien que la population asiatique de l'effraie d'Australasie appartienne à la même espèce que ces chouettes d'Océanie, les deux formes présentent de légères disparités génétiques.

L'effraie de prairie (*Tyto longimembris*) est présente en Australie et en Nouvelle-Guinée, alors que l'effraie masquée d'Australie (*T. novaehollandiae*), occupant principalement l'Australie, est également présente en Tasmanie (*T. n. castanops*) et en Nouvelle-Guinée. L'effraie ombrée (*T. tenebricosa*) arbore un exceptionnel plumage complètement noir et exploite les forêts de l'est de l'Australie (*T. t. tenebricosa* et *T. t. multipunctata*) et de Nouvelle-Guinée (*T. t. arfaki*). Certains chercheurs considèrent les effraies ombrées et piquetées comme deux espèces distinctes (*T. tenebricosa* et *T. multipunctata*, respectivement), mais des études plus approfondies sont nécessaires pour clarifier les relations phylogénétiques exactes entre ces chouettes. Plus généralement, l'Océanie mérite notre attention pour comprendre l'origine d'une telle diversité dans une famille par ailleurs relativement homogène.

DANS LES AMÉRIQUES

En Amérique du Nord, du Sud et centrale, les seules espèces de *Tyto* reconnues sont l'effraie d'Amérique (*Tyto furcata*) et l'effraie d'Hispaniola (*T. glaucops*). Les relations phylogénétiques exactes entre les différentes populations, ainsi que leurs degrés de divergence génétique, sont encore inconnus. La région des Caraïbes est particulièrement intéressante, car la morphologie des chouettes vivant sur des îles pourtant voisines diverge significativement. Sur le continent nord-américain, les différentes populations sont relativement homogènes du point de vue génétique, bien plus qu'en Europe. Cela signifie qu'il y a beaucoup plus d'échanges d'individus

entre les populations nord-américaines qu'entre les populations européennes, ce qui est en accord avec le fait que les effraies américaines se dispersent plus que leur équivalent européen. Il leur arrive même de migrer, ce qui ne semble pas être le cas en Europe. Néanmoins,

les Rocheuses forment une barrière montagneuse entravant le passage des chouettes de la côte Ouest vers le Midwest et la côte Est, et inversement.

Futures recherches

- Les récents développements des outils génomiques, permettant le passage en revue de milliers de gènes, offrent de nouvelles possibilités d'analyses des relations phylogénétiques parmi les Tytonidés. Ils aideront également à identifier les routes par lesquelles les effraies ont colonisé le monde.
- Après la dernière glaciation, l'effraie des clochers a recolonisé l'Europe en suivant deux voies : l'une du Moyen-Orient vers la Grèce, l'autre depuis la péninsule Ibérique vers l'Allemagne. Ces deux lignées d'effraies des clochers étaient initialement en contact avant la dernière glaciation. Elles ont ensuite été séparées, ont évolué chacune de leur côté durant le processus de recolonisation, et sont maintenant à nouveau en contact dans les Balkans. C'est ce que l'on appelle un contact secondaire. La séparation a pu être assez longue pour que les deux lignes divergent génétiquement et soient considérées comme des espèces distinctes. Des analyses génétiques devraient être entreprises afin de tester s'il existe des incompatibilités génétiques dans la zone hybride entre les chouettes originaires de la lignée ibérique et celles de la lignée du Moyen-Orient.

Pour aller plus loin

- Antoniazza, S., Ricardo, K., Neuenschwander, S., Burri, R., Gaigher, A., Roulin, A. and Goudet, J. 2014. Natural selection in a post-glacial range expansion: the case of the colour cline in the European barn owl. *Mol. Ecol.* **23**: 5508–5523.
- Burri, R., Antoniazza, S., Gaigher, A., Ducrest, A.-L., Simon, C., The European Barn Owl Network, Fumagalli, L., Goudet, J. and Roulin, A. 2016. The genetic basis of color-related local adaptation in a ring-like colonization around the Mediterranean. *Evolution* **70**: 140–153.
- Machado, A. P., Clément, L., Uva, V., Goudet, J. and Roulin, A. 2018. The Rocky Mountains as a dispersal barrier between barn owl (*Tyto alba*) populations in North America. *J. Biogeogr.* **45**: 1288–1300.
- Prum, R., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M. and Lemmon, A. R. 2015. A comprehensive phylogeny of birds (*Aves*) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature* **526**: 569–573.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.-G. and Cosson, J.-F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Mol. Ecol.* **7**: 453–464.
- Uva, V., Päckert, M., Cibois, A., Fumagalli, L. and Roulin, A. 2018. Comprehensive molecular phylogeny of barn owls and relatives (Family: Tytonidae), and their six major Pleistocene radiations. *Mol. Phylogenet. Evol.* **125**: 127–137.
- Wink, M., Heidrich, P., Sauer-Gurth, H., Elsayed, A. A. and Gonzalez, J. 2008. Molecular phylogeny and systematics of owls (Strigiformes). In König, C. and Weick, F. (eds) *Owls of the World*, second edition. London : Christopher Helm, pp. 42–63.